

As pesquisas de Barbara McClintock sobre o *crossing-over* em *Zea mays*: 1925-1932

João Paulo Di Monaco Durbano *

Resumo: Durante a década de 1920, a teoria cromossômica mendeliana da hereditariedade já estava bem fundamentada em relação a vários aspectos, mas havia um ponto que continuava a ser questionado por alguns membros da comunidade científica, como William Bateson (1861-1926), por exemplo. Tratava-se da ausência de evidências citológicas de que os cromossomos trocavam partes (*crossing-over*) na meiose. O objetivo deste artigo é discutir sobre o trabalho desenvolvido a respeito da genética do milho pelos pesquisadores da Universidade de Cornell, que contribuiu para o esclarecimento desse aspecto, em 1931. Em suas investigações, Barbara McClintock (1902-1992) e sua colega Harriet Creighton (1909-2004) utilizaram cromossomos homólogos morfológicamente distinguíveis em dois pontos, mostrando nas preparações citológicas que eles realmente trocavam partes durante a meiose. As evidências apresentadas foram importantes para o fortalecimento da teoria, indicando que o fenômeno ocorria em plantas. O presente estudo levou à conclusão de que os resultados obtidos pelas autoras dependeram também de todo um trabalho que já vinha sendo desenvolvido por grupo da Universidade de Cornell. As evidências citológicas de troca de partes durante o *crossing-over* em *Drosophila* foram apresentadas por Curt Stern (1902-1981) no mesmo ano, alguns meses depois.

Palavras-chave: História da genética; *crossing-over*; McClintock, Barbara

* Estudante de doutorado no Curso de Pós-Graduação em Biologia Comparada da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo. Rua Francisco de Assis Pupo, 477, ap. 62, Vila Industrial, Campinas, SP, CEP: 13035-000. E-mail: joaodurbano@usp.br

The researches carried on by Barbara McClintock concerning the crossing-over in *Zea mays*: 1925-1932

Abstract: During the 1920's the chromosome theory of Mendelian heredity was well grounded in several respects. However, there was a point that had been still under discussion by some members of the scientific community such as William Bateson (1861-1926). It was the lack of cytological evidence related to *crossing-over*. This paper aims to discuss the work on the genetics of *Zea mays* carried on by the Cornell University's researchers that contributed to clarify this feature. Barbara McClintock (1902-1992) and her colleague Harriet Creighton (1909-2004) employing homologous chromosomes which were morphologically different in two points showed in cytological preparations that they exchanged parts during meiosis. The evidence presented by them was important to strength the theory, showing that this phenomenon could also take place in plants. The present study leads to the conclusion that the results got by these researchers also depended on the work that had been performed by the group of the University of Cornell as a whole. The cytological evidence of crossing-over in *Drosophila* was provided by Curt Stern (1902-1981) some months later, in the same year.

Key-words: history of genetics; *crossing-over*; McClintock, Barbara

1 INTRODUÇÃO

Em meados da década de 1920, pode-se dizer que a teoria mendeliana cromossômica estava bem fundamentada em relação a vários aspectos. Porém, havia um ponto que continuava a ser questionado por alguns membros da comunidade científica da época, como William Bateson (1861-1926), por exemplo. Tratava-se da ausência de evidências citológicas do *crossing-over* (permuta)¹ não apenas em *Drosophila*, mas também em outros organismos. No caso de *Drosophila*, as evidências disponíveis eram apenas genéticas, ou seja, os resultados de cruzamentos experimentais (Martins, 1997, cap. 2, pp. 31-32; Martins, 2006, p. 173).

¹ Em 1915, Morgan e seus colaboradores definiram o *crossing-over* como o processo de troca entre cromossomos (Morgan *et al. apud* Martins, 2010, p. 343). Porém, o termo *crossing-over* foi utilizado inicialmente para descrever o fenômeno macroscópico observado nos resultados de cruzamentos experimentais. A troca de partes entre cromossomos homólogos era a explicação microscópica do *crossing-over*, de acordo com a hipótese (Martins, 2010, p. 343).

A teoria mendeliana cromossômica desenvolvida por Thomas Hunt Morgan (1866-1945) e seu grupo, desde 1910-1911, em *Drosophila*, admitia que os fatores (mais tarde chamados genes) estavam localizados linearmente nos cromossomos como um colar de contas, em que cada conta corresponderia a um deles. Para explicar as características ou recombinação de características que eram herdadas sempre juntas foi proposto o mecanismo do *crossing-over*. Este admitia que cromossomos homólogos, após se sobreporem durante a meiose, trocavam partes. Assim, os fatores que estivessem localizados proximalmente nos cromossomos tenderiam a permanecer juntos ao contrário dos fatores que estivessem localizados a uma maior distância um do outro, após as quebras que seguiam ao entrelaçamento. Este era um aspecto que tinha implicações importantes para a teoria.

