EXPERIÊNCIAS SOBRE HÍBRIDOS DE PLANTAS

POR

GREGOR MENDEL

Comemorando o centenário da primeira comunicação (1865) feita por GREGOR MENDEL à *Naturforschenden Vereines in Brün*, sobre híbridos de plantas, publicada nas Memórias desta Sociedade (M. 3 V. IV, 1866), «Naturalia» entendeu apresentar a tradução integral da edição de Erich v. Tschermak que contém, além dessa comunicação, uma segunda sobre o mesmo assunto geral (1869), acrescentadas de uma notícia biográfica sobre MENDEL, indicações bibliográficas e notas ao texto das duas comunicações (W. v. Engelman. Ed. Leipzig, 1913).

I

EXPERIÊNCIAS SOBRE HÍBRIDOS DE PLANTAS

CONSIDERAÇÕES PRELIMINARES

As fecundações artificiais realizadas em plantas cultivadas ornamentais, para se obterem novas variantes (sports) de cores, levaram às experiências que aqui vão ser tratadas. A impressionante regularidade com que reapareciam as mesmas formas híbridas sempre que se fazia a fecundação entre as mesmas espécies, provocaram a realização de novas experiências cujo objectivo era acompanhar o desenvolvimento dos híbridos nas gerações seguintes.

Investigadores cuidadosos, como KÖLREUTER, GÄRTNER, HERBERT, LECOCQ, WICHURA e outros, dedicaram com tenacidade incansável parte da sua vida à resolução deste problema. Em especial GÄRTNER registou no seu trabalho «Die Bastarderzeugung im Pflanzenreich» observações muito valiosas, e mais recentemente WICHURA publicou o resultado de investigações fundamentais sobre os híbridos do vimeiro. Que ainda não se tivesse formulado uma lei geral válida (1) que traduza a formação e o modo de descendência dos híbridos, não causa admiração a quem tenha a noção da vastidão do problema e saiba avaliar as dificuldades com que nas experiências deste género tem de se lutar.

Só se pode, pois, chegar a uma conclusão definitiva quando se tiverem realizado experiências minuciosas sobre plantas das mais diferentes famílias.

Quem lançar um golpe de vista sobre os trabalhos neste campo levados a cabo, ficará convencido de que entre as numerosas experiências já feitas ainda nenhuma foi conduzida com extensão e de maneira tais que permitissem determinar o número das diferentes formas sob que se apresentam os descendentes dos híbridos, de modo que fosse possível distribuí-las com certa ordem em cada uma das gerações, e se pudessem estabelecer as suas relativas proporções numéricas. Por outro lado é preciso dispor de certa coragem para empreender uma obra, como esta, de âmbito tão largo; e no entanto parece ser esse o único caminho a seguir para que, finalmente, se possa vir a resolver um problema de não somenos significado na história da evolução das formas orgânicas.

A comunicação que apresentamos regista os resultados a que chegámos em uma tal pormenorizada experiência. Limita-se ela a um pequeno grupo de plantas, e só agora se dá por concluida, ao cabo de um período de oito anos de observações. Resolver se o plano que presidiu à organização e realização das experiências é adequado à resolução do problema posto, fica entregue ao juizo benévolo de de quem tem de se pronunciar.

ESCOLHA DAS PLANTAS DE EXPERIÊNCIA

O valor e a relevância de cada uma das experiências realizadas dependerá de serem apropriados os meios a que recorremos, assim como de os termos utilizado convenientemente atendendo ao fim em vista. Também aqui não é indiferente quais as plantas escolhidas para a experiência e o modo como se procedeu.

A escolha do grupo de plantas a utilizar para experiências deste tipo deve ser feita com os maiores cuidados possíveis se se quiser, logo de início, evitar qualquer risco de resultados duvidosos.

É indispensável que as plantas de experiência obedeçam às seguintes condições:

1) Possuir caracteres distintivos constantes.

2) Serem os seus híbridos naturalmente protegidos contra a influência de pólens estranhos, ou então susceptíveis de protecção artificial contra tal influência.

3) Não poderem os híbridos e seus descendentes sofrer qualquer perturbação sensível de fecundidade nas gerações seguintes.

Toda a adulteração produzida por pólen estranho e por que se não tenha dado no decorrer da experiência, conduzirá a resultados completamente errados. A diminuição de fecundidade ou a esterilidade completa de uma dada forma, que por vezes se dá nos descendentes de muitos híbridos, dificultaria muito ou inutilizaria completamente a experiência. Para descobrir as relações entre as formas híbridas entre si e com as de que eles descendem parece ser necessário sujeitar à observação todos os membros das estirpes em cada uma das gerações.

Logo de início se prestou particular atenção às *Leguminosas*, em virtude da conformação especial dos seus órgãos florais. Experiências realizadas com vários membros desta família levaram a concluir que o género *Pisum* satisfaz suficientemente às condições atrás enumeradas. Certas formas, completamente distintas, deste género possuem caracteres constantes e fáceis de reconhecer com segurança, e

dão, por cruzamento dos seus híbridos, descendentes perfeitamente férteis. Além disso, também não é fácil de sobrevir nessas formas qualquer perturbação devida a pólens estranhos, porque os seus órgãos reprodutores estão hermèticamente contidos na quilha, e as anteras abrem-se quando a flor está ainda em botão, de maneira que o estigma fica coberto de pólen antes mesmo da antese. Esta circunstância é particularmente importante. Devem mencionar-se ainda outras vantagens na escolha deste género, como a facilidade da cultura destas plantas no solo e em vasos e o elas possuirem um período vegetativo relativamente curto. A fecundação artificial não é, sem dúvida, fácil de realizar, mas, em geral, é coroada de êxito. Para o conseguir devem abrir-se os botões ainda não completamente desenvolvidos, afastar-se as peças da quilha, e arrancar cuidadosamente com uma pinça cada um dos estames, depois do que se cobre o estigma com o pólen estranho (2).

Provenientes de várias casas fornecedoras de sementes, obtiveram-se 34 variedades de ervilhas mais ou menos diferentes, que se submeteram a uma prova de dois anos. Numa das variedades, entre uma maioria de plantas todas idênticas, apareceram algumas significantemente diferentes daquelas, que, aliás, não variaram no ano seguinte e eram absolutamente iguais às de outra variedade proveniente da mesma casa de sementes; sem dúvida as sementes só por acidente se teriam misturado. Todas as outras variedades produziram descendentes perfeitamente iguais entre si, e constantes, durante os dois anos de prova a que foram submetidas; pelo menos não se notou qualquer alteração essencial. Para fecundação escolheram-se dentre elas 22, que se cultivaram durante todo o tempo que duraram as experiências. Estas, sem qualquer excepção, mantiveram-se constantes.

O seu alinhamento sistemático é difícil e incerto. A aplicar-se a mais estrita definição de espécie, segundo a qual só pertencem a uma mesma espécie aqueles indivíduos que, em circunstâncias perfeitamente semelhantes, apresentam exactamente os mesmos caracteres, não haveria duas delas que pertencessem à mesma espécie. Segundo, porém, o conceito dos especialistas, a maioria pertence à espécie *Pisum sativum* ao passo que as restantes são consideradas e classificadas, umas, como sub-espécies de *P. sativum* e outras, como espécies independentes, *P. quadratum*, *P. saccharatum*, e *P. umbellatum*. Aliás, a posição sistemática que se deve atribuir a cada

uma delas num sistema de classificação é perfeitamente indiferente para as experiências em questão. É tão impossível estabelecer uma linha de demarcação nítida entre espécies e variedades, como, até aqui, o tem sido estabelecer uma diferença fundamental entre os híbridos de espécies e variedades (3).

DIVISÃO E ORDENAÇÃO DAS EXPERIÊNCIAS

Quando se cruzam duas plantas que se distinguem por um ou mais caracteres constantes, os caracteres comuns transitam, como o provam numerosas experiências, inalterados para os híbridos e seus descendentes; (4) pelo contrário, cada par de caracteres distintivos reunem-se no híbrido sob a forma de um novo carácter, que, ordinàriamente, está sujeito nos descendentes às mesmas variações.

Observar estas variações por cada par de caracteres distintivos e descobrir a lei segundo que eles se apresentam nas gerações seguintes, eis o objecto desta experiência. Ela divide-se, pois, em tantas experiências particulares quantos os diferentes pares de caracteres constantes que existem nas plantas estudadas.

As várias formas de ervilheiras escolhidas para os cruzamentos apresentavam diferenças no comprimento e cor de caule, no tamanho e forma das folhas, na situação, cor e dimensões das flores, no comprimento do pedúnculo floral, na cor, forma e dimensões das vagens, na forma e dimensões das sementes, na cor do tegumento e do albúmen das sementes (5). Alguns dos caracteres citados não eram nítida e seguramente distintos, consistindo a diferença num «mais ou menos», muitas vezes difícil de definir. Tais caracteres não eram utilizáveis nas experiências particulares, só se recorrendo, pois, aos que se salientavam por diferenças nítidas. O resultado a que se chegasse viria finalmente a mostrar se, na união dos híbridos, todos eles revelavam um comportamento regular, e se seria possível, a partir dos factos, emitir um juízo sobre os caracteres que têm um significado subordinado típico.

Os caracteres estudados nas experiências referem-se a:

1. — *diferenças na forma das sementes maduras.* Estas são esféricas ou arredondadas, e as depressões, quando existem, não muito profundas; ou então são irregularmente angulosas, profundamente rugosas *(P. quadratum).*

2. — *diferenças na cor do albúmen das sementes* (do endosperma). O albúmen das sementes maduras é amarelo pálido, amarelo vivo ou alaranjado, ou então esverdeado

mais ou menos carregado. Estas diferenças de cor são perfeitamente discerníveis, uma vez que os tegumentos são translúcidos. (6)

3. — *diferenças na cor do tegumento das sementes.* Este ou é branco, com o que se liga constantemente a cor branca das flores; ou cinzento, castanho-acinzentado, castanho-escuro com ou sem pontuações violáceas, ao que corresponde a cor violácea do estandarte, a das asas, vermelha, e o caule junto da axila das folhas, avermelhado. Os tegumentos cinzentos tornam-se, depois de cozidos em água, castanho-escuros.

4. — *diferenças na forma da vagem madura.* Esta ou é uniformemente túmida, sem constricções; ou profundamente constrita entre as sementes, e mais ou menos rugosa *(P. saccharatum).*

5. — *diferenças na cor da vagem não madura.* Esta é de verde-claro a verde-escuro, ou vivamente corada de amarelo, côr de que também participam os pedúnculos, as nervuras das folhas e o cálice. (*)

6. — *diferenças na posição das flores.* Estas ou se dispõem ao longo do pedúnculo (axiais), ou se aglomeram na sua extremidade (terminais), formando quase uma falsa umbela; neste caso a parte superior do pedúnculo é, em secção transversal, mais ou menos alargada *(P. umbellatum).*

7. — *diferenças no comprimento do pedúnculo.* Este é, nas várias formas, muito diferente de forma para forma; é, porém, um carácter constante em cada uma delas; como quando se trate de plantas saudáveis, cultivadas no mesmo solo, as variações são insignificantes. Nas experiências sobre este carácter cruzaram-se sempre as plantas de caule comprido de 6 a 7 pés com as de caule curto, de $^3/_4$ a 1 $^1/_2$ pés, atendendo, pois, a diferenças nítidas desse carácter.

Cada dois dos caracteres distintivos citados foram unidos por fecundação cruzada, nas condições quantitativas seguintes:

Na exp.	1	fizeram-se	60	fecund.	em	15	plantas
»	»	2	»	58	»	»	10	»
»	»	3	»	35	»	»	10	»
»	»	4	»	40	»	»	10	»
»	»	5	»	23	»	»	5	»
»	»	6	»	34	»	»	10	»
»	»	7	»	37	»	»	10	»

De um maior número de plantas da mesma espécie só se escolheram

(*) Uma espécie tinha uma vagem de um belo vermelho-acastanhado, que na maturação, passou a violeta e azul. O estudo deste carácter foi iniciado só o ano passado.

para fecundação cruzada as mais robustas. As plantas mais fracas conduzem sempre a resultados incertos, pois que já na primeira geração de híbridos, e mais ainda nas seguintes, muitos descendentes, ou não chegam a dar flores, ou, se dão, formam sementes pouco numerosas e imperfeitas.

Além disso, em todas as experiências os cruzamentos recíprocos foram feitos de maneira que cada uma das duas espécies, que num certo número de fecundações cruzadas servia como produtora de sementes, noutras fertilizações servia como produtora de pólen.

As plantas foram cultivadas em canteiros e algumas, poucas, também em vasos, e foram mantidas na sua natural posição erecta por meio de varas, ramos de árvores e barbantes esticados. Para cada experiência um certo número de plantas cultivadas em vasos foram, durante o período de floração, postas dentro de uma estufa, servindo de plantas testemunhas para a experiência principal realizada ao ar livre, sob o ponto de vista de possíveis perturbações devidas aos insectos. Entre os insectos que frequentam as ervilhas, o coleóptero *Bruchus pisi* podia tornar-se prejudicial se se apresentasse em número elevado. (7) A fêmea desta espécie põe, como se sabe, os ovos na flor, abrindo a quilha; nos tarsos de um indivíduo que se retirara de uma flor, encontraram-se alguns grânulos de pólen claramente discerníveis à lupa. Deve-se também mencionar aqui uma circunstância que podia ter ocasionado a introdução de pólen estranho. Sucede em alguns raros casos, que certas partes de uma flor, aliás normalmente desenvolvida, murcham, do que resulta os órgãos da reprodução ficarem parcialmente a descoberto. Assim verificou-se um defeituoso desenvolvimento da quilha que deixava as anteras e o estigma parcialmente descobertos.

Sucede também, às vezes, que o pólen não se desenvolve completamente, caso em que o estilete se alonga muito durante a floração, até ao ponto de o estigma sair pela extremidade da quilha. Este singular fenómeno observou-se também em híbridos de *Phaseolus* e *Lathyrus*.

O risco de um insucesso por contaminação por pólens estranhos é, contudo, em *Pisum*, muito raro, e não perturba os resultados gerais. Entre mais de 10 000 plantas estudadas com todos os cuidados, o caso de contaminação indubitável só se deu em muito poucos casos. Porque nunca tal se deu nas plantas conservadas em abrigo, é muito possível que esses casos devam ser

atribuídos ao *Bruchus pisi* e às anormalidades referidas.

