

A REDUÇÃO CHROMATICA NAS PLANTAS ANGIOSPERMAS

Prof. S. DE TOLEDO PIZA JUNIOR
da E. S. A. "L. Q."

Para que a lei da constancia numerica dos chromosomios se mantenha, necessario se torna que os elementos reproductores que se juntam na fecundação tenham, reduzido á metade, o numero de chromosomios caracteristico da especie ou variedade a que pertencem os individuos que os produziram. Em outras palavras: para que o numero de chromosomios existente nas cellulas somaticas dos paes se conserve constante na descendencia, isto é, não se duplique em cada geração, mister se faz que esse numero passe de duplo que é naquellas cellulas (numero *diploide*) a simples nas cellulas reproductoras (numero *haploide*).

Essa redução se effectua no decurso mesmo da formação dos elementos reproductores. Porem, enquanto que a gametogenese dos animaes é um processo que se encontra bem descripto em quasi todos os tratados de cytologia, biologia geral ou zoologia, o mesmo não se dá relativamente ás plantas. Poucos, bem poucos são os compendios que cuidam da questão e raros aquelles que lhe dão certo desenvolvimento. Mesmo nos livros de genetica se restringe em geral ao estudo da redução chromatica dos animaes, limitando-se os tratadistas a accrescentar que nas plantas o processo se desenrola de maneira aproximadamente identica.

Sendo a redução chromatica um dos phenomenos cytologicos mais importantes para o perfeito entendimento da scien-

cia da hereditariedade e não conhecendo della nem um estudo que seja ao mesmo tempo resumido e completo, resolvi dar aqui uma descripção, que apesar de breve, encerre tudo o que hoje sabemos de essencial a respeito.

Para não tornar muito extenso este artigo, só tratarei da redução chromatica nas Angiospermas, que comprehendem, como se sabe, as plantas superiores mais cultivadas e aquellas, por conseguinte, com que mais se relacionam os estudos de genetica. E assim procedendo, penso fornecer aos jovens profissionaes que entre nós já se dedicam a esse novo e importante ramo da biologia, algumas noções basicas e proveitosas.

I — A REDUCÇÃO CHROMATICA

A redução chromatica, do lado masculino, effectua-se no decurso da formação do grão de pollen ou *microsporio*, e do lado feminino, durante a formação do *macrosporio* ou *megasporio*, que vem a ser a cellula-mãe do sacco embryonario.

1 — *M i c r o s p o r o g e n e s e*. Para estudarmos a formação do *microsporio* não podemos deixar de conhecer, mesmo que summariamente, a estrutura de uma *anthera* joven.

Estructura da anthera (Fig. 1) — A anthera apresenta, em cada uma de suas metades, duas lojas denominadas *saccos pollinicos*,

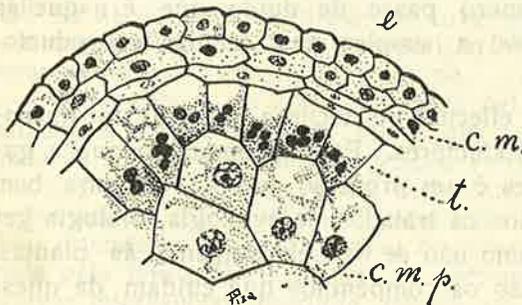


Fig. 1 — "Corte transversal de uma anthera joven". e, epiderme; c. m. camada mechanica; t. tapete; c. m. p. cellulas-mães do pollen formando o archesporio.

cada uma dessas quatro lojas é constituída de varias camadas de cellulas, das quaes, a mais central, formada de grandes elementos, se constitue em tecido gerador. Esta camada interna é conhecida por *archesporio* e os elementos que a constituem, por *cellulas-mães do pollen* ou *microsporócytos*. (c. m. p.)

A camada mais externa da parede do sacco pollinico, isto é, aquella que fica logo abaixo da epiderme da anthera, diffe-

rencia-se mais tarde numa camada mechanica destinada á abertura daquelle sacco para a sahida do pollen. (c. m.)

Entre esta camada e o archesporio se interpõem geralmente mais algumas camadas cellulares, das quaes, a que fica mais profundamente, quer dizer, em contacto directo com o archesporio, denomina-se *tapete*. (t). Esta constitue uma camada nutridora por excellencia. As outras, deslocadas e comprimidas pelo desenvolvimento da camada mechanica, das cellulas do tapete e do archesporio, mais cedo ou mais tarde desaparecem.

a) *Tapete* — As cellulas do tapete contribuem evidentemente para a nutrição das cellulas do archesporio. São grandes elementos de cytoplasma abundante e rico de principios nutritivos, que facilmente se reconhecem por apresentarem, geralmente, 2 a 4 nucleos, que frequentemente se tocam ou mesmo se fusionam. São cellulas somaticas. Os seus nucleos se originam por mitoses ordinarias, de modo que todos encerram o numero diploide, não reduzido, de chromosomios (2n).

As cellulas do tapete entram, em geral, simultaneamente, em mitose, de maneira que pelo exame dos cortes se constata acharem-se todas na mesma phase do processo.

