

# O papel do núcleo na herança (1870-1900), um estudo de caso: A teoria dos idioblastos de O. Hertwig

---

Lilian Al-Chueyr Pereira Martins \*

---

**Resumo:** Vários pesquisadores, nas duas últimas décadas do século XIX, sugeriram que as características hereditárias fossem transmitidas pelo núcleo celular e – mais particularmente – pelos cromossomos. O objetivo deste artigo é discutir uma das contribuições dentro deste período: a teoria dos idioblastos de Oscar Hertwig. Ele acreditava que as partículas básicas portadoras das características hereditárias, os “idioblastos”, estavam localizadas nos cromossomos nucleares, mas que se agrupavam apenas temporariamente, uma vez que os cromossomos não eram visíveis nas fases de repouso celular. Será também considerado o contexto científico da época, bem como algumas das críticas que Hertwig apresentou em relação a outras teorias de herança como a de Weismann, por exemplo. Este estudo levou à conclusão de que, além da própria pesquisa de Hertwig, as evidências experimentais obtidas a partir da citologia e embriologia por outros autores, contribuíram para que sua proposta se diferenciasse dos modelos microscópicos que haviam sido propostos anteriormente no século XIX como os de Darwin e Spencer, por exemplo.

**Palavras-chave:** história da herança; Hertwig, Oscar; idioblastos

## The role of the nucleus in inheritance (1870-1900), a case-study: O. Hertwig's theory of idioblasts

**Abstract:** During the last two decades of the 19<sup>th</sup> century several researchers suggested that the hereditary characteristics were transmitted by the cell nucleus, particularly by the chromosomes. The aim of this paper is to discuss one of the contributions from this period: Oscar Hertwig's theory of idio-

---

\* Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP. Departamento de Biologia. Avenida dos Bandeirantes, 3900. Monte Alegre. Ribeirão Preto, SP. CEP: 14040-901. E-mail: lacpm@ffclrp.usp.br.

blasts. Hertwig believed that the particles, which were the bearers of the hereditary characteristics, the “idioblasts”, were located on the nuclear chromosomes and could be grouped only temporarily, since the chromosomes could not be seen during the rest phases of the cell division. It will also be taken into account during the scientific context of that time, including Hertwig’s critiques of other theories of inheritance of that time, such as Weismann’s theory of inheritance, for instance. This study led to the conclusion that besides Hertwig’s own research, the cytological and embryological evidence provided by other authors made his proposal different from the previous 19<sup>th</sup> microscopical models such as Darwin’s or Spencer’s ones.

**Key-words:** history of inheritance; Hertwig, Oscar; idioblasts

## 1 INTRODUÇÃO

Vários pesquisadores nas duas últimas décadas do século XIX tais como August Weismann (1834-1914), Carl Nägeli (1817-1891) e William Kethth Brooks (1848-1908) sugeriram que as características hereditárias fossem transmitidas pelo núcleo celular e – mais particularmente – pelos cromossomos.

O objetivo deste trabalho é discutir uma das contribuições dentro desse período: a teoria dos idioblastos de Oscar Hertwig (1849-1922). Uma primeira versão, ainda muito vaga da mesma, foi apresentada em sua obra de 1892, *Die Zell und Gewebe*<sup>1</sup>. Será também considerado o contexto da época, bem como algumas críticas que Hertwig apresentou em relação à teoria de Weismann.

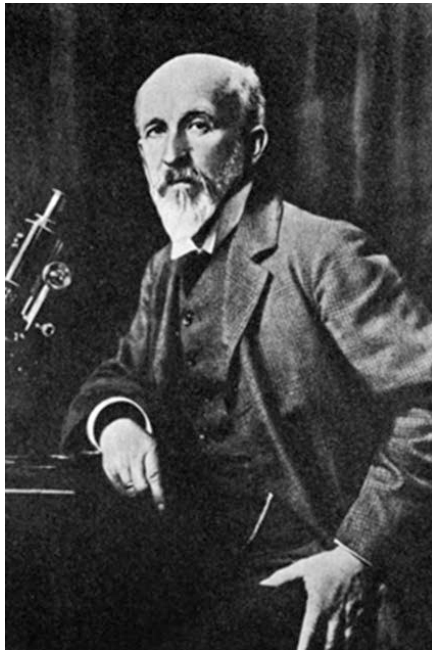
As partículas básicas portadoras das características hereditárias, para Hertwig, seriam os “idioblastos” – algo aproximadamente no mesmo nível que os pangenes de Hugo de Vries (Martins, 2000a, p. 260; Polizello, 2009, pp. 12-15) ou os determinantes de Weismann (Martins, 2000b; Martins, 2003, pp. 60-62; Polizello, 2009, pp. 15-19). Hertwig acreditava que os idioblastos se agrupariam apenas temporariamente nos cromossomos, já que nas fases de repouso celular essas estruturas não eram visíveis. Nas fases intermediárias, ocorreria uma dissolução dos cromossomos em seus idioblastos e, então, os idioblastos se duplicariam. Apenas durante a divisão eles se organizariam novamente em cromossomos. Ou seja: não haveria continuidade

---

<sup>1</sup> Utilizamos a tradução francesa: Hertwig, *La cellule*.

dos cromossomos (Churchill 1970, pp. 434-437). Essa visão de Hertwig permitia imaginar uma fusão efetiva de caracteres paternos e maternos para formar um novo indivíduo e trouxe sérias implicações para a discussão de um aspecto que assumiria grande importância nas fases posteriores: a questão da continuidade ou não dos cromossomos.

Hertwig estudou medicina em Jena, sendo inicialmente aluno de Ernst Haeckel (1834-1919). Foi também aluno de Max Schultze (1825-1874) em Bonn e se tornou assistente no Instituto de Anatomia. Embora em seu primeiro trabalho tratasse de histologia, mais tarde, durante uma viagem ao Mediterrâneo, Hertwig interessou-se pelo estudo da fertilização no ouriço do mar, estimulado por Haeckel. Atuou como docente nas Universidades de Jena e Berlim, lecionando anatomia, anatomia comparada, histologia e teoria do desenvolvimento (Stubbe, 1972, p. 244).



