

TEORIA DOS FACTORES MENDELIANOS

Prof. OCTAVIO DOMINGUES
Lente de Zootecnia Geral da E. S. A.
«Luiz de Queiroz»

Il est indispensable de bien faire ressortir que la notion d'unités héréditaires n'est pas une hypothèse a priori; elle apparaît comme la conséquence logique et inéluctable de faits expérimentaux. Elle découle directement de cette constatation indiscutable que les divers couples de caractères subissent une ségrégation indépendante. De même que le chimiste est naturellement, par les résultats de l'analyse et de la synthèse, à la conception de grains de matière, les atomes, de même le biologiste, en présence des séparations et des combinaisons réalisées dans les expériences d'hybridation, ne peut échapper à cette conclusion que la matière vivante héréditaire est, elle aussi, formée d'éléments, les unités héréditaires. — E. Guyénot

L'hypothèse factoriale ne prétend pas qu'un facteur quelconque produit un caractère particulier directement et par lui-même, mais seulement qu'un caractère, chez un organisme, peut différer d'un caractère chez un autre parce que les séries de facteurs chez les deux organismes présentent une différence — T. H. Morgan etc.

The considerations serve to emphasize the conclusion already stated several times, that the real unit of inheritance is not the developed character which is visible and measurable, and which, as has been seen, may be variable and complex, but an invisible something in the germ cell called a factor or gene. Not only is the organism formed under the cooperative influence of a large number of these factors, but each factor, itself a distinct unit, exerts a widespread influence on many parts of the organism. The extreme extension of this view may be seen in the idea that many fundamental characters of the organism, such as size, are determined by factor acting on the whole animal or plant rather than on single parts. — Stannoll and Dunn.

§ 1.º *A classificação dos factores mendelianos segundo sua manifestação fenotípica* — A classificação dos caracteres hereditários, que o geneticista russo, N. W. Timoféeff-Ressovsky nos dá, em recente trabalho seu, é digno de integrar-se ao patrimônio da Genética clássica, pela clareza que projecta na compreensão da teoria mendeliana. Suas próprias palavras aqui são a melhor homenagem que agora podemos lhe prestar, pelo auxílio evidente que nos trouxe para a divulgação e entendimento deste capítulo, tão sujeito a malentendidos. Escreve elle:

“Si considerarmos os caracteres hereditários, sob o ponto de vista de sua manifestação fenotípica ficaremos habilitado para classificá-los descritiva-

mente em tres categorias principais: "A" primeira pertencem os caracteres hereditarios cuja manifestação fenotipica é completa e absoluta. A segunda é formada dos caracteres hereditarios cuja fenotipica expressão depende da presença de certas condições externas, que umas vezes são favoraveis á manifestação deles, e outras, não. Na terceira categoria estão os caracteres hereditarios que, embora despertados por um gen. dependem, para sua expressão fenotipica, de condições hereditarias — ou em outras palavras, são caracteres cujo grau de manifestação e de expressão fenotipica é influenciada por outros gens".

Eu explico:

Ao primeiro grupo pertencem os caracteres dominantes perfeitos, completos, cuja exteriorização independem de ambiente especial, ou de mais de um gen ou factor mendeliano. São os caracteres hereditarios que resultam de um factor simples, tais como, por ex. a côr verde ou amarela da ervilha, a côr cinzenta dos ratos da experiencia citada atraz, e todos os caracteres dominantes puros, cuja dissociação obedece rigorosamente ás regras numericas de Mendel.

O segundo grupo é constituído pelos caracteres cujos gens estão sujeitos ao ambiente. Muitos são os exemplos. O caso já citado da *Vanessa* é bem tipico: essa borboleta, si se desenvolve no verão, é escura com rajás brancas (*Vanessa prorsa*); si na primavera, é dourada com manchas pretas (*Vanessa levana*). Vimos ainda que Ruhmer e tambem Dorfmeister obtiveram uma serie de colorações intermediarias entre os tipos citados, o que se explica dizendo que essa borboleta é portadora de gens capazes de se influenciarem pelo ambiente, isto é, que só se manifestam em determinadas condições de clima. O atributo côr das azas, desse lepidótero, não é um atributo hereditario simplesmente. O que ele possui é um gen ou um conjunto de gens capazes de reagirem ao meio exterior, expressando-se de acôrdo com ele. A mosca de "abdome anormal", das experiencias de Morgan e seus colaboradores, é outro exemplo classico. Essa mutação se caracteriza pela irregularidade ou ausencia das faixas escuras que ornám o abdome da *Drosophila* normal. "A anomalia, escreve Morgan, atinge seu grau extremo nos individuos criados em cultura humida; porem na mesma cultura, as moscas que nascem sucessivamente tornam-se cada vez menos anormais á medida que o ambiente se desseca e que a nutrição se torna mais difficil, até que finalmente as ultimas moscas nascidas não se distinguem mais quase dos individuos normais. Si a cultura é bem provida de alimento tal modificação não se produz; mas se forem criadas em meio seco, desde o começo mos-

trar-se hão normais". O caracter em questão — abdome anormal — está directamente jungido ao ambiente rico de nutrição, humido; desde que esta condição desapareça, não exista, ele não se manifesta. "Ora, diz A. Dreyfus, si após termos cultivado durante varias gerações tais moscas num meio em que todos nascem com aspecto normal, collocarmos seus ovos em boas condições de alimentação e humidade, veremos que immediatamente as moscas nascem tão anormais como as que dez gerações antes apresentavam esse caracter".

