

# MENDELISMO: AS LEIS DA SEGREGAÇÃO E DA SEGREGAÇÃO INDEPENDENTE

## Terceira aula (T3)

Texto adaptado de:  
MOORE, J. A. Science as a Way of Knowing - Genetics. *Amer. Zool.* v. 26: p. 583-747, 1986.

### AS ORIGENS DA GENÉTICA

O ano de 1900 marca o início da Genética Moderna. Foi quando um modesto, subestimado e esquecido trabalho de um monge Agostiniano, falecido em 1884, tornou-se conhecido pela comunidade científica em geral. A área de cruzamento animal e vegetal tinha passado por um período longo e não-excitante de “ciência normal” kuhniana, mas em 1900 estava para acontecer uma notável mudança de paradigma e a Genética estava a caminho de se tornar uma Ciência com ampla capacidade de explicar fatos e de fazer previsões. O novo paradigma surgiu com a descoberta de um trabalho longo e pouco conhecido, *Versuche über Pflanzen-Hybriden*, baseado em conferências que Gregor Mendel proferiu na Sociedade de História Natural de Brünn, na Áustria (hoje Brno, na atual República Tcheca) em 8 de fevereiro e 8 de março de 1865, publicado em 1866.

A história é familiar aos professores de Biologia e uma fonte apropriada de documentos básicos é fornecida por Stern & Sherwood (1966). Dois cientistas, o holandês Hugo de Vries (1900) e o alemão Carl Correns (1900) são considerados como os primeiros a compreender a importância do que Mendel tinha feito. Um terceiro cientista, o austríaco Erick von Tschermak, é usualmente

### Objetivos

1. Identificar as épocas da descoberta e redescoberta das leis fundamentais da hereditariedade, assim como os pesquisadores envolvidos.
2. Identificar as vantagens da ervilha para o estudo da hereditariedade.
3. Descrever os experimentos de Mendel.
4. Explicar como Mendel testou suas hipóteses sobre hereditariedade.
5. Enunciar a primeira e a segunda leis de Mendel.

incluído como um dos redescobridores mas Stern e Sherwood (1966, p. X-XI) dão razões de porque ele não merece esse reconhecimento.

De Vries havia cruzado numerosas “espécies” e variedades de plantas durante a última década do século XIX. Naquela época, o termo “espécie” era às vezes aplicado para plantas cultivadas que diferiam entre si por um ou poucos alelos capazes de produzir grandes alterações fenotípicas e que hoje são considerados como pertencentes à mesma espécie. De Vries adotou o ponto de vista de que estas diferentes “espécies” poderiam ser consideradas “*como constituídas de fatores independentes*” ou unidades e que, “*As unidades determinantes dos caracteres específicos das espécies devem ser consideradas, nesse sentido, como entidades nitidamente separadas e deveriam ser estudadas como tal. Elas deveriam ser sempre tratadas como independentes umas das outras, uma vez que não há razão para ser de outro modo. Em todo experimento de cruzamento, apenas um caráter, ou um número definido deles, deve ser considerado.*”

De Vries se referiu a caracteres em estados antagônicos mas observou que somente um desses estados se expressava nos híbridos (isto é, em  $F_1$ ). Contudo quando os grãos-de-pólen e óvulos eram formados nos híbridos “*os dois estados antagônicos das características se*

*separavam, seguindo na maioria das vezes as leis simples da probabilidade”.*

De Vries verificou que essas conclusões essenciais a que havia chegado tinham sido apresentadas 35 anos antes por Mendel, cujo trabalho tinha sido esquecido e seu significado não compreendido.

A história de como De Vries tomou conhecimento do trabalho de Mendel é bem interessante. Ele não o descobriu por meio de pesquisa bibliográfica, mas por um desses acasos extraordinários que parecem ser de grande importância nas descobertas científicas. Um cientista holandês, Professor Beyerinck, sabia que De Vries estava trabalhando com hibridação de plantas e escreveu perguntando se ele não estaria interessado em uma antiga publicação sobre o assunto. Era o trabalho de Mendel. A carta e a publicação chegaram às mãos De Vries em 1900, justamente quando ele estava preparando seus próprios resultados para publicação. Ele estava preparado para compreender que estava confirmando os experimentos anteriores e mais completos de Mendel.

A história sobre Correns é igualmente interessante. Ele também tinha realizado experimentos de cruzamento com plantas e estava tentando desenvolver uma hipótese para explicar os resultados obtidos. No outono de 1899, a solução veio a ele num “estalo” que, com mais frequência do que se imagina, parece ser a origem de rupturas verdadeiramente importantes em Ciência. Pouco tempo depois ele encontrou o trabalho de Mendel e o leu. Ele publicou seus próprios resultados e mostrou sua semelhança com os de Mendel.

A famosa obra de Gregor Mendel não é um trabalho científico no sentido convencional, mas um conjunto de conferências que ele apresentou na Sociedade de História Natural de Brünn em 1865. Os dados completos nunca foram publicados mas, a parte que ele incluiu, juntamente com sua extraordinária análise dos resultados, coloca sua contribuição no mesmo nível da de Charles Darwin.

Mendel estava plenamente consciente dos experimentos de cruzamentos de plantas, normalmente chamados de hibridação, que haviam sido realizados durante anos por muitos cientistas famosos. Nenhuma lei geral havia sido proposta, como já vimos ao considerar o insucesso de Darwin no livro *Variation ...* publicado somente dois anos depois do trabalho de Mendel .

Mendel começou seus experimentos sobre hereditariedade alguns anos antes da publicação, em 1859, da obra *On the Origin of Species* e uma das razões para o que ele se propunha a fazer, como ele próprio diz, era a necessidade de “*se chegar a uma solução para a questão, cujo significado para a história evolutiva da vida não deve ser subestimado.*” Assim, o trabalho de Mendel começou como “Ciência normal” dentro do paradigma da Teoria da Evolução. Somente mais tarde é que ele iria se tornar o início de um novo paradigma – A Genética mendeliana. Este é um ponto interessante, pois mostra como uma descoberta em um determinado campo da Ciência pode ser de grande importância para outro campo.