O problema era que Morgan e seus colaboradores² tinham se baseado principalmente nos resultados de cruzamentos experimentais com *Drosophila*, portanto, evidências indiretas, mas não tinham obtido evidências citológicas em *Drosophila* de que os cromossomos realmente trocassem partes após o entrelaçamento. Sob o ponto de vista citológico, eles se basearam nas evidências obtidas em outro organismo, *Batrachoseps attenuatus* (salamandra), por Franz Alphons Janssens (1863-1924), em seu estudo de 1909³. Enquanto que em *Drosophila* o *crossing-over* ocorria nas fêmeas, em salamandra era um fenômeno exclusivo dos machos. A apresentação de evidências citológicas do *crossing-over* conferiria uma base mais sólida e maior credibilidade à teoria (Martins, 2010, p. 344).

² Os colaboradores de Morgan nesse trabalho eram Alfred Henry Sturtevant (1891-1970), Hermann Joseph Muller (1890-1967), Calvin Blackman Bridges (1889-1938) e George Wells Beadle (1903-1989).

³ Janssens desenvolveu um estudo citológico da espermatogênese em *Batrachoseps attenuatus*. As observações citológicas mostravam uma superposição entre as cromátides de cromossomos de um par homólogo durante a meiose. Janssens chamou de “quiasma” (o ponto de encontro em que dois cromossomos de um par permanecem em contato, durante os últimos estágios da prófase I da meiose). Entretanto, não se sabia o que ocorria por ocasião da separação dos cromossomos, se havia troca de partes ou não. Citologicamente não havia evidências de que a troca acontecesse (Janssens, 1909).

O objetivo deste artigo é discutir sobre algumas das pesquisas que trouxeram evidências citológicas do *crossing-over* no início da década de 1930. Iremos focalizar nossa análise no trabalho desenvolvido na Universidade de Cornell com a genética do milho no final da década de 1920 e início da década de 1930.

2 AS PESQUISAS COM O MILHO EM CORNELL

Durantes as décadas de 1910 e 1920, enquanto o grupo liderado por Morgan trabalhava com genética de *Drosophila* na Universidade de Colúmbia, havia outro grupo de norte-americanos que trabalhava com a genética do milho. Um de seus líderes foi Rollins Adams Emerson⁴ (1873-1947), da Universidade de Cornell. Em 1914, Emerson foi convidado para chefiar o Departamento de Melhoramento de Plantas na Universidade de Cornell. Nessa ocasião, formou um grupo que se dedicou à genética do milho (Rhoades, 1949, pp. 313-316). Integravam seu grupo Lowell Fitz Randolph (1894-1980); Barbara McClintock (1902-1992), George Wells Beadle (1903-1989), Marcus Morton Rhoades (1903-1991), entre outros (Federoff, 1995, p. 217).

No início de 1920, o grupo constituído por Emerson e seus alunos passou a ser conhecido como *Maize Genetics Cooperation* (MGC) (Cooperação para a Genética do Milho) (Kass, Bonneuil & Coe, 2005, p. 1787).

Emerson e seu grupo prosseguiram as investigações sobre a genética e melhoramento do milho na década seguinte. Em um trabalho apresentado no *VI International Congress of Genetics* na Universidade de Cornell, que foi posteriormente publicado, ele comentou sobre as vantagens e desvantagens em utilizar o milho como material experimental, considerando que as primeiras excediam as segundas:

⁴ Emerson recebeu o título de Bacharel em Ciências no *College of Agriculture of the University of Nebraska*, em 1897. Após graduar-se, trabalhou como editor assistente em horticultura no *Office of Experimental Stations* do Departamento de Agricultura dos Estados Unidos, em Washington D. C. Em 1910, ele foi para Harvard tendo obtido o título de doutor três anos depois. Durante sua permanência em Harvard, publicou um primeiro artigo tratando da genética do milho (Emerson, 1911).

