



MENDEL

DAS LEIS DA HEREDITARIEDADE
À ENGENHARIA GENÉTICA

Francisco José Lima Aragão
José Roberto Moreira
Editores Técnicos

Embrapa

M E N D E L

DAS LEIS DA HEREDITARIEDADE
À ENGENHARIA GENÉTICA

*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

M E N D E L
DAS LEIS DA HEREDITARIEDADE
À ENGENHARIA GENÉTICA

*Francisco José Lima Aragão
José Roberto Moreira
Editores Técnicos*

Embrapa
Brasília, DF
2017

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia

Parque Estação Biológica (PqEB)
Av. W5 Norte (final)
CEP 70770-917 Brasília, DF
Fone: (61) 3448-4700
Fax: (61) 3340-3624
www.embrapa.br
www.embrapa.br/fale-conosco/sac

Unidade responsável pelo conteúdo

Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia

Comitê Local de Publicações

Presidente

Maria Isabela Lourenço Barbirato

Secretário-executivo

Thales Lima Rocha

Membros

Rosameres Rocha Galvão

Daniela Aguiar de Souza Kols

Lucas Machado de Souza

Marcio Martinelli Sanches

Lígia Sardinha Fortes

João Batista Tavares da Silva (suplente)

Ana Flávia de Nascimento Dias Côrtes (suplente)

Embrapa Informação Tecnológica

Parque Estação Biológica (PqEB)
Av. W3 Norte (Final)
CEP 70770-901 Brasília, DF
Fone: (61) 3448-4236
Fax: (61) 3448-2494
www.embrapa.br/livraria
livraria@embrapa.br

Unidade responsável pela edição

Embrapa Informação Tecnológica

Coordenação editorial

Selma Lúcia Lira Beltrão

Lucilene Maria de Andrade

Nilda Maria da Cunha Sette

Supervisão editorial

Erika do Carmo Lima Ferreira

Revisão de texto

Leticia Ludwig Loder

Normalização bibliográfica

Márcia Maria Pereira de Souza

Projeto gráfico e capa

Carlos Eduardo Felice Barbeiro

1ª edição

1ª impressão (2017): 1.000 exemplares

Todos os direitos reservados.

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa Informação Tecnológica

Mendel: das leis da hereditariedade à engenharia genética / Francisco José Lima Aragão, José Roberto Moreira, editores técnicos. – Brasília, DF : Embrapa, 2017.

502 p. : il. color. ; 21 cm x 23 cm.

ISBN 978-85-7035-705-2

1. Pesquisa agrícola. 2. Cientista. 3. Genética. 4. Engenharia Genética. I. Aragão, Francisco José Lima. II. Moreira, José Roberto. III. Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia.

CDD 630.5

© Embrapa, 2017

Autores

Alexandre Rodrigues Caetano

Zootecnista, Ph.D. em Genética Animal, pesquisador da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília, DF

Ana C. Wanderley-Nogueira

Bióloga, doutora em Ciências Biológicas, bolsista de pós-doutorado da Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE

Ana Christina Brasileiro-Vidal

Engenheira-agrônoma, doutora em Ciências Biológicas, professora da Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE

Ana M. Benko-Iseppon

Bióloga, Ph.D. em Ciências Naturais, professora da Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE

Ângela de Fátima Barbosa Abreu

Engenheira-agrônoma, doutora em Genética e Melhoramento de Plantas, pesquisadora da Embrapa Arroz e Feijão, Santo Antônio de Goiás, GO

Augusto Lima Diniz

Biólogo, Ph.D. em Genética e Melhoramento de Plantas, Esalq, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP

Bruna Line Carvalho

Engenheira-agrônoma, doutora em Genética e Melhoramento de Plantas, pesquisadora da Monsanto do Brasil, Rolândia, PR

Bruna Piereck Moura

Bióloga, mestre em Genética, doutoranda da Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE

Elíbio L. Rech

Engenheiro-agrônomo, Ph.D. em Biologia Molecular e Celular, pesquisador da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília, DF

Fabiana A. S. Brandão

Biomédica, Ph.D. em Biologia Molecular e Celular, pesquisadora da Universidade de Brasília, Brasília, DF

Fernando Flores Cardoso

Médico-veterinário, Ph.D. em Ciências Animais, pesquisador da Embrapa Pecuária Sul, Bagé, RS

