

A herança genotípica proposta por Wilhelm Ludwig Johannsen

Lourdes Aparecida Della Justina *

João José Caluzi #

Fernanda Aparecida Meglhioratti §

Ana Maria de Andrade Caldeira ¶

Resumo: Wilhelm Ludwig Johannsen (1857-1927) cunhou os termos gene, genótipo e fenótipo, no início do século XX. Além disso, fez a distinção entre os conceitos de genótipo e fenótipo. Este artigo busca apontar o desenvolvimento de aspectos de seu pensamento que o levaram a elaborar esses conceitos, presentes no artigo “The genotype conception of heredity”, publicado em 1911, no periódico *The American Naturalist*. Com base na literatura secundária referente à contribuição de Johannsen, será mostrado que houve mudança em seu pensamento acerca do conceito de genótipo no decorrer do período de 1909 a 1926. Ocorreu a passagem de um conceito relacionado a entidades abstratas para entidades materiais, reais, que corresponderiam aos genes, que não estariam localizadas nos cromossomos.

Palavras-chave: história da genética; genótipo; fenótipo; Johannsen, Wilhelm Ludwig

The genotypic heredity proposed by Wilhelm Ludwig Johannsen

Abstract: Wilhelm Ludwig Johannsen (1857-1927) coined the terms gene, genotype and phenotype, in the early 20th century. Besides that, he distinguished the concepts of genotype and phenotype. This paper tracks down the development of some fea-

* Estudante de Doutorado em Educação para a Ciência/ Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho - Bauru/SP. Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Estadual do Oeste do Paraná - Cascavel/PR. Endereço para correspondência: Rua Universitária 2069, Jardim Universitário. Cascavel/PR. CEP: 85819-110. E-mail: ldella@fc.unesp.br.

Departamento de Educação da Faculdade de Ciências da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho - Bauru/SP. E-mail: caluzi@fc.unesp.br

§ Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Estadual do Oeste do Paraná - Cascavel/PR. E-mail: meglhioratti@gmail.com

¶ Departamento de Educação da Faculdade de Ciências da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho - Bauru/SP. E-mail: caldeira@fc.unesp.br

tures of Johannsen's thought that led to the creation of those concepts, which are present on the article "The genotype conception of heredity", published in 1911 in the journal *The American Naturalist*. From an analysis of secondary literature related to Johannsen's work, it will be shown that there were changes in his thought concerning the concept of genotype from 1909 to 1926. There was a shift from an abstract concept to a material one, which would correspond to genes, but they would not be located on chromosomes.

Key-words: history of genetics; genotype; phenotype; Johannsen, Wilhelm Ludwig

1 INTRODUÇÃO

Atualmente, historiadores e filósofos da biologia têm dedicado atenção ao debate sobre a evolução de conceitos da genética. As pesquisas apontam que o conceito de gene na atualidade é polissêmico, não tendo uma definição consensual entre as diferentes áreas de investigação biológica (Epp, 1997; Carman & Fernández, 2004; El-Hani, 2007). Durante o desenvolvimento histórico da genética, conceitos foram modificados e inseridos em diferentes contextos de pesquisa. O conceito de gene sofreu modificações, assumindo ora o significado de uma unidade estrutural ora um conceito apenas instrumental.

Considerando a importância de se identificar a proposta de conceitos da área de genética e seu contexto de inserção, objetivou-se nesse trabalho apontar o desenvolvimento de aspectos do pensamento de Johannsen que o levaram a propor os termos¹ e desenvolver os conceitos² de gene, genótipo e fenótipo³. Neste trabalho analisamos o artigo "The genotype conception of heredity" ("A concep-

¹ "Termo", aqui é entendido como expressão verbal que representa uma idéia (Lalande, 1999).

² Embora o conceito normalmente seja indicado por um nome, ele não é o nome, já que diferentes nomes podem exprimir o mesmo conceito e diferentes conceitos podem ser indicados pelo mesmo nome. Por exemplo, como contemporaneamente o termo gene é polissêmico, acaba por indicar diferentes conceitos de genes presentes na filosofia da Biologia. O conceito apresenta diferentes funções no domínio científico, tais como descrever objetos da experiência, classificar e organizar os dados da experiência, de modo que se estabeleçam entre eles conexões de natureza lógica (Abbagnano, 2007).

³ Este trabalho faz parte de uma pesquisa da tese de doutoramento da primeira autora, estando inserido em uma investigação acerca da evolução histórica dos conceitos de gene, genótipo e fenótipo, realizada em conjunto pelo "Grupo de Pesquisadores em Epistemologia da Biologia da Unioeste - Cascavel/PR" e o "Grupo de Pesquisas em Epistemologia da Biologia da Unesp - Bauru/SP".

