

As concepções iniciais de Thomas Hunt Morgan acerca de evolução e hereditariedade

Lilian Al-Chueyr Pereira Martins*
Ana Paula de Oliveira Pereira de Moraes Brito**

1 INTRODUÇÃO

Atualmente o nome de Thomas Hunt Morgan (1866-1945) é em geral associado à genética de *Drosophila* e à teoria cromossômica. Esta teoria, da forma que foi concebida por ele e seus colaboradores (Alfred Henry Sturtevant, Herman Joseph Muller e Calvin Blackman Bridges)¹ a partir de 1910-11 era, em princípio, compatível com a concepção de um processo evolutivo lento e gradual e com a seleção natural, como admitia Darwin. No entanto, a postura inicial de Morgan era bem diferente. Até 1910-11 ele era um forte opositor das teorias mendeliana e cromossômica, tendo escrito vários trabalhos onde as combatia (Morgan, 1907a, p. 465; Morgan, 1909c, p. 365; Morgan, 1910a, pp. 451-452; 460-461; 477). Segundo vários estudos historiográficos, no final desse período ele mudou de idéia a respeito do assunto, dando início juntamente com seu grupo a uma linha de investigação neo-mendeliana (ver por exemplo, Allen, 1966; Van Balen, 1987; Martins, 1998; Martins, 2002, p. 252).

Inicialmente, sendo um adepto da “teoria da mutação” de Hugo de Vries (De Vries, *The mutation theory*; Martins, 2002, p. 232), Morgan considerava que a evolução era principalmente saltacional. Para ele, somente as variações descontínuas seriam herdadas. Além disso, via limitações quanto à ação do princípio da seleção natural no processo evolutivo. Somente anos mais tarde (1916), em sua obra *A critique of the theory of evolution*, a partir da contribuição de Müller, Morgan admitiu que podia haver compatibilidade entre fenômenos mendelianos e alguns aspectos da teoria de evolução. Passou a considerar que a seleção podia produzir quase todas as formas intermediárias reduzindo, aumentando ou mesmo eliminando os genes modificadores em uma população. Isso explicaria algumas características que podiam variar de modo contínuo como por exemplo, o tamanho da cauda em pombos ou da célula em *Paramecium* (Morgan, *A critique of the theory of evolution*, pp. 165-169; Allen, *Thomas Hunt Morgan*, p. 305).

Consideramos relevante comentar um pouco sobre a carreira de Morgan. Inicialmente trabalhou dentro da tradição morfológica, com biologia comparada, estudando quatro espécies de aranhas do mar. Ele buscava esclarecimentos sobre sua posição filogenética. Investigou também o processo de regeneração em vários organismos tais como minhoca, planária, água viva e o protozoário *Stentor*. De acordo com M. B. Fuller, foi entre 1894 e 1895, período em que passou um tempo na Estação Zoológica de Nápoles juntamente com Hans Driesch (1867-1941) e realizou experimentos embriológicos com *Ctenophora*, que Morgan passou a adotar um enfoque mais experimental e menos descritivo em sua pesquisa (Fuller, 1981, p. 7; Martins,

* Programa de Estudos Pós-Graduados em História da Ciência, Pontifícia Universidade Católica de São Paulo (PUC-SP); Grupo de História e Teoria da Ciência, Universidade Estadual de Campinas (Unicamp); pesquisadora do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). Caixa Postal 6059, 13083-970 Campinas, SP. E-mail: lacpm@uol.com.br.

** Estudante de doutorado do Programa de Estudos Pós-Graduados em História da Ciência, Pontifícia Universidade Católica de São Paulo (PUC-SP); bolsista da Coordenação de Aperfeiçoamento do Pessoal de Ensino Superior (CAPES). E-mail: paulambrito@ig.com.br

¹ O grupo de Morgan era então constituído por dois estudantes de graduação – Sturtevant e Bridges – e um doutorando, Henry Joseph Muller. Todos eles tinham sido treinados em citologia por Edmund Beecher Wilson, que era chefe do Departamento de Zoologia na Universidade de Colúmbia, chefe de Morgan e também seu amigo pessoal (ver Colocar referência).

