

Este arquivo contém o texto completo do seguinte trabalho:

MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. Bateson e o programa de pesquisa mendeliano. *Episteme. Filosofia e História da Ciência em Revista* (14): 27-55, 2002.

Este arquivo foi copiado da biblioteca eletrônica do Grupo de História e Teoria da Ciência <<http://www.ifi.unicamp.br/~ghtc/>> da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), do seguinte endereço eletrônico (URL):

<<http://ghtc.ifi.unicamp.br/pdf/lacpm-23.pdf>>

Esta cópia eletrônica do trabalho acima mencionado está sendo fornecida para uso individual, para fins de pesquisa. É proibida a reprodução e fornecimento de cópias a outras pessoas. Os direitos autorais permanecem sob propriedade dos autores e das editoras das publicações originais.

This file contains the full text of the following paper:

MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. Bateson e o programa de pesquisa mendeliano. *Episteme. Filosofia e História da Ciência em Revista* (14): 27-55, 2002.

This file was downloaded from the electronic library of the Group of History and Theory of Science <<http://www.ifi.unicamp.br/~ghtc/>> of the State University of Campinas (UNICAMP), Brazil, from following electronic address (URL):

<<http://ghtc.ifi.unicamp.br/pdf/lacpm-23.pdf>>

This electronic copy of the aforementioned work is hereby provided for exclusive individual research use. The reproduction and forwarding of copies to third parties is hereby forbidden. Copyright of this work belongs to the authors and publishers of the original publication.

BATESON E O PROGRAMA DE PESQUISA MENDELIANO

*Lilian Al-Chueyr Pereira Martins**

RESUMO

Em 1866, Johan Gregor Mendel (1822-1884) publicou um artigo sobre os padrões que governam a formação de híbridos, baseando-se principalmente em estudos de cruzamentos experimentais de ervilhas do gênero *Pisum*. Segundo alguns historiadores da ciência, esse trabalho foi 'redescoberto' em 1900, estimulando uma série de pesquisas que procuravam verificar se padrões hereditários descobertos em *Pisum* se aplicavam a outros organismos. O objetivo deste artigo é discutir algumas das contribuições de William Bateson (1861-1926) em relação ao teste e divulgação dos princípios de Mendel, comparando-as aos estudos realizados por Mendel. Conclui-se que Bateson desenvolveu um novo programa de pesquisa mendeliano, pois embora seguisse uma metodologia semelhante à de Mendel e divulgasse seu trabalho, não se dedicou simplesmente a testar, explicar e defender suas 'leis'. Concentrou-se nas exceções e desvios dos princípios mendelianos, procurando explicá-los através de novas 'leis'. Introduziu uma nova terminologia (alelo, homozigoto, heterozigoto) e alterou a simbologia mendeliana.

Palavras-chave: J. G. Mendel, W. Bateson, programa de pesquisa, cruzamentos experimentais, história da genética.

BATESON AND THE MENDELIAN RESEARCH PROGRAM

In 1866 Johan Gregor Mendel (1822-1884) published a paper on the patterns governing the formation of hybrids, mainly grounded in his studies dealing with experimental crossings in sweet peas (*Pisum*). According to some historians of science, this work was "rediscovered" in 1900, stimulating several researches which tried to verify if the hereditary patterns found in *Pisum* would also apply to other organisms. The aim of this paper is to discuss William Bateson's contribution in relation to the test and dissemination of Mendel's principles, comparing it to Mendel's own work. It is concluded that Bateson developed a new Mendelian research program. Although he adopted a methodology similar to Mendel's and disseminated Mendel's own work, he did not simply dedicate himself to testing, explaining or defending it. He focused his attention on the exceptions and deviations from Mendel's principles, trying to explain them with new laws. Besides introducing

*Programa de Pós-Graduação em História da Ciência, Pontifícia Universidade Católica de São Paulo; Grupo de História e Teoria da Ciência, Universidade Estadual de Campinas, Brasil. E-mail: lacpm@uol.com.br

a new terminology (allelomorph, homozygote, heterozygote), he also modified the symbols used by Mendel.

Key-words: J. G. Mendel, W. Bateson, research program, experimental crossings, history of genetics.

INTRODUÇÃO

Desde a Antiguidade, houve um interesse por parte dos estudiosos em buscar leis que determinassem as relações de semelhança entre descendentes e seus progenitores, tanto em humanos como em animais. Já em relação aos vegetais, isso demorou um pouco mais, acontecendo apenas a partir do momento em que se constatou a sexualidade das plantas, no final do século XVII.

Em meados do século XIX, quando Darwin publicou a *Origem das espécies*, as pesquisas sobre hibridação¹ já estavam bastante ativas. Darwin fez uso de muitos de seus resultados, e sua obra, por sua vez, estimulou numerosos experimentos na época. Joseph Gottlieb Kölreuter, John Hunter, Carl Friedrich von Gärtner, H. E. Jordan, Charles Naudin e M. Wichura foram estudiosos que trabalharam dentro dessa linha.

Em 1865, Johann Gregor Mendel (1822-1884) apresentou um trabalho para a *Naturforschenden Vereins* (Sociedade de História Natural) de Brunn, que foi publicado no ano seguinte.² Esse procurava verificar os padrões que governavam a formação e o desenvolvimento dos híbridos, principalmente a partir de estudos de cruzamentos experimentais com ervilhas do gênero *Pisum*.³ Aparentemente, a comunidade científica não atribuiu grande importância a esse trabalho, embora ele tenha sido citado em diversos livros e artigos sobre hibridação antes de 1900 (Sandler & Sandler, 1986, p. 755). Apesar de outros autores, como John Goss e Alexander Seton,⁴ por exemplo, já haverem trabalhado com os resultados experimentais de cruzamentos com ervilhas, nenhum deles realizou estudos estatísticos, nem chegou a conclusões gerais semelhantes às de Mendel (Zirkle, 1951, p. 50).

Conforme alguns historiadores da ciência, no início do século XX, época em que começou a se desenvolver a Genética moderna, o trabalho de Mendel foi

¹Utilizamos aqui o termo em sentido amplo, incluindo tanto cruzamento de espécies como de variedades pouco diferentes, no sentido empregado por Mendel.

²Utilizamos a tradução apresentada como apêndice ao livro de Bateson (1913, p. 335-79). Essa mesma tradução foi publicada no livro de Peters (1959, p. 1-20), porém sem a parte final em que Mendel discutiu outras plantas além da ervilha.

³A respeito da contribuição de Mendel, ver Hartl and Orel 1992.

⁴Seton e Goss participaram da controvérsia sobre a sexualidade das plantas, em 1820. Para Goss, havia uma ação direta da cor do pólen estranho nas sementes por ele estudadas. Já os experimentos realizados por Seton o levaram a concluir o contrário (Olby, 1966, p. 39-40).

'redescoberto' por Hugo de Vries (1848-1933), Carl Erich Correns (1864-1933) e Erich von Tschermak-Seysenegg (1871-1932).⁵ A divulgação das chamadas 'leis' de Mendel ocasionou uma avalanche de pesquisas que, nos dez anos seguintes, procurou verificar sua validade no estudo de cruzamentos de animais e vegetais. Nesse sentido, destacaram-se Wilhelm Ludwig Johannsen (1857-1927), Correns, De Vries e William Bateson (1861-1926). Os pesquisadores relacionados à 'redescoberta' e divulgação das 'leis de Mendel' realizavam experimentos de hibridação, tendo chegado a resultados próximos daqueles obtidos por Mendel.

Ainda no início da década de 1900, vários citologistas como, por exemplo, T. H. Montgomery, W. Sutton e T. Boveri sugeriram que os caracteres hereditários estivessem vinculados aos cromossomos e que os processos celulares poderiam explicar as leis de Mendel. Costuma-se chamar essa proposta de "hipótese cromossômica de Sutton-Boveri" (ver a respeito em Martins, 1999, por exemplo). Entretanto, muitos cientistas da época não aceitavam essa hipótese como T. H. Morgan, Bateson ou Johannsen.

O objetivo deste artigo é discutir algumas das contribuições de Bateson em relação ao teste e divulgação dos princípios de Mendel, comparando-as aos estudos desenvolvidos por Mendel. Gostaríamos de lembrar que, a partir de 1900 até sua morte (1926), Bateson procurou verificar, através do estudo de cruzamentos experimentais, se os princípios que Mendel encontrara em ervilhas eram válidos também para outros organismos, tanto vegetais como animais. Além disso, ele se dedicou ao estudo das exceções e desvios desses princípios e a proposta de novas leis. Entretanto, por restrições de espaço, focalizaremos nossa atenção em suas contribuições iniciais.

O TRABALHO DE MENDEL (1865)

Em seu famoso artigo, Mendel mencionou os estudos realizados por seus antecessores (especialmente Gärtner e Wichura),⁶ mas observou:

Até agora, não se formulou com sucesso nenhuma lei que governe a formação e desenvolvimento de híbridos; isso dificilmente espantará quem está familiarizado

⁵A 'redescoberta' do trabalho de Mendel por De Vries, Correns e Tschermak é um aspecto que não será discutido neste artigo (ver Stubbe, 1972, por exemplo). Há, inclusive, diversos estudos que discutem até que ponto houve realmente uma redescoberta das leis de Mendel, como, por exemplo, os seguintes: O. G. Meijer (1985), Floyd Monaghan e Alain Corcos (1986), ou Pablo Lorenzano (1998; 1999).

⁶Conforme Robert Olby, é possível que Mendel tenha tomado conhecimento inicialmente do trabalho desses dois hibridistas, através de seu professor de fisiologia vegetal de Viena, Franz Unger (1800-1870), que os havia mencionado em algumas de suas obras (Olby, 1966, p. 112).

com a extensão da tarefa e pode apreciar as dificuldades com as quais essa classe de experimentos tem que lutar (Mendel, 1913 [1865], p. 335-6').

Embora reconhecendo que só se poderia chegar a tais leis gerais investigando plantas pertencentes às mais diversas ordens, Mendel se restringiu nesse trabalho ao estudo das ervilhas.

Na escolha das plantas a serem estudadas, utilizou como critérios:

- a) Que elas possuíssem características diferenciais constantes, isto é, que correspondessem a linhagens puras, sem variabilidade significativa.
- b) Que houvesse facilidade de controlar a fecundação das plantas, impedindo o acesso de pólen estranho.
- c) Que os híbridos se mantivessem perfeitamente férteis nas gerações seguintes.