ção genotípica da hereditariedade”), publicado em 1911, e as discussões referentes à obra de Wilhelm Ludwig Johannsen (1857-1927) presentes na literatura secundária sobre o assunto. Este artigo aborda inicialmente, de maneira breve, alguns aspectos históricos da genética no início do século XX para contextualizar a época em que a teoria genotípica de Johannsen foi proposta. Após esta apresentação inicial, destaca-se o trabalho experimental de Johannsen relacionado à genética de plantas. Na seqüência é apresentada a idéia de herança genotípica proposta por Johannsen bem como algumas de suas modificações e implicações no período de 1909-1926.

2 A GENÉTICA NO INÍCIO DO SÉCULO XX

Na primeira década do século XX havia uma preocupação em relação às variações presentes entre os indivíduos de uma população e o papel das mesmas nos processos evolutivos (Falconer, 1992; Martins, 2007). Os estudos sobre as variações partiam das contribuições de Darwin, mas adotaram diferentes linhas de investigação. Como destaca Lilian Martins (2007), grande parte dos estudiosos da primeira década do século XX, embora adotassem diferentes abordagens da evolução e a hereditariedade, consideravam-se como sendo seguidores de Darwin. Entre os estudiosos da genética, no início do século XX, alguns enfatizavam, no processo evolutivo, as variações contínuas e, outros, as variações descontínuas.

A visão de que a variação na hereditariedade era contínua foi defendida, por exemplo, pelos biometricistas, Karl Pearson (1857-1936) e Walter Frank Raphael Weldon (1860-1906) que reivindicavam a existência de um espectro contínuo de pequenas variações (Roll-Hansen, 1978). Biometricistas, como Pearson e Weldon, argumentavam que a seleção de variações contínuas poderia alterar a média de uma população dentro de poucas gerações, permitindo o aparecimento gradual de novas características populacionais (Kim, 1991).

Por outro lado, havia estudiosos que atribuíam mais importância, em diferentes graus, às variações descontínuas, como, por exemplo, William Bateson (1861-1926) e Hugo de Vries (1848-1935) (Falconer, 1992; Roll-Hansen, 1989; Araújo, 2001). A terminologia proposta por Johannsen (gene, genótipo e fenótipo) foi adotada tanto pelos mendelianos como pelos biometricistas.

Alguns termos utilizados para designar as unidades relacionadas à herança, tais como, “pangenes”, utilizado antes por de Vries, não contemplavam a diferença entre o material responsável pela hereditariedade e as características externas do corpo (fenótipo). Segundo sua teoria, os pangenes passavam livremente do núcleo para o citoplasma (Mayr, 1998). O mendeliano Bateson utilizou o termo “fatores” (Martins, 1999). Já o biometricista Francis Galton (1822-1911) usou o termo “estirpe” para definir a soma de todos os germes presentes no ovo fertilizado. O resultado final, seria um organismo constituído por um enorme conjunto de células quase independentes, cada uma desenvolvida a partir de um germe separado (Del Cont, 2008).

Segundo Roll-Hansen (1978), muito da confusão no debate entre biometricistas e mendelianos resultou da ausência de uma distinção clara entre as características e os fatores hereditários que a determinam. Nesse contexto, os trabalhos desenvolvidos por Johanssen indicaram que os caracteres (fenótipo) variam continuamente, mas a hereditariedade (genótipo) varia descontinuamente. Embora as idéias biométricas perdessem força pelo desenvolvimento das idéias mendelianas, as técnicas matemáticas desenvolvidas pelos biometricistas contribuíram para o desenvolvimento da genética.

Outra discussão associada à qualidade das variações nos processos hereditários ocorria entre pesquisadores que defendiam uma postura fisioquímica da herança, entre eles Johanssen. Ainda, havia aqueles que defendiam uma herança particulada, na qual se inclui a teoria cromossômica da herança, em que a hipótese é que o material genético estava contido nos cromossomos.

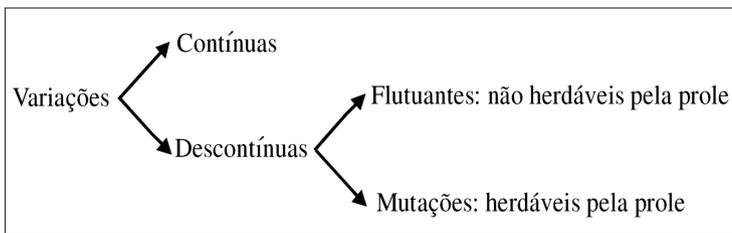


Figura 1. Esquema explicativo sobre as idéias acerca de variações, na primeira década do século XX.

3 EXPERIMENTOS COM LINHAGENS PURAS DE JOHANNSEN

Em 1881 Johannsen foi nomeado assistente no *Laboratório Carlsberg* em Copenhague, no qual iniciou seus trabalhos na seção de química, utilizando métodos analíticos para estudar processos metabólicos relacionados à maturação e germinação em plantas, principalmente de cevada. Em 1887, Johannsen deixou o *Laboratório Carlsberg* para trabalhar na *Escola Real de Agricultura e Veterinária*, uma posição que manteve até que foi nomeado professor de botânica na Universidade de Copenhague em 1905 (Roll-Hansen, 2005).