1998, p. 103). Entre 1903 e 1910 ele desenvolveu pesquisas sobre a determinação de sexo, evolução e hereditariedade. De 1910-11 a 1925 dedicou-se ao estudo da genética da transmissão em *Drosophila* (Allen, 1981, p. 524; Martins, 1998, p. 104).

O objetivo deste artigo é, a partir da análise de diversos estudos de Morgan sobre evolução e determinação de sexo publicados de 1900 a 1910, procurar averiguar qual era sua posição em relação a estes dois assuntos e em que evidências ele se baseava.

2 MORGAN E EVOLUÇÃO ORGÂNICA

Morgan acreditava que a evolução era um processo que devia ocorrer no presente, do mesmo modo como ocorrera no passado e que era possível estudá-lo diretamente. De acordo com ele, nem a anatomia comparada e nem a embriologia tinham trazido esclarecimentos sobre os fatores e causas da evolução (Morgan, 1910a, p. 201).

Durante o período considerado neste estudo (1900-1910), embora Morgan aceitasse que os grupos de animais e plantas que existem atualmente se originaram a partir da modificação de animais e plantas que existiram antes, fazia várias críticas à teoria darwiniana em geral e, particularmente, ao princípio da seleção natural. Apesar disso, valorizava a contribuição de Darwin, dando-lhe o crédito de ter tratado a questão de adaptação e evolução com bases científicas.

No período anterior a 1910, contrariamente a Darwin, Morgan não aceitava que o processo evolutivo ocorresse principalmente através do acúmulo lento e gradual de pequenas variações sobre as quais atuava a seleção natural (variações contínuas). Para ele, o processo evolutivo acontecia principalmente a partir de variações descontínuas, o tipo de variação que Darwin chamou de *sports* e considerou pouco relevantes para o processo evolutivo (Darwin, *Origin of species*, p. 10).

Entre 1901 e 1903 foi publicada em dois volumes a obra *Die Mutationstheorie* de autoria do médico e botânico holandês Hugo de Vries. Ele se baseou nas evidências experimentais obtidas durante dez anos de estudos com a planta *Oenothera lamarckiana*. Defendia que novas espécies poderiam se formar em um único passo, o que chamou de “mutação”. A conotação deste termo em De Vries é diferente daquela empregada por Morgan e colaboradores em 1915-1920 bem como daquela que se utiliza atualmente. Para De Vries, “mutação” era o que Darwin chamava de *sports* e que atualmente conhecemos por macromutação. (Allen, *Thomas Hunt Morgan*, p. 119; Allen, 1969; Martins, 2000). Desse modo, para o botânico holandês a evolução ocorria principalmente através de variações descontínuas. Mas, apesar disso, ele não excluiu a seleção natural do processo evolutivo. Segundo este autor, a seleção natural não decidia entre um indivíduo e outro mas sim, entre duas formas específicas. A mais adaptada ao ambiente seria selecionada e a outra seria eliminada ou poderia viver em um ambiente diferente (Castle, 1904, p. 398).

O trabalho de De Vries convenceu muitas pessoas na época, inclusive o próprio Morgan. Ele ficou bastante entusiasmado principalmente pelo caráter experimental desta investigação. Motivado pelo resultados obtidos por De Vries, em 1908 iniciou suas investigações com *Drosophila*. Ele desejava testar se nesses animais ocorriam mutações no sentido de De Vries. Somente muitos anos mais tarde (entre 1912 e 1920) os estudos de Renner, Cleland e Bradley Davis trouxeram evidências experimentais de que a maioria dos casos que De Vries descrevia como sendo o surgimento de uma nova espécie, com exceção de dois, podiam ser explicados pelos complicados arranjos cromossômicos de *Oenothera*, que era um híbrido e que os homocigotos puros não sobreviviam (Allen, *Thomas Hunt Morgan*, pp. 110;125; Martins, 2000; Martins, 2002, pp. 232-234; Van Der Pas, 1981, p. 101; Dunn, *A short history of genetics*, p. 60).