Durante a formação dos microsporios (grãos de pollen) dá-se uma completa desorganização das cellulas do tapete, cujo material é utilizado por aquelles elementos em via de constituição.

b) *Archesporio*. — As cellulas que formam este tecido gerador, o mais interno do microsporangio, são, como dissemos, as cellulas-mães do pollen ou *microsporocytos*. Estas podem se dispor numa unica ou em varias camadas, conforme os casos. Cada uma dellas, entrando em desenvolvimento, divide-se duas vezes consecutivamente, dando origem a 4 cellulas distinctas, que depois se separam para constituir outros tantos grãos de pollen. E' no decurso dessas duas divisões que constituem a *microsporogenese* e que acabam por transformar a cellula-mãe do pollen numa *tetrade*, ou seja, num grupo de 4 cellulas identicas, que a redução chromatica se effectua.

c) *Origem das tetrades.* — As células-mães do pólen caracterizam-se pelo maior tamanho de seu núcleo. Possuem o número diploide de cromossomos ($2n$). Cada uma delas efetua uma primeira mitose, que difere da ordinária porque, como adiante veremos, os cromossomos, em vez de se dividirem ao meio e se distribuírem igualmente pelas duas células resultantes, que assim conservariam o número primitivo, sem se dividirem, apenas se repartem pelas duas células-filhas, de sorte que cada uma só receba metade do número total (n). Essa divisão é, por conseguinte, uma divisão reductora. O número de cromossomos passa de diploide que era nas células-mães do pólen, a haploide que é nas células provenientes da divisão daquelas. Dado o carácter todo particular dessa primeira mitose de redução, foi ella chamada *mitose heterotípica*. A divisão da célula-mãe do pólen em duas células-filhas, cada qual só com metade do número característico de cromossomos, é, pois, uma mitose heterotípica.

Terminada a primeira divisão uma outra logo se inicia, dividindo em duas cada uma das células nascidas daquella. A segunda divisão, porém, é de um typo normal, isto é, em nada difere de uma mitose ordinária e assim, as células que della resultam contêm o mesmo número de cromossomos já reduzido na divisão anterior. Esta segunda divisão em que apenas se verifica um desdobramento de cada célula em duas perfeitamente idênticas e que desse modo transforma a primitiva célula-mãe do pólen num grupo característico de 4 células, denomina-se, ao contrario da primeira, *divisão homeotípica*.

Chama-se *tetrade*, como vimos, ao conjuncto das 4 células reduzidas em que se transforma cada uma das células-mães do pólen.

Constituídas as 4 células da tetrade desintegra-se a parede do primitivo microsporocyto e os 4 jovens grãos de pólen são postos em liberdade.

d) *Constituição do microsporio.* — O grão de pólen que acaba de libertar-se é uma célula provida de um só núcleo com o número reduzido ou haploide de cromossomos. (Fig. 2). Neste grão de pólen recémformado distinguem-se duas pare-

des : uma externa, espessa, denominada *exina* (e) e outra interna e delicada, denominada *intina* (i). Esta ultima bem pode ser considerada como a membrana celular propriamente dita, emquanto que a primeira, apenas como uma parede protectora da cellula que contem.

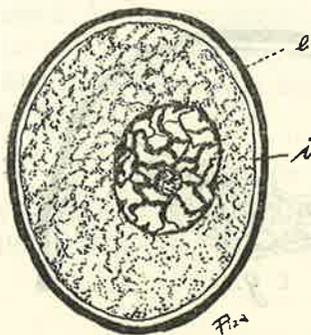


Fig. 2 — "Grão de pollen recém-formado". e, exina; i, intina.

Depois de algum tempo, mais ou menos longo segundo os casos, o nucleo do grão de pollen effectua uma mitose e entre os dois nucleos resultantes se constitue uma parede, que transforma a cellula primitiva em duas cellulas perfeitamente distinctas e independentes, continuando ambas dentro do mesmo envolvero periphérico formado pela exina. Porém, como o fuso achromatico da mitose referida se dispõe excentricamente de maneira a tocar com um dos polos a parede do grão de pollen, a cellula que se constitue do lado desse polo, bem menor do que a outra, fica numa posição periphérica relativamente áquella, que por si só occupa quasi que todo o espaço limitado pela exina. Tambem, como a parede que se forma entre os dois nucleos se recurva sobre o nucleo periphérico, a cellula menor adquire, em consequencia disso, a forma de uma lente. Esta cellula se denomina *cellula germinativa* e a outra, a maior, *cellula vegetativa*.

Neste estado, pois, o grão de pollen apresenta-se constituido por duas cellulas distinctas, collocadas lado a lado sob o mesmo envolvero commum. Ambas têm o numero haploide de chromosomios.

Este é, porém, um estado transitorio. Dentro em pouco, a cellula germinativa, arredondando-se primeiro e depois se alongando, acaba penetrando na cellula vegetativa, o que se passa mais ou menos do seguinte modo (Fig. 3) :

A cellula germinativa, á medida que se alonga, vae determinando um progressivo invaginamento da região de contacto com a cellula vegetativa. Assim vae aquella se envolvendo numa cavidade que termina fechando-se completamente sobre ella.

A porção da parede da cellula vegetativa que limita a cavidade determinada pela cellula germinativa e que envolve esta ultima, rompendo-se no ponto em que se verifica a soldadura dos bordos daquela cavidade, liberta completamente a cellula germinativa no interior da cellula vegetativa.

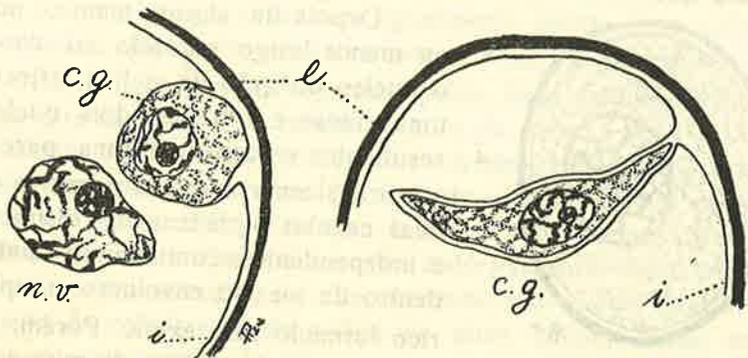


Fig. 3 — "Passagem da cellula germinativa para o interior da cellula vegetativa". e, exina ; i, intina ; c. g. cellula germinativa ; n. v. nucleo da cellula vegetativa.

