

Revisitando a história da genética clássica: dos caracteres unitários ao gene (1900-1926)

Larissa Nunes Durigan *
Lilian Al-Chueyr Pereira Martins #

Resumo: O presente artigo se refere ao período da chamada genética clássica. Seu objetivo é discutir sobre as concepções e terminologia aplicadas ao material hereditário entre 1900 (“redescoberta” do trabalho de Mendel) e a publicação do livro *The theory of the gene* (1926) de Thomas Hunt Morgan (1866-1945), procurando averiguar se houve mudanças em relação a esses aspectos durante o período. O foco de nossa análise são as contribuições de dois grupos: o grupo britânico liderado por William Bateson (1861-1926) e o grupo norte-americano, liderado por Morgan. No período estudado, a terminologia foi mudando de “fator”, “caracteres”, “caracteres-unitários” e “gene”, que foi adotado a partir de 1926. Apesar de Bateson e Morgan considerarem que os agentes hereditários estivessem nas células germinativas, desconheciam sua composição. Esta pesquisa mostrou que durante o estabelecimento de uma nova área de estudo vão ocorrendo modificações em relação à terminologia empregada bem como à conotação dos termos, até que haja um consenso por parte da comunidade científica que os adote.

Palavras-chave: Fatores. Caracteres. Caracteres unitários. Gene. William Bateson. Thomas Hunt Morgan.

* Bacharel e licenciada em Biologia. Pesquisadora do Grupo de História e Teoria da Biologia (GHTB-USP). E-mail: larindurigan@gmail.com

Universidade de São Paulo. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada. Laboratório de História e Teoria da Biologia; Pesquisadora do Grupo de História e Teoria da Biologia (GHTB-USP). E-mail: lacpm@ffclrp.usp.br

Revisiting the history of classical genetics: from unit-characters to the gene

Abstract: This paper refers to the period of so-called classical genetics. It aims to discuss the concepts and terminology applied to hereditary material between 1900 (“rediscovery” of Mendel’s work) and the publication of *The theory of the gene* (1926) by Thomas Hunt Morgan (1866-1945); it seeks to ascertain whether there were changes regarding these aspects during the relevant period. Our analysis focuses on the contributions of two groups, namely, the British one led by William Bateson (1861-1926) and the American one led by Thomas Hunt Morgan (1866-1945). The research showed that during the period, the terminology changed from, “factor”, “characters”, “unit-characters”, and gene, which was adopted departing 1926. Although Bateson and Morgan considered that the hereditary agents were in the germ cells, they did not know their composition. This research showed that while establishing a new area of study, changes occur concerning the terminology and the connotation of the terms, until there is a consensus among the scientific community that adopt them.

Keywords: Factors. Characters. Unit-characters. Gene. William Bateson. Thomas Hunt Morgan.

1 INTRODUÇÃO

O interesse em explicar como as características eram transmitidas dos progenitores a seus descendentes que se manifestou desde a Antiguidade e perdurou nos séculos seguintes, esteve presente nos vários modelos microscópicos do século XIX¹ que procuravam explicar a herança. Estes envolviam partículas como por exemplo, a hipótese da pangênese de Charles Robert Darwin (1809-1882), as unidades fisiológicas de Herbert Spencer (1820-1903) ou a teoria das estirpes de Francis Galton (1822-1911) (Robinson, 1979; Castañeda, 1992; Polizello, 2009; Polizello, 2011).

¹ Os chamados “modelos microscópicos de herança do século XIX” admitiam a existência de partículas relacionadas à transmissão das características hereditárias. Essas partículas não eram observáveis nos microscópios da época.

Na segunda metade da década de 1860, época da publicação do artigo sobre as plantas híbridas de Gregor Mendel (1822-1884), já existiam alguns dentre os modelos acima mencionados como o de Spencer e o de Nägeli, embora a maior parte deles não se baseasse em um estudo citológico (Polizello, 2009, p. 4). Adicionalmente, havia um interesse em conhecer quais eram os padrões de herança presentes nos cruzamentos que produziam híbridos². Isso já transparecia nos estudos de Carl Friedrich von Gärtner (1772-1850), Max Ernst Wichura (1817-1866) e Joseph Gottlieb Kölreuter (1733-1806), aos quais Mendel se referiu em seu artigo e do próprio Mendel (1866; [1966]; Martins, 1997, cap. 3, p. 4). Porém, diferentemente de Mendel, eles não adotaram um enfoque estatístico e nem fizeram uma relação com o que ocorria na formação dos gametas. (Martins, 2002, p. 28).

A partir de seu estudo com ervilhas do gênero *Pisum*, cujos detalhes não iremos discutir aqui, Mendel encontrou alguns padrões de herança. Contudo, sabia que eles não eram universais³ e que havia necessidade de mais investigações não apenas em ervilhas, mas também em outros organismos. Mendel tomou conhecimento do trabalho de Carl Nägeli (1817-1891) no período em que esteve em Viena e também através da correspondência com o mesmo (Olby, 1966, pp. 103; 111). Muito provavelmente essa interação o colocou a par dos conhecimentos citológicos da época, contribuindo para sua proposta do modelo que envolvia elementos invisíveis para explicar os resultados encontrados em seus experimentos com *Pisum*.

Mendel relacionou as características que chamou de “dominantes” ou “recessivas” a “fatores” ou “elementos celulares” que estariam no interior dos gametas (óvulo e pólen). Ele chegou à conclusão de que a descendência só poderia ser constante se o pólen e o óvulo tivessem “caráter igual”. Em suas palavras:

² Estamos utilizando aqui o termo no sentido amplo, incluindo tanto os descendentes de cruzamentos entre espécies como de variedades pouco diferentes, no sentido empregado por Mendel.

³ Em um artigo posterior, Mendel indicou que nos híbridos de *Hieracium* havia casos em que não seguiam os padrões encontrados em ervilhas (Bateson, 1901a).

Devemos, portanto, considerar como certo que fatores exatamente iguais devem também estar atuando na produção de formas constantes nas plantas híbridas” (Mendel, [1866] (1966), pp. 356-357)

Chegou à conclusão de que nos ovários dos híbridos eram formados diferentes tipos de óvulos, e nas anteras diferentes tipos de grãos de pólen, em todas as combinações possíveis (Mendel, [1866], 1966, pp. 365-357).

Mendel utilizou o termo *Anlage* (aptidão, potencialidade, capacidade), que é normalmente traduzido por “fator” (Martins, 1997, cap. 3, p. 7) para se referir ao material hereditário.