Outros casos exemplificantes ainda são o das patas extra-numerarias da *Drosophila*, que são mais ou menos numerosas nos individuos nascidos no inverno, e menos nos nascidos no verão, sob o calor; o da *Primula sinensis rubra* de Baur, que a 30-35°, em atmosfera humida e á sombrá produz flores de um branco puro, e a 15.º 20.º, flores rubras; mas outra raça de *Primula sinensis*, a *alba*, dá sempre, mesmo a 20.º flores niveas.

Emfim pode-se lembrar ainda o polimorfismo das folhas de certas plantas aquaticas como a sagitaria, *Alimacea aquatica*, cujas folhas são de duas ordens, conforme se desenvolvem nagua ou no ar: no primeiro caso são peçioladas, de limbo largo, sagitado; as outras são sesseis, alongadas, estreitas.

A terceira categoria da classificação de T. Ressoovsky é formada pelos caracteres cujos gens precisam, para sua manifestação, da conjugação de um ou mais gens accessorios. Estes gens são de função diversa, e segundo ela, assim são eles classificados. O leitor já aprendeu que os caracteres recessivos só se manifestam quando estão em estado de homozigose, isto é, em dose dupla, um par. Tais gens, para se manifestar, estão dependendo um do outro, logo se incluem nesta ultima categoria.

Adotando essa classificação inteligente do geneticista russo, estou bem amparado, de outro lado, por Guyénot, quando diz: "O factor é uma das condições internas do fenomeno, muitas vezes a mais importante, mas cuja acção pode ser modificada, em certos casos, seja por outras condições internas, seja por circunstancias exteriores".

§ 2.º -- *Differentes sortes de factores mendelianos* — Antes de entrar precisamente no assunto deste paragrafo, convem esclarecer um ponto da terminologia mendeliana.

A meu ver gen não deve ser considerado a mesma cousa que factor mendeliano. Gen é uma condição interna, hereditaria; e por factor mendeliano deve-se entender as particulas representativas que nos cruzamentos sofrem dissociações inumeras. Mal comparando factor mendeliano são os atomos, o gen é a formula quimica da qual fazem parte esses atomos. Pode

coincidir que o gen se identifique ao factor; é o caso em que se tem um elemento químico, de existencia livre. Os factores são as unidades biologicas da teoria mendeliana.

Dito isto, vejamos agora quais são os factores mendelianos, cuja existencia se pretende haver comprovado; são eles: factores simples, complementares, suplementares e condicionais, multiplos, letais, inibidores e de repartição.

Os factores *simples* são os que correspondem aos chamados *factores-unidades*: a um factor desta ordem corresponde certo caracteristico hereditario de completa manifestação fenotipica.

Exemplos deles temo-los nos cruzamentos mendelianos de um unico par de caracteres alelomorfos, onde fôr absoluta a dominancia de um destes, e a recessividade do outro. E' preciso porem prevenir que um factor mendeliano simples hoje, amanhã poderá não o ser mais assim considerado, como na aurora da quimica, muitas vezes se tomavam, como elementos quimicos, corpos onde posteriormente foi possivel dissociar, ou descobrir, dois ou mais elementos quimicos. Alias isso nada teria de estranhavel.

E' aqui tambem o caso em que o gen corresponde exactamente ao factor mendeliano.

Os factores *complementares* são aqueles que só teem expressão fenotipica quando se encontram no mesmo individuo. Separados, são de efeito nulo no fenotipico, ou diverso. Um exemplo precioso dessa ordem de factores nos é dado pela crista de amendoa das galinhas.

A crista de rosa é factor dominante sob a crista simples dentada; e o factor da crista de ervilha tambem. Desta sorte se cruzarmos um individuo de crista de rosa, ou de crista de ervilha, com um de crista simples, a geração F1 será crista de rosa, ou crista de ervilha.

Mas se cruzarmos um de crista de rosa com um crista de ervilha, não teremos a dominancia de um, nem de outro. Surge uma terceira forma, a crista de amendoa. Diz-se então que rosa e ervilha possuem, cada um, um dos factores complementares para a crista de amendoa. Tanto é assim que si unirmos dois individuos de crista de amendoa, assim obtidos, conseguiremos a dissociação mendeliana nos seus descendentes, deste modo:

Seja RRpp o genotipico para crista de rosa, PPrr, o de crista de ervilha.