O grão de pollen tem agora a sua estrutura definitiva. (Fig. 4). Consta de duas cellulas, uma grande, a vegetativa, contendo dentro de si uma outra bem menor, a cellula germinativa (c. g.). Esta possui uma membrana propria de natureza albuminoide e muito delicada, que em certos casos pode deixar de existir. Quando isto se dá, o nucleo da cellula germinativa encontra-se no cytoplasma da cellula vegetativa, ao lado do nucleo desta ultima. Apesar disso, o nucleo germinativo deixa-se facilmente distinguir

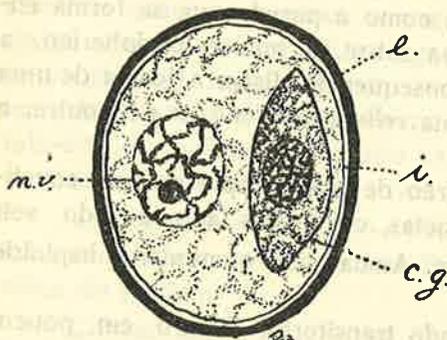


Fig. 4 — "Grão de pollen perfectamente constituido", e, exina ; i, intina ; c. g. cellula germinativa ; n. v. nucleo vegetativo.

por ser menor, possuir a substancia chromatica em estado mais condensado, não possuir nucleolo ou só possuir um notavelmente pequeno e pela sua forma geralmente alongada. O nucleo vegetativo, alem de maior, mostra a sua chromatina frou-

mente disseminada, possui um nucleolo bem desenvolvido e conserva a sua primitiva forma arredondada.

2 — *Macrosporogênese*. O ovulo das plantas tem uma significação muito diversa do ovulo dos animais. Assim, enquanto que nestes últimos o ovulo não passa de uma única célula, naquellas elle é constituído por um verdadeiro orgão, cujo desenvolvimento e estrutura passaremos a estudar.

a) *Desenvolvimento do ovulo* — O ovulo se desenvolve da parede interna do ovario, que, como sabemos, se encontra na parte basilar do carpello. (Fig. 5).

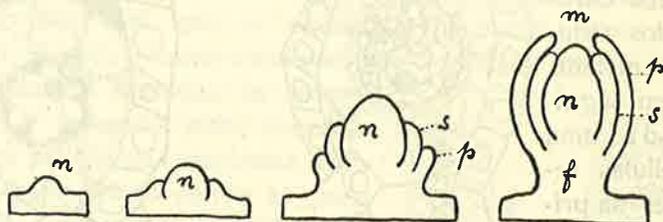


Fig. 5 — “Desenvolvimento do ovario”. n, nucello; p, primina; s, secundina; m, micropyla; f, funículo.

Inicia-se com a forma de pequenino mamillo saliente para o interior do ovario, o qual representa o mais primitivo esboço do *nucello* (n), tecido em cujo seio constituir-se-á mais tarde o *macrosporio*, ou seja, a *cellula-mãe do sacco embryonario*. Esse nucello pode ser considerado desde já como um *macrosporangio* em desenvolvimento.

A base do mamillo nucellar surge uma espécie de dobra circular, que, aumentando, tende a envolver o tecido central, e, á base dessa primeira dobra uma segunda se constitue, que, crescendo, procura, por sua vez, envolver o conjuncto já formado. Com o progresso do desenvolvimento distinguiremos, dentro em pouco, no ovulo que se constitue, uma parte central — o *nucello* (n), e dois envoltorios, um externo denominado *primina* (p) e outro interno — a *secundina* (s), que apenas deixam na parte apical uma pequena abertura — a *micropyla* (m).

Poucos são os casos em que se distingue na parte central do nucello um *archesporio* pluricellular circundado por um

tapete bem distincto, tal como vimos no microsporangio. O mais frequente é um archesporio unicellular que sem se multiplicar transforma-se em macrosporio.

Vejamos como isso se passa.

Uma cellula da camada sub-epidermica, situada geralmente na extremidade do eixo do nucello, logo se destaca das outras pelas suas avantajadas dimensões, pelo estado mais denso do seu cytoplasma e pelo consideravel tamanho do seu nucleo. (Fig. 6, a). Esta cellula diploide effectua uma mitose heterotypica, dando assim origem a

duas cellulas-filhas com o numero dos chromosomios reduzido á metade. Logo em seguida, cada uma das cellulas resultantes da primeira divisão effectua a mitose homeotypica, constituindo - se, desse modo, uma *tetrade*.

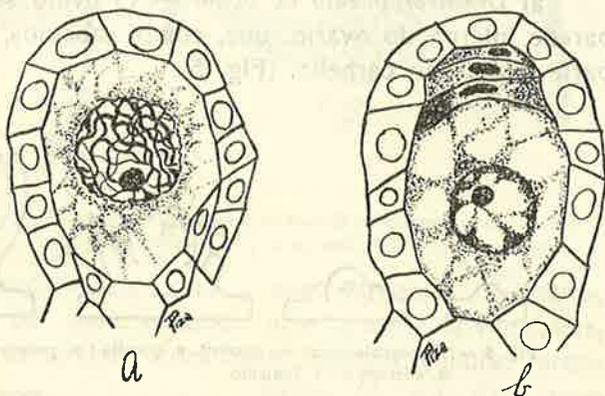


Fig. 6 — "Início e fim da formação do macrosporio." a, archesporio ao iniciar a primeira mitose ; b, tetrade constituída pelo macrosporio e pelas tres outras cellulas resultantes das duas mitoses effectuadas.