Embora o artigo (Mendel, 1866) fizesse parte do acervo de várias bibliotecas e tivesse sido citado por outros autores na época de sua publicação, ao que tudo indica, as ideias de Mendel foram compreendidas somente anos mais tarde (1900), quando diversos estudiosos que trabalhavam com cruzamentos experimentais obtiveram resultados semelhantes. Geralmente são considerados “redescobridores”⁴ do trabalho de Mendel três botânicos: Hugo de Vries (1848-1933); Carl Correns (1864-1933) e Erich von Tschermak-Seysenegg (1871-1932). Apesar das contribuições desses botânicos, a introdução do trabalho de Mendel aos povos de língua inglesa foi feita por William Bateson (1861-1926). Além de apresentar a tradução para o inglês do artigo de Mendel sobre as plantas híbridas em seu livro *Mendel's principles of heredity, a defence* (1902), Bateson e seu grupo de Cambridge dedicaram-se ao teste dos princípios de Mendel em diferentes organismos (animais e vegetais), procurando também explicar as exceções e desvios. (Martins, 2002, p. 36). Bateson desempenhou um importante papel nas pesquisas mendelianas não só no Reino Unido, mas também no âmbito mundial.

⁴ Entretanto, existe na historiografia da história da genética das últimas décadas uma ampla discussão se de fato eles foram “redescobridores” dos princípios de Mendel ou não. Não vamos nos ater a este ponto no presente artigo.

O presente artigo⁵ se refere ao período da chamada genética clássica⁶, focando nas contribuições de dois grupos: o grupo britânico liderado por Bateson e o grupo norte-americano liderado por Thomas Hunt Morgan (1866-1945). Seu objetivo é discutir sobre as concepções e terminologia aplicadas ao material hereditário entre 1900 (“redescoberta” do trabalho de Mendel) e a publicação do livro *The theory of the gene* (1926) de Morgan, procurando averiguar se houve mudanças em relação a esses aspectos durante o período.

2 AS CONCEPÇÕES DE BATESON E SEU GRUPO

Entre 1900 e 1910 o grupo de Bateson em Cambridge trabalhava com cruzamentos experimentais tanto com plantas como com animais. Era integrado por Reginald Crundall Punnett (1875-1967), Rowland Harry Biffen (1874-1949), Charles Chamberlain Hurst (1870-1947), Leonard Doncaster (1877-1920), mas também por mulheres, o que não era comum na época. Dentre elas, podemos mencionar Emma Nora Darwin (1855-1989) Florence Margaret Durham (1869-1949), Edith Saunders (1865-1945) e Muriel Wheldale (1880-1932) (Richmond, 2007, pp. 899-900; Brito & Martins, 2015; Durigan, 2018, p. 17).

Em 1901 Bateson utilizava o termo “caracteres-unitários” (*unit-characters*) nas suas publicações individuais ou com os participantes de seu grupo. Nas palavras de Bateson:

Na medida que a lei de Mendel se aplica, portanto, a conclusão nos leva forçosamente [a crer] que o organismo vivo é um complexo de caracteres sendo que, pelo menos, alguns são dissociáveis e capazes de serem substituídos por outros. Isso nos leva à concepção de caracteres-unitários [*unit-characters*] que podem ser rearranjados nas células germinativas. (Bateson, 1901, p.1)

Bateson considerava que os “caracteres unitários” eram invisíveis, podiam ser rearranjados durante a formação das células reprodutivas,

⁵ Este artigo, em parte, se baseia na monografia intitulada “O desenvolvimento do conceito de gene (1900-1926): uma contribuição histórica para o ensino de genética” da primeira autora.

⁶ O período da chamada genética clássica corresponde às três primeiras décadas do século XX.

e sugeriu que sua constituição poderia ser semelhante à constituição dos átomos da química (Bateson, 1901, p. 3). Nessa época, ele comentou: “Nós não sabemos qual é o agente essencial na transmissão das características parentais, nem mesmo se é material ou não” (Bateson, 1902a, p. 5).

Tanto Bateson como outros estudiosos que trabalhavam nessa linha, durante muito tempo como William Ernest Castle (1867-1962) nos Estados Unidos, não faziam a diferenciação na terminologia empregada para se referir ao material contido no interior das células germinativas e as características externas visíveis do organismo, utilizando o termo “caráter” em ambas as situações. Essa distinção só foi feita mais tarde, após 1909 por Wilhelm Johannsen (1857-1927) que propôs os termos “genótipo” para o material que se encontrava nas células germinativas e “fenótipo” para se referir às características externas visíveis (Churchill, 1974; Wanscher, 1975; Della Justina *et al.*, 2010).

Após tratar de cruzamentos de formas com características antagônicas que produziam híbridos no trigo, *Lycnis*, *Datura* e *Matthiola*, Bateson propôs que os “caracteres” que existem em pares antagônicos fossem chamados “aleomorfos” (Bateson, 1902b, p. 31). Nesse caso, ele estava utilizando o termo “caracteres” para se referir ao que estava no interior do núcleo das células germinativas. Nesse artigo, foi sugerido que os alelos em relação à sua composição poderiam ser tratados como substâncias químicas (*Ibid.*, p. 53), portanto, em uma perspectiva materialista. Mas, ele reconheceu que na época a composição ou natureza desses alelos era desconhecida. Em suas palavras:

Em relação às unidades com as quais a ciência deve lidar, podemos no presente falar em caracteres-unitários, as manifestações sensíveis de unidades fisiológicas cuja natureza é desconhecida no presente. (Bateson, 1902b, p. 67)

Ainda no mesmo ano, em um dos relatórios elaborados para o *Evolution Committee* da *Royal Society*, em coautoria com Edith Saunders, além de utilizar “caracteres”: “Torna-se necessário também investigar as propriedades de outros [...] caracteres em suas diferentes combinações”, o naturalista inglês utilizou o termo “fator” (*factor*): “Encontramos que a cor das sementes se deve a dois fatores distintos” (Bateson & Saunders, 1902, p. 34).

Bateson (1905a) se referiu aos estudos sobre hereditariedade em bichos-da-seda feitos por Georges Coutagne (1854-1928) na França. Ele comentou que vários resultados descritos nesse trabalho (Coutagne, 1891), podiam ser considerados como herança mendeliana, embora Coutagne não tivesse feito essa relação. Bateson assim se expressou:

Nos caracteres larvais tanto a cor preta como as listras transversais são evidentemente dominantes em relação à coloração esbranquiçada normal (Bateson, 1905a, p. 121)

Em seguida Bateson acrescentou que outros caracteres como a *richesse de soie* (riqueza da seda) apresentavam herança não mendeliana e variação contínua. A seu ver, esse tipo de herança poderia estar relacionado a vários *fatores*. (Bateson, 1905a, p. 121). Ele utilizou o termo “fator” diversas vezes no artigo. Também utilizou a terminologia empregada por Mendel: “caráter recessivo” e “caráter dominante” ao se referir aos resultados de cruzamentos em *Primula* e ervilhas (Bateson, 1905a, pp. 122-123) como já vinha fazendo em seus trabalhos anteriores.

Em outro trabalho publicado no mesmo ano, Bateson, baseando-se em resultados obtidos em cruzamentos de ervilhas se referiu ao “caráter produzido pelo encontro de fatores pertencentes a dois pares alelomórficos diferentes” (Bateson, 1905b, p.140). Nesse caso ele estava utilizando uma terminologia diferente para se referir à característica externa (“caráter”) e ao que se encontrava no interior dos gametas, (“fatores”) (Durigan, 2018, p. 20).

