

## EXPERIMENTOS DE HIBRIDAÇÃO EM PLANTAS<sup>1</sup>

Gregor Mendel

(Apresentado nas reuniões de 8 de fevereiro e 8 de março de 1865)

### Observações introdutórias

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

Numerosos observadores, tais como Kölreuter, Gärtner, Herbert, Lecoq, Wichura e outros, dedicaram a este objetivo parte de suas vidas com inesgotável perseverança. Especialmente Gärtner, em seu trabalho *Die bastarderzeugung 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 que têm que ser enfrentadas em experimentos dessa natureza. Só poderá chegar-se a uma decisão final quando dispusermos dos resultados dos experimentos detalhados realizados com plantas pertencentes às mais diferentes ordens.

Aqueles que conhecem 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 estabelecer com precisão suas relações estatísticas.

Realmente, requer alguma coragem compreender um trabalho tão extenso, entretanto, parece ser o único caminho correto pelo qual podemos finalmente alcançar a solução de uma questão de tanta importância em relação à história da evolução das formas orgânicas.

O trabalho aqui apresentado reúne os resultados de um experimento detalhado. Esse experimento se limitou praticamente a um pequeno grupo de plantas e agora, após oito anos de duração, está concluído em seus aspectos essenciais. Se o plano segundo o qual os experimentos foram conduzidos e executados foi o mais adequado para alcançar os fins desejados é deixado à benévola decisão do leitor.

---

<sup>1</sup> A tradução para o inglês da edição original em alemão foi publicada em 1901, em Londres, no *Journal of Royal Horticultural Society* e reimpressa em 1902, com autorização do Conselho daquela Sociedade, com anotações de rodapé e pequenas mudanças sugeridas por W. Bateson colocadas entre ( ). O trabalho original foi publicado no *Verhandlungen naturforschender Verein in Brünn, Abhandlungen, IV*. 1865, editado em 1866. Esta versão em português foi feita por M. A. Q. R. Pererira a partir da tradução publicada por Bateson.

## Seleção das plantas utilizadas

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

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

Estas plantas devem, necessariamente:

- 1) Possuir caracteres contrastantes e constantes.
- 2) Produzir híbridos que durante o período de floração sejam protegidos da influência de qualquer pólen estranho, ou apresentem tal proteção. Esses híbridos e sua descendência não devem apresentar reduções drásticas de fertilidade nas gerações sucessivas.

Se durante os experimentos ocorrer, acidentalmente, fecundação por pólen estranho, e este 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 à sua estrutura floral peculiar. Experimentos realizados com diversos membros desta família levaram à conclusão de que o gênero *Pisum* possuía as características necessárias.

Algumas formas inteiramente distintas deste gênero 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 próximos 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. Outras vantagens que vale a pena mencionar são a facilidade de cultivo dessas plantas em hortas ou vasos e seu período de crescimento relativamente curto. 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 e por meio de pinças os estames são cuidadosamente extraídos. Depois disto, o estigma pode ser polvilhado com o pólen desejado.

No total, 34 variedades distintas de ervilhas foram obtidas de diversos produtores e submetidas a dois anos de triagem. Em uma das variedades foram observadas, entre um grande número de plantas semelhantes, algumas formas nitidamente diferentes. Essas, entretanto, não variaram no ano seguinte e coincidiam completamente com outra variedade obtida do mesmo jardineiro, portanto, as sementes foram, sem dúvida, acidentalmente misturadas. Todas as demais variedades produziram descendência perfeitamente constante e igual e nenhuma diferença inicial foi notada durante os dois anos de observação. Para a polinização foram selecionadas 22 dessas variedades 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 a uma mesma espécie os indivíduos que em circunstâncias idênticas

apresentam caracteres semelhantes, nenhuma dupla dessas variedades poderia ser classificada como pertencentes a uma espécie. Entretanto, de acordo com a opinião de especialistas, a maioria pertence à espécie *Pisum sativum*, enquanto as restantes são consideradas e classificadas ou como subespécie de *P. sativum*, ou como espécies independentes tais como *P. quadratum* e *P. umbeliatum*. 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, se tem visto que é impossível traçar tanto uma linha definida separando os híbridos de espécies e de variedades, bem como entre as espécies e suas próprias variedades.

