

Cromossomos sexuais e determinação sexual?

Gilberto Oliveira Brandão*
Louise Brandes Moura Ferreirat

1 INTRODUÇÃO

O artigo publicado em outubro de 1905 por Edmund Beecher Wilson (1856-1939) aqui traduzido faz parte de um conjunto de pesquisas citológicas realizadas no início do século XX. Insere-se em uma tradição de pesquisa sobre o núcleo e a organização dos cromossomos durante a gametogênese, em particular neste trabalho, sobre a espermatogênese de espécies de *Hemiptera* (Morgan, 1940).

Wilson dedicou-se à Embriologia experimental, sendo que um de seus principais objetos de estudo era o que foi chamado de “organização do óvulo”, bem como a clivagem em células-ovo em diversas espécies. Uma das suas contribuições mais importantes para a Biologia em Citologia foi a série de oito estudos sobre cromossomos publicados entre 1905 e 1912.

O sistema de determinação do sexo mais conhecido é aquele no qual os gametas de machos ou fêmeas são diferentes e, a partir da combinação de determinados cromossomos ocorrem condições para o surgimento de estruturas reprodutivas dos dois sexos durante o desenvolvimento embrionário. Entretanto, outros mecanismos de definição sexual existem para os organismos: em alguns organismos a

* Gilberto Oliveira Brandão. Centro Universitário UniCEUB, *Campus* Asa Norte, SEPN 707/907, Asa Norte, Brasília, DF, CEP 70790-075. E-mail: Gilberto.Brandao@uniceub.br

† Louise Brandes Moura Ferreira. Universidade de Brasília, Faculdade UnB Planaltina, Área Universitária 1, Vila Nossa Senhora de Fátima, Planaltina, Brasília, DF, CEP 73300-000. E-mail: louise@unb.br

definição do sexo é influenciada por condições ambientais; em outros depende da razão entre cromossomos sexuais e autossomos; e ainda há aqueles nos quais existe variação de ploidia entre machos e fêmeas, resultante de partenogênese. Assim, existe uma grande diversidade de sistemas de determinação sexual, o que torna o tema bastante complexo.

No início do século XX essa diversidade de sistemas de individuação sexual dos organismos era investigada. As pesquisas e os artigos publicados entre 1890 e 1910 estão relacionados a três possíveis concepções sobre o tema: a primeira relacionada a fatores extrínsecos dependentes do ambiente e da nutrição do embrião, a segunda intrínseca relacionada a fatores “epigenéticos” presentes nos núcleos de óvulos e espermatozoides e no ambiente celular do óvulo que se manifestam em diferenças morfológicas e fisiológicas no embrião e a terceira, a abordagem hereditária, que investigava a determinação cromossômica do sexo. Esta última, relacionada aos fatores genéticos, intrínsecos à prole, ainda não havia sido plenamente estabelecida. A partir de estudos citológicos que investigavam e descreviam a organização de cromossomos em diversas espécies foi possível o estabelecimento das bases conceituais necessárias para a aceitação das possíveis formas de determinação cromossômica do sexo a partir da segunda década do século XX (Maienschein, 1984).

Entre 1901 e 1902, Clarence Erwin McClung (1870-1946) estudou a espermatogênese em *Orthoptera* e descobriu um tipo de cromossomo, denominado por ele de acessório¹, que poderia estar relacionado à diferenciação sexual. McClung pesquisou espécies de gafanhotos, outros insetos e aranhas e confirmou a existência do cromossomo acessório em outras espécies, assim como já havia sido relatado por outros autores, inclusive para mamíferos. A partir desses conhecimentos, McClung aventou a única explicação possível para a função biológica do cromossomo acessório: a determinação do sexo. Essa hipótese foi importante para os trabalhos de Wilson, que em 1905 investigou o papel diferencial dos cromossomos descobertos na determinação do sexo nas espécies de *Hemiptera* dos gêneros *Anasa*,

¹ O cromossomo acessório de McClung era também chamado de cromossomo heterotrópico ou mesmo de falso nucléolo na literatura especializada.

