CAPITOLO

7

Mendel e le leggi dell'ereditarietà

Un orto, qualche migliaio di semi di pisello contati uno per uno e un po' di aritmetica: così l'ereditarietà smise di essere un mistero e diventò una scienza.

OBIETTIVI

1. Descrivere il metodo sperimentale di Mendel e le ragioni della scelta del pisello.
2. Enunciare le tre leggi di Mendel e interpretarle con i suoi dati originali.
3. Usare correttamente i termini gene, allele, omozigote, eterozigote, genotipo e fenotipo.
4. Costruire quadrati di Punnett per incroci monoibridi e diibridi e progettare un test-cross.
5. Calcolare probabilità con le regole del prodotto e della somma, confrontando rapporti attesi e osservati.
6. Spiegare la segregazione e l'assortimento indipendente con il comportamento dei cromosomi nella meiosi.

INDICE DEL CAPITOLO

7.1 Il problema dell'ereditarietà e il metodo di Mendel 2
7.2 L'incrocio monoibrido: dominanza e segregazione 5
7.3 Il linguaggio della genetica 7
7.4 Due caratteri insieme: l'assortimento indipendente 10
7.5 La probabilità in genetica 12
7.6 La base cromosomica dell'ereditarietà 14

Scienze naturali 2 · Parte II · Ereditarietà ed evoluzione · versione 1.0
Capitolo 7: Mendel e le leggi dell'ereditarietà · pagine 157–176 del volume completo · estratto per lo studio

Sfoglia un album di fotografie di famiglia: un ragazzo ha gli occhi chiari della nonna, la sorella i capelli ricci del padre. Che i figli somiglino ai genitori lo sanno da millenni agricoltori e allevatori. Ma con quali *regole* i caratteri passano da una generazione all'altra? Perché un tratto può «saltare» una generazione e ricomparire nei nipoti?

La prima risposta rigorosa arrivò a metà Ottocento da un luogo inatteso: l'orto di un monastero in Moravia, dove Gregor Mendel incrociò per otto anni migliaia di piante di pisello, contandone i semi uno per uno. In questo capitolo seguiremo i suoi esperimenti, ricaveremo le tre leggi che portano il suo nome, impareremo il lessico e gli strumenti della genetica (il quadrato di Punnett, il test-cross, le regole della probabilità) e scopriremo, grazie a ciò che sappiamo della meiosi dal capitolo precedente, dove si trovano fisicamente i «fattori» che Mendel aveva solo dedotto.

7.1 Il problema dell'ereditarietà e il metodo di Mendel

7.1.1 L'ipotesi della mescolanza

Si chiama **ereditarietà** la trasmissione dei caratteri dai genitori ai figli. Un **carattere ereditario** è una caratteristica che si trasmette in questo modo: il colore di un fiore, la forma di un seme, il gruppo sanguigno. Fino a metà Ottocento l'idea più diffusa era l'*ipotesi della mescolanza*: i caratteri dei due genitori si fonderebbero nei figli come due vernici versate nello stesso barattolo, e i figli sarebbero sempre una via di mezzo.

L'ipotesi spiega alcuni casi, ma inciampa su fatti noti a ogni allevatore. Da due genitori con il pelo scuro può nascere un cucciolo con il pelo chiaro, come un nonno; un carattere sparito in una generazione può ricomparire intatto in quella successiva. Con la mescolanza questo è impossibile: una vernice grigia non torna mai bianca e nera. Inoltre, se ogni novità si diluisse a ogni generazione, la variabilità fra gli individui scomparirebbe presto: un problema serio anche per la teoria dell'evoluzione.

7.1.2 Un monaco naturalista

Gregor Mendel (1822–1884) era un monaco agostiniano del monastero di San Tommaso a Brno, in Moravia, allora nell'Impero austriaco e oggi nella Repubblica Ceca. Fra il 1856 e il 1863 condusse nell'orto del monastero i suoi esperimenti sul pisello; li presentò alla Società di scienze naturali di Brno nel 1865 e li pubblicò nel 1866 con il titolo *Versuche über Pflanzen-Hybriden* («Esperimenti sugli ibridi vegetali»).

Il lavoro passò quasi inosservato per trentaquattro anni. Nel 1900 tre botanici, l'olandese Hugo de Vries, il tedesco Carl Correns e l'austriaco Erich von Tschermak, arrivarono a conclu-

sioni simili con esperimenti propri e, cercando nella letteratura, ritrovarono l'articolo di Mendel, riconoscendogli la priorità. Da quella *riscoperta* nasce la genetica, la scienza dell'ereditarietà.

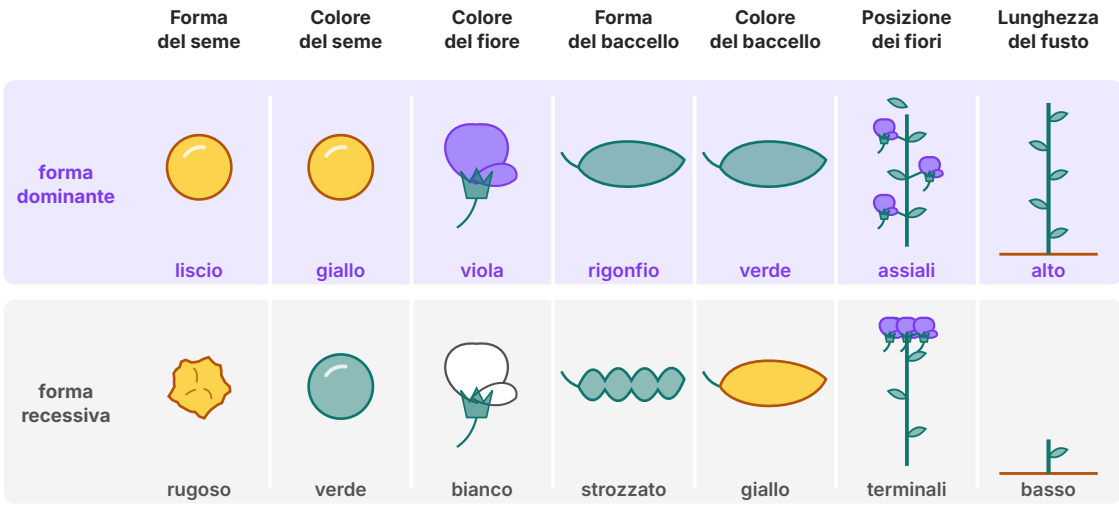
APPROFONDIMENTO

Approfondimento · Chi era Gregor Mendel. Johann Mendel nacque nel 1822 a Heinzendorf, nella Slesia austriaca (oggi Hynčice), da una famiglia di contadini. Per poter studiare entrò nel 1843 nel monastero di Brno, dove prese il nome di Gregor. Fra il 1851 e il 1853 frequentò l'Università di Vienna, dove studiò fisica, matematica e botanica. Eletto abate nel 1868, fu assorbito dagli impegni amministrativi e morì nel 1884 senza vedere riconosciuta la sua scoperta.