Como material para estudos genéticos, *Zea mays* tem muitas vantagens e poucas desvantagens. Sobre estas, é o longo ciclo de vida que se torna impraticável o crescimento de mais de uma geração por ano em regiões temperadas ou, na melhor das hipóteses, com instalação de uma estufa, duas gerações. O número relativamente grande de cromossomos, dez pares, com um correspondentemente grande número de grupos de ligação, aumenta a dificuldade de análise genética. (Emerson, 1932, p. 141)

Uma das principais vantagens que ele apontou foi que o milho era um material experimental favorável para a análise citológica. Em suas palavras:

A vantagem não negligenciável do milho para análise genética é o fato de esta planta ser facilmente analisada citologicamente. As diferenças marcantes no tamanho, forma e outras características morfológicas entre os vários cromossomos do milho são a maior vantagem para os estudos citogenéticos. (Emerson, 1932, p. 141)

Barbara McClintock⁵ (1902-1992) após concluir seu mestrado (1925) na Universidade de Cornell publicou em co-autoria com Randolph, um artigo sobre uma estirpe de milho triploide, uma planta com três conjuntos de cada cromossomo, um conjunto de cromossomos a mais do que os milhos diplóides geralmente encontrados (Randolph & McClintock, 1926).

Durante seu Doutorado ela mudou de orientador. Deixou o grupo de Randolph e passou a ser orientada por Lester Whyland Sharp (1887-1961), que também estava ligado à Universidade de Cornell. Em 1927, após ter finalizado seu Doutorado⁶, McClintock permaneceu em Cornell, como instrutora. Logo passou a integrar o grupo que trabalhava com a genética do milho liderado por Emerson, que con-

⁵ McClintock ingressou no *New York State College of Agriculture* da Universidade de Cornell, em 1918, onde se graduou. Durante a graduação se interessou pela genética e organização cromossômica do milho. Concluiu o mestrado em 1925 e o Doutorado em 1927.

⁶ Em sua tese de Doutorado concluída em 1927 tratou da genética e citologia da primeira planta trissômica em cultura do milho de que se tem conhecimento. Os resultados dessa pesquisa (McClintock, 1929) foram publicados em *Genetics*, um respeitado periódico científico da área (Comfort, 2001, p. 50).

tava também com George Wells Beadle⁷ (1903-1989) e Marcus Morton Rhoades (1903-1991).

No ano de 1929, Harriet Baldwin Creighton (1909-2004) e Charles Russel Burnham (1904-1995) se juntaram ao grupo de Emerson (Comfort, 2001, p. 56).

Creighton passou a ser orientada por McClintock que, como mencionamos anteriormente, já realizava pesquisas com genética do milho. McClintock encarregou Creighton de investigar a existência de uma relação entre a recombinação genética e os *crossing-overs* observados ao microscópio (Federoff, 1995, p. 217-218, Comfort, 2001, p. 56).

Em 1931, um ano depois da volta de Rhoades, que estivera estagiando no laboratório de Morgan, Beadle que havia concluído seu doutorado sob a orientação de McClintock, também foi para a Universidade de Columbia com uma bolsa da *National Research Council* (NRC). Como podemos perceber, os estudantes do grupo de Emerson, incluindo os que eram orientandos por McClintock, interagem com o Grupo *Drosophila*, liderado por Morgan (Kass, Bonneuil & Coe, 2005, p. 1790).

De 1931 a 1936, McClintock contou com o apoio financeiro do *National Research Council* e das *Fundações Guggenheim e Rockefeller* para o desenvolvimento de sua pesquisa (Kass & Chomet, 2009, pp. 17-18; Nanjundiah, 1996, p. 57).

3 AS CONTRIBUIÇÕES DE MCCLINTOCK

Como mencionado anteriormente, McClintock desde a época de seu Mestrado, vinha desenvolvendo pesquisas sobre a genética e citologia do milho, tendo publicado diversos trabalhos sobre o assunto. É

⁷ Beadle recebeu seu diploma de bacharel na Universidade de Nebraska, em 1926, onde permaneceu por mais um ano a fim de fazer um mestrado, sobre híbridos em trigo. No ano seguinte foi para Cornell para trabalhar com Emerson. Seu objetivo era investigar a esterilidade masculina. Ele descobriu que ela estava relacionada a um pólen infértil e dependia de um único gene. Com o intuito de obter mais esclarecimentos sobre a ação deste gene ele procurou Barbara McClintock. McClintock o instruiu sobre o processo de preparação citológica e identificação dos cromossomos. Beadle observou que o pólen era estéril porque os cromossomos, em certos casos, não conseguiam emparelhar-se na meiose, resultando na produção de algumas plantas com muitos e outras com poucos cromossomos (Nobel Lectures, 1964).

importante comentar que ela introduziu uma nova técnica que possibilitava uma melhor visualização dos cromossomos ao microscópio. Ela adaptou uma técnica de que havia tomado conhecimento em um curso de Citologia ministrado Sharp para o estudo do milho. A técnica denominada *squash* (esmagamento) consistia em espalhar as células em uma lâmina, corá-las e achatá-las com outra lâmina, esmagando-as. Essa técnica permitia a visualização de cromossomos inteiros, o que não era possível com as outras técnicas utilizadas (Comfort, 2001, p. 51).