Protenor, *Alydus*, existindo diferenças no número de cromossomos sexuais entre machos e fêmeas (Brown, 2003). Nettie Stevens (1861-1912) também em 1905 descobriu que as fêmeas do besouro do gênero *Tenebrio* possuíam dois cromossomos acessórios e que esses não determinavam masculinidade e sim feminilidade. Dessa maneira, podemos constatar que o cromossomo denominado acessório nos trabalhos do início do século XX era na verdade um cromossomo sexual, o X. Os trabalhos com cromossomos acessórios foram importantes para possibilitar evidências citológicas concretas que pudessem sustentar a teoria cromossômica do sexo (Martins, 1999).

No trabalho de Wilson traduzido aqui, as diferenças encontradas em machos e fêmeas de espécies do gênero *Hemiptera* eram de dois tipos. Em um dos tipos as células das fêmeas possuíam um cromossomo a mais em relação aos machos (*Protenor belfragei*, *Anasa tristis*, *Alydus pilosulus*). No outro tipo ambos os sexos possuíam o mesmo número de cromossomos, mas um deles era bem menor do que o seu correspondente na fêmea (*Lygæa cursiveus*, *Euchistus fissilis*, *Cænus delius*).

Não havia um consenso com relação à nomenclatura utilizada para designar as variantes cromossômicas entre as espécies ou mesmo algumas organelas celulares. Isso foi ocorrendo aos poucos nos anos que se seguiram. Apesar disso, as conclusões a partir da realização desses estudos do início do século XX mostraram que existiam diferenças nos gametas entre machos e fêmeas e que ordens diferentes de insetos apresentavam modelos da distribuição dos cromossomos diferentes. Mas, o mais importante desses estudos foi relacionar uma característica externa visível, o sexo, a cromossomos especiais.

Esses cromossomos diferentes poderiam ser caracterizados como sendo os atuais cromossomos sexuais que se diferenciam dos autosomos por estarem relacionados à determinação do sexo. Uma das razões prováveis para a reticência de Wilson em relação à determinação cromossômica do sexo pode ter sido causada pela adoção de uma abordagem embriológica que considera os fatores intrínsecos do ambiente celular como determinantes do sexo. Ainda assim, o trabalho de Wilson e o seu artigo aqui apresentado, contribuíram fortemente para o estabelecimento de uma linha investigativa que procurava conectar os fatores genéticos durante a espermatogênese e a ovogênese com o desenvolvimento e estabelecimento dos sistemas reprodutores

e das características sexuais em machos e fêmeas e para o fortalecimento da teoria cromossômica.

2 TRADUÇÃO²: EDMUND BEECHER WILSON, OS CROMOSSOMOS E SUA RELAÇÃO COM A DETERMINAÇÃO DE SEXO EM INSETOS

O material obtido no último verão demonstra com grande clareza que os sexos em Hemiptera exibem diferenças constantes e características nos grupos cromossômicos, de tal forma a não deixar nenhuma dúvida de que existe algum tipo de conexão entre os cromossomos e a determinação do sexo nesses animais. Essas diferenças são de dois tipos. Em um deles, as células da fêmea possuem um cromossomo a mais que as do macho; no outro, ambos os sexos possuem o mesmo número de cromossomos, mas um dos cromossomos no macho é muito menor que seu correspondente na fêmea (o que está de acordo com as observações de Stevens sobre o besouro *Tenebrio*). Esses tipos podem ser designados convenientemente como *A* e *B*, respectivamente. Os fatos essenciais têm sido determinados em três gêneros de cada tipo, a saber: (tipo *A*) *Protenor belfragei*, *Anasa tristis* e *Aludus pilosulus*, e (tipo *B*) *Lygaeus turcius*, *Euschistus fuscus* e *Ceanus delius*. Os grupos cromossômicos foram examinados nas oogônias em [processo de] divisão e nas células foliculares ovarianas da fêmea e nas espermatogônias em [processo de] divisão e nas células somáticas do testículo, no caso do macho.