## MATERIAL E MÉTODOS USADOS POR MENDEL

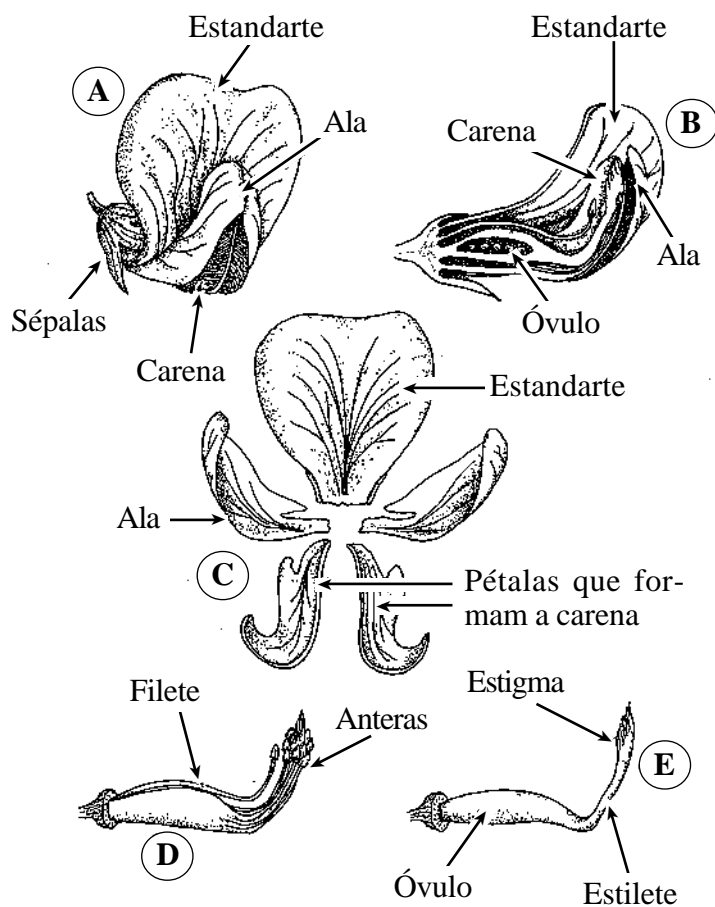
### Características favoráveis da ervilha

Na metade do século XIX, as pessoas interessadas em hibridação de plantas tinham uma riqueza de material à sua disposição. Numerosas variedades de uma mesma espécie, tanto de plantas comestíveis como ornamentais, tinham sido selecionadas. Muitas das variedades diferiam bastante entre si; algumas eram tão diferentes que chegavam a ser consideradas espécies distintas e recebiam nomes científicos próprios.

Mendel decidiu trabalhar com ervilhas e começou com 34 variedades. Ele as cultivou por duas estações para estar seguro de que elas eram capazes de se cruzar e produzir descendência fértil. No final reduziu o número a 22 variedades. (Fig. 9)

As ervilhas tinham vantagens importantes. Além de existir muitas variedades disponíveis, como já mencionamos, elas eram fáceis de se cultivar e seu tempo de geração era curto. Os descendentes obtidos por cruzamento entre as variedades eram férteis. A estrutura da flor também era importante. Os estames e pistilos ficavam encobertos pelas pétalas e, se as flores fossem cobertas para evitar a ação dos insetos, elas se autofecundavam, isto é, o pólen caía sobre o estigma da mesma flor.

Apesar disso, era possível fazer cruzamentos experimentais removendo as anteras antes da maturação da flor e, mais tarde, colocando pólen de outra planta sobre o estigma. Assim, Mendel podia cruzar qualquer uma das suas variedades



**Figura 9.** Representação esquemática da flor de ervilha (*Pisum sativum*). A. Flor inteira. B. Corte longitudinal da flor. C. Pétalas isoladas. D. Estames envolvendo o pistilo. E. Pistilo. (Redesenhada de Rawitscher, F. *Elementos básicos de Botânica*. São Paulo: Nacional, 1967)

ou, se ele deixasse as flores intactas, a próxima geração seria resultado da autofecundação.

### A análise matemática

Aqueles que já ensinaram Genética mendeliana sabem que muitos estudantes têm dificuldade com a Matemática. Isso poderá se tornar mais fácil quando chegarmos a 1903 e colocarmos as unidades hereditárias nos cromossomos, mas vale fazer um pequeno esforço agora para entender alguns aspectos críticos do modelo mendeliano como, por exemplo, a proporção 3 : 1 para um par de estados contrastantes de um caráter pode ser expandida para a proporção 9 : 3 : 3 : 1 quando se trata de dois pares de estados de dois caracteres.

Em minha experiência, um dos princípios mais difíceis para os estudantes é aprender que 1/4 de 1/4 não é 1/2 nem 1/8, mas 1/16. Além disso, os estudantes devem perceber que a proporção 3 : 1 é

o mesmo que dizer que 3/4 da amostra é de um tipo e 1/4 da amostra é de outro tipo ou então que 75% é de um tipo e 25% de outro.

Na discussão do experimento de Mendel que se segue procurou-se apresentar o tópico de uma maneira que auxilie a compreensão e permita uma apreciação a altura do que Mendel fez.

## OS RESULTADOS DE MENDEL

### As características estudadas

Por meio de cruzamentos genéticos tenta-se descobrir a base hereditária das diferenças; ao mesmo tempo as informações obtidas podem nos ajudar a entender porque indivíduos de uma mesma espécie se parecem tanto entre si. Não se cruzam indivíduos geneticamente idênticos na esperança de se descobrirem leis da herança. Por isso Mendel escolheu variedades de ervilhas que diferiam entre si. A diferença era em relação aos estados das características entre as diversas variedades. Assim, algumas de suas variedades tinham sementes lisas enquanto que em outras as sementes eram rugosas

(angulosa seria a melhor tradução do termo usado por ele); algumas das suas variedades tinham sementes amarelas e outras, verdes. Ao todo, ele usou 7 caracteres, que apresentavam estados contrastantes, como se segue:

CARÁTER AFETADO	ESTADO
Textura da semente	lisa ou rugosa
Cor da semente	amarela ou verde
Revestimento da semente	colorido ou branco
Textura da vagem	inflada ou enrugada
Cor da vagem	verde ou amarela
Posição da flor	axilar ou apical
Comprimento do caule	longo ou curto

Variedades apresentando estados contrastantes de caracteres foram cruzadas por meio da remoção das anteras ainda imaturas das flores de uma variedade e colocação de pólen de outra varie-

dade, sobre seus estigmas. A primeira geração híbrida, ou  $F_1$  (abreviatura para *first Filial generation*) para usarmos um termo introduzido mais tarde, dava um resultado uniforme: todos as plantas  $F_1$  exibiam o estado da característica de um dos genitores. Mendel chamou de **dominante** o estado da característica que aparecia nas plantas  $F_1$ , em contraste com o estado da característica que não aparecia, por ele chamado de **recessivo**.

Estes resultados, tão familiares hoje em dia, eram bastante inesperados naquela época. Embora outros casos semelhantes ao obtido por Mendel já houvessem sido descritos, a regra geral era a de que os indivíduos de  $F_1$  apresentassem estados de caracteres intermediários aos dos pais. E na maioria dos casos, isso ocorria por uma simples razão: se as variedades diferirem em diversas características os indivíduos  $F_1$  serão, em geral, mais ou menos intermediários entre os tipos parentais. Mas Mendel concentrou-se na análise da herança dos detalhes, ou seja, dos caracteres isolados, e não do indivíduo como um todo. Nesse sentido, ele esqueceu da planta como um todo e questionou somente se as ervilhas tinham sementes lisas ou rugosas, se eram altas ou baixas etc.