Francisco G. Nóbrega

Médico, Ph.D. em Bioquímica, professor aposentado da Universidade de São Paulo, São Paulo, SP

Francisco José Lima Aragão

Engenheiro-agrônomo, Ph.D. em Biologia Molecular e Celular, pesquisador da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília, DF

Gianna Carvalheira

Bióloga, Ph.D. em Ciências Biológicas, Universidade Federal de São Paulo, São Paulo, SP

Glaucia Barbosa Cabral

Engenheira-agrônoma, Ph.D. em Biologia, pesquisadora da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília, DF

Hayana M. de A. Azevedo

Bióloga, doutora em Ciências Biológicas pela Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE

Helaine Carrer

Engenheira-agrônoma, Ph.D. em Biologia Molecular de Plantas, professora da Esalq, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP

Jeferson Gross

Geneticista, Ph.D. em Genética Molecular de Plantas, pesquisador do Instituto de Pesquisas em Bioenergia, Unesp, Rio Claro, SP

João P. B. Neto

Biólogo, doutor em Ciências Biológicas, bolsista de pós-doutorado da Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE

José Roberto Moreira

Engenheiro-agrônomo, Ph.D. em Ecologia, pesquisadora da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília, DF

Larissa Arrais Guimarães

Bióloga, Ph.D em Biologia Molecular, pesquisadora da Universidade da Geórgia, Geórgia, Estados Unidos

Lidiane L. B. Amorim

Bióloga, doutora em Ciências Biológicas, professora do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Piauí, Oeiras, PI

Luciana Magalhães Melo

Médica-veterinária, doutora em Biologia Molecular, professora da Universidade Estadual do Ceará e da Faculdade Metropolitana da Grande Fortaleza, Fortaleza, CE

Luiz Ricardo Hanai

Bacharel em Ciência Molecular, Ph.D. em Genética e Melhoramento de Plantas, pesquisador da Coodetec, filiada da Dow AgroSciences Sementes & Biotecnologia Brasil Ltda., Cascavel, PR

Luiz Sérgio de Almeida Camargo

Médico-veterinário, doutor em Reprodução Animal, pesquisador da Embrapa Gado de Leite, Juiz de Fora, MG

Magno Antonio Patto Ramalho

Engenheiro-agrônomo, doutor em Genética e Melhoramento de Plantas, professor da Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG

Marcio José Poças-Fonseca

Biólogo, doutor em Biologia Molecular, professor da Universidade de Brasília, Brasília, DF

Maria Lúcia Carneiro Vieira

Bióloga, Ph.D. em Genética e Melhoramento de Plantas, Professora Titular do Departamento de Genética da Esalq, Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP

Mariana Moysés-Oliveira

Biomédica, doutoranda em Genética Humana da Universidade Federal de São Paulo, São Paulo, SP

Marx O. de Lima

Biólogo, mestre em Ciências Biológicas pela Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE

Mirella Pupo Santos

Bióloga, doutora em Genética e Melhoramento de Plantas, professora da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Núcleo em Ecologia e Desenvolvimento Socioambiental de Macaé, Macaé, RJ

Pablo Rodrigues Gonçalves

Biólogo, doutor em Zoologia, professor da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Núcleo em Ecologia e Desenvolvimento Socioambiental de Macaé, Macaé, RJ

Patrícia Biegelmeier

Médica-veterinária, doutora em Zootecnia, pós-doutoranda na Embrapa Pecuária Sul, Bagé, RS

Ronyere Olegário de Araújo

Biólogo, doutor em Ciências Animais, professor do Instituto Tocantinense Presidente Antônio Carlos, Porto Nacional, TO

Samuel Rezende Paiva

Biólogo, doutor em Genética e Melhoramento Animal, pesquisador da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília, DF

Santelmo Vasconcelos

Biólogo, doutor em Biologia Vegetal, pesquisador do Instituto Tecnológico Vale, Belém, PA

Valesca Pandolfi

Bióloga, doutora em Ciências pela Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP

Vera Tavares de Campos Carneiro

Bióloga, doutora em Biologia Celular e Molecular Vegetal, pesquisadora do Laboratório de Reprodução Vegetal da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília, DF

Vicente José de Figueirêdo Freitas

Médico-veterinário, doutor em Reprodução Animal, professor da Universidade Estadual do Ceará, Fortaleza, CE

Werner Arber

Químico e físico, Ph.D., prêmio Nobel de Fisiologia e Medicina (1978), professor da Biozentrum der Universität, Basileia, Suíça.