O tipo *A* inclui aquelas formas (conhecidas desde o artigo de Henking de 1890 sobre *Pyrrhocoris*) em que os espermatozoides são de duas classes. Uma contém um cromossomo a mais (o já nomeado “acessório”³ ou heterotrópico) que a outra. Neste tipo o número de cromossomos somáticos da fêmea é par, enquanto que o número de cromossomos somáticos no macho é um a menos, portanto, ímpar. Os números são no *Protenor* e *Aludus* na fêmea 14, e no macho 13, e

² WILSON, Edmund Beecher. The chromosomes in relation to the determination of sex in insects. *Science*, **22** (564): 500-502, 1905.

³ Wilson afirmou que o cromossomo acessório já era conhecido e citou o artigo de Henking (1890) sobre *Pyrrhocoris*.

em *Anasa*, na fêmea 22 e no macho 21. Um estudo dos grupos de cromossomos nos dois sexos revela os seguintes fatos adicionais. Nas células das fêmeas, todos os cromossomos podem ser arranjados dois a dois formando pares, cada um consistindo em dois cromossomos de tamanho igual. Isso é mais óbvio nos belos grupos cromossômicos de *Protenor*, em que as diferenças de tamanho dos cromossomos são bastante pronunciadas. No macho, todos os cromossomos podem ser então simetricamente pareados com a exceção de um que não apresenta seu par. Este cromossomo é o “acessório” ou heterotrópico e é consequência de seu caráter ímpar que ele seja transmitido somente à metade dos espermatozoides.

No tipo B, todos os espermatozoides contêm o mesmo número de cromossomos (metade do número somático em ambos os sexos). Não obstante, são de duas classes, uma das quais contém um ‘idiocromossomo’ maior e uma que contém um [idiocromossomo] menor. Ambos os sexos têm o mesmo número de cromossomos somáticos (catorze nos três exemplos mencionados acima), mas diferem da seguinte forma: Nas células das fêmeas (oôgonias e células foliculares) todos os cromossomos podem, como no tipo A, estar arranjados dois a dois em pares iguais, e o pequeno idiocromossomo não está presente. Nas células do macho, os cromossomos, exceto dois, podem estar igualmente pareados. Esses dois são os idiocromossomos desiguais, e durante o processo de maturação eles estão distribuídos de tal forma que o menor passe para a metade dos espermatozoides, e o maior para a outra metade.

Esses fatos nos levam, penso eu, a apenas uma interpretação. Dado que todos os cromossomos nas fêmeas (oogônias) podem ser pareados simetricamente, não pode haver nenhuma dúvida de que a sinapse neste sexo origina um número reduzido de bivalentes simétricos⁴ e, conseqüentemente, todos os óvulos recebem o mesmo número de cromossomos (onze em *Anasa* e sete em *Protenor* ou *Alydus*).

[Quanto ao tipo A], este número (11 em *Anasa*, sete em *Protenor* ou *Alydus*) é o mesmo que está presente nos espermatozoides que contêm o cromossomo “acessório”. É evidente que ambas as formas

⁴ A expressão “bivalentes simétricos” significa o par de homólogos associados durante a sinapse (processo de pareamento dos cromossomos) na meiose.

de espermatozoides são funcionais, e que no tipo A, fêmeas são produzidas [a partir de] de óvulos fertilizados por espermatozoides que contém o cromossomo “acessório”, enquanto machos são produzidos de óvulos fertilizados por espermatozoides nos quais falta este cromossomo (o contrário da conjectura feita por McClung). Logo, seja n o número de cromossomos somáticos da fêmea, $n/2$ é o número em todos os óvulos maduros, $n/2$ é o número em metade dos espermatozoides (aqueles que contém o “acessório”), e $n/2 - 1$ o número na outra metade. Dessa forma:

Na fecundação:

Óvulo $n/2$ + espermatozóide $n/2 = n$ (fêmea).

Óvulo $n/2$ + espermatozóide $n/2 - 1 = n - 1$ (macho).

