

Experimento de hibridação de plantas

o artigo de Gregor Mendel



Rodrigo Venturoso Mendes

Colégio Móbile, São Paulo.

A importância das ideias apresentadas por Mendel é indiscutível. Um modo de avaliar essa importância é verificar a presença desse conteúdo nos livros didáticos de Biologia do Ensino Médio. De acordo com todos eles, para um estudante compreender bem o funcionamento da Ciência da Vida, ele deve conhecer os conceitos propostos por Mendel em seu trabalho “Experimentos em hibridação de plantas”.

O trabalho original “Versuche über Pflanzen-Hybriden” foi publicado em um volume da “Verhandlungen des Naturforschenden vereines in Brünn”, hoje Brno, na atual República Checa, em 1866. Já a tradução para o inglês, a partir da edição original em alemão, foi publicada em 1901 em Londres, no “Journal of the Royal Horticultural Society” por Willian Bateson, biólogo inglês e grande defensor e divulgador das ideias apresentadas por Mendel. Nessa tradução, Bateson fez anotações de rodapé e sugeriu pequenas mudanças no texto original, sendo todas elas colocadas entre parênteses.

Esse volume da revista “Genética na Escola”, contém uma versão em português, feita em 1986 pela professora Dra. Maria Augusta Querubim Rodrigues Pereira a partir da tradução elaborada por Bateson.

Acreditamos que esse material pode ser muito útil para professores e estudantes, pois possibilita a visualização do processo de criação das ideias apresentadas por Mendel. Muitas vezes, nos manuais de Biologia, as “leis de Mendel” são apenas descritas e explicadas, permitindo a formação de uma concepção equivocada da Ciência. De acordo com essa visão, os cientistas são seres especiais que, em dias inspirados, revelam as leis da Natureza a partir da simples observação.

Já o texto mostra um monge que elabora uma longa e elegante sequência de experimentos para testar seu modelo explicativo. Além disso, ele analisou mais de mil plantas diversas vezes para a obtenção de dados robustos que permitissem avaliar as suas hipóteses. Fica também evidente, ao longo do artigo, a inovadora abordagem matemática na análise de dados referentes à transmissão de características ao longo das gerações.

Por fim, é interessante verificar que alguns conceitos geralmente atribuídos a Mendel não são citados ao longo do texto: genes, alelos, homozigotos e heterozigotos. Os dois últimos, por exemplo, foram propostos por Willian Bateson (para saber mais sobre o papel desse pesquisador, leia o artigo de Lilian Al-Chueyr Pereira Martins: “Bateson e o programa de pesquisa mendeliano” em Episteme, Porto Alegre, n. 14, p. 27-55, jan./jul, 2002).

http://www.ilea.ufrgs.br/episteme/portal/pdf/numero14/episteme14_artigo_martins.pdf

Experimentos de Hibridação em Plantas Realizados por Gregor Mendel (1865)*

* O artigo de Gregor Mendel possui também um item denominado "Experimentos com híbridos de outras espécies de plantas" que será objeto de publicação futura.

Verhandlungen
des
naturforschenden Vereines
in Brünn.

IV. Band
1865.

Brünn, 1866.
Im Verlage des Vereines.

ARTIGO ORIGINAL:

MENDEL, GREGOR *Versuche über Pflanzenhybriden*. Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn, Bd. IV für das Jahr 1865, Abhandlungen, 3–47. Apresentado nas reuniões de 08 de fevereiro e 08 de março de 1865 da Sociedade de História Natural de Brünn.

<http://www.mendelweb.org/MWGerText.html>

VERSÃO COMENTADA PARA O INGLÊS DO ARTIGO ORIGINAL DE MENDEL:

BATESON, WILLIAM *Experiments in Plant Hybridization* (1865) by Gregor Mendel

<http://www.mendelweb.org/Mendel.plain.html>

TRADUÇÃO DA VERSÃO EM INGLÊS:

PEREIRA, MARIA AUGUSTA RODRIGUES. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. Colégio Guilherme Dumont Villares, São Paulo. guquerubim@gmail.com.

**OBSERVAÇÕES
INTRODUTÓRIAS**

Experiências de polinização artificial, como as efetuadas com plantas ornamentais visando à obtenção de novas variedades de cor, levaram aos experimentos que serão discutidos a seguir. A notável regularidade com que reapareceram as mesmas formas híbridas, toda vez que ocorre polinização entre as mesmas espécies, influenciou experimentos adicionais cujo objetivo foi acompanhar o desenvolvimento dos híbridos na sua descendência.

A este objetivo, numerosos observadores, tais como Kölreuter, Gartner, Herbert, Lecoq, Wichura e outros, dedicaram parte de suas vidas com inesgotável perseverança. Especialmente Gärtner, em seu trabalho “Die Bastard-Erzeugung im Pflanzenreiche” (A produção de híbridos no reino vegetal) apresentou observações muito importantes; recentemente Wichura publicou os resultados de algumas investigações detalhadas sobre os híbridos de salgueiro.

O fato de até agora não ter sido formulada uma lei geral, aplicável à formação e desenvolvimento dos híbridos, não deve surpreender ninguém que esteja familiarizado com a extensão do trabalho e possa avaliar as dificuldades a serem enfrentadas em experimentos dessa

natureza. Só poderá chegar-se a uma decisão final quando dispusermos dos resultados de experimentos detalhados realizados com plantas pertencentes às mais diferentes ordens.

Aqueles que conheceram trabalhos neste campo chegarão à conclusão de que, entre os numerosos experimentos realizados, nenhum foi executado em extensão e maneira tais que torne possível determinar o número de formas diferentes que aparecem na descendência dos híbridos, ou que permitam classificar estas formas com segurança, de acordo com as gerações, ou ainda estabelecer com precisão suas relações estatísticas⁽¹⁾.

Empreender um trabalho tão extenso, realmente requer alguma coragem; entretanto, parece ser o único caminho correto pelo qual podemos finalmente alcançar a solução de uma questão de tal importância para a história da evolução das formas orgânicas.

O trabalho aqui apresentado reúne os resultados de um experimento detalhado. Esse experimento limitou-se a um pequeno número de plantas e agora, após 8 anos de duração, está concluído em seus aspectos essenciais. É deixado ao leitor decidir se o plano segundo o qual os experimentos foram conduzidos e executados foi o mais adequado para alcançar os fins desejados.

(1. O grande mérito do trabalho de Mendel deve-se à sua clara concepção a respeito desses três requisitos básicos. Tanto quanto eu saiba, ela foi totalmente inovadora para a sua época.)

SELEÇÃO DAS PLANTAS EXPERIMENTAIS

O valor e a utilidade de qualquer experimento são determinados pela adequação do material à finalidade para a qual ele é usado, e no nosso caso interessa o tipo de planta utilizada nos experimentos e a maneira com que eles são realizados.

Caso se pretenda evitar, desde o início, todos os riscos de se obterem resultados duvidosos, a seleção do grupo de plantas adequadas para experimentos deste tipo deve ser extremamente cuidadosa.

Essas plantas devem, necessariamente:

1. possuir caracteres contrastantes e constantes;
2. produzir híbridos que, durante o período de floração, possam ser protegidos da influência de qualquer pólen estranho, ou apresentem, naturalmente, tal proteção. Esses híbridos e sua descendência não devem apresentar reduções drásticas de fertilidade nas gerações sucessivas.

Se durante os experimentos ocorrerem acidentalmente fecundação por pólen estranho e este fato não for detectado, poderão ser tiradas conclusões completamente erradas. Fertilidade reduzida ou esterilidade completa de certas formas, como ocorre na descendência de muitos híbridos, poderia dificultar os experimentos ou torná-los impraticáveis. Para descobrir as relações entre as formas híbridas e também entre elas e seus progenitores, parece ser necessário que todos os membros das classes obtidas em cada geração sejam, sem exceção, objeto de observação.