### **Divisão e distribuição dos experimentos**

Numerosos experimentos têm demonstrado que se duas plantas que diferem constantemente em um ou diversos caracteres são cruzadas, os caracteres comuns a ambas são transmitidos sem mudanças para os híbridos e sua descendência, mas cada par de caracteres diferentes se une no híbrido para formar um novo caráter, o qual é geralmente variável na descendência deste híbrido. O objetivo do experimento foi observar essas variações em cada par de caracteres distintos e deduzir a lei segundo a qual eles aparecem nas gerações sucessivas. Portanto, o experimento se divide em tantos experimentos quantos forem os caracteres distintos presentes nas plantas experimentais.

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

Os caracteres selecionados para os experimentos estão relacionados com as diferenças:

1. na forma da semente madura. Estas são redondas ou arredondadas, com depressões, se as possuir, na superfície e sempre pouco profundas (praticamente lisas); ou são irregularmente angulosas e fortemente enrugadas (*P. quadratum*).
2. na cor do albúmem da semente (endosperma). 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. na cor do tegumento das sementes. Ele é branco, caráter com o qual a cor branca das flores está constantemente correlacionada, ou é cinza, cinza-pardo ou marrom-couro com ou sem pintas violetas, nesses casos, a cor do estandarte da flor é violeta e a das asas púrpura, o caule tem nas axilas das folhas um matiz avermelhado. As sementes com tegumento cinza tornam-se marrom-escuras em água fervente.
4. na forma das vagens maduras. Elas são intumescidas, sem estreitamentos, ou têm constrictões profundas entre as sementes sendo mais ou menos enrugadas (*P. saccharatum*).

5. na cor das vagens não maduras. Elas podem ser verdes (claras ou escuras) ou amarelas brilhantes. Desta coloração participam os caules, as veias das folhas e o cálice.<sup>2</sup>
6. 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. no comprimento do caule. O comprimento do caule é muito variável em 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 com este caráter sempre se cruzou os caules mais longos (entre 182 e 213 cm) com os mais curtos (entre 23 e 46 cm).

Cada duas características enumeradas anteriormente foram unidas por fecundação cruzada. Foram realizados:

1° teste	60 fecundações	em 15 plantas
2° teste	58 fecundações	em 10 plantas
3° teste	35 fecundações	em 10 plantas
4° teste	40 fecundações	em 10 plantas
5° teste	23 fecundações	em 5 plantas
6° teste	34 fecundações	em 10 plantas
7° 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 somente formam poucas sementes defeituosas.

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

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

Deve-se fazer menção às circunstâncias que tornam possível a introdução de pólen estranho. Isto ocorre, por exemplo, em alguns casos raros em que certas partes de uma flor,

---

<sup>2</sup> Uma espécie possui vagem vermelho-amarronzada que quando madura se torna violeta e azul. Experimentos utilizando esta variante foram apenas iniciados no ano passado.

que em outros aspectos é completamente normal, murcham resultando em exposição parcial dos órgãos reprodutores. Foi também observado, um desenvolvimento defeituoso da carena, devido ao qual o estigma e anteras permanecem 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 é incapaz de perturbar o resultado geral. Entre as mais de 1000 plantas 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.

### **(F<sub>1</sub>) A forma dos híbridos**

Os experimentos que, no passado, foram realizados com plantas ornamentais forneceram evidências de que os híbridos, via de regra, não são exatamente intermediários entre espécies parentais. Em alguns dos caracteres mais visíveis, por exemplo, aqueles que se refere à forma e tamanho das folhas, a pubescência de diversas partes etc., 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 maneira com 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 na hibridização intactos ou quase sem mudanças e 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 dominante pertence ao parental formador da semente ou ao parental doador do pólen, a forma do híbrido é a mesma em ambos os casos. Este fato foi também enfatizado por Gärtner com a observação 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 doadora de pólen.

