# NETTIE MARIA STEVENS Y LA FUNCIÓN DE LOS CROMOSOMAS SEXUALES

# Isabel Delgado Echeverría

Profesora de Biología y Geología del I.E.S. Grande Covián, Dirección: IES Grande Covián. C/ Tomás Higuera nº 60, 50013 Zaragoza.

Doctoranda en el Dpto. de Ciencias de la Documentación e Historia de la Ciencia, Universidad de Zaragoza, en periodo de elaboración de tesis. Dirección: Facultad de Medicina. C/ Domingo Miral s/n. 20009 Zaragoza.

Forma parte del Seminario Interdisciplinar de Estudios de las Mujeres de la Universidad de Zaragoza. Dirección: S.I.E.M. Facultad de Medicina. C/Domingo Miral s/n. 20009 Zaragoza.

#### RESUMEN

El artículo presenta las contribuciones de Nettie Maria Stevens al proceso de descubrimiento de la determinación del sexo mediante cromosomas sexuales que tuvo lugar alrededor de 1900. Esta investigadora, además de localizar y describir los cromosomas sexuales y su comportamiento, supo interpretar su función en relación con las leyes mendelianas de la herencia, lo que fundamentó la Teoría Cromosómica de la Determinación del Sexo. El trabajo de Stevens es analizado en el contexto de las diferentes líneas de investigación alternativas sobre la determinación del sexo que coexistieron en su tiempo, y en contraste con el de sus colegas E. B. Wilson, C. E. McClung y T. H. Morgan. Asimismo se analizan las peculiaridades del estilo científico y narrativo de N. M. Stevens, y se plantea el lugar que ocuparon en la biología de la época las mujeres científicas y las instituciones creadas y sostenidas por ellas.

Palabras clave: determinación del sexo, cromosomas sexuales, citología, histología, anatomía microscópica, mujeres científicas, historia de la genética.

#### **ABSTRACT**

The contributions of Nettie Maria Stevens in the studies carried out about 1900 on sex determination through sexual chromosomes, are presented in this article. This scientist not only could locate and describe the sexual chromosomes and their behaviour, but could as well understand their function related to the Mendel's Laws, being the basis for the Chromosomic Theory of Sex Determination. The work of Stevens is analized in the context of the different research lines about sex determination which carried out in her time, and in contrast with her colleagues E. B. Wilson, C. E. McClung, and T. H. Morgan. As well as this, the special feature of the N. M. Stevens' scientific style is analized, and the role women scientists and women's scientific institutions played at the time is mentioned.

Key words: sex determination, sexual chromosomes, citology, histology, michroscopic anatomy, scientist women, history of genetics.

# NETTIE MARIA STEVENS Y LA FUNCIÓN DE LOS CROMOSOMAS SEXUALES

#### 1 INTRODUCCIÓN

En la mayoría de los manuales de biología o de genética, al tratar el tema de la determinación del sexo se nombra a McClung por su descubrimiento del "cromosoma accesorio" (1902), mientras el descubrimiento e interpretación de los cromosomas sexuales se atribuye a Wilson (1905), o bien a "Wilson y Stevens" (lo que lleva a pensar, erróneamente, que trabajaban juntos); en algunos casos, incluso, se atribuye el descubrimiento a Morgan. Aunque Wilson realizó investigaciones semejantes a las de Stevens (ambos publicaron en 1905 los trabajos en los que demostraban la existencia de cromosomas sexuales en ciertos insectos), Wilson propuso unas interpretaciones del papel de los cromosomas sexuales muy alejadas de la teoría mendeliana. Pero Wilson tenía una merecida fama como investigador y profesor y una dilatada carrera científica a sus espaldas, y obtuvo por sus descubrimientos un mayor reconocimiento que Stevens<sup>1</sup>.

Nettie Maria Stevens (1861-1912) fue una de las muchas mujeres de su época que trabajaron en el campo de la investigación biológica. A finales del siglo XIX, algunas científicas norteamericanas que contaban con recursos económicos propios crearon instituciones para apoyar la incorporación de las más jóvenes o sin recursos; N. M. Stevens sería una de las beneficiadas. Por razones familiares y económicas, no tenía el camino nada fácil para dedicarse a la investigación científica, ni siquiera para realizar estudios superiores, y su carrera como investigadora fue muy breve: consiguió su doctorado cuando tenía 42 años, y murió a los 51 a causa de un cáncer de pecho. El hecho de que su carrera durara apenas nueve años y que no se encontrara presente en el momento en que sus descubrimientos fueron asimilados por la comunidad científica (1916, 1920) pueden ser algunas de las causas que han provocado un parcial olvido. Pero también es cierto que los trabajos de la mayoría de las mujeres científicas han recibido una atención mucho menor en la historia de la ciencia que los de sus colegas masculinos<sup>2</sup>.

El trabajo científico de Stevens tiene unas caracteristicas que lo hacen merecedor de la mayor atención. Desde el principio es admirable por la forma metódica en que hizo y relató sus observaciones microscópicas y por la descripción rigurosa y detallada de los métodos empleados, en muchos de los cuales ella hizo innovaciones relevantes. Pero lo más notable es la lucidez de sus interpretaciones, en un contexto teórico –el mendelismo- por entonces apenas desarrollado y muy discutido por la comunidad científica, y en un momento de rápidos cambios de paradigma en la investigación biológica. Sus trabajos proporcionaron un considerable avance de los conocimientos biológicos en un área clave de la investigación de este siglo, como son los cromosomas, y en un tema de interés generalizado en todas las épocas, como es la determinación del sexo de los seres vivos.

La búsqueda teórica y experimental de un mecanismo que explique por qué o cómo los individuos de una especie llegan a ser de uno u otro sexo ha estado siempre teñida con las ideas predominantes acerca de las diferencias entre mujeres y hombres dentro de la especie humana. Las teorías científicas sobre el comportamiento de las células, especialmente óvulos y espermatozoides, o de los cromosomas sexuales, muestran a menudo un sesgo que se origina en concepciones subyacentes, en ocasiones totalmente explícitas. El debate científico que tuvo lugar al comenzar el siglo XX acerca del papel de los cromosomas en la determinación del sexo era así reflejo de un debate social sobre la feminidad y la masculinidad, que puede rastrearse en la actualidad, centrado ahora en los genes de los que son portadores los mismos cromosomas sexuales.<sup>3</sup>

# 2 LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN ALTERNATIVAS SOBRE LA DETERMINACIÓN DEL SEXO EN TIEMPOS DE NETTIE M. STEVENS

Las investigaciones sobre la determinación del sexo que se llevaron a cabo a finales del siglo XIX y principios del XX presentaban enfoques diferentes, según las bases teóricas y metodológicas de las distintas corrientes o disciplinas. Para una visión panorámica del conjunto de estas investigaciones, podemos sintetizar estos enfoques –de acuerdo con Maienschein (1984)- de la manera siguiente<sup>4</sup>:

- a) Enfoque "externalista" o "ambientalista": el sexo de los individuos está determinado por factores ambientales que actúan sobre el huevo o el embrión en desarrollo determinando qué sexo llegará a tener el individuo.
- b) Enfoque "internalista": la causa de la determinación del sexo se encuentra en factores internos del huevo. Uno de los problemas centrales era averiguar cuál de los dos principales compartimentos de la célula huevo, el núcleo o el citoplasma, controlaba el desarrollo; otro problema era si los "determinantes" internos del desarrollo eran morfológicos o fisiológicos. En función del enfoque metodológico, podemos considerar dos grupos de internalistas:
- b.1) Embriólogos: estudiaron el citoplasma de la célula huevo y los cambios fisiológicos del desarrollo embrionario en el contexto de la "embriología experimental" (Entwicklungsmechanik o "mecánica del desarrollo") desarrollada en Alemania por W. Roux. Generalmente daban mayor importancia al citoplasma y no admitían la existencia de determinantes morfológicos. Un defensor importante del papel del citoplasma en el desarrollo fue T. H. Morgan.
- b.2) Citólogos: realizaron estudios morfológicos de las células sexuales, el proceso de fecundación, la célula huevo y el desarrollo embrionario, utilizando las técnicas experimentales y microscópicas que dieron lugar al nacimiento de la citología. Hicieron importantes descubrimientos en relación con el núcleo y los cromosomas. Un importante investigador de esta corriente fue T. Boveri. En este enfoque podemos incluir las investigaciones citológicas que condujeron a la observación de los cromosomas sexuales, como las de McClung, Wilson y la propia Stevens.
- c) Enfoque "hereditarista" o "mendeliano": el sexo se determina en la fecundación y por la fecundación. No acepta que el organismo sea inicialmente flexible o sexualmente indeterminado, sino que considera que los huevos son dimórficos desde el mismo momento de la fecundación. Se diferencia de los anteriores enfoques por su concepción del desarrollo, más preformacionista que epigenética, y por los métodos de trabajo. Los investigadores trataban de averiguar qué combinaciones de factores hereditarios determinaban el sexo; trabajaban con poblaciones descendientes de ciertos individuos parentales (tomados como "razas puras" en sentido mendeliano) y estudiaban las proporciones numéricas entre los individuos de uno y otro sexo. Hacia 1904 confluyeron con las investigaciones citológicas de los cromosomas, pues consideraron que éstos eran posibles portadores de los "determinantes" hereditarios. La relación

entre los principios de la herencia mendeliana y la observación citológica de cromosomas sexuales constituye la aportación específica de N. M. Stevens.

#### 2.1 Influencia del ambiente en la determinación del sexo

Este enfoque era el dominante en la década de 1890, cuando se realizaron numerosas investigaciones que trataban de demostrar cómo las condiciones externas afectaban a la ratio entre machos y hembras en una población; planteaban que un cambio en la ratio podría mostrar una conexión causal entre las condiciones externas y la determinación del sexo, y se consideraron como factores clave la temperatura y la nutrición. Se trataba de estudios de poblaciones, básicamente estadísticos, por lo que se requería un material accesible en abundancia; los organismos más ampliamente estudiados fueron larvas de invertebrados y huevos de ranas y otros anfibios<sup>5</sup>.

Hacia 1908 la opinión generalizada era que ningún estudio de poblaciones tenía suficiente control como para mantener interpretaciones convincentes sobre la determinación del sexo en los individuos. Los estudios de poblaciones sirvieron para demostrar que los factores externos podrían cambiar las proporciones (sex ratio) de la población, pero no proporcionaron evidencia directa sobre una determinación externa del desarrollo del sexo individual.

En años posteriores, algunos embriólogos trataron de demostrar los efectos del ambiente sobre los individuos concretos más que sobre las poblaciones. Richard Hertwig realizó en 1905 estudios sobre ranas centrándose en una madre e investigando cómo las condiciones externas afectaban al sexo de los descendientes nacidos de sus huevos. Helen Dean King, que aparece citada en los trabajos de N. M. Stevens, revisó los resultados de Hertwig en una serie de experimentos (1907 a 1912) en los que examinó los efectos de diferentes factores ambientales.