A FORMA DOS HÍBRIDOS (8)

As experiências que, em anos anteriores, se tinham realizado com plantas ornamentais, já tinham demonstrado que os híbridos, em regra, não apresentam exactamente caracteres intermediários entre os das espécies progenitoras. Em relação a alguns caracteres mais salientes, como, por exemplo, os que se referem à forma e dimensões das folhas, pubescência de certas partes, etc., a forma intermediária manifesta-se, efectivamente, quase sempre; (9) mas noutros casos, pelo contrário, um dos dois caracteres dos progenitores é tão preponderante que é difícil, ou até completamente impossível, descobrir nos híbridos o outro.

O mesmo sucede com os híbridos de *Pisum*. Cada um dos 7 caracteres híbridos assemelha-se tanto ao de uma das formas progenitoras que o outro deixa de se manifestar completamente, ou é tão semelhante a ele que não se discerne nìtidamente uma distinção. Esta circunstância tem uma grande importância na determinação e seriação das formas sob que os descendentes dos híbridos se apresentam.

No que se segue designar-se-ão os caracteres que se transmitam para os híbridos integralmente ou quase inalterados, pelo termo *dominantes*, e aqueles que, pelo cruzamento, se tornem latentes, pelo termo *recessivos*. Escolheu-se o termo «recessivo» porque os caracteres que assim se designam se retiram para um segundo plano ou desaparecem inteiramente nos híbridos, mas, não obstante, reaparecem, não modificados, nos seus descendentes, como adiante se mostrará.

Além disto verificou-se no conjunto das experiências, que é completamente indiferente que o carácter dominante pertença à planta progenitora que fornece a semente ou à que fornece o pólen (10); a forma híbrida é perfeitamente a mesma nos dois casos. Este interessante fenómeno já foi posto em relevo por GÄRTNER, o qual fez notar que mesmo o perito mais habituado não consegue determinar num híbrido qual das espécies progenitoras forneceu o pólen, ou a semente.

Dos diferentes carateres estudados nas experiências realizadas, os seguintes são dominantes:

1. a forma de semente redonda ou arredondada com depressões não profundas.
2. a côr amarela do albúmen das sementes.
3. a cor do tegumento, cinzenta,

castanho-acinzentada, ou castanho-escura, associada com flores vermelho-violáceas e com manchas vermelhas nas axilas das folhas.

4. a forma sem constrições da vagem.

5. a cor verde da vagem não madura, associada com a mesma cor do pedúnculo, das nervuras das folhas e do cálice.

6. a distribuição das flores ao longo do caule.

7. o maior comprimento do caule.

No que respeita a este último carácter deve notar-se que o comprimento maior do caule do progenitor, é ordinàriamente excedido no híbrido, o que talvez seja atribuível ao maior vigor que se manifesta em todas as partes da planta quando se cruzam progenitores com caules de comprimento muito diferente. Assim, por exemplo em repetidas experiências, caules de 1 pé e de 6 pés de comprimento, dão, sem excepção, híbridos de 6 e 7,5 pés de comprimento. (11) Os híbridos resultantes de cruzamentos de formas com tegumentos de semente diferentes, são muitas vezes mais densamente pontuados, e às vezes as pontuações confluem em pequenas manchas violáceo-azuladas. A pontuação aparece ainda frequentemente quando o progenitor não a apresenta. (12)

As formas híbridas quanto a conformação da semente e cor do albúmen manifestam-se imediatamente depois da fecundação artificial, pela mera influência do pólen estranho. Por isso elas podem observar-se logo no primeiro ano de experiência, ao passo que as outras só se revelam no ano seguinte naquelas plantas que provieram das sementes fecundadas.

A PRIMEIRA GERAÇÃO DOS HÍBRIDOS (13)

Nesta geração reaparecem, ao lado dos caracteres dominantes, também os recessivos com as suas peculiaridades perfeitamente desenvolvidas, e, de facto, na proporção média bem definida de 3:1, de modo que de cada quatro plantas desta geração, três apresentam o carácter dominante e uma, o carácter recessivo. Isto dá-se sem excepção no que respeita a todos os caracteres que foram estudados nas experiências. A forma angulosa-rugosa das sementes a cor verde do albúmen, a cor branca do tegumento e das flores, as constrições da vagem, a cor amarela da vagem não madura, do pedúnculo, do cálice e das nervuras das folhas, a disposição umbeliforme das flores e os caules curtos, todos estes caracteres reaparecem na proporção citada, sem qualquer alte-

ração essencial. *Em nenhuma experiência se notaram formas intermediárias.*

Uma vez que os híbridos resultantes dos cruzamentos recíprocos eram iguais e, além disso, não apresentavam diferença apreciável no seu desenvolvimento subsequente, os resultados obtidos pelos cruzamentos nos dois sentidos, em cada experiência, podem ser contados em conjunto e indiscriminadamente. Os números relativos, para cada par de caracteres diferentes são os seguintes:

Experiência 1. *Forma da semente.* — De 253 híbridos, obtiveram-se no segundo ano de experiências 7 324 sementes. Entre elas, 5 474 eram redondas ou arredondadas e 1 850 eram angulares e rugosas. Logo a razão dos dois números é 2,96 para 1.

Experiência 2. *Cor do albumen.* — De 258 plantas obtiveram-se 8 023 sementes; 6 022 amarelas e 2 001 verdes; a razão é pois 3,01 para 1.

Nestas duas experiências encontraram-se, ordinàriamente, em cada vagem ambas as formas de sementes. Com vagens bem desenvolvidas que continham 6-9 sementes, sucedeu muitas vezes serem todas as sementes redondas (Exp. 1) ou todas amarelas (Exp. 2) (14); por outro lado nunca se observaram mais de 5 rugosas ou 5 verdes numa vagem. Parece não ter qualquer influência desenvolverem-se as vagens cedo ou tarde no híbrido, ou nascerem no eixo principal ou em qualquer ramo lateral. Num pequeno número de plantas só se desenvolvia um pequeno número de sementes nas primeiras vagens formadas, e estas possuiam apenas um dos dois caracteres; nas que se formavam mais tarde mantinha-se a relação normal.

A distribuição dos caracteres varia em vagens distintas, como em plantas distintas. Como exemplo podem servir os primeiros dez indivíduos das duas séries de experiências.

	1.ª Experiência		2.ª Experiência	
	Forma das sementes		Cor do albúmen	
Plantas	redondas	rugosas	amarelo	verde
1	45	12	25	11
2	27	8	32	7
3	24	7	14	5
4	19	10	70	27
5	32	11	24	13
6	26	6	20	6
7	88	24	32	13
8	22	10	44	9
9	28	6	5[1])	14
10	25	7	44	18

Como valores extremos na distribuição dos dois caracteres das sementes observaram-se na Experiência 1, um exemplo de 43 redondas e apenas 2 rugosas e outro de 14 redondas e 15 rugosas. Na

Experiência 2 havia um caso de 32 sementes amarelas e 1 verde, mas também um de 20 amarelas e 10 verdes.

Estas duas experiências são importantes na determinação dos valores médios das proporções, porque com um pequeno número de plantas de experiência se verifica que se podem dar grandes flutuações nos valores particulares. Na contagem das sementes ainda é, assim, necessário, especialmente no caso da Experiência 2, um certo cuidado, porque em certas sementes de muitas plantas a cor verde do albúmen é menos acentuada e pode fàcilmente não ser notada (15). A causa do desaparecimento parcial da cor verde não está de modo nenhum relacionada com o carácter híbrido das plantas, pois que o fenómeno também se dá nos progenitores; e a particularidade confina-se aos indivíduos e não se transmite aos descendentes. Em plantas vigorosas notou-se este aspecto frequentemente. Sementes que são atacadas pelos insectos durante o seu desenvolvimento variam muitas vezes de cor e de forma, mas, com alguma prática de amostragem os erros são fáceis de evitar. É quase desnecessário mencionar que as vagens devem conservar-se nas plantas até amadurecerem e secarem, pois, que só então a forma e a cor da semente adquirem completo desenvolvimento.

Experiência 3. *Cor do tegumento das sementes.* — De 929 plantas, 705 tinham flores vermelho-violáceas e tegumentos castanho-acizentados; 224 tinham flores brancas e tegumento castanho-acinzentado, dando a relação 3,15 para 1.

Experiência 4. *Forma das vagens.* De 1181 plantas, 882 tinham vagens uniformemente túmidas, 299 tinham vagens com constrições entre as sementes, dando a relação 2,9 para 1.

Experiência 5. *Cor das vagens não maduras.* O número de plantas submetidas à experiência foi de 580, das quais 428 tinham vagens verdes, 132, vagens amarelas. Donde a relação 2,82 para 1.

Experiência 6. *Disposição das flores.* Em 858 casos, 651 tinham inflorescências axiais, 207, terminais. A relação é de 3,14 para 1.

Experiência 7. *Comprimento do caule.* De 1 064 plantas, 787 tinham o caule longo, 277 o caule curto. A relação é de 2,84 para 1. Nesta experiência as plantas anãs foram cuidadosamente transplantadas para canteiros próprios. Esta precaução foi necessária, pois, de contrário, podiam ter enfezado no meio das suas irmãs de maior porte. Elas podem-se distinguir quando ainda muito jóvens pelo

seu porte atarracado e a sua folhagem densa e verde-escura.

Juntando num só conjunto os resultados de todas as experiências, verifica-se que a razão média entre o número das formas com caracteres dominantes e o das formas com caracteres recessivos é de 2,98: 1, ou 3: 1, pràticamente.

O *carácter dominante pode ter aqui um significado duplo* — a saber, o de carácter-de-linhagem, ou o de carácter-de-híbrido. Com qual dos dois significados aparece em cada caso só o pode dizer a geração seguinte. Como carácter-de-linhagem deve passar sem alteração a todos os descendentes, como carácter-de-híbrido deve, ao contrário, manter o comportamento que manifestara na primeira geração.

A SEGUNDA GERAÇÃO DOS HÍBRIDOS

Aquelas formas que na primeira geração manifestaram o carácter recessivo, já não variam na segunda geração no que respeita a esse carácter; conservam-se constantes nos seus descendentes.

As coisas passam-se diferentemente com as que possuem o carácter dominante na primeira geração de híbridos. Destas, *duas partes* dão descendentes com o carácter dominante e com o carácter recessivo na razão 3 para 1, apresentando assim a mesma proporção que as formas híbridas, ao passo que apenas *um* terço se conserva com o carácter dominante constante.

As diferentes experiências conduziram aos seguintes resultados:

Experiência 1. De 565 plantas provenientes de sementes redondas da primeira geração, 193 deram só sementes redondas, e conservaram-se, assim, constantes quanto ao seu carácter; mas 372 deram sementes redondas e sementes rugosas, na proporção de 3:1. O número de híbridos comparado com o dos constantes é de 1,93 para 1.

Experiência 2. Em 519 plantas que resultaram de sementes com albúmen amarelo na primeira geração, 166 deram exclusivamente sementes com albúmen amarelo, ao passo que de 353 umas deram sementes com albúmen amarelo e outras com albúmen verde na razão 3:1. Deu-se pois uma separação em formas híbridas e constantes na proporção de 2,13 para 1.

Para cada uma das experiências distintas seguintes escolheram-se 100 plantas que apresentavam o carácter dominante na primeira geração, e para verificar o significado desse carácter cultivaram-se 10 de cada um daqueles grupos de 100.

Experiência 3. Os descendentes

de 36 plantas apresentavam exclusivamente tegumentos castanho-acinzentados, ao passo que os de 64, uns tinham tegumentos castanho-acinzentados e alguns tinham tegumento branco.

Experiência 4. Os descendentes de 29 plantas tinham apenas vagens uniformemente túmidas, os de 71, pelo contrário, uns tinham tegumento uniformemente túmido, outros, com constrições.

Experiência 5. Os descendentes de 40 plantas tinham só vagens verdes, os de 60, parte deles tinham vagens verdes, outra parte, vagens amarelas.

Experiência 6. Os descendentes de 33 plantas tinham exclusivamente flores axiais, nos de 97, pelo contrário, parte eram axiais, parte, terminais.

Experiência 7. Os descendentes de 28 plantas eram de caule comprido, os de 72 eram parte deles de caule comprido, parte de caule curto.

Em cada uma destas experiências era constante um certo número de plantas com o carácter dominante. Para a apreciação da relação em que se dá a disjunção das formas com o carácter que se mantém constante, as duas primeiras experiências têm um valor particular, porque nelas se podem comparar os resultados obtidos em um maior número de plantas.

As razões 1,91:1 e 2,13:1 dão juntas, quase a razão média 2:1.

A experiência 6 deu um resultado perfeitamente concordante; nas outras a razão oscila mais ou menos, como aliás era de esperar de tão pequeno número, 100, de plantas estudadas. A experiência 5 que apresenta o desvio maior, foi repetida, e então em vez da razão 60:40 deu a de 65:35. De maneira que a razão média de 2:1 fica assim bem estabelecida. Demonstra-se, deste modo, que, das formas que na primeira geração apresentavam o carácter dominante, dois terços possuem o carácter híbrido ao passo que um terço delas se conservam constantes, com o carácter dominante.

A razão 3:1, segundo a qual se faz a disjunção dos caracteres dominantes e recessivos, resolve-se, pois em todas as experiências na razão 2:1:1 desde que o carácter dominante se distinga, quanto ao seu significado, em carácter-híbrido e carácter-de-linhagem. Pois que os membros da primeira geração provêm imediatamente das sementes dos híbridos, *passa a ser manifesto que os híbridos formam sementes que têm um ou outro dos dois caracteres distintivos, e, destes, metade dão origem à forma híbrida, ao passo que a outra metade origina plantas que se mantêm constantes e recebem o caráç-*

ter dominante ou o carácter recessivo, sendo o número de umas igual ao de outras.

AS GERAÇÕES SEGUINTES DOS HÍBRIDOS

As relações segundo as quais os descendentes dos híbridos evolvem e se separam na primeira e na segunda gerações, provàvelmente mantêm-se nas gerações subsequentes. As experiências 1 e 2 já vêm a continuar-se durante seis gerações, as 3 e 7, durante cinco gerações, e as 4, 5 e 6, durante quatro gerações, prosseguindo, a partir da terceira geração, com menor número de plantas, sem que se tenha notado qualquer perceptível desvio da regra. Em cada geração os descendentes dos híbridos separam-se segundo a razão 2:1:1 em formas híbridas e constantes.

Designando por *A* um dos dois caracteres constantes, por exemplo o dominante, por *a* o recessivo, e *Aa* a forma híbrida em que os dois se juntam, a expressão

$$A + 2Aa + a$$

dá a linha de desenvolvimento dos descendentes dos híbridos para cada dois caracteres distintivos.