Em sua trajetória experimental, Johannsen desenvolveu em 1902 e 1903 seus experimentos com linhagens puras de sementes de feijão *Phaseolus vulgaris* (proles produzidas por um único indivíduo autofecundado), pois acreditava que estas linhagens puras representariam o caso mais simples de hereditariedade e que se fossem entendidas uma teoria geral poderia ser proposta (Araújo, 2001).

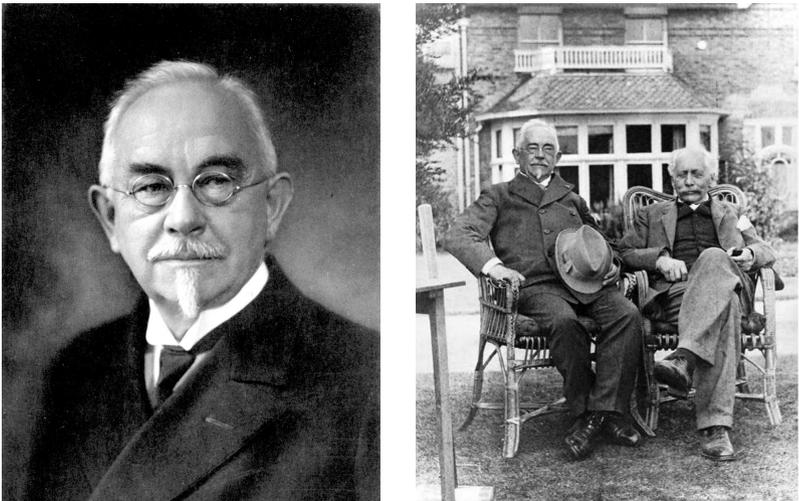


Figura 2. (a) Wilhelm Johannsen; (b) Johannsen e William Bateson, em Cambridge. Fontes: <http://www.rozanski.gower.pl/mendelizm2002.htm> e <http://www.mpiwg-berlin.mpg.de>

Uma das inspirações para a utilização de experimentos com linhagens puras por Johannsen pode ter sido os trabalhos da estação experimental de Svalöf, uma sociedade privada para a melhoria de sementes na agricultura. Esta estação, fundada em 1866, concentrava o cultivo de cereais autofecundantes, tais como: trigo, cevada e aveia (Roll-Hansen, 1978). O próprio Johannsen, em um artigo de 1903, creditou a Svalöf a antecipação de suas próprias descobertas, reconhecendo que Hjalmar Nilsson (1873-1949) já em 1892 afirmara que “os tipos biológicos independentes (*formtypus*) são constantes, mesmo uma seleção continua não leva ao deslocamento do tipo” (Johannsen, 1903, *apud* Roll-Hansen, 1978).

A importância dos trabalhos desenvolvidos em Svalöf para a pesquisa de Johannsen pode ser maior do que ele mencionou no seu artigo. Nilsson descreveu em 15 de outubro de 1900, em um discurso na *Real Academia Sueca de Ciência da Agricultura*, os novos métodos de reprodução de sementes que incluíam a multiplicação de sementes provindas de um mesmo indivíduo. Em 1892, Nilsson havia explicado que muitas variedades importantes de cereais eram obtidas mediante a observação, seleção e multiplicação das variações espontâneas notáveis. Até então, Nilsson não tinha percebido a importância da seleção em linhagens provindas de uma única planta. No entanto, ao elaborar os experimentos baseados na idéia de seleção e multiplicação de variáveis notáveis percebeu que as formas mais recentes possuíam menos variações do que as antigas, notando que uma parcela das plantas novas observadas em seus experimentos apresentava uma uniformidade excepcional. Voltando aos seus registros, Nilsson descobriu que as plantas que apresentavam esta uniformidade se originaram de um único indivíduo autofecundante e não da reprodução cruzada entre plantas. O que aconteceu foi que parte das sementes teve dificuldade em se desenvolver na plantação de linhagens diferentes no mesmo local e foi plantada a linha pura em separado, o que seria uma falha no experimento, acabou levando a percepção de uma uniformidade na herança de descendentes de um único indivíduo (Roll-Hansen, 1978).