Os resultados de suas investigações incluíam a identificação de cromossomos morfológicamente diferentes durante a primeira fase da divisão celular, no paquíteno e não durante a metáfase, como era comum na época para esse tipo de estudo (McClintock, 1929).

Ela constatou que em alguns casos, os cromossomos possuíam características morfológicas peculiares que eram visíveis ao microscópio. Em um dos cromossomos, por exemplo, havia um satélite (Figura 1).

Essa visualização foi possível graças à mudança da fase da divisão celular na qual os cromossomos foram estudados. Cromossomos em paquíteno são muito mais longos e finos do que os cromossomos densos na metáfase. Randolph vinha tentando há anos fazer isso, sem êxito. Como era prática comum, ele usou cromossomos em metáfase, fase em que os cromossomos são condensados, aparecendo como pequenas fitas. Assim, ele não conseguiu distinguir características entre eles (Comfort, 2001, p. 50), como Bárbara pôde fazer mais tarde.

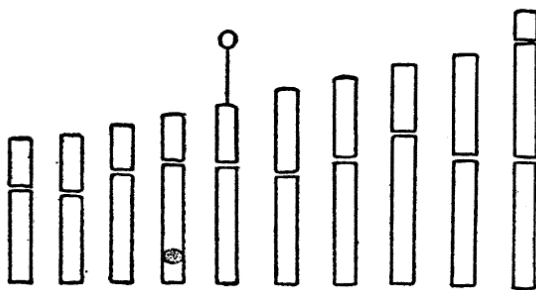


Fig. 1: Esquema representando um conjunto haplóide de cromossomos do milho com satélite em uma região corada no quarto cromossomo menor, um satélite no quinto menor cromossomo, e uma constricção na extremidade do cromossomo mais longo. Fonte: McClintock, 1929, p. 629.

Em trabalho subsequente, McClintock e Henry E. Hill (1931-) identificaram alguns grupos de ligação e os relacionaram aos respectivos cromossomos. Isso foi possível graças às características encontradas em plantas trissômicas. Eles explicaram que o objetivo da pesquisa consistia em “relacionar um grupo de ligação particular a um cromossomo particular” (McClintock & Hill, 1931). A seguir, esclareceram sobre o material e métodos que foram utilizados:

O método utilizado tem sido obter plantas trissômicas $2n + 1$ para diferentes membros do complemento haplóide e depois, por meio da herança trissômica, determinar quais cromossomos contém um grupo particular de genes. (McClintock & Hill, 1931, p. 175)

As plantas trissômicas tinham propriedades genéticas interessantes para uma pesquisa genética. Isso se deu devido à diferença nos processos de divisão celular entre plantas trissômicas e dissômicas. A herança desse conjunto a mais de um dos cromossomos serviu de ferramenta na localização de genes. O método não funciona para todos os cromossomos, já que alguns trissômicos são letais. McClintock começou a procurar milhos trissômicos viáveis e a fazer associações entre grupos de ligação de genes conhecidos. A partir de cruzamentos entre plantas trissômicas e plantas diplóides normais, ela buscou nos descendentes, grupos de ligação com genes que tivessem relação com essa cópia a mais de determinado cromossomo. Dessa maneira foi possível identificar seis dos grupos de ligação (McClintock & Hill, 1931; Comfort, 2001, p. 50-53).

3.1 As evidências citológicas do *crossing-over*

As evidências citológicas e dos cruzamentos do *crossing-over* no milho foram apresentadas em dois artigos publicados num mesmo volume de *Proceedings of the National Academy of Sciences*, em 1931 (McClintock, 1931; Creighton & McClintock, 1931).

No primeiro deles, McClintock (1931) identificou um grupo de ligação a um cromossomo citologicamente observável. Esse artigo fornece subsídios para a compreensão do segundo artigo (Creighton & McClintock, 1931). Dessa forma, os dois artigos devem ser lidos sequencialmente.

No início do primeiro artigo (McClintock, 1931), a autora apresentou resultados de outras pesquisas, realizadas por ela e colegas

anteriormente, que poderiam auxiliar na compreensão dos resultados apresentados (McClintock, 1929; McClintock, 1930; McClintock & Hill, 1931).