Além de Morgan, havia outros autores na época que atribuíam um importante papel

às variações descontínuas no processo evolutivo. Um deles, cujo trabalho Morgan respeitava bastante, foi William Bateson, que em seu livro *Materials for the study of variation* (1894) catalogou uma grande quantidade de fatos que enfatizavam esta idéia (Martins, 1999, pp. 77-78; Martins, 2006).

O posicionamento de Morgan contrário à idéia de um processo evolutivo gradual, no período considerado, pode ser explicado a nível conceitual, já que ele alegava que não havia provas de que as variações contínuas pudessem ser herdadas (Morgan, *Evolution and adaptation*, p. 267). Por outro lado, a evolução saltacional podia explicar as lacunas existentes no registro paleontológico que, segundo ele, era um dos pontos problemáticos da teoria darwiniana (Allen, *Thomas Hunt Morgan*, p. 120).

Um outro aspecto da teoria darwiniana do qual Morgan discordava era a herança de caracteres adquiridos. Em seus estudos sobre as causas que provocam as mudanças na forma não encontrou evidências que respaldassem esta idéia (Morgan, *Experimental Zoology*, p. v; Child, 1907, pp. 825-826).

Além dos aspectos sobre os quais comentamos, Morgan fazia diversas restrições ao princípio da seleção natural, sobre as quais trataremos na seção que se segue.

3 ALGUMAS OBJEÇÕES DE MORGAN EM RELAÇÃO À SELEÇÃO NATURAL

Durante o período compreendido entre 1900 e 1915 Morgan fazia as seguintes objeções em relação à seleção natural:

- A seleção natural pode eliminar o não adaptado, mas não pode criar novas variações a partir das quais se originem novas adaptações (Morgan, *Evolution and adaptation*, p. 462). Assim, ele estava convencido que a seleção natural não podia explicar a adaptação (Dean, 1904, p. 222). Ela podia explicar o fracasso do não adaptado em deixar descendentes mas não podia explicar a origem do adaptado (Allen, *Thomas Hunt Morgan*, p. 111). De modo análogo a Bateson (Bateson, *Materials for the study of variation*, p. 69; Martins, 1999, p. 80), ele acreditava que a seleção natural não podia criar nada de novo (Allen, *Thomas Hunt Morgan*, p.111). Assim, ela não explicava a origem das espécies.

Em um artigo publicado em 1910, Morgan comentou: “Mas hoje em dia, aceitando a evolução, estamos preocupados se a teoria da seleção natural explica a *origem das espécies* ou se explica as *adaptações* dos animais e plantas [...] (Morgan, 1910, p. 203). A seu ver, ela não explicava nenhuma das duas coisas.

- A seleção natural não explicaria os estágios incipientes de órgãos altamente adaptados. Nesse sentido, Morgan estava de acordo com a crítica que Georges Mivart (1827-1900) havia feito em 1871: se a seleção age sobre pequenas diferenças individuais que ocorrem ao acaso, os níveis elevados de adaptação (como, por exemplo, o olhos nos vertebrados) não poderiam ser explicados, porque seus estágios incipientes nunca ofereceriam vantagem suficiente para uma seleção favorável (Mivart, *The Genesis of Species*, capítulo 2; Allen, *Thomas Hunt Morgan*, p. 112).

- A seleção natural não explicaria a regeneração e o desenvolvimento. As evidências encontradas nos estudos feitos por Morgan sobre embriologia e regeneração, no início de sua carreira, levaram-no a crer que o desenvolvimento das partes do zigoto e embriões e a regeneração de partes no organismo adulto eram problemas análogos (Conklin, 1902, p. 621). Ele assim se expressou:

Nós não temos, entretanto, nenhuma razão para supor que todas as células que estão em processo de clivagem são semelhantes porque são potencialmente iguais. Mesmo pedaços de um animal adulto – de uma hidra ou stentor, por exemplo – podem produzir novos organismos inteiros, embora devamos supor inicialmente que esses pedaços são tão

distintos como as partes do corpo a partir do qual eles se originam (Morgan, *Regeneration*, p. 622).