A observação, feita por GÄRTNER, KÖLREUTER e outros, que os híbridos têm tendência para reverter às formas progenitoras, é também confirmada pelas experiências aqui referidas. Verifica-se que o número de híbridos que resultam de uma fecundação, relativamente ao número das formas que se tornam constantes, e dos seus descendentes, vai de geração para geração diminuindo de importância sem que, no entanto, possa desaparecer completamente. Admitindo uma mesma fertilidade média em todas as plantas em todas as gerações, e considerando além disso que cada híbrido forma sementes de que metade produz ainda híbridos, ao passo que a outra metade se torna constante, em partes iguais, para ambos os caracteres, a razão dos números nos descendentes em cada geração é representada pela seguinte tabela, em que *A* e *a* representam ainda os dois caracteres dos progenitores, e *Aa* as formas híbridas. Para simplificar, admita-se que cada planta produz só quatro sementes em cada geração.

Geração	A	Aa	a	Razões A : Aa : a
1	1	2	1	1 : 2 : 1
2	6	4	6	3 : 2 : 3
3	28	8	28	7 : 2 : 7
4	120	16	120	15 : 2 : 15
5	496	32	496	31 : 2 : 31
n				$2^{n-1} : 2 : 2^{n-1}$

Na décima geração, por exemplo, $2^n - 1 = 1\,023$. De maneira que em 2 048 plantas que provenham dessa geração, 1 023 têm o carácter dominante constante, 1 023, o carácter recessivo constante, e apenas 2 são híbridos.

OS DESCENDENTES DOS HÍBRIDOS EM QUE VÁRIOS CARACTERES DISTINTIVOS ESTÃO ASSOCIADOS

Nas experiências de que até aqui tratámos utilizaram-se plantas que se distinguiam por um só carácter essencial. (16) A questão que agora se punha consistia em verificar se a lei do desenvolvimento descoberta naquele caso, se aplicava a cada par de caracteres distintivos quando por cruzamento se juntavam vários caracteres diferentes.

Quanto à forma dos híbridos, nestes casos, as experiências mostraram concordantemente que esta se aproxima mais da daquele progenitor que possui maior número de caracteres dominantes. Se, por exemplo, a planta que produz sementes tem um pedúnculo curto com flores brancas na extremidade e vagens sem constrições, e, ao contrário a planta que produz pólen possui um pedúnculo longo, com flores vermelho-violáceas laterais e vagens com constrições, o híbrido assemelha-se ao progenitor que deu sementes, apenas na forma da vagem; dos outros caracteres concorda com o progenitor que forneceu o pólen. Se um dos progenitores possuísse só caracteres dominantes, o híbrido em pouco ou quase nada se distinguia dele.

Fizeram-se duas experiências com um número mais considerável de plantas. Na primeira, os progenitores distinguiam-se pela forma das sementes e a cor do albúmen; na segunda distinguiam-se pela forma das sementes, a cor do albúmen e a cor do tegumento. As experiências que seguiram até ao fim de modo mais simples e mais certo foram aquelas em que os caracteres se referiam às sementes.

Para tornar mais compreensível a interpretação do problema nestas experiências, os diferentes caracteres da planta que foi produtora de sementes serão simbolizados por *A, B, C,* os da planta que forneceu o pólen, por *a, b, c,* e as formas híbridas nestes caracteres por *Aa, Bb, Cc.*

Experiência 1. — *AB*, planta produtora de sementes; *ab*, planta fornecedora de polén;

A, forma redonda; *a*, forma rugosa;

B, albúmen amarelo; *b*, albúmen verde.

As sementes que resultaram da fecundação apresentaram-se redondas e amarelas, semelhantes às das

plantas produtoras de sementes. As plantas delas provenientes que se cultivaram deram sementes de quatro aspectos, que muitas vezes se encontram simultâneamente na mesma vagem. Ao todo, 15 plantas produziram 556 sementes e destas eram

315 redondas e amarelas
101 rugosas e amarelas
108 redondas e verdes
32 rugosas e verdes.

Semearam-se todas as sementes no ano seguinte. Onze das sementes redondas e amarelas não se desenvolveram, e três plantas não deram sementes. Das outras

38	tinham	sementes	redondas amarelas	*AB*
65	»	»	redondas, amarelas e verdes	*ABb*
60	»	»	redondas, amarelas e rugosas amarelas	*AaB*
138	»	»	redondas, amarelas e verdes, rugosas amarelas e verdes ...	*AaBb*

Das sementes rugosas amarelas resultaram 96 plantas que deram sementes, das quais

28	tinham só sementes rugosas amarelas	*aB*
68	tinham sementes rugosas, amarelas e verdes...	*aBb*

De 108 sementes redondas verdes, 102 plantas frutificaram, das quais

35	tinham só sementes redondas verdes	*Ab*
67	tinham sementes redondas e rugosas, verdes	*Aab*

As sementes rugosas verdes originaram 30 plantas que deram sementes todas com esse mesmo carácter; ficaram constantes... *ab.*

Os descendentes dos híbridos apresentaram-se, pois, sob nove formas diferentes; algumas em números muito desiguais. Juntando-as e dispondo-as ordenadamente, tem-se

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

Todas as formas se podem classificar em três grupos essencialmente diferentes. O primeiro compreende as simbolizadas por *AB, Ab, aB* e *ab;* possuem só caracteres constantes e não voltam a variar nas gerações seguintes. Cada uma dessas formas apresenta-se, em média, 33 vezes.

O segundo grupo compreende

as formas simbolizadas por *A B b*, *a B b*, *A a B*, *A a b*; estas são constantes a respeito de um carácter e híbridos a respeito do outro, e variam na geração seguinte só quanto ao carácter híbrido. Cada uma delas aparece em média 65 vezes.

A forma *A a B b* aparece 138 vezes e é híbrida quanto aos dois caracteres, comportando-se, pois exactamente como os híbridos de que provém.

Quando se comparam os números em que aparecem as formas que pertencem a esses grupos, a razão média 1:2:4 é evidente. Os números 33, 65, 138 aproximam-se satisfatòriamente dos números 33, 66, 132, que estão naquela razão.

A série de desenvolvimento compõe-se, pois, de 9 termos; 4 deles aparecem nela apenas uma vez e são constantes pelos dois caracteres; as formas *A B*, *a b* são semelhantes às formas progenitoras, as duas outras apresentam combinações entre os caracteres *A*, *a*, *B*, *b*, ligados as quais são, da mesma maneira possìvelmente constantes. Quatro termos aparecem sempre 2 vezes e são constantes num carácter e híbridos no outro. Um termo aparece 4 vezes e é híbrido nos dois caracteres. Logo, os descendentes dos híbridos, se neles se combinam caracteres diferentes dois a dois desdobram-se segundo a expressão seguinte:

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

Esta é incontestàvelmente uma série de combinação em que as duas séries de desenvolvimento para os caracteres *A* e *a*, *B* e *b* se ligam em cadeia. Chegamos ao número total de termos da série pela combinação das expressões:

$$A + 2\,Aa + a$$
$$B + 2\,Bb + b$$

EXPERIÊNCIA 2:

ABC planta produtora de sementes,
abc planta fornecedora de pólen
A forma redonda,
a forma rugosa
B albúmen amarelo,
b albúmen verde
C tegumento castanho-acinzentado,
c tegumento branco

Esta experiência foi realizada precisamente da mesma maneira que a anterior, e foi de todas a que exigiu mais tempo e maiores cuidados. De 24 híbridos obtiveram-se ao todo 687 sementes: todas elas eram pontuadas, castanho-acinzentadas ou verde-acinzentadas, redondas ou rugosas. Delas frutificaram no ano seguinte

639 plantas, e, como o mostraram investigações posteriores, havia entre elas:

8	plantas	*ABC*	22	plantas	*ABCc*
14	»	*ABc*	17	»	*AbCc*
9	»	*AbC*	25	»	*aBCc*
11	»	*Abc*	20	»	*abCc*
8	»	*aBC*	15	»	*ABbC*
10	»	*aBc*	18	»	*ABbc*
10	»	*abC*	19	»	*aBbC*
7	»	*abc*	24	»	*aBbc*
			14	»	*AaBC*
			18	»	*AaBc*
			20	»	*AabC*
			16	»	*Aabc*

45	plantas	*ABbCc*
35	»	*aBbCc*
38	»	*AaBCc*
40	»	*AabCc*
49	»	*AaBbC*
48	»	*AaBbc*
78	»	*AaBbCc*

A série de desenvolvimento compreende 27 termos; destes, 8 são constantes em todos os caracteres, e cada um deles aparece, em média, 10 vezes; 12 são constantes em dois caracteres e híbridos no terceiro, e cada um aparece, em média, 19 vezes; 6 são constantes em um carácter e híbridos nos outros dois, e cada um aparece, em média, 43 vezes. Uma forma híbrida em todos os seus caracteres, aparece 78 vezes. As razões dos números 10:19:43:78 aproximam-se tanto de 10:20:40:80 ou 1:2:4:8, que a verdadeira razão é sem dúvida esta última.

O desenvolvimento dos híbridos quando as suas formas progenitoras diferem em três caracteres, está pois dentro da expressão:

$$ABC + ABc + AbC + Abc + aBC + aBc + abC + abc + 2ABCc + 2AbCc + 2aBCc + 2abCc + 2ABbC + 2ABbc + 2aBbC + 2aBbc + 2AaBC + 2Aabc + 2AabC + 2Aabc + 4ABbC + 4aBbCc + 4AaBCc + 4AabCc + 4AaBbC + 4AaBbc + 8AaBbCc$$

Também aqui se apresenta uma série de combinação em que as expressões da série de desenvolvimento para os caracteres *A* e *a*, *B* e *b*, e *C* e *c* se combinam umas com as outras. As expressões:

$$A + 2Aa + a$$
$$B + 2Bb + b$$
$$C + 2Cc + c$$

combinadas dão todos os termos da série. As combinações constantes, que neles aparecem, correspondem a todas as combinações possíveis entre os caracteres *A*, *B*, *C*, *a*, *b*, *c*: duas delas *ABC* e *abc* são semelhantes às dos progenitores.

Além destes, fizeram-se outros ensaios com menor número de plantas de experiência, em que os restantes caracteres foram combinados com híbridos em dois e três caracteres: todas levaram aos mesmos resultados. Não resta, pois, qualquer dúvida que, para todos

os caracteres envolvidos nas experiências, se aplica o princípio: *os descendentes dos híbridos em que se combinam vários caracteres essencialmente diferentes representam os termos de uma série de combinações em que as séries de desenvolvimento para cada dois caracteres distintivos se combinam.* Fica ao mesmo tempo demonstrado que *o comportamento de cada dois caracteres distintivos na combinação híbrida é independente das outras diferenças das duas plantas progenitoras.*

Se representarmos por *n* o número de diferenças características, nos dois progenitores, o número de termos da série de combinações é 3^n, o número de indivíduos correspondentes a todos esses termos é 4^n e o número de formas que se conservam constantes é 2 n. Se, por exemplo as espécies progenitoras diferem por 4 caracteres, há $3^4 = 81$ termos diferentes, $4^4 = 256$ indivíduos e $2^4 = 16$ formas constantes; ou, o que é o mesmo, em 256 descendentes dos híbridos há 81 combinações diferentes, de que 16 são constantes.

Todas as combinações constantes que se podem obter no género *Pisum*, combinando os 7 caracteres distintivos citados, obter-se-iam também por cruzamentos repetidos. O seu número é $2^7 = 128$.

Com isto se demonstra também, pràticamente, que *os caracteres constantes que aparecem em formas diferentes em uma estirpe de plantas, podem aparecer combinados de todas as maneiras possíveis segundo as regras combinatórias, por meio de repetida fecundação artificial.*

No que respeita a época da floração dos híbridos, as experiências ainda não terminaram. No entanto pode já dizer-se que aquela cai quase exactamente a meio (17), entre a das plantas de pólen e a das plantas de semente, e que o desenrolar das gerações híbridas, relativamente a este carácter, se faz, provàvelmente, segundo a regra que se observa no caso dos outros caracteres. As formas escolhidas para as experiências sobre este carácter devem diferir na época média da floração de, pelo menos, cerca de 20 dias; além disso, é necessário que as sementes sejam semeadas todas à mesma profundidade, para despontarem todas ao mesmo tempo; de maneira que, mais tarde, durante o período de plena floração, se tomem em consideração as maiores variações de temperatura e a parcial antecipação ou retardamento da floração que até certo ponto daí possa resultar. Como se vê, esta experiência apresenta muitas dificuldades a vencer e exige muita atenção.

Se quisermos resumir os resulta-

dos obtidos, verificamos que aqueles caracteres distintivos que são fáceis de reconhecer com segurança nas plantas de experiência, se comportam exactamente da mesma maneira nas suas combinações híbridas. Dos descendentes dos híbridos em cada par de caracteres distintivos, metade são ainda híbridos, ao passo que, da outra metade, metade apresenta constantemente o carácter da planta que formou sementes e a outra metade, o carácter da planta que forneceu o pólen.

Quando num híbrido se reunem por fecundação vários caracteres distintivos, os descendentes resultantes formam os termos de uma série de combinação em que se juntam as séries de desenvolvimento relativas a cada par de caracteres distintivos.

A perfeita concordância manifestada pelo conjunto dos caracteres submetidos à experiência, permite bem e justifica plenamente, a aceitação do princípio, que existe um comportamento semelhante dos outros caracteres menos salientes nas plantas, que, por isso, não puderam incluir-se em experiências especiais. Uma experiência sobre os pedúnculos florais de comprimentos diferentes deu, de uma maneira geral, um resultado suficientemente satisfatório, ainda que a diferenciação e disposição serial das formas se não tivesse podido estabelecer com aquela certeza indispensável numa experiência correcta.

AS CÉLULAS REPRODUTORAS DOS HÍBRIDOS

Os resultados a que as experiências anteriormente descritas conduziram, levaram à realização de novas experiências, cujos resultados, por seu turno, parece prestarem-se ao esclarecimento da constituição das células-ovo e das células-pólen dos híbridos (18).

A circunstância, em *Pisum*, de entre a descendência de híbridos, aparecerem formas constantes, e de outro tanto se dar no respeitante a todas as combinações de caracteres que se associam, fornece um ponto de apoio de grande valor. Tanto quanto a experiência mostra, verifica-se em todos os casos que os descendentes só podem ser constantes quando as células-ovo e o pólen que as fecunda têm perfeitamente a mesma constituição, de modo a originarem indivíduos semelhantes, como sucede na fecundação normal das espécies puras. Devemos, pois, considerar necessário que também na produção de formas constantes nas plantas híbridas cooperem factores perfeitamente iguais. Pois que diferentes formas constantes se produzem em *uma* planta, ou mesmo em *uma*

flor de uma planta, parece legítimo admitir que nos ovários dos híbridos se formam tantas espécies de células-ovo, e nas suas anteras tantas espécies de células-pólen, quantas as possíveis formas de combinação *constantes*, e que tais células-ovo e células-pólen correspondem na sua constituição interna às das formas, individuais.