Por su significado en relación con las interpretaciones de investigadores posteriores, tiene interés aquí destacar el trabajo de Geddes y Thomson de 1890. Estos investigadores recogieron todos los datos disponibles sobre la determinación del sexo y llegaron a la conclusión de que "constitución, edad, nutrición y ambiente de los progenitores deben ser especialmente considerados" en cualquier análisis de la determinación del sexo. Consideraban que la explicación final sería de tipo fisiológico, relacionada con el metabolismo del protoplasma. Argumentaban que los factores ambientales que favorecían el almacenamiento de energía y nutrientes predisponían hacia la obtención de descendencia femenina, mientras aquellos factores que favorecían la utilización de energía y nutrientes influían para tener descendencia masculina: "...en la determinación del sexo, las influencias que favorecen el catabolismo tienden a resultar en la producción de machos, y las que favorecen el anabolismo similarmente aumentan la producción de hembras". Consideraban que esta conclusión se veía confirmada por los hábitos catabólicos de los machos adultos (menor tiempo de vida, gran actividad, menor talla) y los hábitos anabólicos de las hembras (conservadoras de energía, más grandes, más

pasivas, vegetativas); además, una de las consecuencias que se desprendían de la teoría era que cuando las condiciones ambientales fueran duras solamente sobrevivirían los machos, lo que consideraban demostrado por la experiencia.

En el conjunto de la obra es fácil detectar una idea preconcebida sobre la supremacía masculina y una estrecha relación con los papeles sociales de hombres y mujeres. Geddes era sociólogo, y veía un dimorfismo sexual distintivo en los cuerpos, sensibilidades y aptitudes de hombres y mujeres; consideraba que no había igualdad, sino complementariedad. Las implicaciones quedaron plenamente de manifiesto cuando Geddes y Thomson resucitaron su teoría en 1914 con la siguiente adición: "Podemos hablar de la constitución y temperamente de las mujeres como más conservadoras, del hombre como más inestable ... Vemos a la mujer como relativamente más anabólica, al hombre como relativamente catabólico; y si esta hipótesis biológica es buena o no, no hace ciertamente ningún daño social" 6.

## 2.2 T. H. Morgan y la perspectiva embriológica sobre la determinación del sexo

Aunque es más conocido por sus trabajos en genética, Thomas Hunt Morgan (1866-1945) comenzó su trayectoria científica como embriólogo y abrazó muy pronto las ideas de la embriología experimental, contrarias a cualquier determinación hereditaria de los caracteres. Desde 1894 se ocupó del problema del control del desarrollo, defendiendo el papel del citoplasma frente al posible control nuclear. A partir de 1911, gracias a los resultados obtenidos en sus conocidas investigaciones con la mosca Drosophila, por las que obtuvo en 1933 su Premio Nobel en genética, fue uno de los principales defensores de la herencia cromosómica.

El primer artículo de Morgan sobre la determinación del sexo fue una revisión del tema publicada en 1903. La mayor parte del discurso se destinaba a evidenciar las inconsistencias del enfoque ambientalista y a presentar las evidencias embriológicas de los mecanismos internos. Morgan argumentaba que el sexo tenía que estar determinado por factores internos, bien en el óvulo o en la fecundación, pero que los "elementos" masculinos y femeninos existían en todos los tipos de huevos, así que los huevos no estarían prefijados como machos o hembras. Morgan consideraba inútil investigar si era el núcleo o el citoplasma el que proporcionaba la influencia determinante del sexo: "El huevo, también en lo que respecta al sexo, parece estar en una especie de estado de equilibrio, y las condiciones a las que está expuesto mientras todavía no está completamente formado pueden determinar qué sexo producirá. Puede ser un intento fútil intentar descubrir cualquier factor que tenga una influencia decisiva para todos los tipos de huevos. Aquí, como en cualquier parte de nuestra naturaleza orgánica, diferentes estímulos pueden determinar en diferentes especies lo que se llegará a realizar a partir de las posibilidades que existen" 7.

En 1905, año en que Stevens y Wilson presentaron sus datos sobre la determinación cromosómica del sexo, Morgan publicó dos artículos atacando la alianza entre mendelismo y citología propuesta en la hipótesis de Boveri-Sutton; en uno de ellos declaraba: "La determinación del sexo no puede ser el resultado de divisiones nucleares diferenciales que sitúen cromosomas determinantes del sexo en diferentes células, sino que el proceso es químico más que morfológico" (Morgan, 1905, p. 841). También en 1906, Morgan proponía observar al citoplasma para explicar el desarrollo del sexo: "Si está presente un factor determinante del sexo, no hemos encontrado ningún indicio de tal factor en nuestro estudio de los cromosomas"8.

Todavía en 1910, cuando estaba comenzando las investigaciones sobre herencia ligada al sexo en Drosophila, Morgan seguía poco inclinado a considerar a los cromosomas responsables de "determinar" el desarrollo. No entendía que alguien pudiera decir que el sexo se debía a un elemento nuclear, cuando le parecía evidente que los cromosomas permanecían siempre constantes y que donde se encontraba la capacidad de cambio y respuesta era en el citoplasma. Bastante esquemático en sus dicotomías, Morgan reconocía dos tipos de teorías sobre la determinación del sexo: 1) morfológicas, que ven preexistencia del sexo en las células germinales; Morgan las relaciona con preformación, núcleo, procesos cromosómicos y herencia mendeliana y 2) fisiológicas, que entienden el sexo en concordancia con el proceso fisiológico individual de desarrollo; para él están en consonancia con la epigénesis, el citoplasma y la embriología experimental. Su opinión es la siguiente: "Para mí, la concepción fisiológica parece más de acuerdo con nuestras ideas generales sobre el desarrollo, y sobre todo me parece una concepción más estimulante y sugestiva como hipótesis de trabajo que la idea morfológica, que parece bastante estéril como punto de vista director de una investigación subsiguiente"? La diferenciación sexual, tanto como otros tipos de desarrollo, debía explicarse desde un punto de vista epigenético o de desarrollo fisiológico, y no hereditario.

# 2.3 McClung y la observación de cromosomas en relación con el sexo

El primer paso en el conocimiento de los cromosomas sexuales fué el descubrimiento de un cromosoma "extra" (sin pareja) en las células germinales de algunos insectos. Los manuales generales dan dos nombres en relación con este descubrimiento: H. Henking, de la universidad de Göttingen (1891), y C. E. McClung, de la universidad de Kansas (1902). A finales del siglo XIX hubo muchas otras menciones a corpúsculos nucleares en los estudios sobre espermatogénesis de diferentes animales (especialmente insectos), cuyos autores son citados en las revisiones posteriores<sup>10</sup>.

El descubrimiento de Hermann Henking, publicado solo un año después que el libro de los ambientalistas Geddes y Thomson, fue el primer paso hacia el descubrimiento del mecanismo intrínseco de la determinación del sexo. La aportación fundamental de las observaciones de Henking es el reconocimiento de que tras la división meiótica se producen dos tipos de espermátidas, y por lo tanto existen dos tipos de espermatozoides. Henking estaba observando la espermatogénesis en el chinche Pyrrhocoris apterus y notó un cuerpo teñido intensamente que aparecía durante la división del espermatocito I, el cual retenía sus propiedades de tinción después de que los cromosomas las perdieran. Propiamente Henking no habló de un "cromosoma extra", sino que escribió: "Con la última división de los espermatocitos, la cromatina se divide desigualmente, de manera que una espermátida obtiene solo 11 cromosomas mientras que la otra, por el contrario, además de los 11 cromosomas hermanos obtiene también un elemento de cromatina que ha quedado sin dividir (...) Con lo cual se produce el hecho importante de que obtenemos dos tipos de espermatozoides: los unos poseen un nucleolo y los otros no" (Henking, 1891, p. 707). No conociendo su función, Henking se refirió a él como "un elemento cromatínico particular", y lo designó "X". Este "elemento cromatínico" o "nucleolo" fué denominado posteriormente "cromosoma accesorio" por McClung (1902). Henking ignoró la importancia de su descubrimiento hasta que la reconoció Richard Goldschmidt en 1930.

Clarence Erwin McClung (1870-1946) realizó en 1899 observaciones similares a las de Henking en el saltamontes *Xiphidium fasciatum*, y consideró que el elemento "X", al que él llamó "cromosoma accesorio", tenía alguna relación con el sexo. Sus planteamientos fueron el punto de partida de las investigaciones de N. M. Stevens<sup>11</sup>.

En 1902, McClung publicó dos artículos sobre el "cromosoma accesorio"; en ambos discute el tema del nombre que debe emplearse para el elemento cromatínico en cuestión, defendiendo el de "cromosoma accesorio" por tratarse de un auténtico cromosoma, y no de un nucleolo. McClung resume las características del "cromosoma accesorio" de la siguiente forma: 1) una marcada uniformidad en capacidad de tinción, similar a la exhibida por los cromosomas en general durante la metafase; 2) una continua posición periférica, al menos durante el estadio de spireme<sup>12</sup>; 3) aislamiento de la red de cromatina y no participación en sus cambios; y 4) realizar la escisión longitudinal más tarde que la mayoría de los cromosomas<sup>13</sup>.

En cuanto a la relación del "cromosoma accesorio" con la determinación del sexo, la hipótesis de McClung es la siguiente: "Desde la suposición de que hay una diferencia cualitativa entre los diferentes cromosomas del núcleo, se seguiría necesariamente que se forman dos tipos de espermatozoides que, por fecundación del huevo, producirían individuos cualitativamente diferentes. Ya que el número de cada una de estas variedades de espermatozoides es el mismo, ocurriría que habría un número aproximadamente igual de esos dos tipos de descendientes. Sabemos que la única cualidad que separa los miembros de una especie en dos grupos así es el sexo." (McClung, 1902 a, p. 225).

La acertada hipótesis de McClung sobre la correspondencia entre los dos tipos de espermatozoides y los dos sexos de la descendencia es, como se observa en el texto, una suposición teórica que no se propone comprobar experimentalmente (lo que sí pudo hacer N. M. Stevens al comparar los resultados de la observación citológica con los de la cría experimental). A partir de esta hipótesis McClung desarrolla un discurso de tipo especulativo, en el estilo de los primeros darwinistas (como Haeckel o Weismann), tratando de explicar simultáneamente los datos experimentales procedentes de diferentes campos y de proporcionar una teoría unificadora y comprensiva. McClung relaciona la existencia de dos tipos de espermatozoides (uno con y otro sin cromosoma accesorio) con las variaciones en la ratio o proporción de los sexos en las poblaciones, explicandolas como adaptación a las condiciones ambientales. Para ello se basa en las siguientes consideraciones: 1) la función ejercida por el cromosoma accesorio es ser el portador de aquellas cualidades que pertenecen al organismo masculino, primariamente la facultad de producir células sexuales que tienen la forma de espermatozoides; 2) un determinante del sexo debe ser cromosómico, aceptando que la cromatina es la portadora de cualidades hereditarias; 3) el sexo está relacionado con la actividad metabólica, y la producción de elementos masculinos es un signo de condiciones catabólicas y gasto energético; 4) el huevo (óvulo) se encuentra en un delicado ajuste con su ambiente, y es capaz de producir descendencia femenina o masculina según las condiciones ambientales, consiguiendo que la ratio sea la más beneficiosa para la especie; el poder de

selección del sexo pertenece al organismo femenino y está en manos del elemento sexual femenino (óvulo); en palabras de McClung: "Los elementos femeninos (...) se ponen en contacto con los elementos masculinos móviles entre los cuales pueden elegir -si podemos usar tal término para lo que probablemente es una atracción química- o bien los espermatozoides que contienen el cromosoma accesorio o bien aquellos en los que está ausente. En los elementos femeninos, por ello, como en el organismo femenino, reside el poder de seleccionar lo que es de mayor interés para la especie." (McClung, 1902 b, p. 75).