As plantas  $F_1$  foram protegidas para não serem polinizadas pelos insetos e, em consequência se autofecundaram. De novo, os resultados foram uniformes. Para cada um dos sete tipos de cruzamento originais entre plantas com estados de caráter contrastantes, a descendência  $F_2$  assemelhava-se a um ou outro genitor da geração P. Ele nunca encontrava intermediários.

### A proporção 3 : 1

Enquanto que a maioria dos cultivadores de plantas tinha descrito somente o reaparecimento de ambas as variedades em  $F_2$  (abreviatura para *second Filial generation*), Mendel fez uma coisa simples e extraordinária. Ele contou o número de indivíduos com cada característica. Os resultados para os sete tipos de cruzamentos foram os mesmos: a proporção de três plantas com a característica dominante para uma com a recessiva. Ou nós podemos dizer  $3/4$  (75%) de  $F_2$  apresentava o estado dominante e  $1/4$  (25%), o estado recessivo da característica analisada (Tab. 1).

Estas proporções e porcentagens eram derivadas dos dados brutos observados. Por exemplo, no caso do cruzamento de plantas puras de sementes lisas com plantas puras de sementes rugosas, Mendel obteve 7324 sementes  $F_2$  das quais 5474 eram lisas e 1850, rugosas – uma proporção de 2,96 para 1. O cruzamento de plantas “puras” de sementes amarelas com plantas “puras” de sementes verdes produziu 8023 sementes  $F_2$  das quais 6022 eram amarelas e 2001, verdes – uma proporção de 3,01 para 1. Podemos ver que Mendel tinha razão em suspeitar que a resposta teórica deveria ser 3 : 1 e não 3,01 para 1. Estes eram cruzamentos mono-íbridos, isto é, envolviam só um caráter com dois estados contrastantes.

**Tabela I.** Resultados obtidos por Mendel em cruzamentos entre variedades de ervilha.

Tipos de cruzamento entre plantas “puras”	Características das plantas $F_1$	Autofecundação de $F_1$	Plantas $F_2$	Razão entre os tipos $F_2$
1. Textura das sementes Lisa X Rugosa	Sementes lisas	Lisa X Lisa	5474 lisas 1850 rugosas 7324 (total)	2,96 : 1
2. Cor das sementes Amarela X Verde	Sementes amarelas	Amarela X Amarela	6022 amarelas 2001 verdes 8023 (total)	3,01 : 1
3. Cor da casca das sementes Cinza X Branca	Semente de casca cinza	Cinza X Cinza	705 cinzas 224 brancas 929 (total)	3,15 : 1
4. Textura das vagens Inflada X Comprimida	Vagens infladas	Inflada X Inflada	882 infladas 299 comprimidas 1181 (total)	2,95 : 1
5. Cor das vagens Verde X Amarela	Vagens verdes	Verde X Verde	428 verdes 152 amarelas 580 (total)	2,82 : 1
6. Posição das flores Axilar X Terminal	Flores axilares	Axilar X Axilar	651 axilares 207 terminais 858 (total)	3,14 : 1
7. Comprimento do caule Longo X Curto	Caule longo	Longo X Longo	787 longos 277 curtos 1064 (total)	2,84 : 1

## A proporção 9 : 3 : 3 : 1

Quando Mendel seguiu a herança de duas características com dois pares de estados contrastantes, no cruzamento diíbrido, foram obtidos novamente, resultados uniformes. As plantas da geração  $F_1$  exibiam os dois estados dominantes das características analisadas e, em  $F_2$ , apareciam quatro tipos de planta na proporção de 9 : 3 : 3 : 1. Isto é, 9/16 de  $F_2$  mostrava ambos os estados dominantes, 3/16 mostrava um dominante e outro recessivo, 3/16 mostrava o outro dominante e o primeiro recessivo e 1/16 tinha ambos os estados recessivos dos caracteres.

Assim, quando as plantas cruzadas na geração original P eram do tipo liso-amarelo e rugoso-verde, todos os  $F_1$  apresentavam sementes do tipo liso-amarelo. Na geração  $F_2$ , Mendel obteve 315 sementes do tipo liso-amarelo, 108 liso-verde, 101 rugoso-amarelo e 32 rugoso-verde. Para um total de 556, a proporção dos diferentes tipos foi de 9,8 : 3,4 : 3,2 : 1. Estas proporções representam os dados reais, mas Mendel propôs a hipótese de que o resultado teórico esperado deveria ser 9 : 3 : 3 : 1.

Agora nosso problema é analisar como a proporção 3 : 1 está relacionada com a 9 : 3 : 3 : 1.

No cruzamento amarelo com verde, a geração  $F_2$  seria 3/4 amarela e 1/4 verde; no cruzamento liso e rugoso,  $F_2$  seria 3/4 lisa e 1/4 rugosa.

Uma pergunta que se pode fazer nesse ponto é se com base nessas informações seria possível prever a proporção de 9 : 3 : 3 : 1 obtida em  $F_2$ ? Para muitos essa pergunta parecerá um problema insolúvel, mas a análise a seguir resolve a questão.

Quando duas ou mais características com estados contrastantes estão envolvidas, pode-se verificar que a proporção 3 : 1 ainda é mantida se considerarmos cada característica individualmente. Verifique no cruzamento mencionado acima (liso-amarelo x rugoso-verde) que a proporção 3 : 1 é mantida para cada um dos pares de estados das características consideradas.

---

[Não devemos nos esquecer que Mendel era professor de Física; teria havido aqui uma influência do pensamento de Galileu? “Para Galileu, o objetivo da investigação era o conhecimento da Lei, captada na própria natureza, pela observação dos fenômenos, confirmada pela experimentação e matematicamente quantificada”]

Isso pode ser verificado também matematicamente. Considere a proporção 9/16 liso-amarelo: 3/16 liso-verde: 3/16 rugoso-amarelo: 1/16 rugoso-verde. Considerando o par liso/rugoso separadamente, temos  $9/16 + 3/16 = 12/16$  de sementes do tipo liso e  $3/16 + 1/16 = 4/16$  do tipo rugoso. Desde que  $12/16 = 3/4$  e  $4/16 = 1/4$ , nós observamos a proporção 3:1 para esse par de características. O mesmo é verdadeiro para o par amarelo-verde.