Parecia-lhe impossível que as maravilhosas adaptações da regeneração resultassem da ação da seleção natural. A seu ver nem a teoria de Lamarck nem a teoria de Darwin explicavam regeneração dos organismos (Conklin, 1902, p. 621). Ele afirmou mais tarde em outra obra onde discutia sobre evolução e adaptação: “A conclusão a que cheguei é que a teoria é inteiramente inadequada para explicar a *origem* do poder de regeneração” (Morgan, *Evolution and adaptation*, p. ix).

4 OUTROS ASPECTOS

Algumas das críticas de Morgan (como o início de órgãos complexos) já tinham sido tratadas detalhadamente pelo próprio Darwin, na última edição do *Origin of species*. Ao que tudo indica, Morgan tinha dificuldades em entender o mecanismo da seleção natural. Devido a isso, mantinha sua posição, apesar do esforço de seus estudantes (principalmente Muller e Sturtevant) para convencê-lo. Em entrevista pessoal a Garland Allen, Muller comentou:

Todos nós [Muller, Sturtevant e até certo ponto Bridges] discutimos com Morgan sobre isso ... Morgan voltava e voltava... parecia-nos que ele não poderia entender a seleção natural. Ele tinha um bloqueio mental muito comum naqueles dias (entrevista de Muller com Allen, 1965; Allen, *Thomas Hunt*, p. 308).

Outro geneticista que também interagira com o grupo de Morgan, Edgard Altenburg, comentou em correspondência com Muller que em 1910 Morgan procurava explicar os casos de fatores múltiplos através da falta de segregação (carta de Altenburg para Muller, 24/3/1946; Muller Papers, Lilly Library, Indiana University, *apud*, CARLSON, 1974). Nessa época os colaboradores de Morgan (Sturtevant, Muller e Bridges) tinham tido contato com o livro de Robert Heath Lock, *Recent progress in variation, heredity and evolution* (1907), que fora adotado por Edmund Beecher Wilson em um curso sobre hereditariedade. Lock, entre outras coisas, procurava mostrar que a união da seleção natural com a genética mendeliana podia propiciar um mecanismo perfeito para a evolução (Muller, 1943, p. 154; Allen, *Thomas Hunt*, p. 308; Martins, *A teoria cromossômica*, capítulo 3, p. 62). Tratava-se, entretanto, de uma obra de estilo popular que aparentemente serviu como um importante elemento de propaganda da hipótese cromossômica mas que, de modo algum, oferecia uma fundamentação para a mesma (Martins, *A teoria cromossômica*, capítulo 3, p. 64). Assim, se Morgan teve contato com ela e não ficou convencido, não podemos censurá-lo.

De acordo com Garland Allen, existe um outro aspecto que pode ter contribuído para as restrições feitas por Morgan à seleção natural no período considerado. Trata-se do conceito de *espécie* admitido por ele (Allen, *Thomas Hunt Morgan. The man and his science*, p. 107). De modo análogo a outros estudiosos como Lamarck, por exemplo, este cientista via as espécies como unidades arbitrárias criadas pelos taxonomistas para sua conveniência. A única unidade que existia de fato na natureza, a seu ver, era o indivíduo (Morgan, *Evolution and adaptation*, p. 107).

Para Morgan, as espécies constituíam um grupo de formas mais ou menos semelhantes porque partilhavam um mesmo número de adaptações e não por sua similaridade em relação a detalhes triviais como, por exemplo, o número de pétalas (Morgan, 1910a, p. 20; Allen, *Thomas Hunt Morgan*, p. 107). Em um de seus artigos Morgan assim se expressou:

Se, então a definição de espécie do taxonomista é aquilo que nós queremos dizer quando falamos de espécie, e esta definição não diz respeito aos caracteres adaptativos (ou só o

faz de forma casual), é claramente fútil tentar explicar a origem das espécies através da seleção natural (Morgan, 1910a, p. 203).

Conforme Allen, partindo de tal definição não faria sentido procurar uma teoria que explicasse a origem de grupos cuja realidade era subjetiva (Allen, *Thomas Hunt Morgan*, p. 312).