Os experimentos com linhagens puras de feijão permitiram que Johannsen observasse que cada linha era caracterizada por um valor médio de tamanho, mas possuía uma variação que seguia uma curva Gaussiana, indicando a presença de fatores não herdáveis no tama-

nho das sementes individuais (Wanscher, 1975a). Ele realizou dois tipos de experimentos. Em um deles, foram selecionadas as maiores sementes de uma mesma linha de indivíduos (produzidos por autofecundação de um mesmo indivíduo), levando a conclusão que a média de tamanho dos descendentes não era maior que a média da linha pura do qual se originaram. Desse experimento foi possível perceber que não ocorria nem regressão (uma tendência ao retorno à média da população de sementes de feijão de diferentes indivíduos, ou seja, não provindo de uma linha pura) e nem influência da seleção (pois a média de altura de uma mesma linha não aumentava nos descendentes) (Wanscher, 1975a).

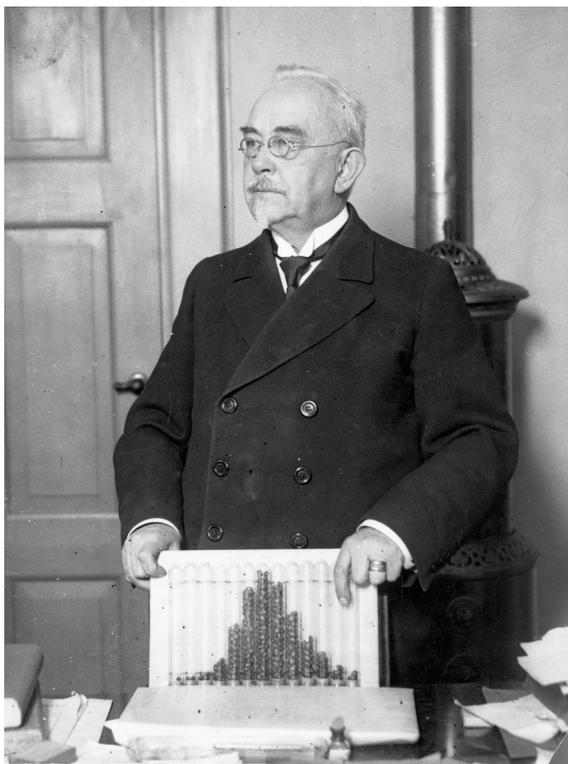


Figura 3. Johannsen em uma palestra, mostrando a distribuição de tamanho de feijões. Fonte: <http://www.wjc.ku.dk/wilhelm/>

Em outro experimento, Johannsen simula uma população misturando sementes de diferentes linhagens puras e selecionando as maiores. Concluindo nesse caso, que os descendentes desses cruzamentos apresentavam sementes maiores que a média da população, mas com uma tendência em direção à média. A partir desses experimentos Johannsen chega à conclusão que hereditariedade e ambiente são os dois principais fatores da variação. Mayr (1998) salienta que a experiência com feijão demonstrou que os genótipos das sementes de uma linha pura eram os mesmos, enquanto as diferenças verificadas eram respostas às condições ambientais. Dessa forma, se o fenótipo é resultado de uma interação entre o genótipo e o ambiente, ele não pode ser considerado uma representação exata do genótipo.

Assim, a partir de sua experiência, Johannsen constatou que, em contraste com o argumento biométrico, a seleção dentro de uma linha pura foi totalmente ineficaz. Demonstrou que os genótipos são estáveis, e não em um estado de “mudança contínua”, como os biometricistas argumentavam (Kim, 1991).

Algumas evidências a favor dos resultados de Johannsen vieram dos trabalhos de Herbert Spencer Jennings (1868–1947) com o protozoário *Paramecium* e de Raymond Pearl (1879–1940) com aves domésticas. Estes trabalhos estabeleceram entre os anos de 1906 e 1908 que a seleção não era efetiva em linhagens puras, sendo muito citados para apoiar os resultados de Johannsen. Assim, em 1910, poucos cientistas defendiam o oposto (Provine, 1971, *apud* Araújo, 2001).

4 A CONCEPÇÃO DE HERANÇA GENOTÍPICA

A partir dos resultados de seus experimentos de seleção em linhagens puras de feijão, Johannsen compreendeu que a medida da aparência de qualquer indivíduo encontrava-se em duas causas: hereditariedade e ambiente (Wanscher, 1975a). Com os resultados dos experimentos e de seus estudos, Johannsen sentiu necessidade de propor novos termos e conceitos relacionados aos fatores que promovem a variação. Johannsen apresentou suas idéias sobre a herança genotípica em seu livro *Elemente der exakten Erblchkeitslehre (Elementos de estudos exatos sobre hereditariedade)*, publicado em 1909, o qual foi reeditado em 1913 e 1926.