Na realidade é possível demonstrar teòricamente que esta suposição bastaria para explicar o desenvolvimento dos híbridos em cada uma das gerações, se se pudesse ao mesmo tempo admitir que as várias espécies de células-ovo e de células-pólen se formavam nos híbridos em números, em média, iguais.

Para sujeitar estas presunções, a prova experimental, projectaram-se as seguintes experiências. Fez-se a fecundação cruzada de duas formas constantemente diferentes na forma da semente e na cor do albúmen.

Se representarmos ainda por *A*, *B*, *a*, *b* os caracteres distintivos, temos:

AB plantas que dão sementes
ab plantas que fornecem pólen
A forma redonda
a forma rugosa
B albúmen amarelo
b albúmen verde

As sementes fecundadas artificialmente foram cultivadas juntamente com várias sementes das linhas originais, e escolheram-se para o cruzamento recíproco os exemplares mais robustos. Fecundaram-se:

1 . os híbridos com o pólen de *AB*
2 . os híbridos » » » » *ab*
3 . *AB* » » » dos híbridos
4 . *ab* » » « dos híbridos

Para cada uma destas quatro experiências fecundaram-se todas as flores em 3 plantas. Se a teoria acima apresentada era correcta, deviam formar-se nos híbridos células-ovo e células-pólen das formas *AB*, *Ab*, *aB*, e *ab*, e haver as combinações:

1 . células-ovo *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*,
com células-pólen *AB*
2 . células-ovo *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*,
com células-pólen *ab*
3 . células-ovo *AB*,
com células-pólen *AB*,
Ab, *aB*, *ab*,
4 . células-ovo *ab*,
com células-pólen *AB*,
Ab, *aB*, *ab*

De cada uma destas experiências só, pois, podiam resultar as seguintes formas (19):

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

Se, além disso, cada uma das espécies de células-ovo e de células-pólen dos híbridos se formassem, em média, em número igual, então em cada experiência as quatro combinações citadas deviam estar sempre na mesma proporção, umas em relação às outras. Mas não era de esperar uma concordância perfeita nas proporções numéricas, uma vez que em cada fecundação, mesmo em casos normais, algumas células-ovo não se desenvolvem e acabam por morrer, e mesmo algumas das sementes bem conformadas não vêm a germinar quando se semeiam. A hipótese acima admitida é ainda limitada por, se é certo que exige a formação de igual número de várias espécies de células-ovo e de células-pólen, não exigir que isso se consiga com exactidão matemática em cada híbrido separadamente.

As experiências 1 e 2 destinavam-se principalmente a provar qual a composição das células-ovo híbridas, ao passo que a 3 e 4 decidiam qual a das células-pólen. Como resulta da confrontação acima apresentada, a primeira e terceira experiências produziriam as mesmas combinações, outro tanto sucedendo com a segunda e quarta, e mesmo já no segundo ano o resultado seria parcialmente manifesto na forma e na cor das sementes artificialmente fecundadas. Nas experiências 1 e 3 os caracteres dominantes de forma e de cor, *A* e *B*, manifestam-se em cada união, e são também em parte, constantes, e em parte estão hìbridamente reunidos com os caracteres recessivos *a* e *b*, razão por que devem imprimir a sua peculiaridade sobre todas as sementes. De modo que, se a teoria fosse correcta todas as sementes seriam redondas e amarelas. Nas experiências 2 e 4, pelo contrário, uma união é híbrida em forma e cor, e, por consequência, as sementes são redondas e amarelas; outra é híbrida em forma mas constante no carácter recessivo de cor, donde o serem as sementes redondas e verdes; a terceira é constante no carácter recessivo de forma, mas híbrida em cor, donde o serem as sementes rugosas e amarelas; a quarta é constante em ambos os caracteres recessivos, de modo que as sementes são rugosas e verdes. Em ambas estas últimas experiências haveria a esperar quatro espécies de sementes: redondas amarelas, redondas verdes, rugosas amarelas e rugosas verdes.

O resultado correspondeu perfeitamente a esta expectativa.

Obtiveram-se:

Experiências

1. 98 sementes redondas e amarelas, todas elas.
2. 94 sementes redondas e amarelas, todas elas.
3. 31 sementes redondas e amarelas, 26 redondas e verdes, 27 rugosas e amarelas, 26 rugosas e verdes.
4. 24 sementes redondas e amarelas, 25 redondas e verdes, 22 rugosas e amarelas, 27 rugosas e verdes.

Se ainda se duvidasse de um resultado favorável, a geração seguinte traria a decisão final.

Das sementes cultivadas no ano seguinte, vieram a frutificar 90 plantas na experiência 1, e 87 na experiência 3.

Experiências			
1.	3.		
20	25	sementes redondas, amarelas	*A B*
23	19	sementes redondas, amarelas e verdes	*A Bb*
25	22	sementes redondas e rugosas, amarelas	*Aa B*
22	21	sementes redondas e rugosas, amarelas e verdes . . .	*Aa Bb*

Nas segunda e quarta experiências as sementes redondas e amarelas deram plantas com sementes redondas e rugosas, amarelas e verdes,... *Aa Bb;*
das sementes redondas verdes resultaram plantas com sementes redondas e rugosas, verdes,... *Aab;*
as sementes rugosas amarelas deram plantas com sementes rugosas, amarelas e verdes,... *aBb;*
das sementes rugosas verdes provieram plantas que voltaram a dar só sementes rugosas verdes,... *ab.*

Apesar de também nestas experiências certas sementes não terem germinado, os números a que se chegou já no ano anterior não foram afectados por esse facto, pois que cada espécie de semente deu plantas que, no que respeita às suas sementes, eram semelhantes entre si e diferiam das outras. Resultaram pois das experiências 2 e 4:

Experiências			
2.	4.		
31	24	plantas da forma	*Aa Bb*
26	25	» » »	*Aa b*
27	22	» » »	*a Bb*
26	27	» » »	*a b*

De modo que, em todas as experiências apareceram todas as formas que a teoria proposta pressupôs, e aproximadamente no mesmo número.

Numa outra verificação submeteram-se aos ensaios os caracteres das cores da flor e comprimento do caule, e fez-se a selecção de modo que no terceiro ano da experiência cada carácter deveria aparecer em metade do total das plantas, se a teoria proposta fosse correcta. Os símbolos A, a, B, b,

denotam ainda os vários caracteres:

A, flores vermelho-violáceas	*a*, flores brancas
B, caule longo	*b*, caule curto

A forma *Ab* foi fecundada com *ab*, o que produziu o híbrido *Aab*. Além disso *aB* foi também fecundado com *ab*, do que resultou o híbrido *aBb*. No segundo ano, utilizou-se o híbrido *Aab* como planta produtora de sementes e o híbrido *aBb* como planta produtora de pólen.

Plantas para sementes *Aab*
Plantas para pólen *aBb*
Células-ovo possíveis *Ab*, *ab*
Células-pólen *aB*, *ab*

Da fecundação das células-ovo possíveis pelas possíveis células-pólen deveriam resultar quatro combinações, ou seja:

$$AaBb + aBb + Aab + ab$$

Donde, ser manifesto que, segundo a teoria acima proposta, no terceiro ano da experiência, dentre todas as plantas:

1/2 teria flores vermelho-violáceas (Aa)	termos:	1, 3
1/2 teria flores brancas (a)	» :	2, 4
1/2 teria caule longo (Bb)	» :	1, 2
1/2 teria caule curto (b)	» :	3, 4

De 45 fecundações, no segundo ano, resultaram 187 sementes, mas apenas 166 plantas delas descendentes atingiram o período de floração no terceiro ano. Dentre elas os diferentes termos apareceram nos seguintes números:

Termos	Cor das flores
1	vermelho-violáceas
2	brancas
3	vermelho-violáceas
4	brancas

Comprimento do caule	
longo . . .	47 vezes
longo . . .	40 »
curto . . .	38 »
curto . . .	41 »

Concordantemente, apareceu:

a cor da flor verm.-violácea	(Aa)	em 85 plantas
» » » » branca	(a)	» 81 »
o caule longo	(Bb)	» 87 »
» » curto	(b)	» 79 »

A teoria apresentada é, pois, também nesta experiência satisfatòriamente confirmada.

Fizeram-se também, ainda que em pequena escala, experiências sobre os caracteres da forma da vagem, cor da vagem e situação das flores, e os resultados obtidos foram perfeitamente concordantes. Todas as combinações previstas resultantes da união dos caracteres distintivos, apareceram pon-

tualmente, e quase em números iguais.

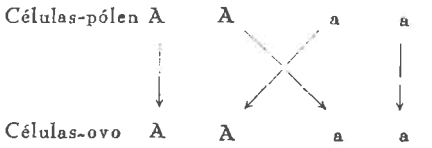
Experimentalmente, pois, confirma-se a teoria de que os *híbridos de ervilheira formam células-ovo e células-pólen que, na sua constituição, correspondem, em número igual, a todas as formas constantes resultantes da combinação dos caracteres reunidos pela fecundação.*

As diferenças entre as formas nos descendentes dos híbridos, assim como as respectivas relações numéricas em que elas aparecem, explicam-se suficientemente bem nos princípios acima apresentados. O caso mais simples é o revelado pela série de desenvolvimento de cada par de caracteres distintivos.

Esta série é representada pela expressão $A + 2Aa + a$, em que A e a simbolizam as formas com os caracteres distintivos constantes, e Aa a forma híbrida dos dois. Inclue em três termos diferentes, quatro indivíduos. Na formação dos mesmos tomam parte, pela fecundação, células-pólen e células-ovo da forma A e a em números em média iguais; donde, cada forma intervir duas vezes, pois que resultam quatro indivíduos. Por consequência participam na fecundação

as células-pólen	$A + A + a + a$
as células-ovo	$A + A + a + a$

É questão completamente de acaso, qual das duas espécies de pólen se reúne com cada espécie de células-ovo. Mas, segundo a lei das probabilidades, na média de muitos casos, sucederá que cada espécie de pólen, A e a, se unirá o mesmo número de vezes com cada uma das espécies de células-ovo, A e a, por consequência uma das duas células-pólen A, encontrará na fecundação, a célula-ovo A, e a outra, uma célula-ovo a, e da mesma maneira uma célula-pólen a encontrará uma célula-ovo A e a outra uma célula-ovo a.



O resultado da fecundação pode perfeitamente representar-se pondo os símbolos das células-ovo e células-pólen que se unem, como termos de fracções, os das células-polén em cima e os das células-ovo em baixo do traço de fracção. Neste caso

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a}$$

No primeiro e quarto temos células-pólen e células-ovo que são

da mesma constituição, logo os produtos da sua união serão constantes, a saber: *A* e *a;* no segundo e terceiro, pelo contrário, resulta ainda uma união dos dois caracteres distintivos dos progenitores, por consequência as formas resultantes destas fecundações são idênticas às dos híbridos de que resultam. *Dá-se, pois, uma hibridização repetida.* Isto explica o facto singular de os híbridos poderem produzir, além das duas formas progenitoras, descendentes que a eles são idênticos; $\frac{A}{a}$ e $\frac{a}{A}$ dão ambas a mesma combinação *A a*, pois, como já antes se disse, no resultado da fecundação em nada influe qual dos dois caracteres distintivos pertence à célula-polén ou à célula-ovo (20). Por consequência,

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a} = A + 2Aa + a$$

Isto representa o resultado, em média, da auto-fecundação dos híbridos quando por ela se combinam neles dois caracteres distintivos. Em cada flor, e em cada planta, porém, as relações em que as formas da série se produzem podem sofrer flutuações não desprezíveis. À parte o facto de o número em que as duas espécies de células-ovo se encontram nos ovários só em média se poderem considerar iguais, é meramente uma questão de acaso qual das duas espécies de pólen pode fecundar cada célula-ovo. Por este motivo os valores particulares dessas razões devem necessàriamente estar sujeitos a flutuações, e são mesmo possíveis casos extremos, como os já anteriormente referidos a respeito das experiências sobre a forma da semente e a cor do albúmen. As verdadeiras razões dos números só podem ser dadas por uma média deduzida da soma de tão grande número de valores particulares, quanto possível; quanto maior ele for, mais próximo da eliminação dos efeitos de acaso se ficará.

A série de desenvolvimento de híbridos em que se combinem duas espécies de caracteres distintivos contém, entre 16 indivíduos, 9 formas diferentes, a saber:

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

Entre os caracteres distintivos das plantas iniciais, *Aa* e *Bb*, são possíveis quatro combinações constantes, e por consequência os híbridos produzem as quatro espécies correspondentes de células-ovo e de células-pólen, *AB*, *ab*, *aB*, *ab*, e cada uma destas aparecerá, em média, quatro vezes na fecundação.

Por consequência os participantes na fecundação são:

Células-polén $AB + AB + AB + AB + Ab + Ab + Ab + Ab + aB + aB + aB + aB + ab + ab + ab + ab.$

Células-ovo $AB + AB + AB + AB + Ab + Ab + Ab + Ab \pm aB + aB + aB + aB + ab + ab + ab + ab.$

No processo de fecundação cada forma de pólen conjugar-se-á, em média, o mesmo número de vezes com cada forma de célula-ovo, de modo que cada uma das quatro células-pólen AB conjugar-se-á uma vez com cada uma das formas de célula-ovo AB, Ab, aB, ab. Dar-se-á precisamente o mesmo com as outras formas de células-pólen, Aa, aB, ab. Teremos, pois:

$$\frac{AB}{AB} + \frac{AB}{Ab} + \frac{AB}{aB} + \frac{AB}{ab} + \frac{Ab}{AB} + \frac{Ab}{Ab} + \frac{Ab}{aB} + \frac{Ab}{ab} + \frac{aB}{AB} + \frac{aB}{Ab} + \frac{aB}{aB} + \frac{aB}{ab} + \frac{ab}{AB} + \frac{ab}{Ab} + \frac{ab}{aB} + \frac{ab}{ab}$$

ou

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

A série de desenvolvimento de híbridos quando se combinam três espécies de caracteres distintivos é perfeitamente semelhante. Os híbridos dão lugar a oito formas diferentes de células-pólen e células-ovo: ABC, ABc, AbC, Abc, aBC, aBc, abC, abc; e cada forma de célula-pólen conjuga-se, ainda em média, uma vez com cada forma de célula-ovo.

A lei da combinação dos diferentes caracteres, que traduz o desenvolvimento dos híbridos funda-se, pois, e tem a sua interpretação, no princípio enunciado, segundo o qual os híbridos produzem células-ovo e células-pólen que, em números iguais, representam todas as formas constantes que resultam da combinação dos caracteres reunidos na fecundação.