Ele indicou que as plantas do gênero *Pisum* preenchiam esses critérios, além de poderem ser cultivadas facilmente e se desenvolverem em um curto período (Mendel, 1913 [1865], p. 337). Durante dois anos, ele testou a constância de características de 34 variedades de ervilhas.⁸ Selecionou, depois, 22 delas para experimentos.

O objetivo básico de Mendel era verificar como podiam ser transmitidas aos descendentes as características que diferiam nos progenitores, em sucessivas gerações. Ele selecionou para estudo características claramente distintas, que não variavam gradativamente, como:

- a) sementes maduras lisas ou enrugadas;⁹
- b) diferença na cor do endosperma das sementes: amarelo pálido, amarelo brilhante e laranja, ou verde;
- c) diferença de cor na casca da semente: branca, cinza, cinza-marrom ou marrom, com ou sem manchas de cor violeta;

e outras (Mendel, 1913 [1865], p. 339-40).

Ao realizar os cruzamentos, Mendel indicou que algumas das características dos híbridos não eram intermediárias entre as dos progenitores:¹⁰ “[...] uma das duas características parentais é tão preponderante que é difícil, ou impossível, detectar a outra no híbrido” (Mendel, 1913 [1865], p. 342). Ele observou que, no caso de 7

⁸As páginas se referem à tradução contida no livro de Bateson *Mendel's principles of heredity* — edição de 1913.

⁹Segundo Mendel, a maioria pertencia à espécie *Pisum sativum*, enquanto outras pertenciam a espécies independentes, como *Pisum quadratum*, *Pisum saccharatum* e *Pisum umbellatum*.

¹⁰Na tradução para o inglês do artigo original de Mendel publicado no *Verhandlungen des naturforschenden Vereins*, utilizada neste trabalho, aparece “*wrinkled seeds*” que traduzimos por “sementes enrugadas”. Na tradução feita por Eva Sherwood, aparece “*angular seeds*” (Mendel, 1966 [1865], p. 1-55). Existem também outras diferenças.

¹¹Ele indicou que para certas características importantes, como a forma e tamanho das folhas, quase sempre se observava nos híbridos características intermediárias às encontradas nos progenitores.

pares de características estudadas, “[...] a característica do híbrido se assemelha tanto a uma das formas parentais que a outra ou escapa totalmente à observação, ou não pode ser detectada com certeza” (Mendel, 1913 [1865], p. 342). Ele parecia estar pressupondo, desde o início, que a característica que não estivesse sendo observada *estava presente*, mas oculta:

A partir de agora, neste artigo, os caracteres que são transmitidos sem nenhuma ou pouca alteração na hibridação e que portanto constituem os caracteres do híbrido, são chamados de *dominantes*, e os que se tornam latentes no processo, *recessivos* (Mendel, 1913 [1865], p. 342).

Os termos “latente” e “preponderante” eram utilizados por outros autores, mas Mendel preferiu escolher termos novos, com significados precisos.¹¹ Note-se que, nesses experimentos, ele tratou apenas de caracteres dominantes ou recessivos, embora soubesse da existência de casos em que ocorriam características intermediárias. Além disso, ele próprio indicou alguns em que se podia perceber efeitos diferentes do esperado: cruzando ervilhas com hastes curtas (comprimento igual a 1 pé) com outras de hastes longas (6 pés), ele sempre obteve hastes ainda mais longas (entre 6 e 7,5 pés); e as sementes híbridas usualmente mostravam mais manchas (Mendel, 1913 [1865], p. 343).

Mendel indicava cada característica dominante ou recessiva, das estudadas, nos primeiros híbridos [F₁]. Entretanto, ele *não usava* a notação F₁, F₂, etc. para se referir às várias gerações. Essa notação foi introduzida na tradução do trabalho de Mendel, por Bateson.

Nos casos estudados, Mendel observou que, na realização de cruzamentos recíprocos, não fazia diferença fecundar o óvulo tipo A com o pólen tipo B, ou o óvulo tipo B com o pólen tipo A (Mendel, 1913 [1865], p. 343).

Ao estudar a segunda geração (ou seja, a produzida a partir dos primeiros híbridos), ele observou que, em média, para cada quatro plantas, três mostravam a característica dominante e uma a recessiva – a famosa proporção de 3 para 1 surgiu aí.¹² Mendel forneceu os dados detalhados de cada experimento. Indicou que, dos organismos que mostravam a característica dominante nessa geração [F₂], uma parte teria característica unicamente de um dos progenitores iniciais e outra parte, híbrida.¹³

¹¹Em alemão: *dominierend* = dominante; *recessiv* = recessivo. A palavra *recessivo* significa oculto, escondido, algo que desaparece, recua ou foge. Em inglês, há termos cognatos familiares, como *to recede*, *recess*, *recession* e, por isso, a palavra “recessivo” não precisa ser explicada. Ver, a respeito desses conceitos em Campbell, 1983, p. 412.

¹²Antes de Mendel e posteriormente a seu trabalho, outros investigadores haviam descrito resultados de estudos de hibridação que indicavam aproximadamente essa proporção (por exemplo, Vilmorin, em 1879), mas não deram importância aos resultados obtidos (Zirkle, 1951, p. 50).

¹³Note-se que Mendel não está distinguindo o que chamamos de *genótipo* do *fendótipo*.

Pela análise da geração seguinte, determinou que 1/3 dos que mostravam a característica dominante possuíam todos os descendentes iguais; enquanto 2/3 possuíam descendentes variáveis e eram, portanto, híbridos (Mendel, 1913 [1865], p. 348). Essa análise era possível porque, embora Mendel não o dissesse claramente, todas as gerações seguintes eram produzidas por autofecundação das plantas. Ou seja, apenas ao produzir os primeiros híbridos $[F_1]$, Mendel realizou sua polinização artificial. Por isso, nas gerações seguintes, ele podia perceber quais plantas eram 'puras' (aquilo que chamamos de homozigoto) e quais não eram.

A proporção de 3 para 1, de acordo com a qual aparece a distribuição dos caracteres dominante e recessivo na primeira geração, se decompõe portanto em todos os experimentos na razão 2 : 1 : 1 se o caráter dominante for diferenciado de acordo com sua significância como um caráter híbrido ou parental. Como os membros da primeira geração [primeira geração a partir dos híbridos, ou seja, F_2] provêm diretamente das sementes do híbridos $[F_1]$, *torna-se agora claro que os híbridos formam sementes possuindo um ou outro de dois caracteres diferenciais, e desses a metade desenvolve novamente a forma híbrida, enquanto que a outra metade produz plantas que permanecem constantes e recebem o caráter dominante ou recessivo em números iguais* (Mendel, 1913 [1865], p. 348-9; o itálico aparece no original¹⁴).

Nas gerações seguintes, Mendel indicou que os híbridos continuavam a produzir descendentes na mesma proporção de 2 : 1 : 1.

Em seguida, ele introduziu uma notação que serviu de base, com modificações, para a que é utilizada até hoje.

Se A for tomado como indicando uma de duas características constantes – por exemplo, a dominante – a a recessiva, e Aa a forma híbrida em que ambos se unem, a expressão

$$A + 2Aa + a$$

mostra os termos na série dos descendentes dos híbridos com dois caracteres diferenciais (Mendel, 1913 [1865], p. 349).

Note-se que Mendel não utilizava AA e aa para representar as linhagens puras. Ernst Mayr sugeriu que Mendel utilizava A e a ao invés de AA e aa , porque acreditava que os elementos homólogos dos gametas masculino e feminino se fundiam totalmente na fertilização, quando fossem iguais (Mayr, 1982, p. 716).

Na seção seguinte, Mendel estudou o caso em que havia várias características diferentes envolvidas, para verificar se o mesmo tipo de 'lei' se aplicava a cada par de caracteres, nos híbridos. Fez, para isso, duas séries de experimentos. Uma em que as linhagens iniciais diferiam por forma da semente e cor do endosperma; e outra em

¹⁴Nas citações que se seguem tudo o que está em itálico aparece assim no original.

que, além disso, diferiam também pela cor da casca. No primeiro caso, utilizou plantas com sementes redondas (A – dominante) e endosperma amarelo (B – dominante) cujas flores eram fecundadas com pólen de outras plantas com sementes enrugadas (a – recessivo) e endosperma verde (b – recessivo).

Todos os híbridos (F_1) tinham sementes redondas e amarelas. Na geração seguinte (F_2), Mendel observou que o número de plantas com sementes redondas era três vezes maior do que o número com sementes enrugadas e o número com endosperma amarelo era também três vezes maior do que o com endosperma verde. Estudando a geração posterior (F_3), Mendel foi capaz de verificar quantas das plantas da geração F_2 eram puras ou híbridas, chegando à conclusão de que a distribuição de características em F_2 obedecia à seguinte proporção:

AB, Ab, aB e ab — formas puras: 1

ABb, aBb, AaB, Aab — formas híbridas para um dos caracteres: 2

$AaBb$ — formas híbridas para os dois caracteres: 4

Ele representou o resultado pela fórmula:

$$AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab + 4AaBb$$

Mendel indicou que o resultado era exatamente o que se esperaria combinando¹⁵ as expressões:

$$\begin{array}{l} A + 2Aa + a \\ B + 2Bb + b \end{array}$$

ou seja, apareciam todas as combinações possíveis, nas proporções esperadas (Mendel, 1913 [1865], p. 353). Algo semelhante ocorreu na série de experimentos com três caracteres distintos (Mendel, 1913 [1865], pp. 354-5). Ou seja, ocorria a segregação independente dos elementos celulares que mais tarde Bateson chamou de fatores.¹⁶

Mendel concluiu, através dos cruzamentos efetuados, que era possível obter todas as diferentes combinações dos caracteres dos progenitores.

Embora houvesse mencionado a necessidade de procurar as leis que governavam a formação e desenvolvimento dos híbridos no início desse artigo, em nenhum instante Mendel numerou ou identificou suas 'leis'. A identificação das 'leis de Mendel' foi um trabalho feito posteriormente, no início do século XX.