$RRpp + PPrr = RrPp$, ou a nova forma, crista de amendoa, que resulta do encontro de R com P.

Cruzemos agora RrPp com RrPp, individuos amendoas, da geraçao F1 acima.

Teremos :

Gametas	RP	Rp	rP	rp
RP	amendoa RRPP	amendoa RRPp	amendoa RrPP	amendoa RrPp
Rp	amendoa RRPp	rosa RRpp	amendoa RrPp	rosa Rrpp
rP	amendoa RrPP	amendoa RrPp	ervilha rrPP	ervilha rrPp
rp	amendoa RrPp	rosa Rrpp	ervilha rrPp	simples rrpp

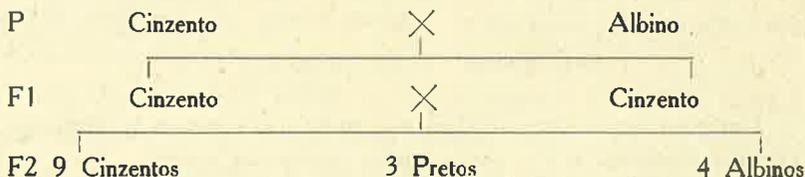
ou sejam: 9 amendoas, 3 rosas, 3 ervilhas e 1 simples.

Neste de crista simples se acumularam os factores recessivos, em dupla dose, cada um. Por isso essa forma de crista é recessiva para com as outras, e é pura, homozigota.

Os factores *suplementares e condicionais* podem ser estudados conjuntamente, porque em geral se mostram conjugados.

O *condicional* é indispensavel para a expressão do atributo, e os *suplementares* modificam a manifestação daquele.

Cuénot, como sabemos, trabalhou com os ratos, e suas experiencias nos serviram para exemplificar os casos de mono e di-hibridismo estudados. Verificou, porem, ele que em certos casos o tipo heterozigoto F1 do cruzamento de um rato albino com um rato cinzento, não dava em F2 a dissociação prevista, mas outra, diferente, e inesperada, assim:



Donde surgiu o tipo preto, que aqui aparece na proporção de 3 para 16? Pela proporção logo nos vem a ideia tratar-se de um caso em que não está em jogo apenas um par de alelomorfos. Si não vejamos. Suponhamos que *C* seja o factor mendeliano para a coloração desses ratos, então albino será *cc* e os coloridos *CC* ou *Cc*: o cinzento, vimos, é dominante sobre o albino. Mas alem desses factores devem entrar em jogo outros, pois sinão não teriamos aqueles biotipos pretos em F2. Então o preto deve ser o cinzento com a perda de qualquer factor.

Suponhamos um factor *G*, modificador do factor *C*, que corresponde

à coloração dos ratos. Quando G estiver em presença de C , o preto não se formará. Então o cinzento puro será $CCGG$. O albino, que é um recessivo, terá o seguinte genótipo: $ccgg$. Juntemo-los:

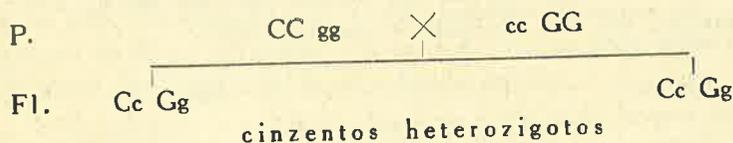


Um casal de cinzentos heterozigotos dará, segundo a taboa:

Gametas	CC	Cg	cG	cg
CG	$CCGG$	$CCGg$	$CcGG$	$CcGg$
Cg	$CCGg$	$CCgg$	$CcGg$	$Ccgg$
cG	$CcGG$	$CcGg$	$ccGG$	$ccGg$
cg	$CcGg$	$Ccgg$	$ccGg$	$ccgg$

Ou sejam 9 cinzentos, onde se encontram o factor *condicional* C , e o suplementar G ; 3 pretos pela ausencia de G , mas onde está presente C , condicional da coloração; e 4 albinos pela ausencia deste.

Tiremos uma contra prova disso, cruzando um preto puro com um albino puro, mas onde exista o factor suplementar G .



Um casal destes cinzentos dará uma prole onde surgem 9 cinzentos, 3 pretos e 4 albinos, e é o que o quadro teorico nos aponta:

Gametas	CG	Cg	cG	cg
CG	$CCGG$	$CCGg$	$CcGG$	$CcGg$
Cg	$CCGg$	$CCgg$	$CcGg$	$Ccgg$
cG	$CcGG$	$CcGg$	$ccGG$	$ccGg$
cg	$CcGg$	$Ccgg$	$ccGg$	$ccgg$

Comprovado está portanto que C é um factor condicional — sem ele não ha coloração. E G é modificador suplementar. Ele, só, nada expressa. Sua manifestação fenotipica carece de um factor condicional ou fundamental.