Puede leerse a menudo que la demostración de McClung de la correlación entre el sexo y el cromosoma accesorio rechazaba definitivamente la explicación ambientalista de la determinación del sexo. Sin embargo, aquí podemos ver cómo McClung mantiene una visión consistente con la de Geddes y Thomson, utilizando la metáfora del "cortejo" y relacionando la existencia de dos tipos de espermatozoides con la teoría ambientalista del anabolismocatabolismo. En el mismo artículo, McClung defiente explícitamente a estos autores: "Aquellas teorías en relación con la determinación del sexo que contienen alguna verdad en su interior se encuentran fundadas sobre este principio. Este es expresado por Geddes y Thomson" (McClung, 1902 b, p. 77).

Desafortunadamente para McClung, su idea de que el cromosoma accesorio era el portador de las cualidades masculinas iba acompañada de la consideración de que la fecundación de un óvulo con un espermatozoide portador del cromosoma accesorio daría lugar a un macho (y por tanto los machos tendrían un cromosoma más que las hembras), lo cual no resultó cierto para los insectos que estudió, como se demostró más tarde: en los ortópteros como Xiphidium son las hembras las que tienen un cromosoma más, o dicho de otra manera, en los machos falta un cromosoma de la pareja de cromosomas sexuales (esto se indica actualmente con la expresión "hembras XX y machos X0"). McClung conoció este hecho más adelante, como vemos por el escrito publicado en 1918. En éste, McClung afirma que se ha demostrado que el mecanismo de la determinación del sexo es que exista un cromosoma más en la hembra que en el macho (a la inversa de lo que defendía en 1902), pero mantiene consideraciones similares a las anteriores: "Una comparación de los cromosomas sexuales del macho y la hembra en el momento crítico en que las células germinales están siendo preparadas para su unión es de lo más instructiva. Mientras en la hembra no hay aparentemente ninguna actividad anormal del elemento sexual, comparado con los otros cromosomas, en el macho hay bien marcadas diferencias con ellos en el momento e intensidad de su acción (...) El cromosoma sexual durante el desarrollo de las células germinales masculinas exhibe todos los signos de tal acción diferencial. En los primeros estadios es mucho más activo que los otros cromosomas (...) No solamente es cierto que es más independiente, teniendo su sustancia separada en una región aislada. De su comportamiento está claro por qué debe, en su condición singular aquí, ser tan efectivo en su acción como el doble elemento de la hembra (...) Indudablemente esto es indicativo de la diferencia real entre la organización femenina y la masculina, y, cuando se entienda completamente, explicará el significado del sexo." (McClung 1918, pp. 161-2).

Estos párrafos demuestran que sus concepciones teóricas son independientes de los hechos observados, ya que la misma idea -el cromosoma accesorio como portador de la masculinidad- es defendida sobre la base de dos situaciones inversas (los espermatozoides con cromosoma accesorio originarían machos, en 1902, y darían lugar a hembras, en 1918). En ambos textos se manifiestan concepciones románticas y estereotipadas sobre la feminidad y la masculinidad, perceptibles tanto por la argumentación como por el vocabulario empleado, incluída la idea tan extendida de la necesidad de que el organismo femenino (y sus productos) velen por el interés de la especie. El texto de 1918 parece una oda al cromosoma accesorio, portador de lo esencialmente masculino: teniendo que pasar alternativamente de un organismo femenino a otro masculino y viceversa, es capaz de adaptar su comportamiento a las características sexuales del individuo donde reside; el cromosoma sexual es "activo", "independiente" y "el doble de efectivo en su acción" cuando es un cromosoma único en el macho, mientras que cuando se encuentran dos de ellos en las hembras, los mismos cromosomas tienen un comportamiento ordenado y discreto, que los hace indistinguibles de los demás cromosomas. Nada más acorde con lo que debe ser el comportamiento del individuo masculino y del femenino (aunque se trate de insectos).

No hay muchos datos que indiquen el reconocimiento que recibió McClung por sus descubrimientos. Sin embargo, al dirigir la atención hacia el cromosoma accesorio y su acción, McClung proporcionó una dirección para la investigación productiva de muchos investigadores; así, la primera hipótesis de McClung fue el punto de partida para las investigaciones de E. B. Wilson y de N. M. Stevens.

### 2.4 E. B. Wilson: entre la embriología y la citología

Edmund Beecher Wilson (1856-1939) realizó su tesis doctoral (1881) en la Johns Hopkins University bajo la dirección de William K. Brooks, igual que Morgan. Estudió con Boveri en la universidad de Friburgo y realizó investigaciones en la Estación Zoológica de Nápoles. Fue profesor de biología en el Bryn Mawr College (donde estudió después N. M. Stevens) entre 1885-91. Posteriormente fue profesor en la universidad de Columbia, N. Y., y desde 1897 fue director del instituto de biología de esta universidad. En los manuales generales de biología o historia, además de otros méritos, se le reconoce el descubrimiento de los cromosomas sexuales<sup>14</sup>.

Wilson comenzó sus investigaciones en relación con la determinación del sexo con un enfoque heredado de las investigaciones de J. Loeb; en 1900 admiraba el trabajo de Loeb sobre partenogénesis artificial, y concluía que los factores del desarrollo debían ser más significativos que el material nuclear. En un breve artículo escrito en 1904, rechazaba que los cromosomas pudieran contener "determinantes" del sexo; atribuía el sexo al metabolismo, y quizás específicamente al crecimiento, más que a los cromosomas. En esta época, Wilson seguía insistiendo en la importancia del citoplasma, aunque veía los cromosomas del núcleo como

representantes de "un microcosmos de preformación original", correspondiendo a partes del futuro organismo. El cromosoma era un original elemento de control y determinación, y el "cromosoma accesorio" parecía tener particular importancia. Pensaba que el núcleo debía dirigir el curso del desarrollo, pero no afirmaba que hubiera determinantes que residieran en los cromosomas, ni aceptaba las interpretaciones mendelianas de la herencia (Wilson 1905 a).

En mayo de 1905, Wilson presentó una comunicación a la New York Academy of Sciences titulada "Observaciones sobre los Cromosomas en Hemipteros". El artículo trata sobre la distribución de los cromosomas en los espermatozoides después de la división reductiva. Relata que en las formas que había estudiado no había ningún cromosoma accesorio análogo al descrito por McClung, y que todos los espermas recibían el mismo número de cromosomas; sin embargo, cada esperma recibía, además de los cromosomas, un cuerpo central, el cual era en la mitad de los espermas notablemente más pequeño que en la otra mitad. Wilson propuso que fuera usado el término "idiocromosoma" para designar este cuerpo central.

En 1905 se publicaron otros dos artículos de Wilson titulados "Estudios sobre cromosomas" (I y II), en los que estudiaba los "idiocromosomas" de los hemípteros, que consideraba relacionados con el cromosoma accesorio de McClung. Wilson nombraba las observaciones de Henking, Paulmier, Montgomery, Gross y Stevens, y analizaba especialmente las de Paulmier y Montgomery, con los que estaba en desacuerdo en algunas interpretaciones<sup>15</sup>. El principal punto de desacuerdo de Wilson con Montgomery era que éste había reunido bajo el mismo nombre de heterocromosomas dos clases diferentes de cromosomas, los "desparejados" (cromosoma accesorio de McClung) y los "emparejados" o nucleolos cromatínicos. Wilson distinguía, a su vez, dos tipos de parejas de heterocromosomas: los "idiocromosomas", que eran diferentes en tamaño entre sí y diferentes a los demás pares de cromosomas en su comportamiento (los cromosomas sexuales X e Y), y los "nucleolos cromatínicos", que se comportaban igual que las demás parejas de cromosomas (no tenían relación con el sexo, y posteriormente los llamó microcromosomas o m-cromosomas). El "cromosoma accesorio" era otro tipo de cromosoma heteropicnótico, que aparecía en el estadio de crecimiento de los espermatogonios; según Wilson, las especies con idiocromosomas no tenían "cromosoma accesorio", mientras éste aparecía siempre en las especies con m-cromosomas. Wilson consideraba que las especies que tenían "idiocromosomas" (X,Y) eran intermedias entre las que tenían un cromosoma accesorio (XO) y aquellas que tenían dos cromosomas sexuales idénticos morfológicamente (m-cromosomas) 16.

En Studies on Chromosomes II, Wilson se manifestaba de acuerdo con la hipótesis de McClung de 1902, y afirmaba que los idiocromosomas y el cromosoma accesorio debían estar relacionados de alguna manera con la determinación del sexo, ya que las especies con cromosoma accesorio producían dos tipos de espermatozoides; en Anasa tristis, el hemíptero que investigó, unos tenían 10 y otros 11 cromosomas. Pero corregía la observación de McClung de que el cromosoma accesorio era el determinante masculino. No estaba de acuerdo en cuanto a que los huevos que daban lugar a los machos (con 21 cromosomas en total) se

produjeran por fecundación del espermatozoide portador del cromosoma accesorio (11 cromosomas del espermatozoide + 10 del óvulo), y creía más probable que los machos se produjeran por la fecundación del espermatozoide que no lo llevaba (lo que implicaba que el óvulo tuviera 11 cromosomas, para dar el mismo número en total). Pensaba, por tanto, que debía esperarse que las hembras tuvieran un cromosoma más que los machos (exactamente al contrario que McClung), siendo el cromosoma adicional la pareja de uno que se habría perdido en el macho. Consideraba como prueba directa de esta suposición los descubrimientos de N. M. Stevens con Tenebrio molitor, a los que, afirmaba, se había referido ampliamente en su anterior estudio<sup>17</sup>.

En cuanto a la interpretación en relación con la herencia, Wilson, que rechazaba la teoría mendeliana, proponía explicaciones alternativas en las que los cromosomas sexuales no serían estrictamente determinantes del sexo. Le parecía razonable que alguna o ambas formas de gametos pudieran estar predeterminadas como machos o hembras antes de la fecundación (o al menos ser "productores" de machos o de hembras); el sexo podría estar determinado en los gametos, pero no por los cromosomas y no de manera mendeliana, y el cromosoma accesorio no parecía estar relacionado. Wilson intentaba relacionar la determinación del sexo con las diferencias fisiológicas que surgen de las diferentes constituciones cromosómicas. Mantenía que las características sexuales surgirían de diferencias en el grado o intensidad de la actividad cromosómica, más que de diferencias cualitativas entre los cromosomas. Basó esta creencia en las diferencias de actividad del cromosoma accesorio entre las líneas germinales masculina y femenina: en la línea germinal masculina el cromosoma accesorio estaba condensado (y por tanto inactivo), mientras en la femenina era normal y activo. Ya que solamente un cromosoma activo sería funcional, determinando la síntesis de productos (anabolismo), era lógico pensar que una célula que presentara un X activo presentaría un carácter más anabólico (= femenino). Era el grado de anabolismo, y no la presencia o ausencia del cromosoma, lo que determinaba el sexo. Es notable la semejanza de argumentos entre Wilson y McClung, a pesar de que sus observaciones sobre la actividad del cromosoma accesorio son opuestas: McClung dice que el cromosoma accesorio, que él cree que solo existe en los machos, es en ellos "mucho más activo que los demás cromosomas".

Estas ideas aparecen claramente expresadas en el artículo que se cita generalmente como el primer anuncio de Wilson de su descubrimiento de la determinación del sexo por los cromosomas, publicado en octubre de 1905: "No grandes, sino insuperables, son las dificultades que se encuentran para asumir de ninguna forma que estos cromosomas sean determinantes sexuales específicamente masculinos o femeninos. (...) Estos cromosomas toman parte más activa en el metabolismo de la célula en la hembra que en el macho. El factor primario en la diferenciación de las células germinales debe, por tanto, ser una cuestión de metabolismo, quizás de crecimiento" 18.