Embora ainda empregasse os termos “caráter” e “caracteres” para se referir tanto ao que se encontrava no interior dos gametas como a características externas visíveis, a partir de 1906 o termo fator (*factor*) no singular ou plural, passou a ser empregado com maior frequência. Por exemplo, no relatório para o *Evolution Committee* de 1906 quando Bateson, Saunders e Punnett discutiram sobre o resultado de cruzamentos experimentais de ervilhas de cheiro (*Lathyrus odoratus*) e *Matthiola* (Bateson, Saunders & Punnett, 1906, pp. 3, 4, 5, 7). Em suas palavras:

Os fatos mostram que o aparecimento da cor se deve à associação no zigoto de dois fatores pertencentes a pares alelomórficos independentes (Bateson, Saunders & Punnett, 1906, p. 3).

Em uma conferência para a *Royal Horticultural Society*, Bateson (1906 a) utilizou o termo “Genética”⁷ (Bateson, 1906a, p. 143). Comentou que os fatores hereditários eram provavelmente constituídos por substâncias químicas que poderiam ser identificadas futuramente (*ibid*, p. 150). No mesmo ano, ao discutir sobre os resultados obtidos em cruzamentos considerando a coloração da flor em *Lathyrus odoratus* e *Matthiola* chegou à conclusão de que a coloração era devida à “associação de dois fatores que pertenciam a pares alelomórficos diferentes” (Bateson, 1906b, p. 152). Nesse caso, não ocorria a segregação independente de Mendel, mas algumas características eram herdadas juntas, o que contrariava esse princípio. Para designar esse fenômeno ele propôs o termo “associação” (*coupling*). Posteriormente, ele comentou:

Os fatos obtidos a partir dos fatos deduzidos dos experimentos originais de Mendel com ervilhas indicam que os caracteres do corpo devem resultar da transmissão de fatores unitários distintos. De acordo com a própria concepção de Mendel, esses fatores existiriam em pares alelomórficos⁸ de modo que somente um dos membros de cada par pode ser levado pelo gameta (Bateson, 1907, p. 166)

Na citação acima reproduzida, Bateson se referiu a “fatores unitários distintos” presentes em pares de alelos. Mais adiante, ao tratar da mudança de coloração em plantas mencionou um “fator crítico, certo fermento, ou melhor, o poder de produzir esse fermento”. Acrescentou que os estudos desenvolvidos levavam a crer que:

A coloração na plumagem das aves e em diversas plantas, se deve ao encontro de dois fatores complementares. Um deles é possivelmente um fermento (Bateson, 1907, p. 169)

Em 1911, ao discutir sobre a herança da pigmentação em galinhas, particularmente, o caso das galinhas ‘sedosas’ (*silky*) (figura 1) cruzadas

⁷ Anteriormente Bateson havia utilizado o termo em uma carta ao colega Adam Sedgwick. Nessa correspondência, ele propôs o termo “genética” como “o estudo da hereditariedade e variação” (Carta de William Bateson para Adam Sedgwick 18/04/1905, CUL Add 8634, G5p-20).

⁸ Como mencionado anteriormente, este termo foi proposto por Bateson, não por Mendel.

com *Leghorn* marrons (figura 2), ele considerou que três fatores estavam envolvidos (Bateson, 1911a, p. 190).



Fig. 1: Galinha sedosa.

Fonte: <<https://en.wikipedia.org/wiki/Silkie>>
Acesso em: 07/10/2018



Fig. 2. *Leghorn* marron.

Fonte: <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Brown_leghorn_2.JPG>
Acesso em: 07/10/2018

Nos diversos trabalhos que se seguiram Bateson continuou empregando o termo “fator”. Por exemplo, Bateson, 1911b, p. 206; Bateson, 1911 c, em que ele discutiu sobre a interrelação dos “fatores genéticos” em ervilhas.

Dois anos mais tarde, na conferência de abertura de um congresso de Medicina, Bateson se referiu à “essência do princípio mendeliano” com as seguintes palavras:

Agora a essência do princípio mendeliano pode ser facilmente expressada. Em primeiro lugar, as propriedades dos organismos são devidas em grande parte à presença de elementos distintos detectáveis, transmitidos separadamente na hereditariedade. Em segundo lugar, o progenitor não pode passar para a prole um elemento, e, conseqüentemente sua propriedade, se não o possuir. A determinação e reconhecimento desses elementos pelo cruzamento analítico é um dos principais objetivos da pesquisa em genética atual (Bateson, 1913, p. 225)

Ao discutir se as características dominantes se deviam à presença de *fatores*, Bateson mencionou que os resultados dos estudos experimentais com animais e plantas indicavam que certas características negativas podiam ser produzidas não pela ausência de uma qualidade, mas pela presença de algum *fator* que inibisse sua expressão (Bateson, 1913, p. 230). Mais adiante ele comparou a segregação à separação mecânica completa ou incompleta de substâncias (*ibid*, p. 233).

Até 1911, o zoólogo Thomas Hunt Morgan (1866-1945) não aceitava nem os princípios de Mendel, nem a teoria cromossômica (Allen, 1978), tendo manifestado essa posição em várias publicações (Morgan, 1905; Morgan, 1909; Morgan, 1910a, por exemplo). A partir daí deixou suas críticas de lado sem que elas fossem respondidas e se dedicou à genética da transmissão em *Drosophila* (Martins, 1998; Benson, 2001; Martins & Prestes, 2013). Em muitos casos, como veremos mais adiante na próxima seção deste artigo, ele adotou explicações e terminologia diferentes das empregadas por Bateson, embora ele e seu grupo tivessem empregado durante bastante tempo o termo “fator”.

Em 1919, Bateson se referiu ao esforço de Morgan em procurar estabelecer uma correlação entre o aspecto citológico e os resultados de cruzamentos experimentais em *Drosophila*. Por outro lado, comentou que a hipótese do grupo de Morgan de que os fatores estariam arranjados ao longo dos cromossomos como contas em um colar tinha

ocasionado muitas investigações (Bateson 1919a, p. 277). Comentou também sobre a existência de diferentes explicações sobre o modo de separação dos fatores (Bateson 1919a, p. 280). Ao tratar das investigações de Tanaka com bichos da seda empregou um termo introduzido pelo grupo de Morgan para se referir à associação de fatores. Em vez de utilizar *coupling* (associação) como ele e Punnett haviam proposto anteriormente, passou a utilizar *linkage* (Bateson, 1919b, p. 281), um termo que havia sido introduzido pelo grupo de Morgan. Ainda no mesmo ano, Bateson se referiu aos *fatores* para azul e a condição hermafrodita em *Campanula carpatica* (figura 3) (Bateson, 1919c, p. 291; Durigan, 2018, p. 22).