¹⁵Se multiplicarmos a primeira dessas expressões pela segunda, obteremos a expressão acima, com uma diferença: aparecerão termos A^2 , B^2 , a^2 , b^2 com A , B , a e b — ou, se quisermos, AA , BB , aa e bb — como na notação que utilizamos atualmente.

¹⁶Ver a respeito em Bateson, Saunders, Punnett & Kilby, 1905, p. 120, 126, 132 ou Bateson, Saunders & Punnett, 1906, p. 3, 4, 7, 8, por exemplo.

Mais adiante, Mendel estudou o que deveria ocorrer nas células reprodutivas dos híbridos, para produzir esses resultados. Em todos os casos estudados, os híbridos, por autofecundação, produziam uma parte de seus descendentes também híbridos e uma parte constituída por plantas que exibiam descendência constante. Supôs que em todos esses casos em que a descendência se torna constante isso só poderia ocorrer se o pólen e o óvulo tivessem o mesmo caráter.

Até onde vai nossa experiência, encontramos em todos os casos confirmados que só se pode formar descendência constante quando as células do óvulo e o pólen fertilizados são de caráter igual, de tal modo que ambos são providos do material¹⁷ para criar indivíduos bastante semelhantes, como no caso da fertilização normal de espécies puras. Devemos, portanto, considerar como certo que fatores¹⁸ exatamente iguais devem também estar atuando na produção das formas constantes nas plantas híbridas. Como as várias formas constantes são produzidas em uma planta, ou mesmo em uma flor de uma planta, parece lógica a conclusão de que nos ovários dos híbridos são formados tantos tipos diferentes de células de óvulos, e nas anteras tantos tipos diferentes de células de pólen, quantas são as formas possíveis de combinação; e que essas células do óvulo e pólen concordam em sua composição interna com as das formas separadas (Mendel, 1913 [1865], p. 356-357).

Mendel indicou que seria suficiente supor que todos os tipos possíveis de óvulo e de pólen fossem formados em números iguais, para explicar os fatos que havia observado. Para testar sua hipótese, realizou em seguida a fertilização artificial de híbridos com pólen de plantas puras e vice-versa, prevendo as proporções que deveriam resultar em cada cruzamento. Por fim, concluiu:

Experimentalmente, portanto, foi confirmada a teoria de que os híbridos de ervilha formam células de óvulos e de pólen que, em sua constituição, representam em números iguais todas as formas constantes que resultam da combinação dos caracteres unidos na fertilização (Mendel, 1913 [1865], p. 361).

No caso de uma única característica diferencial, os pais seriam representados por *A* e *a*. Os híbridos *Aa* poderiam formar dois tipos de pólen e dois tipos de óvulos

¹⁷O termo que Mendel utilizou aqui foi a palavra alemã "Anlage", que significa aptidão, capacidade, potencialidade. O termo não tem qualquer conotação de uma entidade material. Dada a formação religiosa de Mendel, que certamente incluía um treino em escolástica, é possível que ele estivesse utilizando uma concepção semelhante ao conceito aristotélico de potência. Pode-se também sugerir que o conceito de dominância tenha vindo da distinção aristotélica entre potência e ato.

¹⁸Em duas traduções em inglês do texto (Mendel, 1913 [1865] e Mendel, 1966 [1865], p. 24) aparece neste trecho a palavra *factors* (fatores). A palavra original é *Factoren* e só aparece no texto de Mendel neste parágrafo e em um outro ponto do artigo (Mendel, 1913 [1865], p. 370), em sentido diferente. Bateson passou a utilizar a palavra "fator" [*factor*] de forma freqüente em seus trabalhos a partir de 1905 para se referir àquilo que se encontrava no interior dos gametas e que transmitia os caracteres hereditários. Ver nota de rodapé 16.

(*A* e *a*). As combinações possíveis são representadas simbolicamente, da seguinte maneira:

Híbrido:	AA	Aa	Aa	aa
Pólen:	A	A	a	a
Óvulo:	A	a	A	a

A primeira combinação corresponde à antiga notação *A*, a segunda e a terceira combinações correspondem à antiga notação *Aa* e a última corresponde à notação *a*. Mendel desenvolveu também a análise para duas características distintas, mostrando como sua hipótese explicava as proporções observadas.

Após completar a análise de seus experimentos com ervilha, Mendel discutiu alguns outros casos. Ele próprio fez experimentos de hibridação de *Phaseolus vulgaris* com *Phaseolus nanus*, que diferiam em duas características. Sem dar detalhes, afirmou que as proporções dos híbridos obedeciam às mesmas relações obtidas para ervilha. Por outro lado, os resultados eram mais complexos, pois apareciam nos híbridos algumas características (cor das flores e das sementes) que eram diferentes das originais (paternas e maternas). Nesse caso, Mendel reconheceu que precisaria modificar a explicação utilizada para as ervilhas. Ele propôs, no caso de *Phaseolus*, que cada cor das flores e das sementes poderia resultar da combinação de duas ou mais cores independentes, que individualmente agiriam como qualquer outro caráter constante na planta. Por exemplo, a cor *A* das flores poderia ser uma combinação dos caracteres *A₁*, *A₂*, etc. Pela fertilização com pólen de plantas com flores brancas, com caráter *a*, seriam formadas várias combinações novas e por isso os híbridos poderiam mostrar cores inexistentes nas linhagens originais (Mendel, 1913 [1865], p. 367).

Depois de discutir algumas questões associadas à evolução das espécies, Mendel comparou seus resultados com aqueles obtidos por outros pesquisadores. Indicou que em certos casos os híbridos possuem características específicas que se mantêm constantes nos seus descendentes – como alguns casos estudados por Gärtner: *Aquilegia atropurpurea canadensis*, *Lavatera pseudolbia thuringiaca*, *Geum urbano-rivale*, etc. (Mendel, 1913 [1865], p. 373).

A explicação desse caso especial, para Mendel, exigiria uma hipótese oposta à do caso da ervilha. Nas ervilhas, era necessário supor que os híbridos produziam muitos tipos diferentes de óvulos e pólen – correspondendo a todas as combinações possíveis de caracteres dos progenitores. Para explicar híbridos constantes, era necessário supor que eles só produzissem um único tipo de pólen e óvulo, pela fusão permanente dos caracteres provenientes do pai e da mãe (Mendel, 1913 [1865], p. 374).

A discussão desses casos especiais mostra que Mendel já estava consciente de que as regras encontradas para ervilhas não eram universais, de forma que ele comenta:

“ainda precisam ser confirmadas e é muito desejável uma repetição dos experimentos mais importantes” (Mendel, 1913 [1865], p. 375).

Posteriormente, por influência de Carl von Nägeli, Mendel estudou outras espécies. Entretanto, não chegou a resultados semelhantes aos obtidos em ervilhas.

BATESON E A INTRODUÇÃO DE MENDEL NA INGLATERRA

Desde 1897, Bateson já vinha realizando cruzamentos experimentais com plantas, borboletas e galinhas, procurando verificar seus padrões de herança (Bateson, 1928, p. 62; Cock, 1973, p. 3-9). Existem várias versões de como ele teria tomado conhecimento do trabalho de Mendel (ver Olby, 1987, por exemplo). O fato é que, apesar de extremamente cauteloso, ele expôs as idéias mendelianas em uma conferência apresentada em 1900 na *Royal Horticultural Society*, em Londres. No ano seguinte, apareceu a primeira tradução completa do trabalho de Mendel, em inglês (Experiments in plant hybridization), com introdução de Bateson. Essa tradução foi feita por C. T. Druery, sendo subsidiada pela *Royal Horticultural Society* e publicada no *Journal of the Royal Horticultural Society* em 1901. Em 1902, em seu pequeno livro *Mendel's principles of heredity: a defence*,¹⁹ Bateson reproduziu a tradução de Druery com algumas adições e modificações.²⁰ Além disso, defendeu a teoria mendeliana contra críticas que haviam sido apresentadas, particularmente por Raphael Weldon (ver Martins, 1997, capítulo 2, seção 2.1) Na prática, foi ele, portanto, o primeiro a divulgar o trabalho de Mendel, pois De Vries, Correns e Tschermak apenas citaram Mendel e comentaram alguns de seus aspectos, mas não descreveram sua pesquisa de forma completa. O livro de Bateson, onde se encontra a tradução de Druery, foi a fonte utilizada pela maioria dos mendelianos de língua inglesa do início do século – e, certamente, por muitos outros estudiosos. Foi esse o motivo que nos levou a adotá-la neste trabalho, apesar de existirem traduções mais recentes como a de Eva Sherwood (Mendel, 1966 [1865]) e da tradução que aparece nos *Mendel's principles* já ter sido criticada por não ser muito fiel ao original alemão em alguns pontos.

Em 1901, Bateson considerou como principal resultado do trabalho de Mendel “a prova de que, com relação a certos pares de caracteres diferenciais, as células germinativas de um híbrido, ou cruzamento, são puras, sendo portadoras e transmissoras ou de um ou do outro caráter, e não de ambos” (Bateson, 1901, p. 3). De Vries já havia enfatizado esse ponto: “Para os mono híbridos, temos portanto a tese de que seus pólenes e seus óvulos não são mais híbridos, mas possuem o caráter

¹⁹As citações abaixo utilizam a reprodução da parte principal do livro de Bateson, no segundo volume dos *Scientific papers of William Bateson*, seguindo a paginação dessa reprodução.

²⁰Blumberg, Roger B. Notes [to Mendel's paper]. *Homepage Mendel Web*; disponível em <http://natscape.org/MendelWeb/MWNNotes.html>, consultada no dia 15/11/2001.

puro de um dos progenitores” (De Vries, 1900, p. 846). Esse resultado contrastava com as concepções de Francis Galton e de August Weismann sobre o acúmulo de caracteres dos ancestrais nos seus descendentes. Enquanto que nas teorias de Galton e de Weismann era possível pensar no material portador dos caracteres hereditários como sendo uma substância contínua (como um líquido) que sofria misturas e diluições, o trabalho de Mendel sugeria algo indivisível, semelhante aos átomos da química:

Chegamos assim à concepção de caracteres unitários [*unit-characters*], que podem ser rearranjados na formação das células reprodutivas. Talvez não seja exagerado dizer que os experimentos que levaram a esse avanço do conhecimento são dignos de figurar ao lado dos que estabeleceram os fundamentos das leis Atômicas da Química (Bateson, 1901, p. 3).

