

A REDESCOBERTA E A EXPANSÃO DO MENDELISMO

Quarta aula (T4)

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

Objetivos da Unidade

1. Identificar os motivos que fizeram com que o trabalho de Mendel permanecesse ignorado por 35 anos.
2. Explicar os motivos do antagonismo entre mendelistas e biometristas.
3. Conceituar os seguintes termos: alelo, homozigoto, heterozigoto, loco gênico e gene.
4. Resolver problemas sobre variações nas proporções mendelianas.

MENDELISMO, UM NOVO PARADIGMA

Muita importância é dada ao fato de que o trabalho de Mendel foi publicado em uma obscura revista de uma sociedade também obscura, de tal modo que foi esquecido ou desconhecido por 35 anos, durante os quais floresceram a Citologia e um enorme interesse pela hereditariedade. Um julgamento mais acurado, eu acredito, nos levaria à conclusão de que sua publicação foi desconsiderada, e não desconhecida. Essa publicação era do conhecimento de Focke (1881), que a discutiu brevemente em seu criterioso tratado de hibridação em plantas, e também foi mencionada mais tarde por Bailey (1895). Como já mencionado, Mendel se correspondia com um dos mais proeminentes estudiosos de hereditariedade daqueles tempos, Karl Wilhelm von Nägeli, o qual não se mostrou impressionado com os resultados dos cruzamentos em ervilhas.

A explicação de Bateson, em sua introdução à publicação de Mendel (Mendel, 1902, p.2), foi a seguinte: “*Pode parecer surpreendente que um trabalho de tal importância não tenha tido reconhecimento por tanto tempo, e não tenha se difundido no mundo científico. É bem verdade que a revista em que ele foi publicado era pouco divulgada, mas circunstâncias como esta raramente tem retardado o reconhecimento de um trabalho pela comunidade. A causa será, sem*

dúvida, encontrada na negligência em relação aos estudos experimentais sobre o problema de Espécie, decorrente da aceitação geral das doutrinas darwinianas. O problema da Espécie, conforme concebido por Gartner, Kölreuter, Naudin, Mendel e os demais hibridistas da primeira metade do século XIX, não mais atraía os pesquisadores. A questão, acreditava-se, já havia sido respondida e o debate concluído. Ninguém mais tinha interesse no assunto [uma mudança de paradigma!]. Várias outras linhas de pesquisa haviam sido repentinamente abertas e, em 1865, os pesquisadores mais entusiastas naturalmente consideraram esses novos métodos mais atraentes do que as observações tediosas dos hibridistas, cujos questionamentos tinham, além do mais, levado a resultados inconclusivos. Entretanto, se pretendemos avançar no estudo da hereditariedade e levar adiante o problema de “O que é uma Espécie?” como uma questão diferente de “Como uma espécie sobrevive?” devemos voltar e retomar a linha de questionamento exatamente como Mendel a tomou.”

E, como podemos ver, foi exatamente o que Bateson fez.

O trabalho de Mendel com ervilhas não é o único exemplo de uma importante descoberta não compreendida pela comunidade científica de seu tempo. Novos paradigmas dificilmente são prontamente identificados e adotados. A maioria

dos cientistas de qualquer época, estará ocupada fazendo sua ciência normal, seguindo os paradigmas preexistentes. A dificuldade em mudar o que se faz e como se pensa gera resistência às novas idéias e ao empreendimento de novos programas de pesquisa.

Isto não foi problema para de Vries e Correns em 1900. A razão pela qual eles entenderam a importância das conclusões de Mendel foi terem feito o mesmo tipo de trabalho e desenvolvido hipóteses semelhantes, antes mesmo de lerem a publicação de Mendel. Eles estavam trabalhando no novo paradigma antes de conhecerem seu paradigmático autor.

O mesmo pode ser dito de Bateson. Ele havia estudado variação e hibridação em plantas por anos e, apesar de nunca ter observado as regularidades do modelo mendeliano, ele sabia os tipos de experimentos que deveriam ser feitos. Considere o parágrafo a seguir, sobre as idéias de Bateson.

Em 11 e 12 de julho de 1899, uma terça e uma quarta-feira, a “Royal Horticultural Society” realizou uma “Conferência Internacional sobre Hibridação (cruzamento entre espécies) e sobre Cruzamento de Variedades” em Chiswick, Londres. O volume 24 da revista da Sociedade consiste do registro da conferência. Assim, temos acesso às opiniões de importantes pesquisadores em hibridações com plantas, da época imediatamente antes de Mendel mudar sua Ciência. A maioria dos artigos da revista descrevem resultados de cruzamentos, mas Bateson preferiu um discurso mais teórico, como podemos notar no trecho seguinte (Bateson, 1900a): *“O que precisamos inicialmente saber é o que acontece quando uma variedade é cruzada com outras variedades próximas. Se pretendemos que o resultado tenha algum valor científico, é quase absolutamente necessário que a descendência de tais cruzamentos seja então examinada estatisticamente. Deve ser registrado quantos descendentes se parecem com cada um dos parentais e quantos mostram o caráter intermediário entre eles. Se os parentais diferem em vários caracteres, a descendência deve ser examinada estatisticamente e classificada, considerando cada um dos caracteres separadamente.”*

É como se Bateson estivesse aconselhando um estudante de graduação, que atendia pelo nome de Mendel, como planejar o programa de pesquisa para seu Ph.D. (doutorado em filosofia)!

Há vários aspectos da história de Mendel que são interessantes. Um deles é a atenção quase universal que é dada ao cientista que fez a descoberta. Até recentemente, cientistas, especialmente biólogos, raramente poderiam ter a expectativa de fazer fortuna como cientistas – isto é, ganhar uma grande soma de dinheiro. A recompensa para um cientista era o próprio prazer de investigar a natureza e a aprovação de seus pares pela pesquisa bem feita e pela formulação de hipóteses arrojadas e imaginativas. Hoje, cientistas vêem o trabalho de Mendel com admiração. Como poderia ter ele avançado tanto em relação aos paradigmas da época e feito observações que, logo após sua morte, revolucionariam as Ciências Biológicas?

Outro ponto interessante é que, repetidamente na história, parece que quando o campo está “pronto” a descoberta será feita. Se Mendel não tivesse nascido, o caminho da Genética não seria muito diferente. Ao redor de 1900, alguém chegaria às mesmas conclusões. Apenas aconteceu de serem de Vries e Correns. Tschermak estava tão perto da resposta que geralmente é incluído com de Vries e Correns como co-redescobridor. Bateson, em mais ou menos um ano, poderia ter descoberto independentemente as regras mendelianas da herança. Como parece, o progresso da Ciência é inevitável.