7.1.3 Perché proprio il pisello

La scelta dell'organismo fu decisiva. Il pisello coltivato, *Pisum sativum*, cresce facilmente, completa il ciclo in una stagione e produce molti semi. Il suo fiore ha una struttura particolare: i petali inferiori racchiudono stami e pistillo, e il polline cade sullo stigma dello stesso fiore prima ancora che il fiore si apra. Il pisello pratica quindi l'**autoimpollinazione**. Ma lo sperimentatore può anche effettuare un'**impollinazione incrociata** controllata: apre il fiore ancora immaturo, ne asporta gli stami prima che il polline sia maturo e poi deposita sullo stigma, con un pennellino, il polline di un'altra pianta scelta da lui. Così è lo sperimentatore a scegliere i genitori.

Mendel si procurò numerose varietà commerciali e, prima di iniziare, le coltivò per due anni per verificare che fossero *pure*. Una **linea pura** è un gruppo di piante che, per autoimpollinazione, generano per molte generazioni soltanto discendenti uguali ai genitori per il carattere studiato. Scelse infine sette caratteri, ciascuno presente in due forme alternative nettamente distinguibili, senza forme intermedie (Figura 7.1).



Disegni schematici, non in scala.

Figura 7.1 I sette caratteri del pisello studiati da Mendel, ciascuno nelle sue due forme. Nella riga in alto la forma che Mendel chiamò dominante, in basso quella recessiva. Il colore del fiore si accompagna sempre al colore del tegumento del seme (grigio con i fiori viola, bianco con i fiori bianchi), ed è sul tegumento che Mendel lo registrò.

7.1.4 Un metodo nuovo

Gli «ibridatori» prima di Mendel avevano descritto i discendenti nel loro aspetto complessivo, con risultati confusi. Mendel cambiò strategia in quattro punti. Primo, studiò *un carattere alla volta*, ignorando tutti gli altri. Secondo, usò linee pure e caratteri con due sole forme, facili da riconoscere. Terzo, seguì i discendenti per più generazioni e li *contò tutti*, lavorando su migliaia di semi. Quarto, espresse i risultati come *rapporti numerici* e cercò un modello matematico che li spiegasse. È lo spirito degli esperimenti controllati di Redi e Pasteur, che hai incontrato nel primo capitolo.

Per descrivere gli incroci si usano simboli che risalgono agli inizi della genetica. La **generazione parentale**, indicata con P, è formata dai genitori di partenza, due linee pure che differiscono per un carattere. I loro figli formano la **prima generazione filiale**, F_1, e sono detti **ibridi**; dai figli della F_1, ottenuti per autoimpollinazione, nasce la seconda generazione filiale, F_2, e così via. Un incrocio fra individui che differiscono per un solo carattere si dice **incrocio monoibrido**.

7.2 L'incrocio monoibrido: dominanza e segregazione

7.2.1 La prima generazione

Mendel incrociò una linea pura a semi lisci con una linea pura a semi rugosi. Tutti i semi ibridi della F_1 erano lisci: la forma rugosa sembrava sparita. Il risultato non cambiava invertendo i ruoli, cioè usando il polline della pianta liscia sul pistillo di quella rugosa o viceversa (*incroci reciproci*): i due genitori contribuiscono in egual misura. Per i caratteri del seme la F_1 si vede già sulla pianta incrociata, perché ogni seme contiene l'embrione della generazione successiva.

Lo stesso accadde con tutti e sette i caratteri. Mendel chiamò **dominante** la forma che compare nella F_1 (liscio, giallo, fiore viola...) e **recessiva** quella che resta nascosta (rugoso, verde, fiore bianco...). È la **legge della dominanza**, detta anche *legge dell'uniformità degli ibridi* o prima legge di Mendel: *incrociando due linee pure che differiscono per un carattere, tutti gli individui della F_1 sono uguali fra loro e mostrano la forma dominante*. Mendel non parlò mai di «leggi»: le formulazioni sono dei genetisti venuti dopo il 1900.

7.2.2 La seconda generazione

L'anno seguente Mendel lasciò che le piante F_1 si autoimpollinassero. Nella F_2 la forma rugosa ricomparve, identica a quella del nonno, accanto ai semi lisci: su 7 324 semi, 5 474 erano lisci e 1 850 rugosi. Il rapporto fra i due numeri è 5 474 : 1 850 = 2,96 : 1, molto vicino a 3 : 1. Per il colore del seme il risultato fu analogo: 6 022 gialli e 2 001 verdi, cioè 3,01 : 1 (Figura 7.2). Tutti i caratteri diedero nella F_2 circa ¾ di forme dominanti e ¼ di recessive (Tabella 7.1).

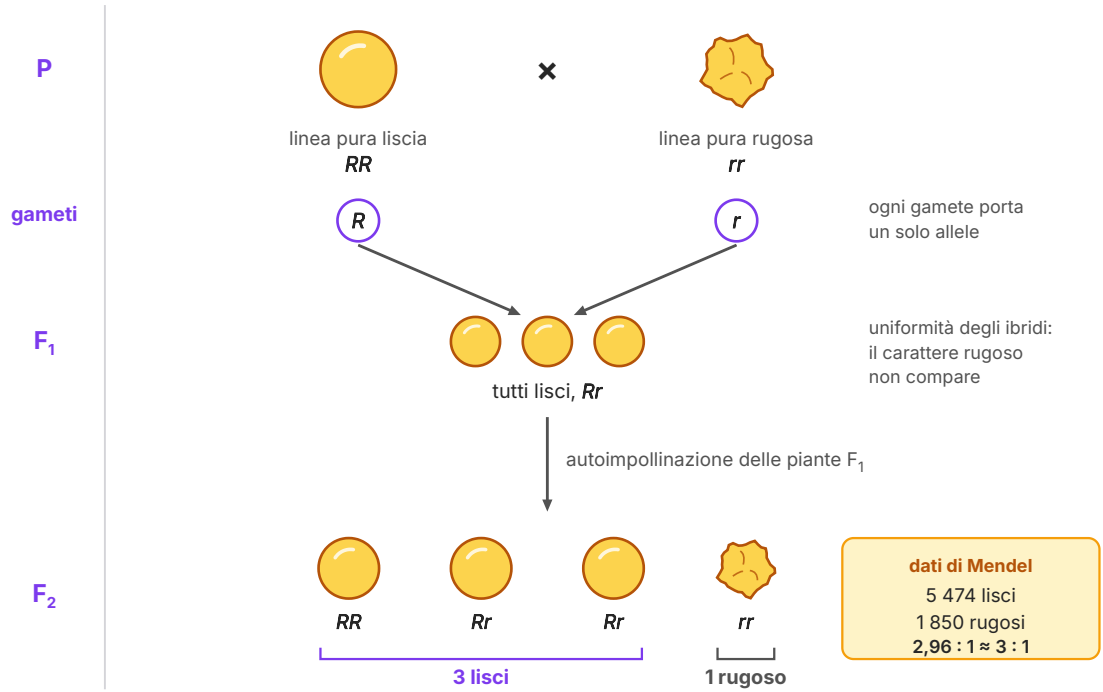


Figura 7.2 L'incrocio monoibrido per la forma del seme. La forma rugosa scompare nella F_1 e ricompare nella F_2 in un quarto dei semi. Le lettere sono quelle del modello di Mendel, spiegato nel testo.