**Fig. 1.** Oscar Hertwig (1849-1922). Fonte: <[http://en.wikipedia.org/wiki/Oscar\\_Hertwig](http://en.wikipedia.org/wiki/Oscar_Hertwig)>.

## 2 UM PANORAMA GERAL DA SITUAÇÃO

Durante o século XIX apareceram várias teorias que apresentavam modelos microscópicos para explicar a hereditariedade como a hipótese da pangênese de Darwin, as unidades fisiológicas de Spencer ou a teoria das estirpes de Francis Galton (1822-1911), por exemplo (Ver a respeito em Castañeda, 1992; Polizello, 2009). Entretanto, até 1870, de um modo geral, elas não se baseavam em evidências citológicas ou experimentais.

No período compreendido entre 1870-1900, a citologia e a embriologia já tinham adquirido certo desenvolvimento, o que auxiliou os estudos sobre a base física da hereditariedade e desenvolvimento. Pode-se dizer que alguns avanços técnicos facilitaram o estudo citológico: a descoberta de novos fixadores e corantes úteis para o estudo das células (especialmente por Paul Ehrlich e seus colaboradores, na década de 1870) e, em 1886, Ernst Abbe desenvolvera microscópios com objetiva de imersão, sem aberração cromática, capazes de ampliações de 2.500 vezes (Moore 1986, p. 617; Coleman, 1963, p. 130; Portugal & Cohen, 1977, pp. 35-36). Com esses avanços, a técnica microscópica chegou próxima ao seu limite máximo de resolução<sup>2</sup>.

No entanto, é importante enfatizar que, mesmo assim, havia grandes dificuldades observacionais. Quando as células não são fixadas e coradas, é difícil observar seu conteúdo. Por outro lado, quando se observa células mortas, fixadas e coradas, não é possível determinar qual a sequência de eventos que leva a cada situação (por exemplo, durante a divisão celular). Além disso, suspeitava-se que o processo de fixação e utilização de corantes poderia introduzir “artefatos”, ou seja, falsas aparências simulando estruturas celulares inexistentes. Por fim, aquilo que era observado precisava ser *interpretado*, e essa interpretação dependia muito das suposições teóricas do observador (Baxter & Farley, 1979, p. 139).

Era extremamente importante entender a natureza dos diferentes eventos que ocorrem durante a fertilização. Desde o século XVIII, através dos experimentos de Lazzaro Spallanzani (1729-1799), sabia-

---

<sup>2</sup> Apenas os microscópios de contraste de fase e eletrônicos, no século XX, ultrapassaram a resolução desses microscópios do final do século XIX.

se que o espermatozóide desempenhava um papel essencial na fertilização<sup>3</sup>. Porém, não se soube como isso ocorria até 1875 (Stubbe, 1972, p. 246). Na década de 1870, o processo de fecundação foi estudado detalhadamente por vários investigadores. Um passo importante foi dado por Leopold Auerbach, que em 1874 observou a existência de dois núcleos em ovos de vermes (*Ascaris nigrovenosa* e *Strongylus auricularis*), logo após a fertilização. Ele percebeu que os núcleos se deslocavam até o centro do ovo e se fundiam. Depois disso, ocorria a primeira divisão celular (Portugal & Cohen, 1977, p. 43). Estimulado por esse trabalho, Oscar Hertwig (em 1875) estudou a fecundação de ouriços do mar (*Toxopneustes lividus*)<sup>4</sup>, em seu estado natural e conseguiu registrar cada estágio do processo através de preparações microscópicas coradas. Hermann Fol (em 1877) estudou a fertilização da estrela do mar. Eles concluíram que um núcleo de espermatozóide entrava no óvulo, onde se fundia com seu núcleo (Baxter & Farley, 1979, p. 140), ou seja, nas palavras de Hertwig, que “a fertilização dependia da fusão de dois núcleos sexualmente diferenciados” (Stubbe, 1972, p. 246). Embora Hertwig não tivesse visto o processo de penetração, seu trabalho sugeria fortemente que a fertilização era realizada por um único espermatozóide<sup>5</sup>. Argumentou que essa fusão de dois núcleos era o objetivo da fertilização e efetivamente apresentou evidências contrárias à antiga crença (ainda aceita por Charles

---

<sup>3</sup> Sobre as contribuições de Spallanzani, ver, por exemplo, Prestes, 2003.

<sup>4</sup> A escolha do material de estudo era muito importante. Hertwig utilizou o ouriço do mar por ter sexos separados, permitindo inseminação artificial; por ter ovos pequenos e facilmente visíveis ao microscópio; e pela facilidade de conservar óvulos e espermatozóides na água do mar (Portugal & Cohen, 1977, p. 44).

<sup>5</sup> Estudando a fecundação de óvulos do ouriço do mar, Hertwig observou, na verdade, que logo após a fertilização os óvulos pareciam ter dois núcleos. Um deles aparecia perto da superfície e Hertwig *imaginou* que fosse proveniente do espermatozóide. O outro, central, parecia ser o núcleo original do óvulo. Após 10 minutos, o núcleo periférico se aproximava do núcleo central e após mais alguns minutos só se via um núcleo. Isso sugeria que os núcleos do espermatozóide e do óvulo se fundiam em um só (Moore 1986, p. 630; Coleman 1963, p. 137). É claro que, também aqui, houve dúvidas, debates e críticas. Inicialmente, Strasburger e Van Beneden ofereceram grande resistência às ideias de Hertwig. Foi principalmente o trabalho de Fol que convenceu a maior parte dos pesquisadores (Coleman, 1963, p. 138).

Darwin) de que vários espermatozoides eram necessários para fertilizar um único óvulo.

No final da década de 1870 e início da década seguinte, a embriologia se beneficiou com os estudos de Charles Whitman (1878), Carl Rabl (1879), Edoard Van Beneden (1884), dentre outros. Eles observaram que o processo de formação do embrião, por divisão do óvulo fecundado, era perfeitamente regular e ordenado, o que permitia seguir a formação de cada tecido ou órgão, célula por célula.