Esta interpretación del papel de los cromosomas sexuales, basada en explicaciones metabólicas y ambientalistas, se relaciona directamente con las propuestas de Geddes y

Thomson, y es completamente diferente a la propuesta por Nettie M. Stevens en el mismo año. Como veremos, Stevens defendió que era más probable que las diferencias cualitativas entre los cromosomas asimétricos fueran las causantes de la determinación del sexo; para ella, había una relación entre los heterocromosomas y las relaciones mendelianas en los individuos híbridos.

# 3.1 La carrera profesional de una bióloga a principios del siglo XX

Nettie Maria Stevens (1861-1912) recibió su primera educación en la escuela pública de Westford, donde figura en los "cuadros de honor" entre los 9 y los 11 años, y en la Westford Academy, un centro que incluía entre sus reglas fundacionales (1792) "que la escuela sería libre para cualquier nacionalidad, edad o sexo"; de los once estudiantes de su promoción (1880), tres eran mujeres, incluyendo a Nettie y su hermana Emma. Ambas habían nacido en Cavendish, Vermont, del matrimonio formado por Julia Adams y Ephraim Stevens, carpintero y jornalero en distintos oficios manuales. Después de morir la madre en 1863, Ephraim se casó con Ellen C. Thompson y la familia se trasladó a Westford.

Entre 1881 a 1883 Nettie Marie hizo estudios superiores en la Westfield Normal School, realizando cuatro cursos en dos años. Nada más graduarse, trabajó como profesora (latín, inglés, matemáticas, fisiología y zoología) en la escuela superior de Lebanon (New Hampshire) durante tres trimestres, y posteriormente en la Minot's Corner School de Westford y, desde 1885, en la Westford Academy. En el resumen del curso 1884-85 de la Minot's Corner School aparece un comentario sobre el traslado de Miss Stevens a su nuevo puesto: "Mientras lo lamentamos por nosotros, nos alegramos de ver a Miss Stevens en una posición más acorde con sus capacidades" <sup>19</sup>. En 1893 la familia Stevens dejó Westford y se trasladó a Chelmsford; Nettie, que tenía un contrato como administradora de la Biblioteca Pública de Westford, dejó su plaza vacante. En Chelmsford trabajó algún tiempo en la Biblioteca Pública con un contrato a tiempo parcial. Dos años después fue contratada como profesora en el Howe School, un colegio privado de Billerica (Massachusetts)<sup>20</sup>.

En septiembre de 1896 N. M. Stevens se trasladó a California con el fin de seguir estudios superiores. Se matriculó en la *Leland Stanford University*, una universidad que tenía fama de innovadora y representaba una oportunidad para quienes tenían un verdadero interés en los estudios. Nettie Maria entró en Standford como estudiante especial, matriculada en fisiología, alemán, geología, química y botánica. En abril de 1897 fue admitida en el *Advanced Standing* como alumna de Frank Mace MacFarland, que centró su interés en la histología. Terminó su licenciatura en 1899 y en 1900 obtuvo su título M. A. Durante los años pasados en la Standford University, N. M. Stevens pasó los veranos en el *Hopkins Seaside Laboratory* (Pacific Grove, California), un laboratorio marino fundado en 1893. El Dr. MacFarland pasaba los veranos en este laboratorio como investigador o instructor, y también Jacques Loeb, médico y profesor asociado de fisiología; posiblemente Stevens tuvo trato con Loeb durante estas estancias. Ella realizaba en este laboratorio investigaciones histológicas y citológicas, y en el verano de 1900 estuvo preparando su tesis para el M. A. y su primera publicación, *Studies on Ciliate Infusoria*<sup>21</sup>.

En 1900, Nettie Maria Stevens entró en el *Bryn Mawr College* (Pasadena, California) como estudiante de doctorado y lo terminó en 1903. El *Bryn Mawr* era un pequeño *Women's College*, pero contaba con dos destacados biólogos en su departamento de biología: Edmund B. Wilson y Thomas H. Morgan. Aunque Wilson se había ido a la Universidad de Columbia en 1891, mantuvo estrecha relación con Morgan, que permaneció como profesor en el *Bryn Mawr* de 1891 a 1904. Como estudiante de doctorado, y más tarde como colega de Morgan, Stevens pudo ponerse en contacto con las investigaciones más atractivas del momento, las cuales producían avances muy rápidos en los campos de la citología, la embriología y la genética.

La breve estancia de Stevens en el Bryn Mawr entre 1900 y 1903 fué enormemente fructífera: realizó nueve trabajos de investigación, que trataban principalmente sobre la regeneración en diferentes organismos, antes de terminar su tesis doctoral, que versó sobre diversos tipos de Protozoos<sup>22</sup>. Fué candidata a diferentes premios y becas, y, gracias a una de la Presidencia del Bryn Mawr<sup>23</sup>, pudo estudiar en la Estación Zoológica de Nápoles y en el Instituto Zoológico de la Universidad de Würzburg<sup>24</sup>. Durante su estancia en Alemania (1901-2), Stevens trabajó con Theodor Boveri, que por entonces era catedrático de zoología y anatomía comparada de la Universidad de Würzburg e investigaba en temas relacionados con la ovogénesis y espermatogénesis, la fecundación y la herencia, especialmente sobre el comportamiento de los cromosomas durante la división celular.

Terminado el doctorado, Stevens dudaba entre esperar hasta obtener una beca para poder dedicarse enteramente a la investigación, como era su deseo, o aceptar un trabajo de profesora en el Bryn Mawr que le aseguraría el sueldo que le era indispensable<sup>25</sup>. En julio de 1903 envió una carta a la Institución Carnegie de Washington solicitando una beca de investigación, en la que indicaba claramente lo que se proponía investigar y la necesidad que tenía de medios económicos: "(...) He estado haciendo trabajo de investigación durante cuatro años y preferiría continuar haciéndolo en lugar de dedicarme a la enseñanza si no fuera por cuestión de dinero, pero dependo de mis propios medios para vivir y he gastado prácticamente todo lo que había ahorrado cuando trabajaba de profesora antes de comenzar mis estudios universitarios hace siete años. Estoy especialmente interesada en el aspecto histológico de los problemas de la herencia relacionados con la Ley de Mendel, y sé que se necesita gran cantidad de arduo trabajo en esta línea. (...) Oí rumores antes de marcharme de Mass. sobre un centro de investigación en el que los miembros recibían un salario y dedicaban su tiempo a la investigación. Esto es exactamente lo que me gustaría, una oportunidad para dedicar mi tiempo al trabajo de investigación, y libre de la ansiedad sobre la cuestión económica." <sup>26</sup>

Stevens repitió su solicitud en noviembre, presentando recomendaciones de eminentes zoólogos y profesores, entre las que se contaban las de Morgan y Wilson que, como los demás, recomendaron a Stevens para la beca de forma entusiasta. La confianza de Morgan en ella se reflejaba claramente en sus planes de trabajo, ya que pensaba investigar con ella sobre el comportamiento de los cromosomas en los áfidos. En su carta de recomendación, Morgan dice: "De los estudiantes de graduado que he tenido durante los últimos doce años, no he tenido

ninguno más capaz e independiente en el trabajo de investigación que Miss Stevens, y ahora que ella tiene su titulación está dedicando todo su trabajo a la investigación. Miss Stevens no solamente tiene preparación, sino que posee además el talento natural que creo que es mucho más difícil de encontrar. Tiene una mente independiente y original y hace de principio a fin cualquier cosa que se proponga. Temo decir más a fin de que no pueda parecer que sobrestimo el caso. He comenzado una investigación en colaboración con Miss Stevens que tardará un año o más en estar terminada si podemos trabajar juntos, lo que será imposible desde enero si Miss Stevens no obtiene la beca que solicita (...) Espero que la importancia de las cuestiones involucradas, tanto como la aptitud especial de Miss Stevens para la investigación, prevalecerán en la Institución Carnegie al considerar su solicitud favorablemente. Es también de la mayor importancia para mí tener a alguien trabajando conmigo en este problema, y no conozco a nadie tan adecuado para realizar un trabajo de este tipo como Miss Stevens." <sup>27</sup>

En marzo de 1904, Stevens recibió finalmente notificación oficial de la Institución Carnegie concediendole la beca de investigación postdoctoral. Gracias a ella continuó investigando en el Bryn Mawr sin tener que ocuparse de tareas docentes, y pudo dedicarse en 1904 y 1905 a su investigación sobre los cromosomas sexuales. En el informe y resumen de la investigación remitidos a la Institución Carnegie, Stevens indicó que parte del trabajo lo había realizado en el Hopkins Laboratory, y que durante este tiempo Morgan había colaborado con ella.

En el verano de 1905 recogió y preparó material en Harpswell (Maine) y Woods Hole (Massachusetts), y durante los años siguientes, analizó e interpretó este material en el Laboratorio de Biología del Bryn Mawr College, al que siguió vinculada toda su vida con un puesto de Asociada de Morfología Experimental (aunque en 1908-9 estuvo trabajando en Würzburg con Boveri). El mismo año de 1905 Stevens obtuvo el "Premio Ellen Richards" ofrecido por la Naples Table Association for Promoting Laboratory Research by Women "a la mejor tesis escrita por una mujer (de cualquier nacionalidad) en un tema científico, que incluyera nuevas observaciones y nuevas conclusiones". Stevens lo obtuvo por el trabajo sobre las células germinales de los pulgones (fechado el 20/12/1904), que no llegaría a publicarse hasta agosto de 1905<sup>28</sup>.

Stevens recibió estímulo y apoyo de algunas instituciones científicas durante el tiempo en que estuvo realizando su trabajo más importante (1904-5), pero no parece que después obtuviera un reconocimiento o una recompensa material por sus resultados. El Bryn Mawr College tardó bastante en reconocer la importancia de esta bióloga, como se señala en la necrológica del Stanford Alumnus (febrero de 1913). En 1912 la dirección del Bryn Mawr creó finalmente para ella una plaza de Profesora Investigadora<sup>29</sup>, que no pudo llegar a ocupar porque moría poco después (el 4 de mayo de 1912). Esta falta de reconocimiento puede explicarse parcialmente por el hecho de que el significado biológico de los cromosomas sexuales no pudo apreciarse hasta muchos años después de su muerte, cuando los conocimientos de genética hubieron avanzado lo suficiente. El propio Morgan no reconoció completamente su significado genético hasta 1933; en el artículo que escribió sobre ella en

1912, Morgan decía: "Miss Stevens hizo su contribución en un descubrimiento de importancia y su nombre será recordado por esto cuando las minucias de las detalladas investigaciones que ella ha realizado hayan llegado a incorporarse al cuerpo central del tema en estudio" <sup>30</sup>.

Nettie Maria Stevens publicó alrededor de 40 artículos entre 1900 y 1912, la mayoría de ellos en el campo de la citología. Sus primeros trabajos en fisiología experimental y morfología de los protozoos (1900-1904) fueron fundamentalmente descriptivos. Su principal contribución a la ciencia, la demostración de que el sexo está determinado por cromosomas particulares, que fué el tema fundamental de sus trabajos desde 1904 hasta su muerte, sólo puede ser entendido dentro del contexto de la historia de la genética; durante el periodo en que ella realizaba sus investigaciones comenzaban a explorarse las relaciones entre los cromosomas y le herencia, y la relación con la teoría mendeliana no se había confirmado experimentalmente.