Ela esclareceu inicialmente qual era a organização dos cromossomos em *Zea mays* (milho):

O complemento haplóide em *Zea mays* é composto por dez cromossomos morfológicamente distintos. Por meio de herança trissômica foi possível associar certos grupos de ligação com membros complementares. Assim, o grupo de ligação envolvendo os genes *C* (aleurona colorido), *sb* (endosperma encolhido) e *wx* (amido ceroso) foram associado com o lado menor do cromossomo (cromossomo 9) do complemento haplóide. (McClintock, 1931, p. 485)

Explicou que o objetivo do artigo era “apresentar evidências que indiquem a sequência destes genes com referência a um ponto conhecido no cromossomo” (McClintock, 1931, p. 485).

McClintock continuou explicando:

Em um artigo anterior foi mostrado que em uma determinada linhagem de milho uma troca de segmentos ocorreu entre os cromossomos 8 e 9 [figura 2]. [...] Por meio da atração sináptica entre partes homólogas de cromossomos na prófase da meiose, precocemente, tem sido possível determinar a região de cada cromossomo em que ocorreu a troca, e reconhecer essa região nos esporócitos de plantas. O nódulo visível na extremidade do braço curto do cromossomo 9 é encontrado apenas em algumas culturas de milho. No entanto, nessas culturas é uma característica constante do cromossomo. As evidências apresentadas neste trabalho indicam que o loci dos genes *wx*, *sb* e *c* encontram-se na região entre o ponto de troca [de segmentos entre os cromossomos] e o nódulo, *wx* está mais próximo do ponto de troca e *c* mais distante dele. (McClintock, 1931, p. 485)

Assim, os componentes essenciais que permitiram mostrar que havia trocas de partes entre os cromossomos eram: características morfológicas que diferenciavam cromossomos homólogos entre si e genes conhecidos que servissem de marcadores citológicos.

McClintock finalizou o trabalho anunciando que a conclusão da pesquisa seria apresentada em um artigo subsequente. Em suas palavras: “Desejei apresentar brevemente as evidências até este momento,

uma vez que prestam um apoio valioso para o argumento do artigo seguinte” (McClintock, 1931, p. 491).

Creighton e McClintock (1931) iniciaram se reportando ao artigo anterior: “No artigo anterior foi mostrado que o cromossomo com nódulo carrega os genes...” (Creighton & McClintock, 1931, p. 495) e explicaram qual era seu objetivo:

É necessária para o estudo genético do *crossing-over* a condição heterozigótica entre dois fatores alelomórficos do mesmo grupo de ligação. A análise do comportamento dos cromossomos homólogos ou parcialmente homólogos que são morfologicamente distinguíveis em dois pontos deve apresentar a evidência citológica do *crossing-over*. O objetivo do presente trabalho é mostrar que o *crossing-over* citológico ocorre e que é acompanhado pelo *crossing-over* genético. (Creighton & McClintock, 1931, p. 492)

Para poder relacionar o *crossing-over* citológico aos resultados dos cruzamentos foi necessário obter uma planta heteromórfica para o nódulo e para a translocação, além de também ser heteromórfica para os alelos *C* e *wx*. O outro cromossomo dessa planta não continha nódulo nem translocação e possuía os alelos *C* e *Wx*. Essa planta foi cruzada com um indivíduo que possui dois cromossomos sem nódulo nem translocação e com os genes *cWx* e *cwx*, respectivamente (Creighton & McClintock, 1931, p. 495).

Como resultado, todos os grãos coloridos (contendo o alelo dominante) deram origem a indivíduos com o nódulo, enquanto que todos os grãos incolores (homozigoto recessivo) deram origem a indivíduos sem nódulo. Elas explicaram que a quantidade observada de *crossing-over* entre o nódulo e a translocação foi cerca de 39%; entre *c* e a translocação de aproximadamente 33%; e entre *wx* e a translocação 13% (Creighton & McClintock, 1931, p. 495).

Elas apresentaram em uma tabela o resultado da observação de 15 plantas, divididas em quatro classes (grão *C-wx*, grão *c-wx*, grão *C-Wx* e grão *c-Wx*) em que observaram a ocorrência ou não do nódulo e da translocação.

As autoras explicaram:

Se uma planta que possui nódulos nas extremidades de dois cromossomos homólogos for cruzada com uma planta sem nódulos, as observações citológicas mostram que nos indivíduos em F1 apresentam

apenas um cromossomo, do par homólogo, com o nódulo. Quando é realizado um cruzamento teste com indivíduos de F1, metade dos descendentes é heterozigoto para o nódulo e metade não possui o nódulo. (Creighton & McClintock, 1931, p. 492)

A partir dessa análise as autoras concluíram que: “O emparelhamento de cromossomos, heteromórficos em duas regiões, mostrou haver troca de partes ao mesmo tempo em que há a troca de genes atribuídos a estas regiões” (Creighton & McClintock, 1931, p. 497).