O processo de divisão celular, que era inicialmente concebido apenas como uma divisão total, de uma só vez, de todo o seu conteúdo (Coleman, 1963, p. 130) passou a ser visto de outra forma com os trabalhos de Otto Butschli (1848-1920), Eduard Strasburger (1844-1912), O. Hertwig e Hermann Fol (1845-1892). Eles mostraram que o núcleo sofria modificações fora da divisão celular e não desaparecia como se pensava antes (Hertwig, 1903, pp. 188-189). Em 1873, Anton Schneider descreveu aquilo que chamamos de cromossomos em várias etapas da divisão celular, notando que a metade deles ia para cada uma das novas células (Baker, 1955, p. 463). Ele observou o processo que ocorre na divisão celular, que chamamos de mitose, percebendo que a divisão do núcleo ocorria antes do que a do corpo celular. Ele observou o surgimento de certos “fios”<sup>6</sup> e sua separação, durante a divisão. A partir de então, o papel do núcleo na divisão celular passou a ser considerado de grande importância.

As descrições nucleares típicas da década de 1880, como as de Strasburger (ver Strasburger, em Suñer, *Classics of biology*, pp. 87-88), por exemplo, indicavam claramente a existência de uma rede ou estrutura no núcleo em repouso (na intérfase), que depois se transformava em um fio contínuo; os cromossomos resultariam da *quebra* desse fio em segmentos. Estes sugeriam que os cromossomos eram constituídos por uma série de pequenos discos unidos entre si, o que era compatível com essas transformações. Apenas as partículas ou discos cromáticos teriam uma existência contínua. Os cromossomos seriam estruturas temporárias (*Ibid.*, p. 89)<sup>7</sup>. Nesse sentido, Hertwig

---

<sup>6</sup> Esses “fios” eram aquilo que chamamos de “cromossomos”. Tal tipo de componente celular já havia sido descrito algumas vezes, antes, mas sem atrair atenção.

<sup>7</sup> Outro pesquisador, Walther Flemming, que havia feito estudos detalhados sobre a

apresentou uma mudança em relação ao conceito de núcleo admitido por Mathias Schleiden e Theodor Schwann (ver a respeito em Prestes, 1997). Hertwig assim se expressou:

Nós não definimos mais, como Schleiden e Schwann, o núcleo como uma pequena vesícula que se situa na célula, mas como um quantum de propriedades nucleares especiais distintas do protoplasma e diferenciadas até certo ponto, substâncias que podem aparecer sob formas muito diversas, tanto no estado de repouso quanto no estado de divisão. (Hertwig, 1903, p. 37)

Acerca da segmentação nuclear em vários animais e vegetais, Hertwig comentou:

A essência desse processo consiste na separação nítida das diversas substâncias químicas que existem no núcleo em repouso, adquirindo dispositivos típicos e entrando em relação direta com o corpo protoplásmico, após a desapareição da membrana nuclear. O que importa aqui é a disposição regular da nucleína<sup>8</sup>. É ela que foi melhor estudada em detalhes, enquanto que aquilo que concerne ao tipo das outras substâncias do núcleo é ainda, sob muitos pontos de vista cercado de obstáculos. (Hertwig, 1903, p. 17)

Ao estudar a mitose em *Salamandra maculata*, Walter Flemming supôs que na prófase os cromossomos estariam unidos por suas extremidades, formando um tipo de novelo contínuo, que se quebraria somente durante a divisão celular em cromossomos isolados. Na intérfase, ele considerava que a cromatina formava um tipo de teia ou rede (Portugal & Cohen, 1977, p. 39; Baker, 1955, p. 469).

Em 1881, Wilhelm Pfitzner observou grandes filamentos cromáticos na salamandra, de modo análogo a Flemming. Ele ilustrou um artigo com um segmento de fibrila que se apresentava como uma corda dupla de grãos esféricos. Ele acreditava que os grânulos cromá-

---

mitose tanto em células vivas como em células fixadas de salamandra, continuou considerando os cromossomos como sendo estruturas temporárias, enquanto que os microssomos (discos de cromatina) seriam permanentes, e, portanto, mais importantes (Portugal & Cohen, 1977, p. 39; Baker, 1955, p. 469).

<sup>8</sup> Em 1869, Johann Miescher isolou uma nova substância, rica em fósforo, extraída dos núcleos celulares e que denominou *nucleína* (Portugal & Cohen, 1977, p. 15). Mais tarde, essa substância seria identificada como o atual DNA.

ticos eram moléculas grandes e complexas, constituídas por muitos átomos e que eles se quebravam em dois durante a divisão. O mesmo tipo de evidência foi utilizado por E. G. Balbiani, do *College de France*, nos óvulos de coelho (Robinson, 1979, p. 143).

Até 1882, não havia surgido a preocupação de contar os cromossomos, pois parecia tratar-se de corpos temporários. Nesse ano, no entanto, Flemming contou cromossomos em salamandras e Strasburger estabeleceu o número de cromossomos de algumas liliáceas. Trabalhos posteriores de Karl Rabl, Nussbaum e Van Beneden confirmaram a existência de um número definido em várias espécies (Stubbe, 1972, p. 248). Rabl, em 1885, considerou que os cromossomos tinham existência contínua (mesmo quando não podiam ser vistos) e individualidade. Defendeu que eles não perdiam sua individualidade e não se fundiam em um fio único (como Flemming acreditava), pois na salamandra ainda podiam ser vistos como isolados, um pouco antes de se tornarem invisíveis (Portugal & Cohen, 1977, pp. 45-46).

Em suas investigações Flemming, Van Beneden e Heuser, em 1883 e 1884, constataram que durante a divisão celular os cromossomos se dividiam longitudinalmente, e que as duas metades de cada cromossomo passavam para os dois núcleos das células filhas. Concluíram que a divisão da substância nuclear era um cuidadoso processo de separação, em partes qualitativamente iguais, de todo o material dos cromossomos. Foi esse processo que levou os partidários da pré-formação nuclear a defender que o processo teria por objetivo produzir cópias exatas dos cromossomos originais na célula-filha (Bowler, 1989, p. 87).