Em via de regra as 4 cellulas que formam a tetrade se dispõem umas sobre as outras. Destas, a que se encontra mais profundamente com relação ás demais, se desenvolvendo enormemente, suffoca as suas tres irmãs e sosinha, se transforma num sacco embryonario. (Fig. 6, b). Esta cellula é o *macrosporio*. Ella é, como vimos, uma cellula reduzida.

b) *Formação do sacco embryonario*. — Apesar de já conter o numero haploide de chromosomios, o megasporio não está ainda preparado para receber o elemento fecundante proveniente do grão de pollen. Para isso é necessario que elle previamente se transforme num *sacco embryonario*, o que se realisa da maneira que passo a descrever.

O sacco embryonario. — O sacco embryonario constitue-se, em geral, nas Angiospermas, de maneira bastante simples. Tres mitoses successivas transformam o macrosporio uninucleado numa cellula de 8 nucleos. Esses nucleos provêm, pois, do nucleo do macrosporio e possuem, como aquelle, um numero reduzido de chromosomios. Com a multiplicação nuclear que se realiza em seu seio, o macrosporio augmenta consideravelmente de tamanho, ao mesmo tempo que se vacuolisa abundantemente. A' principio são numerosos e pequeninos vacuolos que apparecem; ao depois, grandes vacuolos resultantes da coalescencia dos primeiros.

Cada um dos nucleos resultantes da primeira mitose vae occupar um dos polos do sacco embryonario em formação, sendo portanto ahi que se effectuam as outras duas mitoses. (Fig. 7, 1 e 2). Nessas condições, os 8 nucleos resultantes das tres mitoses referidas se encontram, 4 em cada polo, rodeados de uma porção de cytoplasma common, comprimido contra as paredes por um enorme vacuolo central, proveniente da fusão dos vacuolos preexistentes. (Fig. 7, 3).

As mitoses realisam-se synchronicamente. Os nucleos que vão nascendo continuam lado a lado num cytoplasma que é de todos. E' só depois de constituídos os 8 nucleos que se verifica a formação simultanea de 6 cellulas, 3 em cada polo, tão caracteristicas do sacco embryonario. Junto a cada um desses grupos polares de 3 cellulas permanece, livre, o quarto nucleo. Mais tarde os 2 nucleos que restaram livres e que se designam por *nucleos polares* aproximam-se e se fundem num só nucleo, que passa a denominar-se *nucleo secundario do sacco embryonario*, em contraposição a *nucleo primario*, que é aquelle primitivo nucleo do megasporio

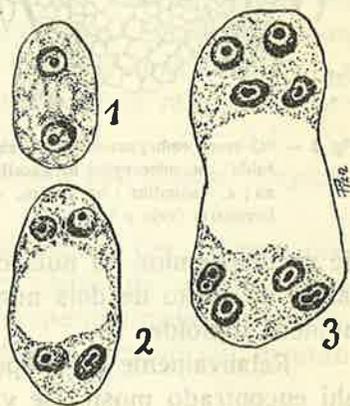


Fig. 7 — "Formação do sacco embryonario". 1, os dois nucleos resultantes da primeira mitose do macrosporio; 2, os quatro nucleos provenientes da segunda mitose; 3, os oito nucleos nascidos da terceira mitose, em dois grupos de quatro, separados por um enorme vacuolo central.

prestes a entrar em desenvolvimento. Esse nucleo secundario é tambem chamado *nucleo primario do endosperma*, por razões que adeante veremos.

O sacco embryonario se acha agora completo. (Fig. 8). Das tres cellulas superiores, aquella que occupa a extremidade

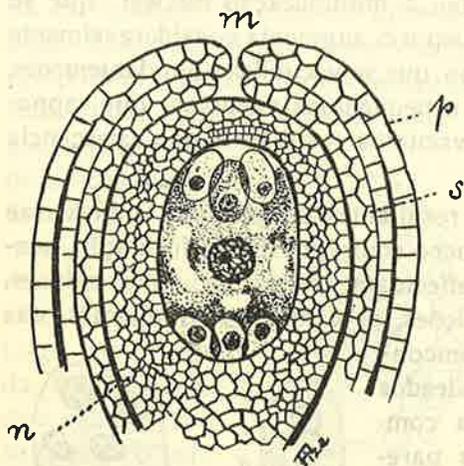


Fig. 8 — “O sacco embryonario perfeitamente constituído”. m, micropyla; n, nucello; p, primaria; s, secundaria; no centro, o sacco embryonario (veja o texto).

do eixo longitudinal denomina-se *oosphera* e as outras duas, que lhe ficam aos lados, *synergides*. As tres cellulas inferiores recebem a denominação de *antipodes*.

De todas essas cellulas, apenas a oosphera corresponde a um verdadeiro gameta femeo, sendo porisso perfeitamente comparavel ao ovulo animal.

Sob o ponto de vista chromatico, convem salientar que tanto a oosphera como as synergides possuem o numero haploide

de chromosomios. O nucleo secundario, contrariamente, resultando da fusão de dois nucleos haploides, tem, regenerado, o numero diploide.