Dos caracteres usados nos experimentos são dominantes:

1. a forma redonda e lisa da semente, com ou sem depressões suaves.
2. a cor amarela do endosperma da semente (cotilédone).
3. a cor cinza, cinza-pardo 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, veias 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 dois pais é usualmente superado pelo híbrido, um fato que só é possível atribuindo-se à maior exuberância que aparece em todas as partes da planta quando se cruzam caules de comprimentos muito diferentes. Assim, por exemplo, em repetidos experimentos caules de 30 e 182 cm produziram híbridos cujo comprimento do caule variava entre 182 e 228 cm.

As sementes híbridas, nos experimentos analisando a cor do tegumento, são freqüentemente mais pintadas e as pintas às vezes se fundem em pequenas manchas violeta-azuladas. Freqüentemente as pintas aparecem mesmo quando não estão presentes como caráter parental.

A forma da semente 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.

### **(F<sub>2</sub>) A primeira geração (obtida a partir) dos híbridos**

Nesta geração reaparecem, junto com os caracteres dominantes, também os recessivos com suas peculiaridades completamente desenvolvidas e isto ocorre 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 das vagens; a cor amarela das vagens não maduras, do pedúnculo, do cálice e das nervuras das folhas; a forma da umbela das inflorescências; e o caule anão todos reaparecem na proporção numérica dada, sem qualquer alteração essencial.

Desde que os híbridos resultantes de cruzamento recíprocos se formam 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:

Experimento 1 – Forma da semente: de 253 híbridos foram obtidas 7324 sementes no segundo ano de pesquisa. Entre elas 5474 lisas e 1850 rugosas. Daí, pode-se deduzir a proporção de 2,96 para 1.

Experimento 2 – Cor do endosperma: 258 plantas produziram 8023 sementes, sendo 6022 amarelas e 2001 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 contém em média de seis a nove sementes ocorreu com freqüência que todas as sementes eram lisas (Experimento 1) ou todas amarela (Experimento 2), por outro lado, nunca foi observado 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 formam sobre o eixo principal ou sobre um ramo lateral. Em algumas plantas somente umas poucas sementes se desenvolveram nas principais vagens formadas e essas possuíam exclusivamente um dos dois caracteres, mas 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 ilustração os primeiros dez indivíduos das duas series de experimentos.

EXPERIMENTO 1		
Forma da semente		
Planta	Lisas	Rugosas
1	45	12
2	27	8
3	24	7
4	19	10
5	32	11
6	26	6
7	88	24
8	22	10
9	28	6
10	25	7

EXPERIMENTO 2		
Cor do endosperma		
Planta	Amarelas	Verdes
1	25	11
2	32	7
3	14	5
4	70	27
5	24	13
6	20	6
7	32	13
8	44	9
9	50	14
10	44	18

Como extremos da distribuição dos dois caracteres foi obtido no experimento 1 um caso de 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 32 sementes amarelas para somente 1 verde, mas também um de 20 sementes amarelas e 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 se encontra 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) se limita ao indivíduo e não é herdada pela descendência. Em plantas vigorosas esta aparência foi notada freqüentemente. As sementes que foram danificadas por insetos durante o seu desenvolvimento variam com freqüência 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.

Experimento 3 – Cor do tegumento das sementes. Entre 929 plantas 705 produziram flores violetas e tegumento da semente cinza-pardo e 224 com flores e tegumento das sementes branco, dando proporção 3,15 para 1.

Experimento 4 – Forma da vagem. De 1181 plantas 882 tinham vagens intumescidas e 229 as tinham com constrições. Resultando 2,95 para 1.

Experimento 5 – Cor da vagem não madura. O número de plantas analisado foi 580 das quais 428 tinham vagens verdes e 152 amarelas. Conseqüentemente estavam na proporção 2,82 para 1.

Experimento 6 – Posição das flores. Entre 858 casos, 651 tinham inflorescências axiais e 207 apicais. Proporção 3,14 para 1.

Experimento 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 principal. 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. Só pode ser determinado na geração seguinte 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 caráter híbrido, por outro lado, deve manter o mesmo comportamento que na primeira geração ( $F_2$ ).

### **(F<sub>3</sub>) A segunda geração (obtida a partir) dos híbridos**

As formas que na primeira geração ( $F_2$ ) apresentavam o caráter recessivo não variam na geração seguinte ( $F_3$ ) com relação a este caráter, permanecendo constantes na descendência.