Na mesma época, Van Beneden observou que, durante a fertilização do óvulo do verme *Ascaris megalcephala*, os cromossomos da prole provêm em igual número das duas células germinais, portanto, em igual número de ambos os progenitores. Porém, ele apresentou uma interpretação curiosa da fecundação. Supôs que o óvulo fecundado, que vai produzir o organismo, é de natureza hermafrodita, por provir da união de um elemento masculino e de outro feminino (Churchill 1970, p. 430). Todas as células do organismo teriam essa mesma característica hermafrodita, que precisaria ser alterada na produção das células germinativas. Assim, na produção dos óvulos, seria necessário ocorrer a expulsão da metade masculina do material nuclear, e essa



seria a razão da formação dos corpúsculos polares (Baxter & Farley 1979, p. 142; Portugal & Cohen, 1977, p. 46). De acordo com essa visão, os cromossomos de origem materna e paterna nunca se fundiam e mantinham sua identidade durante todas as fases do ciclo celular. Este argumento foi severamente contestado por Hertwig.

Embora vários estudiosos houvessem encontrado indícios de que o núcleo desempenhava um importante papel na hereditariedade e que os cromossomos tinham relação com o processo, não havia unanimidade a este respeito. Vários deles, como Rudolph Fick, consideravam que isso tudo “não era produto da microscopia e que não passava de uma filosofia celular”. Fick, dentre outros, não aceitava que os cromossomos mantivessem sua individualidade durante a divisão celular (Robinson, 1979, p. 187).

### 3 O NÚCLEO E A HEREDITARIEDADE

Em 1884-1885, O. Hertwig, Rudolf Kölliker e Strasburger sugeriram que o núcleo celular – e, mais particularmente, a substância nuclear ou cromatina – deveriam ser considerados como sendo os portadores da base física da hereditariedade<sup>9</sup>. Strasburger estudou o processo de fertilização em vegetais, e concluiu que o núcleo masculino contido nos grãos de pólen penetrava no óvulo (Portugal & Cohen, 1977, p. 47).

Hertwig fez as seguintes considerações a respeito da hereditariedade:

As células sexuais devem possuir propriedades e características numerosas, que nos são ocultas, mas cuja existência torna possível o produto final. Esses caracteres escondidos ou latentes manifestam-se progressivamente no curso do desenvolvimento e são chamados tendências (*Anlagen*). O organismo desenvolvido é até certo ponto, pré-formado ou está potencialmente contido no conjunto das tendências. (Hertwig, 1903, p. 313)

---

<sup>9</sup> Haeckel já havia sugerido tal concepção em 1866, porém sem nenhuma base fatural. Deve-se notar que Hertwig e Strasburger foram alunos de Haeckel e que suas ideias podem ter influenciado as pesquisas daqueles (Coleman 1963, p. 128, pp. 145-146).

Hertwig e Strasburger admitiam a hipótese de que os núcleos são portadores dos caracteres hereditários, atribuindo à substância nuclear um papel diferente daquela que constitui o protoplasma. Para isso eles se basearam no estudo dos fenômenos da fecundação e em reflexões teóricas (ver Hertwig, 1903, p. 323). Os estudos da divisão celular pareciam indicar que todas as células recebiam sempre núcleos iguais, constituídos por cromossomos iguais aos das células-mãe. Como poderia surgir a diferença entre os vários tipos de células dos tecidos nervoso, epitelial, ósseo, etc.? No decorrer da década de 1880, Wilhelm Roux (1850-1924) sugeriu que poderia haver uma distribuição de cromossomos qualitativamente diferentes entre as células filhas, de tal modo a torná-las diferenciadas (Portugal & Cohen, 1977, p. 47).

A partir da década de 1880 surgiram diversas teorias de hereditariedade tais como a do “idioplasma” de Nägeli (1884), a do “plasma germinal” de Weismann (1885), a dos “pangenes” de De Vries (1889), a segunda teoria (dos “determinantes”) de Weismann (1892), a teoria dos “idioblastos” de Hertwig (1892) etc. Durante as décadas de 1880 e 1890, houve uma contínua troca e influência mútua de estudos teóricos e experimentais<sup>10</sup>.

Deve-se enfatizar que, nesse período, não existia uma distinção rígida entre estudos sobre hereditariedade e alguns outros campos – como o estudo de citologia, fertilização, embriologia ou ontogenia, regeneração de tecidos, evolução etc.

---

<sup>10</sup> Houve várias outras propostas durante essa fase, que não serão apresentadas aqui porque tiveram menor impacto. Jaeger (1879) procurou alterar a teoria de Darwin, substituindo as gêmulas por certas substâncias odoríficas, capazes de penetrar as paredes celulares. Brooks (1883) modificou a hipótese da pangênese, supondo que apenas nos machos há emissão de gêmulas e que só eles podem produzir em seus descendentes efeitos devidos às características adquiridas. As fêmeas, pelo contrário, só possuiriam germes imutáveis (como os de Galton). Estas e várias outras propostas podem ser estudadas em Délage, 1903, pp. 596-622.

## 4 ARGUMENTOS EM FAVOR DO PAPEL DO NÚCLEO NA HEREDITARIEDADE

Baseando-se nas evidências favoráveis à relevância do papel do núcleo na hereditariedade que haviam sido obtidas tanto por Flemming e outros citologistas, como por embriologistas experimentais como Pflüger, por exemplo (ver Robinson, 1979, pp. 150-51), Hertwig apresentou de forma extremamente clara os principais argumentos, em número de quatro, em favor de que o núcleo seria o portador de elementos responsáveis pelas tendências hereditárias (ver Hertwig, 1903, p. 324). São eles:

- I) A substância hereditária masculina e a substância hereditária feminina são equivalentes.
- II) A substância hereditária, multiplicando-se, reparte-se uniformemente por todas as células derivadas do ovo fecundado.
- III) A substância hereditária é impedida de aumentar de uma geração a outra.
- IV) O protoplasma é isotrópico.