Durante boa parte de sua vida, Bateson acreditou que os elementos responsáveis pela hereditariedade estivessem no núcleo celular, porém, não necessariamente nos cromossomos. Com o decorrer do tempo, ele foi aceitando algumas evidências apresentadas, principalmente pelo grupo *Drosophila*, mas faleceu cobrando evidências citológicas do *crossing-over*. Contudo, essas evidências só foram apresentadas no milho e em *Drosophila* anos após o seu falecimento (Martins, 2006, p. 181; Durbano, 2015). Bateson, um agnóstico em termos científicos, assim se expressou em uma carta ao colega e amigo Reginald R. Gates:

Não vá esperar que eu seja contra a teoria Morgan-Drosophila em sua totalidade agora. Eu não creio que ela seja provável, mas não ficaria muito surpreso se fosse provada a existência de uma conexão entre o número de ligações e o número de cromossomos. Esta foi uma sugestão muito boa. Não deverei acreditar nela até que seja estabelecida por um raciocínio não circular e livre de hipóteses alternativas (Carta de William Bateson para Reginald R. Gates, 24/4/1920, JI 1079, F 207).

Anos mais tarde, ao tratar da genética em *Primula sinensis* (figura 4), Bateson se referiu aos “18 pares de caracteres” que tinham sido investigados (Bateson, 1923a, p. 335). O deslize foi cometido embora ele tivesse utilizado “fatores”, “grupos de ligação” em outras partes do artigo. No mesmo ano, Bateson se referiu aos “elementos mendelianos” ao discutir sobre a visão do grupo de Morgan sobre a segregação (Bateson 1923b, p. 373).



Fig. 3. *Campanula carpatica*.

Fonte: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Campanula_carpatica-IMG_3596.jpg>. Acesso em: 07/10/2018



Fig. 4. *Primula sinensis*

Fonte: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/94/Primula_sinensis_RHS.jpeg> Acesso em: 07/06/2021

No ano de seu falecimento, ao lidar com a segregação, Bateson se referiu aos *alelos múltiplos* que afetam o mesmo *caráter*. (Bateson, 1926, p. 408). Discutiu também sobre os diferentes significados atribuídos ao termo *unit-character* (caráter unitário), utilizado durante muito tempo

por vários cientistas. Na sua visão o caráter unitário seria: “o caráter produzido pela operação de um elemento ou fator que segregava como uma unidade” (*ibid.*, p. 413). Durante todo o artigo ele se referiu aos fatores.

3 AS CONCEPÇÕES DO GRUPO *DROSOPHILA*

Como mencionamos anteriormente neste artigo, até 1910-1911 Morgan não aceitava nem os princípios de Mendel e nem a teoria cromossômica e publicou diversos trabalhos contendo críticas a ambos (Morgan, 1905; Morgan, 1909; Morgan, 1910a, por exemplo). Foi somente a partir de 1910, após ter admitido em seu laboratório três estudantes com treino em citologia, Alfred Henry Sturtevant (1891-1970), Henry Joseph Muller (1890-1967) e Calvin Blackman Bridges (1889-1938) que ele gradualmente passou a utilizar o termo *factor* (fator), mas no início sem se referir aos cromossomos (Morgan, 1910 b). Somente depois começou a trabalhar com a hipótese de que esses fatores estivessem localizados nos cromossomos⁹ (Morgan, 1910 c). Nos anos seguintes juntamente com seus colaboradores, dedicou-se à genética de *Drosophila* (figura 5) e à teoria cromossômica, admitindo que os fatores eram entidades físicas localizadas linearmente nos cromossomos¹⁰. Eles utilizaram o modelo do colar de contas sugerido anteriormente por Carl Correns (1864-1933) em que cada conta corresponderia a um fator (Martins, 1997, cap. 1, p. 26; Brunelli, 2014).

Em 1915, no *Mechanism of Mendelian heredity*, Morgan, Sturtevant, Muller e Bridges utilizaram o termo “fator”, ao se referir à proposta de Mendel. Em suas palavras: “Mendel encontrou que na herança evoluindo mais de um par de fatores, os diferentes pares de fatores segregam de forma independente” (Morgan & Col., 1915, p. 4).

⁹ Vários estudiosos no final do século XIX como August Weimann (1834-1914), Nägeli, William Keith Brooks (1848-1908) ou Oscar Hertwig (1817-1891) sugeriram que os elementos responsáveis pela herança estivessem localizados no núcleo celular, particularmente nos cromossomos (Martins, 2011, p. 270).

¹⁰ Morgan e Sturtevant, adotaram portando, uma postura realista, diferentemente de Edmund Beecher Wilson (1856-1939), que se dedicou intensamente ao estudo dos cromossomos e adotou uma postura instrumentalista (ver a respeito em Martins, 2015). Chefe do Departamento de Zoologia da Universidade de Colúmbia, Wilson ele era amigo pessoal de Morgan.

Em toda a obra, os autores utilizaram o termo “fatores” em diversos momentos: “a herança de um par de fatores”; “efeitos produzidos por diferentes fatores”, por exemplo. Explicaram que um único fator podia afetar mais do que um caráter (*character*). Por exemplo, em *Drosophila*, o fator para asas rudimentares afetava não apenas as asas, mas os membros, o número de ovos, a viabilidade etc. (Morgan & Col., 1915, p. 209). Porém, por essa razão, no mesmo capítulo e no decorrer do livro, eles criticaram a utilização do termo caráter unitário (*unit-character*) (Morgan & Col., 1915, p. 210) que era empregado pela comunidade científica de um modo geral. Criticaram também a “teoria” da presença-ausência¹¹ de Bateson (Morgan & Col., 1915, p. 220).

Nessa obra eles apresentaram o modelo do colar de contas, procurando explicar as características que sempre eram herdadas juntas ou características que eram herdadas separadas. Durante o processo do *crossing-over*, fatores localizados proximalmente no cromossomo eram herdados juntos e os que estavam mais distantes eram herdados separadamente. A recombinação de características dos progenitores nos descendentes devia-se a trocas entre partes dos cromossomos pelo *crossing-over* (figura 6). Para as características que eram herdadas juntas, eles sugeriram um termo diferente do empregado por Bateson, seu grupo e a comunidade científica em geral para explicar o fenômeno. Em substituição à associação (*coupling*) proposta por Bateson e Punnett, que não envolvia os cromossomos, eles propuseram o termo ligação (*linkage*), que envolvia os cromossomos.

Para Morgan e seu grupo (1915), o fator era alguma coisa contida nos cromossomos nucleares das células germinativas. Contudo, nessa época, eles evitaram discutir sobre a natureza do material hereditário. Dois anos depois, Morgan publicou um trabalho cujo objetivo era esclarecer o significado da expressão “fator genético” tanto para aqueles que a utilizavam como para “os críticos da hipótese de Mendel”. (Morgan, 1917, p. 513).

¹¹ A hipótese da presença-ausência de Bateson considerava que o alelo dominante correspondia à presença física de alguma coisa capaz de produzir algumas substâncias químicas que se manifestavam resultando na característica, e que o alelo recessivo correspondente consistia na ausência dele. Essa ideia que havia sido sugerida por De Vries, foi desenvolvida principalmente por Bateson. (Martins, 1997, cap. 5, p. 3). Ela apareceu inicialmente em 1905 e foi aceita por muito tempo por vários cientistas. Na década de 1920 foi perdendo espaço e acabou sendo rejeitada (*ibid.*, cap. 2, p. 25).