Agradecimentos

O livro *Mendel: das leis da hereditariedade à engenharia genética* teve como um de seus objetivos a celebração dos 150 anos das leis de Mendel. Além disso, a obra visa homenagear o legado desse gênio, tornando-se leitura essencial para aqueles interessados no aprofundamento e na atualização do conhecimento da genética.

Para a construção deste livro contamos com a valiosa contribuição de diversas pessoas. Primeiramente, agradecemos às pesquisadoras Mirella Pupo Santos, Maria Laine Penha Tinoco (*in memoriam*) e Cristiane Teresinha Citadin pelas revisões nas versões preliminares dos capítulos e pelos comentários construtivos e sugestões.

Também gostaríamos de agradecer à equipe da Embrapa Informação Tecnológica: Nilda Maria da Cunha Sette (supervisora), Erika do Carmo Lima Ferreira (editora) e Leticia Ludwig Loder (revisora), pela dedicação despendida na edição desse livro; e Carlos Eduardo Felice Barbeiro, o Caseda, pela linda arte da capa e da diagramação.

Os autores dos capítulos abaixo também expressam seus agradecimentos:

Capítulo 1 – A Klaus Dieter Neder pela excelente ajuda na leitura do texto original de Mendel em alemão, a Susan Catherine Casement pela revisão

da tradução do texto do inglês, bem como a Bruno Machado Teles Walter, que deu apoio na atualização da nomenclatura das plantas citadas no texto de Mendel.

Capítulo 5 – Às professoras Maria Isabel Melaragno (Universidade Federal de São Paulo – Unifesp) e Vilma Loreto (Universidade Federal de Pernambuco – UFPE), bem como a Silvany de Sousa Araújo (aluna de doutorado do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da UFPE), pelas fotos cedidas, e a Lidiane Feitoza (pesquisadora da Universidade Federal do Piauí – UFPI) por suas valiosas sugestões.

Capítulo 7 – A Diva Maria de Alencar Dusi e Júlio Carlyle Macedo Rodrigues pela leitura crítica do texto e a Fernanda Ribeiro de Angelis e Bruna Vidigal dos Santos pelo trabalho artístico.

Capítulo 13 – A Mendeli Henning Vainstein pela avaliação crítica e a Luciano Paulino pela imagem da Figura 4 deste capítulo.

Capítulo 16 – À importante participação dos doutores Irina Serova, Oleg Serov e Lyudmila Andreeva (Academia de Ciências da Rússia) durante os experimentos que culminaram com o nascimento dos primeiros caprinos transgênicos no Brasil.

Apresentação

Em 2016, comemoraram-se os 150 anos do postulado das leis de Mendel. Foi em 1866 que Gregor Mendel publicou, pela primeira vez, os resultados de sua pesquisa com hibridização de ervilhas realizada nos jardins do mosteiro agostiniano em Brno (cidade situada hoje na República Tcheca). Seu talento em fazer observações sagazes a partir de um desenho experimental e usar a matemática está por trás da definição de seus três princípios, muitas vezes referidos como “princípios da herança mendeliana”.

Em vários momentos desde então, Gregor Mendel foi homenageado, ignorado, redescoberto, questionado, valorizado, admirado. De todo modo, suas contribuições importantes para o campo da genética continuam a influenciar os cientistas modernos. Desde o melhoramento de plantas, passando pelo exame de paternidade, até o tratamento de doenças, os impactos das descobertas do “pai da

genética moderna” foram sentidos por todos nós e continuarão a ser nos próximos 150 anos.

Este é um bom momento para reverenciar o trabalho de Gregor Mendel. Para tal, temos o prazer de apresentar o livro *Mendel : das leis da hereditariedade à engenharia genética*, que reúne contribuições de pesquisadores brasileiros de vários campos de interesse que mostram o presente estado de conhecimento da genética moderna, relacionando-o ao legado desse controverso monge.

Agradecimento especial é devido aos editores-técnicos desta obra, Francisco José Lima Aragão e José Roberto Moreira, pesquisadores da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, que conseguiram reunir um conjunto de autores empenhados em prestar esta pequena homenagem a Mendel.