Assim, se nós perguntarmos em que frequências aparecerão os indivíduos  $F_2$  de um cruzamento diíbrido, a resposta pode ser obtida com uma simples multiplicação de frações. Assim, dos 3/4 que serão lisos, 3/4 serão também amarelos e 1/4 será verde; portanto  $3/4 \times 3/4$ , ou 9/16, serão lisos e amarelos e  $3/4 \times 1/4$ , ou 3/16, serão lisos e verdes. Do 1/4 de  $F_2$  que será rugoso, 3/4 serão também amarelos e 1/4 será verde. Logo,  $1/4 \times 3/4$  (ou 3/16) serão rugosos-amarelos e  $1/4 \times 1/4$  (ou 1/16) será rugoso-verde. Esta é a derivação da proporção 9 : 3 : 3 : 1.

Estas regularidades foram observadas por Mendel em todos os seus cruzamentos. Por isso, ele achou que devia haver um princípio fundamental responsável por elas. E havia.

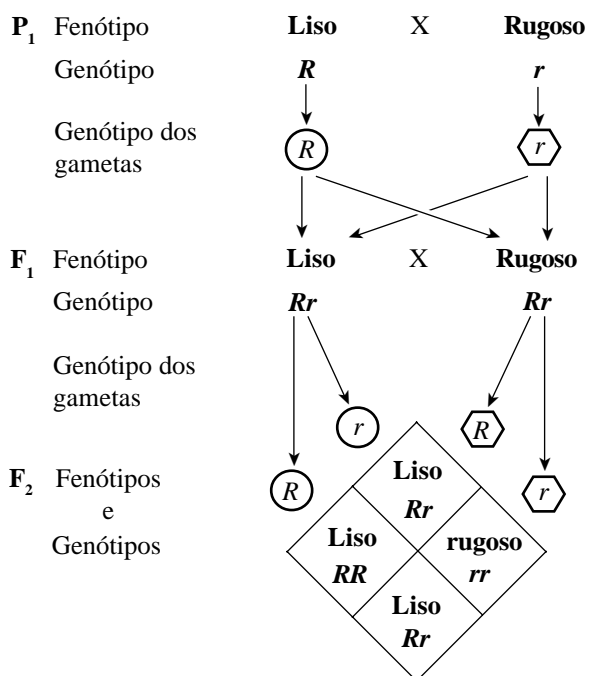
## MODELO PARA CRUZAMENTO MONOÍBRIDO

A figura 10 é um modelo que explica a hipótese que Mendel propôs para os cruzamentos monoíbridos. Tanto o esquema quanto a terminologia seriam padronizados meio século mais tarde, no início do século XX.

A primeira coisa que um leitor atento notaria é um “erro” nos genótipos da geração P. Eles estão mostrados como haplóides ao invés de diplóides e isto levanta um ponto muito importante em nosso estudo sobre conceitos genéticos. Mendel usou os símbolos de genótipo para indicar os *tipos* de fatores hereditários, e não seu *número* por gameta. Os gametas parentais *lisos* poderiam conter inúmeros fatores **R**, e não somente um, como se acredita hoje. A autopolinização de linhagens puras *lisas* produzia apenas descendência *lisa*, pois seus gametas só podiam conter fatores **R**. (As letras maiúsculas e minúsculas indicam que um alelo é dominante ou recessivo, respectivamente.)

## A pureza dos gametas

No cruzamento entre plantas “puras” de sementes lisas com plantas de sementes rugosas poderia haver apenas um tipo de descendência (**Rr**) já que há somente um tipo de pólen e um tipo de óvulo. Quando estas plantas  $F_1$  amadureceram, cada flor produziu óvulos e grãos de pólen. Agora, surge um dos aspectos mais importantes do modelo de Mendel: **ele assumiu que um gameta poderia apresentar fatores de hereditariedade de apenas um tipo**, isto é, um gameta produzido pela planta  $F_1$  iria ter **R** ou **r**, mas nunca ambos (Fig. 10).



**Figura 10.** Modelo de um cruzamento mendeliano monoíbrido. Os genótipos dos indivíduos da geração **P** estão representados como mostrado por Mendel em seu trabalho. O quadro de cruzamento abaixo mostra a origem do **F<sub>2</sub>** (genótipos como representado atualmente) a partir de pólen e óvulos de **F<sub>1</sub>**.

Com certeza, esta idéia seria de difícil aceitação pelos geneticistas do início do século – suas mentes estavam influenciadas pelo conceito de inúmeras gêmulas. Como um gameta poderia ser “puro”, ou seja, ter gêmulas apenas do tipo **R** ou **r**?

Mendel considerou, então, que os indivíduos de  $F_1$  produziam gametas que continham ou o fator **R** ou o **r**, mas nunca ambos. Em seguida, ele assumiu que óvulos e grãos de pólen seriam combinados aleatoriamente e que as frequências dos diferentes tipos de descendentes seriam

determinadas pelas frequências dos diferentes tipos de gametas formados.

Deve-se enfatizar nesse ponto que a aparente simplicidade do esquema da figura 10, sobre a origem de  $F_2$  a partir de gametas de  $F_1$ , advém do fato de as classes genóticas de óvulos e grãos de pólen estarem em frequências iguais. Isto é, cada indivíduo produz 50% de gametas **R** (pólen ou óvulo) e 50%, **r**. As linhas representam todas as combinações que podem ocorrer – e elas ocorrem em frequências iguais. O gameta **R** da esquerda, por exemplo, supondo que seja um grão de pólen, tem igual oportunidade de se combinar com um óvulo **R** ou **r**. O mesmo é válido para o pólen **r**.

O quadro inferior da figura 10 é um outro modo convencional de apresentação que facilita o entendimento de como um cruzamento monoíbrido, pela hipótese de Mendel, resulta na proporção de 3 : 1 em  $F_1$ .

O modelo é válido para *todos* os cruzamentos que envolvem apenas um par de estados contrastantes de uma característica. No entanto, o modelo explicará os resultados apenas nas seguintes condições:

1. Em cada par de unidades hereditárias contrastantes, um membro do par é dominante e o outro recessivo. Dominância e recessividade são definições operacionais – determinadas pelo fenótipo de um indivíduo que apresenta ambos os tipos de unidades hereditárias.
2. As unidades hereditárias dominantes e recessivas, quando presentes juntas, não modificam uma à outra de modo permanente. Assim, em  $F_1$  o fator **r** do parental *rugoso*, no cruzamento da figura 10, está combinado com o fator **R** do parental *liso*. Não há expressão do fator **r** em  $F_1$ , mas em  $F_2$  1/4 dos indivíduos são *rugosos* e tão enrugados quanto um de seus avós.
3. Por algum mecanismo desconhecido por Mendel, os dois tipos de fatores segregam de tal maneira que cada gameta contém apenas um dos tipos. Assim, no exemplo, os gametas conterão **R** ou **r**.
4. Ainda por outro mecanismo também desconhecido por Mendel, os gametas que contêm **R** e aqueles que contêm **r** são produzidos em números iguais.
5. Combinações entre os grãos de pólen e os óvulos são totalmente ao acaso e a proporção da descendência resultante irá depender da proporção das diferentes classes de gametas.