Fig. 5. *Drosophila*

Fonte: <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/4d/Drosophila_melanogaster_-_top_%28aka%29.jpg> Acesso em: 07/06/2021

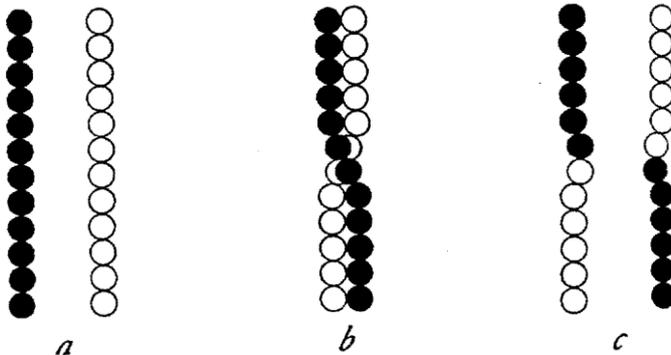


Fig. 6: Diagrama ilustrando o mecanismo de *crossing-over* entre os cromossomos homólogos.

Fonte: Morgan, Thomas Hunt. Localization of the hereditary material in the germ cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1: 420-429, 1915, p. 426.

Morgan iniciou comentando sobre algumas das críticas que vinham sendo feitas ao emprego dessa terminologia e procurou respondê-las.

Em suas palavras:

Tem sido dito, por exemplo, que a interpretação fatorial não é fisiológica, mas apenas "estática", enquanto que todas as explicações são "dinâmicas". Foi dito que já que a hipótese não trata de substâncias químicas conhecidas, não tem futuro; que é meramente um tipo de simbolismo. [...] reafirma seus fatos como fatores, e então por malabarismo com números finge que isso explicou alguma coisa. [...] ¹². Objetiva-se que a hipótese assume que os fatores genéticos são fixos e estáveis no mesmo sentido que os átomos são estáveis [...]. Penso, no entanto, que [...] são um mal-entendido em relação ao que o tratamento numérico de qualquer problema científico significa, bem como as diferentes definições. Mas o mal-entendido mais comum surge, atrevo-me a pensar, a partir de uma confusão do problema em questão com a separação dos materiais hereditários (os genes) aos óvulos e espermatozoides, com os problemas sobre a ação subsequente desses genes no desenvolvimento do embrião. [...] (Morgan, 1917, p. 513-514)

O plasma germinativo, a seu ver, era constituído por elementos independentes do mesmo tipo, que ele chamou de "fatores genéticos ou mais brevemente genes" (Morgan, 1917, p. 515). Ele considerava que mesmo desconhecendo sua natureza e localização no plasma germinativo, a hipótese era justificada. Em suas palavras:

Entretanto, mesmo se não postulássemos nada mais sobre eles, exceto sua independência um do outro e sua distribuição nas células germinativas, ainda assim, poderíamos manter os resultados de Mendel em uma base puramente matemática que iria auxiliar-nos a predizer novas combinações. Essa possibilidade por si só justificaria inteiramente a hipótese como um procedimento científico, independentemente de qualquer crítica [...] (Morgan, 1917, p. 515)

No trecho acima reproduzido, percebe-se que Morgan valorizava hipóteses que pudessem fazer previsões numéricas sobre novos casos. Ele criticou hipóteses que admitiam que o plasma germinativo fosse constituído por partículas nas quais incluiu as propostas de Bonnet¹³,

¹² Essa última crítica foi feita por ele mesmo em uma de suas publicações (Morgan, 1909).

¹³ Causa estranheza a referência de Morgan à proposta de herança de Charles Bonnet (1720-1793), século XVIII, que acreditava que a geração consistia no desenvolvimento

Spencer, Darwin e outros que ele considerava especulativas se comparadas à análise mendeliana (Morgan, 1917, p. 516).

Morgan discutiu também sobre as relações entre gene e caráter ou caracteres. Como mencionamos anteriormente neste artigo, muitas vezes se empregava na época o termo “caráter” ou “caracteres” com referência tanto ao que estava no interior das células germinativas como à característica externamente visível. O próprio Morgan anteriormente fizera isso. Ele indagou então se não seria mais simples lidar com os próprios caracteres, como Mendel havia feito, em vez de introduzir uma entidade imaginária, o gene. (Morgan, 1917, p. 517). Porém, comentou: “Existem várias razões pelas quais precisamos da concepção do gene” (Morgan, 1917, p. 517). A seguir, ele procurou justificar esta posição dando exemplos. Ele argumentou que qualquer modificação produzida no plasma germinativo afetava a característica externa e, portanto, caracteres e genes seriam coisas diferentes.

Morgan acrescentou que nem sempre a variabilidade de um caráter dependia da variabilidade de um gene. Havia casos em que um mesmo caráter estava relacionado à ação de diferentes genes. Poderia depender também das condições externas a que estivesse exposto o embrião durante o seu desenvolvimento. Além disso, cada órgão do corpo poderia aparecer de modo diferente em mutantes como resultado de mudanças nos genes contidos no plasma germinativo. (Morgan, 1917, pp. 518-519). Ele afirmou: “A evidência está se tornando mais forte, no entanto de que o plasma germinativo é relativamente constante, enquanto o caráter é variável” (Morgan, 1917, p. 518). Nesse caso, ele estava se referindo às evidências obtidas em *Drosophila*, o organismo estudado por ele e seu grupo.

De acordo com Morgan, os estudos que mostravam que algumas características eram herdadas sempre juntas¹⁴ não traziam esclarecimentos sobre a natureza dos genes, mas somente sobre sua posição (Morgan, 1917, pp. 519-520).

de germes preexistentes, como estando no mesmo patamar que os modelos microscópicos de herança da segunda metade do século XIX. Eram propostas bem diferentes. Além do que, tanto a teoria mendeliana como a teoria cromossômica envolviam modelos com partículas submicroscópicas que antes Morgan criticava veementemente pelas mesmas razões.

¹⁴ Esse fenômeno já tinha sido detectado por Bateson e seu grupo em vários organismos (*coupling*-associação) e por Morgan e seu grupo em *Drosophila* (*linkage*-ligação).

Morgan acabou concluindo que os genes têm um papel importante na hereditariedade e existem de fato. Em suas palavras: “Todas essas evidências¹⁵ têm contribuído para nos convencer de que os genes postulados pela herança mendeliana têm uma base real e estão localizados nos cromossomos” (Morgan, 1917, p. 520).

Nesse trabalho Morgan (1917) utilizou tanto o termo “fator” como o termo “gene”, sugerindo a adoção do segundo que como mencionamos anteriormente, fazia parte da terminologia proposta por Johannsen em 1909.

De acordo com Eloff Carlson, Morgan relatou em adotar o termo “gene” em substituição ao termo “fator” (Carlson, 1974, pp. 31-32).