Tabella 7.1 I risultati della F_2 per i sette caratteri, come li pubblicò Mendel nel 1866. Il rapporto è calcolato dividendo il numero dei dominanti per quello dei recessivi.

Carattere	Dominante	Recessivo	Rapporto
forma del seme	5 474 lisci	1 850 rugosi	2,96 : 1
colore del seme	6 022 gialli	2 001 verdi	3,01 : 1
colore del tegumento (e del fiore)	705 grigi	224 bianchi	3,15 : 1
forma del baccello	882 rigonfi	299 strozzati	2,95 : 1
colore del baccello	428 verdi	152 gialli	2,82 : 1
posizione dei fiori	651 assiali	207 terminali	3,14 : 1
lunghezza del fusto	787 alti	277 bassi	2,84 : 1

7.2.3 L'interpretazione di Mendel

Per spiegare questi risultati Mendel propose un modello che possiamo riassumere così.

- Ogni carattere è determinato da *fattori* ereditari discreti, che passano intatti da una generazione all'altra senza mescolarsi.
- Ogni pianta possiede *due* fattori per ciascun carattere, uno ricevuto dal genitore maschile e uno da quello femminile.
- Se i due fattori sono diversi, uno (dominante) si manifesta e l'altro (recessivo) resta nascosto, ma non viene alterato.
- Quando la pianta forma i gameti, i due fattori si separano: ogni gamete ne riceve *uno solo*, e metà dei gameti riceve l'uno, metà l'altro.
- Alla fecondazione i gameti si uniscono a caso, e lo zigote torna ad avere due fattori.

Indichiamo con *R* il fattore per il seme liscio e con *r* quello per il seme rugoso. La linea pura liscia è *RR* e produce solo gameti *R*; la linea pura rugosa è *rr* e produce solo gameti *r*. Gli ibridi della F_1 sono tutti *Rr* e appaiono lisci. Ciascuno di essi forma però due tipi di gameti, *R* e *r*, in numero uguale: unendosi a caso, questi danno nella F_2 le combinazioni *RR*, *Rr*, *rR* e *rr*, ugualmente probabili. Tre su quattro contengono almeno un *R* e sono lisce; una su quattro è *rr* e rugosa. Ecco il 3 : 1.

Il punto centrale del modello è la **legge della segregazione**, o seconda legge di Mendel: *i due fattori di un carattere si separano durante la formazione dei gameti, e ogni gamete ne riceve uno solo*.

> **ERRORE FREQUENTE**
>
> **«Dominante» non vuol dire «più frequente» né «migliore».** La dominanza descrive soltanto che cosa si vede in un individuo che porta due fattori diversi. Un allele dominante può essere raro: negli esseri umani la polidattilia (dita in più) dipende in molti casi da un allele dominante, ma è poco comune. E un allele recessivo non «scompare» con il passare delle generazioni: può restare nascosto negli eterozigoti e riapparire quando due di loro si incrociano, come il seme rugoso nella F_2.

7.3 Il linguaggio della genetica

7.3.1 Geni e alleli

I «fattori» di Mendel oggi si chiamano geni. Il termine **gene** fu proposto nel 1909 dal botanico danese Wilhelm Johannsen per indicare l'unità ereditaria che controlla un carattere. Le forme alternative di uno stesso gene si chiamano **alleli**: il gene per la forma del seme ha due alleli, *R* (liscio) e *r* (rugoso). Vedremo nel prossimo capitolo che un gene può avere anche più di due alleli. Il punto preciso del cromosoma in cui si trova un gene si chiama **locus** (plurale *loci*).

Per convenzione si sceglie una lettera per ogni gene e la si scrive in corsivo: maiuscola per l'allele dominante, minuscola per il recessivo. Conta usare la *stessa* lettera per i due alleli di un

gene: *R* e *r*, mai *L* e *r*. In questo capitolo useremo *R*/*r* per la forma del seme, *G*/*g* per il colore (giallo/verde) e *V*/*v* per il colore del fiore (viola/bianco).

Un individuo con due alleli uguali si dice **omozigote** per quel gene: *RR* è omozigote dominante, *rr* omozigote recessivo. Un individuo con due alleli diversi, come *Rr*, si dice **eterozigote**. Le linee pure sono omozigoti; gli ibridi della F_1 sono eterozigoti.

Infine bisogna distinguere ciò che un organismo *porta* da ciò che *mostra*. Il **genotipo** è la combinazione di alleli di un individuo (*RR*, *Rr* o *rr*); il **fenotipo** è l'aspetto osservabile del carattere (liscio o rugoso). Anche questi termini si devono a Johannsen. Genotipi diversi possono dare lo stesso fenotipo: *RR* e *Rr* sono entrambi lisci. Come vedremo nel prossimo capitolo, sul fenotipo può influire anche l'ambiente.

7.3.2 Il quadrato di Punnett

Per prevedere il risultato di un incrocio si usa una tabella a doppia entrata ideata dal genetista inglese Reginald C. Punnett nei primi anni del Novecento, il **quadrato di Punnett**. Sopra le colonne si scrivono i tipi di gameti di un genitore, accanto alle righe quelli dell'altro; ogni casella contiene il genotipo dello zigote formato dall'unione dei due gameti corrispondenti. Se i gameti di ogni genitore sono ugualmente probabili, anche le caselle lo sono (Figura 7.3).