## O teste da hipótese

Deve ser enfatizado que a concordância entre os dados e o modelo não é casual. Apesar dos itens 1 e 2 acima poderem ser considerados fatos, os itens de 3 a 5 são totalmente hipotéticos – foram propostos para explicar os dados. Esse é um procedimento científico perfeitamente aceitável. Este modelo deve ser considerado como uma tentativa de explicação, uma hipótese, que será confirmada ou não através de testes das deduções feitas a partir dela.

Um teste decisivo era fácil de ser realizado. A geração  $F_2$  do cruzamento representado na figura 10 era composta por três plantas com a característica dominante *lisa* para cada planta recessiva *rugosa*. No entanto, se a hipótese fosse verdadeira, as sementes *lisas* deveriam ser de dois tipos e em proporções previsíveis. Assim, para cada semente com genótipo  $R$  (lembre-se que estamos usando ainda o esquema de Mendel e, portanto, não falamos em  $RR$ ), haveria duas  $Rr$ .

Não era possível distinguir visualmente as sementes  $R$  e  $Rr$ , mas se elas fossem plantas e ocorresse autofertilização de suas flores, a descendência daria a resposta. Neste caso, as plantas com genótipo  $R$  produziram apenas sementes *lisas*, enquanto as plantas com genótipo  $Rr$  dariam origem a sementes *lisas* e *rugosas*, na proporção de 3:1. Mendel deixou que as plantas  $F_2$  se autofecundassem e obteve o resultado esperado de acordo com sua hipótese.

### MODELO PARA CRUZAMENTO DIÍBRIDO

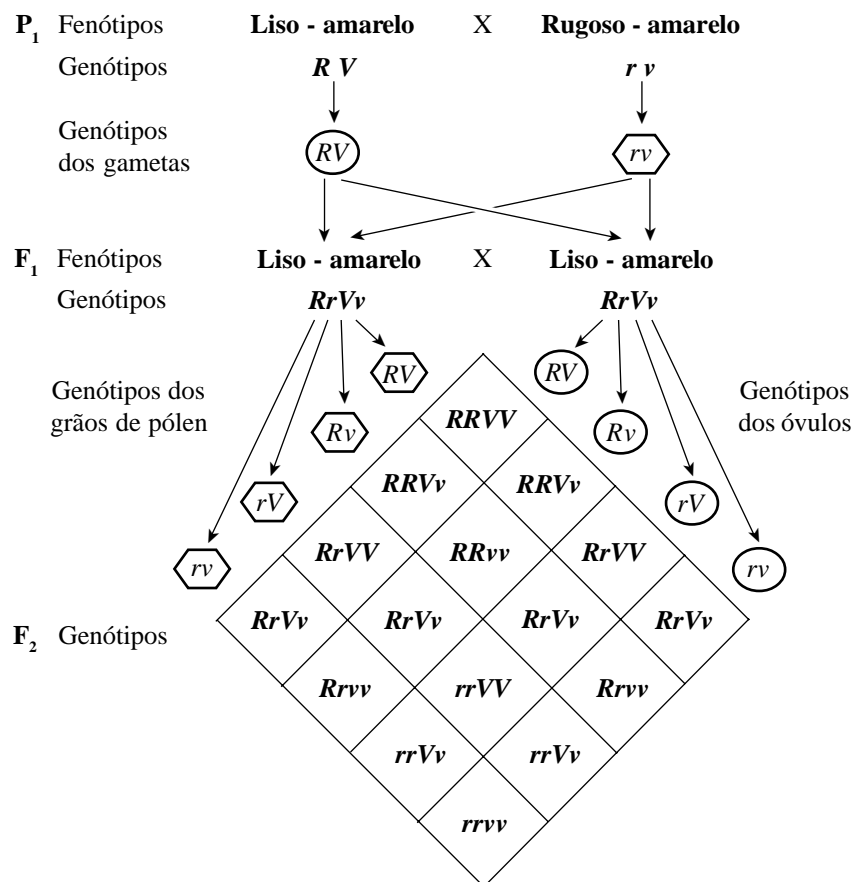
A figura 11 mostra o modelo de cruzamento diíbrido já discutido anteriormente. A linhagem pura de plantas *amarelo-lisas* foi cruzada com a linhagem pura *verde-rugosa*. Os indivíduos resultantes em  $F_1$  foram

uniformes: expressavam o fenótipo dominante dos estados contrastantes das duas características analisadas.

Na formação de gametas pelos indivíduos de  $F_1$ , Mendel assumiu, como no cruzamento monóbrido, que cada gameta receberia apenas um tipo de cada uma das duas unidades contrastantes -  $R$  ou  $r$ . O mesmo foi assumido em relação a  $V$  e  $v$ . Neste ponto, outra condição teve que ser assumida para explicar os resultados obtidos: deveria haver uma distribuição independente das unidades de cada par. Assim, cada gameta deveria ter ou  $R$  ou  $r$ , além de  $V$  ou  $v$ . Deveriam, portanto, ser formadas quatro classes, tanto de grãos de pólen quanto de óvulos:  $RV$ ,  $Rv$ ,  $rV$  e  $rv$ . O modelo também exigia que estas classes deveriam aparecer em igual frequência - 25 % cada.

### Simulação com moedas

Um jogo simples com duas moedas diferentes nos ajudará a entender a origem das quatro classes



**Figura 11.** Modelo de um cruzamento mendeliano diíbrido. Os genótipos da geração  $P$  foram representados como Mendel os teria representado. O quadro de cruzamento mostra a origem de  $F_2$  a partir de grãos de pólen e óvulos de  $F_1$  (os genótipos como representados atualmente).

de gametas. Cada moeda representará um gene e, em uma delas, “cara” representará, por exemplo, o alelo dominante **R** enquanto “coroa” será o alelo recessivo **r**. Na outra moeda, “cara” representará o alelo dominante **V** e “coroa”, o alelo recessivo **v**. As moedas são então lançadas e os resultados anotados. Se arremessos suficientes forem feitos, espera-se 1/4 de “caras” para ambas as moedas (ou seja, a categoria **RV** acima); 1/4 de “coroas” para ambas as moedas (o que corresponde à categoria **rv**); 1/4 será “cara” para uma das moedas e “coroa” para a outra (= **Rv**) e 1/4 será o contrário (= **vR**).