Anos mais tarde no livro *The theory of the gene*, Morgan (1926) continuou valorizando os aspectos matemáticos da teoria:

A moderna teoria da hereditariedade é derivada de dados numéricos obtidos pelo cruzamento de dois indivíduos que diferem em um ou mais caracteres. [...]. Do mesmo modo que o químico postula átomos invisíveis e o físico postula elétrons, o estudante da hereditariedade apela para elementos invisíveis chamados genes. As teorias se justificam na medida em que permitem fazer previsões numéricas e quantitativas de um tipo específico. (Morgan, 1926, p. 1)

Segundo Morgan, as previsões numéricas consistiam no diferencial entre a teoria do gene e as antigas teorias biológicas que “postulavam” elementos invisíveis (Morgan, 1926, p. 1).¹⁶ Porém, ele também comentou sobre as limitações dessa teoria. Ele assim se expressou:

Entre os caracteres que fornecem os dados para a teoria e os genes postulados aos quais os caracteres se referem, está todo o campo do desenvolvimento embrionário. A teoria do gene, como formulada aqui não diz nada a respeito do modo pelo qual os genes estão relacionados com o produto final ou caráter. A ausência de informação correspondente a este intervalo não significa que o processo de desenvolvimento

¹⁵ Morgan mencionou as investigações em *Drosophila*, os estudos de Wilhelm Ludvig Johannsen (1857-1927) com feijões e as pesquisas com protozoários desenvolvidas por Herbert Spencer Jennings (1868-1947).

¹⁶ Porém, a teoria da reduplicação de Bateson e Punnett também fazia previsões numéricas e não envolvia os cromossomos (Martins, 1997, Capítulo 2).

embrionário não tenha interesse para a genética [...] (Morgan, 1926, p. 26)

Morgan defendeu que como qualquer mudança em um gene produzia efeitos nos processos de desenvolvimento, afetando caracteres que apareciam em um estágio posterior, a teoria se justificava mesmo sem explicar a natureza dos processos causais que conectavam o gene aos caracteres (Morgan, 1926, p, 27).

Mais adiante ele afirmou que os cromossomos eram os “portadores dos elementos responsáveis pela hereditariedade ou genes” e que a evidência disso provinha de diferentes fontes (Morgan, 1926, p. 45). Entretanto, as evidências que ele apresentou diziam respeito principalmente aos estudos de seu grupo com *Drosophila*, particularmente, a não disjunção do cromossomo X.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Procurando contemplar o que foi proposto inicialmente, em uma perspectiva diacrônica, voltamos um pouco no tempo revisitando o artigo de Mendel (1866) sobre as plantas híbridas em que ele propôs um modelo microscópico para explicar os resultados dos cruzamentos. Ele relacionou as características dominantes ou recessivas a “fatores” ou “elementos celulares” que estariam no interior dos gametas (óvulo e pólen). O termo utilizado por Mendel no alemão foi *Anlage* que significa aptidão, potencialidade, capacidade e que é normalmente traduzido por “fator”. Quanto à natureza do fator, ele não fez nenhuma sugestão.

A expressão “caracteres-unitários”, no plural, ou no singular “caráter-unitário”, bem como os termos “caracteres” ou “caráter” foram empregados durante bastante tempo não só por Bateson e seu grupo na Grã-Bretanha, mas também por outros cientistas que trabalhavam dentro de uma perspectiva mendeliana principalmente, de 1901 a 1905. Foram utilizados tanto para se referir ao material responsável pela transmissão das características hereditárias localizado no interior dos gametas como para se referir às características externas visíveis.

Em 1902 Bateson e Saunders utilizaram o termo “fator” para se referirem ao que estava no interior dos gametas e a partir de 1905 utilizaram caracteres, caracteres-unitários e fatores, mas principalmente

fatores. Quanto à constituição dos fatores ou caracteres-unitários, Bateson comentou que era desconhecida, mas que talvez fossem substâncias químicas. Em 1907 empregaram o termo “fator unitário”. É interessante comentar que mesmo após a diferenciação entre genótipo e fenótipo feita por Johannsen (1909), o emprego de um mesmo termo para se referir a duas coisas distintas continuou ocorrendo durante bastante tempo, não só por parte de Bateson e seu grupo, mas também pelo grupo de Morgan, a partir de 1911 e da comunidade científica em geral.

Pouco antes de falecer Bateson (1926) discutiu sobre as diferentes conotações atribuídas ao termo “caracteres-unitários” e esclareceu qual era a sua: “caráter produzido pela operação de um elemento ou fator que segregava como uma unidade” (Bateson, 1926, p. 413). Porém, no decorrer de seu artigo não utilizou esse termo, mas “fatores”, distinguindo-os de “caracteres”, ou seja, respeitando a diferenciação feita por Johannsen, embora sem adotar os termos por ele sugeridos (gene, genótipo e fenótipo).

Como vimos neste artigo antes de 1911, Morgan foi um crítico das teorias mendeliana e cromossômica. Após mudar de ideia, Morgan (1911) utilizou inicialmente o termo fator sem relacioná-lo aos cromossomos, o que fez posteriormente. Essa relação apareceu em outros trabalhos e claramente em 1915, onde ele e seu grupo apresentaram o modelo do colar de contas e introduziram uma terminologia diferente (*linkage*) da adotada até então (*coupling*). Fizeram críticas também à terminologia em uso: caracteres-unitários (*unit-characters*). Porém, evitaram discutir sobre a natureza do fator. Dois anos mais tarde Morgan (1917) utilizou tanto o termo “fator” como o termo “gene”, sugerindo a adoção do segundo que como já mencionamos anteriormente fazia parte da terminologia proposta por Johannsen em 1909. Também evitou discutir sobre qual seria sua natureza.

Tanto para Bateson como para Morgan os fatores eram responsáveis pela hereditariedade e estavam situados nas células germinativas. Era possível que um fator determinasse uma característica ou vários fatores determinassem uma característica. Porém para Morgan, eles estavam situados ao longo dos cromossomos e durante muito tempo Bateson questionou isso.

Em 1926 Morgan utilizou o termo gene comparando-o aos átomos invisíveis da química, uma analogia que Bateson já havia sugerido antes (Bateson, 1906). Morgan manteve o que vinha defendendo antes, ou seja, que os cromossomos eram os portadores dos elementos responsáveis pela hereditariedade, os genes.

Bateson utilizou o termo fator na maior parte de seus trabalhos até o fim de sua vida (1926). Morgan, a partir de 1917, utilizou tanto o termo fator como o termo gene, sugerindo a adoção do segundo. Em 1926, ele utilizou principalmente o termo gene, que foi aos poucos sendo adotado pela comunidade científica.

A ideia de que o material hereditário estivesse presente nas células germinativas permaneceu durante todo o período estudado. A natureza desse material continuou sendo desconhecida. O termo “fator” foi utilizado bastante tempo tanto por Bateson. Em 1926, quando faleceu, ele ainda o utilizava. Morgan também utilizou o termo fator, mas sugeriu a adoção do termo “gene” em 1917 e passou a empregá-lo em 1926, de modo análogo à comunidade científica da época.

A utilização dos termos “caráter” e “caracteres” para se referir tanto ao material hereditário como às características externamente visíveis perdurou, mesmo após a diferenciação entre “genótipo” e “fenótipo” feita por Johannsen. O mesmo ocorreu em relação à proposta do termo “gene” por ele.