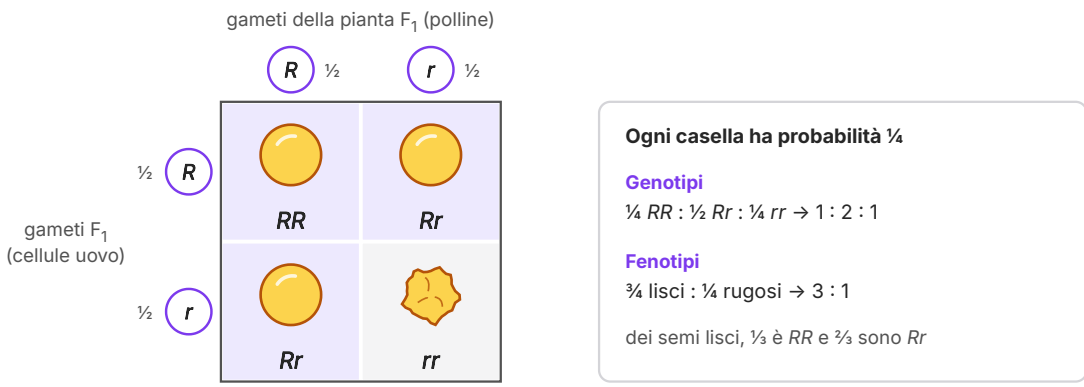


Figura 7.3 Quadrato di Punnett per l'autoimpollinazione di una pianta *Rr* della F_1. Le quattro caselle hanno la stessa probabilità: il rapporto 3 : 1 fra i fenotipi nasconde un rapporto 1 : 2 : 1 fra i genotipi.

ESEMPIO SVOLTO

Che cosa si nasconde dietro il 3 : 1

Problema. Nella F_2 per la forma del seme: (a) quali genotipi si formano, e in che proporzione? (b) Che frazione dei semi lisci è eterozigote? (c) Mendel fece crescere 565 semi lisci della F_2: per autoimpollinazione, 193 piante diedero solo semi lisci e 372 semi lisci e rugosi. Il modello è confermato?

Soluzione. (a) Dal quadrato della Figura 7.3: ¼ *RR*, ½ *Rr*, ¼ *rr*, cioè 1 : 2 : 1. (b) I semi lisci sono ¾ del totale; di questi ¼ è *RR* e ½ è *Rr*. La frazione di eterozigoti fra i lisci è (½) : (¾) = ⅔, quella degli omozigoti ⅓. (c) Le piante *RR* danno solo semi lisci, le *Rr* anche rugosi: il modello prevede 1 pianta pura ogni 2 ibride. Osservato: 193 : 372 = 1 : 1,93. Il modello supera la prova.

7.3.3 Il test-cross

Una pianta dal seme liscio può essere *RR* o *Rr*: il fenotipo non basta a stabilirlo. Per scoprirlo si esegue un **test-cross** (o reincrocio), cioè si incrocia l'individuo da saggiare con un omozigote recessivo, *rr*, che fornisce solo gameti *r* e quindi non «copre» niente. Se l'individuo è *RR*, tutti i discendenti sono *Rr* e lisci; se è *Rr*, metà dei discendenti sono *Rr* lisci e metà *rr* rugosi, in rapporto 1 : 1 (Figura 7.4).

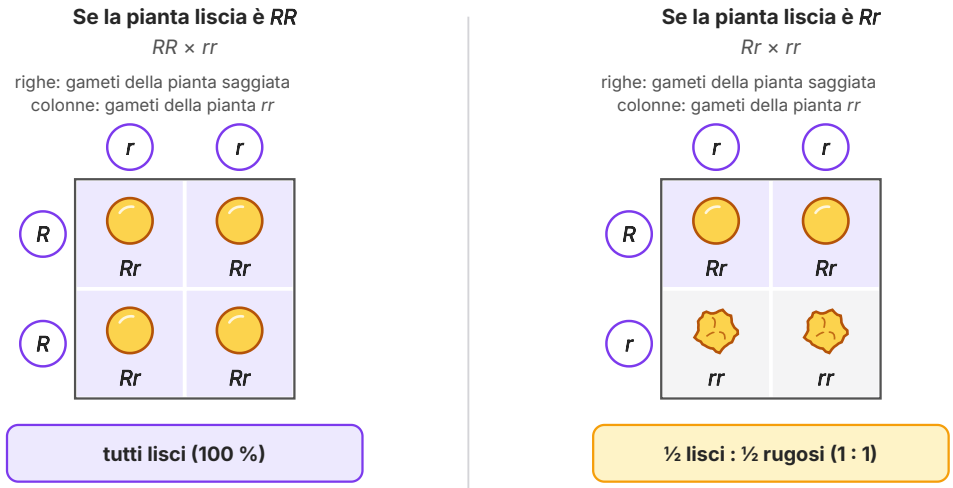


Figura 7.4 Il test-cross. Una pianta dal seme liscio di genotipo ignoto si incrocia con una pianta *rr*: dai fenotipi dei discendenti si risale al suo genotipo.

ESEMPIO SVOLTO

Un test-cross per il colore del fiore

Problema. Una pianta di pisello a fiori viola viene incrociata con una pianta a fiori bianchi. Nascono 52 piante a fiori viola e 48 a fiori bianchi. Qual è il genotipo della pianta a fiori viola?

Soluzione. Il bianco è recessivo, quindi la pianta a fiori bianchi è *vv* e dà solo gameti *v*. La comparsa di discendenti bianchi (*vv*) significa che anche la pianta viola ha fornito gameti *v*: è eterozigote, *Vv*. Atteso: 1 : 1, cioè 50 e 50 su 100; osservato: 52 : 48. La piccola differenza è dovuta al caso, come vedremo fra poco.

COLLEGAMENTI

Agricoltura · Le sementi «F_1». Sulle bustine di semi di pomodori, zucchine o mais si legge spesso «ibrido F_1». Sono semi ottenuti incrociando due linee pure selezionate: come gli ibridi di Mendel, le piante che ne nascono sono uniformi, e spesso più vigorose dei genitori. Seminando i loro semi si otterrebbe invece una F_2 in cui i caratteri si separano: per questo gli agricoltori ricomprano i semi ibridi ogni anno. In Italia gli incroci guidati dalle leggi di Mendel furono applicati già nei primi decenni del Novecento da Nazareno Strampelli, che ottenne così nuove varietà di frumento.

7.4 Due caratteri insieme: l'assortimento indipendente

7.4.1 L'incrocio diibrido

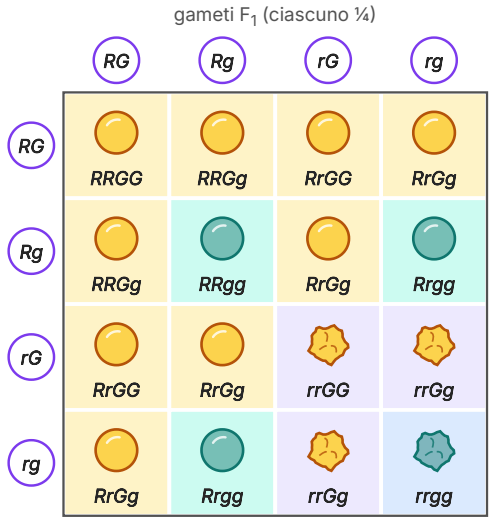
Dopo aver studiato un carattere alla volta, Mendel si chiese che cosa succede quando se ne seguono due insieme. Incrociò una linea pura a semi lisci e gialli (*RRGG*) con una linea pura a semi rugosi e verdi (*rrgg*). È un **incrocio diibrido**. Come previsto dalla legge della dominanza, tutti i semi della F_1 erano lisci e gialli, di genotipo *RrGg*.