A expressão caracteres unitários [*unit-characters*], utilizada aqui por Bateson, foi empregada durante vários anos. O conceito de caracteres unitários tinha alguns problemas, como depois ficou claro, pois considerava sob o mesmo nome tanto as características observáveis (aquilo que chamamos atualmente de fenótipo) quanto os fatores invisíveis que determinam essas características (aquilo que chamamos de genótipo). Mas, nessa época, ninguém considerou problemática essa terminologia.

Apesar de toda a importância que atribuiu ao trabalho de Mendel, desde o início, Bateson se mostrou cauteloso em relação a generalizações:

Somente os experimentos futuros poderão mostrar até que ponto as conclusões de Mendel podem ser aplicadas a outras características, e a outras plantas e animais. Embora pouco tenha sido feito ainda, já sabemos de um grupo considerável de casos nos quais a lei vale, mas também temos evidência toleravelmente clara de que muitos fenômenos de cruzamentos apontam para a coexistência de outras leis de ordem de complexidade muito maior (Bateson, 1901, p. 3).

Se havia exceções às leis de Mendel, e se portanto elas não eram leis gerais da hereditariedade, por que motivo dever-se-ia dar importância ao seu trabalho? Bateson discutiu essa questão, e apresentou um argumento metodológico:

No entanto, por mais que se descubra ser possível limitar ou estender o princípio descoberto por Mendel, não pode haver dúvidas de que temos em seu trabalho não apenas um modelo para experimentação futura do mesmo tipo, mas também um fundamento sólido a partir do qual o problema da Hereditariedade poderá ser atacado no futuro (Bateson, 1901, p. 3-4).

Ou seja, por um lado, o método de experimentação e análise utilizado por Mendel (que era semelhante ao já defendido, antes, por Bateson) já tinha mostrado seu poder, e poderia ser aplicado a outros casos — mesmo se levasse a resultados

novos e diferentes. Por outro lado, Bateson considerava que o trabalho de Mendel tinha proporcionado um *fundamento sólido*, mesmo se fossem descobertas exceções e leis mais gerais. Isso pode parecer contraditório. Vamos tentar interpretar a posição de Bateson.

Quando se verifica, através de um certo número de observações e experimentos, que ocorre uma regularidade em um certo fenômeno, a generalização obtida só é, a rigor, válida para os casos estudados. Qualquer extrapolação a novos casos é perigosa, desprovida de fundamentação lógica. Pode-se, entretanto, *tentar* aplicar a generalização obtida a outros casos, e verificar o que ocorre. Quanto maior o número de casos em que ela for válida, melhor: trata-se de uma lei com grande poder. No entanto, quando se descobre que ela não é válida em alguns casos, isso não indica que ela seja desprovida de valor: torna-se necessário deixar claro que ela é válida em tais e tais casos e não é válida em outros; torna-se desejável continuar a investigar os fenômenos e descobrir outras leis válidas nos outros casos. Como Bateson explicou em outro trabalho,

Essas grandes classes de exceções – sem ir mais além – indicam que, como poderíamos esperar em qualquer caso, o princípio não é de aplicação universal, e necessitará de várias modificações se tiver que ser estendido a casos mais complexos de herança de caracteres das variedades. Não se pode imaginar nenhum trabalho mais útil do que uma determinação sistemática da “lei da hereditariedade” precisa em um número de casos particulares (Bateson, 1902, p. 8).

Deve-se também procurar obter uma lei mais geral, da qual as outras sejam casos particulares. Mesmo depois disso, no entanto, a primeira lei não deve ser ‘jogada fora’ ou considerada errônea: ela é parte da lei mais geral, e portanto foi conservada no desenvolvimento posterior. Deve-se tomar o cuidado para não interpretá-la erroneamente como descrevendo *todos os fatos*, mas é válido afirmar que ela contém *parte dos fatos*, seja o que for que aconteça depois. Nesse sentido, era possível afirmar, como Bateson o fez, que os resultados obtidos por Mendel constituíam um fundamento seguro, que seria conservado em desenvolvimentos futuros.

Analisando o desenrolar da pesquisa mendeliana no início do século XX, mas sem se referir especificamente a Bateson, Lindley Darden chega à descrição de uma estratégia metodológica essencialmente semelhante (porém mais detalhada) do que a exposta acima (Darden, 1991, p. 73-9).

A TEORIA MENDELIANA E OS FATORES INVISÍVEIS

É importante investigar se, na época, Bateson estava apenas interessado nos fenômenos observáveis ou se discutia a própria explicação microscópica (inobservável) dos fenômenos descobertos por Mendel. O estudo dos primeiros trabalhos mendelianos de Bateson mostra claramente que ele estava preocupado com esses dois aspectos:

Até que ponto chegamos a um conhecimento exato da hereditariedade, e como podemos ir mais adiante?

Esse é um assunto importante no qual devemos distinguir o que *podemos* fazer daquilo que *queremos* fazer. *Queremos* saber toda a verdade sobre o assunto; queremos saber a base física, a natureza interna e essencial, “as causas”, como algumas vezes são chamadas, da hereditariedade; mas também queremos saber as leis às quais os fenômenos externos e visíveis obedecem (Bateson, 1902, p. 5).

Pode-se também mostrar que Bateson acreditava estar solucionando, *em um certo nível*, a questão da explicação microscópica das leis de Mendel. De fato, a teoria mendeliana²¹ não se limitava a fazer previsões sobre as características observáveis, nos experimentos de cruzamentos. Ela proporcionava uma *interpretação* desses resultados, a partir da constituição dos gametas. Bateson enfatizou esse aspecto da teoria mendeliana, ao descrever a teoria de Galton e indicar uma de suas limitações: “*não tenta proporcionar diretamente nenhuma informação sobre a distribuição da herança entre os gametas de nenhum indivíduo*” (Bateson, 1902, p. 18).

Ficou claro que, para Bateson, esse era um ponto importante. E a teoria mendeliana fornecia exatamente isso. Por exemplo, consideremos duas linhagens puras (que se reproduzem sempre da mesma forma, por endocruzamento) de variedades distintas de uma mesma espécie. Suponhamos que essas duas variedades difiram por uma certa característica, que representaremos por A em uma delas, e por B na outra (por enquanto, não pode entrar em questão a idéia de dominância). Quando essas duas variedades forem cruzadas, se o cruzamento for fértil, a primeira geração será uniforme ou homogênea em relação a essas características, ou seja, não se encontrará uma mistura de descendentes com diferenças no que se refere aos caracteres A e B. Até aqui, tudo o que foi dito se refere ao que pode ser *observado e testado diretamente em experimentos*. Mas a teoria mendeliana proporciona mais do que isso. Ela oferece uma *explicação* para esses fatos.

A teoria mendeliana, adotada por Bateson, supõe que todos os gametas produzidos pela primeira variedade são iguais entre si, e transportam um elemento celular ou uma potencialidade (aquilo que Bateson chamou primeiramente de ‘caráter unitário’ ou simplesmente ‘caráter’ e depois de ‘fator’) para a produção da característica A. Da mesma forma, todos os gametas produzidos pela segunda variedade são iguais e transportam o elemento correspondente a B. Assim sendo, no cruzamento de A com B, qualquer gameta do tipo A cruzado com qualquer gameta do tipo B proporcionará um zigoto contendo tanto o caráter unitário correspondente a A quanto o caráter unitário correspondente a B. Assim sendo, todos os descendentes terão idêntica constituição hereditária e deverão ter idêntica aparência (a menos que haja

²¹A partir da presente seção, ao nos referirmos à ‘teoria mendeliana’ estamos tratando dessa teoria conforme exposta por Bateson e que pode não corresponder em todos os detalhes ao trabalho original de Mendel.

influências ambientais). Esses caracteres unitários que caracterizam os gametas e, depois, a prole, são *invisíveis*, são *hipotéticos*. A teoria mendeliana não é puramente fenomenológica, não se reduz a um estudo empírico, daquilo que é observável. Ela proporciona explicações para as regularidades observadas, utilizando caracteres unitários invisíveis que passam dos progenitores para os gametas, que se unem na fecundação e que determinam as características da prole. Esse modelo hipotético permite ir além das observações, pois permite fazer previsões a partir das hipóteses relativas aos gametas:

Se o caso obedece os princípios mendelianos – como o aqui referido – então pode-se declarar *primeiro* que os gametas de *Aa* não serão portadores da característica própria de *Aa*; mas, falando em termos gerais, cada gameta será portador ou do caráter puro *A*, ou do caráter puro *a*. Haverá de fato uma redistribuição dos caracteres que foram trazidos pelos gametas que se unem para formar o zigoto *Aa*, de tal forma que cada gameta de *Aa* é puro, como o eram os gametas parentais. *Segundo*, essa redistribuição ocorrerá de tal modo que, dos gametas produzidos por tal *Aa*, haverá em média iguais números de gametas *A* e de gametas *a* (Bateson, 1902, p. 19).

A partir dessas *hipóteses sobre os caracteres invisíveis transportados pelos gametas* é possível prever o que vai ocorrer na geração seguinte, ao se cruzar os híbridos da primeira geração entre si. Da mesma forma, pode-se prever o que vai ocorrer ao se cruzar os híbridos com as linhagens puras dos progenitores.

Estamos atualmente tão acostumados a trabalhar com a teoria mendeliana, que se torna difícil perceber os elementos novos que nela estavam sendo introduzidos. Um desses aspectos é o que acabamos de expor: a introdução de um modelo que utiliza elementos invisíveis para fazer previsões sobre propriedades visíveis. Outros aspectos importantes são os seguintes:

- a) Numa linhagem pura, os caracteres ou elementos relacionados às características hereditárias não são alterados nas sucessivas gerações (ou seja, a teoria pressupõe que não há herança de caracteres adquiridos, nem alteração desses elementos celulares por seleção, por influências ambientais, etc.).
- b) A presença de dois caracteres ‘conflitantes’, juntos, em um híbrido, não produz nenhuma alteração permanente nesses fatores, nem produzem um ‘caráter híbrido’. Os elementos celulares se separam, depois, na formação dos gametas, sem terem sofrido nenhuma modificação (ou seja: a hibridação não *cria* nada de novo).
- c) Não há diferença entre os caracteres de proveniência materna e aqueles de proveniência paterna (e por isso os cruzamentos recíprocos devem dar resultados idênticos).