A primeira característica que permitiu essa observação foi a obtenção de uma linhagem de milho com um cromossomo 9 anormal. Esse cromossomo possuía um nódulo visível na extremidade do braço curto, presente em algumas estirpes e ausente em outras (Figura 2).

O *crossing-over* entre essas estirpes foi observado por Burnham⁸, o qual recebeu agradecimentos das pesquisadoras no trabalho. A outra característica observável no cromossomo 9 é uma translocação detectável no braço longo, oriunda de um pedaço de um cromossomo 8. Ambas as características contrastantes podiam ser observadas na prófase meiótica (Kass & Chomet, 2009, pp. 19-20).

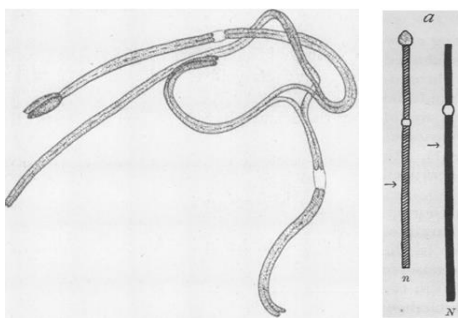


Fig. 2: Do lado esquerdo da figura estão representados dois cromossomos duplicados, um apresentando o nódulo e outro não. Fonte: McClintock, 1930, p. 792. Do lado direito aparece um esquema no qual McClintock representou dois cromossomos. Um deles com o nódulo na extremidade do braço curto e o outro cromossomo sem esse nódulo. Fonte: McClintock, 1931, p. 486.

⁸ Burnham até a data de publicação do trabalho de Creighton e McClintock ainda não havia publicado sua pesquisa.

A segunda característica utilizada foi a existência de um grupo de ligação que McClintock (1931) observou no cromossomo 9. O grupo de ligação era composto pelos alelos: aleuroma⁹ sem cor (*c*) ou colorido (*C*), endosperma ceroso (*wx*) ou endosperma amido (*Wx*). A partir de cruzamentos elas puderam observar haver uma relação na herança do nódulo junto com o *C* (Creighton e McClintock, 1931, p. 493). Saber a ordem dos genes e ter um cromossomo heteromórfico foi fundamental para mostrar uma correlação entre *crossing-over* genético e citológico. Com essas características, quando uma planta heterozigótica (em que uma troca cromossômica inclui um cromossomo com nódulo e um sem nódulo) fosse cruzada com uma planta sem nódulo, as combinações poderiam ser encontradas na descendência, e o que iria sinalizar isso é que o nódulo e a translocação do cromossomo 8 estariam em cromossomos diferentes.

Antes de publicarem os resultados de seus experimentos Creighton e McClintock receberam a visita de Morgan. Como os grupos de pesquisa de Emerson e Morgan interagiam, o último havia tomado conhecimento do andamento das pesquisas orientadas por McClintock. Segundo Spangenburg e Moser (2008, pp. 51-52), Morgan teria aconselhado que as autoras publicassem o quanto antes os seus resultados. Os resultados desse experimento serviram de base para a tese de doutorado de Creighton, e ela ainda era obrigada a cumprir três anos antes de receber o título.

Anos mais tarde, McClintock lembrou que na época, Morgan havia escrito uma nota rápida para o editor da revista *Proceedings of the National Academy of Sciences*, comentando sobre o trabalho. Como resultado da insistência de Morgan, Creighton e McClintock submeteram sua publicação em 7 de julho de 1931 (o artigo foi publicado em 15 de agosto de 1931).

O pesquisador Curt Stern (1902-1981), do Instituto *Wilhelm Kiser* na Alemanha, poderia ter publicado seu trabalho sobre a evidência citológica do *crossing-over* antes de Creighton e McClintock. Ele estava trabalhando em um experimento similar, usando *Drosophila* (Stern, 1931). Trabalhando com *Drosophila*, Stern conseguia obter novas ge-

⁹A camada de aleuroma constitui a capa mais externa do endosperma.

rações de *Drosophila* a cada 10 dias, ao passo que a obtenção das gerações de milho levava um ano (Spangenburg & Moser, 2008, pp. 51-53).

Em sua pesquisa, Stern utilizou metodologia similar à utilizada por Creighton e McClintock no milho. A semelhança consistia em identificar e utilizar um grupo de ligação pertencente a um cromossomo morfológicamente distinto. Ele estudou moscas com translocações entre uma parte do cromossomo Y ligado a um dos cromossomos X. O outro cromossomo X da fêmea também era identificado devido a uma morfologia peculiar. Apresentava dois fragmentos aproximadamente iguais, cada um carregando seu centrômero. Estes dois cromossomos X poderiam ser distinguidos do cromossoma X normal e entre si, quando observados ao microscópio. Stern estudou mais de 27 mil descendentes, examinando 364 deles citologicamente (Stern, 1931).