EXPERIÊNCIAS COM HÍBRIDOS DE OUTRAS ESPÉCIES DE PLANTAS

O objectivo de novas experiências será indagar se a lei do desenvolvimento descoberta no caso de *Pisum* se aplica aos híbridos de outras plantas. Com este fim iniciaram-se recentemente várias experiências. Levaram-se já a cabo duas, de pequeno vulto, com espécies de *Phaseolus*, as quais podemos aqui mencionar.

Uma das experiências, realizada

com *Phaseolus vulgaris* e *Phaseolus nanus* L. conduziu a resultados confirmativos. *Ph. nanus* apresentava, simultâneamente com o caule curto, vagens sem constrições e de cor verde. *Ph. vulgaris*, pelo contrário, tinha um caule de 10 a 12 pés de altura, e vagens amarelas com constrições, quando maduras. As relações númericas em que as diferentes formas apareceram em cada geração, é exactamente a mesma que em *Pisum*.

O desenrolar das combinações constantes seguia também a lei das combinações simples de caracteres, exactamente como em *Pisum*. Obtiveram-se:

Combinação constante	Caule	Cor das vagens não maduras	Forma das vagens maduras
1	longo	verde	sem constrições
2	»	»	com constrições
3	»	amarela	sem constrições
4	»	»	com constrições
5	curto	verde	sem constrições
6	»	»	com constrições
7	»	amarela	sem constrições
8	»	»	com constrições

A cor verde das vagens, a forma sem constrições destas e o caule longo eram, como em *Pisum*, caracteres dominantes.

Outra experiência realizada com duas espécies de *Phaseolus* muito diferentes, deu um resultado apenas parcial. *Phaseolus nanus* L. serviu como planta formadora de sementes, e é uma espécie perfeitamente constante, com flores brancas em cachos curtos e sementes pequenas, brancas, em vagens não encurvadas, sem constrições, lisas; como planta fornecedora de pólen empregou-se *Ph. multiflorus* W., com caule comprido volúvel, flores purpúreas em cachos muito longos, com vagens ásperas, falciformes, sinuosas, de sementes grandes, com pintas e manchas negras sobre fundo vermelho-flor-de-pessegueiro.

Os híbridos assemelhavam-se mais ao progenitor de pólen, mas as flores eram menos intensamente coradas. (21) A sua fertiliidade era muito limitada; de dezassete plantas que deram, ao todo, muitas centenas de flores, só se obtiveram quarenta e nove sementes. Estas eram de tamanho médio, ponteadas e manchadas como as de *Ph. multiflorus*, e também a cor de

fundo se conservava pràticamente a mesma. No ano seguinte, cultivaram-se quarenta e quatro plantas, obtidas a partir destas sementes, das quais apenas 31 atingiram a floração. Os caracteres de *Ph. nanus* que se tinham conservado latentes nos híbridos, reapareceram em várias combinações; a sua relação numérica, porém, relativamente às plantas dominantes, era necessàriamente muito incerta, devido ao número de plantas de experiência ser muito pequeno. Com alguns deles, como o caule e a forma da vagem, foi, no entanto, como no caso de *Pisum*, quase exactamente 1:3.

Por pouco significativo que seja o valor dos resultados desta experiência quanto à determinação das relações numéricas das várias formas obtidas, ela apresenta, não obstante, o facto de uma notável mudança de cor nas flores e sementes dos híbridos. Em *Pisum* sabe-se que o carácter da coloração da flor e das sementes não varia na primeira e nas seguintes gerações, e que os descendentes dos híbridos exibem exclusivamente um ou outro dos aspectos do carácter coloração dos progenitores originais. Nesta experiência o caso foi diferente. A cor branca das flores e a cor das sementes de *Ph. nanus* apareceram, é certo, logo na primeira geração, num exemplar relativamente fértil, mas as restantes 30 plantas apresentaram cores das flores que eram de várias gradações do vermelho-púrpura ao violáceo-pálido (22). A cor do tegumento da semente não era menos variada do que a das flores. Nenhuma das plantas se poderia considerar absolutamente fértil; muitas não produziram qualquer fruto; outras apenas deram frutos nas últimas flores, os quais não chegaram a amadurecer. Só de 15 plantas se obtiveram sementes bem desenvolvidas. A mais forte tendência para a infertilidade manifestou-se nas formas com flores predominantemente vermelhas, pois que de 16 delas só 4 deram sementes que amadureceram. Três destas tinham o mesmo padrão de coloração que as sementes de *Ph. multiflorus*, mas com uma coloração de fundo mais ou menos desmaiada; a quarta só deu uma semente de cor castanha pura. As formas de flores predominantemente violáceas deram sementes castanho-escuras, castanho-negras e completamente negras.

Prolongou-se a experiência durante mais duas gerações, nas mesmas condições de fertilidade desfavoráveis, pois que mesmo entre os descendentes de plantas relativamente férteis, apareceram ainda algumas que eram menos férteis ou

até completamente estéreis. Não tornaram a aparecer cores de flores e de sementes além das citadas. As formas que na primeira geração tinham um ou mais caracteres recessivos conservaram-se, relativamente a eles, constantes, sem excepção. Também dentre aquelas plantas que possuiam flores violáceas e sementes castanhas ou negras, algumas não tornaram a variar nesses aspectos nas gerações seguintes; a maioria delas, porém, produziu, ao mesmo tempo que descendentes exactamente como elas próprias, alguns que tinham flores brancas e mesmo tegumentos brancos. As plantas de flores vermelhas conservaram-se tão pouco férteis que nada se pode dizer com certeza a respeito do seu posterior desenvolvimento.

Não obstante as muitas circunstâncias perturbadoras com que as observações tiveram de lutar, vê-se, através desta experiência, que o desenvolvimento dos híbridos, quanto aos caracteres que respeitam a forma das plantas, segue as mesmas leis verificadas em *Pisum*. Quanto aos caracteres de coloração, é sem dúvida difícil discernir um acordo satisfatório. Independentemente do facto que da união de uma coloração branca com uma coloração vermelho-púrpura resulta uma série de cores que vão do vermelho-púrpura ao violáceo-pálido e ao branco, também é singular a circunstância que entre 31 plantas que floresceram, só uma tenha recebido o carácter recessivo da cor branca, ao passo que em *Pisum* isso se dá, em média, uma vez em cada quatro plantas.

Mas, mesmo estes resultados enigmáticos talvez se pudessem explicar pela lei que se verifica em *Pisum*, se pudéssemos admitir que a cor das flores e das sementes de *Ph. multiflorus* é uma combinação de duas ou mais cores inteiramente independentes, que individualmente se comportam como qualquer outro carácter constante na planta. Se a cor-das-flores, A, fosse uma combinação dos caracteres independentes $A_1 + A_2 + \ldots$, que produzisse a impressão final de uma coloração púrpura, então, pela fertilização com o carácter distintivo, cor-branca, *a*, obter-se-iam os híbridos $A_1a + A_2a + \ldots$; e o mesmo se daria com a coloração correspondente dos tegumentos da semente. Segundo a hipótese anterior cada uma daquelas uniões de cores híbridas era independente, e por consequência desenvolver-se-ia independentemente das outras. É então fácil de ver que da combinação das diferentes séries de desenvolvimento resultaria uma série-de-cores completa. Se, por

exemplo, $A = A_1 + A_2$, então os híbridos A_1a e A_2a formam as séries

$$A_1 + 2A_1a + a$$
$$A_2 + 2A_2a + a$$

Os termos destas séries podem entrar em 9 combinações diferentes, e cada uma delas corresponde a uma outra cor:

$1\ A_1A_2$	$2\ A_1aA_2$	$1\ A_2a$
$2\ A_1A_2a$	$4\ A_1aA_2a$	$2\ A_2aa$
$1\ A_1a$	$2\ A_1aa$	$1\ aa$

Os números previstos para as diferentes uniões representam igualmente quantas plantas com as cores correspondentes pertencem à série. Pois que a soma dos mesmos é 16, todas as cores se dividem, em média, por cada 16 plantas, mas, como a própria série indica, em proporções desiguais.

Se a diferenciação das colorações se fizesse por este modo, poder-se-ia explicar o caso acima citado, isto é, que as flores brancas, assim como os tegumentos brancos, aparecessem apenas uma vez em trinta e uma plantas da primeira geração. Esta coloração aparece apenas uma vez na série, e só se poderia formar uma vez, em média, em cada 16, e, com três caracteres-de-cor, em vez de dois, só uma vez também em 64 plantas (23).

No entanto não se deve esquecer que a interpretação aqui proposta assenta numa mera conjectura, que só se apoia num resultado muito imperfeito da experiência que acabamos de descrever. Mas valia bem a pena seguir o comportamento do caracter, cor, em híbridos, em experiências semelhantes àquela, pois é provável que, seguindo esse caminho, pudéssemos comprender a extraordinária variedade de cores das nossas flores ornamentais.

Até aqui pouco mais se sabe com segurança além de que a cor das flores na maioria das plantas ornamentais é um caracter extremamente variável. Tem-se muitas vezes emitido a opinião que a estabilidade das espécies é muito abalada ou completamente quebrada pela cultura, e por isso há certa tendência para considerar a evolução das formas cultivadas como uma questão de acaso alheia a todas as regras; por isso se cita usualmente a coloração das plantas ornamentais como exemplo de toda a instabilidade. Não é, porém, claro, por que a mera transplantação para o solo de jardim pudesse dar em resultado tão completa e persistente revolução no organismo vegetal. Ninguém sustentará a sério que, no campo, o comportamento das plantas seja regulado por leis diferentes das que se verificam nos canteiros dos jardins. Aqui, como ali, devem dar-se mo-

dificações típicas, se as condições de vida são alteradas e se a espécie possui capacidade para se ajustar ao seu novo ambiente. Admite-se fàcilmente que, pela cultura, se favoreça o aparecimento de novas variedades, e que pela intervenção do homem se obtenham muitas modificações que, em condições naturais, se perderiam; mas nada autoriza o admitir-se que a tendência para a formação de novas variedades aumente tão extraordinàriamente que as espécies percam em breve toda a estabilidade e que os seus descendentes divirjam em uma série infinita de formas extremamente variáveis. Se a mudança de condições de vegetação fosse a única causa da variabilidade, seria de esperar que aquelas plantas cultivadas que se desenvolvem durante séculos em condições quase uniformes, tivessem adquirido fixidez. Ora não é isto o que reconhecidamente se passa, pois que é precisamente nessas circunstâncias que se encontram não só as formas mais variadas como as mais variáveis. Só as *Leguminosas*, como *Pisum, Phaseolus, Lens*, cujos órgãos de reprodução são protegidos pela quilha, constituem uma excepção digna de nota. Mesmo neste caso, se surgiram durante um período de cultura de mais de mil anos, sob as mais variadas condições, numerosas variedades, estas mantêm, contudo, sob condições de ambiente constantes, uma estabilidade tão grande como a das espécies não cultivadas.

É mais que provável que, no respeitante a variabilidade de plantas cultivadas, exista um factor que até aqui tenha merecido pouca atenção. Várias experiências levam-nos a concluir que as nossas plantas cultivadas são, na maior parte dos dos casos, *termos de várias séries de híbridos* cujo progressivo desenvolvimento de acordo com as leis, é modificado e interrompido por frequentes cruzamentos recíprocos. Não deve perder-se de vista a circunstância que, a maior parte das vezes, as plantas cultivadas crescem em condições de número elevado e de grande densidade, proporcionando, assim, as condições mais favoráveis para que se dê a fecundação cruzada entre as variedades presentes e a própria espécie. A probabilidade de que isto se passe assim apoia-se no facto de entre a multidão de formas variáveis haver sempre exemplos de constância num ou noutro carácter, desde que se exclua cuidadosamente toda a influência estranha. Estas formas manifestam-se exactamente como o fazem os termos das séries em que entram híbridos. Também com o mais delicado dos caracteres, o da coloração, não pode passar desper-

cebido à mais cuidadosa observação, que, de forma para forma, a tendência para a variação manifesta-se em graus muito diferentes. Entre plantas que resultam de *uma* fecundação espontânea há muitas vezes algumas cujos descendentes variam largamente na disposição e arranjo das cores, ao passo que em outras se encontram poucos desvios, e entre um grande número há exemplos raros dos que transmitem aos seus descendentes a cor das flores sem modificação. As espécies cultivadas de *Dianthus* dão disto um exemplo instrutivo. Isolou-se numa estufa, durante a floração, um exemplar de *Dianthus caryophyllus* de flores brancas que, ele mesmo, proviera de uma variedade de flores brancas; as numerosas sementes dele provenientes originaram plantas todas com flores brancas, como ele próprio. Resultado semelhante se obteve a partir de uma sub-espécie com flores vermelhas, um pouco a tender para o violáceo, e de outra com flores brancas raiadas de vermelho. Muitas outras, pelo contrário, que igualmente se isolaram pelo mesmo processo, deram descendentes mais ou menos variegados e pontuados. Quem observe as colorações que resultam, em plantas ornamentais, de semelhante modo de fertilização, não pode fàcilmente subtrair-se à convicção de que também aqui o desenvolvimento segue uma lei definida, a qual é possível que tenha a sua expressão na *combinação de vários caracteres de coloração independentes.*

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Não pode deixar de ter interesse comparar as observações feitas em *Pisum*, com os resultados a que as duas autoridades neste campo, KÖLREUTER e GÄRTNER, chegaram nas suas investigações. Segundo a opinião dos dois, exteriormente os híbridos ou apresentam uma forma intermediária entre as das espécies originárias, ou aproximam-se acentuadamente do tipo de um ou do outro progenitor, e por vezes difìcilmente dele se distinguem. Se a fertilização se fez com o seu próprio pólen, provêm, usualmente, das suas sementes várias formas que diferem do tipo normal. Em regra, a maioria dos indivíduos resultantes de uma fertilização, conserva a forma do híbrido, ao passo que um pequeno número se aproxima mais do progenitor que forneceu a semente, e um ou outro indivíduo aproxima-se mais do que forneceu o pólen. Isto, porém, não se passa, sem excepção, com todos os híbridos. Nalguns casos os descendentes aproximam-se mais, uns de um dos progenitores, outros do outro, ou inclinam-se mais para um ou

para o outro lado, ao passo que noutros casos, *conservam-se perfeitamente iguais ao híbrido* e os seus descendentes continuam constantes. Os híbridos das variedades comportam-se como os das espécies, mas manifestam ainda maior variabilidade de forma e uma tendência mais pronunciada para reverter ao tipo original (24).