Quando há quatro classes de gametas não é prático usar as linhas indicativas utilizadas na figura 10; assim, na parte inferior da figura 11 há um quadro indicando todas as possíveis combinações de grãos de pólen e óvulos na produção de  $F_2$  (para simplificar, todos os genótipos foram representados como diplóides). Há 16 combinações possíveis e, se considerarmos os fenótipos, 9 das 16 são *amarelo-lisas*, 3 são *verde-lisas*, 3 são *amarelo-rugosas* e 1 é *verde-rugosa*. Isto representa uma proporção de 9:3:3:1.

Note que somente os fenótipos *amarelo-liso* e *verde-rugoso* estavam presentes nas gerações P e  $F_1$ . O modelo predizia, no entanto, que dois novos tipos de sementes deveriam aparecer: *verde-lisas* e *amarelo-rugosas*.

A seguir estão os resultados registrados por Mendel para  $F_2$ :

Fenótipo	Obtido	Esperado
lisa - amarela	315	313
lisa - verde	108	104
rugosa - amarela	101	104
rugosa - verde	32	35

Os números observados correspondiam aos obtidos experimentalmente por Mendel e os números esperados correspondiam à proporção exata de 9:3:3:1. A concordância entre os dois valores é extraordinária, como Weldon e Fisher notariam anos mais tarde.

### Outros testes da hipótese

O modelo do cruzamento diíbrido permitiu testes ainda mais requintados para a hipótese. A

hipótese predizia que, exceto as 32 sementes *verde-rugosas*, todas as outras classes consistiriam de indivíduos geneticamente diferentes, apesar de iguais na aparência. Isto pôde ser testado, plantando-se as sementes  $F_2$ , permitindo a autopolinização das plantas adultas e, então, contando-se as sementes  $F_3$ .

Primeiramente, considere as 32 sementes *verde-rugosas*. O modelo prevê que estas manteriam suas características, se autofecundadas. Tais sementes foram plantadas e 30 atingiram a fase adulta. Todas comprovaram ser *verde-rugosas*.

As 101 sementes *amarelo-rugosas* eram idênticas quanto à aparência. Podemos ver, no entanto, a partir do modelo da figura 11, que dois genótipos estão aí representados dentre os 3/16 desta categoria: um dos três é **rrVV** e os outros dois são **rrVv** (Mendel usaria **rV**, ao invés de **rrVV**, mas, para facilitar, estou usando a mesma representação da figura 11). Desta forma, uma em cada três destas sementes, o grupo **rrVV**, manteria suas características, produzindo apenas sementes *amarelo-rugosas*, por autofecundação. Já o grupo **rrVv** (duas das três), deveria produzir sementes em uma proporção de 3 *amarelo-rugosas* para 1 *verde-rugosa*. As 101 sementes foram plantadas, sendo que 96 atingiram a maturidade. Destas, 28 (onde o esperado era 32) produziram apenas sementes *amarelo-rugosas*, enquanto 68 (o esperado era 64) produziram tanto sementes *amarelo-rugosas* como *verde-rugosas* em uma proporção de 3:1. Assim, a dedução a partir da hipótese foi confirmada.

A mesma análise foi realizada com as sementes *verde-lisas*. A proporção de 3/16 desta classe deveria ser composta por 1/3 **RRvv** e 2/3 **Rrvv**. O 1/3, representado por **RRvv**, deveria produzir prole idêntica. Os 2/3 restantes deveriam produzir sementes em uma proporção de 3 *verde-lisas* para 1 *verde-rugosa*. As 108 sementes foram plantadas e 102 atingiram a maturidade. O número esperado de indivíduos que originariam descendentes todos *verde-lisas* era 34, enquanto 68 resultariam na proporção de 3 : 1. Os números observados foram 35 e 67, respectivamente.

O teste mais complexo para a hipótese baseou-se nos 9/16 de  $F_2$  que eram *amarelo-lisos*. A distribuição no quadro é a seguinte: 1 dos 9 é **RRVv**, 2 são **RRVv**, 2 são **RrVV** e 4 são **RrVv**. Assim, somente 1/9, o grupo **RRVv**, deveria

produzir prole ‘pura’. A descendência de **RRVv** estaria em uma proporção de 3 *amarelo-lisas* para 1 *verde-lisa*. Os **RrVv** deveriam produzir 3 *amarelo-lisas* para 1 *amarelo-rugosa*. E finalmente, os **RrVv**, que são iguais aos  $F_1$  na figura 11, deveriam resultar na proporção de 9:3:3:1. As 315 sementes foram plantadas e 301 chegaram à fase adulta. O modelo predizia que os números esperados em cada classe seriam, na ordem apresentada acima, 33, 67, 67 e 134. Por exemplo, 1/9 ou 33 sementes deveriam manter suas características, uma vez que o modelo previa que esse número de sementes corresponderia à **RRVV**. Mendel observou o seguinte resultado: 38, 65, 60 e 138.

O fato de  $F_2$  resultar em uma  $F_3$  que não difere significativamente da hipótese, em testes tão precisos quanto estes, é um argumento muito forte em favor da validade da hipótese. Em todos os casos os números observados foram bem próximos dos esperados. E os valores esperados basearam-se na probabilidade dos gametas se comportarem de acordo com regras precisas. No entanto, os números observados e esperados nunca foram idênticos. A probabilidade disto ocorrer equivaleria à probabilidade de obtermos 5 “caras” e 5 “coroas” em 10 lançamentos de moedas.

## AS CONCLUSÕES DE MENDEL

Os experimentos de Mendel com cruzamentos de variedades de ervilha e a notável análise que ele fez dos resultados levaram a oito importantes conclusões, arroladas a seguir. Deve-se ressaltar que, em 1865, tais conclusões eram válidas para ervilhas e somente para ervilhas. Para ter certeza, Mendel realizou alguns cruzamentos preliminares com feijão, mas os resultados foram confusos.

1. A conclusão mais importante era a de que a herança parecia seguir regras definidas e relativamente simples. Mendel propôs um modelo que poderia explicar os dados de todos os seus cruzamentos. Além disto, o modelo tinha um grande poder de previsão – um objetivo de todas as hipóteses e teorias em Ciência.
2. Quando dois tipos diferentes de plantas eram cruzados, não havia mistura dos estados das características individuais. Nos sete pares de estados contrastantes de caracteres estudados, um estado era dominante e o outro recessivo. Isto significava que em um cruzamento de uma

linhagem pura de plantas com uma característica dominante com outra pura recessiva, o híbrido formado seria idêntico ao parental dominante e uniforme na aparência.