OPOSIÇÃO INICIAL AO MENDELISMO

No decorrer da história de Mendel, podemos ser levados a acreditar que em 1900, com a publicação dos artigos de de Vries e Correns, a “Ciência pura” tinha finalmente triunfado. Mas não foi bem assim. Havia vigorosa, muitas vezes sarcástica, oposição às conclusões de Mendel (Provine, 1971). Esse duelo científico envolveu principalmente três ingleses - William Bateson *versus* Karl Pearson e W. F. R. Weldon, cada lado apoiado por um grupo de seguidores. As duas escolas eram fundamentalmente diferentes em suas propostas. Bateson procurava informações sobre herança através de cruzamentos experimentais. Weldon, Francis Galton e Karl Pearson procuravam aplicar métodos matemáticos, especialmente estatísticos, aos problemas biológicos. A oposição destes biometristas é realmente surpreendente, se lembrarmos que Mendel se baseou na matemática.

A disputa básica começou antes de 1900 e estava relacionada com a temática evolutiva. Mais

uma vez era o caso de paradigmas conflitantes. Weldon, Galton, Pearson e outros eram seguidores de Darwin, acreditando que a evolução dos seres está baseada em alterações filogenéticas graduais. Em populações naturais a variação tende a ser contínua. Quando organizados pelo tamanho ou outra característica qualquer, os indivíduos de uma espécie parecem mostrar uma variação contínua. Não surpreende que se considerasse a evolução envolvendo mudanças tão pequenas que, apenas após longo intervalo de tempo, seria possível observar qualquer diferença.

A lei da herança ancestral de Galton

Uma importante asserção desta escola da variação contínua era a “lei da herança ancestral” de Galton. Ele considerava a herança na sua totalidade e realçava que cada característica hereditária de um indivíduo não provinha apenas dos pais, mas também dos ancestrais mais remotos. Galton (1897) propôs sua famosa lei, baseando-se em cuidadoso estudo de genealogias de cães basset.

“A lei a ser examinada pode parecer à primeira vista muito artificial para ser verdadeira, mas uma análise mais acurada mostra a predisposição advinda dessa impressão superficial é infundada. O assunto será mencionado novamente, por enquanto a lei deve ser enunciada. Ela diz que os dois genitores contribuem ambos com aproximadamente metade, ou $(0,5)$ do total da herança da descendência; os quatro avós, com um quarto, ou $(0,5)^2$; os oito bisavós, com um oitavo, ou $(0,5)^3$, e assim por diante. Assim, a soma da contribuição ancestral é expressa pela série $\{(0,5) + (0,5)^2 + (0,5)^3 + \dots\}$, que, sendo igual a 1, dá conta de toda a hereditariedade.”

Assim, traços de nossos mais remotos ancestrais poderiam ser encontrados em nós e esta herança passada frearia mudanças repentinas. As exigências darwinianas de um mecanismo para mudanças imperceptíveis e lentas na evolução estariam então satisfeitas.

Mas, como funcionaria a Lei de Galton? Atualmente, a noção de que nossos genes são herdados apenas dos nossos pais, exatamente metade de cada, está tão fixada em nossas mentes, que não podemos imaginar um mecanismo de herança de ancestrais veneráveis, sobrepondo-se à paterna. A resposta é que Galton estava se referindo a fenótipos, e não genótipos. Já era bem conhecido

que um indivíduo pode expressar certas características fenotípicas que seus pais não expressam.

Variação contínua e descontínua em debate

A noção de variação contínua em evolução e, claro, em herança, foi contestada por Bateson e outros. Ele havia estudado evolução e hereditariedade por muitos anos. Em 1894, produziu o imenso volume *Materials for the Study of Variation Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species* (“Materiais para o Estudo da Variação voltado especialmente para a Descontinuidade na Origem das Espécies”). Ele desejava descobrir se as evidências sugeriam que a evolução é produto de variação contínua ou descontínua, e concluiu que esta última é possível. Sobre isso, escreveu, em 1900: *“Nós aprendemos que Evolução é um processo muito lento, acontecendo por passos infinitesimais. Na horticultura é raro acontecer algo desse tipo O melhoramento de organismos anda a galope. Nesse caso, portanto, em que pode ser mostrado que a variação dos organismos é descontínua, não é mais necessário supor que para sua produção foram necessárias inúmeras gerações de seleção e acúmulo gradual das diferenças, e o processo de Evolução torna-se assim mais fácil de ser entendido. De acordo com o que pode ser descrito como a visão mais aceita, esse processo consiste na transição gradual de um tipo normal para outro tipo normal. Essa suposição implica na hipótese quase impossível de que cada tipo intermediário apareceu sucessivamente entre as duas formas extremas. Se existir descontinuidade essa hipótese é totalmente dispensável.”*

Não é de admirar que Bateson acreditou ser o paradigma mendeliano tão aceitável. Diferenças hereditárias poderiam ser marcantes, isto é, as variações pareciam ser descontínuas. Para Bateson e seus seguidores o modelo de Mendel era compatível com o seu paradigma.

(Como um aparte, seria interessante notar que o motivo deste debate ainda hoje é pertinente. Alguns evolucionistas acreditam que o padrão principal seguido pela evolução é baseado em mudanças pequenas. Outros acreditam ser o padrão comum de pequenas mudanças, ocorrendo durante longos períodos de tempo, seguidas por mudanças bruscas de curta duração – equilíbrio pontuado. Parte da confusão é conse-

qüência da dificuldade de definição quanto ao tamanho da mudança, para considerá-la grande ou pequena. Além disso, o que é exatamente um longo ou um curto período de tempo? Alguns curtos períodos são de 10 mil anos. A resposta será, provavelmente, que algumas linhagens caracterizam-se por mudanças lentas e relativamente constantes ao longo das eras, outras por períodos de estase e de saltos, e outras por mudanças pequenas em períodos muito longos de tempo. As duas escolas opostas seriam, então: “Evolução Gradual” e “Evolução em Saltos”).

A veemência com que estes debates se deram indica claramente que os partidários do antigo paradigma da variação contínua sentiram-se ameaçados. Mesmo aqueles que, do outro lado, viram a proposta de Mendel como uma grande promessa, isto é, a idéia da variação descontínua, tinham que admitir que as conclusões de Mendel não poderiam explicar os resultados de cruzamentos para todos os organismos e para todas as características.

A consequência foi que Bateson e os hibridistas continuaram a realizar experimentos que mostravam até que ponto os princípios de Mendel poderiam ser aplicados, e Weldon e outros continuaram a apontar que nem tudo poderia ser explicado a partir da hipótese original de Mendel.