Vamos analisar mais detalhadamente os argumentos de Hertwig:

- I) As substâncias hereditárias masculina e feminina são equivalentes, em quantidade (Hertwig, 1903, p. 324).

De acordo com Hertwig, como o filho é geralmente uma mistura de seus progenitores, ele recebe iguais proporções de características do pai e da mãe e, portanto, os dois progenitores devem ter transmitido também iguais quantidades de substâncias portadoras dessas características<sup>11</sup>. Hertwig utilizou também as evidências (obtidas por Nägeli) de que os resultados de cruzamentos recíprocos são equivalentes, ou seja: cruzando-se a fêmea da espécie (ou variedade) *A* com o macho da espécie (ou variedade) *B*, obtêm-se híbridos iguais aos que surgem quando se cruza a fêmea de *B* com o macho de *A* (Coleman 1963, p. 147)<sup>12</sup>.

---

<sup>11</sup> Implicitamente, Hertwig estava assumindo que o efeito do material hereditário depende de sua quantidade e que efeitos iguais deveriam corresponder a quantidades iguais.

<sup>12</sup> O fenômeno não é totalmente geral; mas Hertwig preferiu se basear apenas nos casos que “dão certo”.

No caso de animais superiores, o espermatozóide e o óvulo são de tamanhos muito diferentes: o óvulo pode ter um volume cem milhões de vezes superior ao do espermatozóide. Por outro lado, seus núcleos possuem quantidades equivalentes de cromatina, conforme havia sido mostrado por Hermann Fol e Van Beneden; e podem, por isso, ser os portadores das características hereditárias. De acordo com Yves Délage:

Hertwig constatou que a cabeça do espermatozóide, formada essencialmente por um núcleo celular, penetra sozinha no óvulo [*oëuf*] e se une ao núcleo do óvulo virgem [*oëuf virgin*] para formar o núcleo do óvulo fecundado. A divisão desse ovo [*oëuf*] far-se-á de tal modo que todos os núcleos das células do organismo produzidos, sem exceção, serão formados por metade das substâncias do núcleo materno e metade das substâncias do núcleo paterno. Entretanto, o citoplasma das células é de origem exclusivamente materna, pois deriva do citoplasma proveniente do óvulo. Ora, esse organismo herdará certos caracteres do pai e, esses caracteres serão considerados sobre a célula e seu citoplasma: é preciso que eles tenham sido desenvolvidos sob a influência do núcleo. [...]

As novas teorias de hereditariedade, a de De Vries a de Weismann em particular, repousam sobre essa noção. Todas localizam no núcleo o *idioplasma*, quer dizer, a porção ativa do plasma celular. (Délage, 1907, pp. 92-93)

É claro que poderia existir alguma outra parte da célula que fosse também de tamanho equivalente no espermatozóide e no óvulo. Mas como não se conhecia nenhum outro elemento com propriedades iguais, a conclusão mais aceitável era a de que a substância nuclear era a portadora dos elementos responsáveis pelas características hereditárias.

II) A substância hereditária, ao se multiplicar, divide-se uniformemente por todas as células que resultam do óvulo fecundado (Hertwig, 1903, p. 325).

Todos os óvulos e todos os espermatozoides produzidos por um indivíduo contêm a mesma quantidade de material hereditário que o óvulo e o espermatozóide que formaram o indivíduo – caso contrário, as espécies não se propagariam do modo que se propagam. Portanto, a divisão do material hereditário deve ser feita de um modo tal

que em cada divisão celular as células filhas recebam quantitativamente e qualitativamente parcelas iguais desse material hereditário.

Hertwig chamou a atenção para o fato de que em todas as células dos tecidos de cada animal e vegetal, o núcleo apresenta uma surpreendente uniformidade, tendo sempre a mesma forma e volume – enquanto que o citoplasma varia muito de volume, dependendo do tecido. Além disso, o processo de divisão celular faz com que cada conjunto de cromossomos se divida em duas partes qualitativa e quantitativamente iguais, como deve ocorrer com o material hereditário.

Note-se que, neste ponto, Hertwig se colocou contra as ideias de Weismann, de existência de dois tipos de divisão celular e de diferença entre células somáticas e reprodutoras, sob o ponto de vista de seu idioplasma. Ele lembrou que tal hipótese entrava em contradição com fatos conhecidos da geração e da regeneração: nos vegetais e animais inferiores, praticamente qualquer parte do organismo é capaz de produzir o vegetal ou animal inteiro; e mesmo em alguns vegetais e animais superiores, há processos de regeneração de órgãos complexos inteiros.

III) A substância hereditária é impedida de aumentar de uma geração a outra (Hertwig, 1903, p. 329).

Não se pode conceber que a substância responsável pela transmissão dos caracteres hereditários possa ir aumentando de uma geração a outra, de um modo significativo. No entanto, quando um espermatozóide e um óvulo se unem, seus conteúdos nucleares se somam. Se esses conteúdos contêm a substância hereditária, o ovo fecundado contém o dobro de substância hereditária que as células germinais que o formaram. Portanto, deve haver algum mecanismo pelo qual a substância hereditária é reduzida antes ou após a união dos dois gametas.

Hertwig indicou que, pela divisão redutora (atualmente chamada de meiose), durante a formação dos óvulos e dos espermatozoides, a quantidade de material nuclear é reduzida pela metade. Portanto, esse material se comporta exatamente como deveríamos esperar, se supusermos que ele é o material hereditário.

Weismann admitia que, na redução, havia a eliminação de metade dos muitos *ids* existentes nos cromossomos maternos e paternos.

Depois, na fecundação, haveria a união dos cromossomos provenientes do pai e da mãe, restaurando a quantidade inicial. Mas esses cromossomos ficariam quase isolados uns dos outros. Pelo contrário, Hertwig (assim como Nägeli e De Vries) admitia que há uma fusão dos idioblastos de origem paterna e materna. A partir dessa fusão, já não se poderia mais distinguir o que veio do pai ou da mãe.