É diferente o comportamento daquelas que possuem o caráter dominante na primeira geração (descendentes dos híbridos). Destes, dois terços produzem descendência que exibem caracteres dominantes e recessivos na produção 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 os seguintes resultados:

Experimento 1 – Entre 565 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 comparado com o número de constantes é de 1,93 para 1.

Experimento 2 – De 519 plantas desenvolvidas de sementes com endosperma amarelo da primeira geração, 166 produziram exclusivamente sementes amarelas enquanto 353 produziram sementes amarelas e verdes na proporção de 3:1. Isto resulta uma divisão entre plantas híbridas e constantes na proporção de 2,13 para 1.

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

Experimento 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.

Experimento 4 – A descendência de 29 plantas tinham vagens intumescidas; da descendência de 71, por outro lado, algumas tinham vagens intumescidas e outras vagens com constrictões.

Experimento 5 – A descendência de 40 plantas deu somente vagens verdes, da descendência de 60 plantas algumas tinham vagens verdes e outras tinham amarelas.

Experimento 6 – A descendência de 33 plantas tinha somente flores axiais; da descendência de 67, por outro lado, algumas tinham somente flores axiais e outras apicais.

Experimento 7 – De 28 plantas os descendentes herdaram caules longos e das outras 72 alguns caules longos e outros caules curtos.

Em todos esses experimentos um certo número de plantas manteve constante o caráter dominante. Para determinar a proporção em que se apresentam as formas com o caráter constante, os dois primeiros experimentos têm especial importância, 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 mais ou menos, como só pode ser 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 resultou 65:35. “Portanto, a razão média de 2 para 1 aparece com certeza como fixa”.

Está demonstrado que aquelas formas que possuem o caráter dominante na primeira geração, dois terços tem 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, se transforma, 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 ( $F_2$ ) nascem diretamente das sementes dos híbridos ( $F_1$ ) “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 e recessivos (respectivamente) em igual número”.

### **As gerações subseqüentes (obtidas a partir) dos híbridos**

As proporções nas quais os descendentes dos híbridos se desenvolvem e segregam na primeira e segunda gerações são, provavelmente, as mesmas em toda a descendência subseqüente. 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 não se encontrou desvios perceptíveis. A descendência dos híbridos segregou-se em cada geração na proporção de 2:1:1 entre formas híbridas e formas constantes.

Se A for usado como símbolo de um dos dois caracteres constantes, por exemplo o A do dominante; 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 confirmam nos experimentos descritos. Observe que o número de híbridos que se origina de uma fecundação diminui a cada geração, quando comparado com o número de formas constantes, mas que, entretanto, não desaparecem totalmente. Se assumirmos uma fertilidade média igual para todas as plantas em todas as gerações, que cada híbrido forma sementes, metade das quais produz novamente híbridos, enquanto a outra metade é constante para ambos os caracteres, que aparecem em proporções iguais, a proporção do número de descendentes em cada geração pode ser vista pelo sumário 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				Proporções		
	A	Aa	a	A	Aa	a
1	1	2	1	1	2	1
2	6	4	6	3	2	3
3	28	8	28	7	2	7
4	120	16	120	13	2	15
5	496	32	496	31	2	31
n				$2^n - 1$	2	$2^n - 1$

Na 1ª geração, por exemplo,  $2^n - 1 = 1.023$ . Isso significa que cada 2.048 plantas que se originam nesta geração, 1.023 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. A tarefa seguinte consistiu em verificar se a lei do desenvolvimento, descoberta nestes, é aplicável a cada par de caracteres quando vários caracteres diferentes são associados por cruzamentos, em um mesmo híbrido. Nestes casos, com relação à forma dos híbridos, os experimentos demonstraram que estes, invariavelmente, se aproximam 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 vargem, para os outros caracteres ele se assemelha com o parental produtor de pólen. Se um dos dois tipos 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 a cor do endosperma; no segundo quanto à forma da semente, a cor do endosperma e a 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 dos híbridos por Aa, Bb e Cc.