Weldon (1902) resumiu as conclusões de Mendel e escreveu: “*É evidente a importância de se testarem essas afirmações incomuns por meio de um estudo cuidadoso dos resultados numéricos, e pela aplicação de tais testes sempre que possível. Tenho a impressão que ao negligenciarem essas precauções alguns escritores deixaram de apreciar como os resultados de Mendel concordam de modo surpreendentemente consistente com sua teoria.*”

A concordância entre o esperado e o obtido por Mendel

Weldon submeteu as proporções obtidas por Mendel a testes estatísticos e concluiu que: “*se os experimentos fossem repetidos uma centena de vezes, nós esperaríamos obter um resultado pior cerca de 95 vezes, ou as chances contra um resultado igual ou melhor que esse é de 20 para 1.*”

Anos mais tarde, ainda outro cientista inclinado à área matemática, R. A. Fisher (1936), veio a considerar a questão dos dados de Mendel serem “tão bons”. De qualquer modo, havia abun-

dante confirmação disto. Sinnott e Dunn (1925, p. 47) relacionaram as proporções obtidas por Mendel e por outros seis experimentadores que tentaram conferir os resultados dele, entre 1900 e 1909. No caso de *amarelo x verde*, por exemplo, o número total de sementes foi 179399. Destas, 134707 eram *amarelas* (75,09%) e 44692 (24,91%) eram *verdes*. Mendel havia registrado 75,05% e 24,95%, respectivamente. Aparentemente, não era muito difícil a obtenção de dados “tão bons”.

Mendel nunca publicou seu trabalho completo. Seu artigo de 1865 foi baseado em palestras e pareceu razoável a ele selecionar os dados dos cruzamentos que melhor ilustravam a hipótese que estava propondo. Em conferências, normalmente, os cientistas não descrevem todos os seus experimentos, nem apresentam todos os seus resultados – mesmo quando parecem fazê-lo. Então, Mendel também estava seguindo os procedimentos de sua época, não os atuais. Mas, após todas as verificações e discussões, comprovou-se que Mendel estava certo.

S. Wright (1966) estudou novamente os dados, e concluiu “Estou convicto, entretanto, de que não houve esforço deliberado em falsificação”.

A questão da dominância e da recessividade

Weldon continuou a questionar a noção de dominância e recessividade. Ele cometeu o erro, que Mendel insistiu em evitar, de assumir que um tal fenótipo implica sempre em um mesmo genótipo. Weldon conhecia muitas variedades de ervilhas que tinham características semelhantes àquelas que Mendel usou. Mas elas nem sempre davam os mesmos resultados quando cruzadas. Weldon parecia não entender que um determinado fenótipo em uma variedade poderia não ter a mesma base genotípica que um fenótipo aparentemente idêntico, em outra variedade. Além disso, Weldon parecia não entender a importância de se conhecer previamente a constituição dos pais - se, por exemplo, o fenótipo era produzido por um genótipo homocigótico ou heterocigótico. No entanto, foi capaz de citar casos onde a dominância não era completa e os “híbridos” eram intermediários. Isto seria comprovado em vários casos, como Correns e outros iriam descobrir mais tarde.

Weldon atacava a idéia de que as “afirmações de Mendel eram universalmente válidas” e resumiu, “*Eu penso que nós só podemos concluir*

que aquela segregação dos caracteres das sementes nos cruzamentos de ervilha não é de ocorrência universal, e que quando ocorre, pode ou não seguir as leis de Mendel. A lei da segregação, como a lei da dominância, parece portanto se aplicar a raças com ancestralidades particulares... . O erro fundamental que invalida todo trabalho baseado no método de Mendel é negligenciar a ancestralidade, e tentar considerar o efeito completo de um genitor particular sobre a descendência, como devido à existência no genitor de caracteres estruturais particulares; enquanto que os resultados contraditórios obtidos por aqueles que observaram a descendência de genitores aparentemente idênticos em certos caracteres mostram claramente que não apenas os pais, mas também sua raça, isto é, sua ancestralidade, devem ser levados em conta antes que os resultados de um cruzamento entre eles possam ser previstos.”

A última objeção é um tanto estranha. Mendel tomou muito cuidado para se assegurar que suas variedades originais sofressem autofertilização. Esta é uma das razões pelas quais ele obteve sucesso, quando tantos falharam. O última frase da citação mostra que Weldon ainda achava que a Lei da Herança Ancestral de Galton deveria ser considerada.

O mendelismo estava em clara competição com a Lei de Galton e, portanto, não surpreende que os biometristas estivessem ansiosos para contestar seus resultados e conclusões – foi isso que Weldon fez. Algumas indicações da alta consideração desse grupo por Galton estão presentes nas seguintes citações de Pearson (1898): “*Em resumo, se a lei do Sr. Galton pode ser firmemente estabelecida, ela é uma solução completa, em qualquer caso, para todo o problema de hereditariedade. Ela baseia a questão da herança em duas constantes, que podem de uma vez por todas ser determinadas; daí sua importância fundamental.*”

E Pearson fecha seu artigo com esta arrogante nota: “*No momento eu meramente registraria minha opinião pessoal que, com todas as reservas devidas, me parece que a Lei da Herança Ancestral irá provar ser uma das mais brilhantes descobertas do Sr. Galton; é altamente provável que é seu enunciado descritivo simples que reúne sob o mesmo foco todas as complexas linhas da hereditariedade. Se a evolução darwiniana é*

seleção natural combinada com hereditariedade, então a afirmação simples que abarca todo o campo da hereditariedade deverá se tornar para o biólogo uma referência quase do mesmo nível que a lei da gravitação é para o astrônomo.”

Bateson versus Weldon

Esta área desenvolveu-se muito rapidamente no anos 1900 - 1903. O artigo de de Vries (1900) sobre a ‘redescoberta’ havia sido submetido à publicação em 14 de março de 1900 e o de Correns (1900) em 26 de abril. Essas publicações geraram muita discussão. Logo depois, Bateson (1900b) discutiu tais artigos em um encontro da “Royal Horticultural Society”. Subseqüentemente, foi feita uma tradução do artigo de Mendel (1902), possibilitando uma análise por todo o mundo científico – poucas bibliotecas deveriam possuir o original de 1865. O artigo anti-Mendel de Weldon (1902) foi recebido pelos editores da *Biometrika* em 9 de dezembro de 1901.

Bateson iniciou imediatamente a produção de um livro, *Mendel's Principles of Heredity: A defense* (“Os Princípios da Hereditariedade de Mendel: Uma Defesa”) (1902). Este livro não apenas apresenta uma tradução dos artigos de Mendel sobre *Pisum* e *Hieracium*, como também discute seus dados com clareza.

Bateson, então, documenta a visão errônea e distorcida de Weldon sobre o trabalho de Mendel. Weldon, vendo seu paradigma severamente contestado, respondeu-lhe de uma maneira que gostaríamos de acreditar não ocorresse em Ciência. Ele trouxe o descrédito para si mesmo e para os biometristas como um grupo. Bateson conclui com o seguinte: “*Eu acredito que o que escrevi convenceu o leitor de que nós estamos [como consequência do trabalho de Mendel] finalmente começando a nos mover. O Professor Weldon declara que ele “não deseja depreciar a importância das realizações de Mendel”; que ele deseja “simplesmente chamar a atenção para uma série de fatos que para ele parecem sugerir linhas frutíferas de investigação”. Eu me aventuro a auxiliá-lo nesse propósito, pois eu penso que, da maneira como ele está desamparado - citando uma frase de Horace Walpole, está tão próximo de acender fogo com pano molhado quanto de estimular o interesse pelas descobertas de Mendel com sua apreciação humorada. Se eu contribuí um pouco para essa causa, meu tempo não foi perdido.*

Nestas páginas eu apenas toquei as fronteiras desse novo campo que está se descortinando diante de nós, de onde em um período de dez anos deveremos olhar para trás, para o cativo dos dias atuais. Logo, toda a ciência que lida com animais e plantas estará repleta de descobertas que o trabalho de Mendel tornou possíveis. O criador, seja de plantas ou de animais, não mais se desgastando nos velhos caminhos tradicionais, será superado apenas pelo químico em recursos e em capacidade de previsão. Cada concepção de vida da qual fizer parte a hereditariedade - e qual delas estaria isenta? - deverá mudar antes do desencadeamento de fatos que está por vir.”