Desde o início, atenção especial foi devotada às leguminosas, devido a sua estrutura floral peculiar. Experimentos realizados com diversos membros desta família levaram à conclusão de que o gênero *Pisum* possuía as características necessárias.

Neste gênero, algumas variedades inteiramente distintas possuem características que são constantes e de fácil reconhecimento; e, quando seus híbridos são cruzados entre si, produzem descendência totalmente fértil. Além disso, dificilmente ocorre fecundação por pólen estranho, já que os órgãos reprodutores estão muito próxi-

mos e localizados dentro da carena, de tal forma que a antera se abre dentro do botão, ficando o estigma coberto de pólen antes da abertura da flor. Esta característica é especialmente importante. A polinização artificial é certamente um processo elaborado, mas quase sempre tem sucesso. Para realizá-la, o botão é aberto antes de estar completamente desenvolvido, a carena é removida, por meio de pinças, os estames são cuidadosamente extraídos; posteriormente, o estigma pode ser polvilhado com pólen desejado. Outras vantagens a serem sustentadas são: a facilidade de cultivo dessas plantas em hortas ou vasos, e seu período de crescimento relativamente curto.

No total, 34 variedades distintas de ervilha foram obtidas de diversos produtores e submetidas a dois anos de triagem. Em uma das variedades, entre um grande número de plantas semelhantes, foram observadas algumas formas nitidamente diferentes. Essas, entretanto, não variaram no ano seguinte e coincidiram inteiramente com outra variedade obtida do mesmo produtor; portanto, as sementes foram, sem dúvida, acidentalmente misturadas. Todas as demais variedades produziram descendência perfeitamente constante e nenhuma diferença essencial foi notada durante os dois anos de observação. Para a polinização, 22 dessas variedades foram selecionadas e cultivadas durante o período de experimentação. Todas, sem exceção, permaneceram constantes. Sua classificação sistemática é difícil e incerta. Se nós adotarmos a definição mais estrita de espécie, segundo a qual pertencem uma mesma espécie os indivíduos que, em circunstâncias idênticas, apresentam caracteres semelhantes, nenhuma dupla dessas variedades poderia ser classificada como pertencente à mesma espécie. Entretanto, de acordo com a opinião de especialistas, a maioria dessas variedades pertence à espécie *Pisum sativum*, enquanto as restantes são consideradas e classificadas, ou como subespécies de *P. sativum* ou como espécies independentes, tais como *P. quadratum* e *P. umbellatum*. Entretanto, a posição na qual podem ser colocadas em um sistema de classificação não tem qualquer importância, quando se considera a finalidade do experimento em questão. Até agora, tem-se visto que é impossível traçar uma linha definida separando as espécies e as variedades, bem como os híbridos entre as espécies e entre variedades.



DIVISÃO E ORGANIZAÇÃO DOS EXPERIMENTOS

Numerosos experimentos têm demonstrado que, quando se cruzam duas plantas que diferem com relação a um ou mais caracteres, aqueles comuns a ambas são transmitidos inalterados para os híbridos e sua descendência, mas cada par de caracteres diferentes une-se no híbrido para formar um novo caráter, o qual é geralmente variável na descendência desse híbrido. O objetivo deste trabalho foi observar essas variações em cada par de caracteres distintos e deduzir a lei segundo a qual eles aparecem nas gerações sucessivas. Portanto, foram realizados experimentos envolvendo cada um dos caracteres distintos presentes nas plantas experimentais.

As variedades de ervilhas selecionadas para cruzamento mostravam diferenças no comprimento e cor do caule; no tamanho e forma das folhas; na posição, cor e tamanho das flores; no comprimento do pedúnculo floral; e na forma, cor e tamanho das vagens; na forma e tamanho das sementes e na cor do endosperma (cotilédones) e do tegumento das sementes. Alguns desses caracteres mencionados não permitem uma separação nítida e segura, já que a diferença é “mais ou menos”, gradual e frequentemente difícil de ser definida. Tais caracteres não podem ser utilizados em experimentos isolados, os quais somente podem ser realizados com caracteres que se apresentem claramente definidos. Finalmente, o resultado deve mostrar se todos eles têm um comportamento regular em suas uniões híbridas e se alguma conclusão pode ser tirada a partir desses fatos.

Os caracteres selecionados para os experimentos estão relacionados com:

2. Mendel usa tanto o termo “albúmen” como “endosperma” para designar os cotilédones que contêm o material de reserva na semente.)
3. Uma espécie possui vagem vermelho-amarronzada que, quando madura, torna-se violeta e azul. Experimentos utilizando esta variedade foram iniciados apenas no ano passado. Os resultados desses experimentos nunca foram publicados.)

1. A diferença na forma das sementes maduras. Estas são redondas ou arredondadas, com depressões na superfície, se as possuir, sempre pouco profundas (praticamente lisas); ou são irregularmente angulosas e fortemente enrugadas (*P. quadratum*);
2. A diferença na cor do albúmen da semente (endosperma)⁽²⁾. O endosperma das sementes maduras é amarelo-pálido, amarelo-brilhante e cor de laranja, ou possui um tom verde mais ou menos intenso. Essa diferença de cor é facilmente vista nas sementes se seus tegumentos forem transparentes;

3. A diferença na cor do tegumento das sementes. Ele é branco, caráter com o qual a cor branca das flores está constantemente correlacionada; pode também ser cinza, cinza-pardo ou marrom-couro, com ou sem pintas violetas, e nestes casos, a cor do estandarte da flor é violeta e, a das alas, é púrpura, tendo o caule, nas axilas das folhas, um matiz avermelhado. As sementes com tegumento cinza tornam-se marrom-escuras em água fervente;
4. A diferença na forma das vagens maduras. Elas são intumescidas, sem estreitamento, ou têm constrictões profundas entre as sementes, sendo mais ou menos enrugadas (*Pisum saccharatum*);
5. As diferenças na cor das vagens não maduras. Elas podem ser verdes (claras ou escuras) ou amarelo-brilhantes; desta coloração participam os caules, as nervuras das folhas e o cálice⁽³⁾;
6. As diferenças na posição das flores. São axiais, isto é, estão distribuídas ao longo do caule principal ou são apicais, isto é, estão agrupadas no topo do caule, arranjadas em uma falsa umbela; neste caso, a parte superior do caule é mais ou menos subdividida (*P. umbellatum*);
7. As diferenças no comprimento do caule. O comprimento do caule é muito variável entre algumas formas; entretanto, é um caráter constante em cada uma delas, já que plantas sadias, crescendo no mesmo solo, estão sujeitas a variações pouco importantes para esta característica. Para poder discriminar, com certeza, nos experimentos envolvendo este caráter, sempre foram cruzadas plantas de caules mais longos (entre 182 a 213 cm) com aquelas de caule mais curtos (entre 23 a 46 cm);

Cada par de características enumerado acima foi unido por fecundação cruzada. Foram realizados:

1º teste	60 fecundações	em 15 plantas
2º teste	58 fecundações	em 10 plantas
3º teste	35 fecundações	em 10 plantas
4º teste	40 fecundações	em 10 plantas
5º teste	23 fecundações	em 5 plantas
6º teste	34 fecundações	em 10 plantas
7º teste	37 fecundações	em 10 plantas

De um grande número de plantas de uma mesma variedade somente as mais vigorosas foram escolhidas para polinização. Plantas fracas sempre proporcionam resultados incertos, pois mesmo na primeira geração de híbridos e mais ainda nas gerações subsequentes, muitos dos descendentes ou não florescem, ou formam somente poucas sementes defeituosas.

Além disso, em todos os experimentos foram efetuados cruzamentos recíprocos, de tal maneira que uma variedade que serviu, em um experimento, como produtora de sementes, no outro experimento foi usada como produtora de pólen.