Relativamente ás antipodes, o numero de chromosomios ahi encontrado mostra-se variavel. Occorrencias especiaes podem nellas reconstituir o numero integral. Entretanto, como essas cellulas destinam-se a um prematuro desaparecimento, não tomando siquer parte no phenomeno da fecundação, deixaremos de estudar o que nellas se passa relativamente á guarnição chromatica de cada uma.

c) *Um caso particular* — Escapam á alçada deste trabalho as inumeras modalidades de formação do sacco embryonario, especiaes a certos e determinados grupos de Angiospermas. Todavia, não podemos deixar de nos referir aqui a um caso particular, que vem a ser o da transformação directa do

archesporio, o qual, sem passar pelo estado de tetrade, se constitue directamente em sacco embryonario.

Não havendo a formação de tetrades, não ha, evidentemente, redução chromatica.

Neste caso particular a redução chromatica se dá durante a formação mesmo do sacco embryonario. A primeira mitose que então divide o nucleo do megasporio seria a mitose heterotypica, a segunda a homeotypica e a terceira, uma mitose ordinaria.

II — GAMETAS E FECUNDAÇÃO

E' só depois de constituido o sacco embryonario, que o ovulo está perfeitamente apto a receber a fecundação. Esse ovulo, entretanto, como acabamos de ver, não é um simples gameta como o ovulo animal, e sim um verdadeiro orgão constituido por dois involucros encerrando um tecido central em cujo seio se encontra o sacco embryonario. E' dentro desse sacco, no seu polo superior, que se encontra uma cellula — a oosphera, a unica que, pelo papel que lhe está reservado, corresponde perfeitamente ao ovulo animal.

A oosphera é, pois, o gameta femeo das plantas Angiospermas.

O grão de pollen, pelo seu lado, não é um gameta macho. E' simplesmente um corpusculo capaz de originar esse gameta. Os verdadeiros gametas, os espermatozoides propriamente ditos, pois, originam-se, á custa do microsporio, quando este germina no estigma carpellar.

1—Germinação do grão de pollen, desenvolvimento do tubo pollinico e origem dos gametas. (Fig. 9). — Alcançando o estigma o grão de pollenahi germina, produzindo um prolongamente cylindrico — o *tubo pollinico* (t. p.), que se desenvolve no *estyllo*, descendo por elle á procura do *ovario*. Esse tubo pollinico é uma simples producção da cellula vegetativa; a sua parede, por conseguinte, é a parede daquella cellula, ou seja, a constituida pela *intina* (i). A *exina* (e) não toma parte na constituição do tubo. Em geral ella se rompe nos pontos de

menor resistencia para lhe dar passagem, ou então nella se forma previamente um orificio especial para o mesmo fim.

O conteúdo da cellula vegetativa emigra para o tubo pollinico em desenvolvimento. O nucleo vegetativo (n. v.) vae na frente, seguido de perto pela cellula germinativa (c. g.)

Durante o crescimento do tubo pollinico, a cellula germinativa, que, como sabemos, possui um nucleo haploide, effectua uma mitose ordinaria, dando assim origem a duas cellulas equivalentes e igualmente haploides. Essas cellulas, geralmente fusiformes ou alongadas, são os *gametas machos* ou *espermatozoides*. (g. m.)

Em certas plantas acontece, que após a divisão do nucleo da cellula germinativa, membrana alguma se constitue, de modo que os nucleos-filhos continuam livres no cytoplasma do tubo pollinico. Neste caso os gametas machos são meros nucleos e não cellulas. Aliás, isso mesmo é o que se verifica quando a cellula vegetativa do grão de pollen encerra em seu cytoplasma, não uma cellula, porem um simples nucleo germinativo.

A's vezes se verifica que a divisão da cellula germinativa se dá antes da emissão do tubo pollinico, constituindo-se desse modo grãos de pollen tri-nucleados.

2 — F e c u n d a ç ã o. A extremidade do tubo pollinico pode penetrar no sacco embryonario antes mesmo de alcançar a micropyla, atravessando para isso os tecidos do ovario na região da chalaza (*Chalazogamia*). Geralmente, porem, a penetração se dá atravez da micropyla. Attingindo o sacco embryonario o tubo pollinico nelle penetra, rompendo para esse fim a parede de uma das sinergides, cujo conteúdo se derrama no canal micropylar. Uma vez no interior do sacco embryonario abre-se a extremidade do tubo pollinico, que ahi lança os

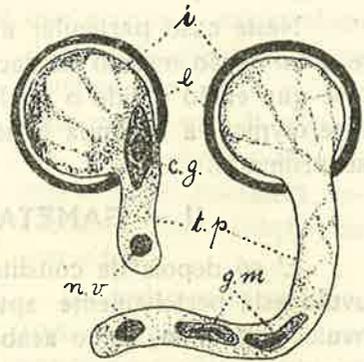


Fig. 9 — "Germinação do grão de pollen".
i, intina; e, exina; c. g. cellula germinativa; t. p. tubo pollinico; g. m. gametas masculinos; n. v. nucleo vegetativo.

dois gametas machos. Estes começam agora a se locomover activamente, alcançando, um, a oosphera, e o outro, o nucleo primario do endosperma.

Da fusão do nucleo do primeiro, que é haploide, com o nucleo da oosphera que tambem o é, resulta um nucleo com o numero diploide de chromosomios caracteristico da planta considerada.

Terminada a fecundação entra o ovo ou zygote della resultante em segmentação, constituindo-se desse modo o embryão.