A previsão de Bateson sobre o que se veria dez anos mais tarde estava correta - Morgan estabeleceria as bases para um desenvolvimento espantoso em Genética.

Bateson, o campeão e o profeta, fez muito para proteger e promover o mendelismo em sua fase inicial. Ele agiu de maneira similar a seu compatriota, Thomas Henry Huxley, que meio século antes, havia sido vigoroso e efetivo defensor do darwinismo.

DEFININDO ALGUNS TERMOS GENÉTICOS

No ano de 1902 surgiu uma outra publicação de fundamental importância - a primeira das comunicações ao Comitê de Evolução da *Royal Society*, realizada por Bateson e pela senhora Saunders (1902). Em 1897 eles deram início a uma série de cruzamentos em uma grande variedade de plantas e animais. Seu objetivo inicial era aprender mais sobre os fenômenos de herança contínua e descontínua, e também sobre o fenômeno da “*predominância*”, que mais tarde seria denominado dominância. Naquela época eles pensaram que, “*Do que foi averiguado até o momento sobre o fenômeno da hereditariedade, não se pode evitar a inferência de que não há uma lei universal, mas que, por meio do estudo de diversos casos específicos, diferentes leis podem ser descobertas.*”

Um empreendimento muito grande para Darwin, Nägeli, Weismann e Galton! Por outro lado, Bateson e Saunders, antes de publicarem seus resultados, perceberam que “todo o problema da hereditariedade estava sofrendo uma completa revolução”. Essa visão permitiu que eles usassem o paradigma mendeliano para explicar seus resultados.

Bateson (em Bateson e Saunders, 1902) forneceu-nos algumas das terminologias básicas para a Genética mendeliana: “*Esta pureza da linhagem germinativa, e sua incapacidade de transmitir simultaneamente as duas características antagônicas, é o fato central do trabalho de Mendel. Nós chegamos assim à concepção de unidades de caráter existentes em pares antagônicos. Nós propomos para tais caracteres a denominação de **alelomorfos**, e para o zigoto formado pela união de gametas portadores de alelomorfos antagônicos, a denominação de **heterozigótico**. De modo semelhante, o zigoto formado pela união de gametas portadores de alelomorfos semelhantes deve ser chamado **homozigótico**”.* Mais tarde, o termo alelomorfo foi encurtado para **alelo**.

Distinguindo gene e alelo

Nesse ponto irei explicar como planejo usar os termos **gene**, **loco gênico**, e **alelo**. Os professores com larga experiência no ensino de Genética em cursos introdutórios sabem o quanto é difícil para os estudantes lidarem com essa terminologia. Esta dificuldade se deve mais ao modo inexato como muitos geneticistas usam estes termos, do que à falta de competência do aluno. E, atualmente, apareceu um complicador adicional: quanto mais se sabe a respeito das bases moleculares de um loco gênico, mais complicado se torna o conceito de gene. No momento, vamos ignorar o presente e discutir os genes como eles eram concebidos nos Anos Dourados da Genética Clássica: pequenas contas de um colar – na verdade, não exatamente isso.

O principal problema é o uso freqüente dos termos **alelo** e **gene** como sinônimos. Eu tentarei não fazer isso, mas como muitos de meus amigos geneticistas, eu poderei algumas vezes incorrer nesse erro. **Gene** será a menor porção do cromossomo (os átomos da hereditariedade!) que produz um efeito definido que, é claro, precisa ser detectável (ou nós nunca poderíamos saber de sua existência). A posição que o gene ocupa no cromossomo será seu **loco**. **Alelos** serão as diferentes variantes detectáveis de um dado gene. Cada gene deve ter pelo menos dois alelos – de outro modo nós não saberíamos de sua existência. Um gene revela sua existência quando ele **muta** de tal modo que o novo alelo mutante tenha um efeito detectável.

VARIAÇÕES NAS PROPORÇÕES MENDELIANAS

Os resultados dos cruzamentos entre variedades de ervilhas - dominância e recessividade, segregação e segregação independente, com suas consequências, ou sejam, a proporção 3 : 1 em F_2 de um cruzamento monóbrido e a proporção 9 : 3 : 3 : 1 no F_2 de um cruzamento díbrido - exibiram um alto grau de uniformidade e, por isso, levantaram a questão da universalidade dos resultados.

Um caso típico de monóbrido

Em sua primeira comunicação ao Comitê de Evolução, Bateson e Saunders (1902) descreveram vários cruzamentos, muitos dos quais iniciados antes deles tomarem conhecimento do trabalho de Mendel. Saunders descreveu seus experimentos com plantas de espécies selvagens do gênero *Lychnis*. Algumas das espécies são pubescentes, isto é, com pêlos, e outras são glabras, isto é, sem pêlos.

- Cruzamentos de plantas pubescentes com plantas glabras produziram em F_1 1006 plantas pubescentes e nenhuma glabra.
- Quando indivíduos F_1 foram cruzados entre si, obteve-se um F_2 constituído por 408 plantas pubescentes e 126 glabras. Esses resultados podem ser explicados assumindo-se a existência de um gene condicionante do caráter, que se apresenta sob a forma de um alelo dominante, condicionante do traço pubescente, e de um alelo recessivo, condicionante do traço glabro. Essa conclusão se baseia no fato de o caráter glabro não ter aparecido em F_1 , mas ter reaparecido em 1/4 dos indivíduos de F_2 .
- Quando um indivíduo F_1 foi cruzado com uma planta pubescente pura, a descendência continha 41 plantas pubescentes e nenhuma glabra.
- Quando um indivíduo F_1 foi cruzado com uma planta glabra pura, a descendência obtida era formada por 447 plantas pubescentes e 433 glabras.

Esses tipos de cruzamento, em que o indivíduo é cruzado com um ou outro dos tipos parentais recebe o nome de **retrocruzamento**. O fato de no retrocruzamento com o parental recessivo (d) ter sido produzido 50% de indivíduos pubescentes e 50% glabros corrobora a hipótese da produção

de dois tipos de gameta (nas mesmas proporções) pela geração F_1 , a qual é, portanto, formada por indivíduos heterozigóticos.