As plantas foram cultivadas em canteiros, algumas em vasos, e foram mantidas em posição vertical por meio de varas, galhos e fios esticados entre elas. Para cada experimento, certo número de vasos foi colocado, durante o período de floração, em uma estufa para servir como plantas-controle do experimento principal realizado a céu aberto, quanto a possíveis alterações causadas por insetos. Entre os insetos que visitam ervilhas, o besouro *Bruchus pisi*⁽⁴⁾, se em grande número, poderia prejudicar o experimento. A fêmea desta espécie coloca ovos nas flores e deste modo abre a carena; alguns grãos de pólen puderam ser vistos claramente na lupa sobre os tarsos de um espécimen coletado em uma flor.

Deve-se fazer menção a outras circunstâncias que tornam possível a introdução de pólen estranho. Isto ocorre, por exemplo, em alguns casos raros em que certas partes de uma flor, que em outros aspectos é completamente normal, murcham resultando na exposição parcial dos órgãos reprodutores. Foi também observado um desenvolvimento defeituoso da carena que faz com que o estigma e as anteras permaneçam parcialmente descobertos. Algumas vezes acontece que o pólen não atinge seu perfeito funcionamento. Neste caso, ocorre um alongamento gradual do pistilo durante o período de floração até que a extremidade do estigma saia na ponta da carena. Este aspecto também é observado em híbridos de *Phaseolus* e *Lathyrus*.

O risco de polinização por pólen estranho é desprezível em *Pisum* e incapaz de perturbar o resultado geral. Entre as mais de 10.000 plan-

tas que foram cuidadosamente examinadas, houve apenas poucos casos em que indubitavelmente ocorreu polinização indesejada. Desde que na estufa tais casos nunca foram observados, pode-se supor que *Bruchus pisi* e também as anormalidades descritas nas estruturas florais tenham sido os responsáveis.

(F1) A FORMA DOS HÍBRIDOS⁽⁵⁾

Os experimentos que foram realizados, anteriormente, com plantas ornamentais forneceram evidências de que os híbridos, via de regra, não são exatamente intermediários entre as espécies parentais. Em alguns dos caracteres mais visíveis, por exemplo, aqueles que se referem à forma e ao tamanho das folhas, à pubescência de diversas partes etc, o intermediário quase sempre pode ser visto; em outros casos, entretanto, um dos dois caracteres parentais é tão preponderante que é difícil ou totalmente impossível detectar, no híbrido, o outro caráter. Este é precisamente o caso dos híbridos de ervilhas. Em cada um dos sete cruzamentos o caráter do híbrido assemelha-se de tal modo a uma das formas parentais que, a outra ou escapa totalmente à observação, ou não pode ser detectada com certeza. Esta circunstância é de grande importância na determinação e classificação das formas que aparecem na descendência dos híbridos.

Neste trabalho, daqui por diante, aqueles caracteres que são transmitidos intactos ou quase sem mudanças na hibridação e que constituem, portanto, os caracteres do híbrido serão denominados “**dominantes**”, e aqueles que no processo permanecem latentes, “**recessivos**”. A expressão recessivo foi escolhida, pois os caracteres assim designados retraem-se ou desaparecem completamente no híbrido, mas reaparecem sem mudanças na sua descendência, como será demonstrado mais tarde.

Além disso, foi demonstrado, em todos os experimentos, que não importa se o caráter pertence ao parental formador da semente ou ao parental doador do pólen, pois a forma do híbrido é sempre a mesma. Este fato foi também enfatizado por Gärtner, que chamou a atenção para o fato de que até o especialista mais experiente não seria capaz de determinar em um híbrido, qual das duas espécies parentais foi a planta formadora de semente ou a planta que originou o pólen.



(4). Mendel publicou uma nota sobre este inseto em 1854 no “Verh. Zool. Bot.”, Wien IV, p.27.)

(5). Mendel emprega o termo híbridos para designar os descendentes dos seus cruzamentos com ervilha, embora muitos pesquisadores utilizem este termo estritamente para os descendentes de cruzamentos entre espécies distintas.)

Dos caracteres analisados nos experimentos são dominantes:

1. a forma redonda (lisa)⁽⁶⁾ da semente, com ou sem depressões suaves;
2. a cor amarela do endosperma da semente;
3. a cor cinza, cinza-parda ou marrom-couro do tegumento da semente, associada a flores violetas e manchas avermelhadas nas axilas das folhas;
4. a forma intumescida da vagem;
5. a coloração verde da vagem não madura, associada com a mesma cor nos estames, nervuras das folhas e do cálice;
6. a distribuição das flores ao longo do caule;
7. o maior comprimento do caule.

Com respeito a este último caráter, deve-se dizer que o caule mais longo dos pais é usualmente superado pelo híbrido, fato este provavelmente devido à maior exuberância que aparece em todas as partes quando se cruzam plantas com caules de comprimentos muito diferentes. Em vários experimentos, plantas com caules de 30 e 182 cm produziram híbridos cujo comprimento de caule variava entre 182 e 228 cm.

Nos experimentos analisados, a cor do tegumento, as sementes híbridas são frequentemente mais pintadas e as pintas às vezes se fundem em pequenas manchas violeta-azuladas. Frequentemente as pintas aparecem mesmo quando não estão presentes como caráter parental.

A forma das sementes e a cor do endosperma dos híbridos desenvolvem-se imediatamente após a fecundação artificial, por mera influência do pólen estranho. Portanto, podem ser observados ainda no primeiro ano do experimento, enquanto todos os outros caracteres só aparecem no ano seguinte, pois se desenvolvem a partir das sementes híbridas.

(F₂) A 1ª GERAÇÃO (OBTIDA A PARTIR) DOS HÍBRIDOS

Nesta geração reaparecem, junto com os caracteres dominantes, também os recessivos com suas peculiaridades completamente desenvolvidas em uma proporção média definida de 3 para 1, isto é, de cada quatro plantas desta geração, três mostram o caráter dominante e

uma, o recessivo. Isto acontece, sem exceção, com todos os caracteres que foram investigados nos experimentos. A forma rugosa das sementes; a cor verde do endosperma; a cor branca do tegumento e flores; as constrições da vagem; a cor amarela das vagens não maduras, do pedúnculo, do cálice e das nervuras das folhas; a forma de umbela das inflorescências e o caule anão, todos reaparecem na referida proporção numérica, sem qualquer alteração essencial. **Em nenhum experimento foram observadas formas de transição.**

Desde que os híbridos resultantes de cruzamentos recíprocos formam-se igualmente e não apresentam diferenças apreciáveis em seu desenvolvimento subsequente, os resultados (dos cruzamentos recíprocos) podem ser agrupados em cada experimento. Os números relativos que foram obtidos para cada par de caracteres são os seguintes:

♦ **Exp. 1.** Forma da semente – de 253 híbridos foram obtidos 7.324 sementes no segundo ano de pesquisa. Entre elas 5.474 lisas e 1.850 rugosas. Daí, pode-se deduzir a proporção de 2,96 para 1.

♦ **Exp. 2.** Cor do endosperma – 258 plantas produziram 8.023 sementes, 6.022 amarelas e 2.001 verdes, sua proporção é, portanto, 3,01 para 1.

Nestes dois experimentos cada vagem produz, geralmente, os dois tipos de sementes. Em vagens bem desenvolvidas que contêm, em média, de seis a nove sementes, ocorreu, com frequência, que todas as sementes eram lisas (Exp. 1), ou todas amarelas (Exp. 2); por outro lado, nunca foram observadas mais que cinco sementes rugosas ou cinco verdes em uma mesma vagem. Parece não fazer diferença se no híbrido as vagens desenvolvem-se antes ou depois, ou se elas se formam sobre o eixo principal ou sobre o ramo lateral. Em algumas plantas somente poucas sementes se desenvolveram nas primeiras vagens formadas, e essas possuíam exclusivamente um dos dois caracteres. Nas vagens que se desenvolveram a seguir, as proporções normais foram mantidas. Assim como em vagens diferentes, a distribuição dos caracteres também variou em plantas diferentes. Servem como exemplo os primeiros dez indivíduos das duas séries de experimentos.

(6. Por ser consagrado pelo uso, o termo “lisa” será utilizado em substituição ao termo “redonda” utilizado originalmente por Mendel.)