A validade desta interpretação está completamente estabelecida no caso de *Protenor*, como foi mostrado inicialmente por Montgomery. O “acessório” é sem nenhuma possibilidade de erro reconhecido, durante todo o período, pelo seu grande tamanho em qualquer momento. A divisão das espermatogônias mostra invariavelmente apenas um cromossomo grande, ao passo que um par de cromossomos exatamente similares aparece nas divisões das oogônias. Um desses cromossomos na fêmea deve ter sido originado durante a fertilização do núcleo do óvulo, o outro (obviamente o “acessório”) do núcleo do espermatozoide. É evidente, portanto, que todos os óvulos maduros devem conter antes da fertilização um cromossomo de que é o par de origem materna do “acessório” do macho, e que as fêmeas são produzidas por óvulos fertilizados por espermatozoides que contém um grupo similar (isto é, aqueles contendo o “acessório”). A presença somente de um cromossomo maior, do chamado cromossomo “acessório” no núcleo somático dos machos pode ter somente um significado: que os machos se originam de óvulos fertilizados por espermatozoides nos quais falta tal, e que o “acessório” sem par do macho se originou na fertilização do núcleo do óvulo.

No tipo B todos os óvulos devem conter um cromossomo correspondente ao idiocromossomo maior do macho. Na fertilização por um espermatozoide contendo o idiocromossomo maior uma fêmea é produzida, enquanto que a fertilização por um espermatozoide contendo [o idiocromossomo] pequeno produz um macho.

Os dois tipos diferenciados acima (tipo A e tipo B) podem facilmente ser reduzidos a um. Supondo que o idiocromossomo pequeno do tipo B desapareça, os fenômenos tornam-se idênticos àquele encontrado no tipo A. Existe pouca dúvida de que esta tenha sido a origem real do último tipo, e que o cromossomo “acessório” foi originalmente um idiocromossomo grande, e que seu par menor tenha desaparecido. Então o caráter ímpar do cromossomo “acessório” encontra uma explicação completa e seu comportamento perde seu caráter aparentemente anômalo.

Os fatos expostos levam à irresistível conclusão de que existe uma conexão causal de algum tipo entre os cromossomos e a determinação do sexo. Em um primeiro momento eles sugerem naturalmente que os idiocromossomos e os heterotrópicos são realmente determinantes do sexo, tal como foi conjecturado por McClung no caso do cromossomo “acessório”. Análises posteriores mostrarão, entretanto, que grandes, senão insuperáveis dificuldades serão encontradas em qualquer pressuposição de que esses cromossomos são especificamente determinantes do sexo masculino ou feminino. É mais provável, por razões que serão definidas a seguir, que a diferença entre óvulos e espermatozoides seja primariamente devida à diferenças de grau ou intensidade e não de tipo, na atividade dos grupos de cromossomos dos dois sexos; e nós podemos aqui encontrar uma pista para uma teoria geral da determinação do sexo que está de acordo com os fatos observados em Hemíptera.

Um fato significativo que cerca esta questão é que em ambos os tipos (A e B) os dois sexos diferem com respeito à presença dos idiocromossomos ou cromossomos “acessórios” durante os períodos sinápticos e de crescimento, esses cromossomos assumindo no macho a forma condensada, enquanto que nas fêmeas eles permanecem como os outros cromossomos numa condição difusa. Isso indica que durante essas fases que esses cromossomos participam mais ativamente no metabolismo das células das fêmeas que nos machos.

O fator primário na diferenciação das células germinativas pode, entretanto, ser uma questão de metabolismo, ou talvez de crescimento.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BROWN, Susan J. Entomological contributions to genetics: studies on insect germ cells linked genes to chromosomes and chromosomes to Mendelian inheritance. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, **53**: 115-118, 2003.
- MAIENSCHHEIN, Jane. What determines sex? A study of converging approaches, 1880-1916. *Isis*, **75** (3): 456-480, 1984.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. McClung e a determinação do sexo: do equívoco ao acerto. *História, Ciências, Saúde – Manguinhos*, **6** (2): 235-256, 1999.
- MORGAN, Thomas Hunt. Edmund Beecher Wilson. 1856-1939. *Obituary Notices of Fellows of the Royal Society*, **3** (8): 123-138, 1940.
- WILSON, Edmund Beecher. The chromosomes in relation to the determination of sex in insects. *Science*, **22** (564): 500-502, 1905.

Data de submissão: 04/05/2013

Aprovado para publicação: 10/08/2013