# 3.2 La importancia de la observación sistemática de cromosomas en células germinales y somáticas para el tema de la determinación del sexo

No se sabe exactamente cuándo Stevens empezó a estar interesada en el problema de los cromosomas y la determinación del sexo, pero esta cuestión estaba ya en su mente en 1903 cuando se dirigió a la Institución Carnegie solicitando la beca. En la carta de solicitud, Stevens explicaba que estaba especialmente interesada en el aspecto histológico de los problemas de la herencia relacionados con la Ley de Mendel, y en la carta de recomendación de Morgan, él exponía de esta manera la investigación que estaba realizando con Stevens y lo que ella se proponía hacer: "La cuestión de los factores que determinan el sexo de los huevos es lo que estoy ahora desarrollando rápidamente y promete dar resultados de gran importancia, no sólo de interés teórico sino también práctico. Nuestro primer problema será examinar las condiciones que en los áfidos parecen causar la aparición de machos y hembras (en contraste con las formas partenogenéticas) por cambios en la alimentación. Yo estoy realizando la parte experimental del trabajo, y Miss Stevens está examinando al mismo tiempo los cambios internos en los huevos (el origen de los huevos, el número de corpúsculos polares formados, el número de cromosomas presente en los machos, las hembras y las formas partenogenéticas, junto con la cuestión de las divisiones reduccionales). Al mismo tiempo Miss Stevens se propone examinar en otras formas más adecuadas el llamado cromosoma accesorio en óvulos y células espermáticas y su posible relación con el sexo."31

Aunque ciertamente Stevens y Morgan habían empezado en 1903 a trabajar juntos en Byrn Mawr, la carta de Morgan dejaba claro que era ella la que estaba interesada en investigar la determinación del sexo por los cromosomas, mientras él contemplaba la diferenciación sexual con un enfoque embriológico y ambientalista. Esta diferencia de enfoque entre Morgan y Stevens posiblemente fué a la larga beneficioso para Stevens, ya que significó que publicara sus resultados solamente con su nombre: si el nombre de Morgan hubiera aparecido en su publicación de 1905, el mundo científico le habría dado a él, probablemente, la mayor parte

del reconocimiento, y el nombre de Stevens habría quedado más oculto todavía para la historia<sup>32</sup>.

Durante el periodo que duró la beca de la Institución Carnegie (1904-5), Stevens realizó dos investigaciones transcendentales: la primera sobre pulgones (áfidos) y la segunda con escarabajos (coleópteros). En el trabajo que realizó con Morgan sobre los áfidos, Stevens se encargó de los estudios citológicos, y el trabajo experimental lo llevaron a cabo entre los dos. Los experimentos con los animales vivos, que intentaban demostrar cómo los cambios en las condiciones externas de temperatura o alimentación podían afectar a la determinación del sexo, dieron unos resultados inciertos. En contraste, las investigaciones citológicas de Stevens en las células germinales de los mismos animales fueron detalladas y minuciosas, y al ser planteadas de forma comparativa evitaron la confusión e inseguridad de la mayoría de las investigaciones anteriores. En este trabajo, terminado a finales de 1904, Stevens no pudo localizar el cromosoma extra de McClung, pero una revisión de las investigaciones anteriores le había convencido para entonces de que existía suficiente base para creer que el sexo estaba determinado en el huevo, aunque aún no se había dado una explicación totalmente convincente<sup>33</sup>. Stevens continuó sus investigaciones examinando los cromosomas de los espermatozoides de muchos insectos y comparando, mediante cría experimental, con el sexo de los descendientes.

En los estudios que realizó con Tenebrio molitor (un coleóptero muy común conocido como "gusano" o "escarabajo de la harina") tampoco encontró el cromosoma accesorio, pero tuvo más suerte que con los pulgones: localizó en los machos una pareja de heterocromosomas de distinto tamaño, que al separarse en la meiosis originaban dos tipos de espermatozoides; estos cromosomas se llamarían posteriormente cromosomas X e Y. La novedad de esta investigación era que por primera vez se consideraba una pareja de cromosomas relacionados con el sexo, mientras hasta el momento sólo se reconocía un cromosoma (el "cromosoma accesorio" de McClung) que pudiera diferenciar dos tipos de espermatozoides. Lógicamente, las primeras investigaciones en las que se buscaba el "cromosoma accesorio" o cromosoma extra (X) sólo podían tener éxito cuando la especie tenía una determinación del sexo del tipo XX/X0 (como la estudiada por McClung), mientras en las especies del tipo XX/XY no eran capaces de distinguir los dos tipos de espermatozoides: estos no se diferenciaban en el número de cromosomas, sino en tener un cromosoma un poco más grande o más pequeño. En Tenebrio molitor, los espermatozoides que por fecundación daban lugar a los machos tenían un cromosoma (Y) claramente mucho más pequeño que el correspondiente cromosoma (X) de los espermatozoides que producían hembras, y esto hizo que fuera más fácil distinguirlos. Las investigaciones de Stevens con Tenebrio molitor fueron publicadas en 1905 en forma de monografía de la Institución Carnegie, el mismo año en que se publicó el artículo de E. B. Wilson sobre el cromosoma accesorio de Anasa tristis.

Además de acertar con una especie adecuada para este estudio, Stevens tenía otra condición que le permitió distinguir los cromosomas sexuales: ella buscaba diferencias en los cromosomas que pudieran relacionarse con el sexo, mientras los otros ojos que habían mirado

en las mismas especies observaban cromosomas en general o bien buscaban un cromosoma extra. En cuanto a la metodología, fué aportación de Stevens la introducción de la cría experimental de larvas y la observación de los cromosomas en células somáticas de ambos sexos, de forma que pudo hacer comparaciones con los cromosomas observados en las células espermáticas y en los óvulos.

Después de sus experimentos con *Tenebrio molitor*, Stevens siguió examinando otras especies, y publicó un estudio comparativo en una segunda monografía de la Institución Carnegie en 1906. En ella recoge los resultados de 36 especies de coleópteros, una de hemípteros homópteros y dos de lepidópteros. Entre los coleópteros, el 85.7 % de las especies tenían un par desigual de heterocromosomas en las células germinales masculinas, mientras el 14.3 % tenían un cromosoma extra. En sus conclusiones sobre los coleópteros afirmó: "En todos estos insectos los espermatozoides son distintivamente dimórficos, formando dos clases iguales, una de las cuales o bien contiene un cromosoma más pequeño o bien le falta un cromosoma." (Stevens 1906, p. 53). No encontró ninguna excepción, por lo que consideró que había suficiente base para afirmar que un huevo fecundado por un espermatozoide del primer tipo debía desarrollarse como hembra, mientras que un huevo fecundado por uno del otro tipo debía producir un macho.

### 3.3 Impacto inmediato de las investigaciones de Stevens y su relación con Wilson

N. M. Stevens proporcionó hipótesis de trabajo dentro del contexto teórico de su comunidad de referencia, pero sugirió una interpretación más claramente mendeliana, lo que ayudó a la convergencia posterior entre el enfoque citológico y el hereditario. Fué cauta al hacer interpretaciones del posible significado fisiológico de los cromosomas sexuales, pues consideraba que eran necesarios muchos más datos para poder llegar a una conclusión general: "Si estos heterocromosomas deben verse como cromosomas sexuales en el sentido de que ambos representen caracteres sexuales y determinen el sexo, no se puede decir sin datos más concluyentes.(...) No tenemos seguridad de que tengamos razón al atribuir los caracteres sexuales a estos cromosomas particulares o de hecho a ningún cromosoma. Parece, en cualquier caso, una conclusión razonable de acuerdo con los hechos observados.(...) En conjunto, la primera teoría, que trae la cuestión de la determinación del sexo bajo la Ley de Mendel en una forma modificada, parece más de acuerdo con los hechos y abre una esperanza de que en un futuro próximo sea posible formular una teoría general de la determinación del sexo" (Stevens 1906, p. 55-6).

Las investigaciones de Stevens, junto con las de Wilson, indicaban claramente que los heterocromosomas jugaban un importante papel en relación con el sexo, pero no daban una "prueba crucial" para la teoría cromosómica de la determinación del sexo, como ambos reconocían. Hasta ese momento, en el campo de la citología, donde se mantenían las ideas epigenéticas de la embriología, se reconocía la importancia de los cromosomas, pero no se aceptaban las teorías mendelianas de la herencia, ni cualquier otra teoría que implicara la existencia de "partículas hereditarias" (lo que les recordaba al preformacionismo). Sin embargo, tras el trabajo de Stevens se produjo un cierto cambio en las posiciones de la comunidad científica, y empezó a considerarse la posibilidad de que los cromosomas fueran causa de la determinación del sexo.

El trabajo experimental de Stevens tuvo una influencia decisiva sobre el propio Wilson en 1905, cuando este hizo de referee para la Institución Carnegie. Wilson tuvo acceso a la monografía de Stevens en el momento en que acababa de terminar de escribir sus "Estudios sobre cromosomas I" (fechado el 5 de mayo). Stevens envió a dicha institución el 23 de mayo de 1905 el manuscrito de "Estudios sobre Espermatogénesis" (publicado en septiembre del mismo año en las series monográficas Carnegie), y el 29 de mayo el manuscrito fue remitido a E. B. Wilson, como miembro del comité consultivo. Wilson lo devolvió el 13 de junio con la breve afirmación: "Es en muchos sentidos el trabajo más admirable digno de publicación por cualquier sociedad cultural, y no dudo en recomendarlo para su publicación por la Institución."<sup>34</sup>.

En su artículo, Wilson formulaba la hipótesis de que existía alguna relación entre el cromosoma accesorio y los diversos tipos de heterocromosomas, pero reconocía que esta hipótesis era insostenible con los datos disponibles sobre el número de cromosomas de los espermatogonios. Después de leer el trabajo de Stevens, Wilson insertó en el artículo una nota que decía: "Desde que este escrito fué enviado a la prensa, he conocido que la Dr. N. M. Stevens (con cuyo amable consentimiento puedo referirme a sus resultados) ha descubierto independientemente en un escarabajo, Tenebrio, un par de cromosomas desiguales que son bastante similares a los idiocromosomas de los hemípteros, y su consiguiente distribución en los espermatozoides. Ella pudo determinar, más adelante, el significante hecho de que el pequeño cromosoma está presente solamente en las células somáticas del macho, mientras en las de la hembra está representado por un cromosoma grande. Estos descubrimientos muy interesantes, ahora en curso de publicación, dan, creo, un fuerte apoyo a la sugerencia hecha antes; y considerados en conexión con la comparación que he señalado entre los idiocromosomas y el cromosoma accesorio, muestran que la hipótesis de McClung puede, al final, probar que está bien fundamentada." 35.

En el mismo artículo, Wilson corrige en otra nota los datos de sus observaciones sobre los cromosomas de Anasa tristis: "Desde que este escrito fue enviado a la prensa, he determinado, creo que sin posible duda, que el número de cromosomas de los espermatogonios en Anasa tristis es 21, no 22 como afirmaron tanto Paulmier como Montgomery" (Wilson 1905 b, p. 399). Si los espermatogonios de esta especie tenían 21 cromosomas, este era el número de cromosomas de los machos, de modo que las hembras deberían tener 22; pero Wilson, hasta el 5 de mayo, había supuesto lo contrario, siguiendo el razonamiento de McClung. Los resultados de Stevens incitaron a Wilson a revisar sus propios recuentos de cromosomas en los espermatogonios, y le dieron mayor seguridad en una afirmación que contradecía lo establecido por McClung.