Relativamente à *forma* dos híbridos e sua evolução em geral, não se pode negar concordância com as observações feitas a respeito de *Pisum*. Dá-se o contrário com os casos excepcionais citados. GÄRTNER confessa até que a determinação exacta de se uma certa forma se parece mais com uma ou com a outra das espécies originais é frequentemente muito difícil, dependendo muito do ponto de vista subjectivo do observador. Mas talvez outra circunstância também tenha contribuido para tornar os resultados obtidos, flutuantes e incertos, apesar da mais cuidadosa observação e caracterização sempre seguidas. Para as experiências utilizaram-se em geral plantas consideradas como espécies boas e distintas por um grande número de caracteres. Além dos caracteres bem pronunciados, onde quer que se trate, em geral, de maior ou menor semelhança, há que tomar em consideração caracteres que, frequentemente, é muito difícil de traduzir por palavras, mas que bastam, como todos os botânicos especialistas sabem, para darem às formas um aspecto peculiar. Para legìtimamente se aceitar que o desenvolvimento dos híbridos segue a lei válida para o caso de *Pisum*, as séries em cada experiência particular deviam conter muitíssimas formas, uma vez que, como se sabe, o número de termos aumenta, como as potências de 3, com o número de caracteres distintivos. Com um número relativamente pequeno de plantas de experiência, os resultados obtidos só podiam ser aproximadamente correctos, e em certos casos especiais apresentar desvios não insignificantes. Se, por exemplo, ambos os progenitores iniciais diferem por 7 caracteres, e das sementes dos seus híbridos se cultivaram 100 ou 200 plantas, para determinar o grau de relação dos descendentes, é facil de ver quão incerta passaria a ser a conclusão, uma vez que para 7 caracteres distintivos as séries de combinações contêm 16 384 indivíduos com 2 187 formas diferentes; ora, conforme esta ou aquela forma por acaso se apresentasse ao observador em maior números de casos, umas vezes uma analogia outras vezes outra podia tornar-se mais importante.

Se, além disso, entre os caracteres distintivos aparecem caracteres

dominantes que se transmitem, integralmente ou quase integralmente, aos híbridos, então nos termos da série de desenvolvimento, aquele dos dois progenitores primitivos que possui maioria de caracteres dominantes deve predominar sempre. Na experiência, anteriormente descrita, realizada com *Pisum*, em que se consideravam três caracteres distintivos, todos os caracteres dominantes pertenciam ao progenitor que produzia sementes. Apesar de os termos da série na sua constituição interna se aproximarem igualmente dos dois progenitores primitivos, o tipo do progenitor produtor de sementes alcançava nesta experiência tal preponderância que, de cada 64 plantas da primeira geração, 54 assemelhavam-se-lhe exactamente ou diferiam dele só num carácter. Por aqui se vê quão ariscado pode ser, em tais circunstâncias, tirar conclusões sobre a constituição interna dos híbridos, a partir das suas semelhanças exteriores.

GÄRTNER menciona que naqueles casos em que o desenvolvimento era regular, entre os descendentes dos híbridos não se conservavam verdadeiramente as duas formas originais, mas sòmente alguns indivíduos que delas se aproximavam. Com séries de desenvolvimento não muito extensas não podia deixar de ser assim. Para 7 caracteres distintivos, por exemplo, entre mais de 16 000 descendentes dos híbridos ambas as formas originais aparecem apenas uma vez. Não é, pois, muito provável que elas viessem a aparecer entre um pequeno número de plantas de experiência; mas havia algumas probabilidades de que se encontrassem algumas formas, que delas se aproximassem pelo aspecto.

Encontramos uma *diferença essencial* naqueles híbridos que se conservam constantes nos seus descendentes e se reproduzem como espécies puras. Segundo GÄRTNER pertencem a este grupo os *híbridos notàvelmente fecundos*: *Aquilegia atropurpúrea-canadensis*, *Lavatera pseudolbia-thuringiaca*, *Geum urbano-rivale*, e certos híbridos de *Dianthus;* e, segundo WICHURA, os híbridos das espécies de salgueiro. Para a história da evolução das plantas esta circunstância tem particular importância, uma vez que híbridos constantes adquirem o valor de espécies novas (25) A exactidão dos factos é garantida por observadores eminentes e não pode ser posta em dúvida. GÄRTNER teve ocasião de acompanhar o desenvolvimento de *Dianthus Armeria-deltoides* até à décima geração, pois que se reproduzia regularmente e espontâneamente no jardim.

Em *Pisum* demonstrou-se experimentalmente que os híbridos formam células-ovo bem como células-pólen de constituições diferentes, e que nisso está a explicação da variabilidade dos seus descendentes. Também em outros híbridos cujos descendentes se comportam da mesma maneira, podemos supor uma causa idêntica; para aqueles, pelo contrário, que se conservam constantes, parece justificável admitir que as suas células reprodutoras são todas iguais e iguais à célula-inicial dos híbridos. Na opinião de fisiologistas autorizados, nas Fanerogâmicas, com o fim da reprodução, unem-se, uma célula-ovo e uma célula-pólen (*), numa célula única, que, por assimilação de substância e formação de novas células, é capaz de vir a tornar-se num organismo autónomo.

Este modo de desenvolvimento segue uma lei constante, que se baseia na constituição material e no arranjo dos elementos que chegam a realizar na célula uma união viável. Se as células reprodutoras são similares e se são iguais à célula inicial da planta-mãe, então o desenvolvimento do novo indivíduo seguirá a mesma lei que vigorou para a planta-mãe. Se sucede por acaso uma célula-ovo unir-se a uma célula-pólen que não lhe é similar, então é de admitir que entre aqueles elementos de ambas as células, que determinam caracteres opostos, porventura se deu um certo ajustamento. A célula intermediária daí resultante passa a ser o fundamento do organismo híbrido, cujo desenvolvimento segue necessàriamente um plano diferente do seguido por cada uma das duas espécies iniciais. Se o ajustamento é completo, isto é, se o embrião híbrido é formado por duas células da mesma espécie, em que as diferenças se ajustam *inteira e permanentemente*, resulta daí que os híbridos, como qualquer espécie de

---

(*) Em *Pisum* é fora de toda a dúvida que para a formação do novo embrião se deve dar uma união completa dos elementos das duas células reprodutoras. Como se explicaria senão assim, que entre os descendentes dos híbridos reaparecessem as duas formas progenitoras em igual número e com todas as suas peculiaridades? Se a influência do saco embrionário sobre a célula-pólen fosse só externa, se ele só desempenhasse o papel de uma ama, então o resultado de cada fecundação artificial só poderia ser o de o híbrido resultante ser exactamente igual à planta fornecedora de pólen ou pelo menos muito semelhante a ela. O que as experiências até aqui realizadas de modo nenhum confirmam. Uma prova fundamental da união completa dos conteúdos das duas células é-nos fornecida pela experiência universalmente confirmada, de que, quanto à forma do híbrido, é indiferente qualquer dos progenitores iniciais ser planta produtora de sementes ou planta fornecedora de pólen.

planta estável, mantêm-se constantes na sua descendência. As células reprodutoras que se formam nos ovários e nas anteras são similares, e concordam com a célula inicial resultante daquele ajustamento.

Relativamente àqueles híbridos cujos descendentes *diferem*, talvez possamos supor que entre os elementos distintivos da célula-ovo e da célula-pólen se dê também certo arranjo, tal que ainda seja possível a formação de uma célula inicial do híbrido; no entanto, esse arranjo dos elementos opostos será apenas temporário e não se estende a toda a vida da planta híbrida. Visto que no *hábito* da planta, não se notam quaisquer mudanças perceptíveis durante todo o período de vegetação, devemos admitir ainda que a única possibilidade é que os elementos distintivos se libertam da união forçada durante o desenvolvimento das células reprodutoras. Na formação destas células participam todos os elementos existentes, num mesmo arranjo inteiramente livre e igual, de modo que só os elementos distintivos se separam uns dos outros. Deste modo será possível a produção de tantas espécies de células-ovo e de células-pólen quantas as combinações possíveis dos elementos formativos.

A atribuição, aqui proposta, da diferença significativa no desenvolvimento dos híbridos, a uma união *permanente ou temporária* dos elementos celulares diferentes não tem, evidentemente, mais valor do que o de mera hipótese, a qual, pela falta de dados precisos, admite ainda posterior desenvolvimento. Na prova fornecida por o que se passa em *Pisum*, de que o comportamento de cada par de caracteres distintivos na união híbrida é independente das outras diferenças entre as duas plantas originais e, ainda, que o híbrido produz exactamente tantas espécies de células-ovo e de células-pólen quantas as possíveis formas de combinação constantes, existe uma justificação da opinião acima expressa. Os caracteres distintivos de duas plantas, porém, podem, afinal, depender apenas de diferenças na composição e no agrupamento dos elementos que nas suas células iniciais estão em intensa actividade recíproca.

A validade da lei formulada para o caso de *Pisum* necessita, sem dúvida, ela mesma, de ser ainda confirmada, e era por isso muito de desejar uma repetição, pelo menos das experiências mais importantes, p. ex. a que se refere à constituição das células reprodutoras híbridas. A um observador único pode escapar uma

diferença menos discernível, que, apesar de inicialmente parecer talvez de pouca importância, pode no entanto acumular-se a tal ponto que não se deva desprezar no resultado total. Deve também começar-se por decidir pela experiência se os híbridos de outras espécies de plantas revelaram no seu comportamento um perfeito acordo com aquela lei. Entretanto é de presumir que, em pontos de importância, é improvável a existência de diferenças essenciais, uma vez que a unidade no plano evolutivo da vida orgânica está para além de toda a dúvida.

Em conclusão, as experiências realizadas por KÖLREUTER, GÄRTNER e outros, sobre *a transformação de uma espécie noutra por meio da fecundação artificial*, merecem menção especial. Tem-se atribuído a estas experiências uma importância particular, e o próprio GÄRTNER reconhece que elas são «das mais difíceis em hibridização».

Se se quer transformar uma espécie *A* numa espécie *B*, devem unir-se as duas pela fecundação e os híbridos resultantes devem depois ser fecundados com o pólen de *B;* dos descendentes diferentes daqui resultantes deve seleccionar-se a forma que mais se aproxima de *B*, a qual se fecunda mais uma vez com o pólen de *B*, e assim por diante, até que finalmente se chegue a uma forma igual a *B* e constante nos seus descendentes. Só GÄRTNER, à sua parte, realizou trinta experiências desta natureza com plantas dos géneros *Aquilegia, Dianthus, Geum, Lavatera, Lychnis, Malva, Nicotiana* e *Oenothera*. A duração do período necessário para a transformação não era a mesma para todas as espécies. Ao passo que para algumas bastou uma série de três fecundações sucessivas, para outras houve que fazer cinco e seis; e até tratando-se das mesmas espécies se observam flutuações em várias experiências. GÄRTNER atribui estas diferenças à circunstância de «a potencialidade particular em virtude da qual uma espécie, na reprodução, realiza a mudança e a transformação do tipo materno, varia consideràvelmente em diferentes plantas», e de, por consequência, «os períodos necessários para uma espécie se transformar noutra, bem como o número de gerações deverem também variar, de modo que a transformação em certas espécies se consegue dentro de mais, e noutras dentro de menos, gerações». Além disso, o mesmo observador nota «que nestas experiências de transformação, importa muito qual o tipo e qual o indivíduo que se escolhem para serem transformados».

Se fosse legítimo supor que nestas experiências a evolução das formas se realiza de um modo semelhante ao de *Pisum*, todo o processo de transformação se poderia interpretar com relativa simplicidade. O híbrido forma tantas espécies de células-ovo quantas as combinações constantes possíveis dos caracteres que se reúnem, e uma delas é sempre igual à das células-pólen reprodutoras. Por consequência há sempre a possibilidade de, nestas experiências, logo desde a segunda fecundação, resultar uma forma constante idêntica à do pólen progenitor. O facto de tal se dar ou não, depende em cada caso especial do número de plantas de experiência, bem como do número de caracteres distintivos que se reúnem na fecundação. Suponhamos, por exemplo, que as plantas seleccionadas para as experiências diferiam por três caracteres, e que se pretendia que a espécie *A B C* se transformasse na espécie *a b c* por meio de fecundações repetidas com o pólen desta última. Os híbridos resultantes do primeiro cruzamento formavam 8 espécies diferentes de células-ovo, a saber:

A B C, A B c, A b C, a B C,
A b c, a B c, a b C, a b c.

As do segundo ano da experiência unem-se ainda com as células-pólen *a b c*, e obtém-se a série:

$$A\,a\,B\,b\,C\,c + A\,a\,B\,b\,c + A\,a\,b\,C\,c + a\,B\,b\,C\,c + \\ + A\,a\,b\,c + a\,B\,b\,c + a\,b\,C\,c + a\,b\,c.$$

Pois que a forma *a b c* aparece uma vez na série de oito termos, é, por consequência, pouco provável que ela faltasse entre as plantas de experiência, mesmo que estas fossem em pequeno número, e a transformação teria lugar logo na segunda fecundação. Se, por acaso, ela não aparecesse, devia repetir-se a fecundação com uma daquelas formas que mais se lhe aproximassem, *A a b c, a b C c*. Compreende-se que uma tal experiência se devia levar tanto mais longe *quanto menor fosse o número de plantas experimentais* e *quanto maior fosse o número de caracteres distintivos* nas duas espécies de que se parte; e que além disso, nessas duas espécies é fácil de se dar uma dilação de uma ou mesmo duas gerações, como GÄRTNER observou. A transformação de uma espécie noutra muito diferente, em geral só se efectivava em cinco ou seis anos de experiências, uma vez que o número de células-ovo diferentes que se formam no híbrido aumenta segundo as potências de 2 com o número de caracteres distintivos.

GÄRTNER verificou em repetidas

experiências, que o período de transformação num ou noutro sentido varia com este em muitas espécies, de maneira que uma espécie *A* pode transformar-se numa espécie *B* uma geração mais cedo do que a espécie *B* se transforma na espécie *A*. Conclui daí que não é, pois, completamente plausível a opinião de KÖLREUTER segundo a qual «as duas constituições se equilibram exactamente no híbrido».

Parece, porém, que KÖLREUTER não merece esta crítica, mas que foi GÄRTNER quem esqueceu um ponto importante, para o qual, aliás, ele próprio chama a atenção noutro lugar; ou seja, que «tudo depende de qual o indivíduo que se escolhe para ser ulteriormente transformado». Experiências que a esse respeito se realizaram com duas espécies de *Pisum* demonstraram que, no respeitante à escolha dos indivíduos mais próprios para posterior fecundação, pode influir muito qual das duas espécies se viria a transformar na outra. As duas plantas experimentais diferiam em 5 caracteres, e os caracteres da espécie *A* eram todos dominantes e os da espécie *B*, todos recessivos. Para a transformação recíproca, *A* foi fecundada como o pólen de *B*, e *B* foi fecundada com o pólen de *A*, repetindo-se este procedimento no ano seguinte com ambos os híbridos resultantes.