EXPERIMENTO 1			EXPERIMENTO 2		
Forma da semente			Cor do endosperma		
Planta	lisa	rugosas	Planta	amarelas	verdes
1	45	12	1	25	11
2	27	8	2	32	7
3	24	7	3	14	5
4	19	10	4	70	27
5	32	11	5	24	13
6	26	6	6	20	6
7	88	24	7	32	13
8	22	10	8	44	9
9	28	6	9	50	14
10	25	7	10	44	18

Como extremos da distribuição dos dois caracteres foram observadas no experimento 1, uma planta com 43 sementes lisas para apenas 2 rugosas, e outra com 14 sementes lisas para 15 rugosas; no experimento 2, houve um caso de uma de 20 sementes amarelas para 19 verdes.

Esses dois experimentos são importantes para a determinação das proporções médias, pois evidenciam a considerável flutuação que pode ocorrer com um número pequeno de plantas experimentais. Para contar as sementes, especialmente no experimento 2, é necessário algum cuidado, já que em algumas sementes de muitas plantas a cor verde do endosperma encontra-se menos desenvolvida e, a princípio, pode passar despercebida. Este desaparecimento parcial da coloração verde não tem relação com o caráter híbrido das plantas, já que ocorre também na variedade parental. Esta peculiaridade (descoloração) limita-se ao indivíduo e não é herdada pela descendência. Em plantas vigorosas, esta aparência foi notada frequentemente. As sementes que foram danificadas por insetos durante o seu desenvolvimento variam com a frequência quanto à cor e à forma, mas com um pouco de prática para classificá-las esses erros são facilmente evitados. É quase supérfluo mencionar que as vagens devem permanecer na planta até terem amadurecido completamente e secado; somente aí é que a forma e a cor da semente estarão completamente desenvolvidas.

♦ **Exp. 3.** Cor do tegumento das sementes – Entre 929 plantas, 705 produziram flores violetas e tegumento da semente cinza-par-

do e 224, flores e tegumento da semente brancos, dando proporção 3,15 para 1.

♦ **Exp. 4.** Forma da vagem – de 1.181 plantas, 882 tinham vagens intumescidas e 299, com constrições, resultando 2,95 para 1.

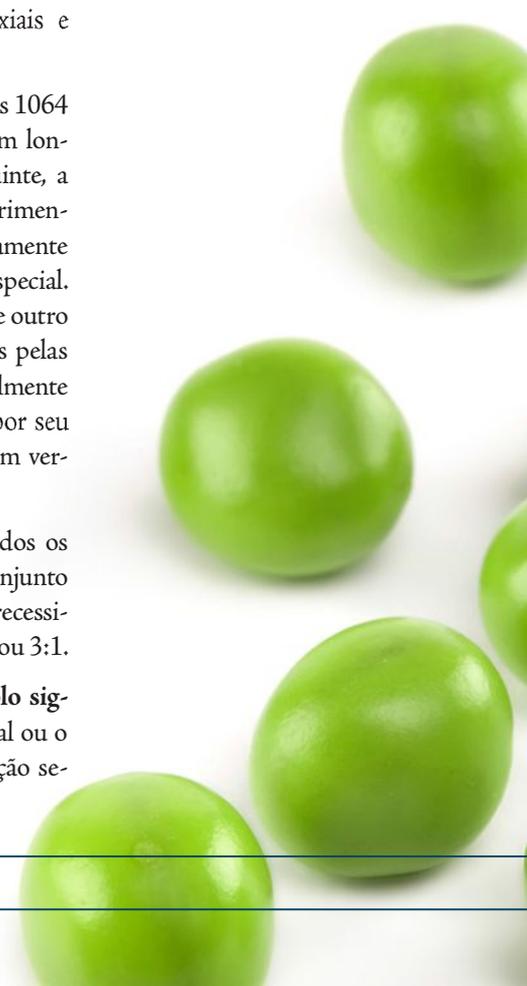
♦ **Exp. 5.** Cor da vagem não madura – o número de plantas analisado foi 580, das quais 428 tinham vagens verdes e, 152, amarelas. Consequentemente estavam na proporção 2,82 para 1.

♦ **Exp. 6.** Posição das flores – entre 858 casos, 651 tinham inflorescências axiais e 207, apicais. Proporção: 3,14 para 1.

♦ **Exp. 7.** Comprimento do caule – das 1064 plantas, em 787 casos os caules eram longos e em 277, curtos. Por conseguinte, a razão foi de 2,84 para 1. Neste experimento as plantas anãs foram cuidadosamente transplantadas para um canteiro especial. Esta precaução foi necessária, pois de outro modo elas teriam perecido, cobertas pelas plantas altas. Elas podem ser facilmente identificadas nas fases mais jovens por seu crescimento compacto e sua folhagem verde-escura.

Se reunirmos agora os resultados de todos os experimentos, encontraremos para o conjunto de formas com caracteres dominantes e recessivos uma proporção média de 2,98 para 1 ou 3:1.

O caráter dominante pode ter aqui **duplo significado**, a saber, o de um caráter parental ou o de um caráter híbrido. Somente na geração se-



guinte pode ser determinado a qual dos dois significados se refere cada caso particular. Quando se trata de um caráter parental, ele deve passar sem alteração para toda a descendência; como um caráter híbrido; por outro lado, deve manter o mesmo comportamento que na primeira geração (F₂).

(F₃) A SEGUNDA GERAÇÃO (OBTIDA A PARTIR) DOS HÍBRIDOS

As formas, que na primeira geração (F₂) apresentavam o caráter recessivo, não variam na geração seguinte (F₃) com relação a este caráter, permanecendo constantes na descendência.

O comportamento daquelas que possuem o caráter dominante na primeira geração (descendentes dos híbridos) é, entretanto, diferente. Destas, dois terços produzem descendência que exibe caracteres dominantes e recessivos na proporção de 3:1 e, portanto, mostram exatamente a mesma proporção que as formas híbridas, enquanto apenas um terço conserva constante o caráter dominante.

OS EXPERIMENTOS ISOLADOS PRODUZIRAM O SEGUINTE RESULTADO:

- ♦ **Exp. 1.** Entre 563 plantas que nasceram de sementes lisas, 193 produziram apenas sementes lisas e portanto, permaneceram constantes para este caráter; 372, entretanto, deram sementes lisas e rugosas na proporção de 3:1. Portanto, o número de híbridos comparando com o número de constantes é de 1,93 para 1.
- ♦ **Exp. 2.** De 519 plantas desenvolvidas de sementes da primeira geração com endosperma amarelo, 166 produziram exclusivamente sementes amarelas enquanto 353 produziram sementes amarelas e verdes na proporção de 3:1, o que resulta numa proporção de 2,13 para 1 entre plantas híbridas e constantes.

Nos cruzamentos seguintes foram selecionadas, para cada análise, 100 plantas que apresentavam o caráter dominante na primeira geração e para assegurar a significância disto, 10 sementes de cada uma foram cultivadas

- ♦ **Exp. 3.** A descendência de 36 plantas produziu sementes com tegumento cinza-pardo, enquanto da descendência de 64 plantas, algumas tinham tegumento cinza-pardo e outras, branco.
- ♦ **Exp. 4.** A descendência de 29 plantas apresentou vagens intumescidas; da descendência de 71, por outro lado, algumas tinham vagens intumescidas e outras vagens com constrictões.
- ♦ **Exp. 5.** A descendência de 40 plantas deu somente vagens verdes; da descendência de 60 plantas, algumas tinham vagens verdes e outras, amarelas.
- ♦ **Exp. 6.** A descendência de 33 plantas apresentou somente flores axiais; da descendência de 67, por outro lado, algumas tinham flores axiais e, outras, apicais.
- ♦ **Exp. 7.** De 28 plantas, os descendentes herdaram caules longos e, das outras, 72, alguns longos e outros curtos.