Com base nesse raciocínio, quando se deseja determinar o genótipo de um indivíduo com fenótipo dominante faz-se o cruzamento dele com um indivíduo com fenótipo recessivo. No caso dos descendentes serem todos de fenótipo dominante, conclui-se que o indivíduo em teste formou apenas um tipo de gameta, sendo, portanto, homozigótico. No caso de se obter os dois fenótipos na progênie, conclui-se que o indivíduo em teste formou dois tipos de gameta, sendo, portanto, heterozigótico. Esse tipo de cruzamento, com o intuito de se determinar o genótipo de um indivíduo, é chamado **cruzamento-teste**.

Herança da forma da crista em *Gallus gallus*

Na mesma publicação Bateson descreveu seus primeiros experimentos com *Gallus gallus*. Ele estudou muitos tipos de características, incluindo a forma da crista desses galináceos. (Fig. 12)

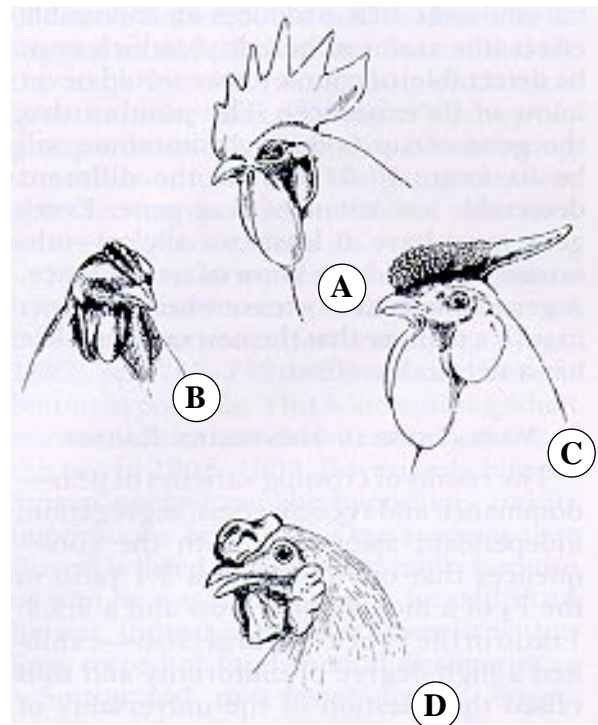


Figura 12. Tipos de crista em *Gallus gallus*: A. crista simples; B. crista ervilha; C. crista rosa; D. crista noz.

Um dos tipos de crista era *ervilha* e o outro, *simples*.

- Quando *ervilha* foi cruzada com *simples*, todo o F_1 apresentou crista *ervilha*.

b. Quando indivíduos F_1 foram cruzados entre si, a descendência foi composta por 332 indivíduos com crista *ervilha* e 110 com crista *simples*.

Esses resultados podem ser explicados assumindo-se a existência de um gene condicionante do caráter, que se apresenta sob a forma de um alelo dominante, condicionante de crista *ervilha*, e de um alelo recessivo, condicionante de crista *simples*.

Em uma segunda publicação (Bateson *et al.*, 1905), Bateson relatou outros experimentos sobre herança da forma da crista em *Gallus gallus*.

c. Quando indivíduos com um terceiro tipo de crista, denominada *rosa*, foram cruzadas com indivíduos de crista *simples* obteve-se um F_1 totalmente composto por *rosa*.

d. Quando os F_1 foram cruzados entre si, obteve-se um F_2 formado por 221 *rosa* e 83 *simples*.

e. Quando indivíduos F_1 foram cruzados com indivíduos de crista *simples*, a descendência foi composta de 449 *rosa* e 469 *simples*. (Fig. 13)

Esses resultados podem ser explicados assumindo-se a existência de um gene condicionante do caráter, que se apresenta sob a forma de um alelo dominante, condicionante de crista *rosa*, e de um alelo recessivo, condicionante de crista *simples*.

Assim, *rosa* e *ervilha* são ambos dominantes sobre *simples*. Mas como pode haver três alelos: *simples*, *rosa* e *ervilha*?

f. A situação se tornou mais complicada com o resultado do cruzamento entre animais de uma linhagem pura de crista *ervilha* com animais de uma linhagem pura de crista *rosa*. A geração F_1 foi uniforme mas todos os animais apresentavam um tipo de crista diferente da dos tipos parentais – crista *noz*. Esse tipo de crista já era conhecido de outros cruzamentos.

g. Quando os F_1 com crista *noz* foram cruzados entre si, obteve-se, em F_2 , 99 *noz*, 26 *rosa*, 38 *ervilha* e 16 *simples*.

Pode-se perceber que a proporção em F_2 é aproximadamente 9 : 3 : 3 : 1. Esta proporção pode ser tomada como significando o envolvimento de dois genes cada um deles com um par de alelos. Estes alelos estão cumprindo as regras mendelianas de dominância, segregação e segregação independente. A situação é enigmática apenas porque ambos os pares estão afetando a mesma característica, a forma da crista. (Figs. 13 e 14)

h. Quando indivíduos *noz* foram cruzados com *simples*, a descendência foi de 139 *noz*, 142 *rosa*, 112 *ervilha* e 141 *simples*.

Esse foi um cruzamento teste, onde um indivíduo recessivo (crista *simples*) foi cruzado com um indivíduo cujo genótipo se deseja determinar (crista *noz*). O fato de terem sido produzidos quatro tipos de descendente nas