Na primeira experiência, $\frac{B}{A}$, obtiveram-se 87 plantas no terceiro ano da experiência, para selecção dos indivíduos para ulterior cruzamento, e elas eram das 32 formas possíveis; na segunda experiência, $\frac{A}{B}$, obtiveram-se 73 plantas, que tinham *exactamente o mesmo hábito que o progenitor-de-pólen;* mas na sua composição interna deviam ser tão variadas como as formas da outra experiência.

De modo que, só no caso da primeira experiência foi possível uma selecção bem determinada; no da segunda, a selecção fez-se simplesmente ao acaso. Desta última, sòmente um certo número de flores foram cruzadas como pólen de *A*, as outras foram deixadas polinizar-se a si próprias. Entre cada cinco plantas aproveitadas em ambas as experiências para polinização, concordavam, como a cultura do ano seguinte mostrou, com a planta fornecedora de pólen:

1.ª experiência	2.ª experiência
2 plantas	— por todos os caracteres
3 plantas	— por 4 caracteres
—	2 plantas » 3 »
—	2 » » 2 »
—	1 » » 1 carácter

Na primeira experiência, por consequência, a transformação foi completa; na segunda, que não se levou mais longe, provàvelmente teriam sido ainda precisas duas ou mais fecundações para o conseguir.

Ainda que não deva ser muito frequente o caso em que os caracteres dominantes pertençam exclusivamente a um ou outro dos progenitores iniciais, influirá sempre nos resultados obtidos qual dos dois possui a maioria deles. Se é a planta que fornece o pólen que os possui, então a selecção das formas para posterior cruzamento terá um grau de certeza inferior ao do caso em que se dê o contrário, o que implicará um alongamento do período de transformação, desde que se considere a experiência terminada só depois de se obter uma forma que não só se pareça no seu aspecto com a planta que forneceu o pólen, mas também que ela se conserve constante nos seus descendentes.

Gärtner foi levado, pelos resultados destas experiências de transformação, a opor-se à opinião daqueles naturalistas que contestam a estabilidade das espécies de plantas e admitem uma evolução contínua das espécies vegetais. Ele vê na transformação completa de uma espécie noutra uma prova indubitável de que às espécies são fixados limites estáveis além dos quais elas não podem passar. Se também esta opinião não se pode aceitar sem restrições, encontra-se, porém, por outro lado, nas experiências de Gärtner, uma confirmação digna de nota da suposição acima expressa, relativa à variabilidade das plantas cultivadas.

Entre as espécies experimentais havia plantas cultivadas, como *Aquilegia atropurpurea* e *canadensis, Dianthus caryophylus, chinensis* e *japonicus, Nicotiana rustica* e *paniculata;* e também estas, depois de 4 a 5 hibridizações, nada perderam da sua individualidade.

II

ACERCA DE ALGUNS HÍBRIDOS DE *HIERACIUM* OBTIDOS POR FECUNDAÇÃO ARTIFICIAL (1)

Apesar de já ter procurado fazer múltiplas experiências de fecundação entre diferentes espécies do género *Hieracium*, até agora só consegui obter os seguintes 6 híbridos, e mesmo estes em número de um a três exemplares:

H. Auricula	+ H. aurantiacum (*)
H. Auricula	+ H. Pilosella,
H Auricula	+ H. pratense,
H. echioides (**)	+ H aurantiacum,
H. praealtum	+ H. flagelare Rchb,
H. praealtum	+ H. aurantiacum.

A dificuldade de obter híbridos em maior número, resíde na circunstância de, em virtude da pequenez das flores e da peculiaridade da sua forma, só raras vezes se conseguiu remover as anteras das flores a fecundar, sem que o seu pólen caia sobre o estigma ou que o estilete seja ferido e venha a murchar. Como se sabe, as anteras são aderentes, formando um tubozinho que envolve ìntimamente o estilete. Logo que a flor abre, o estilete sai para fora do tubo já coberto de pólen.

Para evitar a auto-fecundação deve, por isso, remover-se o tubozinho das anteras ainda antes de a flor abrir, e para isso abrem-se os botões com uma agulha fina. Se se realiza esta operação quando o pólen já atingiu o seu poder fecundante, o que se dá 2 a 3 dias antes de a flor abrir, é raro impedir-se que se dê a auto-fecundação, pois que por muito cuidado que se tenha, não é fácil impedir que, ao extrair o tubozinho, alguns grânulos de pólen se espalhem e

---

(1) Comunicação apresentada na sessão de 9 de Junho de 1869. Publicada em «Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn». V. VIII, 1869. Brünn 1870. Edição da Associação, pp. 26-31.

(*) Esta maneira simbólica de representar o que se passa, quer significar que o híbrido da fecundação de *H. Auricula* foi obtido com o pólen de *H. aurantiacum*.

(**) Esta planta de experiência não é exactamente o *H. echioides* típico. Parece pertencer à estirpe de transição para *H. praealtum*, aproximando-se, porém, mais de *H. echioides*, pelo que também foi incluída no ciclo de formas desta última espécie.

atinjam o estigma. A remoção das anteras em uma fase mais atrazada do desenvolvimento não deu, até hoje, melhores resultados. Antes do começo do amadurecimento do pólen, especialmente os estiletes e os estigmas são muito sensíveis à pressão e às lesões, e mesmo quando não sejam feridos, ordinàriamente murcham e secam tão depressa se privem dos seus envólucros protectores. A este inconveniente eu espero obviar pondo as plantas, depois da operação, na atmosfera húmida da estufa, durante 2 a 3 dias. Uma experiência há pouco realizada com *H. Auricula* deu bom resultado.

Para explicar o fim para que empreendi as experiências de fecundação, permito-me fazer algumas considerações prévias sobre o género *Hieracium*. Este género possui uma tão extraordinária riqueza de formas estáveis como não se encontra em nenhum outro género de plantas. Algumas delas distinguem-se por particularidades peculiares e são consideradas como formas principais ou espécies, ao passo que as restantes são apresentadas como formas intermediárias ou de transição, pelas quais aquelas se ligam umas às outras. A dificuldade da relacionação e da delimitação destas formas tem sempre prendido a atenção dos especialistas. Sobre nenhum outro género se tem escrito tanto, se têm travado tantas polémicas violentas, sem que, até agora, se tenha chegado a qualquer conclusão. É desde já evidente que não se chegará a um acordo enquanto não se conhecer o valor e o significado das formas intermediárias ou de transição.

Quanto à questão de saber se, e até que ponto, a formação de híbridos contribui para a riqueza de formas do citado género, deparamos, entre os mais reputados botânicos, com pontos de vista muito discordantes e até inteiramente opostos. Enquanto uns admitem uma influência de vasto alcance, outros, p. ex. Fries ignoram em geral os híbridos em *Hieracium*. Outros, ainda, situam-se entre os primeiros e os segundos, e concedem que não é raro formarem-se híbridos entre espécies espontâneas, mas sustentam que não deve atribuir-se-lhes significado fundamental, porque eles são sempre pouco estáveis. Isto resulta em parte da sua fraca fertilidade ou mesmo da sua completa esterilidade, em parte, porém, do facto, experimentalmente averiguado, que nos híbridos a autofecundação é sempre eliminada se o pólen das espécies progenitoras iniciais atinge o estigma daqueles. É, pois, inimaginável que os híbridos de *Hieracium* pudessem originar for-

mas absolutamente férteis e manter-se constantes nas proximidades dos seus progenitores iniciais.

A questão sobre a origem das numerosas formas intermediárias constantes, nem por isso mereceu, recentemente, menos interesse, desde que um reputado especialista do género *Hieracium* apresentou, dentro do espírito da teoria de DARWIN, a opinião que elas derivem da transmutação de espécies desaparecidas ou ainda existentes.

Está dentro do assunto de que aqui se trata, o ser indispensável um conhecimento exacto dos híbridos, relativo à sua forma e fecundidade, assim como ao comportamento dos seus descendentes ao longo de várias gerações, se se quiser empreender a determinação da influência que a formação dos híbridos possìvelmente exerceu na diversidade de formas intermediárias em *Hieracium*. O comportamento dos híbridos de *Hieracium* no âmbito sugerido, deve necessàriamente ser averiguado experimentalmente, pois não dispomos de uma teoria perfeita sobre a formação de híbridos e podia ser-se conduzido a maneiras de ver erróneas se se quisesse estender a *Hieracium* as regras deduzidas da observação de alguns outros híbridos, já consideradas como leis de formação de híbridos, sem as submeter a mais larga crítica. Se se conseguir chegar através da experiência a um ponto de vista satisfatório sobre a formação de híbridos de *Hieracium*, será então possível, com o auxílio dos conhecimentos práticos que se acumularam sobre as condições de vegetação das diferentes formas espontâneas, formular um juizo adequado sobre esta questão.

Fica assim simultâneamente explicado o fim a que aspiram as experiências aqui tratadas. Permito-me agora resumir, tendo em vista esse fim, os resultados, até aqui muito escassos, que obtivemos (26).

1. Relativamente à forma dos híbridos temos a registar o fenómeno surpreendente de as formas até aqui obtidas a partir de fecundações idênticas não serem idênticas.

Os bastardos *H. praealtum*+*H. aurantiacum* e *H. Auricula* +*H. aurantiacum* são representados por 2 exemplares cada; *H. Auricula*+ + *H. pratense*, é representada por 3 exemplares, ao passo que dos restantes, e até aqui, só conseguimos um exemplar de cada. Quando comparamos os caracteres particulares destes híbridos com os correspondentes caracteres dos dois progenitores, verificamos que os mesmos, em parte apresentam feições intermediárias, em parte, po-

rém, são tão próximos de um dos caracteres primitivos que o outro se atenua ou quase deixa de se manifestar. Assim, por exemplo, em uma das duas formas de *H. Auricula* + *H. aurantiacum* vê-se que as flores centrais são amarelas-puras, e só as lígulas das flores periféricas apresentam na parte exterior uma ténue tonalidade vermelha; na outra forma, pelo contrário a cor das flores é muito próxima da de *H. aurantiacum*, só para o meio do disco o vermelho-alaranjado passa a amarelo-dourado bem nítido.

Esta diferença é digna de nota, pois que a cor das flores nos hierácios possui o valor de um carácter constante. Encontram-se casos análogos nas folhas, inflorescências, etc.

Quando se comparam os híbridos com os progenitores, no que respeita a totalidade dos seus caracteres, então vê-se que ambas as formas do *H. praealtum* + *H. aurantiacum* exibem aspectos aproximadamente intermédios, os quais, contudo, não concordam, no que respeita a certos caracteres. Pelo contrário, em *H. Auricula* + *H. aurantiacum* e *H. Auricula* + *H. pratense*, verifica-se que as formas se afastam tão nìtidamente umas das outras, que umas se aproximam nuns casos de um dos progenitores, noutros, do outro, ao passo que no segundo híbrido citado, ainda uma terceira forma existe que é quase intermediária entre as formas progenitoras.

Isto leva-nos a admitir que estamos aqui em presença apenas de termos uma série que ainda não conhecemos, que se formam pela influência imediata do pólen de uma espécie sobre as células-ovo de outras.

2. Os híbridos citados originam, com excepção de alguns, sementes viáveis. *H. echioides* + *H. aurantiacum* são absolutamente fecundos; *H. praealtum* + *H. flagellare*, são fecundos; *H. praealtum* + *H. aurantiacum* e *H. Auricula* + *H. pratense*, são parcialmente fecundos; *H. Auricula* + *H. Pilosella*, são pouco fecundos; e *H. Auricula* + + *H. aurantiacum*, são infecundos. Das duas formas do último citado, as que dão flores vermelhas são absolutamente estéreis; das que dão flores amarelas só se obteve uma semente bem constituída. Além disto não pode deixar de se mencionar que entre a sementeira do híbrido parcialmente fecundo *H. praealtum* + *H. aurantiacum*, uma planta atingiu a fecundidade completa (27).

3. Os descendentes dos híbridos provenientes da auto-fecundação não variaram até agora e concordaram pelos seus caracteres, entre si e com as plantas híbridas de que descendem. De *H. praeal-*

tum + *H. flagellare*, obtiveram-se até agora duas gerações, de *H. echioides* + *H. aurantiacum*, *H. praealtum* + *H. aurantiacum*, *H. Auricula* + *H. Pilosella*, uma geração cada, e atingiram a floração de 14 a 112 exemplares.

4. É de notar o facto que, nos híbridos completamente fecundos *H. echioides* + *H. aurantiacum*, o pólen dos progenitores estava em condições tão pouco favoráveis que impedia a auto-fecundação, apesar de o mesmo ter passado para os estigmas profusamente, quando eles, na floração, sobressaiam dos tubosinhos de aderência das anteras. De dois botões floríferos tratados desta maneira, obtiveram-se por semente plantas, nos seus caracteres, absolutamente concordantes com os híbridos. Uma experiência perfeitamente idêntica que já no verão desse ano se fizera sobre os híbridos parcialmente fecundos de *H. praealtum* + *H. aurantiacum*, levou à conclusão que aqueles botões em que os estigmas tinham sido polvilhados com o pólen dos progenitores ou de outras espécies, tinham originado maior número de sementes bem conformadas do que aqueles que tinham sido abandonados à auto-fecundação. A explicação deste fenómeno só podia buscar-se na circunstância de uma maioria dos grânulos de pólen do híbrido mostrar, quando examinados ao microscópio, uma conformação defeituosa, de modo que no decurso natural da auto-fecundação uma parte de óvulos capazes de concepção não foram fecundados devido às más condições do próprio pólen.

Também em espécies espontâneas totalmente férteis sucede, não raras vezes, que em alguns botões a formação do pólen se malogra, e em muitas anteras nem um único grão de pólen chega a desenvolver-se. Se, em tais casos, e apesar disso, se formam sementes, é porque a fecundação se fez por intervenção de pólens estranhos. Deste modo é fácil originarem-se os híbridos, quando muitos insectos, principalmente himenópteros laboriosos, procuram de preferência as flores de *Hieracium* e sem dúvida têm o cuidado de deixar nos estigmas o pólen das plantas vizinhas que fàcilmente se lhes prende ao corpo viloso.

Do pouco que aqui posso comunicar, ressalta que a tarefa está ainda só no princípio. Eu devia ainda acrescentar alguma coisa com referência a experiências que justamente agora iniciámos. Só a convicção de que a prossecução das experiências projectadas ainda deva ocupar uma série de anos a ser publicada, e a incerteza em que estou de me ser permitido levá-las a cabo, puderam determinar-me a

fazer esta comunicação. Devido à amabilidade do Senhor Director, Dr. NÄGELI, de Munique, que com mão amiga me enviou algumas espécies que me faltavam, nomeadamente, dos Alpes, estou agora em condições de cultivar um maior número de formas no decorrer das experiências, e posso esperar conseguir, já no próximo ano, alguma coisa que me permita completar e retomar a comunicação de hoje (28).