3. Já que o híbrido descrito acima era idêntico em aparência ao parental puro dominante, era possível concluir que não havia relação exata entre genótipo e fenótipo. Assim, o fenótipo *liso* poderia ser consequência tanto do genótipo **RR** (Mendel diria **R**) quanto do **Rr**.
4. Os fatores da hereditariedade responsáveis pelas condições de dominância e recessividade não eram modificados quando ocorriam juntos no híbrido. Se dois destes híbridos fossem cruzados, a descendência seria constituída tanto por indivíduos manifestando o estado dominante da característica quanto por aqueles apresentado o estado recessivo, não havendo evidência de que os fatores hereditários responsáveis por eles fossem modificados por sua associação nos híbridos parentais. Qualquer indivíduo recessivo de  $F_2$  deveria ser fenotipicamente idêntico à geração recessiva original P.
5. Quando híbridos tais como **Rr** eram cruzados, os dois tipos de unidade hereditária (**R** e **r**) segregavam um do outro e recombinavam-se aleatoriamente na fertilização. A proporção fenotípica na descendência seria de 3 : 1, enquanto que genotipicamente, usando a nomenclatura atual, seria de 1 **RR**, 2 **Rr** e 1 **rr**. A segregação dos fatores de um mesmo par ficou conhecida como “Primeira Lei de Mendel”.
6. Essa proporção somente poderia ocorrer se cada gameta recebesse apenas um tipo de fator de hereditariedade – no caso, **R** ou **r**.
7. Quando um cruzamento envolvia dois pares de unidades hereditárias contrastantes, tal como **RrVv** x **RrVv**, cada par se comportava independentemente. Isto é, os diferentes tipos de unidades hereditárias associavam-se independentemente uns dos outros. Então, os gametas podiam ser somente de quatro tipos: **RV**, **Rv**, **rV** ou **rv**. Desta maneira, todas as combinações possíveis seriam obtidas, com base estritamente na regra de que cada gameta podia apresentar somente um tipo de cada um dos pares de unidades hereditárias. As diferentes classes de gameta estariam em frequências iguais. Este fenômeno de associa-

ção independente ficou conhecido como “Segunda Lei de Mendel”.

8. A hipótese mendeliana, e sua formulação em um modelo, era tão específica que deduções podiam ser feitas e testadas pela observação e experimentos. Nenhum outro campo da Biologia experimental havia atingido equivalente nível de desenvolvimento em 1865.

### O trabalho de Mendel não é compreendido

Mas, como vimos, naquela época nenhum biólogo parecia ter consciência de que esse era o caso. Certamente, o trabalho de Mendel não seria tão importante, se ele valesse apenas para ervilhas, do mesmo modo que se a descoberta das células por Hooke se aplicasse apenas à cortiça.

O campo do conhecimento relativo aos cruzamentos de plantas estava cheio de dados que não permitiam conclusões gerais. Mendel escreveu cartas para um grande estudioso na área, Nägeli, explicando seus resultados. Nägeli deve ter considerado os dados para ervilhas apenas como mais um exemplo da enorme variação nos resultados obtidos em experimentos de hibridação.

Nägeli sugeriu que Mendel utilizasse outra planta, a chicória (*Hieracium* sp.). Mendel assim

o fez e falhou em encontrar regras consistentes para a herança. (Ocorre que Mendel não estava realizando os experimentos que acreditava estar). Era extremamente difícil realizar experimentos de hibridação com as pequenas flores de *Hieracium*. Contudo, Mendel acreditou ter conseguido em muitos casos, e surpreendeu-se com a falta de uniformidade dos resultados. O problema estava, na realidade, com *Hieracium*, e não com Mendel. Muito depois de sua morte, descobriu-se que, em *Hieracium*, ocorre um tipo de desenvolvimento partenogenético, em que há a formação de um novo indivíduo a partir de um óvulo não fecundado. Assim, nenhuma proporção uniforme era de se esperar se parte da prole era resultado de fertilização e parte, de apomixia.

Deste modo, o próprio Mendel passou a acreditar que seus primeiros resultados tinham aplicação restrita, e o fato é que seu modelo foi ignorado nas três últimas décadas do século XIX. Durante esse período, os principais estudiosos de hereditariedade abandonaram o paradigma do cruzamento experimental e se concentraram principalmente no comportamento dos cromossomos na meiose, mitose e fertilização. Eles acreditavam estar construindo uma base física para a herança, e pesquisas posteriores viriam a mostrar que eles estavam corretos.

## EXERCÍCIOS

### PARTE A: REVENDO CONCEITOS BÁSICOS

Preencha os espaços em branco nas frases de 1 a 8 usando o termo abaixo mais apropriado.

- |                        |                |
|------------------------|----------------|
| (a) autofecundação     | (e) hibridação |
| (b) espécie            | (f) híbrido    |
| (c) fecundação cruzada | (g) óvulo      |
| (d) grão-de-pólen      | (h) variedade  |

1. A estrutura da flor que contém os gametas masculinos, ou núcleos gaméticos, é o ( ).
2. O ( ) das plantas angiospermas é uma estrutura multicelular onde se forma o gameta feminino, a oofera.
3. Na ervilha ocorre ( ), isto é, o gameta masculino fecunda o gameta feminino da mesma flor.

4. O desenvolvimento do pólen de uma planta no estigma da flor de outra planta é um (a) ( ).

5. A ( ) em ervilha é feita removendo-se as anteras de uma flor, antes de sua maturação e, mais tarde, colocando-se pólen de outra planta sobre o seu estigma.

6. O termo ( ), empregado por Mendel, refere-se ao indivíduo proveniente do cruzamento entre duas plantas de linhagens diferentes.

7. ( ) era o termo usado para designar plantas cultivadas que diferiam entre si quanto a uma ou algumas características contrastantes, transmissíveis aos descendentes.

8. ( ) é o termo usado para designar grupos de populações naturais capazes de se cruzar, produzindo descendência fértil.

Preencha os espaços em branco nas frases de 9 a 16 usando o termo abaixo mais apropriado.

- (a) dominante (d) geração  $F_1$  (g) monoíbrido  
(b) fenótipo (e) geração P (h) recessivo  
(c) genótipo (f) geração  $F_2$

9. As duas linhagens puras com uma ou mais características em seus estados contrastantes que são cruzadas em um experimento genético constituem o (a) ( ).

10. Mendel chamou de ( ) o estado da característica que aparecia em todas as plantas da primeira geração híbrida.

11. O estado da característica que não aparecia nos indivíduos híbridos foi denominado por Mendel de ( ).

12. A primeira geração híbrida, ou seja, aquela resultante do cruzamento entre indivíduos de variedades diferentes, é chamada ( ).

13. A descendência resultante da autofecundação da primeira geração híbrida é chamada ( ).

14. O termo ( ) é empregado para designar as características apresentadas por um indivíduo, sejam elas morfológicas, fisiológicas, ou comportamentais.