Conforme Mayr (1998), antes de 1909 não havia um termo aceito de modo geral para designar o fator genético que subsistia num determinado caráter visível. Os pesquisadores especulavam sobre a existência de certos corpúsculos com qualidades variáveis, mas os nomes que lhes deram não tinham grande aceitação. Dessa forma, Johannsen (1911, p. 129), no início de seu artigo “The genotype conception of heredity”, comentou que os termos “herança” e “hereditariedade” são muito gerais, estando vinculados tanto à linguagem cotidiana quanto no conhecimento biológico, à idéia de transmissão. Para o autor, a visão da herança biológica como um ato de transmissão de qualidades individuais dos pais ou ancestrais mais remotos à prole é uma das idéias mais antigas e simples sobre hereditariedade, sendo encontrada desde Hipócrates até Darwin (teoria da pangênese), incluindo Lamarck (herança dos caracteres adquiridos) e as definições biométricas de hereditariedade. No entanto, Johannsen ressaltou que essa visão não aprofundava a questão da hereditariedade, afirmando que:

As qualidades pessoais de qualquer organismo individual não comportam toda a causa das qualidades de sua descendência; mas as qualidades de ancestrais e descendentes são de certa maneira bastante determinadas pela natureza das “substâncias sexuais” - isto é, os gametas - dos quais elas tem se desenvolvido. Qualidades pessoais são então as reações dos gametas unidos para formar um zigoto; mas a natureza dos gametas não é determinada pelas qualidades pessoais dos pais e ancestrais em questão. Esta é uma moderna visão de hereditariedade. (Johannsen, 1911, p. 130)

Esta *moderna* visão de hereditariedade não correspondia, portanto, nem às idéias antigas, nem às visões de alguns pesquisadores da época, tal como Galton. Este sugeria a existência de elementos que corresponderiam a diferentes órgãos ou grupos de tecidos do desenvolvimento do embrião. De modo semelhante, August Friedrich Leopold Weismann (1834-1914) aceitava a existência de partículas discretas dos cromossomos como portadoras de funções organizativas no mecanismo ontogenético. Dessa forma, o autor, procurando evitar termos que poderiam confundir o sentido de suas discussões com idéias antigas ou as quais não apoiava, sentiu necessidade de propor uma nova terminologia que seja adequada aos conceitos que ele estará desenvolvendo sobre a hereditariedade.

Quanto à natureza dos “genes”, não há nenhum valor em propor qualquer hipótese, por enquanto; mas é evidente, a partir do Mendelismo que a noção de “gene” cobre uma realidade. Os pesquisadores mendelianos tiveram o grande mérito de serem prudentes em suas especulações. Em completo acordo com essa limitação – uma reação natural contra a especulação morfológica fantástica da escola de Weismann – poderia ser enfaticamente recomendado o uso do adjetivo “genotípico” ao invés do substantivo “genótipo”. Nós não conhecemos um “genótipo”, mas somos capazes de demonstrar diferenças ou semelhanças genotípicas. Utilizados desta maneira, os termos “gene” e “genótipo” não seriam prejudiciais. (Johannsen, 1911, p. 133)

Percebe-se que Johannsen (1911) não apresentou uma definição estrutural de gene. Ele apenas recomendou que o termo gene deveria ser usado como uma espécie de unidade de cálculo, e, de forma alguma, como uma estrutura morfológica, como o cromossomo. Assim, uma das dificuldades na utilização da palavra genótipo seria o entendimento da existência de estruturas morfológicas relacionada a este, como a estrutura cromossômica. Entende-se, portanto, a recomendação da utilização de termos como semelhança ou diferenças genotípicas, que não individualizam o genótipo ou genes como estruturas morfológicas, não recorrendo no erro de criar uma teoria especulativa.

Por isso eu propus os termos “gene” e “genótipo” e mais alguns termos, como “fenótipo” e “biótipo”, a serem utilizados na ciência da genética. O “gene” é nada mais do que uma palavra muito aplicável, facilmente combinável com outras, e, portanto, pode ser útil como uma expressão para a “fatores unitários”, “elementos” ou “alelomorfos” nos gametas, utilizadas por modernos pesquisadores mendelianos. O “genótipo” é a soma de todos os “genes”, em um gameta ou em um zigoto [...]. Todas as características de organismos, distinguíveis por inspeção direta da aparência ou por descrição dos métodos de medição, poderão ser caracterizadas como “fenótipo”. (Johannsen, 1911, pp. 132-133)

A palavra fenótipo está relacionada às características aparentes de um organismo. Johannsen (1911) ilustrou essa idéia supondo a observação de organismos com a mesma constituição genotípica, desenvolvidos sob condições ambientais distintas. Com esse exemplo, ele

indicou que não seria possível pela simples observação decidir se os organismos observados, por mais semelhanças que tivessem entre si, possuem ou não a mesma constituição genotípica. Desse exemplo, se destaca o sentido do termo fenótipo indicado pelo autor como todo tipo de organismos distinguíveis pela inspeção direta ou por métodos finos de medida e descrição, pode ser caracterizado como fenótipo. “Certamente fenótipos são coisas reais” (Johannsen, 1911, p. 134).