Per la F_2 c'erano due possibilità. Se gli alleli ricevuti da un genitore restassero uniti, la F_1 produrrebbe solo gameti *RG* e *rg*, e la F_2 mostrerebbe solo i due fenotipi dei nonni, in rapporto 3 : 1. Se invece i due geni si trasmettessero indipendentemente, comparirebbero anche combinazioni nuove. Il risultato fu chiaro: su 556 semi della F_2, 315 erano lisci e gialli, 108 lisci e verdi, 101 rugosi e gialli e 32 rugosi e verdi. Due fenotipi su quattro, liscio-verde e rugoso-giallo, non esistevano né nei genitori né nei nonni.

Questi numeri si avvicinano al rapporto 9 : 3 : 3 : 1: su 556 semi il modello prevede 312,75 : 104,25 : 104,25 : 34,75. Inoltre, considerando un carattere alla volta, ritroviamo il 3 : 1: i lisci sono 315 + 108 = 423 e i rugosi 101 + 32 = 133 (3,18 : 1); i gialli sono 315 + 101 = 416 e i verdi 108 + 32 = 140 (2,97 : 1). Ogni carattere si comporta come se l'altro non esistesse.

7.4.2 La terza legge

Mendel concluse che i fattori di caratteri diversi si distribuiscono nei gameti in modo indipendente gli uni dagli altri. È la **legge dell'assortimento indipendente**, o terza legge di Mendel: *durante la formazione dei gameti, gli alleli di geni diversi si separano indipendentemente*. Una pianta *RrGg* forma quindi quattro tipi di gameti, *RG*, *Rg*, *rG* e *rg*, ciascuno con probabilità ¼. Il quadrato di Punnett diventa di 4 × 4 = 16 caselle, ugualmente probabili (Figura 7.5).



Fenotipi della F_2	attesi	Mendel
liscio giallo 9/16	312,75	**315**
liscio verde 3/16	104,25	**108**
rugoso giallo 3/16	104,25	**101**
rugoso verde 1/16	34,75	**32**
totale	556	**556**

Rapporto atteso 9 : 3 : 3 : 1
(valori attesi = frazione × 556)

Figura 7.5 Quadrato di Punnett dell'incrocio diibrido *RrGg* × *RrGg*. Le 16 caselle formano 9 genotipi diversi e 4 fenotipi, nel rapporto 9 : 3 : 3 : 1; a destra il confronto con i semi contati da Mendel.

La terza legge ha però un limite, che Mendel non poteva conoscere: vale per i geni che si trovano su cromosomi diversi (o molto lontani sullo stesso cromosoma). Geni vicini sullo stesso cromosoma tendono a essere ereditati insieme: li incontreremo nel prossimo capitolo.

ESEMPIO SVOLTO

Leggere il quadrato diibrido

Problema. Dall'incrocio *RrGg* × *RrGg*: (a) quale frazione dei semi è rugosa e gialla? (b) Quali genotipi hanno i semi lisci e verdi? (c) Quale frazione dei semi è omozigote per entrambi i geni?

Soluzione. (a) Nella Figura 7.5 i semi rugosi e gialli occupano 3 caselle (*rrGG* una volta, *rrGg* due volte): 3/16. (b) Liscio e verde richiede *gg* e almeno un *R*: *RRgg* (1 casella) e *Rrgg* (2 caselle). (c) Gli omozigoti per entrambi i geni sono *RRGG*, *RRgg*, *rrGG* e *rrgg*: 4 caselle, quindi 4/16 = ¼. Sono le caselle della diagonale.

IN SINTESI

Le tre leggi di Mendel

1. **Dominanza** (uniformità degli ibridi): da due linee pure diverse per un carattere nasce una F_1 uniforme, con la forma dominante.
2. **Segregazione**: i due alleli di un gene si separano nei gameti; ogni gamete ne porta uno solo.
3. **Assortimento indipendente**: gli alleli di geni diversi (su cromosomi diversi) si distribuiscono nei gameti indipendentemente gli uni dagli altri.

DA RICORDARE

I rapporti da riconoscere a colpo d'occhio. *Aa* × *Aa*: genotipi 1 : 2 : 1, fenotipi 3 : 1. *Aa* × *aa* (test-cross): 1 : 1. *AA* × *aa*: tutti *Aa*. *AaBb* × *AaBb*: fenotipi 9 : 3 : 3 : 1. *AaBb* × *aabb*: 1 : 1 : 1 : 1. Da questi rapporti si risale ai genotipi dei genitori.

7.5 La probabilità in genetica

7.5.1 Due regole per calcolare

La *probabilità* di un evento è il rapporto fra i casi favorevoli e i casi possibili, quando tutti i casi sono ugualmente probabili: un numero fra 0 (evento impossibile) e 1 (evento certo). Un eterozigote *Rr* forma gameti *R* e *r* come una moneta dà testa o croce: ciascuno con probabilità ½. Ogni fecondazione è un *evento indipendente*: il risultato di una non influenza le altre, come una moneta non «ricorda» i lanci precedenti.

Per combinare le probabilità bastano due regole. La **regola del prodotto**: la probabilità che si verifichino *insieme* due eventi indipendenti è il prodotto delle loro probabilità. Che un seme della F_2 sia *rr* richiede un gamete *r* dalla cellula uovo *e* uno dal polline: ½ × ½ = ¼. La **regola della somma**: la probabilità che si verifichi l'uno *o* l'altro di due eventi che si escludono a vicen-

da è la somma delle loro probabilità. Un seme della F_2 è eterozigote se riceve *R* dall'uovo e *r* dal polline (¼) *oppurer* dall'uovo e *R* dal polline (¼): ¼ + ¼ = ½.

La regola del prodotto rende inutili i quadrati troppo grandi. Poiché i geni su cromosomi diversi si assortiscono indipendentemente, si può calcolare ogni gene per conto suo e poi moltiplicare. In *RrGg* × *RrGg*, la probabilità di un seme rugoso (¼) e verde (¼) è ¼ × ¼ = 1/16, quella di un seme liscio (¾) e giallo (¾) è 9/16: proprio i valori del quadrato di 16 caselle.