Para Weismann, cada cromossomo conteria muitos *ids* e, portanto, muitos determinantes com papéis equivalentes (homólogos). Hertwig considerou essa hipótese como uma complicação desnecessária. Para compreender a divisão redutora, bastava supor que existisse em cada célula *um par* de idioblastos equivalentes. Nada impediria, no entanto, que houvesse quatro, oito ou mais idioblastos equivalentes.

IV) O protoplasma é isotrópico (Hertwig, 1903, p. 333).

No século XVIII e mesmo mais recentemente, alguns autores haviam suposto que o óvulo conteria, em seu volume, partículas extremamente pequenas apresentando um germe, uma miniatura do organismo adulto. A produção do organismo seria, então, um processo no qual cada parte do ovo acabaria por produzir diferentes tipos de células e tecidos, formando enfim todo o organismo. Uma versão recente, discutida por Hertwig, havia sido proposta por Wilhelm His, em 1874 (Coleman 1963, p. 148). Ele sugeriu que o protoplasma do óvulo já tinha uma estrutura predeterminada que dirigia o desenvolvimento do embrião. Outros autores aceitavam a mesma ideia, como E. R. Lankester, que em 1877 afirmava: “Embora a substância de uma célula [citoplasma] possa parecer homogênea sob o microscópio mais poderoso, é bastante possível, quase seguro, que ela contenha, já formadas e individualizadas, diversos tipos de moléculas fisiológicas” (Lankester *apud* Gilbert 1978, p. 311).

Contra tal tipo de suposição, Hertwig argumentou que, se os órgãos do embrião já estivessem preformados no óvulo, isso excluiria qualquer participação do pai nas características dos filhos. Por outro lado, mencionou experimentos de Pflüger (1883-4), Born (1884), pelos irmãos Hertwig (1887) e Boveri (1887), que mostravam que o ovo fecundado era isotrópico. Nesses experimentos, Pflüger e Born estudaram o processo de segmentação do ovo de rãs. Em condições normais, esses ovos possuem dois hemisférios diferentes: um pigmentado de negro e o outro mais claro e mais denso. Na água, o

hemisfério negro se posiciona normalmente para cima e a segmentação se processa em torno de um eixo vertical, que une o pólo do hemisfério negro ao pólo do hemisfério claro. Se o ovo já possuísse uma estrutura interna que determinasse a estrutura do indivíduo adulto, o processo de segmentação seria determinado apenas por fatores internos. No entanto, mudando-se a posição do ovo, muda o processo de segmentação. Colocando-se, por exemplo, o eixo do ovo em uma posição horizontal forçada, ao invés de sua posição natural vertical, o processo de segmentação não se dá mais seguindo o eixo do ovo. Pelo contrário: ele se dá em torno de um novo eixo vertical. Portanto, o processo de segmentação é determinado por fatores externos (força da gravidade) e não por uma estrutura interna prévia. Apesar dessa mudança, tais ovos produziam embriões normais.

Embora Hertwig fosse favorável à ideia de que o núcleo era o portador dos elementos responsáveis pela hereditariedade e controlador do desenvolvimento, ele criticou o experimento de Theodor Boveri com ouriços do mar<sup>13</sup> como não tendo sido feito de forma adequada, alegando que a fertilização havia sido feita sem isolar os fragmentos não nucleados (Gilbert, 1978, p. 314).

## 5 O PROCESSO DE DIFERENCIAÇÃO, DESENVOLVIMENTO E DETERMINAÇÃO DO SEXO

Para explicar a diferenciação ontogenética, como Hertwig já havia rejeitado a teoria de Weismann, passou a analisar as alternativas existentes. Ele deu preferência à hipótese de De Vries, segundo a qual todos os núcleos celulares seriam equivalentes e conteriam os mesmos idioblastos, mas que, além disso, a maior parte deles se manteria inativa, enquanto que alguns apenas entrariam em atividade, crescen-

---

<sup>13</sup> Boveri fertilizou fragmentos de óvulos não nucleados de *Sphaerechinus granularis* com espermatozoides de um outro ouriço do mar, *Echinus microtuberculatus*. Como o eixo do esqueleto desses dois ouriços era bastante diferente, pelo resultado daria para concluir se era o núcleo (do espermatozoíde) ou o citoplasma (do fragmento de óvulo não nucleado) que controlava a estrutura que estava se desenvolvendo. Como a larva híbrida produzida tinha apenas os eixos do esqueleto do progenitor e não da progenitora, Boveri concluiu que o núcleo era o controlador do desenvolvimento (ver Gilbert, 1978, p. 314).

do, multiplicando-se e saindo do núcleo, passando a se manifestar no citoplasma e determinando as características da célula. Esses idioblastos ativos, no citoplasma, foram chamados por Hertwig de “plasomos” (um nome já utilizado antes por Julius Wiesner, em outro sentido). Os vários corpúsculos celulares capazes de se dividir seriam formados por tais plasomos.

Hertwig não apresentou, no entanto, uma explicação para o processo que leva alguns idioblastos a se tornarem ativos enquanto outros ficam inativos, em cada tipo de célula.

Em uma obra posterior, *Zeit und Streitfragen der Biologie*,<sup>14</sup> publicada em 1894, Hertwig desenvolveu uma crítica sistemática a Weismann e apresentou melhor suas próprias idéias.

Nesta obra, Hertwig se propôs explicar o processo de diferenciação celular, dentro de sua própria concepção de que todas as células possuiriam idioplasmas idênticos. Ele assumiu que as causas seriam externas à célula.

As causas que reconhecemos são, primeiro, as mudanças contínuas de relações mútuas que as células sofrem à medida que crescem em número pela divisão e, segundo, a influência das coisas circundantes sobre o organismo. (Hertwig, s.d., p. 103).