Experimento 1

<u>AB</u>	parental produtor de sementes
<u>A</u>	forma lisa
<u>B</u>	endosperma amarelo
<u>ab</u>	parental produtor de pólen
<u>a</u>	forma rugosa
<u>b</u>	endosperma verde

As sementes fecundadas resultam lisas e amarelas como as das plantas parentais produtoras de sementes. As plantas que delas se desenvolveram produziram sementes de quatro tipos, que freqüentemente estavam presentes em uma mesma vagem. Ao todo 556 sementes foram obtidas de 15 plantas e entre elas havia:

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

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

38	sementes lisas e amarelas	<u>AB</u>
65	sementes lisas amarelas e verdes	<u>ABb</u>
60	sementes amarelas lisas e rugosas	<u>AaB</u>
138	sementes lisas amarelas e verdes e sementes rugosas amarelas e verdes	<u>AaBb</u>

Das sementes amarelas rugosas 96 formaram sementes, das quais:

28	tinham apenas sementes amarelas rugosas	aB
68	tinham rugosas amarelas e verdes	aBb

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

35	só tinham sementes lisas verdes	<u>Ab</u>
67	tinham sementes verdes lisas ou rugosas	<u>Aab</u>

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

Na descendência dos híbridos aparecem nove formas diferentes, alguma das quais em números muito desiguais. Quando foram colecionadas e ordenadas encontrou-se:

38	com o sinal <u>AB</u>
35	com o sinal <u>Ab</u>
28	com o sinal <u>aB</u>
30	com o sinal <u>ab</u>
65	com o sinal <u>ABb</u>
68	com o sinal <u>aBb</u>
60	com o sinal <u>AaB</u>
67	com o sinal <u>Aab</u>
138	com o sinal <u>AaBb</u>

O conjunto de formas pode ser classificado em três grupos essencialmente diferentes. O primeiro exclui aqueles com os sinais AB, Ab, aB e ab; eles 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 sinais ABb, aBb, Aab: esses constantes para um caráter e híbridos para o outro e variam 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 exatamente como 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, portanto de nove classes das quais 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 são do mesmo modo constantes. Quatro classes aparecem sempre duas vezes e são constantes para um caráter e híbridos para o outro. Uma classe aparece quatro vezes e é híbrida para os dois caracteres. Conseqüentemente, 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 duvida uma série combinatória na qual duas expressões, uma para os caracteres A e a e outra para B e b são combinadas. Chegamos ao número total de classes da série pela combinação das expressões:

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

## Experimento 2

<u>ABC</u>	parental produtor de sementes
<u>A</u>	forma lisa
<u>B</u>	endosperma amarelo
<u>C</u>	tegumento cinza-pardo
<u>abc</u>	parental produtor de pólen
<u>a</u>	forma rugosa
<u>b</u>	endosperma verde
<u>c</u>	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 no total 687 sementes, todas eram pintadas, cinza-pardo ou verdes, lisas ou rugosas. Dessas, no ano seguinte 639 plantas frutificaram e análises posteriores mostraram entre elas:

08 plantas <u>ABC</u>	22 plantas <u>ABCc</u>	43 plantas <u>ABbCc</u>	78 plantas <u>AaBbCc</u>
14 plantas <u>ABc</u>	17 plantas <u>AbCc</u>	36 plantas <u>aBbCc</u>	
09 plantas <u>AbC</u>	25 plantas <u>aBCc</u>	38 plantas <u>AaBCc</u>	
11 plantas <u>Abc</u>	20 plantas <u>abCc</u>	40 plantas <u>AabCc</u>	
08 plantas <u>aBC</u>	15 plantas <u>ABbC</u>	49 plantas <u>AaBbC</u>	
10 plantas <u>aBc</u>	18 plantas <u>ABbc</u>	48 plantas <u>AaBbc</u>	
10 plantas <u>abC</u>	19 plantas <u>aBbC</u>		
07 plantas <u>abc</u>	24 plantas <u>aBbc</u>		
	14 plantas <u>AaBC</u>		
	18 plantas <u>AaBc</u>		
	20 plantas <u>AabC</u>		
	16 plantas <u>Aabc</u>		