O nucleo do segundo gameta funde-se com o nucleo secundario do sacco embryonario, resultando dessa "fecundação vegetativa" como chamou STRASBURGER, o nucleo que será o ponto de partida do endosperma.

Sendo haploide o gameta e diploide o nucleo primario do endosperma, o producto desta segunda fecundação será evidentemente *triploide*, isto é, conterá tres vezes o numero haploide.

O tubo pollinico, bem como o seu nucleo vegetativo, degeneram logo depois.

3 — Destino das outras cellulas do sacco embryonario. Consummada a fecundação, todos os outros elementos do sacco embryonario mais cedo ou mais tarde degeneram e desaparecem. Ha, porem, casos bastante especiaes, em que a synergide não destruida pelo tubo pollinico ou ambas, si nenhuma tiver sido alcançada pela extremidade do tubo, podem ser fecundadas como verdadeiras oospheras e como taes se desenvolver em embryões distinctos.

III — O MECHANISMO CHROMOSOMICO DA REDUÇÃO

A redução chromatica tambem se denomina *meiose*. Effectua-se, como vimos, no decurso de duas mitoses successivas, das quaes a primeira é de um typo todo especial, denominando-se por isso mitose *heterotypica*. A segunda é perfeitamente comparavel a uma mitose normal e por essa razão se denomina mitose *homeotypica*. Essas duas mitoses são tambem conhecidas por mitoses *allotypicas*.

1 — Primeira mitose, mitose heterotypica ou de reduçã o. (Fig. 10). Onde quer que se realize a mitose heterotypica, tanto do lado feminino como do masculino, os phenomenos nucleares constatados são fundamentalmente identicos.

Os cytologos, para melhor explicar o que se passa durante a reduçã o chromatica, costumam decompor a mitose, que é um processo continuo, num certo numero de phases convencionaes.

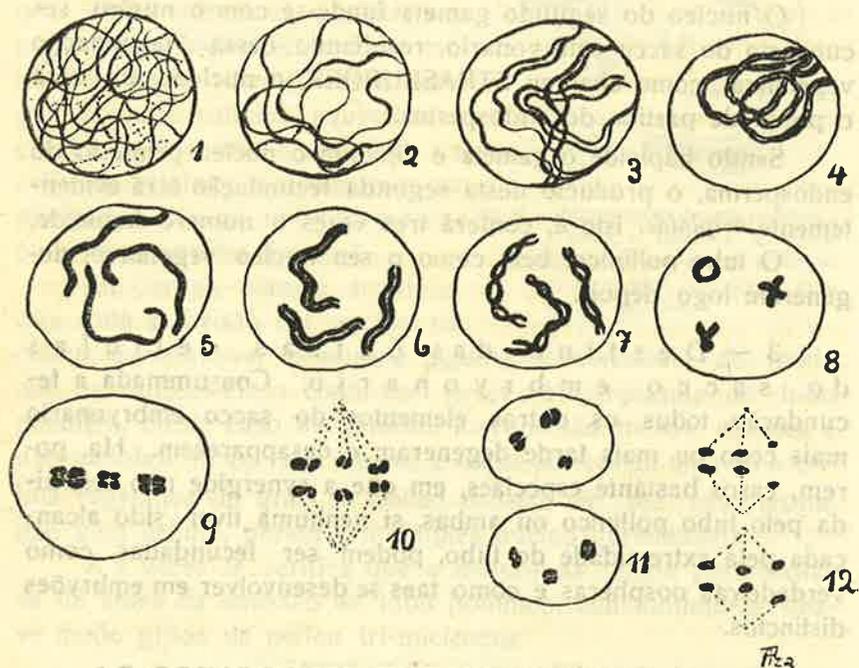


Fig. 10 — “O que se passa com os chromosomios durante a reduçã o chromatica”.
(Explicação no texto)

Próphase — E' a primeira etapa. O filamento chromatico começa a se tornar visivel no interior do nucleo da cellula que vem de deixar o repouso. (1). Denominam-se *leptonemas* os longos e delgados chromosomios que então apparecem. Quanto mais avança essa phase inicial, tanto mais grossos e evidentes se tornam aos *leptonemas*. (2). Finalmente, numa prophase relativamente adeantada, póde-se constatar que os *leptonemas* se

reunem num certo numero de pares. (3). Estes são os *zygonemas*. Os elementos de cada par, a principio reunidos apenas por uma das extremidades, se vão adaptando cada vez mais, ao mesmo tempo que se engrossam pela contracção. Por essa occasião os chromosomios, ainda muito longos, formam um complicado novello situado excentricamente no interior do nucleo. (4).

Denomina-se *synapsis* á conjugação dos chromosomios e *synizésis* ao periodo de contracção que se segue dando origem ao novello referido e durante o qual torna-se muito estreita a união entre os parceiros.

Finda a *synizésis* o novello chromosomico como que se afrouxa, passando a occupar toda a cavidade do nucleo.

Continuando a se contrahir, os chromosomios, agora duplos e bem mais grossos, tornam-se cada vez mais espessos, constituindo os *pachynemas* (5).

Geralmente a dualidade chromosomica desaparecida completamente em virtude da intima união dos elementos conjugados no pachynema, reaparece mais tarde, dando assim origem aos *diplonemas*. (6). Si os dois chromosomios que constituem o diplonema se entrelaçam em espiraes, teremos o que se denomina *strepsinema*. (7). Pelo progresso da contracção os parceiros conjugados, entrelaçados ou não, dão origem a elementos compactos, de tamanho reduzido, que são os *chromosomios bivalentes* ou *gemeos (gemini)*. Sendo cada um desses elementos o resultado da união de dois chromosomios da guarnição diploide, segue-se que o seu numero é igual ao numero haploide, ou seja, á metade do numero encontrado nas cellulas somaticas.