Todas as células do organismo seriam produzidas idênticas às suas mães. Hertwig não imaginava o organismo como um tipo de mosaico de células diferentes, e sim células iguais que se diferenciaram por um desenvolvimento. Como evidência direta de que o meio podia influenciar a manifestação de características do organismo, Hertwig citou que, dependendo da nutrição e do clima, algumas árvores podem ter só folhas ou apresentar flores. Ele mencionou também um interessante experimento que havia feito, que mostrava a influência externa sobre o processo de desenvolvimento e diferenciação: tomando-se um ramo de salgueiro, qualquer uma de suas extremidades podia produzir raízes, dependendo das condições externas: a extremidade que é mantida úmida e no escuro produz raízes, mas estas nunca aparecem na extremidade que é mantida iluminada. Mencionou ainda que os agricultores são capazes de transformar um broto em

---

<sup>14</sup> Utilizamos a tradução inglesa: Hertwig, *The biological problem of to-day*.



um ramo, uma flor ou um espinho, por manipulações externas (Hertwig, 1903, p. 116). Algo semelhante é observado em animais inferiores, como pólipos. Mesmo em animais superiores e no homem, as mucosas podem adquirir as qualidades e aspecto da epiderme externa, em casos de fístulas, por exemplo, ao ficarem expostas durante algum tempo ao ar (Hertwig, s.d., p. 118).

Hertwig acreditava que o próprio sexo seria determinado por condições externas e não por fatores internos ao ovo.

Machos e fêmeas, sejam eles mais ou menos diferentes, surgem do mesmo material germinal. O material germinal em si mesmo é desprovido de sexo; quer dizer: não há material germinal masculino e feminino. (Hertwig, s.d., p. 123).

Como evidência disso, Hertwig mencionou que, na partenogênese, podem ser produzidos tanto indivíduos machos quanto fêmeas. Descreveu também experimentos de François Émile Maupas (1891) com uma rotífera (*Hydatina senta*): pela alteração da temperatura ambiente na qual ficava a fêmea jovem, durante a época de formação dos ovos, ele foi capaz de produzir uma grande maioria de machos ou de fêmeas. Hertwig indicou que algo semelhante ocorreria com melões, que, dependendo da temperatura, produzem apenas flores masculinas ou femininas.

Levando em conta todas essas evidências, Hertwig admitia (como muitos outros em sua época) que não existiria diferença essencial entre machos e fêmeas: o material hereditário seria o mesmo, mas manifestaria um sexo ou outro dependendo de condições externas. Isso seria um exemplo de como os idioblastos podiam estar presentes, mas manifestarem-se ou não, em certos casos, dependendo de influências do ambiente.

Durante a evolução do organismo individual, Hertwig supôs que cada célula se desenvolvesse de uma forma ou outra, dependendo de sua colocação no organismo (sua relação com outras células) e de influências externas. Mas não tentou indicar como essas influências poderiam atuar sobre o material nuclear e ativar uma parte ou outra do mesmo. Conforme comentou Yves Délage:

[...] mesmo se as condições ambientais pudessem por si só fazer tudo isso, continuaria sendo improvável que elas utilizassem, como inter-

mediário, unidades representativas especiais migrando, sob sua influência, do núcleo para o citoplasma?”. (Délage, 1903, p. 696)

## 6 CRÍTICAS DE HERTWIG À TEORIA DE WEISMANN

No livro intitulado *The biological problem of to-day*, Hertwig criticou vários aspectos da teoria de Weismann. Para isso, ele se baseou em estudos embriológicos que haviam sido feitos recentemente. Ele criticou principalmente o que considerava como sendo aspectos imaginários da teoria de Weismann e sua semelhança com as teorias da preformação. Nesse sentido, ele comentou:

Para satisfazer nossa ânsia por causas, os biólogos transformam a complexidade visível do organismo adulto em uma complexidade latente do germe, e tentam exprimir isso por símbolos imaginários... Assim, de modo ardiloso, eles preparam um travesseiro sonífero para nossa ânsia de causalidade... Mas esse travesseiro de sono é perigoso para a pesquisa biológica; quem constrói tais castelos no ar confunde facilmente seus tijolos imaginários, inventados para explicar a complexidade, com pedras reais. Ele se enreda nas malhas de seus próprios pensamentos, que lhe parecem tão lógicos, que finalmente confia mais no trabalho de sua própria mente do que na própria natureza. (Hertwig, s.d., pp. 11-2)

Hertwig afirmou que a teoria de Roux-Weismann era quase um retorno ao preformacionismo. Não solucionava, mas fugia do problema do crescimento (Bowler, 1989, p. 81).

## 7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo mostrou que o esclarecimento da importância do núcleo para a hereditariedade foi o resultado de um trabalho coletivo que envolveu várias áreas de estudo (como embriologia, citologia, cruzamentos experimentais, etc.). Dentro deste contexto, foram bastante importantes as contribuições de Hertwig.

Por outro lado, foi possível perceber que as contribuições de Hertwig e de diversos outros investigadores dentro do período considerado (1870-1900), diferenciam-se daquelas do período anterior como as de Darwin e Spencer por serem baseadas em um estudo

citológico, além de um maior desenvolvimento dos estudos embriológicos comparando com a situação encontrada no período anterior. O desenvolvimento da microscopia, incluindo aparelhagem e técnicas (corantes) facilitou o processo, embora não tivesse eliminado todas as dificuldades.

Em relação ao papel do núcleo na hereditariedade, a ideia de Hertwig de que ele seria um *quantum* de propriedades e não uma vesícula como Schleiden e Schwann pensavam, baseava-se em vários experimentos que haviam sido feitos no período tanto por ele próprio (com os ouriços do mar) como por outros investigadores. Contribuíram também para essas conclusões de Hertwig os estudos citológicos de fertilização, mostrando a união do núcleo do óvulo com o núcleo do espermatozóide que eram do mesmo tamanho, e os estudos de gametogênese, mostrando que havia uma redução dos cromossomos para formar as células germinativas e que cada progenitor contribuía com o mesmo número de cromossomos. Os estudos embriológicos, por sua vez, mostravam que havia uma regularidade nas divisões do ovo ou zigoto formando tecidos, órgãos, sistemas.