Os factores *multiplos* dizem respeito, em geral, aos caracteres onde

ha evidente variação de sua intensidade. Tratam-se de factores, portanto, que vão influir, não propriamente na qualidade do atributo, mas na sua quantidade. E' preferível por isso chamá los factores *cumulativos*, porque em verdade, da sua acumulação em determinados individuos, parece resultar a manifestação mais intensa do atributo em questão.

O modo de herança de certos caracteres, como a côr do mulato, a orelha dos coelhos, a mancha preta dos ratos de capuz, etc. a principio provocou uma divergencia de interpretação nos arraiais mendelianos. De um lado Castle e seus colaboradores trabalhando com os ratos de capuz, e do outro Mac Dowell, Zelleny e Mattoon, Reeves, Morgan, Sturtevant, etc. com a *Drosophila*, punham-se em terrenos opostos na interpretarem o facto de certos caracteres variarem flutuantemente de intensidade em torno de uma media. E o que é mais surpreendente, a seleção dos tipos maximos intensificava a manifestação do caracter, assim como a dos tipos minimos, diminuia-lhes a intensidade.

A pendencia porem foi breve, e hoje os geneticistas acordaram em considerar tais fenomenos como a manifestação de factores *multiplos modificadores*, hipotese de Nilsson-Ehle e de East (1).

Os caracteres que implicam tamanho ou quantidade, escrevem Sinnott e Dunn, e que na sua maioria não apresentam uma distribuição numerica simples e clara, seguindo as leis de Mendel, parecendo uma exceção a estas, como se pensou por muito tempo, integraram-se definitivamente na interpretação mendeliana dos factores multiplos, independentemente proposta por Nilsson-Ehle e por East.

§ 3.º — *Herança mixta* — E aqui entramos no caso da herança mixta, ou *blending inheritance*. Trata-se, como vimos acima, de uma manifestação hereditaria que á primeira vista parece não se enquadrar nas leis mendelianas: os individuos em F1, em vez de serem uniformemente dominantes, são um tipo intermediario entre os pais. E em F2 surge uma dissociação imprevista dos caracteres em jogo, de sorte que ela se mostra uma verdadeira gama, uma escala de valores, cujos extremos são os pais, e cujo tipo medio é assemelhavel ao que surge em F1.

Nilsson-Ehle e East independentemente um do outro, (2) deram uma

(1) "Esta explicação que se chama comumente a hipotese dos factores modificadores multiplos, foi recentemente admitida por Castle tambem, depois de algumas experiencias cruciais. Não pode mais haver duvida sobre sua exatidão, pelo menos em muitos casos desse genero". — H. S. Jennings.

(2) O primeiro trabalhando com trigo na Suecia, e East, com milho, nos Estados Unidos.

explicação ao fenómeno, que permite admiti-lo como uma manifestação de caracter ainda mendeliano. Essa explicação, como vimos, é a dos factores multiplos modificadores. É ela traz a grande virtude de resolver, pelo menos por enquanto, uma boa soma de questões aparentemente sem solução: as heranças dos caracteres quantitativos, ou que se mostrem como tais.

A explicação é a seguinte: em vez de um ou dois factores mendelianos a determinarem fenotipicamente um caracter hereditario, trata-se da acção conjugada de 3, 4 ou mais factores determinando a maior ou menor intensidade de tal atributo; daí o seu nome: factores acumulativos, ou modificadores multiplos, ou de intensidade.

A hipotese aceitavel, definitivamente, é a seguinte: Suponhamos, por exemplo (1) que o peso medio de uma raça de galinhas leves é de 3 libras, e que o de uma raça pesada seja 6 libras, e que essa diferença tenha como causa genetica 3 pares de factores independentes. A raça pesada será então representada por $AA BB CC$ e a leve pelos recessivos $aa bb cc$. Os tipos da geração F1 serão os heterozigotos $Aa Bb Cc$, mas nos quais nenhum factor mostrou dominancia, todos sendo iguais, e cada um trazendo um aumento de meia libra de peso. $Aa Bb Cc$ será de 4 1/2 libras, pois o recessivo puro pesava 3 libras, mais 1 1/2 da soma de $A+B+C$, que veio ao patrimonio do heterozigoto, teremos 4 1/2 libras. Em F2 haverá uma distribuição como mostra a figura, (pg. 11) onde um individuo sobre 64 será $AA BB CC$, e outro $aa bb cc$, isto é, houve a volta aos tipos dos pais puros: um de 6 libras, e outro de 3 libras. Entre os dois extremos forma-se um tipo intermediario no peso, e medio na frequencia — que é assemelhavel aos da geração F1; e ainda toda uma gama de intermediarios com as seguintes probabilidades numericas: 5 1/2 libras (5 factores $Aa BB CC$, etc.) seis individuos; 5 libras (4 factores $Aa Bb CC$, etc.) 15 individuos; 4 1/2 libras (3 factores $Aa Bb Cc$, etc.) 20 individuos; 4 libras (2 factores $aa Bb Cc$, etc.) 15 individuos; 3 1/2 libras (1 factor $aa bb Cc$, etc.) 6 individuos, o que com os dois que voltaram ás formas primitivas, teremos o total de 64.