No período estudado, embora Bateson e Morgan considerassem que os agentes hereditários estivessem nas células germinativas, desconheciam sua composição. A terminologia foi mudando de “elemento celular”, “fator”, “caracteres”, “caracteres-unitários” e gene, sendo o último posteriormente adotado pela comunidade científica.

O percurso que levou à adoção do termo gene durante o período estudado, resultou de um trabalho coletivo que envolveu várias contribuições de diferentes tipos: estudos de cruzamentos experimentais; estudos citológicos por parte de diferentes cientistas, além dos mencionados.

Esta pesquisa permitiu perceber que durante o estabelecimento de uma nova área de estudos vão ocorrendo modificações em relação à terminologia empregada bem como à conotação desses termos, até que haja um consenso por parte da comunidade científica que os adote.

A partir de 1926 o termo gene foi sendo adotado pela comunidade científica e, nos anos que se seguiram, conceituado de diferentes maneiras. Porém, sua composição só foi elucidada na década de 1950. Desse período até os dias de hoje muito foi acrescentado e discutido sob diferentes aspectos. Contudo, as contribuições que ocorreram em todos esses anos fogem ao escopo do presente artigo que diz respeito ao período compreendido entre 1900 e 1926.

AGRADECIMENTOS

A primeira autora agradece ao CNPq o apoio fornecido através do Programa Institucional de Bolsas de Iniciação Científica (PIBIC), que viabilizou a pesquisa. A segunda autora agradece à FAPESP e ao CNPq pelo apoio recebido.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN, Garland E. *Thomas Hunt Morgan. The man and his science*. Princeton, N.J.: Princeton University Press, 1978.
- BATESON, William. Experiments in plant hybridisation. *Journal of the Royal Horticultural Society*, **23**, 1901. Reproduzido em: Punnett, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. Pp. 1-3.
- BATESON, William. *Mendel's principles of heredity* – a defense. Cambridge: Cambridge University Press, 1902a.
- BATESON, William. The problems of heredity and their solution. *Mendel's principles of heredity*, 1902a. Pp. 1-35. Reproduzido em: Punnett, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. Pp. 4-28.
- BATESON, William. The facts of heredity in the light of Mendel's discovery. *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society*, **1**: 125-160, 1902b. Reproduzido em: PUNNETT, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. Pp. 29-68.
- BATESON, William. Notes on the progress of Mendelian studies. *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society*, **2**: 119-131, 1905a. Reproduzido em: PUNNETT, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. Pp. 121-122.

- BATESON, William. Further experiments on inheritance in sweet peas and stocks: preliminary account. *Proceedings of the Royal Society, B*, **78**: 276-278, 1905b. Disponível em: <<https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rspb.1906.0013>> Acesso em: junho de 2020.
- BATESON, William. Letter to Adam Sedgwick (18/4/1905). Cambridge University Library. Add.8634, G5p-20.
- BATESON, William. The progress of genetic research. An inaugural address to the third conference on hybridization and plant breeding. *Royal Horticultural Society Report*, 1906a. Reproduzido em: Punnett, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. Pp. 142-151.
- BATESON, William. Experimental studies in the physiology of heredity. *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society*, **3**: 2-11, 1906b. Reproduzido em: PUNNETT, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. Pp: 152-161.
- BATESON, William. Facts limiting the theory of heredity. *Science, N.S.* **26**, 1907. Reproduzido em: PUNNETT, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. Pp. 162-177.
- BATESON, William. The inheritance of the peculiar pigmentation of the silky fowl. *Journal of Genetics*, **1**, 1911a. Reproduzido em: PUNNETT, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. Pp. 188-205.
- BATESON, William. On gametic series involving reduplication in certain terms. *Journal of Genetics* **1**, 1911b. Reproduzido em: PUNNETT, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. Pp. 206-214.
- BATESON, William. On the interrelation of genetic factors. *Proceedings of the royal Society, B*, **84**, 1911c. Reproduzido em: PUNNETT, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. Pp. 215-220.
- BATESON, William. Heredity. *British Medical Journal*, 1913. Reproduzido em: PUNNETT, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. Pp. 224-235.

- BATESON, William. The progress of Mendelism. *Nature*, 104, 1919a. Reproduzido em: PUNNETT, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. Pp. 277-280.
- BATESON, William. Linkage in the silkworm. A correction. *Nature*, 104, 1919b. Reproduzido em: PUNNETT, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. P. 281.
- BATESON, William. Double flowers and sex-linkage in *Begonia*. *Journal of Genetics*, **8**, 1919c. Reproduzido em: PUNNETT, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. Pp. 289-295.
- BATESON, William. Letter to Reginald R. Gates (24/4/1920). John Innes Archives. 1079. F207.
- BATESON, William. Genetics of *Primula sinensis*. *Journal of Genetics*, **13**, 1923a. Reproduzido em: PUNNETT, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. Pp. 335-371.
- BATESON, William. Somatic segregation in plants. *Report of the International Horticultural Congress held at Amsterdam, Sept. 17-23, 1923b*. Reproduzido em: PUNNETT, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. Pp. 372-373.
- BATESON, William. Segregation. *Journal of Genetics*, **16**, 1926. Reproduzido em: PUNNETT, Reginald C. (Ed.). *Scientific papers of William Bateson*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press, 1923. Pp. 405-448.
- BATESON, WILLIAM; SAUNDERS, Edith R. Experiments in the physiology of heredity. *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society*, **1**: 1-160, 1902. Disponível em: <<http://v3r.esp.org/foundations/genetics/classical/holdings/b/wb-02b.pdf>> Acesso em: junho de 2020.
- BATESON, WILLIAM; SAUNDERS, Edith; PUNNETT, Reginald Crundall. Experimental studies in the physiology of heredity. Reports to the Evolution Committee of the Royal Society, **2** (1): 1-131, 1906. Disponível em:

- <<http://old.esp.org/foundations/genetics/classical/holdings/b/wb-04a.pdf>> Acesso em: junho de 2020.
- BENSON, Keith. T. H. Morgan's resistance of the chromosome theory. *Nature Reviews Genetics*, 2 (1): 469-474, 2001. DOI: <https://doi.org/10.1038/35076532>
- BRITO, Ana Paula Oliveira Pereira de Moraes; MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. As investigações de Edith Rebecca Saunders sobre a herança: 1902-1908. Pp. 549-566, *in*: AHUMADA, José; VENTURELLI, A. Nicolás; CHIBENI, Silvio Seno. *Filosofia e História de la Ciencia en el Cono Sur*. Córdoba: Universidad de Córdoba/AFHIC, 2015. Disponível em: <<http://www.afhic.com/wp-content/uploads/2019/01/as-investigacoes-de-edith-rebecca-saunders.pdf>> Acesso em: junho de 2020.
- BRUNELLI, Ariane. *O desenvolvimento do conceito de linkage (1902-1915): uma contribuição histórica para o ensino de genética*. São Paulo, 2014. Dissertação de Mestrado. (Mestrado em Ensino de Ciências). São Paulo: Universidade de São Paulo. DOI: <https://doi.org/10.11606/D.81.2015.tde-20072015-102850>
- CARLSON, Elof Axel. The *Drosophila* group: the transition from the Mendelian unit to the individual gene. *Journal of History of Biology*, 7: 31-48, 1974. Disponível em: <<https://www.jstor.org/stable/4330603>> Acesso em: junho de 2020.
- CASTAÑEDA, Luzia Aurélia. *As ideias pré-mendelianas de herança e sua influência na teoria da evolução de Darwin*. Campinas, 1992. Tese (Doutorado em Ciências biológicas na área de Genética) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- COUTAGNE, Georges. *Sur l'amélioration des races européennes de vers à soie*. Lyon: Imprimerie Pitret Ainé, 1891.
- DARWIN, Charles Robert. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle of life*. London: John Murray, 1859.
- DELLA JUSTINA, Lourdes Aparecida; CALUZI, João José; MEGGHLIORATTI, Fernanda Aparecida. CALDEIRA, Ana Maria. A herança genotípica proposta por Wilhelm Ludwig Johannsen. *Filosofia e História da Biologia*, 5 (1): 55-71, 2010. Disponível em:

- <<https://www.abfhib.org/FHB/FHB-05-1/FHB-05-1-04-Lourdes-Justina-et-al.pdf>> Acesso em: junho de 2020
- DURBANO, João Paulo Di Monaco. As pesquisas de Barbara McClintock sobre o *crossing-over* em *Zea mays*: 1925-1932. *Filosofia e História da Biologia*, **10** (1): 49-65, 2015. Disponível em: <<https://www.abfhib.org/FHB/FHB-10-1/FHB-10-1-04-Joao-Durbano.pdf>> Acesso em: junho de 2020
- DURIGAN, Larissa Nunes. *O desenvolvimento do conceito de gene (1900-1926): uma contribuição histórica para o ensino de genética*. Ribeirão Preto, 2018. Monografia (Departamento de Biologia). Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. *A teoria cromossômica da herança: proposta, fundamentação, crítica e aceitação*. Campinas, 1997. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas na área de Genética). Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas. Disponível em: <<http://repositorio.unicamp.br/jspui/handle/REPOSIP/317262>> Acesso em: junho de 2020.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. *Thomas Hunt Morgan e a teoria cromossômica: de crítico a defensor*. *Episteme*, **3** (6): 100- 126, 1998.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. Bateson e o programa de pesquisa mendeliano. *Episteme*, **14**: 27-55, 2002.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. Teria William Bateson rejeitado a teoria cromossômica? *in*: RUSSO, Marisa & CAPONI, Sandra (eds.). *Estudos de Filosofia e História das Ciências biomédicas*. São Paulo: Discurso Editorial/Universidade Federal de Santa Catarina, 2006
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. O papel do núcleo na herança (1870-1900), um estudo de caso: a teoria dos idioblastos de O. Hertwig. *Filosofia e História da Biologia*, **6** (2): 269-299, 2011. Disponível em: <<https://www.abfhib.org/FHB/FHB-06-2/FHB-6-2-06-Lilian-Al-Chueyr-Pereira-Martins.pdf>> Acesso em: junho de 2020.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. Edmund Beecher Wilson and the chromosome theory of inheritance: a case study of instrumentalism in science. *Philosophy Study*, **5** (9): 433-445, 2015. DOI: <https://doi.org/10.17265/2159-5313/2015.09.001>
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira; PRESTES, Maria Elice Brzezinski. Um método para detectar a aceitação ou rejeição a hipóteses

- ou teorias: Morgan e a teoria cromossômica. *Revista de Filosofia Aurora*, **5** (36): 107-127, 2013. DOI: <https://doi.org/10.7213/revista-defilosofiaaurora.7767>
- MENDEL, Gregor. Versuche über Pflanzen-Hybriden. [Experiments on plant hybrids]. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines*, 4: 3-47, 1866. Pp. 1-48, in: STERN, Curt & SHERWOOD, Eva. *The origin of Genetics. A Mendel source book*. San Francisco: W. H. Freeman & Company, 1966.
- MORGAN, Thomas Hunt. The assumed purity of germ cells in Mendelian results. *Science*, **22**: 887, 1905. Disponível em: <<https://www.jstor.org/stable/1632912>> Acesso em: junho de 2020.
- MORGAN, Thomas Hunt. What are factors in Mendelian explanations? *American Breeder's Association Report* **6**: 365-368, 1909. Disponível em: <<http://new.esp.org/foundations/genetics/classical/thm-09.pdf>> Acesso em: junho de 2020.
- MORGAN, Thomas Hunt. Chromosomes and heredity. *American Naturalist*, **44**: 449-496, 1910a. Disponível em: <<https://www.journals.uchicago.edu/doi/pdf/10.1086/279163>> Acesso em: junho de 2020.
- MORGAN, Thomas Hunt. Sex limited inheritance in *Drosophila*. *Science* **32**: 120-122, 1910b. Disponível em: <<https://www.jstor.org/stable/1635471>> Acesso em: junho de 2020.
- MORGAN, Thomas Hunt. *The theory of the gene*. New Haven: Yale University Press, 1926.
- MORGAN, Thomas Hunt; Sturtevant, Alfred Henry; Muler, Herman Joseph. BRIDGES, Calvin Blackman. *The mechanism of Mendelian heredity*. New York: Henry Bolt, 1915.
- MORGAN, Thomas Hunt. The theory of the gene. *The American Naturalist*, **51**: 513-544, 1917. Disponível em: <<https://www.journals.uchicago.edu/doi/pdf/10.1086/279629>>. Acesso em: junho de 2020.
- OLBY, Robert C. *Origins of Mendelism*. London: Constable, 1966.
- POLIZELLO, Andreza. *Modelos microscópicos de herança no século XIX; A teoria das estirpes de Francis Galton*. São Paulo, 2009. Dissertação

- (Mestrado em História da Ciência). Pontifícia Universidade Católica de São Paulo. Disponível em: <<https://repositorio.pucsp.br/jspui/handle/handle/13418>> Acesso em: junho de 2020.
- POLIZELLO, Andreza. O desenvolvimento das ideias de herança de Francis Galton: 1865-1897. *Filosofia e História da Biologia*, **6** (1): 1-17, 2011. Disponível em: <<https://www.abfhib.org/FHB/FHB-06-1/FHB-6-1-01-Andreza-Polizello.pdf>> Acesso: junho de 2021.
- RICHMOND, Marsha L. Opportunities for women in early genetics. *Nature Reviews Genetics*, **8**: 897-902, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1038/nrg2200>
- ROBINSON, Gloria. *A prelude to genetics. Theories of a material substance of heredity; Darwin to Weismann*. Lawrence: Coronado Press, 1979.
- WANSCHER, J. H. The history of Wilhelm Johannsens' genetical terms and concepts from the period of 1903 to 1926. *Centaurus*, **19**: 125-147, 1975. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0498.1975.tb00317.x>

Data de submissão: 05/10/2021

Aprovado para publicação: 01/11/2021