O termo “gene” tem raiz da palavra grega *genos* referente à raça, tendo sua proposição por Johannsen relacionada ao “elemento” de Gregor Mendel (1822-1884). Quanto ao termo fenótipo, publicado em 1909 pela primeira vez, é derivado da palavra grega *phainen*, mostrar ou aparecer, e *typos*, tipo (Wanscher, 1975b). De acordo com o mesmo autor, “o fenótipo não pode ser compreendido como o próprio organismo, mas como sua aparência abstrata ou descrição de como se pode vê-lo, medi-lo ou lembrá-lo” (Wanscher, 1975b, p. 126). Assim, o fenótipo se reporta a aparência do organismo em todas as fases de seu desenvolvimento sob a influência do ambiente. O fenótipo apesar de poder ser medido e descrito é uma realidade abstrata, pois não se refere ao próprio organismo, mas a sua descrição. O mais complicado dos termos criados por Johannsen foi o de genótipo, cunhado em 1909, como contrapartida para a palavra fenótipo – mas não definido ainda nesse ano. O termo genótipo é definido nas publicações subseqüentes (1911, 1913, 1917 e 1926), cada vez de forma diferente.

Embora o estudo sobre os cromossomos fosse promissor no início do século XX, havia muita relutância entre os geneticistas em aceitar essa nova interpretação das leis da hereditariedade (Oliveira, Santos e Beltramini, 2004). Somente, mais tarde, Morgan e equipe puderam determinar a localização de vários genes nos cromossomos de moscas, publicando, em 1915, o livro *The mechanism of Mendelian heredity* (*O mecanismo da hereditariedade mendeliana*) (Martins, 1999).

Segundo Roll-Hansen (1978, p. 202-203), a teoria genotípica de Johannsen inclui uma visão realista dos fatores hereditários, pois apesar de não estarem acessíveis à observação direta, o genótipo e os genes realmente existem no organismo, agindo juntamente aos fatores ambientais a ao estado inicial do organismo na determinação do desenvolvimento. No entanto, a oposição de Johannsen à teoria cro-

mossômica da herança ocorria por seu conceito de gene ser realístico, mas não mecanicista. Johannsen, portanto, adotou a visão da teoria fisiológica ou fisiológica da herança, sendo um crítico das idéias citológicas e morfológicas sobre a base física da herança. Ele aceitou que a hereditariedade está baseada em processos físico-químicos e foi nesse sentido um reducionista, mas ele se opôs a idéia de que a análise citológica pudesse levar a identificação do gene como uma parte separável da célula. Johannsen era favorável à chamada concepção dinâmica dos fatores hereditários, sendo estes processos estáveis no organismo, na célula, ou em partes da célula.

Para Müller-Wille (2007), durante toda a carreira Johannsen astutamente resistiu à tentação para identificar genes ou genótipos como qualquer parte ou partícula do organismo, mesmo quando a escola de Morgan fez o mapeamento de genes nos cromossomos. Para ele, o genótipo não era localizado no corpo do organismo, assim como hidrogênio e oxigênio não eram localizados em uma porção de água. Dessa forma, da mesma maneira que elementos eram quimicamente definidos pelas suas reações na formação de compostos, os genótipos eram definidos pelas reações nos quais eram submetidos quando inseridos em um zigoto.

5 EVOLUÇÃO DO PENSAMENTO DE JOHANNSEN

Entre 1909 e 1926, Johannsen mudou seu pensamento, provavelmente influenciado pelos muitos resultados do mendelismo. No entanto, durante esse período o conceito de gene permaneceu como unidade de cálculo, sem ligação aos cromossomos, e o fenótipo continuou a ser entendido como a aparência do indivíduo nas várias etapas do desenvolvimento. O conceito no qual ocorreram alterações foi o de genótipo (Tabela 1).

Tabela 1: Evolução do conceito de genótipo na obra de Johannsen, com base no exposto por Wanscher (1975a).

Ano(s)	Conceito de genótipo
1909	Abstrato, efeito e ao nível do organismo (referente às diferenças entre fenótipos que são causadas por herança, portanto a hereditariedade é vista como parte do fenótipo).

1911, 1913	Concreto, causal e ao nível dos genes (a soma de todos os genes).
1917	Abstrato, causal e ao nível dos genes (a norma para o desenvolvimento e reação)
1926	Abstrato, causal e relacionado ao organismo (a constituição fundamental do organismo, sendo o organismo entendido como produto dessa constituição).

Em 1909, Johannsen não foi capaz de dar uma definição consistente para genótipo. Ele parecia hesitar, declarando que a nova palavra apenas raramente poderia ser usada como um substantivo, porque o “genótipo não tinha uma pura aparência”. Destas palavras, entende-se que Johannsen ao mesmo tempo significa que o genótipo aparecia, mas não de forma pura e distinguível. De acordo com Wanscher (1975a), pode-se inferir que ele considerava o genótipo como parte do fenótipo. Johannsen, por outro lado, considerava que a forma adjetivada do termo poderia ser útil, por exemplo, “diferenças genotípicas”. Esta expressão poderia ser pensada como fazendo referência às diferenças fenotípicas de origem genética como opostas as diferenças induzidas ambientalmente. Mas as palavras poderiam aludir à base hereditária diretamente, colocando como definição: “a parte hereditária do fenótipo” correspondendo melhor à experiência de seu trabalho com linhagens puras.