- d) Os caracteres unitários não podem ser subdivididos ou quebrados em partes, eles só podem estar presentes ou ausentes — sendo semelhantes aos átomos da química (por isso, não podem existir ‘leves’ influências ancestrais, sucessivamente diluídas a cada geração, de modo contínuo).

A própria terminologia básica da genética, desenvolvida por Bateson, pressupõe a existência desses elementos celulares invisíveis. Em um trabalho feito em parceria com Edith Saunders, publicado em 1902 sob a forma de um relatório para o Comitê de Evolução da *Royal Society*, diferindo dos anteriores por ser eminentemente técnico, há uma discussão detalhada de novos resultados de experimentos que haviam sido iniciados em 1897. São propostos vários termos destinados a esclarecer a teoria de Mendel, tais como *alelomorfo*, *homozigoto* e *heterozigoto*:

Ao cruzar duas formas que exibem caracteres antagônicos, são produzidos híbridos [*cross-breds*]. As células germinativas desses híbridos são de dois tipos, cada uma sendo pura a respeito de *um* dos caracteres parentais. Essa pureza das células germinativas, e sua impossibilidade em transmitir ambos os caracteres antagônicos, é o fato central provado pelo trabalho de Mendel. Nós então chegamos à concepção de caracteres unitários existentes em pares antagônicos. Tais caracteres nós propomos chamar *alelomorfos*,²² e ao zigoto formado pela união de um par de gametas alelomorfos opostos nós chamamos de *heterozigoto*. Similarmente, o zigoto formado pela união de gametas que possuam alelomorfos similares pode ser conhecido como *homozigoto* [...] (Bateson & Saunders, 1902, p. 126).

Levando em conta o modelo dos caracteres unitários, Bateson introduziu também uma alteração na simbologia mendeliana. Mendel representava as linhagens puras por letras simples, como *A* ou *a*. Esses símbolos se referiam apenas às características observáveis, externas, dos organismos. Bateson, pelo contrário, introduziu uma nova notação, destinada a representar a constituição invisível dos organismos:

Conseqüentemente, se os *Aa* se cruzam entre si, os novos gametas *A* podem se encontrar na fertilização, formando um zigoto *AA*, ou seja, a variedade pura *A* de novo. Mas se um gameta *A* encontra um *a*, ele formará novamente *Aa*, com seu caráter especial. Esse *Aa* é a forma híbrida, ou “mula”, ou, como eu a chamei em outro lugar, o *heterozigoto*, distinto de *AA* ou *aa*, os *homozigotos* (Bateson, 1902, p. 19).

Aqui, em Bateson – e não em Mendel – surgiu a idéia de que as formas puras contêm uma ‘dose dupla’ de alelomorfos iguais. Não havia no trabalho de Mendel

²²Em nota de rodapé à página 31, Bateson mencionou que Correns se referia a esses alelomorfos opostos como um *Paarling* (Bateson, 1902, p. 31).

referência à idéia de que existe um único aleomorfo nos gametas, e de um par no óvulo fecundado (Bowler, 1989, p. 103-4).

De certa forma, a teoria mendeliana era vista por Bateson como o equivalente biológico da teoria atômica da química. Os caracteres unitários, desempenhavam o papel de átomos. Como já foi citado, ao descrever o trabalho de Mendel, Bateson comentou: "Não é um exagero dizer que os experimentos que levaram a esse avanço no conhecimento são dignos de figurar ao lado daqueles que estabeleceram as leis Atômicas da Química" (Bateson, 1901, p. 3; ver também Bateson, 1902, p. 28).

Quanto ao aspecto citológico das leis de Mendel, Bateson falava muito pouco, inicialmente:

Por último, é impossível ser apresentado ao fato de que nos casos mendelianos os cruzamentos produzem em média números *iguais* de gametas de cada tipo, ou seja, um resultado simétrico, sem suspeitar que esse fato deva corresponder a alguma forma simétrica de distribuição desses gametas nas divisões celulares que os produzem (Bateson, 1902, p. 24).

Era evidente que a concepção dos caracteres-unitários devia possibilitar uma correlação com fenômenos citológicos. Mas Bateson não entrou em mais detalhes, sendo em geral bastante vago. Aparentemente, ele e Saunders aceitavam a concepção mais comum do final do século XIX, de que o núcleo celular dos gametas era o transmissor dos caracteres hereditários, pois comentaram:

[...] Será da maior importância descobrir em qual das divisões que leva à produção dos gametas os caracteres aleomórficos são separados. Correns indicou que a evidência do milho prova que nesse caso os dois núcleos do tubo de pólen devem transmitir o mesmo caráter, pois, no fruto do primeiro cruzamento entre as variedades de amido e açúcar, as sementes que possuem endosperma de açúcar produzem descendência recessiva (de açúcar) pura. Esse fato prova, portanto, que o núcleo que fertiliza o embrião e aquele que fertiliza o endosperma são transmissores do mesmo caráter. Portanto, a separação dos caracteres não ocorre nesse caso quando os dois núcleos geradores se separam (Bateson & Saunders, 1902, p. 150).

Mas toda discussão sobre esse assunto parecia aos autores prematura, pois não havia nada que permitisse examinar os grãos de pólen produzidos por um híbrido e identificar, pela aparência do pólen, qual a característica que ele iria transmitir. Esse estado de coisas era considerado por eles não como uma questão de princípio, mas como uma *situação temporária*:

Logo que tenham sido encontrados meios de tornar visível a diferenciação que sabemos dever existir entre as células germinativas de um heterozigoto, abrir-se-á um amplo campo de pesquisa. Até então, devem permanecer desconhecidas as aparências microscópicas que acompanham a segregação dos caracteres, e somos

obrigados a recorrer ao método cansativo de dedução a partir do estudo estatístico dos zigotos formados pela união dos vários tipos de gametas (Bateson & Saunders, 1902, p. 149).

A DOMINÂNCIA COMO ASPECTO SECUNDÁRIO DA TEORIA MENDELIANA

Nas exposições didáticas da teoria mendeliana feitas atualmente costuma-se enfatizar os conceitos de dominância e recessividade. Esses conceitos eram importantes no trabalho de Mendel relativo às ervilhas, mas logo passaram a ser considerados como secundários, por Bateson e outros autores.

De Vries havia suposto que sempre havia dominância e recessividade completas, ou seja, no híbrido nunca aparecia um efeito intermediário entre as características dos progenitores. Correns, pelo contrário, já havia mostrado em 1900 que nem sempre a dominância era completa, pois em vários casos havia o surgimento de características intermediárias (Stubbe, 1972, p. 283).

Vários autores logo chamaram a atenção para a existência de casos aos quais não se aplicava o conceito de dominância: às vezes os híbridos possuem características intermediárias entre as dos progenitores, ou diferentes das de ambos (por exemplo: tamanho intermediário, ou cor intermediária). Um caso que se tornou conhecido desde o início foi o das galinhas andaluzas: os animais de cor cinza-azulada eram resultantes do cruzamento de animais brancos com outros negros (Bateson & Saunders, 1902, p. 36; Bateson, 1902, p. 50-53).

Como tais casos eram muito comuns, Bateson adotou uma posição extrema: assumiu que o conceito de dominância era secundário na obra de Mendel.

A *dominância* de certos caracteres é geralmente uma característica importante, mas nunca essencial, da hereditariedade mendeliana.²³ Os que trataram primeiramente do trabalho de Mendel infelizmente caíram no erro de enunciar uma "Lei da dominância" como uma proposição comparável à descoberta da segregação. O próprio Mendel não enuncia tal lei. A dominância existe freqüentemente, é claro. [...] (Bateson, 1913, p. 13).

Bateson supôs que, mesmo em casos em que não se observava dominância e recessividade, um esquema semelhante ao mendeliano poderia também operar. Se duas variedades se distinguem por dois caracteres A e B, não se pode prever como será o híbrido AB antes de fazer o experimento.²⁴ Mas se os gametas produzidos por

²³Bateson reafirmou isso em vários outros trabalhos. Ver, por exemplo, Bateson & Saunders, 1902, p. 11.

²⁴Bateson considerava três casos: ou os híbridos são iguais a uma das formas parentais (caso de dominância), ou são intermediários entre essas formas, ou são bem diferentes de ambas as formas.

AB forem ou A ou B, em iguais números, o cruzamento dos AB entre si produzirá os zigotos

1 AA : 2 AB : 1 BB

nas proporções mendelianas (Bateson, 1902, p. 20). Portanto, as hipóteses de Mendel poderiam ser aplicáveis de um modo mais amplo, não se limitando aos casos de dominância/recessividade. Bateson enfatizou, por isso, os seguintes aspectos:

- a) a pureza dos gametas produzidos por híbridos;
- b) a distinção entre zigotos produzidos pela união de gametas semelhantes ou diferentes: no primeiro caso, os descendentes serão todos iguais (exceto por fenômenos de variação) e no segundo serão heterogêneos;
- c) se o zigoto é formado pela união de gametas diferentes, podem ocorrer os fenômenos de (a) caráter dominante e recessivo, (b) uma forma mista,²⁵ (c) uma forma distinta de ambos os pais (Bateson, 1902, p. 21).

Era difícil acreditar que, a partir de híbridos, fosse possível obter novamente as linhagens puras originais, como a teoria de Mendel afirmava, pois isso entrava em choque com conceitos populares como o de 'mistura de sangue'. Em um outro trabalho, Bateson e Saunders enfatizaram esse ponto: "Correns afirmou que testou a pureza dos dominantes puros e dos recessivos puros até a terceira geração, e ele gentilmente me informou que uma quarta geração também é pura" (Bateson & Saunders, 1902, p. 10).

Bateson chamou atenção para o caso em que havia vários caracteres diferentes e lembrou que, no estudo de Mendel com ervilhas, parecia possível qualquer associação entre os mesmos – ou seja, eram independentes uns dos outros, sob o ponto de vista da hereditariedade.

Cada um desses caracteres, que é capaz de se dissociar ou de ser substituído por seu contrário, deve portanto ser concebido como um *caráter-unitário* [*unit-character*]²⁶; e como sabemos serem os vários caracteres-unitários de natureza tal que qualquer um deles é capaz de deslocar ou ser deslocado independentemente por um ou mais caracteres alternativos tomados isoladamente, podemos reconhecer

²⁵Correns estudou casos em que os híbridos apresentavam características intermediárias (semidominância). Ver Mayr, 1982, p. 735.