A expressão completa contém 27 termos. Desses, 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 para 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 e 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 esta de acordo com a seguinte expressão:

$$\begin{aligned} & \underline{ABC} + \underline{Abc} + \underline{AbC} + \underline{Abc} + \underline{aBC} + \underline{aBc} + \underline{abC} + \underline{abc} + \underline{2ABCc} + \underline{2AbCc} + \underline{2aBCc} + \underline{2abCc} \\ & + \underline{2ABbC} + \underline{2ABbc} + \underline{2aBbC} + \underline{2aBbc} + \underline{2AaBC} + \underline{2AaBc} + \underline{2AabC} + \underline{2Aabc} + \underline{4ABbCc} + \\ & \underline{4aBbCc} + \underline{4AaBCc} + \underline{4AabCc} + \underline{4AaBbC} + \underline{4AaBbc} + \underline{8AaBbCc}. \end{aligned}$$

Aqui também se trata de uma série. As combinações constantes que ocorreram estão de acordo com todas as que são possíveis entre os caracteres A, B, C, a, b, c: duas delas, ABC e abc, se parecem com os estoques parentais originais.

Além desses, outros experimentos foram realizados com um número menor de plantas, nos quais os caracteres restantes se uniram 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 se aplica o princípio de que “a descendência dos híbridos nos quais estão combinados diversos caracteres essencialmente diferentes exibe os termos de uma série combinatória que resulta das séries de cada par de caracteres”. Ao mesmo tempo se demonstra que: “A relação de cada par de caracteres na união híbrida é independente das outras diferenças que os dois estoques parentais originais apresentam”.

Se  $n$  representa o número de caracteres diferentes nos dois estoques originais,  $3^n$  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 de 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 por cruzamentos repetidos. Seu número é dado por  $2^7 = 128$ . Com isso é simultaneamente dada a prova prática “que os caracteres constantes que aparecem em diversas variações de um grupo de plantas podem ser obtidos em todas as associações possíveis de acordo com as leis (matemática) das combinações por meio de repetidas combinações artificiais”.

No que se refere ao tempo de floração dos híbridos, os experimentos ainda não estão concluídos. Entretanto, já pode ser dito que esse tempo situa-se quase exatamente entre aquele dos parentais produtores de sementes e grãos de pólen e que a constituição dos híbridos com respeito a esse caráter provavelmente segue a regra indicada no caso 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 à outra. Além disso, as sementes quando semeadas devem ser todas colocadas na terra com a mesma profundidade para que germinem simultaneamente.

Também durante o período de floração, deve ter-se em conta as variações bruscas de temperatura e o parcial adiantamento ou retardo 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, que permitem nas plantas utilizadas um 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 outra metade é constante, ocorrendo em igual proporção os caracteres dos parentais produtores de sementes e pólen, respectivamente.

Se diversos caracteres 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 completamente a aceitação do princípio de que uma relação similar existe em outros caracteres que aparecem menos claramente definidos nas plantas e, portanto, não puderam ser incluídos nos diversos experimentos realizados. Um experimento com pedúnculos de diferentes comprimentos deu em conjunto resultados bastante satisfatórios, ainda que a diferenciação e o arranjo em série das formas não pudesse ser efetuado com a segurança que é indispensável para que os experimentos sejam considerados corretos.

### **As células reprodutoras dos híbridos**

Os resultados dos experimentos descritos anteriormente levaram a novos experimentos cujos resultados parecem apropriados para permitir 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. Segundo indicam as experiências, confirmadas em todos os casos, descendência constante só pode ser formada quando célula-ovo e grão de pólen fecundante têm caracteres iguais, de maneira que ambos possuem material para criar indivíduos completamente semelhantes, no caso de fecundação normal de espécies puras. Por conseguinte, devemos aceitar como certo que fatores exatamente semelhantes atuem também na produção das formas constantes nas plantas híbridas. 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 se formam tantas classes de grãos de pólen quantas forem as formas de combinações constantes possíveis e que essa células-ovo e grãos de pólen têm combinação interna concorrente com a das formas separadas.