Imagine-se quando se houver em jogo 4 pares de factores multiplos, 5 ou mais, que numero extraordinario de tipos intermediarios, impuros, entre os dois puros, extremos, que sempre devem reverter aos tipos originarios! Basta lembrar que com quatro pares 256 são as formas diferentes em F2, com 5, 1.024, e com 6, 4.096! Sendo assim cada uma das duas formas

(1) Sinnott e Dunn.

originarias terão 1: 64, 1: 256, 1: 1.024, 1: 4.096 probabilidades de aparecer em F2.

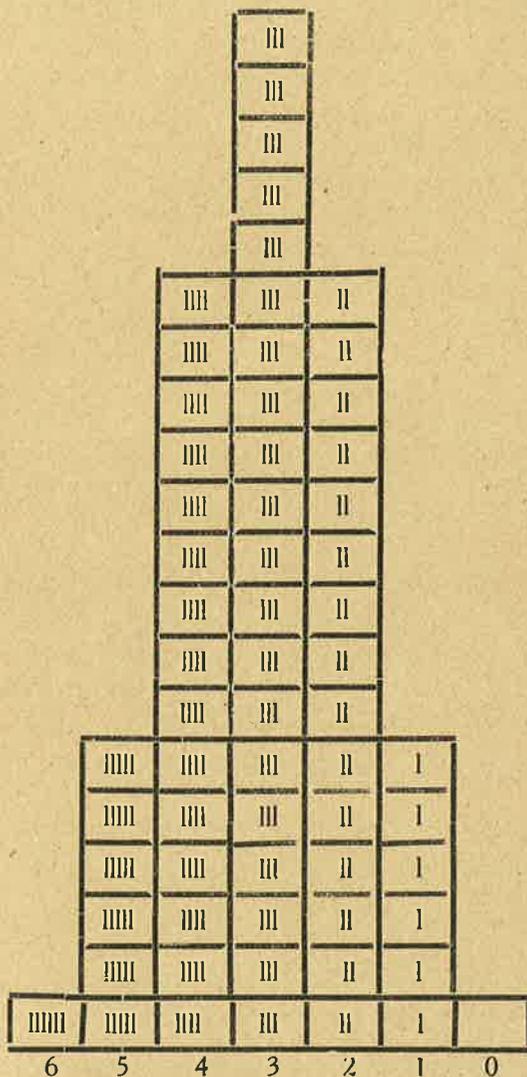


Diagrama ilustrando o modo de distribuição na geração F2 dos tres pares de caracteres cumulativos.

§ 4.º — *Alguns casos de herança mixta* — Vimos no paragrafo anterior que existe um novo caso de herança mixta, aparentemente em desacôrdo com as leis de Mendel, mas que no entretanto nelas se enquadram

si aceitarmos a bem fundada hipotese dos factores mendelianos modificadores multiplos ou cumulativos. Tomemos alguns exemplos.

As orelhas do coelho — Coelhos de orelhas longas cruzados com coelhos de orelhas curtas dão em F1, um tipo intermediario de orelhas medias. Não houve dominancia de um caracter sobre o outro. E por que?

Provavelmente porque o tipo de orelhas longas é possuidor de factores multiplos que determinaram aquele excesso na dimensão das orelhas; e ao contrario, o tipo de orelhas curtas possui os antagonicos desses factores multiplos que representam a ausencia desse excesso, si assim me posso expressar. Sejam *A*, *B* e *C* os factores determinantes do excesso em questão. E *a*, *b* e *c* os factores que não determinaram esse excesso.

Ora, si a diferença entre uma raça e outra é, numericamente, a media de 120, e temos em jogo tres pares de caracteres, ou sejam seis factores multiplos, segue-se que cada factor *A*, *B* e *C* vale numericamente 120 divididos por 6 (1). O puro, orelhas longas, será então *AA BB CC*, ou numericamente 120 mais a dimensão media do puro de orelhas curtas, cujo genótipo será a dupla negação desse excesso *aa bb cc*. Esta raça tem em media 100 m.m. de orelhas, e aquela 220 mm.