²⁶A idéia básica é que a totalidade do organismo pode ser decomposta em unidades básicas mínimas, indivisíveis e independentes umas das outras, aproximadamente como qualquer composto químico pode ser formado a partir de átomos indivisíveis.

esse fato chamando tais caracteres-unitários de *alelomorfos*.²⁷ Até aqui, sabemos muito pouco sobre alelomorfos a não ser como *pares* de contrários, mas isso é provavelmente devido às limitações experimentais e ao estado rudimentar de nosso conhecimento (Bateson, 1902, p. 22).

A existência de caracteres-unitários independentes e alternativos era, para Bateson, um aspecto essencial da contribuição de Mendel. A segregação independente dos caracteres havia também sido enfatizada por De Vries. Correns, pelo contrário, indicara em 1900 alguns casos em que parecia não haver independência completa, em estudos sobre gado que mostravam a transmissão simultânea de duas ou mais características (Stubbe, 1972, p. 283). De certa forma, o fenômeno de ligação (*coupling*, posteriormente chamado *linkage*) que Bateson descobriu em 1906 já havia sido verificado por Correns em 1900.

A partir dos fatos conhecidos, Bateson indicou também que cada zigoto só podia originar (no máximo) dois caracteres alelomorfos diferentes em seus gametas. Especulou que, além dos caracteres-unitários, poderia existir uma "base indecomponível", que ele não esclareceu (Bateson, 1902, p. 22).

Bateson utilizava muitas vezes analogias químicas em suas descrições. Ele comparava os caracteres unitários aos átomos; as combinações dos caracteres unitários, nos híbridos, teriam o papel de moléculas. Por exemplo, ao descrever que nem sempre ocorria dominância, e que a característica visível de um híbrido poderia ser igual a uma característica de um dos progenitores, mas poderia também ser intermediária ou mesmo diferente das características dos dois progenitores, utilizou uma analogia:

Quando eles se unem pela fertilização, formam o zigoto *Aa*. Quais serão suas características? O ensino mendeliano responderá que isso só pode ser conhecido pelo experimento direto com as duas formas *A* e *a*, e que os caracteres *A* e *a* percebidos nessas duas formas ou variedades não precisam dar qualquer indicação sobre o caráter do zigoto *Aa*. Ele pode exibir a característica *A*, ou *a*, ou uma característica intermediária entre os dois, ou uma característica que vai além de *A* ou abaixo de *a*. A característica de *Aa* não é considerada como uma *herança* transmitida a ele por *A* e por *a*, mas uma característica especial e peculiar a *Aa*, assim como NaCl não é um corpo intermediário entre o sódio e o cloro, ou tal que suas propriedades possam ser facilmente preditas ou descritas em termos das deles (Bateson, 1902, p. 19).

Grande parte do trabalho imediatamente posterior à "redescoberta" das leis de Mendel esteve associado à tentativa de testar essas leis em vários casos (é preciso lembrar que Mendel só fez testes cuidadosos com ervilhas), estudar casos especiais

²⁷Aqui Bateson introduz outro termo que não é de Mendel, mas cunhado pelo próprio Bateson, e que ainda utilizamos (alelos).

(anomalias) e *explicar* as leis de Mendel (especialmente através da hipótese cromossômica).

FENÔMENOS CONFLITANTES COMAS LEIS DE MENDEL

Vários pesquisadores na França, Alemanha, Inglaterra e outros locais se dedicaram a testar os princípios de Mendel em plantas e também em animais, observando que, na maioria dos casos, esses princípios eram válidos. No entanto, é importante indicar que surgiram casos que aparentemente não podiam ser conciliados com os princípios mendelianos.

A expectativa que Bateson tinha em relação aos experimentos que vinha realizando com seus colaboradores desde 1897 era inicialmente bastante modesta:

A partir daquilo que havia sido estabelecido em relação aos fenômenos da hereditariedade, seria difícil evitar a inferência de que não há leis universais, mas que estudando vários casos específicos, poderiam ser detectadas leis específicas distintas (Bateson & Saunders, 1902, p. 3).

Bateson havia planejado experimentos que permitissem estudar tanto características contínuas quanto descontínuas, investigando várias gerações, e procurando determinar leis específicas pelo estudo detalhado e exaustivo dos casos investigados. No trabalho publicado, os resultados obtidos foram apresentados e discutidos à luz do trabalho de Mendel, para investigar sua validade e limites: “No momento presente a questão de saber até onde a Lei de Mendel, com seus numerosos corolários, é válida, em que casos e com que extensão ela tem aplicabilidade geral, supera todas as outras em importância” (Bateson & Saunders, 1902, p. 5).

Como já vimos, a primeira anomalia que logo chamou a atenção foi a existência de casos aos quais não se aplicava o conceito de dominância, mas Bateson não atribuiu grande importância para isso.

Bateson e Saunders fizeram experimentos com *Lychnis*, *Atropa* e *Datura*, e em todos eles as leis de Mendel foram confirmadas, apenas com um ou outro caso irregular ao qual os autores não atribuíram importância (Bateson & Saunders, 1902, p. 15). De Vries já havia também estudado *Datura* e *Lychnis*. Correns havia estudado *Matthiola* e confirmado a validade das leis de Mendel para essa planta, mas Bateson e Saunders encontraram várias anomalias (Bateson & Saunders, 1902, p. 32). Por exemplo, ao cruzar um tipo de *Matthiola* com flores peludas brancas com vários tipos com flores lisas de diversas cores, foram obtidas na primeira geração de híbridos flores púrpura e, às vezes, misturas (por exemplo, cor-de-rosa no cruzamento de branco com vermelho). O surgimento de uma cor diferente, independente das cores das flores dos progenitores, parecia indicar um tipo de “atavismo”, ou retorno a caracteres ancestrais (Bateson & Saunders, 1902, p. 81).

Ao contrário do que ocorria com ervilhas nos estudos de Mendel, Bateson e Saunders encontraram certos caracteres correlacionados, que não podiam ser recombinados à vontade. Em alguns casos de *Matthiola*, as flores peludas tinham sementes verdes, e as flores lisas tinham sementes marrons. As flores de cor púrpura sempre tinham sementes verdes (Bateson & Saunders, 1902, p. 81).

Outro caso anômalo ocorria com certo tipo de ervilhas em que o cruzamento de dois tipos puros produziu um híbrido diferente de ambos e, em F_2 , cinco colorações diferentes:

Ervilha de cheiro (Lathyrus odoratus). [Ervilhas do tipo] Stanley, padrão, marrom escuro ou chocolate, com asas semelhantes porém algumas vezes tingidas de violeta, cruzadas com [ervilhas do tipo] Gigante Branca, produziram [em F_1] somente Gigante Púrpura Invencível, ou seja, padrão como em Stanley, mas com asas azuis. Esse primeiro cruzamento, por autofertilização, produziu Gigante Branca, Gigante Púrpura (sem asas azuis), Marte (uma variedade vermelha bem conhecida), Sua Majestade (um tipo completamente magenta, bem conhecido), e uma forma como Sua Majestade, porém com manchas brancas (Bateson & Saunders, 1902, p. 142).

Bateson estudou esse caso e acabou por concluir que a coloração não podia depender de um único caráter (alelomorfo) e sim de vários elementos. Propôs o nome de “hypallelomorfos” para os constituintes dos alelomorfos compostos (um nome que não teve grande sucesso). De qualquer forma, esses casos pareciam-lhe apenas *mais complexos* e não *contrários* às leis de Mendel.

Na conclusão do *Report* de 1902, aparecem resultados ainda confusos, além de três casos mais definidamente *não mendelianos*:

No caso de *Matthiola* e em galinhas, foram aparentemente encontrados exemplos de violações definidas à lei de Mendel. É certo que essas exceções de qualquer forma indicam a existência de outros princípios que não podemos ainda formular. Mas além desses casos, há três classes distintas de fenômenos encontrados em cruzamentos aos quais os princípios mendelianos não podem ser aplicados facilmente (Bateson & Saunders, 1902, p. 152).

Esses três tipos especiais de fenômenos eram:

- I - a herança ordinária por mistura ou combinação (*blended inheritance*);
- II - casos em que a forma resultante do primeiro cruzamento se reproduz fielmente;
- III - os ‘falsos híbridos’ de Millardet.

I - Herança por mistura ou combinação

No primeiro caso, ao autores indicaram que talvez características como a altura das pessoas pudesse estar relacionada a mais do que um par de alelomorfos (por exemplo, quatro ou cinco) e que as diversas combinações possíveis poderiam

produzir um efeito de aparente continuidade. No entanto, esse caso não havia ainda sido estudado através da técnica mendeliana e eles admitiram que poderia também haver uma variação contínua dos próprios gametas (Bateson & Saunders, 1902, p. 152-3).

II - Primeiros cruzamentos que se reproduzem fielmente

Esse seria o caso em que uma forma A e outra B, quando cruzadas, produzem uma nova forma C, que produz descendentes de tipo C. Bateson e Saunders colocaram em dúvida diversos casos em que se supunha ocorrerem híbridos que somente produzem (nas gerações seguintes) descendentes do mesmo tipo. No entanto, admitiram que o fato existe (o próprio Mendel havia observado casos assim, com *Hieracium*). O fato parecia indicar que o híbrido produzia gametas híbridos, ou seja, que carregavam os dois fatores. Os autores não conseguiam ter nenhuma idéia de como isso poderia ocorrer e aceitaram que esses casos ultrapassavam os limites dos princípios de Mendel (Bateson & Saunders, 1902, pp. 153-4).²⁸

III - 'Falsos híbridos' de Millardet

Em 1894, A. Millardet descreveu casos de cruzamentos de certas variedades – especialmente de morangos – em que a primeira geração e seus descendentes davam plantas exatamente iguais ao tipo materno, sem nenhuma indicação de características paternas. Em outros casos, a primeira geração podia não ser homogênea e sim constituída por dois tipos, tendo, em parte, só características maternas puras e, a outra parte, só características paternas puras, que eram transmitidas aos descendentes. Millardet os chamou de 'falsos híbridos' [*faux hybrides*] ou 'híbridos sem cruzamento'.