José Manuel Cabral de Sousa Dias
Chefe-Geral
Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia

Prefácio

A forma como os fenótipos das características de organismos passam de uma geração a outra foi um enigma para cientistas e filósofos, desde Aristóteles até Darwin. No século 19, os cientistas conheciam os espermatozoides e os óvulos, mas não sabiam explicar corretamente como eles se combinavam para produzir uma nova geração. A teoria corrente na época dizia que espermatozoide e óvulo se combinavam para formar um ser cujas características eram uma “mistura” dos parentais. Mas isso não explicava como um casal de ovelhas brancas gerava uma negra. Foi preciso um gênio para solucionar esse enigma: Gregor Mendel.

Há pouco mais de 150 anos, ele observou, a partir dos resultados de seus experimentos com ervilha, que organismos herdam características por meio de distintas “unidades de herança”. Nos dias 8 de fevereiro e 8 de março de 1865, Mendel apresentou os resultados dos seus experimentos (as leis da hereditariedade) em dois encontros da Sociedade de História Natural de Brno (na atual República Tcheca). Um ano depois, seu trabalho intitulado *Versuche über Pflanzen-Hybriden* (em tradução livre, *Experimentos em hibridização de plantas*) foi publicado nos Anais da Sociedade de História Natural de Brno. O trabalho de Mendel recebeu pouca atenção da comunidade cientí-

fica da época e caiu no esquecimento. De fato, ao longo dos 35 anos seguintes, sua publicação foi citada poucas vezes. Uma nova ciência (a genética) havia nascido, e quase ninguém havia se dado conta. Os experimentos de Mendel mudaram e continuam mudando o mundo. Embora seja óbvio que vivemos em um mundo cercado pelo seu legado, isso nem sempre é percebido por todos. Os resultados dos estudos da genética estão presentes nas plantas que são cultivadas, nos animais que são criados, nos medicamentos e até nos testes para diagnosticar doenças, detectar gravidez e investigar paternidade.

Em 2016, comemorações por todo o globo ocorreram para celebrar os 150 anos do postulado das leis de Mendel. A Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) não poderia ficar à margem dessas comemorações. Além de celebrar essa data a organização deste livro foi motivada pelo intento de mostrar como a genética evoluiu e quais foram as implicações disso para o mundo e para nosso país.

Aqui estão reunidos excelentes cientistas brasileiros para escrever sobre o impacto do trabalho de Mendel, abordando esse tema da forma mais ampla possível. O livro inicia com um capítulo em que consta uma tradução para o português do

artigo seminal de Mendel (publicado em 1866). Nos capítulos seguintes, é traçada uma análise do seu legado para a ciência, particularmente para a biologia, e para a sociedade.

Mendel destacou-se pelo cuidado no planejamento e na execução de seus experimentos. No capítulo 7 (sobre apomixia), por exemplo, vê-se que Mendel foi desafiado pelo *Hieracium*, uma planta que o “enlouqueceu”. Ele obteve resultados diferentes dos que havia observado com as ervilhas. Isso o fez rever seus métodos à procura por falhas, mas, após 5 anos de estudo, acabou por considerar que suas hipóteses sobre a hereditariedade poderiam não ser universais. Essa história mostra o caráter de Mendel, de como se valia do rigor científico, da paciência e da persistência.

O entendimento dos princípios básicos da herança dos “fatores” de Mendel levou à descoberta dos genes, da estrutura do DNA e do desenvolvimento da engenharia genética e da síntese moderna. Todos esses campos estão hoje interligados em áreas do conhecimento como a biologia celular e molecular, a bioquímica, a bioinformática, a taxonomia, a microbiologia, a medicina clínica, o melhoramento animal e vegetal, a epigenética, a genética mole-

cular, a citogenética e a genética de populações, entre muitas outras. Assim, vê-se que a genética se expandiu para muito além do estudo da herança e da função dos genes, dando origem a uma série de subcampos. Portanto, nesta publicação, busca-se discutir como o trabalho de Mendel, após a sua redescoberta em 1900, foi fundamental para o melhoramento de plantas, animais e microrganismos e como isso influenciou a produção de alimentos no Brasil e no mundo. É também possível ver como esse processo avançou com as modernas técnicas de fenotipagem e genotipagem usando ferramentas da biologia molecular.