Finalmente, se compararmos os resultados agora obtidos, apesar de muito inseguros, com aqueles a que chegámos no cruzamento de diferentes formas de *Pisum*, e que em 1865 tive a honra de aqui comunicar, (*) encontramos uma diferença muito importante. Em *Pisum*, os híbridos, que resultam imediatamente do cruzamento de duas formas, são, em todos os casos, do mesmo tipo; pelo contrário os seus descendentes são diferentes e variam segundo uma mesma lei. Em *Hieracium* parece querer revelar-se, nas experiências feitas até aqui, exactamente o contrário. Já na discussão das experiências de *Pisum* se fez notar, a este respeito, que também há híbridos cujos descendentes não variam; que, p. ex. segundo *Wichura*, os híbridos de *Salix* se reproduzem sem variarem, como espécies puras.

Tínhamos, pois, em *Hieracium* um caso análogo. Se, nestas circunstâncias, deveríamos emitir a conjectura que a polimorfia dos géneros *Salix* e *Hieracium* está relacionada com o comportamento dos seus híbridos, é, ainda, uma questão que se pode pôr mas a que não se pode responder.

(*) Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn, IV. Abhandlungen p. 3.

III

ANOTAÇÕES(*)

As duas dissertações que nesta nova edição, em segunda tiragem se tornarão acessíveis a um mais vasto círculo de leitores, durante muito tempo, após a sua comunicação verbal (1865 e 1869) e a sua publicação impressa (1866 e 1870), não encontraram o apreço que, como contribuição fundamental para o conhecimento da reprodução dos híbridos bem como para o conhecimento da constituição e história da evolução das formas orgânicas, afinal mereciam. Sem dúvida, já antes de MENDEL, nomeadamente KÖLREUTER, GÄRTNER, HERBERT, LECOCQ, WICHURA e outros haviam realizado investigações múltiplas sobre a reprodução dos híbridos no reino vegetal, mas nenhum destes investigadores procurara estabelecer leis do modo de formação dos híbridos. MENDEL como iniciador neste aspecto da questão, organizou experiências pormenorizadas altamente laboriosas, principalmente com ervilheiras (em mais de 10000 exemplares), feijoeiros e hieráceos, e na realidade «com tal extensão e de maneira tal que permitiram determinar o número das diferentes formas sob que se apresentam os descendentes dos híbridos, de modo que estas formas se puderam distribuir com certa ordem em cada uma das gerações e foi possível estabelecer as suas proporções numéricas.» (MENDEL).

Ao contrário da maneira de ver, até então seguida, de que na produção dos híbridos falta qualquer legalidade e por consequência qualquer possibilidade de previsão, o que constituiu o ponto de partida para o estabelecimento das leis da herança foi, não a pesquisa da maior ou menor semelhança dos híbridos com os seus progenitores, mas sim a decomposição dos aspectos gerais dos progenitores em caracteres parciais, a confrontação aos pares, dos caracteres distintivos e a sua pesquisa no ponto de vista da transmissão aos híbridos. Pode chamar-se a este método fun-

(*) Anotações da autoria de ERICH V. TSCHERMAK.

dado por MENDEL «análise sistemática dos caracteres ou análise elementar biológica do aspecto exterior.»

O mais importante resultado a que ele chegou foi a verificação de que cada um dos caracteres se comporta, ao transmitir-se aos descendentes, de uma forma em geral perfeitamente independente dos outros, isto é separam-se uns dos outros, ou seja, podem combinar-se livremente segundo todas as probabilidades do acaso; em resumo, que cada forma vegetal consiste em unidades biológicas autónomas. A par da interpretação e descrição puramente experimentais e fenomenológicas, a ideia que os caracteres, individualmente, sejam originalmente transportados como elementos independentes, ou componentes do aspecto exterior, já, porém, em MENDEL desempenha um papel importante (cfr. p. 38). Esta maneira de ver de natureza causal aprofunda a análise dos caracteres, a doutrina da hereditariedade exterior ou aparente, até à análise das causas particulares, à doutrina da hereditariedade íntima ou essencial. Estes conceitos fundamentais de MENDEL foram depois desenvolvidos, primeiro pela teoria da criptomeria (doutrina do valor de tendências invisíveis, latentes, mas capazes de reagirem, manifestáveis — E. v. TSCHERMAK), posteriormente, em especial pela teoria dos factores. Seja esta caracterizada como a doutrina da determinação dos caracteres por causas particulares, ou factores, que, quer através de união (síntese, seja sob a forma de combinação, inibição, suplantação ou dissimulação) quer por separação do que até aí era íntegro (análise, seja sob a forma de dissolução, liberação, aparecimento, de suplantação ou dissimulação) caracterìsticamente podem denunciar recìprocamente relações determinantes do aspecto exterior; pela análise das duas formas progenitoras, a posse e a ausência do mesmo factor são estabelecidas como recìprocamente excludentes — abstraindo da posse ou ausência de factores mútuos (CORRENS, CUÉNOT BATESON, PUNNET, SHULL e outros).

MENDEL também pressentiu perfeitamente o significado das leis descobertas, na formação de formas novas, assim como na cultura prática.

As duas concisas comunicações que MENDEL fez em um pequeno círculo de pessoas, acerca de questões que o tinham ocupado durante longos anos, e que publicou numa revista pouco acessível (o modesto sábio encomendou e distribuiu apenas 30 separatas), conduziram de facto, a uma interessante correspon-

dência com C. v. NÄGELI, mas caíram em breve em quase completo esquecimento. Só o fervor de coleccionador de W. O. FOCKE recolheu no seu conhecido livro «Die Pflazenmmischlinze» (Berlim 1881) uma referência sobre o assunto. A pág. 110 diz: «Os resultados das numerosas experiências de cruzamentos, apresentados por MENDEL, eram inteiramente semelhantes aos de KNIGHT, mas MENDEL julgou encontrar relações numéricas constantes entre os tipos de híbridos». Ora sucedeu que o essencial dos resultados verificados por MENDEL viesse a ser simultânea e independentemente obtido de novo por três investigadores, C. CORRENS (Münster), E. v. TSCHERMAK (Viena), HUGO DE VRIES (Amsterdan), e que estes topassem pela primeira vez, por buscas feitas ulteriormente, om a bibliografia sobre os prévios trabalhos de MENDEL. Com esta redescoberta (1900) iniciou-se na biologia experimental uma nova orientação de trabalho, extremamente fecunda, que já hoje se denomina por toda a parte «Mendelismo». Esta encontrou quem a cultivasse com grande êxito, em Inglaterra, nomeadamente o seu principal defensor W. BATESON e a sua escola (especialmente R. C. PUNNET, Miss E. R. SAUNDERS e R. H. LOCK), e posteriormente C. HURST e BIFFEN; na América, CASTLE, DAVENPORT, SHULL, EMERSON, e SPILMMAN; na Alemanha, C. CORRENS, V. HACKER e E. BAUER, na Áustria, E. v. TSCHERMAK; na Suissa, A. LANG; na Suécia, NILSSON EHLE; no Japão, K. TOYAMA. No campo da agricultura também o «Mendelismo» produziu efeitos estimulantes e orientadores.

Sobre os dados biográficos de MENDEL, não muito abundantes, obtiveram-se os seguintes.

Johann MENDEL nasceu em 20 de Julho de 1822 em Heizendorf, pequena aldeia situada entre Odrau e Leipnik, na fronteira morávio-silèsica, filho único de camponeses. Destinado por seu pai para a carreira agrícola, como futuro proprietário do seu pequeno domínio, logo nos seus tempos de juventude o esperto Hans se familiarizou com a agricultura e com algumas práticas hortícolas, como as da enxertia. Por influência dos conselhos do mestre da escola da aldeia e também da mãe de Mendel conseguiu-se que o pai, ao princípio renitente, se resolvesse a condescender com os pedidos do rapaz e a deixá-lo estudar. Não tardou a entrar na escola municipal distrital em Leipnik. O curso do ginásio terminou-o em Tropau em seis anos, através de grandes dificuldades financeiras, e completou, depois, em Olmütz, os chamados dois anos filosóficos, que correspondem à sé-

tima e oitava classes do nosso gimnásio actual.

O director do gimnásio, um padre agostinho, convenceu o rapaz a consagrar-se à vida espiritual. No ano de 1843, sob recomendação do seu professor de física, que o considerava o melhor aluno, foi investido como noviço, com o nome de Gregor Mendel, na prelazia do convento dos agostinhos de Altbrünner. Dois anos depois, estudou teologia, de 1845 a 1848, em Brünn, e dentro de pouco tempo passou a desempenhar o cargo de cura, de que, em breve, foi exonerado. Durante dois anos foi, pouco depois, e pela primeira vez, professor agregado no Gimnásio de Znaimer onde regeu Física e Matemática, e voltou em 1851 a Brünn como professor do curso preparatório da escola técnica, que veio a ser mais tarde escola técnica superior.

Enviado pelo convento a Viena, em Outubro de 1851, foi aí, durante cinco semestres, aluno extraordinário. Dentre os seus professores devem citar-se os botânicos Fenzl e Unger, os físicos Doppler e Attinghausen, assim como o químico Redtenbacher.

Em 1854 passou a professor de História-Natural e Física na Escola Real Superior em Brünn. Aí trabalhou com distinção, durante 14 anos, querido pelos seus colegas e alunos, e honrou o ensino, até ter sido escolhido para abade de seu convento em 13 de Maio de 1868. Nessa qualidade dedicou-se à sua tarefa pondo em risco a própria saúde, bem como á direcção do convento (1869-1884), e esgotou-se, literalmente, em duras batalhas em defesa da segurança financeira do futuro deste, contra as disposições fiscais do governo de então. Em 1869, Mendel foi um dos vice-presidentes da Associação de Ciências Naturais de Brünn. Morreu em 6 de Janeiro de 1884.

Os trabalhos de ciências naturais de Mendel foram realizados entre 1856 e 1872. As suas investigações botânicas, muito importantes em âmbito e em número, foram realizados no jardim do seu convento. Só os resultados das suas experiências de hibridação com raças de *Pisum* e *Phaseolus*, e depois com espécies de *Hieracium* foram por ele apresentados em resumos de extraordinário alcance em 1865 (1866) e em 1869 (1870) nas Actas da Sociedade de Ciências-Naturais de Brünn. Estas comunicações, que, já por si, permitiriam mostrar quanto eram de desejar uma mais larga exposição em publicação e mais vasta dispersão, feitas por Mendel, constituem, porém, uma modesta parcela do que ele observou e elaborou. Assim, as actas da Sociedade de Ciências-

-Naturais de Brünn (1866, p. 52) mencionam que MENDEL apresentou em estado fresco dois dos híbridos por ele cultivados — *Verbascum phoeniceum* × *V. blattaria* de flores brancas, e *Campanula media* × *C. pyramidalis*. MENDEL refere-se ainda no Volume I a algumas experiências sobre *Lathyrus* (p. 9) e *Dianthus Caryophyllus* (p. 37). Nas suas cartas a C. v. NÄGELI, por meio da edição das quais C. CORRENS alargou de modo muito digno de agradecimento os nossos conhecimentos acerca das qualidades de investigador de MENDEL e do âmbito dos seus trabalhos, refere-se MENDEL ainda a algumas experiências de hibridação entre linhagens de *Leucojum* de diferentes cores, de que se ocupou durante pelo menos seis anos, em *Geum, Cirsium, Aquilegia, Linaria, Mirabilis, Melandrium, Zea, Verbascum, Antirrhinum, Ipomaea, Tropaeolum, Calceolaria*. Depois da sua escolha para a prelazia, infelizmente só durante os primeiros quatro anos teve algum tempo para prosseguir sistemàticamente as suas observações. Também, nunca mais voltou a elaborar o material já adquirido com fins de novas publicações.

Os seus diários de observações, preenchidos, como era de esperar, como máximo rigor, parece terem-se perdido. Os estímulos para as investigações sobre os híbridos das plantas provieram, segundo tudo indica, da animada discussão, principalmente nos anos de 50 e 60, sobre a origem das espécies, e especialmente das concepções, a que C. v. NÄGELI foi levado, sobre os ciclos de formas de *Hieracium*. NÄGELI deu a MENDEL indicações escritas sobre a cultura e castração das formas de *Hieracium*, de que enviou alguns exemplares ao próprio MENDEL, mas não compreendeu o significado essencial das investigações deste. MENDEL, por seu turno, abandonou as experiências de v. NÄGELI sobre os seus híbridos de *Pisum, Hieracium, Circium, Geum* e *Linaria*.

MENDEL tinha um interesse especial pela horticultura. Na horta do convento empreendeu a experimentação de enxertias em árvores de fruto, e a uma das fúcsias por ele cultivadas deram os floricultores do seu tempo o nome de *fúcsia-de-Mendel*. Na fotografia de um grupo, MENDEL é representado com um ramo desta fúcsia na mão.

Como apicultor zeloso, experimentou a produção de híbridos das abelhas. Apresentou na Associação dos Apicultores, bem como a muitos dos seus sócios, esses produtos híbridos, infelizmente sem sobre isso nada divulgar. No seu discurso comemorativo, o

Dr. M. SCHINDLER ocupa-se pormenorizadamente dessas experiências.

A par da Botânica, o interesse de MENDEL atendeu particularmente à Meteorologia. O resultado das suas observações de muitos anos, que são considerados por todos os especialistas como exemplares, foram por ele publicados, a partir de 1862, nas actas acima citadas, contribuindo por essa circunstância para a expansão da rede de observações por toda a Morávia e Silésia. MENDEL ocupou-se também, durante muitos anos, de estudos quantitativos de águas subterrâneas, bem como de observações de manchas solares; mas os resultados que obteve ficaram por publicar em consequência do seu estado de saúde, infelizmente precário durante os últimos anos da sua vida; e também não houve ninguém que tivesse utilizado os cadernos de observações que existiam no convento, para continuação desses estudos. A propósito de um ciclone que, no ano de 1870, danificou severamente o convento, MENDEL expôs na Sociedade de Ciências Naturais as observações sobre aquele fenómeno, em parte realizadas por ele próprio, em parte através de pesquisas e informações nos arredores de Brünn, e publicou um extracto da sua exposição nas actas da Sociedade.

A valorização extraordinária que o Mendelismo encontrou nos últimos dez anos em todos os ramos da biologia, e o seu significado, que marca uma época, em todo o campo das questões de hereditariedade, vieram assim justificar claramente a subsequente inauguração do monumento de GREGOR MENDEL, em Brünn, em cuja celebração se encontrava uma afluência raramente igualada, em número de sábios do país e do estrangeiro.