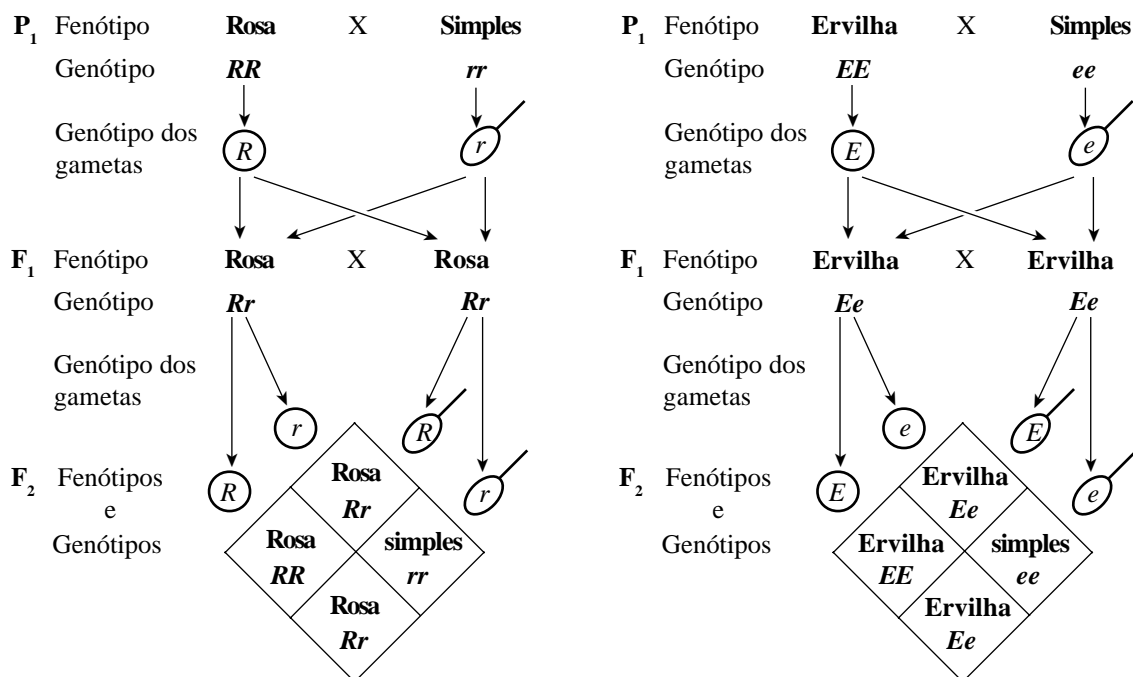


Figura 13. Diagramas genéticos de cruzamentos entre galináceos com diferentes tipos de crista.

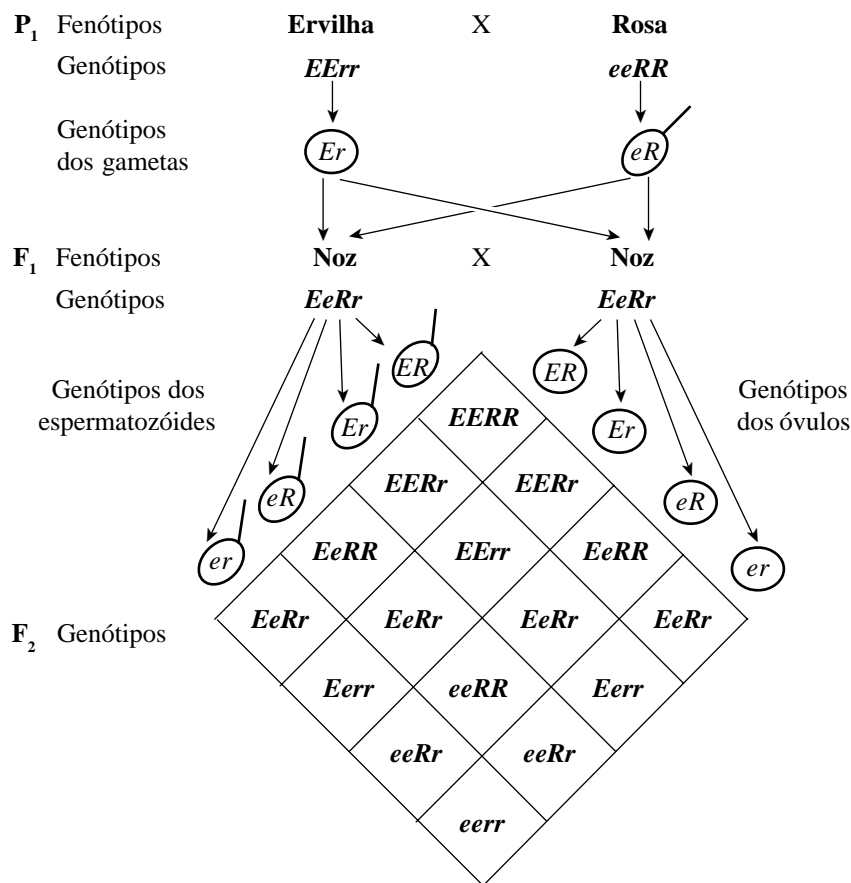


Figura 14. Diagrama genético de um cruzamento entre galináceos de crista ervilha e de crista rosa, mostrando a produção de indivíduos de crista noz.

mesmas porcentagens indica que o indivíduo em teste produziu quatro tipos de gameta na proporção de 1 : 1 : 1 : 1. Isso corrobora o envolvimento de dois genes com segregação independente. Casos como esse, em que dois ou mais genes interagem na determinação de um mesmo caráter, são conhecidos como **interação gênica**.

Herança da cor da flor em *Salvia*

Em seu segundo trabalho (Bateson *et al.*, 1905), Bateson apresentou os resultados de vários cruzamentos com plantas de sangue-de-adão (gênero *Salvia*). Foram usadas linhagens com flores *rosa* e *branca*.

- Quando *rosa* é cruzado com *branco* todo o F₁ é *violeta*.
- Em um cruzamento entre plantas F₁ foram obtidas 59 plantas de flores *violetas*, 25 *rosas* e 34 *brancas*. Em outro cruzamento, foram obtidas 225 *violetas*, 92 *rosas* e 114 *brancas*.

Note que o F₁ apresenta um fenótipo diferente dos de ambos os tipos parentais. Com base na

proporção fenotípica obtida em F₂ pode-se explicar esse caso supondo que a cor da flor seja determinada por um único gene com dois alelos. Uma planta homocigótica para um dos alelos produz flor *rosa*, a homocigótica para o outro alelo produz flor *branca* e a heterocigótica produz flor *violeta* [Nota do tradutor: Posteriormente, este e outros casos semelhantes, no quais a proporção fenotípica era 1 : 2 : 1 e não 3 : 1 passaram a ser denominados de padrão de herança monofatorial com codominância]

Herança da cor da flor em *Lathyrus* e em *Matthiola*

Os cruzamentos a seguir mostraram outra variação das proporções mendelianas e são mais difíceis de serem compreendidos.

Bateson e colaboradores (1906) haviam realizado numerosos cruzamentos com ervilhas-de-cheiro (gênero *Lathyrus*) e com crucíferas (gênero *Matthiola*), obtendo em ambos os casos resultados confusos.

- Quando duas variedades diferentes com flores brancas foram cruzadas, todas as plantas de F₁ foram coloridas.
- Quando os F₁ foram cruzados entre si, pareceu à primeira vista, que havia um número igual de flores brancas e coloridas em F₂. Entretanto, estudos posteriores mostraram que a proporção em F₂ era na verdade de 9 coloridas para 7 brancas.