5 OS ESTUDOS DE MORGAN SOBRE DETERMINAÇÃO DE SEXO

Durante a primeira década do século XX discutia-se se a determinação do sexo estava relacionada a fatores internos ou externos. No caso de ser determinada por fatores internos se o processo seria a pré-formação ou a epigênese. Inicialmente, em suas publicações onde tratava sobre a hereditariedade, Morgan não atribuiu muita importância aos fatores externos, exceto no caso de formas partenogenéticas, como os afídeos e *Hydatina*. Porém, tinha dúvidas se o sexo era determinado por elementos contidos no citoplasma ou no núcleo e rejeitava a teoria mendeliana. Ele assim se expressou: “A teoria de Castle parece inutilmente complexa, e a tentativa de aplicar os princípios mendelianos à questão de determinação de sexo não parece ter tido muito sucesso” (Morgan, 1903).

Dentre as objeções colocadas por Morgan em relação à teoria mendeliana estava o fato de ela não explicar a proporção 1:1 em relação à herança da característica sexo. Além disso, ele considerava a hipótese da fertilização seletiva aventada por William Castle para dar conta desses resultados como não sendo plausível. Castle admitia que os indivíduos dióicos seriam heterozigotos para o sexo possuindo fatores para ambos os sexos. No macho o fator fêmea seria recessivo e na fêmea o fator macho seria recessivo, mas cada sexo transmitiria os dois fatores (Castle, 1903, p. 193). Entretanto Castle adotou a hipótese da fertilização seletiva, ou seja, que um óvulo trazendo caráter para um sexo só pudesse se unir na fertilização com o espermatozóide trazendo o caráter para o mesmo sexo (Castle, 1903, pp. 195-196; Martins, *A teoria cromossômica*, cap. 4, pp. 13-14). Dois anos mais tarde, a partir das evidências encontradas em seus estudos com os insetos *Phylloxera*, Morgan defendeu que a determinação de sexo estava relacionada a elementos contidos no citoplasma. Além disso, julgava que a teoria cromossômica era problemática e não explicava a evolução, já que, em vários casos, espécies muito próximas apresentavam número de cromossomos bastante diferente. Em uma espécie de *Phylloxera* observou um número somático de cromossomos igual a 12 e em outra 22 (Morgan, 1905, pp. 201; 204; Martins, *A teoria cromossômica* capítulo 3, pp. 65-66).

Em 1907, realizou uma série de estudos sobre a determinação sexual em insetos, acreditando que fatores internos determinavam o sexo e defendeu que a alternância de geração em alguns organismos como os afídeos e *Daphnia*, por exemplo, poderia estar relacionada a mudanças ambientais, portanto fatores externos. Porém, em organismos superiores seria determinada por fatores internos embora pouco se soubesse sobre o mecanismo desta determinação (Morgan, 1907, pp. 383-4). Neste caso ele era favorável à epigênese:

Acredito que a questão do momento é determinar qual destes pontos de vista, pré-formação ou epigênese, podemos considerar como sendo a hipótese de trabalho mais proveitosa. Minha própria preferência – ou talvez preconceito – é a interpretação epigenética, mas a verdade completa pode estar em algum lugar entre essas duas formas de pensamento [...] (Morgan, 1907, p. 384)

Nesse mesmo ano Morgan publicou o livro *Experimental zoology*. Nesta obra ele criticou o uso e abuso de hipóteses científicas e apontou a necessidade de verificá-las

experimentalmente. Concluiu que o objetivo do trabalho experimental é o controle dos fenômenos naturais, concordando com Jacques Loeb. Discutiu sobre o estudo experimental da evolução, crescimento, enxertos; influência do ambiente no ciclo vital e caracteres sexuais secundários (Conklin, 1908, p. 140). É interessante comentar que este cientista admitiu que a “lei de Mendel”, em muitos casos, dava conta dos resultados encontrados. Se usada com discricção poderia solucionar muitos problemas. Porém, havia casos em que acreditava tratar-se de herança não mendeliana (Morgan, *Experimental zoology*, p. 166; Child, 1907, p. 825). Ele questionava a pureza dos gametas e considerava que não havia sido até então demonstrado que os cromossomos fossem os portadores das qualidades hereditárias (Morgan, *Experimental Zoology*, pp. 77; 79; Child, 1907, p. 825).