ESEMPIO SVOLTO

Tre geni con la regola del prodotto

Problema. Si incrociano due piante *RrGgVv* (geni su cromosomi diversi). Qual è la probabilità di ottenere (a) una pianta *rrggvv*; (b) una pianta con il fenotipo dominante per tutti e tre i caratteri; (c) una pianta eterozigote per tutti e tre i geni?

Soluzione. Per ogni gene, *Aa* × *Aa* dà ¼ di omozigoti recessivi, ¾ di individui con fenotipo dominante e ½ di eterozigoti. (a) ¼ × ¼ × ¼ = 1/64. (b) ¾ × ¾ × ¾ = 27/64. (c) ½ × ½ × ½ = 1/8. Controllo: le 64 combinazioni di gameti (8 tipi per genitore) contengono 1 sola combinazione *rrggvv*, 27 con fenotipo tutto dominante e 8 tutte eterozigoti.

7.5.2 Rapporti attesi e rapporti osservati

Un rapporto come 3 : 1 è una *previsione statistica*, non una garanzia. Lo stesso vale per una moneta: in quattro lanci non escono sempre due teste e due croci. Pensa a un baccello con quattro semi prodotto da una pianta *Rr* autoimpollinata: la probabilità che siano tutti lisci è $(¾)^4$ = 81/256 ≈ 0,32, e quella di ottenere esattamente 3 lisci e 1 rugoso, il «3 : 1 perfetto», è soltanto 108/256 ≈ 0,42. Per questo Mendel lavorò su migliaia di semi: nei grandi numeri le fluttuazioni dovute al caso si compensano, e i rapporti osservati si avvicinano a quelli attesi.

ERRORE FREQUENTE

«Hanno già avuto tre figli con il carattere dominante, quindi il quarto avrà quello recessivo». No. Per due genitori eterozigoti *Aa* ogni figlio ha probabilità ¼ di essere *aa*, indipendentemente da quello che è successo prima: il caso non ha memoria. Il rapporto 3 : 1 descrive il comportamento medio di un grande numero di discendenti, non la composizione esatta di una famiglia o di un baccello.

ESPERIENZA DI LABORATORIO

Simulare la segregazione

Materiale: due sacchetti opachi; in ciascuno 20 fagioli bianchi e 20 fagioli neri (o perline di due colori), tutti della stessa forma e dimensione; un foglio per registrare i dati.

Procedimento: (1) ogni sacchetto rappresenta una pianta F_1 eterozigote *Gg*: i fagioli neri sono i gameti *G*, i bianchi i gameti *g*. (2) Senza guardare, estrai un fagiolo da ciascun sacchetto: la coppia è il genotipo di un discendente della F_2. Annotalo, rimetti i fagioli nei sacchetti e mescola. (3) Ripeti 40 volte. (4) Riunisci i risultati di tutti i gruppi della classe.

Sicurezza: nessun rischio; non mettere i fagioli in bocca.

Risultato atteso: circa ¼ *GG*, ½ *Gg* e ¼ *gg*, cioè circa 3 dominanti : 1 recessivo; i dati dei singoli gruppi si discostano dall'atteso più dei dati riuniti dell'intera classe.

Domande: perché i fagioli vanno rimessi nel sacchetto? Che cosa rappresenta l'estrazione dai due sacchetti? Il rapporto fra dominanti e recessivi del tuo gruppo o quello della classe: quale si avvicina di più a 3 : 1, e perché?

APPROFONDIMENTO

Approfondimento · Il test del chi-quadrato. Per decidere se uno scarto dall'atteso è dovuto al caso si usa il test del *chi-quadrato* (χ^2): si somma, per ogni classe, $(O - A)^2/A$, dove O è il numero osservato e A quello atteso. Per i semi lisci e rugosi di Mendel (7 324 in tutto) gli attesi sono 5 493 e 1 831; quindi $\chi^2 = 19^2/5\,493 + 19^2/1\,831 \approx 0{,}066 + 0{,}197 = 0{,}26$. Con due classi la soglia usata di solito è 3,84: sotto di essa lo scarto si attribuisce al caso (con un rischio di errore del 5 %). I dati di Mendel sono quindi pienamente compatibili con il 3 : 1.

7.6 La base cromosomica dell'ereditarietà

7.6.1 Fattori e cromosomi

Mendel aveva dedotto i fattori ereditari dai numeri, senza vederli. Negli anni in cui il suo lavoro restò dimenticato, il microscopio permise di osservare i cromosomi e di descrivere mitosi e meiosi. Dopo la riscoperta del 1900 alcuni biologi notarono che i cromosomi, nella meiosi, si comportano esattamente come i fattori di Mendel. Nel 1902–1903 lo statunitense Walter Sutton, studiando la meiosi di una cavalletta, e il tedesco Theodor Boveri, con esperimenti sugli embrioni di riccio di mare, proposero indipendentemente la **teoria cromosomica dell'ereditarietà**: *i geni si trovano sui cromosomi*.

Il parallelismo è evidente. I fattori sono a coppie in ogni individuo, uno di origine paterna e uno di origine materna; anche i cromosomi delle cellule diploidi sono a coppie di omologhi, uno di origine paterna e uno materna. Nei gameti c'è un solo fattore per carattere; nei gameti,

che sono aploidi, c'è un solo cromosoma di ciascuna coppia. La fecondazione ricostituisce le coppie di fattori, e ricostituisce il numero diploide di cromosomi.

7.6.2 Le leggi di Mendel nella meiosi

Ricordiamo ciò che abbiamo visto nel capitolo precedente. I due alleli di un gene occupano lo stesso locus sui due cromosomi omologhi di una coppia. Nella meiosi I gli omologhi si appaiano, si allineano sulla piastra equatoriale e poi, nell'anafase I, si separano verso i poli opposti; nella meiosi II si separano i cromatidi fratelli. Ecco la spiegazione delle tre leggi.

- **Segregazione.** Nell'anafase I i due omologhi di una pianta *Rr* vanno in cellule diverse: metà dei gameti riceve il cromosoma con *R*, metà quello con *r*.
- **Assortimento indipendente.** Nella metafase I ogni coppia di omologhi si orienta sul fuso a caso, indipendentemente dalle altre coppie. In una pianta *RrGg*, con i due geni su coppie diverse, *R* può finire nello stesso gamete di *G* oppure di *g* con la stessa probabilità: si formano quattro tipi di gameti in uguale proporzione (Figura 7.6).
- **Dominanza.** È l'unica delle tre leggi che non dipende dai cromosomi: dipende da che cosa fanno i due alleli nella cellula, e vedremo nel prossimo capitolo che non è sempre completa.