Cruzando *AA BB CC* com *aa bb cc*, teremos, em F1, *Aa Bb Cc*. Qual a dimensão media provavel das orelhas desses coelhos filhos? Basta somar os valores atribuidos ao factores multiplos em questão:

$$\begin{array}{rcccccc} A & + & B & + & C & + & a & + & b & + & c & = & Aa & Bb & Cc. \\ 20 & & 20 & & 20 & & 0 & & 0 & & 0 & = & 60 & \text{mm. de excesso.} \end{array}$$

Si 100 mm. é o tipo orelhas curtas, a geração F1 terá $100+60=160$ mm.

Acasalando agora dois individuos de F1 teremos em F2, não a volta aos tipos paternos, etc mas sim uma dissociação dos factores multiplos segundo um caso de tribridismo, pois não estamos com 3 pares de caracteres alelomorfos?

Façamos então o quadro classico F:

Os tipos mestiços F1 terão o seguinte genótipo: *Aa Bb Cc*, e produzirão 8 sortes de gametas, que copulados, dois a dois, darão 64 formas assim (pg. 13):

Por esse quadro é facil verificar-se que as formas paternas originarias, puras, só aparecem duas vezes em cada 64 probabilidades. Então o puro

(1) Explicação de Lang (1914).

Gametas	ABC							
ABC	220 AABBCC	200 AABBCc	200 AABbCC	180 AABbCc	180 AaBBCC	180 AaBBcC	180 AaBbCC	160 AaBbCc
ABc	200 AABBCc	180 AABBcc	180 AABbCc	160 AABbcc	160 AaBBCC	160 AaBBcc	160 AaBbCC	140 AaBbcc
Abc	180 AABbCc	160 AABbcc	160 AAbbCc	140 AAbbcc	140 AaBbCC	140 AaBbcc	140 AabbCC	120 Aabbcc
AbC	200 AABbCC	180 AABbCc	180 AAbbCC	160 AAbbCc	160 AaBbCC	160 AaBbCc	160 AabbCC	140 AabbCc
aBc	180 AaBBcC	160 AaBBcc	160 AaBbCc	140 AaBbcc	140 aaBBCC	140 aaBBcc	140 aaBbCC	120 aaBbcc
aBC	200 AaBBCC	180 AaBBcC	180 AaBbCC	160 AaBbCc	160 aaBBCC	160 aaBBcC	160 aaBbCC	140 aaBbCc
abC	180 AaBbCC	160 AaBbCc	160 AabbCC	140 AabbCc	140 aaBbCC	140 aaBbCc	140 aabbCC	120 aabbCc
abc	160 AaBbCc	140 AaBbcc	140 AabbCc	120 Aabccc	120 aaBbCC	120 aaBbcc	120 aabbCC	100 aabbcc

Distribuição dos tres pares de factores cumulativos em F2.

AA BB, e *CC*, orelhas longas, obter-se-há uma vez cada 64 vezes, e o puro *aa bb cc*, orelhas curtas, também só aparecerá uma vez sobre 64 vezes. E' por isso, volto a insistir, que não se percebe a volta, a regressão aos puros originarios, em tais cruzamentos, e a observação superficial do fenomeno conduz á negação de sua existencia. Negação sem firmeza, como acabo de demonstrar.

E como se explica a variação flutuante do atributo em F2? Basta atentar para a frequência das formas teoricas expressas no quadro.

Quantas formas com 6 factores ?	1
» » » 5 »	6
» » » 4 »	15
» » » 3 »	20
» » » 2 »	15
» » » 1 »	6
» » » 0 »	1

Essas respostas permitem constituir-se um diagrama semelhante ao da pag. 11.

A herança do mulato — Graças aos estudos de Davenport e Danielson podemos apresentar hoje uma explicação condigna ao caso da herança do mulato, ponto, como disse, aparentemente vulneravel, da construção mendeliana. E' baseado na mesma hipotese de East e de Nilsson-Ehle, tão sadia-mente explorada, num sentido util.

O preto puro é um individuo cujo genótipo, para a côr da pele, deve possuir provavelmente dois pares de factores, determinantes da presença de melanina, na dose mais alta, o que confere ao tipo humano em questão a sua côr negra, tipica. O branco, ariano, possuirá um genotipo onde estão ausentes esses factores para a presença de melanina na pele.

Representando-se por *AA BB* o preto puro, *aa bb* será o genotipo do branco puro. O mulato em F1 será *Aa Bb* onde está presente a metade dos factores multiplos ou cumulativos, para a côr preta. Por isso o tipo não é preto, nem branco, e sim de uma côr intermediaria — mulata.