Quanto à determinação do sexo, Morgan sugeriu que este não seria determinado no óvulo ou espermatozóide porém “mais tarde através da relação quantitativa resultante da atividade de cromatina das células do embrião” (Morgan, *Experimental Zoology*, *apud*, Child, 1907, p. 827).

Em um artigo publicado no ano seguinte, considerou que as evidências obtidas por Theodor Boveri e G. B. Spooner em ovos de ouriço do mar, *Arbacia*, indicavam que a diferenciação embrionária era um fenômeno citoplasmático e não nuclear. Ele acreditava que os cromossomos não explicavam a diferenciação pois eles eram iguais nos diferentes órgãos cujas funções eram também diferentes (Morgan, 1908).

Em 1909, a partir das evidências encontradas em seus estudos sobre os insetos *Phylloxera*, onde existe alternância de fase sexuada e assexuada, embora inicialmente admitisse que os óvulos fertilizados que produziam fêmeas estivessem relacionados a um espermatozóide funcional, considerou que não havia relação entre cromossomos e a determinação sexual das fêmeas sexuadas e partenogenéticas de *Phylloxera*, já que ambas produziam óvulos com o mesmo número de cromossomos. Concluiu que o citoplasma desempenhava um papel mais relevante no processo (Morgan, 1909a). Em seus estudos posteriores sobre as formas *Phylloxera*, encontrou evidências que o levaram a crer que o sexo fosse herdado quantitativamente, ou seja, seria determinado pela quantidade de cromatina contida em vários cromossomos e não dependeria de nenhum cromossomo em especial. Assim, os cromossomos estariam relacionados apenas a uma parte do processo que levaria à determinação do sexo (Morgan, 1909b).

As concepções de Morgan sobre determinação de sexo sofreram mudanças no período considerado, mas sua idéia principal era que a determinação de sexo estava relacionada principalmente com fatores internos contidos no citoplasma. Com o tempo, passou a acreditar que os cromossomos poderiam tomar parte no processo, mas não como seus principais agentes. Além disso, no período considerado, sua posição foi favorável à epigênese. Em 1910-11 ele passou a aceitar a teoria cromossômica e os princípios mendelianos de forma abrupta, dedicando-se ao desenvolvimento da teoria mendeliana-cromossômica que admitia a relevância do núcleo (cromossomos) na determinação do sexo, relação entre o comportamento dos cromossomos e princípios mendelianos e existência de pré-formação, sem que muitas de suas restrições e críticas a nível conceitual fossem respondidas.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Como mencionamos anteriormente no início deste artigo em 1910-1,1 Morgan passou a aceitar as teorias mendeliana e cromossômica, mas durante os vários anos que se seguiram, continuou vendo limitações para o princípio darwiniano da seleção natural, bem como outros aspectos desta teoria. Até 1912, ele acreditava que as variações descontínuas (mutações pequenas ou grandes) eram a matéria prima da evolução.

Entretanto, alguns estudos como o de Bradley Davis, por exemplo, que mostraram aspectos problemáticos em relação às evidências encontradas por De Vries em *Oenothera*, podem ter abalado sua crença.

Além das dificuldades que tinha em compreender alguns aspectos da teoria mendeliana-cromossômica, devido em parte a não ter um treino em citologia, Morgan tinha dificuldades para conceber como a teoria mendeliana podia ser aplicada à evolução (ver Allen, *Thomas Hunt Morgan*, p. 302), apesar das diversas tentativas de Muller e Sturtevant ou mesmo de outros biólogos que visitaram seu laboratório, como Julian Huxley, por exemplo, em mostrar-lhe a compatibilidade entre os dois estudos. De acordo com Allen “foi entre 1912 e 1915 que Morgan parece ter tido uma mudança substancial (mas de modo algum completa) em sua atitude diante da seleção natural” (Allen, *Thomas Hunt Morgan*, p. 302).