El hecho de que el artículo de Wilson se publicara un mes antes que el de Stevens fue punto clave en el reconocimiento posterior a Wilson de la prioridad de descubrimiento en el tema de los cromosomas sexuales. Fue el argumento principal empleado por Morgan al apoyar explícitamente a Wilson en su necrológica de 1940: "A veces se pregunta por la cuestión de la prioridad de los escritos de Stevens y Wilson. El escrito de Stevens fue fechado el 15 de mayo de 1905, e impreso en septiembre de ese año (...)". En este texto, Morgan juega con las fechas de

las publicaciones y con la nota que insertó Wilson en su artículo, y pasa por alto el hecho de que esta nota no figuraba en el artículo de Wilson cuando lo envió el 5 de mayo<sup>36</sup>. Por otra parte, existe una carta de R. G. Harrison en la que, respondiendo a la pregunta de Morgan, afirmaba que él recibió el escrito de Stevens un día antes que el de Wilson<sup>37</sup>.

En cualquier caso, las explicaciones a las que llegó Wilson en relación con los cromosomas y la determinación del sexo no son las mismas que las de Stevens. En 1906 Stevens seguía por delante de Wilson en la comprensión del significado de sus descubrimientos, como muestra la siguiente cita de la segunda monografía de Stevens: "Wilson sugiere como alternativas a la teoría de la determinación del sexo por los cromosomas de acuerdo con la ley de Mendel, 1) que los heterocromosomas pueden meramente transmitir caracteres sexuales, estando el sexo determinado por la influencia de las condiciones externas del protoplasma sobre los cromosomas, 2) que los heterocromosomas pueden ser factores determinantes del sexo solamente en virtud de las diferencias en actividad o cantidad de cromatina, siendo el cromosoma sexual femenino menos activo en el macho. (...) No veo razones para suponer que el pequeño heterocromosoma de un par tenga ninguna condición, tal como la actividad, diferente del grande."<sup>38</sup>

# 3.4 Verificación de la teoría cromosómica de la determinación del sexo: observaciones citológicas y cría experimental

En los años siguientes, Stevens continuó sus investigaciones, combinando las observaciones citológicas de los cromosomas con la cría experimental de larvas, y publicó muchos de sus trabajos en *The Journal of Experimental Zoology* (Philadelphia, Pa.). Por las fechas de recepción que vienen reseñadas, se puede comprobar que en 1910 la publicación de sus artículos era muy rápida (sólo transcurrían dos meses entre su envío y la publicación), a diferencia del artículo de 1904 sobre los áfidos, que tardó ocho meses en publicarse. Podemos suponer por ello, y por su participación en congresos y otros datos, que en 1910 había alcanzado un prestigio profesional considerable.

En el artículo publicado en marzo de 1908, Stevens da cuenta de los resultados de sus investigaciones citológicas sobre nueve especies de moscas, entre las que se incluye *Drosophila* ampelophila. Había estudiado células germinales masculinas y femeninas procedentes de testículos y ovarios (espermatogonios y espermatocitos, oogonios y células foliculares) y también células somáticas y embrionarias. En cada una de las especies compara los heterocromosomas de los machos (desiguales) con los de las hembras (iguales), encontrando que éstos últimos son del mismo tamaño que el más grande de la pareja de los machos. La conclusión de Stevens es que la relación entre los heterocromosomas y los sexos en las moscas es la misma que en las 36 especies de coleópteros que estudió en 1905-6 y en los hemípteros estudiados por Wilson; en todos ellos los espermatozoides son dimórficos (Stevens 1908 a).

En este artículo Stevens explica las dificultades encontradas en el estudio de *Drosophila* ampelophila iniciado en el otoño de 1906, debidas al peculiar comportamiento de sus cromosomas. Para esta especie necesitó un año de estudio y más de 200 insectos, mientras para *Sarcophaga pallida* (de la misma subfamilia) sólo tuvo que emplear unas horas y 10-12 preparaciones. Los cortes teñidos por el método tradicional no daban buenos resultados, y fué el origen de que probara un nuevo método. A pesar de todo, no pudo apreciar los heterocromosomas en los estadios de crecimiento de los espermatogonios, a diferencia de otras especies. En agosto de 1907 había presentado ya una comunicación sobre los cromosomas de *Drosophila* en el Congreso de Zoología de Boston, pero entonces aún no había determinado si las células masculinas tenían un cromosoma extra o una pareja de heterocromosomas.

También da cuenta de sus experimentos de cría experimental de larvas de Drosophila ampelophila para el estudio de la proporción entre los sexos, una investigación encaminada a comprobar si los cambios nutricionales tenían repercusión sobre las proporciones de hembras y machos en la descendencia. Estos experimentos tienen cierta semejanza con los realizados en los mismos años por Helen D. King en antibios, y parecen tener como finalidad descartar las hipótesis ambientalistas y probar que el sexo presenta una distribución mendeliana. Stevens alimentó a las moscas alternativamente con uvas o plátanos, y obtuvo los siguientes resultados: del total (1551 moscas), 48,9 % fueron machos y 51,1 % hembras; entre las alimentadas con uvas, 51,3 % machos y 48,7 % hembras; entre las alimentadas con plátanos, 46,7 % machos y 53,3 % hembras. El recuento de los números de individuos de cada sexo lo hacía al diseccionar las moscas para la investigación citológica. Stevens concluyó: "Estas diferencias probablemente no son significativas, pero si el sexo es un caracter mendeliano, el número para los dos sexos debería ser por supuesto equivalente, sin que el alimento produzca ningún efecto discriminatorio en el desarrollo tanto de los individuos como de los huevos de diferente sexo". Dada la dificultad de establecer si las diferencias en el número de hembras y machos son debidas a un distinto número de huevos o a la mortalidad diferencial antes de llegar a la edad adulta, termina diciendo: "Es evidente que se necesitan más experimentos en que se determine el destino de todos los huevos de parejas aisladas de moscas" (Stevens 1908 a, pp. 371-2).

En el siguiente trabajo, publicado en junio de 1908, parte del cual había presentado ya en el Congreso de Zoología de Boston de 1907, realiza un estudio comparativo con tres especies de coleópteros del g. Diabrotica. Aunque la mayoría de las especies de coleópteros estudiadas con anterioridad presentaban un par de heterocromosomas X/Y, las diabróticas tenían un cromosoma desparejado; Stevens llamó aquí "X" a este cromosoma que no tenía pareja en los machos, asimilandolo a la pareja de heterocromosomas iguales de las hembras (XX). En D. vitata encontró además, como en otros coleópteros, un "nucleolo cromatínico" en las espermátidas, y demostró que no era un heterocromosoma, ya que desaparecía gradualmente conforme la espermátida se diferenciaba para formar la cabeza del espermatozoide. Las otras dos especies, características de dos zonas geográficas distintas (costa del Pacífico y costa Este de los EE. UU.), resultaron ser tan semejantes citológicamente como lo eran en su morfología externa; en ellas encontró de 1 a 4 pequeños heterocromosomas adicionales no relacionados con el sexo, y

estableció una tipología de variantes cromosómicas dentro de cada especie que tenían una correspondencia entre ambas. Por todo ello Stevens sugirió que las dos especies procedían de la evolución de un antepasado común (Stevens 1908 b).

En el artículo de marzo de 1910, N. M. Stevens da cuenta del estudio de los cromosomas de las células germinales de los mosquitos del g. *Culex*, realizado a partir de sus larvas y pupas, en las que los ovarios y testículos se encuentran en periodo de desarrollo. La conclusión principal de este trabajo es que en *Culex* no existen heterocromosomas tal como habían sido definidos, pero sí un par desigual de cromosomas pequeños combinados con una pareja de cromosomas iguales más grandes (Stevens 1910 a).

El último artículo, publicado en el mismo número de la revista, trata del par de heterocromosomas desiguales de las tijeretas del g. Forficula. En él discute las observaciones de otros autores (1895, 1897, 1901) y especialmente las de Zweiger (1906), que encontraba un número variable de cromosomas (24 a 26) en esta especie. Stevens trabajó con material recogido en 1909 en Helgoland y Eisenach, y lo preparó y observó en el Instituto Zoológico de Würzburg durante su segunda estancia en Alemania. Como resultado de sus investigaciones, estableció que el número de cromosomas de esta especie era 24 y que existía un par de heterocromosomas desiguales en los machos, como consecuencia de lo cual se producían espermátidas y espermatozoides dimórficos (Stevens 1910 b).

En cuanto a los métodos experimentales, N. M. Stevens utilizó en estas investigaciones uno propio que constituía una innovación para la anatomía microscópica de la época. El método está descrito detalladamente en el artículo de 1908 sobre los dípteros, y su desarrollo se debió fundamentalmente a las dificultades encontradas con el g. Drosophila. Consistía en montar unas preparaciones no permanentes (válidas solamente para días o semanas) muy rápidas de obtener, a las que Stevens denominaba "tejidos frescos montados en aceto-carmín de Schneider" (más tarde diría, más brevemente, "preparaciones aceto-carmínicas"); esta sustancia fijaba los tejidos y al mismo tiempo teñía los cromosomas (aunque no el resto de las estructuras celulares, que para estos estudios no eran relevantes). Una ventaja de este método era que las células estaban completas, no cortadas, ya que no se realizaban secciones del tejido, sino que se dispersaban las células mediante presión del cubreobjetos. Stevens valoraba también la posiblidad de tomar imágenes fotográficas ("con cámara oscura")<sup>39</sup> en estas preparaciones, con resultados semejantes a las tomadas de las secciones teñidas con hematoxilina de hierro (método convencional).

Sus conclusiones sobre la posibilidad de una determinación cromosómica del sexo siguen siendo tan cautas como en 1905; en el artículo sobre las moscas se expresa de la siguiente forma: "El material, en cualquier caso, no arroja más luz sobre la cuestión de si los espermatozoides dimórficos son por sí mismos de alguna manera instrumentales en la determinación del sexo en estos insectos; o si el sexo es un caracter llevado en los heterocromosomas y segregado en la maduración de las células germinales de cada sexo." Su

interés por la relación con la herencia mendeliana se pone de manifiesto en la siguiente cita: "La única esperanza de determinar si el sexo es un caracter mendeliano en este momento parece estar en los experimentos de cría con formas cuyo estudio citológico muestre que son adecuadas. Es probable que, en algunos casos al menos, otros caracteres puedan estar correlacionados con el sexo, de tal forma que su comportamiento en la herencia puede arrojar luz sobre la cuestión del sexo". Este fenómeno, demostrado poco después en *Drosophila*, se denominó "herencia ligada al sexo", y fue lo que permitió a T. H. Morgan y su escuela estudiar los genes ligados y realizar los mapas cromosómicos que le llevaron a la fama.

### 4 EL ESTILO CIENTÍFICO DE N. M. STEVENS

Es indudable que los trabajos de N. M. Stevens fueron claves para la interpretación del papel de los cromosomas sexuales en la determinación del sexo. Destacar y subrayar este papel es el objetivo principal de este artículo. Pero, además, otros aspectos de su trabajo que emergen de la lectura de sus artículos merecen ser destacados.