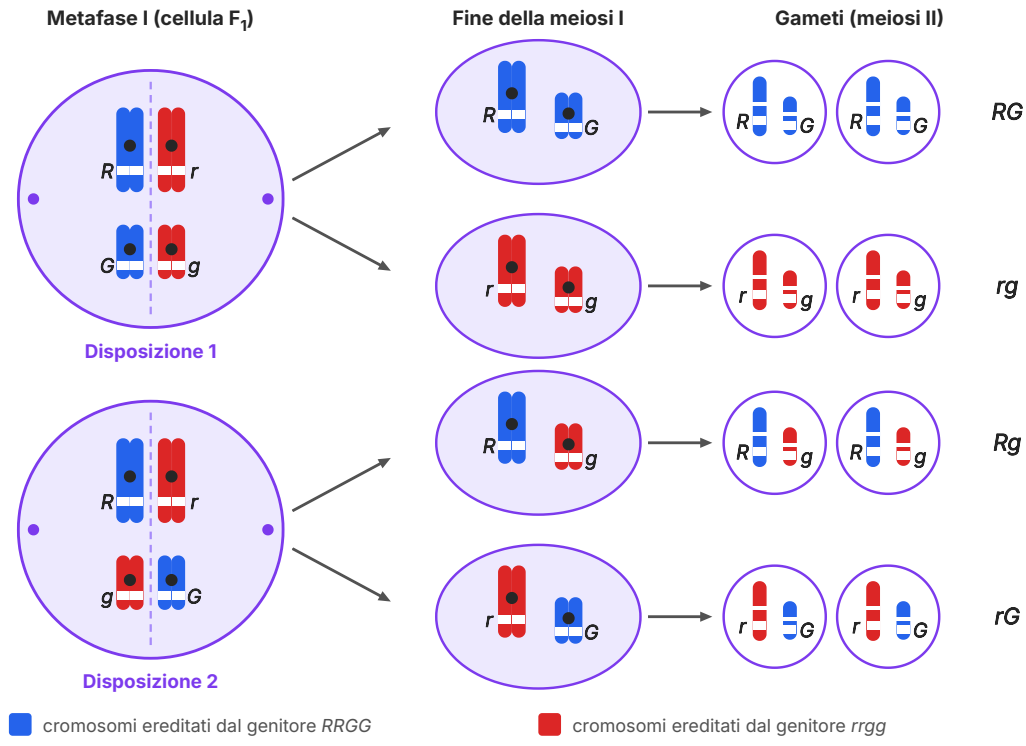


Figura 7.6 La meiosi spiega la segregazione e l'assortimento indipendente in una pianta *RrGg* (2n = 4: una coppia di omologhi lunghi con il gene *R*, una coppia corta con il gene *G*). Nella metafase I le due coppie si orientano a caso, nell'una o nell'altra disposizione; ogni disposizione produce due tipi di gameti. Schema non in scala; si trascura il crossing-over.

Nell'uomo le coppie di cromosomi sono 23, e come hai visto nel capitolo precedente le loro disposizioni possibili nella metafase I danno 2^{23}, cioè circa 8,4 milioni, combinazioni diverse nei gameti: l'assortimento indipendente è una delle grandi fonti della variabilità fra fratelli. La teoria cromosomica fu confermata pochi anni dopo da Thomas Hunt Morgan con i moscerini della frutta, come vedremo nel prossimo capitolo. Che un gene sia un tratto di DNA, e come un allele determini un fenotipo, lo studierai nel secondo biennio.

SINTESI

- Prima di Mendel si pensava che i caratteri dei genitori si **mescolassero** nei figli; questa ipotesi non spiega la ricomparsa di un carattere dopo una generazione.
- Gregor Mendel (1822–1884) condusse a Brno, fra il 1856 e il 1863, esperimenti sul **pisello**, pubblicati nel 1866 e riscoperti nel 1900 da de Vries, Correns e Tschermak.
- Il suo metodo: **linee pure**, un carattere alla volta, incroci controllati, grandi numeri, analisi dei **rapporti numerici** nelle generazioni P, F_1 e F_2.
- **Legge della dominanza**: da due linee pure diverse nasce una F_1 uniforme, che mostra la forma dominante.
- **Legge della segregazione**: i due alleli di un gene si separano nei gameti; nella F_2 di un incrocio monoibrido i fenotipi sono 3 : 1 e i genotipi 1 : 2 : 1.
- **Gene**: unità ereditaria; **alleli**: sue forme alternative; **omozigote** (*AA*, *aa*) ed **eterozigote** (*Aa*); **genotipo** (gli alleli) e **fenotipo** (l'aspetto).
- Il **quadrato di Punnett** prevede i risultati di un incrocio; il **test-cross** con un omozigote recessivo rivela se un individuo dominante è *AA* o *Aa*.
- **Legge dell'assortimento indipendente**: gli alleli di geni su cromosomi diversi si distribuiscono nei gameti indipendentemente; nella F_2 diibrida i fenotipi sono 9 : 3 : 3 : 1.
- Le probabilità si combinano con la **regola del prodotto** (eventi indipendenti che avvengono insieme) e con la **regola della somma** (eventi che si escludono a vicenda).
- I rapporti di Mendel sono **previsioni statistiche**: nei piccoli campioni gli scarti dovuti al caso sono grandi, e ogni fecondazione è un evento indipendente.
- La **teoria cromosomica** (Sutton e Boveri, 1902–1903) colloca i geni sui cromosomi: la separazione degli omologhi nell'anafase I spiega la segregazione, il loro orientamento casuale nella metafase I l'assortimento indipendente.

ESERCIZI

Comprendere e ricordare

1. ● Mendel scelse il pisello soprattutto perché:
   - **A.** produce pochi semi, facili da contare
   - **B.** si autoimpollina, ma si può anche incrociare a mano in modo controllato
   - **C.** ha fiori grandi e colorati che attirano molti insetti impollinatori
   - **D.** i suoi caratteri presentano molte forme intermedie

2. ● Una pianta di genotipo *Rr* è:
   - **A.** omozigote dominante
   - **B.** omozigote recessivo
   - **C.** eterozigote
   - **D.** una linea pura

3. ● Incrociando una linea pura a semi lisci con una linea pura a semi rugosi, la F_1 è formata da:
   - **A.** semi tutti lisci
   - **B.** 3 semi lisci ogni seme rugoso
   - **C.** metà semi lisci e metà rugosi
   - **D.** semi con forma intermedia

4. ● Il fenotipo è:
   - **A.** la coppia di alleli che un individuo possiede per un gene
   - **B.** la posizione di un gene su un cromosoma
   - **C.** una delle forme alternative di un gene
   - **D.** l'aspetto osservabile di un carattere

5. ●● Nell'incrocio *Rr* × *Rr*, la frazione dei discendenti omozigoti (dominanti o recessivi) è:
   - **A.** ¼
   - **B.** ½
   - **C.** ¾
   - **D.** 1