Em todos esses experimentos, um certo número de plantas manteve constante o caráter dominante. Os dois primeiros experimentos têm especial importância para determinar as proporções em que aparecem as formas com o caráter constante, pois neles um grande número de plantas pode ser comparado. As proporções 1,93:1 e 2,13:1 dão juntas quase exatamente a proporção média de 2:1. O sexto experimento deu um resultado completamente concordante. Nos outros, as proporções variam para mais ou para menos, conforme esperado em vista do pequeno número (100) de plantas analisadas. O experimento 5, que mostrou o maior desvio, foi repetido e no lugar da proporção 60 para 40, observou-se 65:35. **“Portanto, a razão média de 2 para 1 aparece certamente como constante”.**

Está demonstrado que, aquelas formas que possuem o caráter dominante na primeira geração, dois terços têm caráter híbrido, enquanto um terço permanece com o caráter dominante. A proporção 3:1 segundo a qual se distribuem os caracteres dominantes e recessivos na primeira geração transforma-se, em todos os experimentos, na proporção 2:1:1, se o caráter dominante for diferenciado, de acordo com seu significado, em um caráter híbrido ou um caráter parental. Desde que os membros da primeira geração (F₂) nascem direta-

mente das sementes dos híbridos (F₁), “**agora está claro que os híbridos formam sementes contendo um ou outro dos dois caracteres diferentes; e desses, a metade desenvolve novamente a forma híbrida, enquanto a outra metade produz plantas que permanecem constantes e recebem os caracteres dominantes ou recessivos (respectivamente), em igual número.**”

AS GERAÇÕES SUBSEQUENTES (OBTIDAS A PARTIR) DOS HÍBRIDOS

As proporções nas quais os descendentes dos híbridos desenvolvem-se e segregam na primeira e segunda gerações são, provavelmente, as mesmas em toda a descendência subsequente. Os experimentos 1 e 2 foram conduzidos por seis gerações; o 3 e o 7, por cinco; o 4, 5 e 6, por quatro. Esses experimentos continuaram, a partir da terceira geração, com um número pequeno de plantas e desvios perceptíveis não foram encontrados. A descendência dos híbridos segregou-se em cada geração na proporção de 2:1:1 entre as formas híbridas e formas constantes.

Se **A** for usado como símbolo de um dos dois caracteres constantes, por exemplo, o dominante; e **a** do recessivo e **Aa** da forma híbrida, em que estão reunidos os dois, a expressão

$$A + 2Aa + a$$

mostra os termos da série da descendência de híbridos para 2 caracteres diferentes. As observações feitas por Gärtner, Kölreuter e outros de que os híbridos tendem a reverter às formas parentais, também se confirmaram nos experimentos descritos. Verificou-se que o número de híbridos que se origina de uma autofecundação diminui a cada geração quando comparado com o número de formas constantes, embora não desapareçam totalmente. Se assumirmos que, em todas as gerações, a fertilidade média é igual para todas as plantas, e que cada híbrido forma sementes, das quais metade produz novamente híbridos, e metade é constante para ambos os caracteres, os quais aparecem em proporções iguais, a proporção do número de descendentes, em cada geração, pode ser resumida no quadro abaixo, onde **A** e **a** denominam os dois caracteres parentais e **Aa** as formas híbridas. Para abreviar os cálculos foi suposto que cada planta, em cada geração forneça apenas 4 sementes:

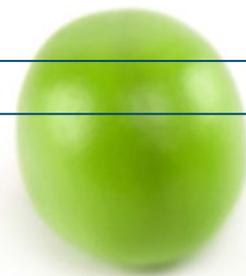
Geração	A	Aa	a	Proporções		
				A:	Aa:	a
1	1	2	1	2	1	
2	6	4	6	3	2	3
3	28	8	28	7	2	7
4	120	16	120	15	2	15
5	496	32	496	31	2	31
n				2 ⁿ⁻¹	2	2 ⁿ⁻¹

Na 10ª geração, por exemplo, 2ⁿ⁻¹ = 1.023. Isso significa que, de cada 2.084 plantas que se originam nesta geração, 1023 têm o caráter dominante constante, 1.023, o caráter recessivo e apenas duas são híbridas.

A DESCENDÊNCIA DOS HÍBRIDOS NOS QUAIS VÁRIOS CARACTERES ESTÃO ASSOCIADOS

Nos experimentos descritos acima foram usadas plantas que diferiam em apenas um caráter essencial. O passo seguinte constitui em ve-

rificar se o que foi observado para cada par de caracteres, quando isolado, é aplicável a vários caracteres diferentes quando associados, por cruzamentos, em um mesmo híbrido. Nestes casos, com relação à forma dos híbridos, os experimentos demonstram que estes, invariavelmente, aproximam-se mais do progenitor que tem maior número de caracteres dominantes. Se, por exemplo, a planta produtora de sementes tem caule curto, flores brancas apicais e vagens intumescidas e a planta produtora de pólen caule longo, flores violeta distribuídas ao longo do caule e as vagens com constrições, o híbrido se parece com o progenitor produtor de sementes





apenas quanto à forma da vagem; para os outros caracteres, ele se assemelha ao parental produtor de pólen. Se um dos dois parentais possui apenas caracteres dominantes, o híbrido raramente é, se é que pode ser, distinguível dele.

Dois experimentos foram feitos com um número considerável de plantas. No primeiro, as plantas parentais diferiam quanto à forma da semente e à cor do endosperma; no segundo, quanto à forma da semente, à cor do endosperma e à cor do tegumento. Experimentos com caracteres das sementes dão resultados mais simples e mais seguros.

Para facilitar a análise dos resultados, nesses experimentos, os diferentes caracteres da planta produtora de semente serão indicados por **A**, **B** e **C**; os da planta produtora de pólen, por **a**, **b** e **c** e as formas híbridas dos caracteres por **Aa**, **Bb** e **Cc**.

♦ **Exp. 1.**

AB – parental produtor de semente (**A** – forma lisa; **B** – endosperma amarelo)

ab – parental produtor de pólen (**a** – forma rugosa; **b** – endosperma verde)

As sementes fecundadas resultaram lisas e amarelas como as das plantas parentais produtoras de sementes. As plantas que delas se desenvolveram produziram sementes de quatro tipos, frequentemente presentes em uma mesma vagem. De 15 plantas foram obtidas 556 sementes:

- ♦ 315 lisas e amarelas
- ♦ 101 rugosas e amarelas
- ♦ 108 lisas e verdes
- ♦ 32 rugosas e verdes

Todas foram plantadas no ano seguinte. Das sementes lisas e amarelas, onze não produziram plantas e três plantas não produziram sementes. Entre as restantes, foram obtidas:

- ♦ 38 plantas com sementes lisas e amarelas **AB**
- ♦ 65 plantas com sementes lisas, amarelas ou verdes **ABb**
- ♦ 60 plantas com sementes amarelas, lisas ou rugosas **AaB**
- ♦ 138 plantas com sementes lisas, amarelas ou verdes e sementes rugosas, amarelas ou verdes **AaBb**.

Das sementes amarelas rugosas resultaram 96 plantas, das quais:

- ♦ 28 produziram apenas sementes amarelas rugosas **aB**
- ♦ 68 produziram apenas sementes rugosas, amarelas e verdes **ABb**

Das 108 sementes lisas e verdes, 102 plantas frutificaram, das quais:

- ♦ 35 só produziram sementes lisas verde **Ab**
- ♦ 67 sementes verdes, lisas ou rugosa **Aab**

As sementes rugosas verdes produziram 30 plantas que deram sementes com os mesmos caracteres, isto é, permaneceram constantes **ab**.