De fato é possível demonstrar teoricamente que esta hipótese seria suficiente para explicar o desenvolvimento dos híbridos em gerações separadas, se pudessemos 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.

Para submeter essas suposições a uma prova experimental, os seguintes 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:

<u>AB</u>	parental produtor de sementes
<u>A</u>	forma lisa
<u>B</u>	endosperma amarelo
<u>ab</u>	parental produtor de pólen
<u>A</u>	forma rugosa
<u>b</u>	endosperma verde

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

1. Os híbridos com pólen de AB.
2. Os híbridos com 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 indicadas 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 requerer a formação de números iguais dos vários tipos de células-ovo e grãos de pólen, ela não requer que isso 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 o quarto foram para decidir sobre os grãos de pólen. Como evidenciado pela demonstração acima, o primeiro e o terceiro assim como o segundo e o quarto experimentos deveriam produzir precisamente as mesmas combinações e inclusive no segundo ano os resultados deveriam ser parcialmente visíveis na forma e 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 imprimir suas peculiaridades em todas as sementes. Portanto, se a teoria estiver correta, todas as sementes deveriam 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 amarelas, outra é híbrida na forma, mas constante para o caráter recessivo de cor, por isso, as sementes são lisas e verdes; a terceira é constante para o caráter recessivo para forma, mas híbrida para cor, conseqüentemente as sementes são rugosas e amarelas, a quarta é constante para os dois caracteres recessivos, então as sementes são rugosas e verdes. Conseqüentemente nesses experimentos eram esperados quatro tipos de sementes, a saber: lisa e amarela, lisa e verde, rugosa e amarela e rugosa e verde.

A colheita cumpriu perfeitamente essas previsões. Foram obtidas:

1º Experimento: 98 sementes todas lisas e amarelas.

3º Experimento: 94 sementes todas lisas e amarelas.

2º Experimento: 31 sementes lisas e amarelas, 26 lisas e verdes, 27 rugosas e amarelas e 26 rugosas e verdes.

4º Experimento: 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, a próxima geração deve fornecer a prova final. No primeiro experimento, das sementes semeadas resultaram 90 plantas e no terceiro 87 que produziram:

1º Experimento	3º Experimento	Sementes
20	25	lisas e amarelas ( <u>AB</u> )
23	19	lisas, amarelas e verdes ( <u>ABb</u> )
25	22	amarelas, lisas e rugosas ( <u>AaB</u> )
22	21	amarelas e verdes, lisas e rugosas ( <u>AaBb</u> )

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

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

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

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

Ainda que do mesmo modo, nesses dois experimentos (provavelmente) algumas sementes não tenham germinado, as cifras obtidas no ano anterior não foram afetadas, já que cada tipo de semente originou plantas que com relação as suas sementes, eram iguais entre si e diferentes das outras. Portanto, resultaram.

2º Experimento	4º Experimento	Sementes
31	24	Plantas de forma <u>AaBb</u>
26	25	Plantas de forma <u>Aab</u>
27	22	Plantas de forma <u>aBb</u>
26	27	Plantas de forma <u>ab</u>

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

Em um experimento posterior, usou-se 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 na metade de todas as plantas, se a teoria anterior estivesse correta. A, B, a e b servem novamente para indicar os vários caracteres.

A- flores vermelho-violeta  
B- caule longo

a- flores brancas  
b- caule curto

A forma ab foi fecundada com ab produzindo o híbrido Aab. Além disso, aB foi também fecundado com ab obtendo-se o híbrido aBb. No segundo ano, foram usados para fecundação 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 Abab  
Parental fornecedor de pólen aBb  
Grãos de pólen possíveis aBab

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

AaBb + aBb + Aab + ab

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

- Metade deveria ter flores vermelho-violetas (Aa) classe 1, 3.
- Metade deveria ter flores brancas (a) classe 2, 4.
- Metade deveria ter caules longos (Bb) classe 1, 2.
- Metade deveria ter caules curtos (b) classe 3, 4.

Das 45 fecundações do segundo ano resultam 187 sementes, das quais só 166 alcançaram a fase de floração no terceiro ano. Entre essas, as classes separadas aparecem com seguintes cifras:

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.