Em 1914 o grupo de Morgan já trabalhava com a idéia da existência de uma interação entre os genes e de genes múltiplos associados a uma única característica. Isto podia explicar o aparecimento de variações contínuas herdáveis em uma espécie (Allen, *Thomas Hunt Morgan*, pp. 304-305). A possibilidade de que a seleção natural pudesse agir sobre essas variações contínuas constituiu uma hipótese de trabalho para Sturtevant, Muller e Bridges. Isto pode ter ajudado Morgan a mudar de idéia. Porém, somente em 1916 na obra *A critique of the theory of evolution* Morgan admitiu de maneira mais positiva que podia haver compatibilidade entre os fenômenos mendelianos e alguns aspectos da teoria de evolução.

Vimos que a mudança de atitude de Morgan em relação à teoria cromossômica e princípios de Mendel ocorrida em 1910-1911, não pode ser explicada a partir de evidências encontradas em seus estudos sobre determinação de sexo (citológicos e cruzamentos experimentais) já que estes o levaram a crer que esta estava relacionada principalmente a fatores citoplasmáticos e ao processo de epigênese. Embora em alguns momentos tivesse considerado a possibilidade de herança conforme padrões mendelianos, em outros considerou que não havia relação entre cromossomos e determinação de sexo. Os estudos iniciais de Morgan (de 1905 a 1909) sobre a determinação de sexo levaram-no a conclusões bastante contraditórias. Por outro lado, diversas objeções que ele fazia em relação às teorias mendeliana e cromossômica não foram respondidas (ver discussão detalhada em Martins, 1997), o que reforça esta interpretação.

Quanto às idéias evolutivas de Morgan, no período considerado, ele aceitava principalmente a evolução saltacional, onde a seleção natural teria uma ação mais restrita. Esta posição pode em parte ser explicada a nível conceitual, pois ele se baseou nas evidências obtidas em seus estudos sobre regeneração e nas evidências encontradas por De Vries em *Oenothera*. A evolução saltacional oferecia uma explicação mais satisfatória para a ausência de formas intermediárias no registro paleontológico.

Apesar de vários pontos fracos, a atitude de Morgan era cientificamente defensável, até 1910. Os motivos de sua mudança brusca, naquilo que se refere à teoria mendeliana-cromossômica, foram fatores extra-científicos que esclarecemos em outro estudo (Martins, 1998). No entanto, essa mudança não foi acompanhada de uma aceitação da teoria darwiniana da seleção natural, que só mais tarde ele conseguiu conciliar com a genética mendeliana.

7 AGRADECIMENTOS

As autoras agradecem o apoio recebido do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e da Coordenação de Aperfeiçoamento do Pessoal de Ensino Superior (CAPES), que permitiu o desenvolvimento da presente pesquisa.