Na descendência dos híbridos apareceram, portanto, 9 formas diferentes, algumas das quais em números muitos desiguais. Quando foram colecionadas e ordenadas encontrou-se:

38 plantas	AB
35 plantas	Ab
28 plantas	aB
30 plantas	ab
65 plantas	ABb
68 plantas	aBb
60 plantas	AaB
67 plantas	Aab
138 plantas	AaBb

O conjunto de formas pode ser classificado em três grupos essencialmente diferentes. O primeiro inclui os tipos **AB**, **Ab**, **aB** e **ab**; que possuem apenas caracteres constantes e não variam na geração seguinte. Cada uma dessas formas está representada, em média, 33 vezes. O segundo grupo inclui os tipos **ABb**, **aBb**, **AaB**, **Aab** que são constantes para um caráter e híbridos para o outro, variando na geração seguinte apenas com respeito ao caráter híbrido. Cada um deles aparece em média 65 vezes. A forma **AaBb** ocorre 138 vezes; ela é híbrida para os dois caracteres e comporta-se como o híbrido do qual derivou.

Se forem comparados os números com que aparecem as formas pertencentes a essas classes, a proporção 1:2:4 fica evidente. Os números 33, 65 e 138 estão muito próximos de 33, 66 e 132.

O desenvolvimento da série consiste das nove classes observadas: quatro aparecem apenas uma

vez e são constantes para os dois caracteres; as formas **AB** e **ab** se parecem com as formas parentais, as outras duas apresentam associações entre os caracteres **A**, **a**, **B**, **b** cujas combinações parecem também ser constantes. Quatro classes aparecem sempre duas vezes e são constantes para um caráter e híbridas para o outro. Uma classe aparece quatro vezes e é híbrida para os dois caracteres. Consequentemente, a descendência de híbridos, onde estão combinados dois tipos de caracteres diferentes, é representada pela expressão:

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

Esta expressão é, sem dúvida, uma série combinatória na qual duas expressões, uma para os caracteres **A** e **a**, outra para **B** e **b**, são combinadas. Chegamos ao número total de classes da série pela combinação das expressões:

$$A + 2Aa + a$$

$$B + 2Bb + b$$

Experimento 2

ABC – parental produtor de sementes (**A** – forma lisa; **B** – endosperma amarelo; **C** – tegumento cinza-pardo)

abc – parental produtor de pólen (**a** – forma rugosa; **b** – endosperma verde; **c** – tegumento branco)

Esse experimento foi realizado da mesma maneira que o anterior. De todos os experimentos foi o que necessitou mais tempo e cuidados. De 24 híbridos foram obtidos 687 sementes, todas pintadas, cinza-pardo ou verde-acinzentado, lisas ou rugosas⁽⁷⁾. Dessas, no ano seguinte 639 plantas frutificaram e análises posteriores mostraram entre elas:

8 plantas ABC	22 plantas ABCc	45 plantas ABbCc	78 plantas AaBbCc
14 plantas ABc	17 plantas AbCc	36 plantas aBbCc	
9 plantas AbC	25 plantas aBCc	38 plantas AaBCc	
11 plantas Abc	20 plantas abCc	40 plantas AabCc	
8 plantas aBC	15 plantas ABbC	49 plantas AaBbC	
10 plantas aBc	18 plantas ABbc	48 plantas AaBbc	
10 plantas abc	19 plantas aBbC		

A expressão completa contém 27 termos. Desse, 8 são constantes para todos os caracteres e cada um aparece em média 10 vezes; 12 são constantes para 2 caracteres e híbridos para o terceiro, cada um aparece em média 19 vezes; 6 são constantes para um caráter e, híbrido, os outros dois, cada um aparece em média 43 vezes. Uma forma aparece 78 vezes e é híbrida para todos os caracteres. As proporções 10, 19, 43, 78 aproximam-se tanto das proporções 10, 20, 40, 80 ou 1, 2, 4, 8 que estes últimos, indubitavelmente, representam os valores verdadeiros.

O desenvolvimento dos híbridos, quando os parentais diferem em três caracteres, está de acordo com a seguinte expressão:

$$ABC + ABc + 2ABCc + 2AbCc + 2aBCc + 2abCc + 2ABbC + 2ABbc + 2aBbC + 2Abbc + 2AaBC + 2AaBc + 2AaBc + 2Aabc + 4ABbCc + 4aBbCc + 4AaBCc + 4AaBcc + 4AaBbC + 4AaBbc + 8AaBbCc$$

Aqui também se trata de uma série combinatória, na qual as expressões para os caracteres **A** e **a**, **B** e **b**, **C** e **c** estão reunidas. As expressões:

$$A + 2Aa + a$$

$$B + 2Bb + b$$

$$C + 2Cc + c$$

dão origem a todas as classes da série. Ocorrem todas as combinações possíveis entre os caracteres **A**, **B**, **C**, **a**, **b**, **c**; duas delas, **ABC** e **abc** parecem com os estoques parentais originais.

Além destes, outros experimentos foram realizados com um número menor de plantas, nos quais os caracteres restantes uniram-se de 2 em 2 ou de 3 em 3; todos produziram aproximadamente os mesmos resultados. Portanto, não há dúvida de que para todos os caracteres envolvidos nos experimentos aplica-se o princípio de que "a descendência dos híbridos nos quais estão combinados diversos caracteres essen-

(7) Observe que Mendel não se refere à cor dos cotilédones, pois devido à espessura do tegumento, sua cor não podia ser observada sem descascar as sementes.)





cialmente diferentes exhibe os termos de uma série combinatória resultante das séries de cada um dos pares de caracteres.” Ao mesmo tempo se demonstra que: “a relação de cada par de caracteres na união híbrida é independente das outras diferenças existentes entre os dois estoques parentais originais.”

Se N representa o número de caracteres diferentes nos dois estoques, 3^N dá o número de termos da série de combinações; 4^N o número de indivíduos que pertencem à série, e 2^N , o número de uniões que permanecem constantes. Se os estoques originais diferem em quatro caracteres, a série conterà $3^4 = 81$ classes, $4^4 = 256$ indivíduos e $2^4 = 16$ formas constantes ou, em outras palavras, que em 256 descendentes híbridos, há 81 combinações diferentes, das quais 16 são constantes. Todas as combinações constantes que são possíveis em ervilhas pela combinação dos sete caracteres citados foram obtidas em repetidos cruzamentos. Seu número é dado por $2^7 = 128$. Portanto, fica demonstrado que “os caracteres constantes que aparecem em diferentes variedades de um grupo de plantas podem ser obtidos em todas as associações possíveis de acordo com as leis (matemáticas) da combinação por meio de repetidas fecundações artificiais”.

No que se refere ao tempo que os híbridos levam para florir, os experimentos ainda não estão concluídos. Entretanto, pode-se dizer que é intermediário ao dos parentais, e que a constituição dos híbridos com respeito a esse caráter, provavelmente segue a mesma regra dos demais caracteres. As formas que são selecionadas para experimentos deste tipo devem ter uma diferença de pelo menos 20 dias entre o tempo médio de floração de uma em relação a outra. Além disso, as sementes devem ser colocadas na terra com a mesma profundidade para que germinem simultaneamente. Durante todo o período de floração, devem também ser levadas em consideração as variações bruscas de temperatura e o adiantamento ou atraso na floração que pode resultar disso. É evidente que esse experimento apresenta muitas dificuldades e necessita grande atenção.

Se resumirmos os resultados conseguidos, encontraremos que todos os caracteres de reconhecimento fácil e seguro comportam-se exatamente da mesma maneira em suas associações híbridas. A descendência dos híbridos para cada par de caracteres é metade híbrida, enquanto a

outra metade é constante, ocorrendo em igual proporção os caracteres dos parentais produtores de sementes e pólen, respectivamente.

Se diversos caracteres diferentes são combinados nos híbridos por fecundação cruzada, a descendência forma os termos de uma série combinatória, que resulta da reunião das séries combinatórias de cada par de caracteres.

A uniformidade de comportamento, mostrada pelo conjunto dos caracteres submetidos aos experimentos, permite e justifica a aceitação do princípio de que outros caracteres, que aparecem menos claramente definidos nas plantas e, portanto, não puderam ser incluídos nos diversos experimentos, devem se comportar de maneira semelhante. Um experimento envolvendo pedúnculos de diferentes comprimentos deu, em conjunto, resultados bastante satisfatórios, embora a diferenciação e o arranjo em série das formas não pudessem ser efetuados com segurança necessária para que os experimentos sejam considerados corretos.