Em 1917, Johannsen expressava sua visão de genótipo como princípio de direção ou “norma de reação”, sendo esta uma definição abstrata, ressaltando o papel causal do genótipo. Em 1926, Johannsen apresentou o conceito de “genótipo” de maneira completamente abstrata, deixando de lado o conceito de “soma dos genes” e mantendo a idéia de genótipo como “constituição fundamental do organismo” (Wanscher, 1975a).

O conceito de genótipo foi compreendido de diversas formas por Johannsen, no entanto, a definição de 1911/1913 é a mais frequentemente encontrada em dicionários e livros didáticos. Atualmente, o conceito de genótipo é ainda entendido por geneticistas como a “soma de todos os genes”, embora em um outro enquadramento conceitual. Percebe-se também que o conceito de genótipo na obra de Johannsen passa de um conceito abstrato para um concreto para novamente retornar a um conceito abstrato. Porém, o conceito que

acaba perdurando é o concreto “soma de todos os genes”, possivelmente por ser mais facilmente associado ao decorrente desenvolvimento da genética.

A visão clássica do gene prevalecente durante as décadas de 1910 a 1930 apresentava o gene como a unidade indivisível de transmissão genética, recombinação genética, mutação genética e função genética. Somente na década de 1940 com a descoberta da recombinação intragênica no início dos anos 1940 levou ao neoclássico conceito do gene, que prevaleceu até a década de 1970. As descobertas da tecnologia do ácido desoxirribonucléico - DNA, no início dos anos 1970, levaram à segunda revolução no conceito do gene. Assim, apesar do fato de que a compreensão da estrutura e organização do material genético ter crescido muito, ainda na atualidade, conforme Portin (2002), o conceito geral do gene e consequentemente de genótipo permanece em aberto, sendo adotado de formas diversas pelas diferentes áreas das ciências biológicas.

6 A REPERCUSSÃO DA CONCEPÇÃO GENOTÍPICA

Experimentadores, por meio de suas práticas com diferentes organismos, tiveram evidências da validade das idéias de Johannsen. Esse foi o caso do americano George Morrison Shull, um biometricista, que ao fazer experiências com milho, no período de 1904 a 1911, constatou que seus resultados correspondiam aos propostos por Johannsen e aderiu à genética mendeliana (Kim, 1991). Outro cientista que considerou a idéia de “linhagem pura”, desenvolvida por Johannsen em seus experimentos com feijões, foi Herbert Spencer Jennings. Nos diversos estudos (1908, 1909, 1910) que desenvolveu sobre *Paramecium*, percebeu que a seleção era ineficaz dentro de uma linhagem pura, confirmando as conclusões de Johannsen obtidas com feijões (Stefano & Martins, 2006, pp. 358; 360). Uma grande parte dos resultados experimentais que corroboraram as idéias defendidas por Johannsen, foi fornecida pelos criadores de animais e cultivadores de plantas, cujo interesse principal era o de melhorar a produção agrícola.

Nem todos os cientistas da época aceitaram a concepção de linhagem pura de Johannsen, como, por exemplo, o biometricista Karl Pearson. Em um artigo publicado em 1910, ele criticou os biólogos

que aceitavam a concepção de linhagem pura. Além disso, ele rejeitava artigos que fossem simpáticos a essa visão na revista *Biometrika*, como foi o caso de Shull (Kim, 1991).

7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A concepção da herança genotípica passou por três fases no período de 1909 a 1926. Inicialmente foi construída por Johannsen, que partiu de suas experiências com linhagens puras. Após sua proposição em 1909, esta foi avaliada e reconstruída por Johannsen em anos posteriores a partir das contribuições da genética mendeliana e também do trabalho experimental com diferentes organismos desenvolvido por outros cientistas. Já a modificação mais significativa da teoria ocorreu com a adoção do arranjo linear dos genes ao longo dos cromossomos, a partir das evidências obtidas pelo grupo *Drosophila*.

O conceito de genótipo mesmo no contexto de sua proposição por Johannsen assumiu diferentes significados, no decorrer do período de 1909-1926, passando de um conceito abstrato de natureza instrumental, proposto para expressar a regularidade da transmissão de caracteres fenotípicos em cruzamentos, para possíveis entidades materiais, reais que corresponderiam aos genes, mas que não estariam localizadas nos cromossomos. No que tange ao conceito de gene, este permaneceu como unidade de cálculo, e o fenótipo continuou a ser entendido como a aparência do indivíduo nas várias etapas do desenvolvimento.