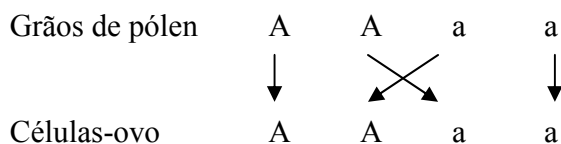
Para os caracteres cor e forma da vagem e posição das flores foram realizados experimentos em pequena escala e os resultados obtidos concordam plenamente. Todas as combinações que eram possíveis pela união dos diferentes caracteres aparecem em números quase iguais.

Portanto, está confirmada experimentalmente a teoria de que “os híbridos de ervilhas formam células-ovo e grãos de pólen que em suas constituições representam 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 respectivas proporções dos números em que são observados são suficientemente 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  $\underline{A} + 2\underline{Aa} + \underline{a}$  na qual  $\underline{A}$  e  $\underline{a}$  significam as formas com caracteres constantes e  $\underline{Aa}$  a forma híbrida. Inclui quatro indivíduos, em três classes diferentes. Na formação destes, células-ovo e grãos de pólen das formas  $\underline{A}$  e  $\underline{a}$ , em média, participam na fecundação com igual freqüência, por conseguinte, cada forma ocorre duas vezes, já que quatro indivíduos são formados. Conseqüentemente participam da fecundação:

Os grãos de pólen  $\underline{A} + \underline{A} + \underline{a} + \underline{a}$   
As células-ovo  $\underline{A} + \underline{A} + \underline{a} + \underline{a}$

Qual dos dois tipos de pólen se unirá com cada célula-ovo determinada é, portanto, simplesmente uma questão de acaso. Entretanto, de acordo com a lei da probabilidade sempre acontecerá, na média de muitos casos, que cada forma de pólen,  $\underline{A}$  e  $\underline{a}$ , se unirá com igual freqüência com cada forma de célula-ovo  $\underline{A}$  e  $\underline{a}$ , conseqüentemente, na fecundação um dos dois grãos de pólen  $\underline{A}$  se unirá com a célula-ovo  $\underline{A}$  e o outro com a célula-ovo  $\underline{a}$ , do mesmo modo que um grão de pólen  $\underline{a}$  se unirá com a célula-ovo  $\underline{A}$  e o outro a célula-ovo  $\underline{a}$ :



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 os para as células-ovo, abaixo da mesma. Assim teremos:

$$\begin{array}{cccc} \underline{A} & \underline{A} & \underline{a} & \underline{a} \\ \hline \underline{A} & \underline{a} & \underline{A} & \underline{a} \end{array}$$

No primeiro e quarto termos, as células-ovo e os grãos de pólen são do mesmo tipo, conseqüentemente, o produto da união deverá ser constante, isto é,  $\underline{A}$  e  $\underline{a}$ , por outro lado, no segundo e terceiro voltam a unir-se os dois caracteres que diferenciam os estoques, conseqüentemente, 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 se produzir, além das duas formas descendentes parentais iguais a

si próprios,  $A/a$  e  $a/A$  que dão a mesma união  $Aa$  já que, 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 é unido nela. Entretanto, em flores e plantas individuais as proporções nas quais as diferentes formas são produzidas podem sofrer variações consideráveis.

Além do fato de que os números nos quais os dois tipos de células-ovo ocorrem nos receptáculos de sementes somente podem ser considerados como iguais em média, permanece como mera questão do acaso qual dos dois tipos de pólen fertilizará cada um dos dois tipos de célula-ovo. 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 do desenvolvimento para híbridos nos quais dois tipos de caracteres estão unidos contem, nove formas diferentes, entre 16 indivíduos, a saber:

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 se une, em média, com igual freqüência com cada forma da célula-ovo, desta maneira cada um dos quatro grãos de pólen  $AB$  se une 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  $ab$  se unem com todas as outras células-ovo. Obteremos, portanto:

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

OU

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

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, abc e cada forma de pólen se une novamente em média uma vez com cada forma de célula-ovo.

A lei de combinações de diferentes caracteres que governa o desenvolvimento dos híbridos encontra sua fundamentação 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.