Bateson aceitou a existência desse fenômeno e indicou que ele próprio havia observado algo análogo em experimentos com *Matthiola*, assim como De Vries notara a mesma coisa com *Oenothera lamarckiana*.

Para explicar os falsos híbridos, Bateson e Saunders supuseram que nesse caso os descendentes receberiam apenas características de um dos progenitores e que, portanto, não seriam formados pela união efetiva de gametas dos dois progenitores. Especularam que talvez, durante a fertilização, houvesse dois fenômenos independentes: o gameta masculino poderia "estimular" o desenvolvimento do óvulo, sem se unir a ele e transmitir suas características (Bateson & Saunders, 1902, p. 154).

²⁸Posteriormente, em 1906, Ostenfeld descobriu que os gêneros *Taraxacum* e *Hieracia* são capazes de produzir sementes por partenogênese e, assim, reproduziam o tipo materno (mesmo se esse for híbrido) como se fosse uma linhagem pura, inclusive quando se tentava fecundar as flores com pólen estrangeiro (ver Bateson, 1913, p. 246-7). No entanto, em outros casos, mesmo em 1909, Bateson ainda reconhecia o aparente surgimento de híbridos que se reproduzem como linhagens puras (ver a edição de 1909 dos *Mendel's principles of heredity*, p. 249-252). Posteriormente, ele indicou que esse tipo de fenômeno não havia mais sido observado em experimentos adicionais e que as observações iniciais podiam ser errôneas (Bateson, 1913, p. 248-249).

Para Bateson, grande parte dos fenômenos de hereditariedade podia ser conciliada com os princípios básicos de Mendel, da forma como ele os enunciava. Mas em certos casos especiais, como o dos híbridos cuja descendência é sempre igual (já citados por Mendel) ou os falsos híbridos de Millardet, que mostram apenas características de um dos pais, não reaparecendo as características do outro progenitor nas gerações seguintes,²⁹ considerou que seria muito difícil adaptar as idéias de Mendel de modo a explicar os fenômenos (Bateson, 1902, p. 27).

As atitudes diante dessas dificuldades foram variadas. De Vries, um ano após a 'redescoberta', já não dava mais grande importância aos estudos mendelianos e dedicou-se à sua *teoria da mutação* (ver Martins, 2000, por exemplo). Grande parte dessa se baseava em experimentos com *Oenothera lamarckiana*, que não obedeciam às leis de Mendel. Além disso, esse estudioso se ateve à discussão de muitos outros fenômenos não-mendelianos em sua obra sobre a teoria da mutação (Meijer, 1985, p. 222-223). Quando outros autores criticaram a teoria da mutação e tentaram explicar os fenômenos da *Oenothera* como sendo o resultado de fenômenos complicados mas redutíveis à teoria de Mendel, "Hugo de Vries se tornou o líder central da facção anti-mendeliana entre os botânicos holandeses" (Meijer, 1985, p. 223).

Vemos, portanto, que havia, nos primeiros anos do século XX, uma série de fenômenos de hereditariedade que eram considerados como possíveis exceções aos princípios de Mendel. Uma teoria mais completa da hereditariedade deveria explicar não só as leis de Mendel, mas também a existência de casos aos quais essas leis não se aplicassem.

O PROGRAMA DE PESQUISA MENDELIANO

Após tomar conhecimento e divulgar o trabalho de Mendel, Bateson prosseguiu os estudos de cruzamentos de animais e plantas que já havia iniciado antes, mas agora dentro de uma nova perspectiva teórica. O seu grupo de Cambridge se destacou dentre todos os que se dedicaram a esse tipo de pesquisa no início do século. Dele faziam parte Edith E. Saunders, R. C. Punnett, Florence Durham, Dorothea Maryatt, Muriel Wheldale e R. P. Gregory. Colaboravam também Charles Chamberlain Hurst, Leonard Doncaster, Rowland Biffen e outros (Sturtevant, 1965, p. 201). O grupo realizava experimentos com camundongos, coelhos, canários, galinhas, ervilhas, e vários outros tipos de organismos (ver Martins, 1997, capítulo 2, por exemplo).

A partir do que foi visto até aqui, fica claro que Bateson e seu grupo não estavam simplesmente aceitando e defendendo as leis de Mendel. Os fenômenos por eles estudados conduziam muitas vezes a resultados contrários ao previsto pela teoria mendeliana. Suas tentativas de explicá-los eram, muitas vezes, contrárias às suposições

²⁹As irregularidades e possíveis exceções às leis de Mendel serão indicadas mais adiante.

utilizadas por Mendel. Um estudante atual que se familiarizasse com a genética mendeliana e lesse o artigo de Bateson e Saunders de 1902 ficaria surpreso e confuso com os fenômenos e explicações lá encontrados.

A teoria mendeliana, tal como Bateson a utilizava, era altamente maleável e sujeita a profundas alterações. Por isso, é mais adequado falar sobre o *programa de pesquisa mendeliano* adotado pelo grupo de Bateson. Esse envolvia um método experimental definido, alguns conceitos básicos e um esquema teórico geral, que podem ser caracterizados aproximadamente da seguinte forma:

1. Fazer experimentos de cruzamentos entre variedades (ou raças) distintas da mesma espécie, observando a descendência obtida em várias gerações, e realizando também retrocruzamentos dos híbridos com as variedades iniciais.
 - 1.1 Devia-se tentar estudar espécies tanto de animais quanto de vegetais, do maior número de classes distintas possível.
 - 1.2 As principais características a serem estudadas eram descontínuas, mas nada impedia o estudo de variáveis contínuas.
2. Analisar os resultados estatisticamente, considerando cada característica separadamente, e trabalhando sempre que possível com um grande número de indivíduos.
3. Procurar encontrar regularidade nos resultados obtidos e obter leis particulares sobre dominância (ou não dominância), etc., em cada caso.
 - 3.1 Dar importância a exceções e a casos especiais, e investigá-los detalhadamente.
4. Interpretar as regularidades observadas associando as características observadas a elementos inobserváveis, transportados pelos gametas, e às suas associações no zigoto, tirando conclusões a respeito do comportamento desses fatores a partir dos dados experimentais, depois fazendo novas previsões e testando essas previsões.
 - 4.1 Explorar diferentes hipóteses sobre o comportamento desses elementos inobserváveis e sobre a composição dos híbridos, para tentar explicar os fatos observados.
 - 4.2 Quando o avanço técnico tornasse isso possível, as diferenças entre os gametas deveriam se tornar detectáveis, e isso abriria um novo campo de pesquisa.
5. Procurar obter uma teoria geral que pudesse englobar todas as leis particulares e modelos especiais que as explicassem.

Em nenhuma obra, Bateson e seus colaboradores esquematizaram o programa mendeliano de pesquisa dessa forma ou de modo semelhante, mas essa reconstrução que propomos do programa (implícito) adotado por eles é bastante consistente com o conhecimento histórico disponível.

Bateson se comportava como se o trabalho de Mendel tivesse apenas proporcionado um exemplo particular de aplicação desse programa ao estudo das ervilhas, aceitando a possibilidade de que os resultados obtidos em outros casos fossem completamente diferentes. O exemplo de Mendel devia ser seguido, seu método devia ser empregado, mas os resultados de Mendel não eram a última palavra sobre hereditariedade.

Alguns exemplos podem mostrar até que ponto Bateson estava disposto a mudar os conceitos mendelianos.

Um dos resultados mais interessantes obtidos por Mendel admitia a possibilidade de obter novamente linhagens puras a partir de híbridos. Isso era interpretado como indicando que os gametas produzidos pelos híbridos eram puros. Bateson aventou outras possibilidades:

Será de grande interesse determinar até que ponto a pureza das células germinativas em relação aos caracteres alelomórficos é uma regra absoluta, ou se há casos excepcionais em que essa pureza seja limitada. É realmente quase certo que podem surgir tais exceções, pela evidência dos frutos em “mosaico” de *Datura*, onde foi mostrado que os recessivos puros (sem espinho) obtidos dos híbridos mostravam excepcionalmente um segmento ou pedaço com espinhos (Bateson & Saunders, 1902, p. 127).

Outro exemplo: para prever quantos indivíduos de cada tipo deveriam surgir no cruzamento de determinados tipos paternos, Mendel levantou a hipótese de que cada heterozigoto produzia, em média, um igual número de gametas transportando cada tipo de alelomorfo. Bateson e Saunders consideravam que, nos exemplos estudados por Mendel, os dados concordavam bastante com essa hipótese, mas divergiam do princípio geral:

Em *Pisum*, por exemplo, não podemos estar muito longe ao considerarmos uma média de 50 por cento D [dominante] e 50 por cento R [recessivo] como uma boa aproximação da verdade tanto para as células masculinas quanto femininas, mas não há nada ainda que prove mesmo aqui que a descontinuidade *deve ser sempre e absolutamente completa*.

De modo semelhante, não somos obrigados a aceitar a proposição de que *sempre* existem células germinativas de cada alelomorfo em iguais números (Bateson & Saunders, 1902, p. 128).

Bateson e Saunders acreditavam que poderia haver vários tipos de perturbações. As células germinativas poderiam ser produzidas em números diferentes; ou poderiam ser produzidas inicialmente em números iguais, mas haver depois um processo que selecionasse preferivelmente alguns tipos; ou a combinação entre os gametas feminino e masculino poderia não se dar ao acaso. A idade e o estado de saúde poderiam influenciar nas proporções de gametas (Bateson & Saunders, 1902, p. 128). Outra

possibilidade seria que, a partir de heterozigotos, os machos só produzissem gametas com um tipo de alelomorfo, e as fêmeas com o outro tipo. Nesse caso, todos os seus descendentes também seriam heterozigotos, apesar de se tratar de uma linhagem pura (que se reproduziria sempre fielmente). Só seria possível descobrir a natureza híbrida dessa variedade cruzando-a com outras, pois os cruzamentos recíprocos dariam resultados diferentes. Havia fenômenos conhecidos na época (por exemplo, híbridos de *Digitalis*) que pareciam se comportar assim (Bateson & Saunders, 1902, p. 132).

Essa atitude de Bateson, de ir adaptando a teoria gradualmente aos novos fenômenos, ao invés de aderir de modo mais rígido a um conjunto de leis fixas, foi mais tarde motivo de críticas, como aquelas feitas por Thomas Hunt Morgan durante a década de 1900 (ver por exemplo, Morgan, 1909, p. 365; Martins, 1998).