Na fêmea, um dos dois fragmentos de um cromossomo X continha alelos mutantes *carnation eye* (*car* é recessivo) e *barred eye* (*B* é dominante). O outro cromossomo X, que possui uma parte do cromossomo Y ligado, contém alelos normais destes dois genes, de modo que o heterozigoto fêmea para estes genes (*car B / + +*) tivesse *barred eye* olhos barra (mas de cor normal do olho, uma vez que *car* é recessivo com +). Essas fêmeas foram cruzadas com macho com alelos recessivos para ambos os genes (*car +*). A partir do cruzamento desses gametas com gametas masculinos com as características *car +*, seria possível observar ou não a ocorrência do *crossing-over* e posteriormente relacionar os resultados com as características morfológicas do cromossomo X contendo morfologia diferente (Stern, 1931).

Stern conclui seu artigo com as seguintes palavras:

Usando o cruzamento de *Drosophila melanogaster*, com cromossomos X visivelmente diferentes, os indivíduos obtidos possuem cromossomos X heteromórficos. Ao substituir os fatores que estavam nos cromossomos X a recombinação citológica será detectada. A teoria do Morgan já não é uma teoria, mas um fato. (Stern, 1931, pp. 586-587)

A pesquisa realizada por Stern, publicada meses depois do trabalho de Creighton e McClintock, trouxe evidências que proporcionaram uma maior fundamentação para a teoria cromossômica da here-

ditariedade, já que Stern utilizou como material experimental a *Drosophila*, o mesmo utilizado por Morgan.

4 ALGUNS DESDOBRAMENTOS

Em 1932, no *VI International Congress of Genetic* realizado em Cornell, Emerson fez uma apresentação em que discutiu sobre o estado em que se encontravam as pesquisas sobre a genética do milho. Em suas palavras:

Não posso deixar de perceber aqui a vantagem vivenciada pelos estudantes da genética do milho [...]. Estou ciente de que nenhum outro grupo de pesquisadores como este tenha compartilhado materiais e dados não publicados de modo livre. O status atual da genética do milho [...] é, em grande parte, creditado a esse espírito único e desinteressadamente cooperativo do grande grupo de estudantes da genética do milho. (Emerson, 1932, pp. 141-142)

No mesmo evento, os resultados das pesquisas desenvolvidas por Creighton e McClintock (1931) foram mencionados por Emerson, Muller, Stadler, Stern e outros. Karl Sax comentou a respeito:

Assume-se que o *crossing-over* genético está correlacionado a uma troca física de segmentos dos cromossomos. Esta hipótese foi confirmada pelas brilhantes investigações de Creighton e McClintock (1931) com *Zea* e de Stern (1931) com *Drosophila*. (Sax, 1932, p. 257)

Como destacado por Sax, dentre as pesquisas que contribuíram para o esclarecimento do mecanismo do *crossing-over* e suas implicações para a teoria cromossômica da herança, deve ser mencionada a pesquisa realizada por Curt Stern. Ele utilizou como organismo experimental a *Drosophila*, o mesmo utilizado por Morgan. Suas pesquisas foram publicadas meses depois do trabalho de Creighton e McClintock.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Sem desconsiderar a *expertise* de McClintock e Creighton como pesquisadoras e o mérito de suas contribuições para o esclarecimento de um ponto frágil da teoria mendeliana cromossômica em um organismo diferente de *Drosophila*, vale lembrar que elas refletem também

os esforços de vários outros pesquisadores envolvendo tanto acertos como erros. Nesse sentido, em suas publicações, as autoras deram o devido crédito às contribuições de vários de seus colegas da Universidade de Cornell.

Embora a apresentação das evidências citológicas do *crossing-over* no milho tenha sido extremamente importante, não podemos nos esquecer, entretanto, que a teoria mendeliana cromossômica foi desenvolvida principalmente com base na genética de *Drosophila* e as críticas de Bateson e outros nas décadas de 1910 e 1920, como mencionado na Introdução deste artigo, eram voltadas principalmente para as evidências citológicas do *crossing-over* em *Drosophila*. Estas últimas foram trazidas no mesmo ano (1931) por Curt Stern (1902-1981), do Instituto *Wilhelm Kaiser* na Alemanha, que também contou com a contribuição de vários outros pesquisadores.

Assim, o trabalho de todos esses cientistas forneceu à teoria mendeliana cromossômica uma fundamentação mais sólida, levando Stern a afirmar: “A teoria do Morgan já não é uma teoria, mas um fato” (Stern, 1931, pp. 586-587).