AS CÉLULAS REPRODUTORAS DOS HÍBRIDOS

Os resultados dos experimentos descritos anteriormente levaram a novos experimentos cujos resultados permitem algumas conclusões a respeito da composição das células-ovo e dos grãos de pólen dos híbridos. Um ponto importante é resolvido com os experimentos em *Pisum*, pois entre a descendência dos híbridos aparecem formas constantes para todas as combinações de caracteres associados. De acordo com o observado nas experiências, descendência constante só pode ser formada quando célula-ovo e grão de pólen têm caracteres iguais, de maneira que ambos, assim como no caso da autofecundação de espécies puras, possuem material para criar indivíduos semelhantes. Portanto, devemos considerar que também nas plantas híbridas, fatores exatamente iguais entre si devem atuar na produção das formas constantes. Desde que as várias formas constantes são produzidas por **uma** planta, ou mesmo em **uma** flor da planta, parece lógico concluir que nos ovários dos híbridos são formados tantos tipos de células-ovo, e nas anteras, tantos tipos de grãos de pólen quantas forem as combinações constantes possíveis. Pode-se também concluir que essas células-ovo e esses grãos de pólen têm composição interna correspondente a cada uma das variedades separadas.

De fato, é possível demonstrar teoricamente que esta hipótese seria suficiente para explicar o desenvolvimento dos híbridos em gerações separadas, se pudéssemos ao mesmo tempo assumir que os vários tipos de células-ovo e de grãos de pólen são em média, formados no híbrido em igual número⁽⁸⁾.

Para submeter essas suposições a uma prova experimental, os seguintes experimentos foram planejados. Duas classes que são diferentes quanto à forma das sementes e à cor do endosperma foram unidas por fecundação. Se os diferentes caracteres forem novamente indicados por A, B, a, b estas têm:

AB – parental produtor de sementes (A – forma lisa; B – endosperma amarelo)

ab – parental produtor de pólen (a - forma rugosa; b – endosperma verde)

As sementes fecundadas artificialmente foram semeadas com diversas sementes dos dois estoques e os exemplares mais vigorosos foram escolhidos para cruzamentos recíprocos. Foram fecundados:

1. os híbridos com o pólen AB
2. os híbridos com o pólen ab
3. AB com o pólen dos híbridos
4. ab com o pólen dos híbridos

Para cada um desses quatro experimentos, todas as flores de três plantas foram fecundadas. Se a teoria acima estiver correta, desenvolver-se-ão células-ovo e grãos de pólen **AB**, **Ab**, **aB** e **ab**, que poderão ser combinadas:

1. células-ovo AB, Ab, aB e ab com grãos de pólen AB
2. células-ovo AB, Ab, aB e ab com grãos de pólen ab
3. células-ovo AB com grãos de pólen AB, Ab, aB e ab
4. células-ovo ab com grãos de pólen AB, Ab, aB e ab

De cada um desses experimentos poderiam resultar apenas as seguintes formas:

1. AB, ABb, AaB, AaBb
2. AaBb, Aab, aBb, ab
3. AB, ABb, AaB, AaBb
4. AaBb, Aab, ABb, ab

Além disso, se as diversas formas de células-ovo e de grãos de pólen dos híbridos forem produzidas com número médio igual, em cada experimento as quatro combinações deveriam estar na mesma proporção. Entretanto, não era de se esperar uma concordância perfeita na relação numérica, pois em cada fecundação, mesmo em casos normais, algumas células-ovo não se desenvolvem ou morrem posteriormente, e algumas sementes bem formadas não germinam quando semeadas. A suposição anterior também está limitada pelo fato de que, enquanto requer a formação de números iguais dos vários tipos de células-ovo e grãos de pólen, não é necessário que isto se aplique a cada híbrido com exatidão matemática.

O primeiro e o segundo experimentos tinham como objetivo principal provar a composição das células-ovo dos híbridos, enquanto o terceiro e quarto, decidir sobre os grãos de pólen. Como evidenciado pela demonstração acima, o primeiro e terceiro, assim como o segundo e quarto experimentos deveriam ser parcialmente visíveis na forma e na cor das sementes fecundadas artificialmente.

No primeiro e terceiro experimentos, os caracteres dominantes para forma e cor A e B aparecem em cada união e são, em parte, constantes e, em parte, em união híbrida com os caracteres recessivos a e b e por isso devem expressar suas peculiaridades em todas as sementes. Portanto, se a teoria estiver correta, todas as sementes devem ser lisas e amarelas. Por outro lado, no segundo e quarto experimentos, uma união é híbrida na forma e na cor e, conseqüentemente, as sementes são lisas e verdes; a terceira é constante para o caráter recessivo para forma, mas híbrida para cor e, conseqüentemente as sementes são rugosas e amarelas; a quarta é constante para os dois caracteres recessivos e, então as sementes são rugosas e verdes. Portanto, nesses experimentos eram esperados quatro tipos de sementes: lisa e amarela, lisa e verde, rugosa e amarela, e rugosa e verde.

Os resultados concordaram perfeitamente com essas previsões. Foram obtidas:

- 1º Exp. 98 sementes lisas e amarelas
- 3º Exp. 94 sementes lisas e amarelas

(8. Esse e o parágrafo anterior, contém a essência dos princípios Mendelianos da hereditariedade.)

- ♦ **2º Exp.** 31 sementes lisas e amarelas, 26 lisas e verdes, 27 rugosas e amarelas e 26 rugosas e verdes.
- ♦ **4º Exp.** 24 sementes lisas e amarelas, 25 lisas e verdes, 22 rugosas e amarelas e 27 rugosas e verdes.

Agora, devem existir poucas dúvidas quanto ao sucesso do experimento e a próxima geração deve fornecer a prova final. No primeiro experimento, das sementes semeadas resultaram 90 plantas e no terceiro, 87, as quais produziram:

1º Exp.	3º Exp.	
20	25	lisas e amarelas (AB)
23	19	lisas, amarelas e verdes (ABb)
25	22	amarelas, lisas e rugosas (AaB)
22	21	amarelas e verdes, lisas e rugosas (AaBb)

No segundo e quarto experimentos, as sementes lisas e amarelas produziram plantas com sementes lisas ou rugosas, amarelas ou verdes, **AaBb**.

Das sementes lisas e verdes resultaram plantas com sementes verdes, lisas ou rugosas, **Aab**.

As sementes amarelas e rugosas deram plantas rugosas, amarelas ou verdes, **aBb**.

Das sementes verdes e rugosas, as plantas nascidas produziram novamente apenas sementes verdes e rugosas, **ab**.

Ainda que também nesses dois experimentos (provavelmente) algumas sementes não tenham germinado, números obtidos no ano anterior não foram afetados, já que cada tipo de semente originou plantas que, com relação às suas sementes, eram iguais entre si e diferentes das outras. Portanto, resultaram:

2º Exp.	4º Exp.	
31	24	plantas AaBb
26	25	plantas Aab
27	22	plantas aBb
26	27	plantas ab

Em todos os experimentos, portanto, aparecem todas as formas que a teoria prevê, e em números quase iguais.

Em experimento posterior foram usados os caracteres cor da flor e comprimento do caule e a seleção foi feita de modo que, no terceiro ano de experimentação, cada caráter deveria aparecer em metade das plantas, se a teoria anterior estivesse correta. **A**, **B**, **a** e **b** servem para indicar os vários caracteres.

A – flor vermelho-violeta **a** – flor branca

B – caule longo **b** – caule curto

O tipo **Ab** foi fecundado por **ab** produzindo o híbrido **Aab**. Além disso, **aB** foi também fecundado por **ab** obtendo-se o híbrido **aBb**.

No segundo ano, foram usados como parental produtor de sementes, o híbrido **Aab** e como parental fornecedor de pólen, o híbrido **aBb**.