8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN, G. A. Thomas Hunt Morgan and the problem of sex determination:1903-1910. *Proceedings of the American Philosophical Society* **110**: 48-57, 1966.
- ALLEN, G. A. Thomas Hunt Morgan and the problem of natural selection. *Journal of the History of Biology* **1**: 113-139, 1968.
- ALLEN, G. A. Hugo de Vries and the reception of the ‘mutation theory’. *Journal of History of Biology* **2**: 55-87, 1969.
- ALLEN, G. A. *Thomas Hunt Morgan. The man and his science*. Princeton: Princeton University Press, 1978.
- BATESON, William. *Materials for the study of variation treated with special regard to discontinuity in the origin of species* [1894]. Baltimore: Johns Hopkins, 1992.
- CARLSON, Eloff A. The Drosophila group: The transition from the Mendelian unit to the individual gene. *Journal of the History of Biology* **7**: 31-48, 1974.
- CASTLE, William Ernest. The heredity of sex. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **40** (4): 190-218, 1903.
- CASTLE, William Ernest. Morgan on Evolution and Adaptation. *The American Naturalist* **38** (449): 398-399, 1904.
- CHILD, C. M. Experimental Zoology. [Review]. *Science* [New Series] **26** (276): 824-829, 1907..
- CONKLIN, Edwin G. Regeneration. [Review]. *Science* [New Series] **15** (381): 620-23, 1902..
- CONKLIN, Edwin G. Experimental Zoology. [Review]. *Science* **27** (682): 139-140, 1908.
- DUNN, Leslie C. *A short history of Genetics. The development of some of the main lines of thought: 1864-1939*. Ames: Iowa State University Press, 1991.
- DARWIN, Charles. *The variation of animals and plants under domestication*. 2 vols. London: John Murray, 1868.
- DEAN, Bashford. Evolution and Adaptation. *Science* **19** (475): 221-225, 1904.
- FULLER, M. B. Thomas Hunt Morgan papers at the American Philosophical Society. *Mendel's Newsletter* (21): 6-8.
- MARTINS, L. A.-C. P. *A teoria cromossômica da herança: proposta, fundamentação, crítica e aceitação*. Campinas: UNICAMP, 1997. [Tese de Doutorado].
- MARTINS, L. A.-C. P. Thomas Hunt Morgan e a teoria cromossômica: de crítico a defensor. *Episteme* **3** (6): 100-126, 1998.
- MARTINS, L. A.-C. P. William Bateson: da evolução à genética. *Episteme* (8): 67-88, 1999.
- MARTINS, L. A.-C. P. Hugo de Vries y evolución: la teoría de la mutación. Pp. 259-266, in: RODRÍGUEZ, Víctor & MENNA, Sérgio. (eds.). *Epistemología e Historia de la Ciencia. Selección de Trabajos de las X Jornadas*. Vol. 6, nº 6. Córdoba: Universidad Nacional de Córdoba, 2000.
- MARTINS, L. A.-C. P. Um achado inusitado no laboratório de Morgan: a *Drosophila* de olhos brancos. Pp. 227-56, in: ALFONSO-GOLDFARB, Ana Maria & BELTRAN, Maria Helena Roxo (orgs). *O laboratório, a oficina e o ateliê: a arte de fazer o artificial*. São Paulo: EDUC, 2002.
- MARTINS, L. A.-C. P. “Materials for the study of variation”, de William Bateson: um ataque ao darwinismo? Pp. 259-282, in: MARTINS, Lilian A.-C. P., REGNER, Anna Carolina K. P. & LORENZANO, Pablo (eds.). *Ciências da vida: Estudos filosóficos e históricos*. Campinas: AFHIC, 2006.
- MORGAN, Thomas Hunt. Some problems of regeneration. Pp. 193-207. In: *Biological lectures delivered at the Marine Biological Laboratory of Woods Hole in the*

- Summer Session of 1897 and 1898*. Boston: Ginn & Co., 1899.
- MORGAN, Thomas Hunt. *Regeneration*. New York: Macmillan Company, 1901.
- MORGAN, Thomas Hunt. *Evolution and adaptation*. New York: Macmillan, 1903.
- MORGAN, Thomas Hunt. Recent theories in regard to the determination of sex. *Popular Science Monthly* **64**: 97-116, 1903.
- MORGAN, Thomas Hunt. *Experimental Zoology*. New York: Macmillan, 1907.
- MORGAN, Thomas Hunt. What are 'factors' in Mendelian explanations? *American Breeder's Association. Report* **6**: 365-368, 1909.
- MORGAN, Thomas Hunt. Chromosomes and heredity. *American Naturalist* **44**: 449-96, 1910 (a).
- MORGAN, Thomas Hunt. Chance or purpose, in the origin and evolution of adaptation. *Science* **31** (780): 203-204, 1910 (b).
- MORGAN, Thomas Hunt. *A critique of the theory of evolution*. Princeton: Princeton University Press, 1916 .
- MIVART, St. George. *The genesis of species*. New York: Appleton, 1871.
- MULLER, Herman Joseph. Edmund B. Wilson – an appreciation. *American Naturalist* **77**: 5-37, 142-72, 1943.
- VAN BALEN, Gerritt. Conceptual tensions between theory and program: the chromosome theory and the Mendelian research program. *Biology and Philosophy* **2** (4): 435-461, 1987.
- VAN DER PAS, Peter. Vries, Hugo de. Vol. 14, pp. 95-105, in: GILLISPIE, Charles C. (ed.). *Dictionary of scientific biography*. New York: Charles Scribners Sons, 1981.