15. O termo ( ) refere-se à constituição genética do indivíduo, isto é, aos fatores hereditários, ou genes, que ele possui.

16. Um cruzamento ( ) envolve indivíduos que diferem apenas quanto a um caráter, com dois estados contrastantes.

Preencha os espaços em branco nas frases de 17 a 21 usando o termo abaixo mais apropriado.

- (a) associação dos fatores  
(b) haplóide  
(c) diplóide  
(d) pureza dos gametas  
(e) segregação dos fatores

17. Gameta é uma célula ( ) pois apresenta apenas um lote de cromossomos.

18. O zigoto, por possuir dois lotes cromossômicos, é uma célula ( ).

19. A expressão ( ) significa que um gameta contém apenas um fator para cada característica hereditária.

20. A ( ) ocorreria, segundo Mendel, na formação dos gametas e seria responsável por sua pureza.

21. Uma das premissas do modelo mendeliano de monoibridismo é que a ( ) se dê aleatoriamente na fertilização, por meio da combinação ao acaso dos gametas masculinos e femininos.

## PARTE B: LIGANDO CONCEITOS E FATOS

Utilize as alternativas abaixo para completar as frases de 22 a 26.

- (a). 1 : 1 (d). 1 : 1 : 1 : 1  
(b). 1 : 2 : 1 (e). 9 : 3 : 3 : 1  
(c). 3 : 1

22. Nos cruzamentos envolvendo apenas um par de caracteres contrastantes, Mendel obteve na geração  $F_2$  indivíduos com características dominante e recessiva, na proporção de ( ).

23. Quando Mendel seguiu a herança de duas características, isto é, em cruzamentos diíbridos, encontrou na geração  $F_2$  indivíduos com ambos os estados dominantes para as duas características analisadas, com um dominante e o outro recessivo, com o primeiro recessivo e o outro dominante e com ambos recessivos, respectivamente, na proporção de ( ).

24. A proporção de ( ) na geração  $F_2$  corresponderia, segundo o modelo do monoibridismo, aos genótipos dos indivíduos dominantes puros, híbridos e recessivos, respectivamente.

25. Um organismo heretorozigótico quanto a um par de fatores formará gametas na ( ).

26. Um organismo duplo-heterozigótico quanto a dois pares de fatores com segregação independente formará gametas na proporção ( ).

27. Mendel selecionou 22 ( ) de ervilha capazes de se cruzar e produzir descendência fértil, para seus experimentos de hibridação.

- a. espécies c. populações  
b. fatores d. variedades

28. De acordo com o modelo do monoibridismo, os indivíduos da geração  $F_2$

- a. são todos puros.  
b. são todos híbridos.  
c. são metade puros e metade híbridos.  
d. são 3/4 puros e 1/4 híbridos.

29. Se você tem uma drosófila com uma determinada característica dominante, que tipo de teste poderia ser feito para se determinar se ela é pura (**AA**) ou híbrida (**Aa**)?

Utilize as alternativas abaixo para responder às questões 30 e 31.

- a. associação
- b. dominância
- c. segregação independente
- d. segregação

30. A pureza dos gametas é resultado da ( ) dos fatores de cada par na formação dos gametas.

31. Os quatro tipos de gametas que um diíbrido forma resulta da ( ) dos fatores dos dois pares.

### PARTE C: QUESTÕES PARA PENSAR E DISCUTIR

32. No que a análise de Mendel diferiu da de seus predecessores que trabalharam com hibridação de plantas?

33. Quais as razões que levaram Mendel a escolher ervilha como material para os seus experimentos?

34. Qual foi a hipótese levantada por Mendel para explicar a proporção 3 : 1 obtida em cruzamentos monoíbridos?

35. Como pode ser derivada a proporção 9 : 3 : 3 : 1, típica de um cruzamento diíbrido, a partir da proporção 3 : 1, típica de um cruzamento monoíbrido?

36. Quais das condições necessárias para que o modelo mendeliano fosse válido podiam ser consideradas fatos?

37. Como se explica o fato de Mendel não ter encontrado as proporções previstas por suas leis em cruzamentos de plantas de *Hieracium*?

38. Admitindo-se a segregação independente, quantos tipos de gameta cada indivíduo abaixo produz?

I.  $AaBbCCdd$ ; II.  $AaBbcc$ ; III.  $AAbbCCDDEe$

39. Enuncie a primeira e a segunda leis de Mendel.

40. Com base nas hipóteses e observações de Mendel, esquematize os resultados esperados nos seguintes cruzamentos:

- a. ervilha alta homocigótica (dominante) com ervilha anã.
- b.  $F_1$  do cruzamento (a) entre si.
- c.  $F_1$  do cruzamento (a) com a ervilha anã original.

41. O biólogo francês Cuenot, no início do século, cruzou camundongos selvagens de cor cinza, com camundongos brancos (albinos). Na primeira geração todos os indivíduos tinham cor

cinza. O cruzamento desses últimos indivíduos entre si produziu uma geração  $F_2$  constituída por 198 camundongos cinzas e 72 brancos.

a. Proponha uma hipótese para explicar esses resultados.

b. Com base na sua hipótese faça um diagrama do cruzamento e compare os resultados observados com os esperados de acordo com o diagrama.

42. Um dos diferentes tipos de albinismo que ocorrem na espécie humana é determinado por um fator recessivo **a**.

a. Do casamento entre uma mulher portadora do fator para albinismo (**Aa**) e um homem albino, qual a proporção esperada de filhos albinos?

b. Do casamento entre dois portadores (**Aa**), qual a proporção esperada de filhos albinos?

43. Em algumas variedades de gado bovino, a ausência de chifres é condicionada por um fator dominante (**C**). Um touro sem chifres foi cruzado com três vacas. No cruzamento com a vaca I, portadora de chifres, foi produzido um bezerro sem chifres. No cruzamento com a vaca II, portadora de chifres, foi produzido um bezerro com chifres. No cruzamento com a vaca III, sem chifres, foi produzido um bezerro com chifres.

a. Proponha uma hipótese para explicar esses resultados.

b. Com base na sua hipótese faça um diagrama do cruzamento e compare os resultados observados com os esperados de acordo com o diagrama.

44. Uma planta de flores longas e brancas foi cruzada com outra de flores curtas e vermelhas. Os descendentes obtidos, todos de flores longas e vermelhas, foram autofecundados produzindo os seguintes tipos de descendente: 63 com flores longas e vermelhas, 21 com flores longas e brancas, 20 com flores curtas e vermelhas e 8 com flores curtas e brancas.

a. Proponha uma hipótese para explicar esses resultados.

b. Com base na sua hipótese faça um diagrama do cruzamento e compare os resultados observados com os esperados pelo diagrama.