- ♦ Parental produtor de sementes **Aab**.
- ♦ Células-ovo possíveis **Ab** e **ab**⁽⁹⁾.
- ♦ Parental fornecedor de pólen **ABB**.
- ♦ Grãos de pólen possíveis **aB** e **ab**⁽¹⁰⁾.

Da fecundação entre as células-ovo e os grãos de pólen deveriam resultar quatro combinações:

$$\mathbf{AaBb + aBb + Aab + ab}$$

Disto se deduz que, segundo a teoria anterior, no terceiro ano do experimento, de todas as plantas:

(9. No original consta **Abab**.)

(10. No original consta **aBab**.)

- ✦ metade deveria ter flores vermelho-violetas (**Aa**) classes 1 e 3.
- ✦ metade deveria ter flores brancas (**a**) classes 2 e 4.
- ✦ metade deveria ter caules longos (**Bb**) classes 1 e 2.

- ✦ metade deveria ter caules curtos (**b**) classes 3 e 4.

Das 45 fecundações realizadas no segundo ano resultaram 187 sementes, das quais só 166 alcançaram a fase de floração no terceiro ano. Entre essas, as classes separadas apareceram com os seguintes valores:

classe	cor da flor	caule	nº de vezes
1	vermelho-violeta	longo	47
2	branca	longo	40
3	vermelho-violeta	curto	38
4	branca	curto	41

Portanto apareceram:

- ✦ cor vermelho-violeta da flor (**Aa**) em 85 plantas
- ✦ cor branca da flor (**a**) em 81 plantas
- ✦ caule longo (**Bb**) em 87 plantas
- ✦ caule curto (**b**) em 79 plantas.

A teoria citada é, portanto, satisfatoriamente confirmada também por este experimento.

Para os caracteres cor e forma da vagem e posição das flores foram realizados experimentos em pequena escala, e os resultados obtidos concordaram plenamente. Todas as combinações que eram possíveis pela união dos diferentes caracteres apareceram em proporções semelhantes.

Portanto, está confirmada experimentalmente a teoria de que **“os híbridos de ervilhas formam células-ovo e grãos de pólen que, em suas constituições, apresentam em igual número todas as formas constantes que resultam da combinação dos caracteres unidos na fecundação”**.

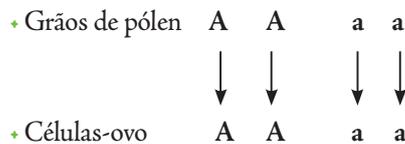
A diferença de formas na descendência dos híbridos, bem como as proporções em que são observáveis podem ser explicadas pelo princípio deduzido anteriormente. O caso mais simples é a série de desenvolvimento de cada par de caracteres diferentes. Esta série é representada pela expressão $A + 2Aa + a$, na qual **A** e **a** significam as formas com caracteres constantes e **Aa** a forma híbrida. Inclui quatro indivíduos, em três classes diferentes. Na formação destes, células-ovo e grãos de pólen das formas **A** e **a**, em média,

participam na fecundação com igual frequência. Portanto, cada forma ocorre duas vezes, já que quatro indivíduos são formados. Consequentemente, participam da fecundação:

- ✦ Os grãos de pólen $A + A + a + a$
- ✦ As células-ovo $A + A + a + a$

O tipo de pólen que se unirá com cada tipo de célula-ovo é, portanto, simplesmente uma questão de acaso. De acordo com a lei da probabilidade sempre acontecerá, na média de muitos casos que, cada tipo de pólen, **A** e **a**, se unirá com igual frequência com cada tipo de célula-ovo **A** e **a**.

Consequentemente, na fecundação um dos dois grãos de pólen **A** se unirá com a célula-ovo **A** e o outro com a célula-ovo **a**, do mesmo modo que um dos grãos de pólen se unirá com a célula-ovo **A** e o outro com a célula-ovo **A**.



O resultado da fecundação pode se tornar claro colocando-se sob a forma de fração os símbolos dos grãos de pólen e células-ovo que se unem; aqueles para os grãos de pólen, acima da linha, e aqueles para as células-ovo, abaixo da mesma. Assim teremos:

$$A/A + A/a + a/A + a/a$$

No primeiro e quarto termos, as células-ovo e os grãos de pólen são do mesmo tipo, consequentemente, o produto da união deverá ser constante, isto é, **A** e **a**. Por outro lado, no segundo e



terceiro voltam a se unir os dois caracteres que diferenciam os estoques; portanto, as formas resultantes desta fecundação são idênticas aos híbridos dos quais vieram. Ocorre, portanto, uma hibridação repetida. Isto explica o fato notável de que os híbridos são capazes de produzir, além das duas formas parentais, descendentes iguais a si próprios, A/a e a/A que dão a mesma união Aa , já que, como anteriormente citado, a procedência dos dois caracteres, se do pólen ou do ovo, não altera o resultado da fecundação. Nós podemos escrever então:

$$A/A + A/a + a/A + a/a = A + 2Aa + a$$

Isto representa o resultado médio da autofecundação dos híbridos quando um par de caracteres está presente neles. Entretanto, em flores e plantas individuais as proporções nas quais as diferentes formas são produzidas podem sofrer variações consideráveis.

Além do fato de que as proporções nas quais os dois tipos de células-ovo ocorrem nos ovários somente poderem ser consideradas como iguais, em média; o tipo de pólen que fertilizará cada um dos tipos de célula-ovo é mera questão de acaso. Por esta razão, os diversos valores devem necessariamente estar sujeitos à flutuação e, inclusive, são possíveis casos extremos, como os descritos anteriormente nos experimentos sobre a forma da semente e a cor do endosperma. As proporções numéricas verdadeiras só podem ser deduzidas através de uma média obtida pela soma de tantos valores individuais quantos sejam possíveis.

Quanto maior a amostragem, maior será a eliminação dos efeitos do acaso.

A série de desenvolvimento para híbridos, nos quais dois tipos de caracteres estão unidos, contém nove formas diferentes, entre 16 indivíduos, a saber:

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

Entre os caracteres contrastantes dos estoques originais Aa e Bb , são possíveis quatro combinações constantes. Consequentemente, os híbridos produzem as quatro formas correspondentes de célula-ovo e grãos de pólen, AB , Ab , aB , ab , e cada uma delas deverá aparecer, em média, quatro vezes na fecundação, já que 16 indivíduos estão incluídos na série. Portanto, os participantes na fecundação são:

- ✦ Grãos de pólen
 - ✦ $AB + AB + AB + AB +$
 - ✦ $Ab + Ab + Ab + Ab +$
 - ✦ $aB + aB + aB + aB +$
 - ✦ $ab + ab + ab + ab$
- ✦ Células-ovo
 - ✦ $AB + AB + AB + AB +$
 - ✦ $Ab + Ab + Ab + Ab +$
 - ✦ $aB + aB + aB + aB +$
 - ✦ $ab + ab + ab + ab$

No processo de fecundação cada forma de pólen une-se, em média, com igual frequência com cada forma de célula-ovo. Desta maneira, cada um dos quatro grãos de pólen AB une-se uma vez com cada uma das formas de célula-ovo AB , Ab , aB , ab . Precisamente da mesma maneira os demais grãos de pólen das formas Ab , aB e ab unem-se com todas as outras células-ovo.

Obteremos, portanto:

$$AB/AB + AB/Ab + ab/ab$$

ou

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

De uma maneira exatamente igual se apresenta a série de desenvolvimento dos híbridos, quando três tipos de caracteres estão neles reunidos. Os híbridos formam oito tipos distintos de células-ovo e grãos de pólen – ABC , Abc , AbC , Abc , aBC , aBc , abc e cada forma de pólen une-se novamente, em média, uma vez com cada forma de célula-ovo.

A lei das combinações de diferentes caracteres que governa o desenvolvimento dos híbridos tem fundamento e explicação no princípio enunciado de que os híbridos produzem células-ovo e grãos de pólen, os quais representam, em números iguais, todas as formas constantes que resultam da combinação dos caracteres agrupados na fecundação.