Mais especificamente, em relação à teoria de hereditariedade de Hertwig, pudemos constatar que ela, de um modo geral, era condizente com a situação da época. Como os cromossomos desapareciam durante a intérfase reaparecendo depois, passando a seguir por um período de duplicação, etc. era plausível supor que os idioblastos neles contidos também se comportassem da mesma forma e que, como os cromossomos, não tivessem continuidade. Por outro lado, não era possível ver os idioblastos ao microscópio, como também durante muito tempo não foi possível ver os fatores, mais tarde chamados genes. Assim, lidar com inobserváveis não representava exatamente um problema.

É interessante mencionar que através de sua teoria da hereditariedade Hertwig procurou também explicar a diferenciação e o desenvolvimento, embora parte de sua explicação não seja aceita atualmente. Haveria idioblastos no núcleo (a maioria inativos), sendo que alguns passariam para o citoplasma tornando-se ativos e onde agiriam na célula. Cada célula iria se desenvolver de acordo com sua posição no organismo e influências externas. Entretanto, ao contrário de De

Vries, ele não indicou como essas influências externas agiriam na célula.

Quanto à explicação oferecida por Hertwig para a determinação do sexo através de fatores externos<sup>15</sup>, podemos dizer que era plausível na época já que para ele o material germinal era constituído pela mistura dos dois sexos, formando, portanto, a seu ver, algo diferente e desprovido de sexo. Essa visão se harmoniza com a ideia aceita por diversos estudiosos da época de que os cromossomos não manteriam sua individualidade. Além disso, havia evidências experimentais de casos de partenogênese, onde tanto podiam ser produzidos machos como fêmeas. Nesse período discutia-se se o sexo era determinado por causas internas ou externas e essa discussão se prolongou durante muitos anos.

## AGRADECIMENTOS

A autora agradece à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio recebido que viabilizou esta pesquisa.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAKER John. John R. The cell theory: a restatement, history, and critique. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, **96**: 449-81, 1955.
- BAXTER, Alice L. & FARLEY, J. Mendel and meiosis. *Journal of the History of Biology*, **12**: 137-71, 1979.
- BOWLER, Peter. Peter J. *The Mendelian revolution: the emergence of hereditarian concepts in modern science and society*. Cambridge: Cambridge University Press, 1989.
- BRITO, Ana Paula Oliveira Pereira de Morais. *Os estudos de Thomas Hunt Morgan sobre determinação de sexo (1900-1914): herança citoplasmática, cromossômica e outras possibilidades*. São Paulo, 2008. Tese (Doutorado em História da ciência) – Programa de Estudos Pós-

---

<sup>15</sup> Ver a respeito das teorias que admittam a determinação de sexo através de fatores externos em Brito, 2008, pp. 29-35.

- Graduados em História da Ciência, Pontifícia Universidade Católica de São Paulo.
- CASTAÑEDA, Luzia Aurelia. *As idéias pré mendelianas de herança e sua influência na teoria de evolução de Charles Darwin*. Campinas, 1992. Tese (Doutorado em Ciências biológicas na área de Genética) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- CHURCHILL, Frederick B. Hertwig, Weismann, and the meaning of reduction division *circa* 1890. *Isis*, **61** (4): 429-57, 1970.
- COLEMAN, William. Cell, nucleus and inheritance: an historical study. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **109**: 124-58, 1963.
- DÉLAGE, Yves. *L'hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale*. 2<sup>ème</sup> éd. Paris: C. Reinwald, 1903.
- GILBERT, Scott. Embryological origins of the gene theory. *Journal of the History of Biology*, **11**: 307-51, 1978.
- HERTWIG, Oscar. *La cellule*. Trad. Charles Julin. Paris: C. Naud, 1903.
- . *The biological problem of to-day*. Trad. P. Chalmers Mitchell. New York: MacMillan, [s. d.].
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. De Vries y evolución: la teoría de la mutación. Vol. 6, Pp. 259-266, in: GARCÍA, Pio; MENNA, Sergio H. & RODRIGUEZ, Victor (eds.) *Epistemología e Historia de la Ciencia. Selección de Trabajos de las X Jornadas*. Córdoba: Universidad Nacional de Córdoba, 2000 (a).
- . Alguns aspectos da teoria de evolução de August Weismann. Pp. 279-283, in: GOLDFARB, José Luiz & FERRAZ, Márcia H. M. (eds.). *Anais. VII Seminário de História da Ciência e da Tecnologia*. São Paulo: EDUSP/Editora UNESP, 2000 (b).
- . August Weismann e evolução: os diferentes níveis de seleção. *Revista da SBHC*, [série 2] **1** (1): 53-74, 2003.
- MOORE, John A. Science as a way of knowing – genetics. *American Zoologist*, **26** (3): 583-747, 1986.
- 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) – Programa de Estudos Pós-Graduados em História da Ciência, Pontifícia Universidade Católica de São Paulo.

- PORTUGAL, Franklin H. & COHEN, Jack S. *A century of DNA: a history of the discovery of the structure and function of the genetic substance*. Cambridge, MA and London: The MIT Press, 1977.
- PRESTES, Maria Elice Brzezinski. *A teoria celular: de Hoocke a Schwann*. São Paulo: Scipione, 1997.
- . *A biologia experimental de Spallanzani (1729-1799)*. São Paulo, 2003. Tese (Doutorado em Educação) – Faculdade de Educação, Universidade de São Paulo.
- ROBINSON, Gloria. *A prelude to genetics*. Laurence: Coronado Press, 1979.
- STUBBE, Hans. *History of genetics from prehistoric times to the rediscovery of Mendel's laws*. Trad. T. R. Waters. Cambridge, MA: MIT, 1972.
- SUÑER, August Pi. *Classics of biology*. London: Sir Isaac Pitman & Sons, 1954.

**Data de submissão:** 01/08/2011.

**Aprovado para publicação:** 20/11/2011.