Constituidos os chromosomios bivalentes elles se espalham pelo nucleo, iniciando-se assim uma nova phase — a *diacinese*. No decurso dessa phase uma rapida condensação conduz os bivalentes á sua forma final. Então é frequente observar-se que os gemeos se afastam nas extremidades ou na parte central, assumindo aspectos particulares como X, Y e O. (8). Em certos casos verifica-se tambem que os membros de um mesmo par se mostram, por seu turno, fendilhados, de maneira que o conjuncto se apresenta quadripartido. (9). A esse as-

pecto particular se dá a denominação de *tetrade*. Chamam-se *chromatídios* os quatro elementos da *tetrade*. *Dyade* é o nome que tem cada gêmeo bipartido.

Ao termino da diacinese desaparece a membrana nuclear e o fuso achromatico se constitue.

Metáphase — É uma phase de curta duração, caracterizada pela disposição dos chromosomios bivalentes na placa equatorial do fuso achromatico.

Anáphase — Nesta phase os chromosomios conjugados separam-se, indo cada um dos parceiros para um dos polos da figura mitotica. (10). Em geral, si os chromosomios que se encaminham para os polos não são inicialmente bipartidos, adquirem logo um duplo aspecto em virtude de uma fenda longitudinal que apparece em sua parte mediana.

Telóphase e interphase — *Telóphase* é o periodo de reconstituição dos nucleos filhos, que pode ou não ser acompanhado da divisão cellular. *Interphase* é o lapso de tempo que decorre entre o termino da primeira mitose e o inicio da segunda. Sendo geralmente muito curto esse periodo, os nucleos-filhos não chegam a adquirir a estrutura caracteristica do estado de repouso. Os chromosomios fissurados da anaphase precedente nem ao menos perdem por completo o seu aspecto duplo no nucleo interphasico. Caso a interphase tenha certa duração, a telophase progride, chegando os chromosomios a se distenderem e se vacuolisarem consideravelmente, a ponto de quasi perderem a sua individualidade.

2 — Segunda mitose, mitose homotipica ou equacional. Na segunda mitose os chromosomios se comportam tal como numa mitose somatica.

Desapparecida a membrana nuclear e reconstituído o fuso achromatico, os chromosomios nelle se dispõem e se dividem segundo a fenda estabelecida na mitose precedente. Os chromosomios resultantes dessa divisão se separam e se encaminham para os polos, onde reorganizam os nucleos-filhos. (Fig. 10, 12).

3 — **C o n s i d e r a ç õ e s g e r a e s.** A mitose heterotypica differe da homeotypica ou das mitoses somaticas, porque nella não se dá uma simples divisão ao meio dos chromosomios primitivos e sim uma separação de elementos que previamente se conjugaram. E' nisso exactamente que reside o caracter essencial dessa mitose. Reunindo-se os chromosomios aos pares, é evidente que o numero desses pares será igual á metade do numero diploide. Contribuindo cada par com um elemento para cada um dos nucleos-filhos, estes serão, evidentemente, haploides. Dessa primeira mitose, por conseguinte, resultam duas cellulas ou simplesmente dois nucleos com a metade do numero inicial de chromosomios.

Na mitose homeotypica o comportamento dos chromosomios é o mesmo que nas mitoses somaticas. Assim sendo, cada um delles se divide em duas partes eguaes, ou melhor, se desdobra em dois chromosomios-filhos perfeitamente equivalentes, indo cada qual para um dos nucleos resultantes da divisão.

Desse modo, cada uma das cellulas haploides originarias da primeira mitose se desdobra em duas outras igualmente haploides e perfeitamente equivalentes entre si.

Os quatro elementos que assim apparecem no final das mitoses de reducção podem todos dar origem a gametas como é regra do lado masculino ou apenas um, como é frequente do lado feminino. No primeiro caso os gametas resultantes podem ser todos equivalentes si a reducção chromatica se effectua num individuo homozygote para os seus diversos factores geneticos ou equivalentes dois a dois, si houver factores em heterozygose.

IV — SIGNIFICAÇÃO GENETICA DAS MITOSES DE REDUCÇÃO

De conformidade com as mais recentes acquisições da Genetica, os *factores hereditarios* ou *gens* estão localizados, em serie linear, no corpo dos chromosomios. Cada chromosomio, porem, só carrega um certo e determinado numero de gens, que nelle occupam uma posição definida e constante. O patrimonio genetico total do individuo encontra-se por conseguinte, repartido pelos seus diversos chromosomios. Dahi, a lei da in-

dividualidade genetica dos chromosomios, segundo a qual cada um desses elementos tem a seu cargo sempre os mesmos gens.

Cada individuo possui em suas cellulas somaticas dois chromosomios de cada sorte, isto é, portadores dos mesmos factores hereditarios dispostos na mesma ordem. Denominam-se *homologos* os dois componentes de um mesmo par. Quando, ao lado da individualidade genetica ha tambem uma individualidade morphologica, pode-se constatar *de visu* a existencia desses pares chromosomicos.

Os chromosomios homologos provêm um de cada pae. Assim sendo, não só as plantas como os animaes possuem em dose dupla todos os factores que lhes constituem o patrimonio hereditario. Cada character hereditario, portanto, será condicionado por essa *dupla* genetica. Faltando um dos componentes do par o character em questão não poderá exteriorizar-se ou manifestar-se-á sob um aspecto diverso.