En los escritos de Nettie Maria Stevens se observa un conjunto de rasgos que configuran un estilo característico de ella, diferente de otros autores de la misma época y parecida formación. Los suyos son claros, minuciosos, seguros, comunicativos, leves y amigables. Nos proporcionan una descripción completa del proceso mediante el cual ha llegado a realizar sus preparaciones microscópicas, detallando cada una de las fases de la elaboración, desde la recogida del material hasta que comienza las observaciones al microscopio. Es muy precisa, por ejemplo, en cuanto a los insectos que recoge y las plantas sobre las que se encuentran, así como sobre la forma en que ha llegado, o no, a la determinación de las especies. Pero, además, incluye el relato de algunas experiencias, como descripciones de los lugares, condiciones y compañía en el momento de la recolección del material sobre el que luego hará sus investigaciones. Aunque breve, este relato de vivencias relacionadas con el quehacer científico nos acerca el trabajo de la investigadora, nos la hace presente a ella. Es este un aspecto atractivo, quizá significativo, nada común en los artículos científicos. Los de McClung y Wilson, por ejemplo, tienen un comienzo generalmente bibliográfico, con profusión de citas, y más bien brusco: se diría que el material sobre el que trabajaban se encontraba ya en el laboratorio desde un principio; como mucho hay una somera indicación -más bien formal- del lugar donde ha sido recogido. El de ellos es, por lo demás, un estilo "objetivo" en el que el investigador no está presente -el que hemos aprendido por herencia como netamente "científico" en su objetividad, y quizá sea esa la causa de nuestra sorpresa al encontrar muestras de "otro" estilo científico.

Otro aspecto notable es la enorme cautela con la que expresa sus conclusiones, una característica que ha destacado también Jane Maienschein (1984) en los párrafos que dedica a esta investigadora. En los artículos de 1908 y 1910 Stevens limita sus conclusiones a unas pocas palabras, poco alejadas de la evidencia de que dispone en el momento. A continuación de lo que parecen enormes cantidades de datos y sólida base experimental, no hace afirmaciones grandilocuentes, sino breves sugerencias, a un tiempo consistentes y valientes. Para aquello que considera poco probado, se remite a estudios posteriores. El contraste con las consideraciones teóricas de McClung y Wilson anteriormente comentadas habla por sí solo.

Por último, los artículos de N. M. Stevens publicados en el Journal of Morphology presentan una anomalía particular: una elevada proporción de citas a mujeres y amplias referencias al trabajo científico que han realizado. Encuentra numerosas ocasiones para nombrar, agradecer, reconocer o dar a conocer el trabajo de aquellas <sup>40</sup>. Podríamos pensar que las menciones a otras científicas obedecen al hecho incuestionable de que en 1908 y 1910 había varias mujeres trabajando en este campo. Pero esto, a juzgar por los datos que voy obteniendo, seguramente también ocurría en 1905, aunque ni ella ni Wilson citaron en los artículos de ese año a otras mujeres (McClung en 1902 nombra a Louise B. Wallace). Parece evidente que, al menos desde un momento en que N. M. Stevens podía sentirse segura en su profesión, deseó y decidió nombrar a sus compañeras. Al hacerlo nos ha permitido saber que había otras mujeres trabajando sobre el tema que estaba investigando y nos ha tendido un puente que nos acerca a las investigaciones y las vidas de las mujeres científicas de los primeros años del siglo XX.

# 5 CONCLUSIÓN

Nettie Maria Stevens formó parte de una generación cuyo trabajo científico produjo profundos cambios en la biología, estableciendo las bases de lo que ésta iba a ser en el siglo XX. Sus investigaciones fueron autónomas y la mayoría de sus artículos aparecieron firmados solamente por ella, pero trabajó en conexión con científicos como T. H. Morgan y E. B. Wilson y científicas como A. M. Boring, H. D. King y H. Randolph. Sostuvo su deseo de investigar en el tema de la determinación y herencia cromosómica del sexo por encima de las opiniones en contra de su principal mentor, T. H. Morgan, que rechazaba por entonces las teorías mendelianas, y proporcionó datos e hipótesis de trabajo que influyeron notablemente en científicos como E. B. Wilson. Ella pensaba que había una relación entre el sexo y los cromosomas que podía explicarse en conjunción con la teoría mendeliana de la herencia. Morgan, muy crítico con el mendelismo, y Wilson, apegado a los fundamentos epigenéticos de la embriología experimental, consideraban que el sexo dependía de factores del citoplasma, a pesar de lo cual trabajaron en colaboración con Stevens y mantuvieron con ella una relación de mutuo respeto.

#### NOTAS

- 1 Existe una amplia información sobre Morgan y Wilson, mientras sobre Stevens es mucho más escasa. Tanto Morgan como Wilson han sido objeto de tesis doctorales americanas de historia de la ciencia (G. Allen, 1966; R. Wagers, 1973, A. L.Baxter, 1974) y sus biografías aparecen en todos los manuales consultados. La biografía de N.M. Stevens sólo aparece en el Dictionary of Scientific Biography en el suplemento publicado en 1990.
- 2 Véanse los estudios feministas que analizan las interrelaciones género y ciencia (Bleier, 1984; Ortiz, 1996; Magallón, 1999; Miqueo, en prensa) y los textos de la denominada "práctica de la diferencia sexual", cuya propuesta de sacar a la luz la realidad femenina y "darle existencia por medio de la palabra de las mujeres" ha servido de guía a mi trabajo de investigación (Rivera, 1994; Diotima, 1996).
- 3 Una perspectiva social de la ciencia ha resultado enormemente fructífera en muchas investigaciones feministas, especialmente para el análisis de las "metáforas científicas". Véase como ejemplo sobre este tema: Martin (1991).
- 4 Esta clasificación recoge términos cuyo significado fue cambiante en la propia época en estudio y que son analizados de diferente forma según la tradición disciplinar de los estudios historiográficos, así como otros que no se utilizaban en el momento (p. ej. citología).
- 5 En este campo destacaron: Hermann Landois (1867), zoólogo alemán que trabajó sobre larvas de la mariposa Vanessa; Gustav Born (1894), que demostró que alimentando a las ranas con un suplemento nutritivo producían más descendientes hembras y Emile Yung (1885), que encontró que las hembras de rana superaban en número a los machos en proporción 2:1 y lo atribuyó a diferencias de nutrición y otros factores externos.
- 6 Geddes, Patrick and Thomson, J. A. (1889). The Evolution of Sex, London, Walter Scott. Cfr. Gilbert, 1978.
- 7 Morgan, T. H. (1903). Recent Theories in Regard to the Determination of Sex, *Popular Science Monthly*, 64, 97-116. *Cfr Gilbert* (1978); Brush (1978); Maienschein (1984).
- 8 Morgan, T. H. (1906). The Male and Female Eggs of Phylloxerans of the Hickories, *Biological Bulletin*, 10, 206. Cfr. Maienschein (1984), p.467.
- 9 Morgan, T. H. (1910). Experimental Zoology, N.Y., Macmillan. Ibid.
- 10 McClung (1902b) proporciona una lista de investigadores que habían localizado algo equiparable al "cromosoma accesorio" en insectos u otros artrópodos: Platner (1886, lepidópteros), Henking (1890, hemíptero *Pyrrhocoris*), Toyama (1894, mariposa *Bombyx*), Wilcox (1895, coleópteros *Caloptenus y Cicada*), Montgomery (1898, hemípteros y arácnidos), Paulmier (1899, hemípteros), McClung (1899 y 1900, ortópteros *Xiphidium fasciatus e Hippiscus*), W. S. Sutton (1900, *Brachystola magna*), Louise B. Wallace (1900, arácnidos), M. W. Blackman (1901, miriápodo *Scolopendra*).
- 11 McClunc fue profesor de zoología y de histología y morfología animal en la Universidad de Kansas. Además de sus estudios sobre los cromosomas, hizo importantes aportaciones en cuanto a técnicas microscópicas, incluyendo métodos de tinción y un modelo de microscopio de su invención. Fue también autor de una serie de artículos sobre fotomicrografías y de un manual de técnicas de microscopía. Para una biografía de McClung ver G. Allen (1990).
- 12 El término "spireme", actualmente en desuso, se refería a un estadio previo a la profase de la primera "división de maduración" (actualmente, "meiosis"), en el cual los cromosomas aparecían formando como una maraña débilmente teñida. Los espermatocitos (I y II) son las células resultantes de la 1° y 2° división de la meiosis en la espermatogénesis.
- 13 El primer artículo, de solo siete páginas y fechado el 21/7/1901, está concebido como un anuncio preliminar de algunos de los resultados más importantes, a la espera de la publicación

del artículo más extenso, "The Accessory Chromosome - Sex determinant?", fechado el 1/1/1901, del que dice que se encuentra en manos del editor del Journal of Morphology -aunque lo he encontrado publicado en el Biological Bulletin.

- 14 Ver por ejemplo: Allen (1974), p. 431; Jahn (1989), p. 702 (la biografía de E. B. Wilson tiene una extensión de 20 líneas, mientras la de T. H. Morgan tiene 48 pp.). Sobre las investigaciones de Wilson entre 1878 y 1906, ver: Baxter (1974, 1976).
- 15 Montgomery (1904) había estudiado los heterocromosomas en insectos y arañas; consideraba que en el proceso de meiosis, después de emparejarse, estos cromosomas no se separaban por la misma línea que los unía, de forma que no retenían completamente su individualidad ni la continuidad genética, en contra de la hipótesis Boveri-Sutton, defendida por Wilson. Montgomery, Thomas (1904). Some Observations and Considerations upon the Maduration Phenomena of the Germ Cells. *Biological Bulletin*, 6, 137. Cfr. Maienschein (1984), p. 469.
- 16 Wilson, E. B. (1905), b) fechado el 5/5/1905 y c) fechado el 29/7/1905.
- 17 Stevens, N. M. (septiembre 1905). Studies in Spermatogenesis with Special Reference to the Accesory Chromosome, Washington D.C., Carnegie Institution of Washington, Publication 36. Cfr. Brush (1978).
- 18 Wilson, E. B. (1905). The Chromosomes in Relation to the Determination of Sex in Insects, Science, 22, 500-502. Cfr. Brush (1978), p.168.
- 19 Report of the School Committee, Westford, 1883, pp. 6-7. Cfr. Ogilvie y Choquette (1981), p. 295.
- 20 La biografía más detallada de N.M. Stevens es la de Ogilvie y Choquette (1981). Los diccionarios biográficos aportan algunos datos de su vida personal (Maienschein, 1990; Rossiter, 1992; Ogilvie, 1993), que también pueden encontrarse en el artículo de Brush (1978) y en la página web del Marine Biological Laboratory (1996), pero en general se centran en la labor científica de esta investigadora.
- 21 Stevens, N. M. (1901) Studies on Ciliate Infusoria. Proceedings of the California Academy of Sciences. Third Series. Zoology 3, 1-42. Cfr. Ogilvie y Choquette (1981)
- 22 Stevens, N. M. (1903). Further Studies on the Ciliate, Infusoria, Licnophora and Boveria, Ph. D. (Bryn Mawr College). Cfr. Brush (1978), p. 164. El desarrollo de la protozoología con métodos microscópicos y químicos fué de gran importancia en el progreso de la teoría celular. El trabajo de Stevens sobre el proceso de regeneración de Licnophora y Boveria amplió los conocimientos obtenidos en otros grupos, sobre todo celentéreos y planarias.
- 23 El establecimiento de esta beca fué promovida por Ida H. Hyde, que hizo su doctorado en Heidelberg gracias a una subvención alemana para la Estación de Nápoles, y M.Carey Thomas, que conoció a la anterior en Bryn Mawr a comienzos de la década de 1890.
- 24 Los laboratorios de biología marina tuvieron gran importancia en el desarrollo de los estudios de embriología experimental. El más antiguo era la Estación Zoológica de Nápoles (E. Z. N.), fundada en 1872 y vinculada a la universidad alemana de Würzburg, donde trabajó Theodor Boveri entre 1893 y 1915. La E. Z. N. fue el primer gran laboratorio marino internacional, y sirvió como modelo para otros. Era frecuente que estudiantes de biología europeos y americanos pasaran temporadas en este laboratorio. Este fue el caso de Wilson (1882, 1891), Loeb (1889-1891), Morgan (1895, 1896, 1898, 1900, 1902) y Stevens (1901-1902 y 1908-1909). Aquí establecieron relaciones con biólogos alemanes como Roux, Driesch, Boveri, Dohrn, etc.
- 25 El Bryn Mawr, como en general todos los colegios femeninos de la época, no proporcionaba fondos ni tiempo libre a sus profesoras o profesores para dedicarse a tareas de investigación.
- 26 Carta de N.M. Stevens a la Carnegie Institution el 19/7/1903, reproducida por Brush (1978), pp. 170-171; algunos fragmentos en Ogilvie y Choquette (1981), pp. 299-300.