Dois mulatos, filhos de branco puro com preto puro, si acasalados, darão uma geração F2 onde aparecem varias tonalidades de mulatos, desde o mais escuro ao mais claro. Os mais claros terão menos factores multiplos; aqueles, maior proporção de tais factores. Si estão em jogo dois pares de caracteres, trata-se de um di-hibridismo, no qual dezasseis serão as formas em F2 como mostra o quadro (pg. 15). Os mulatos de F1 terão o genotipo *Aa Bb*,

e produzirão 4 sortes de gametas, que juntos, dois a dois produzirão a classica dissociação:

Gametas	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

Ou sejam: 1 branco sem nenhum factor determinante da pigmentação da pele; 4 mulatos tirando para o branco, onde está presente apenas um factor multiplo para a cor preta; 6 mulatos com dois factores multiplos, e que relembram os mulatos tirando para o preto, com tres factores; e 1 preto tipico com os quatro factores.

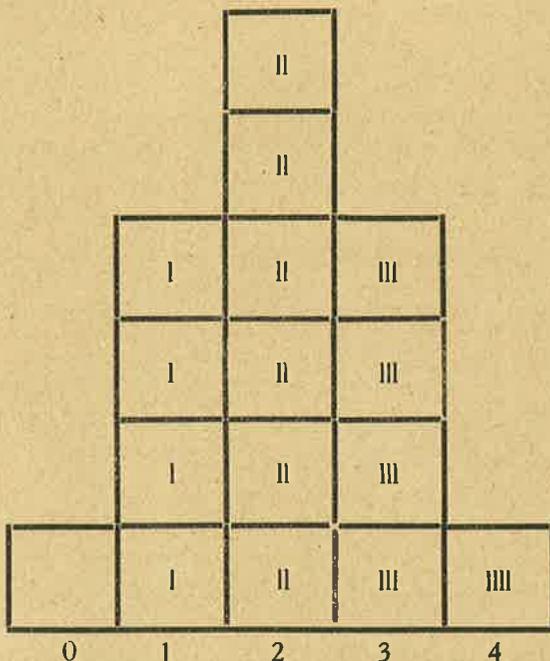


Diagrama da distribuição em F2 dos dois pares de factores cumulativos.

O diagrama será como mostra a figura acima.

- Com 4 factores 1 preto puro
- » 3 » 4 mulatos escuros
- » 2 » 6 mulatos
- » 1 » 4 mulatos claros
- » 0 » 1 branco puro

Sobre cada 16 filhos de um casal de mulatos (meio sangue, digamos) *Aa Bb*, ha uma probabilidade apenas para a volta ao tipo branco, ou ao tipo preto, donde a extrema raridade dessas reversões, o que leva á negação apressada de que a herança mixta está fora das previsões mendelianas. Isso, porem, em face da teoria dos factores multiplos se esclarece satisfatoriamente.

Por esses dois exemplos interpretados á luz dessa teoria podemos ampliar mais ou menos a sua applicação aos numerosos casos de hereditariedade dos caracteres quantitativos. Essa ampliação deve porem, ser prudente, pois ainda é cedo para adotar-mo-la de vez, sendo como é, uma teoria de comprovação difficil, e ainda limitada a alguns casos. Mas é uma hipotese com todas as características de ser util, e uma hipotese util quasi equivale praticamente a uma verdade demonstrada.

A explicação pelos factores multiplos não é evidentemente mais do que uma hipotese de trabalho, diz Guyénot. E' interessante e torna-se verosimel quando vemos reaparecerem, numa proporção sempre fraca, os tipos paternos. Torna se em quase certeza quando, alem dessa reparação, vê se que a progenie F2 pode ser distribuida em categorias, tendo, cada uma, certa frequencia característica, e que o numero dessas categorias e suas frequencias respectivas coincidem, o que permite calcular a hipotese de 3, 4 ou 5 factores homómeros (1). Ainda aqui as pesquisas ultteriores mostrarão talvez, de maneira definitiva, que a ausencia de segregação é apenas uma apparencia.

§ 5.º — *Factores letais e factores inibidores* — Esta outra ordem de factores tem uma acção por assim dizer diferente daquela dos que acima tratei; são de efeito negativo no modo de manifestação fenotipica do atributo.

Os factores *letais* servem para explicar a falta aparente de concordancia numerica de certos cruzamentos com as leis mendelianas.

Cuénot cruzando ratos amarelos sempre obteve uma dissociação de caracteres, resultado naturalmente de uma dissociação de factores. Concluiu portanto que o tipo amarelo é um tipo heterozigoto como a pelagem ruan do Shorthorn, a plumagem azul da galinha Andalus, etc. Demais a proporção numerica de tais tipos dissociados não correspondia á formula 1: 2: 1 classica da geração F2. Ao contrario, duas formas apareciam, e na seguinte proporção — 1:3, em que 1 era o tipo recessivo, e 3 o dominante amarelo.

(1) Factores homómeros (expressão de L. Plate) é sinonimo de factores polimeros (Lang), de caracteres plurifactoriais (Tschermak) e de factores multiplos. A chamada *polimeria* não é mais do que um caso de factores multiplos ou cumulativos.