Mendel morreu aos 61 anos de idade, sem o devido reconhecimento. Embora seu trabalho fosse brilhante, passou despercebido. Isso nos alerta para a necessidade de se dar mais atenção à comunicação dos trabalhos científicos. Consciente da importância do que havia descoberto, ele escreveu: “Apesar de eu ter passado por momentos difíceis na minha vida, meu trabalho científico me trouxe muita satisfação, e eu estou convencido que, em breve, o mundo todo saberá disso. Minha hora chegará”. Este livro é um tributo a esse gênio.

Editores Técnicos

Sumário

Capítulo 1 A tradução do artigo seminal de Gregor Mendel	17	Capítulo 9 De Mendel a Hennig: a incorporação de dados genéticos na sistemática filogenética	219
Capítulo 2 Legado e controvérsias de Gregor Mendel	43	Capítulo 10 Marcadores moleculares: de Gregor Mendel à era genômica	239
Capítulo 3 Mendel e a fundação da genética	79	Capítulo 11 Mendel e a herança epigenética: a pré-programação parental	281
Capítulo 4 Mendel e a produção de grãos no Brasil	85	Capítulo 12 Mendel e suas exceções à luz das ômicas e da biologia de sistemas	301
Capítulo 5 Citogenética: da teoria cromossômica da hereditariedade à citogenética molecular	101	Capítulo 13 Biodiversidade como fonte para a domesticação sintética de características genéticas	373
Capítulo 6 Para além das leis de Mendel: genomas das organelas, plastídio e mitocôndria	139	Capítulo 14 A importância dos fatores de Mendel: aspectos genéticos, moleculares e fisiológicos relacionados ao estresse abiótico	385
Capítulo 7 Apomixia: a resposta ao enigma de Mendel	177	Capítulo 15 Engenharia genética aplicada à agricultura	445
Capítulo 8 Aplicações práticas de dados genômicos no melhoramento genético animal: progressos recentes e perspectivas futuras	193	Capítulo 16 Engenharia genética em animais	473

A tradução do artigo seminal de Gregor Mendel

José Roberto Moreira

Introdução

Na passagem do século 19 para o século 20, pesquisadores buscavam intensamente uma teoria que explicasse a herança de caracteres de organismos. A redescoberta do artigo de Mendel (1866), publicado na revista *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn*, levou à replicação de seu trabalho por Hugo De Vries e Carl Correns e, finalmente, à criação de uma nova disciplina: a genética. A empolgação do pesquisador William Bateson com a redescoberta pode ser evidenciada na primeira frase de seu artigo de 1902, em que faz a apresentação da tradução para o inglês do trabalho de Mendel e a defesa de suas ideias:

A determinação exata das leis da hereditariedade provavelmente trará mais mudança na perspectiva do homem no mundo e no seu poder sobre a natureza do que qualquer outro avanço no conhecimento natural que possa ser claramente previsto (BATESON, 1902, p. 1, tradução nossa)¹.

Hoje não há dúvida do quanto ele estava correto.

O artigo original de Mendel se tornou um dos trabalhos científicos mais influentes de todos os tempos e, ainda hoje, é uma ferramenta importante no ensino da genética e um fértil estimulante para a pesquisa de novos conhecimentos nessa ciência. A clareza das ideias de Mendel, o desenho de seu experimento e o encaminhamento de suas conclusões servem de exemplo de metodologia científica em livros-texto de genética.

A primeira tradução do artigo de Mendel para o inglês foi feita por C. T. Druery (PETERS, 1959) e publicada no *Journal of the Royal Horticultural Society* em 1901. Logo em seguida, Bateson (1902), que foi o principal cientista a popularizar as ideias de Mendel, publicou uma defesa dos princípios da hereditariedade de Mendel apresentando novamente a tradução de Druery para o inglês, com comentários e modificações. Essa versão do texto em inglês geralmente é atribuída a Bateson, ainda que ele não tenha sido o tradutor.

Até onde se sabe, a única tradução do artigo de Mendel para o português do Brasil foi feita pela professora Maria Augusta Querubim Rodrigues Pereira em 1986. Essa tradução, que foi recentemente republicada pela revista *Genética na Escola*

¹ An exact determination of the laws of heredity will probably work more change in man's outlook on the world, and in his power over nature, than any other advance in natural knowledge that can be clearly foreseen.