Ora, si os paes só contribuem para a constituição do filho com a metade da carga genetica que lhes é propria, ou seja, com um gen de cada par, necessario se torna que os gametas — vehiculos de sua contribuição individual, levem só a metade da carga total.

E' no decurso da reduçção chromatica que a dose factorial passa de dupla a simples.

Vimos, que na mitose heterotypica, os chromosomios se conjugam dois a dois. Essa conjugação, porem, não se faz de maneira arbitraria entre dois chromosomios quaesquer. Salvo pouquissimas excepções, só se conjugam os chromosomios homologos. Cada um daquelles pares chromosomicos cuja formação assistimos durante a prophase da primeira mitose de reduçção, é, por consequente, constituído por um elemento de origem masculina e um elemento de origem feminina.

Como a posição dos chromosomios relativamente aos polos do fuso achromatico é qualquer, tanto um como o outro componente do mesmo par pode encaminhar-se para este ou para aquelle polo. Si imaginarmos, por exemplo, que a mitose heterotypica se effectua numa cellula de quatro chromosomios, dois de origem paterna (*A* e *B*) e dois de origem materna

(*a* e *b*), durante a synapsis os elementos homologos se juntam em dois pares, *Aa* e *Bb*. Porem, sendo casual a posição desses pares na placa metaphasica, teremos as quatro possiveis anaphases seguintes :

A B	A b	a B	a b
a b	a B	A b	A B

Os nucleos resultantes dessa primeira mitose podem pois apresentar, ao acaso, qualquer destas constituições : *AB*, *Ab*, *aB* e *ab*. Da totalidade dos gametas produzidos por um individuo que se reproduz normalmente, 1/4 só terá os chromosomios paternos (*AB*), 1/4 só os maternos (*ab*) e os 2/4 restantes terão um chromosomio de cada uma dessas origens (*Ab* ou *aB*). Essas proporções, entretanto, só se verificam no caso de serem apenas quatro os chromosomios somaticos. Variando o numero destes varia igualmente a relação das diferentes combinações para o total dos gametas produzidos. O certo, porém, é, que, seja qual for o numero dos chromosomios em jogo, é sempre possivel, numa probabilidade maior ou menor, a produção de gametas só possuindo os chromosomios de um dos paes. E assim pode perfeitamente acontecer que um pae contribua para a formação do filho, exclusivamente com os chromosomios que recebera de sua mãe, e vice-versa.

Como vemos, no mecanismo chromosomico da mitose de redução encontram-se as bases dos phenomenos de dissociação mendeliana. Realmente, eis o que se passa no classico exemplo de MENDEL. Cruzando se uma ervilha verde (*VV*) com uma ervilha amarella (*AA*), cada qual contribue para a formação do hybrido somente com um dos elementos do par chromosomico que contem os factores para a côr. Assim, a ervilha verde entra com *V* e a amarella com *A*. Sendo *A* dominante com relação a *V*, a semente hybrida que se forma, apesar de ter a constituição *AV*, isto é, de possuir os dois factores, será amarella como as do pae que lhe cedeu o gen para essa côr. Quando o hybrido resultante entrar a reproduzir-se, os chromosomios que contêm *A* e *V* e que são homologos se conjugam na synapsis da mitose heterotipica, p a r a em seguida se separarem e se dirigirem

cada um para uma das células-filhas constituídas. Na mitose homeotípica esses cromossomos apenas se desdobram em dois elementos absolutamente equivalentes, que vão para cada uma das células nascidas dessa segunda mitose. Como resultado teremos que da totalidade dos gametas masculinos ou femininos produzidos pelo híbrido, metade conterá o factor V e metade o factor A . Onde quer que um gameta contendo V encontre outro gameta que também contenha esse mesmo factor, nascerá um indivíduo VV , puro como aquelle que concorreu para a formação do híbrido. Onde quer que se encontrem dois gametas portadores de A , ahí estará a origem de um indivíduo AA , puro como o seu antepassado dessa mesma constituição. Onde quer, finalmente, que A e V se encontrem, um novo híbrido nascerá, tal como o híbrido já formado.

Também, é no decurso da mitose heterotípica, ou mais propriamente, durante a synapsis, que se verifica o entrelaçamento dos cromossomos homólogos, que se soldam nos pontos de contacto e, ao se separarem mais tarde, trocam-se os segmentos, ocasionando os interessantes phenomenos de "crossing-over" ou permuta factorial.

Finalmente, outras importantes occurrencias registram-se durante a redução chromatica que bem pode ser considerada como um dos mais solidos fundamentos sobre que assenta o já formidavel edificio da genetica neo-mendeliana.

De outro lado, resultando o endosperma de uma verdadeira fecundação em que toma parte um gameta masculino perfeitamente identico áquelle que se funde á oosphera, torna-se facil comprehender os phenomenos de *Xenia*. Assim, fecundando-se uma variedade de milho de grãos coloridos com o pollen de uma planta que tem como caracter dominante, espigas de grãos brancos, verifica-se que todos os grãos nascidos dessa fecundação, ao envez de serem coloridos como aquelles da planta mãe, mostram-se com a côr branca propria do pae. Ora, isso se comprehende facilmente, uma vez que sabemos ser o endosperma, não um tecido maternal e sim uma sorte de segundo embrião, que apezar de abortivo, pode, perfeitamente, revelar um caracter dominante trazido pelo gameta masculino que se uniu ao nucleo secundario do sacco embryonario.