Seja J o factor para a côr amarela e j o factor para uma côr recessiva não amarela. Si os ratos amarelos são mestiços, seu genotipo será Jj , em que o amarelo domina e tem portanto a expressão fenotipica.

Si juntarmos dois amarelos assim nascidos, teremos:

$$\begin{array}{rcccl}
 \text{F1} & & & & Jj \times Jj \\
 \text{F2} & JJ & Jj Jj & jj & \\
 & \text{mortos} & \underbrace{\text{amarelos}} & \underbrace{\text{não amarelos}} & \\
 & & 2/3 & 1/3 &
 \end{array}$$

Como a proporção é sempre aproximada de $1/3$ jj para $2/3$ amarelos, e como sempre estes amarelos se dissociam si acasalados entre, o que denuncia sua heterozigose, segue-se que eles são Jj , isto é, heterozigotos. Disso podemos concluir ainda que os tipos JJ não se formam, isto é, o encontro desses dois factores em homozigose confere a letalidade, a inviabilidade vital ao zigoto assim constituído.

Perante os numeros não ha outra explicação possível: si JJ fosse viavel a razão numerica seria 1: 2: 1. Esta é porem de 1: 3, logo $1/4$ que falta é porque não se forma, e si não se forma é que provavelmente o encontro de J com J resulta nessa letalidade.

Punnett, na ultima edição do seu "Mendelism" (1927) conta nos que diversos investigadores americanos verificaram a existencia de um numero maior de embriões mortos no utero aberto de femeas amarelas acasaladas com machos amarelos, do que quando tais femeas haviam sido fecundadas por machos não amarelos.

O factor *inibidor* é aquele que, devido sua presença, não permite a manifestação fenotipica de certo factor co-existente no genotipo de determinado biotipo.

Sua existencia parece estar demonstrada no genotipo da plumagem branca da Leghorne. Essa coloração, ao contrario de outras plumagens brancas (Wyandotte, Plymouth Rock, etc.) é dominante sobre as plumagens coloridas em geral. Cruzando-se pois um biotipo Leghorne branco puro com um colorido, a geração F1 será branca.

Si cruzarmos agora um biotipo Leghorne branco com um Wyandotte branco, a geração F1 será branca. E do acasalamento, entre dois mestiços dessa geração, resultará a inesperada dissociação de 13 biotipos brancos para 3 coloridos.

E' que parece estarmos em face de dois pares de factores, um dos quais se supõe ser de inibidores. Sinão vejamos. O branco Leghorne será

II CC, onde *I* é o factor inibidor da nossa hipótese, e *C* o factor para a coloração da plumagem, que se vai libertar em F2, em 3 indivíduos. O branco da Wyandotte será *ii cc*, seu recessivo.

P *II CC* × *ii cc*
 F1 *Ii Cc*
 brancos mestiços

Em F2 teremos:

Gametas	IC	Ic	iC	ic
IC	<i>II CC</i> Brancos	<i>IICc</i> Brancos	<i>IIcC</i> Brancos	<i>IICc</i> Brancos
Ic	<i>IICc</i> Brancos	<i>IIcc</i> Brancos	<i>IiCc</i> Brancos	<i>IIcc</i> Brancos
iC	<i>IIcC</i> Brancos	<i>IiCc</i> Brancos	<i>iiCC</i> Color.	<i>iiCc</i> Color.
ic	<i>IiCc</i> Brancos	<i>IIcc</i> Brancos	<i>iiCc</i> Color.	<i>ii cc</i> Brancos

Pelo quadro se vê que toda vez que *I* (inibidor) está presente, seja em dose simples ou dupla, o *C* (coloração) não se manifesta. Nos tres indivíduos *ii CC*, *ii Cc* e *ii Cc* do quadro, ele está ausente, então *C* se expressa e tais biotipos são coloridos.

A razão numerica, experimentalmente obtida permite tornar essa hipótese dos factores inibidores como accetavel (Bateson, Punnett, Hurst, Davenport, Hadley), e enquadrar tal caso dentro das lindes do Mendelismo (1).

OCTAVIO DOMINGUES

(De um livro em preparo)

(1) A *epistasia* de Bateson é a manifestação de factores inibidores. Aqui o factor *C* seria *hispostático*, e *I*, *epistático*.

O papel principal da sciencia é de formular as leis que regem os phenomenos, e nosso espirito fica tanto mais satisfeito quanto essas leis se mostram mais simples. Ora, os phenomenos naturaes são duma complexidade infinita; para serem adequadas aos phenomenos, as leis devem ser então complicadas. As leis simples são apenas approximativas e correspondem somente aos phenomenos encarados de longe. A medida que nossos conhecimentos se completam, as leis se complicam e perdem em simplicidade o que adquirem em exactidão. Leclerc du Sablon.