- 27 Carta de recomendación de Morgan a la Institución Carnegie (19/11/1903). Cfr. Brush (1978), pp.171-172.
- 28 Stevens, N. M. (1905). A Study of the Germ Cells of Aphis rosae and Aphis oenotherae, Journal Experimental Zoology, 2, 313-333. Cfr. Stevens (1908, a), p.374. La Naples Table Association for Promoting Laboratory Research by Women era una asociación constituída en 1898 por Ida H. Hyde y M.C. Thomas; convencieron a varias mujeres para que contribuyeran cada una con \$50 y fundaron esta beca para permitir la investigación de biólogas americanas. A partir de 1901 la misma asociación fundó otra beca para mujeres en la estación de biología marina de Woods Hole (Massachusetts).
- 29 Estas plazas eran muy escasas en aquel momento; fueron creadas para algunas profesoras concretas por parte de sus amigas o familiares mejor situadas. En el caso de N. M. Stevens significaba un notable reconocimiento a su trabajo, y fué debido sobre todo a su trabajo para la Institución Carnegie.
- 30 Morgan, T. H. (1912). The Scientific Work of Miss N.M. Stevens, Science, 36, 468-470. Cfr. Ogilvie y Choquette (1981), p. 303.
- 31 Cartas de N. M. Stevens y T. H. Morgan a la Institución Carnegie, reproducidas por Brush (1978), pp. 170-172.
- 32 Acerca del efecto de sombra de los grandes científicos sobre sus inmediatos colaboradores o colaboradoras, y en el caso concreto de Stevens, ver las opiniones de Brush (1978).
- 33 Este fue el trabajo sobre las células germinales de los pulgones (publicado en 1905) que le valió la concesión del "Premio Ellen Richards" citado anteriormente.
- 34 E. B. Wilson a R. S. Woodward, 13/6/1905; carta en el archivo Stevens de la Institución Carnegie. Cfr. Brush (1978), p. 167.
- 35 Wilson, E. B. (1905, b), p. 403. El subrayado es mío.
- 36 Morgan, T. H.(1940). Biographical Memoir of Edmund Beecher Wilson 1856-1939, Biographical Memoirs of the National Academy of Sciences, 21, 315-342, p. 333. Cfr. Brush (1978), p. 167-168.
- 37 Puede verse la referencia a esta carte en Baxter (1974), p. 308, y en Brush (1978), p. 168, quien hace una amplia discusión del tema de la prioridad de descubrimiento entre Wilson y Stevens.
- 38 Stevens, N. M. (1906), p. 55, citando a Wilson, E. B. (1906). Studies on Chromosomes III. The Sexual Differences of the Chromosome-Groups in Hemiptera, with some Considerations on the Determination and Inheritance of Sex, *Journal Experimental Zoology*, 3, 1-40 (fechado el 8/12/1905).
- 39 La "microfotografía" o fotografía adaptada al microscipio óptico era muy reciente; fué introducida en 1898 por Neuhaus, y utilizada poco después por Koch para obtener imágenes de las bacterias.
- 40 Las científicas a las que alude N. M. Stevens repetidamente son: Alice Middleton Boring, Helen Dean King y H. Randolph; entre los agradecimientos nombra a Miss Isabel McCraken, de la universidad de Standford y Miss Anne M.Lutz, de la Institución Carnegie.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 1. Allen, G. E. (1974). Morgan, T. H. En: Charles Scribner's sons, eds., Dictionary of Scientific Biography, New York, vol. IX, pp. 515-526.
- 2. Allen, G. E. (1974). Wilson, E. B. En: Charles Scribner's sons, eds., Dictionary of Scientific Biography, New York, vol. XIV, pp. 423-436.
- 3. Allen, G. E. (1990). McClung, C.E. En: Charles Scribner's sons, eds. Dictionary of Scientific Biography, New York, vol. XVIII, Suplemento II, pp. 586-590.
- 4. Barral, M. J.; Magallón, C.; Miqueo, C.; Sánchez, M. D., eds. (1999). Interacciones ciencia y género, Barcelona, Icaria.
- 5. Baxter, A. L. (1974). Edmund Beecher Wilson and the Problems of Development: From the Germ Layer Theory to the Chromosome Theory of Inheritance. Ph. D., Yale Univ.
- 6. Baxter, A.L. (1976). Edmund B. Wilson as Preformationist: Some Reasons for His Acceptance of the Chromosome Theory, *Journal History Biology*, 9, 29-57.
- 7. Bleier, R. (1984). Science and Gender. A critique of Biology and Its Theories on Women, N.Y., Pergamon Press.
- 8. Brush, S. G. (1978). Nettie M. Stevens and the Discovery of Sex Determination by Chromosomes, *Isis*, 69 (247), 162-172.
- Crew, F. A. E. (1965). Sex determination, London, Methuen Co. Ltd. Crew, F. A. E. (1976). Determinación del sexo, Madrid, Alhambra, traducción de Miguel Morey e Isabel Moreno.
- 10. Diótima (1996). Traer al mundo el mundo. Objeto y objetividad a la luz de la diferencia sexual, Barcelona, Icaria.
- 11. Gilbert, S. F. (1978). The Embryological Origins of the Gene Theory, *Journal History Biology*, 11 (2), 307-351.
- 12. Henking, H. (1891). Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten II. Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Entwicklung bei *Pyrrhocoris* apterus L., Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 51 (4), 685-736.
- 13. Jahn, I.; Löther, R. y Senglaub, K. (1989). Historia de la biología. Teorías, métodos, instituciones y biografías breves, Barcelona, Labor.
- 14. Magallón Portolés, C. (1999). Pioneras españolas en la ciencia. Las mujeres del Instituto Nacional de Física y Química, Madrid, C. S. I. C.
- 15. Maienschein, J. (1984). What Determines Sex? A Study of Converging Approaches, 1880-1916, Isis, 75, 457-480.
- 16. Maienschein, J. (1990). Stevens, N. M. En: Charles Scribner's sons, eds., Dictionary of Scientific Biography, New York:, vol. XVIII, Suplemento II, pp. 867-869.
- 17. Marine Biological Laboratory, Woods Hole, MA. (1996). Nettie Maria Stevens. En: Women of Science at the MBL. (<a href="https://www.mbl.edu/html/WOMEN/stevens.html">www.mbl.edu/html/WOMEN/stevens.html</a>)
- 18. Martin, E. (1991). The Egg and the Sperm. How Science has constructed a Romance based on Stereotypical Male-Female Roles, Signs: Journal of Women in Culture and Society, 16, 485-501.
- 19. McClung, C. E. (1902 a). Notes on the Accessory Chromosome, Anatomischer Anzeiger, 20, 220-226.
- 20. McClung, C. E. (1902 b). The Accessory Chromosome Sex determinant?, *Biological Bulletin*, 2, 43-84.

- 21. McClung, C. E. (1918). Possible Action of the Sex-determining Mechanism, *Proceedings Natural Academy of Sciences*, 4, 160-163.
- 22. Miqueo, C. (en prensa). El papel de los sexos en las ciencias: la taxonomía botánica de Linneo y la embriología de A. Piquer. En: M. D. Albiac, E. Viamonte, eds., Claves de Ilustración: Josefa Amar y Borbón, Zaragoza, D. G. A.
- 23. Morgan T. H. (1905). Ziegler's Theory of Sex Determination and an Alternative Point of View, Science, 22, 839-841.
- 24. Ogilvie, M. B. and Choquette, C. J. (1981). Nettie Marie Stevens (1861-1912): Her Life ad Contributions to Cytogenetics, *Proceedings of the American Philosophical Society*, 125, 292-311.
- 25. Ogilvie, M. B. (1993). Stevens, Nettie Maria. En: M. B. Ogilvie, Women in Science; Antiquity through the Nineteenth Century, A Biographical Dictionary with Annotated Bibliography, Cambridge, Mass., The M. I. T. Press, pp. 167-169.
- 26. Ortiz Gómez, T. y Becerra Conde, G., eds. (1996). Mujeres de ciencias. Mujer, feminismo y ciencias naturales, experimentales y tecnológicas, Granada, Universidad de Granada.
- 27. Rivera Garretas, M. M. (1994). Nombrar el mundo en femenino. Pensamiento de las mujeres y teoría feminista, Barcelona, Icaria.
- 28. Rossiter, M. W. (1992). Women scientists in America; Struggles and Strategies to 1940, Baltimore, The John Hopkins Univ. Press.
- 29. Sapp, J. (1987). Beyond the Gene. Cytoplasmic Inheritance and the Struggle for Authority in Genetics, N. Y. /Oxford, Oxford Univ. Press.
- 30. Stevens, N. M. (octubre 1906). Studies in Spermatogenesis, Part II: A Comparative Study of the Heterochromosomes in Certain Species of Coleoptera, Hemiptera, and Lepidoptera, with Especial reference to Sex Determination, Carnegie Inst. Wash., Publ. 36 (2).
- 31. Stevens, N. M. (1908 a) A Study of the Germ Cells of Certain Diptera, with Reference to the Heterochromosomes and the Phenomena of Synapsis, *Journal Experimental Zoololgy*, 5 (3), 359-374.
- 32. Stevens, N. M. (1908 b) The Chromosomes in Diabrotica vittata, Diabrotica soror and Diabrotica 12-punctata. A Contribution to the Literature on Heterochromosomes and Sex-determination, Journal Experimental Zoololgy, 5 (4), 453-470.
- 33. Stevens, N. M. (1910 a) The Chromosomes in the Germ-cells of Culex, Journal Experimental Zoololgy, 8 (2), 207-226.
- 34. Stevens, N. M. (1910 b) An Unequal Pair of Heterochromosomes in Forficula, Journal Experimental Zoololgy, 8 (2), 227-242..
- 35. Vicedo, M. (1992). Citogenética: la búsqueda de la base física de los genes, Asclepio, 44 (1), 115-133.
- 36. Wilson, E. B. (1905 a). The Chromosomes in Relation to the Determination of Sex in Insects, *Proceedings Society Experimental Biology and Medicine*, 3, 19-23.
- 37. Wilson, E. B. (1905 b). Studies on Chromosomes I. The Behavior of the Idiochromosomes in Hemiptera. *Journal Experimental Zoology*, 2, 371-405.
- 38. Wilson, E. B. (1905 c). Studies on Chromosomes II. The Paires Microchromosomes, Idiochromosomes and Heterotropic Chromosomes in Hemiptera, *id.*, pp.507-545.