AGRADECIMENTOS

O autor agradece à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio recebido que possibilitou o desenvolvimento desta pesquisa e à Profa. Dra. Lilian Al-Chueyr Pereira Martins pelos valiosos ensinamentos e contribuições.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- COMFORT, Nathaniel C. *The tangled field: Barbara McClintock's search for the patterns of genetic control*. Cambridge: Harvard University Press, 2001.
- CREIGHTON, Harriet B.; McCLINTOCK, Barbara. A correlation of cytological and genetical *crossing-over* in *Zea mays*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **17** (8): 492-497, 1931.
- EMERSON, Rollins A. Genetic correlation and spurious allelomorphism in maize. *Annual Report of the Nebraska Agricultural Experiment Station*, **24**: 59-90, 1911.

- . The present status of *maize* genetics: advantages and disadvantages of maize as genetic material. *Sixth International Congress of Genetics*. Ithaca, 1932. Pp. 141-152, in: *Proceedings of the sixth International Congress of Genetics*. Ithaca, NY: Brooklyn Botanic Garden, 1932.
- FEDEROFF, Nina V. Barbara McClintock June 16, 1902- September 2, 1992. *National Academy of Science of the United States of America: Biographical Memoirs*: 211-235, 1995.
- JANSSENS, Franz Alphons. La théorie de la chiasmotypie. *La Cellule*, **25**: 389-411, 1909.
- KASS, Lee B.; CHOMET, Paul. Barbara McClintock. Pp. 17-52, in: BENNETZEN, Jeff FL; HAKE, Sarah C. (Eds). *Handbook of maize: Genetics and genomics*. Springer: New York, 2009.
- KASS, Lee B.; BONNEUIL, Christophe; COE, Edward H. Cornfests, Cornfabs and Cooperation: the origins and beginnings of the Maize Genetics Cooperation News Letter. *Genetics*, **169**: 1787-1797, 2005.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. *A teoria cromossômica da herança: proposta, fundamentação, crítica e aceitação*. Campinas, 1997. Tese (Doutorado em Genética) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- . Teria William Bateson rejeitado a teoria cromossômica? Pp. 163-184, in: RUSSO, Marisa & CAPONI, Sandra (eds.). *Estudos de Filosofia e História das Ciências biomédicas*. São Paulo: Discurso Editorial/Universidade Federal de Santa Catarina, 2006.
- . The dissemination of the chromosome theory of Mendelian heredity by Morgan and his collaborators around 1915: a case study on the distortion of science by scientists. *Filosofia e História da Biologia*, **5** (2): 327-367, 2010.
- McCLINTOCK, Barbara. Chromosome morphology in *Zea mays*. *Science*, **69** (1798): 629, 1929.
- . A cytological demonstration of the location of an interchange between two non-homologous chromosomes of *Zea mays*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **16** (12): 791-796, 1930.
- . The order of the genes *C*, *Sh*, and *W^x* in *Zea mays* with reference to a cytologically known point in the chromosome. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **17** (8): 485-491, 1931.

- McCLINTOCK, Barbara; HILL, Henry E. The cytological identification of the chromosome associated with the r-g linkage group in *Zea mays*. *Genetics*, **16**: 175-190, 1931.
- NANJUNDIAH, Vidyanand. Barbara McClintock and the discovery of jumping genes. *Resonance*, **1** (10): 56-62, 1996.
- NOBEL LECTURES. *Physiology or Medicine 1942-1962*. Amsterdam: Elsevier Publishing Company, 1964.
- RANDOLPH, Lowell F.; MCCLINTOCK, Barbara. Polyploidy in *Zea mays*. *The American Naturalist*, **60**: 99-102, 1926.
- RHOADES, Marcus M. Rollins Adams Emerson 1873-1947. *National Academy of Science of the United States of America: Biographical Memoirs*, **25**: 313-323, 1949.
- SAX, Karl. The cytological mechanism for *crossing-over*. *Sixth International Congress of Genetics, 1932*. Ithaca, 1932. Pp. 256-273, in: *Proceedings of the sixth International Congress of Genetics*. Ithaca, New York: Brooklyn Botanic Garden, 1932.
- SPANGENBURG, Ray; MOSER, Diane Kit. *Barbara McClintock: Pioneering geneticist*. New York: Chelsea House Publications, 2008.
- STERN, Curt J. Zytologisch-genetische Untersuchungen als Beweise für die Morgansche Theorie des Faktorenaustausches. *Biologisches Zentralblatt*, **51**: 547-87, 1931.

Data de submissão: 15/04/2015

Aprovado para publicação: 15/05/2015