No presente artigo adotamos uma abordagem eminentemente histórica. Como os conceitos de gene, genótipo e fenótipo abrangem definições altamente difundidas no universo acadêmico e escolar, e influenciam o imaginário sócio-cultural de uma época, dimensionando a construção do modo como os seres humanos concebem os fenômenos biológicos, acreditamos que a abordagem histórica deste episódio possa trazer reflexões acerca da natureza da ciência no âmbito do ensino.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos o apoio da Fundação Araucária: Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico do Paraná e do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABBAGNANO, Nicola. *Dicionário de filosofia*. São Paulo: Martins Fontes, 2007.
- ARAÚJO, Aldo Mellender. O salto qualitativo em Theodosius Dobzhansky: unindo as tradições naturalista e experimentalista. *História, Ciências, Saúde* **8** (3): 713-726, 2001.
- CARMAN, Cristián Carlos; FERNÁNDEZ, Maria de la Paz. Gen: ¿teórico y observacional? Términos T-teóricos y T-observacionales. Pp. 102-109, *in*: MARTINS, Roberto de A.; MARTINS, Lilian A.-C. P.; SILVA, Cibelle C.; FERREIRA, Juliana M. H. (orgs.). *Filosofia e história da ciência no Cone Sul: 3º Encontro*. Campinas: AFHic, 2004.
- DEL CONT, Valdeir. Francis Galton: eugenia e hereditariedade. *Scientia Studia* **6** (2): 201-218, 2008.
- EL-HANI, Charbel Niño. Between the cross and the sword: The crisis of the gene concept. *Genetics and Molecular Biology* **30** (2): 297-307, 2007.
- EPP, Christopher. Definition of a gene. *Nature* **389**: 537, 1997.
- FALCONER, Douglas Scott. Early selection experiments. *Annual Review of Genetics* **26**: 1-16, 1992.
- JOHANNSEN, Wilhelm Ludwig. The genotype conception of heredity. *The American Naturalist* **45** (531): 129-159, 1911.
- KIM, Kyung-Man. On the reception of Johannsen's pure line theory: toward a Sociology of scientific validity. *Social Studies of Science* **21** (4): 649-679, 1991.
- LALANDE, André. *Vocabulário técnico e crítico da filosofia*. São Paulo: Martins Fontes, 1999.
- MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. William Bateson: da evolução à genética. *Episteme* **8**: 67-88, 1999.
- . Weldon, Pearson, Bateson e a controvérsia mendeliano-biometricista: uma disputa entre evolucionistas. *Filosofia Unisinos* **8** (2): 170-190, 2007.
- MAYR, Ernst. *O desenvolvimento do pensamento biológico: diversidade, evolução e herança*. Trad. Ivo Martinazzo. Brasília: Editora da Universidade de Brasília, 1998.
- MÜLLER-WILLE, Staffan. Hybrids, pure cultures, and pure lines: from nineteenth-century biology to twentieth-century genetics.

- Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* **38** (4): 796-806, 2007.
- OLIVEIRA, Talles Henrique Gonçalves de; SANTOS, Neusa Fernandes; BELTRAMINI, Leila Maria. O DNA: uma sinopse histórica. *Revista Brasileira de Ensino de Bioquímica e Biologia Celular* **1**, 2004. Disponível em: <<http://www.ib.unicamp.br/lte/rbebbm/edicoes.php?idEdicao=3>>. Acesso em: 15 junho 2008.
- PORTIN, Petter. Historical development of the concept of the gene. *Journal of Medicine and Philosophy* **27** (3): 257-286, 2002.
- ROLL-HANSEN, Nils. The genotype theory of Wilhelm Johannsen and its relation to plant breeding and the study of evolution. *Centaurus* **22** (3): 201-235, 1978.
- . The crucial experiment of Wilhelm Johannsen. *Biology and Philosophy* **4**: 303-329, 1989.
- . Sources of Johannsen's genotype theory. Pp. 43-52, in: *Conference: a Cultural History of Heredity III: 19th and Early 20th Centuries*. Berlim: Max Planck Institute for the History of Science 2005. Disponível em: <<http://www.mpiwg-berlin.mpg.de/Preprints/P294.PDF>>. Acesso em: 20 agosto 2008.
- STEFANO, Waldir & MARTINS, Lilian Al-Chueyr Pereira. Herbert Spencer Jennings e os efeitos da seleção em *Paramecium*: 1908-1912. *Filosofia e História da Biologia* **1**: 351-369, 2006.
- WANSCHER, Johan Henrik. An analysis of Wilhelm Johannsen's genetical genotype "term" 1909-26. *Hereditas* **79** (1): 1-4, 1975 (a).
- . The history of Wilhelm Johannsen's genetical terms and concepts from the period 1903 to 1926. *Centaurus* **19** (2): 125-147, 1975 (b).