Há diferenças, como foi apontado acima, entre o trabalho de Bateson e o trabalho de Mendel. Há mudanças de terminologia, introdução de novos aspectos, estudo de novos fenômenos. Em que sentido, então, o programa de pesquisa desenvolvido por Bateson e seus colaboradores pode ser chamado de mendeliano?

Há muitos aspectos comuns entre o programa de Bateson e o trabalho de Mendel, como também ficou bem claro. A nosso ver, o artigo de Mendel sobre os padrões que governam a formação de híbridos, que trata especificamente da hereditariedade, foi visto por Bateson e seus colaboradores como um início e não como um término, como algo que estava aberto a novas contribuições. Bateson desenvolveu um novo programa de pesquisa mendeliano não apenas no sentido de testar a aplicabilidade dos princípios encontrados por Mendel (em *Pisum*) a outros organismos, mas também ao procurar exceções, desvios e propor novas leis, testando-as nos mais variados organismos tanto animais como vegetais.

Bateson não estava atacando Mendel e propondo a substituição de seu trabalho por algo oposto e incompatível com a pesquisa original, mas apresentando-se como um colaborador que pretendia expandir e aperfeiçoar o trabalho de Mendel. Isso ficou claro desde o início do envolvimento de Bateson com essa linha de investigação e, especialmente, quando ele publicou em 1902 seu trabalho com o título *Mendel's principles of heredity: a defence*.

Existem diferenças entre o que consideramos neste artigo como sendo o 'programa de pesquisa mendeliano' e a caracterização feita por outros autores como, por exemplo, G. Van Balen (1986; 1987). Outro autor que trata do surgimento de um novo programa de pesquisa em genética abordando aspectos diferentes daqueles considerados no presente trabalho é P. Lorenzano.³⁰ Um dos pontos de discrepância é que Van Balen considera o programa mendeliano de pesquisa de Bateson como envolvendo não apenas hereditariedade, mas também evolução, embriologia e outros aspectos, enquanto no presente artigo foi adotada a posição

³⁰Lorenzano, *La emergencia de un programa de investigación en genética* (a ser publicado).

de isolar os estudos de hereditariedade de Bateson de suas outras preocupações. Essa separação segue o próprio espírito do trabalho de Bateson, que em sua obra *Mendel's principles of heredity* dedica poucas páginas à questão da evolução, embora toda sua motivação inicial para estudar a variabilidade das espécies e a hereditariedade fosse motivada por preocupações evolutivas.

Van Balen e outros autores não analisaram a dinâmica de pesquisa de Bateson, prendendo-se mais a questões teóricas gerais. A presente análise estudou o programa de Bateson nos primeiros anos do século XX examinando o seu método de pesquisa e os resultados experimentais que ele discute.

COMENTÁRIOS FINAIS

A presente pesquisa mostrou que apesar de apresentarem alguns pontos em comum como a busca dos padrões que governam a transmissão das características dos progenitores a seus descendentes e a metodologia empregada, os trabalhos de Bateson e Mendel apresentam também aspectos diferentes. Enquanto Mendel constatou que havia alguns padrões que regiam a formação de híbridos, principalmente a partir de estudos de cruzamentos experimentais de *Pisum*, Bateson com o auxílio de seus colaboradores foi além, procurando testar se esses padrões se aplicavam ao maior número de organismos possível, tanto vegetais como animais. Além disso, ele não se dedicou simplesmente a testar, explicar e defender o que havia sido proposto por Mendel. Concentrou-se nas exceções. Ao encontrar desvios dos princípios mendelianos, procurou explicá-los propondo novas leis. Por exemplo, verificou que nem sempre a segregação era independente, sendo que algumas características eram herdadas associadas ou então que algumas características deveriam ser determinadas por vários pares de caracteres unitários (vários alelomorfos) e não um só. Ele se preocupou em encontrar outras leis mais complexas, que, entretanto, não invalidavam as que haviam sido propostas por Mendel. Bateson, através do modelo hipotético utilizado pela teoria mendeliana (elementos celulares invisíveis encontrados nos gametas e que não se misturavam) pôde testar a teoria e fazer previsões. Ele propôs uma nova terminologia (alelo, homozigoto, heterozigoto) que não era utilizada por Mendel e alterou a simbologia mendeliana.

AGRADECIMENTOS

A autora agradece o apoio recebido da FAPESP que viabilizou esta pesquisa.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BATESON, Beatrice. *William Bateson, F. R. S. Naturalist, his essays and addresses, together with a short account of his life*. Cambridge: Cambridge University Press, 1928.
- BATESON, William. Experiments in plant hybridization. [*Journal of the Royal Horticultural Society*, vol. 26, 1901] In: PUNNETT, R. C. (ed.). *Scientific papers of William Bateson*. New York: Johnson Reprint, 1971[1928]. vol. 2, p. 1-3.
- . Mendel's principles of heredity – a defense. [Cambridge: Cambridge University Press, 1902, p. 1-35] In: PUNNETT, R. C. (ed.). *Scientific papers of William Bateson*. New York: Johnson Reprint, 1971[1928]. vol. 2, p. 4-28.
- . *Mendel's principles of heredity*. 2. ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1913.
- BATESON, W. & SAUNDERS, E. R. Experimental studies in the physiology of heredity. Report I, 1902, p. 1-160. *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society*. London: Royal Society/Harrison and Sons, 1910.
- BATESON, W., SAUNDERS, E., PUNNETT, R. C. & KILBY, H. Notes on the progress of Mendelian studies. Report II, 1905, p. 119-31. *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society*. London: Royal Society/Harrison and Sons, 1910.
- BATESON, W., SAUNDERS, E. & PUNNETT, R. C.. Experimental studies in the physiology of heredity. Report III, 1906, p. 1-53. *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society*. London: Royal Society/Harrison and Sons, 1910.
- BOWLER, Peter J. *The Mendelian revolution. The emergence of hereditarian concepts in modern science and society*. Cambridge: Cambridge University Press, 1989.
- CAMPBELL, Margaret. The concept of dormancy, latency and dominance in 19th-century biology. *Journal of the History of Biology* v. 16, p. 409-31, 1983
- COCK, Allan. William Bateson, Mendelism, and biometry. *Journal of the History of Biology* v. 6, p. 1-36, 1973.
- DARDEN, Lindley. *Theory change in science. Strategies from Mendelian Genetics*. New York: Oxford University, 1991.
- DE VRIES, Hugo. Sur la loi de disjonction des hybrides. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* v. 130, p. 845-847, 1900.
- HARTL, Daniel and OREL, Vitezlav. What did Mendel think he discovered? *Genetics* v. 131, p. 245-253, 1992.
- LORENZANO, Pablo. Acerca del 'redescubrimiento' de Mendel por Hugo de Vries. *Epistemología e Historia de la Ciencia* v. 4, n° 4, p. 219-29, 1998.
- . Carl Correns y el "redescubrimiento" de Mendel. *Epistemología e Historia de la Ciencia* v. 5, n° 5, p. 265- 272, 1999.
- MARTINS, Lilian A-C. P. *A teoria cromossômica da hereditariedade: proposta, fundamentação, crítica e aceitação*. Campinas: UNICAMP, 1997. Tese de doutoramento.
- . Thomas Hunt Morgan e a teoria cromossômica: de crítico a defensor. *Episteme* v. 3, n° 6, p. 100-126, 1998.
- . Did Sutton and Boveri propose the so-called "Sutton-Boveri chromosome hypothesis?". *Genetics and Molecular Biology* v. 22, n° 2, p. 261-271, 1999.
- . Hugo de Vries y evolución: la teoría de la mutación. *Epistemología e Historia de la Ciencia* v. 6, n° 6, p. 259-266, 2000.
- MAYR, Ernst. *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge MA: Harvard University Press, 1982.
- MEIJER, Onno G. Hugo de Vries no Mendelian? *Annals of Science* vol. 42, p. 189-232, 1985.

- MENDEL, Gregor. Experiments in plant hybridisation. Trad. C. T. Drury. In: BATESON, William. *Mendel's principles of heredity*. Cambridge: Cambridge University Press, 1913. p. 335-79.
- . Experiments in plant hibridisation. Trad. Eva Sherwood. In: STERN, Curt and SHERWOOD, Eva. (eds.). *The origins of Genetics: a Mendel source book*. San Francisco: W. Frieman and Company, 1966. p. 1-48.
- MONAGHAN, Floyd & CORCOS, Alain. Tschermak: a non-discoverer of Mendelism: a historical note. *Journal of Heredity* v. 77, p. 468-9, 1986.
- MORGAN, Thomas Hunt. What are 'factors' in Mendelian explanations? *American Breeder's Association. Report* v. 6, p. 365-368, 1909.
- OLBY, Robert. *Origins of Mendelism*. London: Constable, 1966.
- . William Bateson's introduction of Mendelism to England: a reassessment. *British Journal of History of Science* v. 20, p. 399-420, 1987.
- PETERS, James A. (ed.). *Classic papers in genetics*. Englewood Cliffs: Prentice-Hall, 1959.
- SANDLER, Iris & SANDLER, Laurence. On the origin of Mendelian genetics. *American Zoologist* v. 26, n° 3, p. 753-768, 1986.
- STUBBE, H. *History of genetics from prehistoric times to the rediscovery of Mendel's laws*. Trad. T. R. W. Waters. Cambridge, MA: MIT Press, 1972.
- STURTEVANT, Alfred Henry. The early Mendelians. *Proceedings of the American Philosophical Society* v. 109, p. 199-204, 1965.
- VAN BALEN, Gerrit. The influence of Johannsen's discoveries on the constraint-structure of the Mendelian research program. An example of conceptual problem solving in evolutionary theory. *Studies of the History and Philosophy of Science* v. 17, n° 2, p. 175-204, 1986.
- . Conceptual tensions between theory and program: the chromosome theory and the Mendelian research program. *Biology and Philosophy* v. 2, n° 4, p. 435-461, 1987.
- ZIRKLE, Conway. The knowledge of heredity before 1900. In: DUNN, L. C. (ed.). *Genetics in the 20th century*. New York: McMillan, 1951. p. 35-57.