A figura 15 apresenta o diagrama de Bateson para os resultados de F₂. Ele e seus co-autores concluíram que a cor branca das flores das duas variedades originais não era determinada pelo mesmo genótipo. Um genótipo era *CCrr* e o outro *ccRR*. Para que as flores fossem coloridas era necessário que a planta possuísse pelo menos um *C* e um *R*. Em F₁, por essa hipótese, todos seriam *CcRr*, e portanto, coloridos. Casos como esse, em que alelos de um gene mascaram a expressão

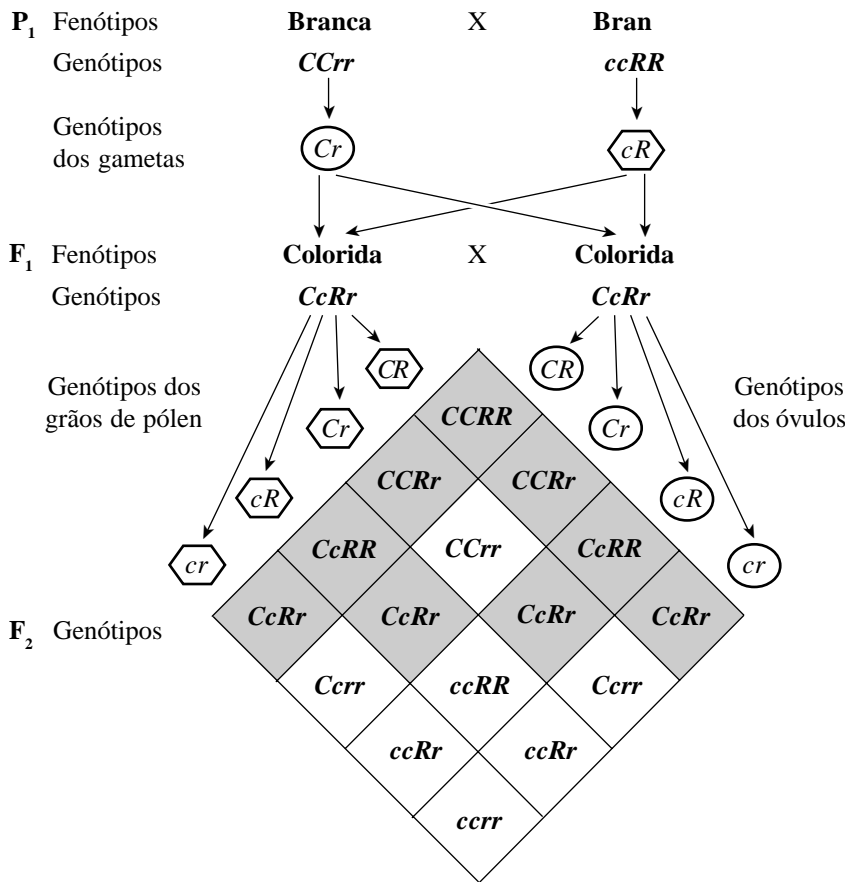


Figura 15. Diagrama que mostra a natureza da razão 9 : 7 em F₂ de um cruzamento entre variedades de ervilha-doce. O estado colorido do caráter cor da flor aparece apenas quando os alelos *C* e *R* se encontram. Cada quadro corresponde a um zigoto e as letras em seu interior mostram seu genótipo. Os quadros escuros representam as plantas com flores coloridas e os claros, as com flores brancas.

de outro gene, são conhecidos como casos e **interação gênica com epistasia**.

Esses poucos exemplos de cruzamentos genéticos indicam o tipo de problemas que se pode encontrar em estudos genéticos. Há inúmeros outros, é claro. Os livros indicados na bibliografia complementar trazem diversos exemplos. Muitos dos problemas nestes livros apresentam apenas as proporções observadas e não os números reais de indivíduos em cada classe fenotípica. Terá maior valor se os estudantes manipularem os dados reais porque eles podem chegar a uma conclusão importante; quando somente as proporções são dadas, esta conclusão importante já foi alcançada.

CONCLUSÃO

Este quadro da Genética dos primeiros anos do século XX nos conscientizou da complexidade e confusão que existia naquela época. Aqueles que desejavam que o mundo vivo se comportasse como o delineado pelas ervilhas de Mendel logo verificaram que isto não era verdadeiro. Isto não significa que a história original de Mendel estivesse “errada”. Isto significa apenas que ela estava incompleta e que estava sendo substituída por uma compreensão mais profunda da natureza da hereditariedade. Nenhuma das regras originais de Mendel mostrou-se verdadeira para todos os casos.

Pode ser argumentado que o significativo progresso da Genética foi baseado numa atitude que pode ser vista como “não-científica”. Ou seja, desde o momento em que as hipóteses de Mendel se tornaram conhecidas, ficou claro que elas não se aplicavam a todos os organismos.

Entretanto, os que realmente acreditavam nelas ignoraram as exceções e lentamente encontraram explicações para esses casos que podiam ser colocadas em termos originais do mendelismo. À medida que o conhecimento sobre experimentos de cruzamentos em diferentes espécies aumentava, foi possível expandir a teoria para acomodar os novos resultados. Foi possível compreender mais e mais as exceções.

Descobriu-se que alguns dos problemas mais difíceis tinham base cromossômica. Um desses problemas foi o dos “cromossomos acessórios” ou “cromossomos X”. Para discutir esse caso precisamos ver agora o que os citologistas estavam fazendo nos primeiros anos do século vinte.

EXERCÍCIOS

PARTE A: REVENDO CONCEITOS BÁSICOS

Preencha os espaços em branco nas frases de 1 a 6 usando o termo abaixo mais apropriado.

- (a) biometrista (d) hibridista
(b) evolução gradual (e) variação contínua
(c) evolução em saltos (f) variação descontínua

1. A escola () se caracterizava por procurar obter informações sobre hereditariedade por meio de cruzamentos experimentais.

2. A escola () se caracterizava por procurar compreender hereditariedade por meio da aplicação de métodos matemáticos.

3. Um caráter com () apresenta diferenças pequenas e graduais entre os indivíduos de uma população.

4. Um caráter com () apresenta diferenças contrastantes, facilmente identificáveis, entre os indivíduos de uma população.

5. Pequenas mudanças, lentas e relativamente constantes ao longo do tempo caracteriza a ().

6. Períodos de mudanças lentas e graduais seguido de períodos curtos de mudanças bruscas caracteriza o ().

Preencha os espaços em branco nas frases de 7 a 10 usando o termo abaixo mais apropriado.

- (a) alelo ou alelomorfo (c) loco
(b) gene (d) mutação

7. () pode ser definido como a porção do cromossomo (um segmento da molécula da hereditariedade) que produz um efeito detectável no indivíduo.

8. Uma alteração hereditária em uma característica é chamada ().

9. Cada uma das formas detectáveis de um () é chamada ().

10. A posição que um determinado () ocupa no cromossomo é seu (sua) ().

Preencha os espaços em branco nas frases de 11 a 15 usando o termo abaixo mais apropriado.

- (a) dominância
(b) interação gênica com epistasia
(c) heterozigótico

- (d) homozigótico
(e) interação gênica sem epistasia
(f) codominância

11. O zigoto, e conseqüentemente o indivíduo, resultante da união de gametas portadores de um mesmo tipo de alelo é chamado ().

12. O zigoto, e conseqüentemente o indivíduo, resultante da união de gametas portadores de alelos diferentes de um mesmo gene é denominado ().

13. O fenômeno de dois ou mais genes atuarem na determinação de uma mesma característica é chamado ().

14. O fenômeno de a expressão de um alelo de um gene mascarar o efeito de um alelo de um outro gene é chamado ().

15. O fenômeno de um alelo de um gene mascarar o efeito de um outro alelo do mesmo gene é chamado ().

PARTE B: LIGANDO CONCEITOS E FATOS

Indique os termos que completam ou respondem as questões de 16 a 28.

16. Para Weldon e Pearson, seguidores de Galton, o mendelismo era incompatível com a teoria darwinista e por isso o combatiam. Esse pensamento era defendido pela chamada escola
a. evolucionista. c. hibridista.
b. biometrista. d. darwinista.

17. A "lei da herança ancestral" de Galton dizia que
a. as características adquiridas eram hereditárias.
b. as regras da herança podiam ser expressas matematicamente pelas fórmulas 3:1 e 9:3:3:1.
c. a contribuição ancestral na formação de um indivíduo era de 1/2 dos pais, 1/4 dos avós, 1/8 dos bisavós e assim por diante.

d. as mudanças hereditárias eram lentas e graduais e dependiam da ancestralidade.

18. Para Bateson a explicação mendeliana para a hereditariedade não se contrapunha ao darwinismo, pois o processo de evolução podia envolver características

- a. adquiridas.
b. com variação contínua.
c. com variação descontínua.
d. com efeito aditivo.

Utilize as alternativas abaixo para completar as frases de 19 e 20.

- a. dominância c. interação gênica
b. epistasia d. variação contínua

19. Em galinhas, como observado por Bateson e colaboradores no início do século, o cruzamento entre indivíduos de crista noz produz descendência com crista tipo noz, rosa, ervilha e simples, na proporção de 9:3:3:1, respectivamente. Trata-se de ().

20. Em ervilha-de-cheiro, Bateson e colaboradores obtiveram, no cruzamento entre plantas híbridas com flores coloridas, plantas com flores coloridas e plantas com flores brancas na proporção de 9:7. Trata-se de ().

21. O cruzamento de um indivíduo com fenótipo dominante com outro de fenótipo recessivo, com o objetivo de se determinar o genótipo do primeiro, é denominado

- a. cruzamento teste. c. monoibridismo.
b. diibridismo. d. retrocruzamento.

Utilize as alternativas abaixo para responder às questões de 22 e 25.

- a. diplóide. c. heterozigótico.
b. haplóide. d. homozigótico.

22. No cruzamento entre um indivíduo com um caráter hereditário dominante e outro com o caráter recessivo, todos os descendentes apresentaram o caráter dominante. Pode-se dizer, portanto, que, muito provavelmente, o tipo parental dominante é ().

23. Em um cruzamento entre um indivíduo com um caráter hereditário dominante e outro com o caráter recessivo, foram produzidos descendentes com o caráter dominante e descendentes com o caráter recessivo. Esse resultado permite concluir que o tipo parental dominante é ().

24. Um indivíduo que apresenta em suas células apenas um alelo de cada gene é ().

25. Um indivíduo que apresenta em suas células um par de alelos de cada gene é ().

Utilize as alternativas abaixo para responder às questões de 26 a 28.

- a. 1 : 2 : 1 c. 9 : 7
b. 9 : 3 : 4 d. 12 : 3 : 1

26. Nos casos em que alelos diferentes de um gene se expressam na condição heterozigótica, a proporção fenotípica esperada em um cruzamento entre dois híbridos é ().

27. No caso de uma interação entre dois genes com segregação independente, em que o alelo dominante de um dos genes mascara ou inibe a expressão do outro gene, a proporção fenotípica esperada no cruzamento de dois duplo-heterozigotos é ().

28. No caso de uma interação entre dois genes com segregação independente, em que o par de alelos recessivos de um dos genes mascara ou inibe a expressão do outro gene, a proporção fenotípica esperada no cruzamento de dois duplo-heterozigotos é ().

PARTE C: QUESTÕES PARA PENSAR E DISCUTIR

29. Qual a explicação que se costuma dar para o fato de o trabalho de Mendel não ter sido entendido durante 35 anos?

30. Por que Moore admite que o antagonismo entre o mendelista Bateson e os biometristas Weldon e Pearson era uma questão de conflito de paradigmas?

31. Por que algumas pessoas levantaram a questão de que Mendel pode ter falsificado seus resultados?

32. Como surgem os diferentes alelos de uma gene?

33. Quais serão as proporções fenotípicas esperadas em um cruzamento entre dois duplo-heterozigotos em que os dois genes apresentam segregação independente e interação das seguintes maneiras:

a. um dos genes na condição homozigótica recessiva, independentemente da condição do outro gene, condiciona o fenótipo **A**; em qualquer outra situação o fenótipo do indivíduo será **B**.

b. os alelos recessivos não produzem nenhum tipo de pigmento e cada alelo dominante condiciona a produção de uma quantidade X de um mesmo pigmento.

c. basta ter um alelo dominante de qualquer dos dois genes para apresentar o fenótipo **A**; no caso dos dois genes estarem na condição homozigótica recessiva, o fenótipo será **B**.

34. Em rabanetes, a forma da raiz pode ser arredondada, ovalada ou alongada. Cruzamentos entre plantas de raiz alongada e plantas de raiz arredondada produziram apenas indivíduos com raiz ovalada. Em cruzamentos desses indivíduos entre si foram obtidos 400

descendentes, dos quais 100 apresentaram raízes alongadas, 195 apresentaram raízes ovaladas e 105 apresentaram raízes arredondadas.

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.

c. Os resultados obtidos estão de acordo com as leis mendelianas? Explique

d. De acordo com a hipótese, se cruzássemos rabanetes de raiz ovalada com rabanetes de raiz arredondada, quais as proporções fenotípica e genotípica esperadas na descendência?

35. Em abóboras, a forma do fruto pode ser discóide, esférica ou alongada. Uma variedade pura de frutos discóides foi cruzada com uma variedade pura de frutos alongados. A geração F_1 foi inteiramente constituída por plantas de frutos discóides. A autofecundação das plantas F_1 produziu 80 descendentes, dos quais 30 tinham frutos esféricos, 5 tinham frutos alongados e 45 tinham frutos discóides.

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.

c. Os resultados obtidos estão de acordo com as leis mendelianas? Explique.

36. Em uma certa linhagem de animais foram identificados dois genes com segregação independente afetando a massa. Os alelos dominantes condicionam, cada um, um acréscimo de 10 gramas à massa básica de 50 gramas do duplo-recessivo. Determine a massa máxima e a mínima na descendência de um cruzamento ***Aabb X AaBB***.

37. A pigmentação da plumagem em uma certa linhagem de galinhas é condicionada por dois genes com segregação independente. O alelo dominante de um dos genes (***C***) condiciona a produção de pigmento enquanto o alelo recessivo (***c***) é inativo, condicionando cor branca. O alelo dominante do outro gene (***I***) inibe a formação de pigmento, enquanto o alelo recessivo (***i***) não o faz. Determine a proporção fenotípica em um cruzamento entre dois indivíduos duplo-heterozigóticos.