6. ● Quale incrocio dà discendenti con due fenotipi in rapporto 1 : 1?
   - **A.** *AA* × *aa*
   - **B.** *Aa* × *Aa*
   - **C.** *Aa* × *aa*
   - **D.** *AA* × *Aa*

7. ●● Quanti tipi di gameti forma una pianta *RrGg*, se i due geni si trovano su cromosomi diversi?
   - **A.** 4
   - **B.** 2
   - **C.** 1
   - **D.** 16

8. ●● Nella meiosi, la segregazione dei due alleli di un gene corrisponde:
   - **A.** alla separazione dei cromatidi fratelli nella meiosi II
   - **B.** alla separazione dei cromosomi omologhi nell'anafase I
   - **C.** alla copiatura del DNA nella fase S
   - **D.** alla formazione del fuso nella profase I

9. ●●● Nell'incrocio *RrGg* × *RrGg*, la frazione di semi lisci e verdi è:
   A. 1/16
   B. 9/16
   C. 3/8
   D. 3/16

Vero o falso

10. ● Mendel interpretò i suoi risultati sapendo che i fattori ereditari si trovano sui cromosomi.

11. ● Un allele recessivo può essere presente in un individuo senza manifestarsi nel fenotipo.

12. ● Un allele dominante è sempre il più frequente in una popolazione.

13. ●● Nella F_2 di un incrocio monoibrido, due terzi degli individui con il fenotipo dominante sono eterozigoti.

14. ●● Se due genitori *Aa* hanno già avuto tre figli con il fenotipo dominante, il quarto figlio sarà sicuramente *aa*.

15. ●●● La legge dell'assortimento indipendente vale per qualsiasi coppia di geni, anche se si trovano vicini sullo stesso cromosoma.

Applicare

16. ● Si incrocia una linea pura di pisello a fiori viola (*VV*) con una linea pura a fiori bianchi (*vv*). Indica genotipi e fenotipi della F_1 e, con un quadrato di Punnett, le proporzioni di genotipi e fenotipi nella F_2.

17. ● Nella F_2 per il colore del baccello Mendel contò 428 baccelli verdi e 152 gialli. Calcola il rapporto fra i due numeri (due cifre decimali) e indica quale forma è dominante.

18. ●● Una pianta dal seme liscio, incrociata con una pianta *rr*, produce 38 semi lisci e 41 semi rugosi. Qual è il genotipo della pianta liscia? Quale rapporto ti aspettavi e quale hai osservato?

19. ● Da una F_2 monoibrida (*Rr* × *Rr*) si ottengono 400 semi. Quanti semi rugosi ti aspetti? Quanti semi lisci eterozigoti? Quanti lisci omozigoti?

20. ●● Due piante di pisello a fusto alto, incrociate fra loro, danno 120 discendenti: circa 90 alti e 30 bassi. Indica con *A*/*a* gli alleli, scrivi i genotipi dei genitori e spiega il ragionamento.

21. ●● Una pianta *RrGg* viene incrociata con una pianta *rrgg*. Quali gameti produce ciascuna pianta? Quali fenotipi compaiono nella discendenza e in quale rapporto?

22. ●●● Si incrociano due piante *AaBbCc* (tre geni su cromosomi diversi). Calcola la probabilità di ottenere: (a) una pianta *aabbcc*; (b) una pianta con fenotipo dominante per tutti e tre i caratteri; (c) una pianta *AaBbCc*.

23. ●●● Un baccello prodotto da una pianta *Rr* autoimpollinata contiene 5 semi. Qual è la probabilità che siano tutti lisci? E che almeno uno sia rugoso? (Esprimi i risultati come frazione e come numero decimale.)

Leggere dati e figure

24. ● Usa la Tabella 7.1. Somma tutti i semi o le piante con fenotipo dominante e tutti quelli con fenotipo recessivo, per i sette caratteri insieme, e calcola il rapporto. Perché si avvicina a 3 : 1 più di alcuni dei rapporti dei singoli caratteri?

25. ●● Osserva la Figura 7.5. (a) In quante caselle compare il genotipo *RrGg*? (b) In quante caselle il seme è rugoso e giallo? (c) Quanti genotipi diversi compaiono nelle 16 caselle?

26. ●●● Osserva la Figura 7.6. (a) Quanti cromosomi e quanti cromatidi ci sono nella cellula in metafase I? (b) Quanti cromosomi ha ogni gamete? (c) Se i geni *R* e *G* si trovassero sullo stesso cromosoma, molto vicini (senza crossing-over fra loro), quali gameti formerebbe la pianta *RrGg* nata da genitori *RRGG* e *rrgg*?

Indagare e argomentare

27. ●● Spiega perché l'ipotesi della mescolanza non può spiegare i risultati della F_2 di Mendel, mentre il suo modello dei fattori discreti sì.

28. ●● Una pianta di pisello ha fiori assiali (forma dominante). Progetta un esperimento per stabilire se appartiene a una linea pura: indica l'incrocio, la variabile osservata, il controllo, il numero di discendenti che ti sembra necessario e i risultati attesi nei due casi.

29. ●●● Prima di Mendel molti botanici avevano incrociato piante senza scoprire regole generali. Quali scelte del suo metodo furono decisive? Quali limiti avrebbe incontrato se avesse studiato caratteri come la statura delle persone, che variano in modo continuo?

Approfondimento

30. ●●● (Approfondimento) Per il colore del seme Mendel contò 6 022 semi gialli e 2 001 verdi. Calcola i valori attesi secondo il rapporto 3 : 1 e il valore di χ^2. Lo scarto è compatibile con il caso (soglia 3,84)?

PER APPROFONDIRE

- [MEN] G. Mendel, *Versuche über Pflanzen-Hybriden* (1866): l'articolo originale, breve e leggibile; ne esistono traduzioni in molte lingue, anche online.
- [CAM] L. A. Urry e altri, *Campbell Biology*: il capitolo su Mendel e il concetto di gene, con molti esercizi sugli incroci.
- [SAD] D. Sadava e altri, *Life: The Science of Biology*: i capitoli sulla genetica mendeliana e sulla teoria cromosomica.

Glossario del capitolo

Allele
Ciascuna delle forme alternative di uno stesso gene (per esempio *R* e *r*).

Autoimpollinazione
Trasferimento del polline sullo stigma dello stesso fiore o della stessa pianta.

Dominante
Allele, o forma di un carattere, che si manifesta anche nell'eterozigote.

Eterozigote
Individuo con due alleli diversi per un gene (*Aa*).

Fenotipo
Aspetto osservabile di un carattere, risultato del genotipo e, in parte, dell'ambiente.

Gene
Unità ereditaria che controlla un carattere e occupa un locus preciso su un cromosoma.

Generazione parentale (P)
I genitori di partenza di un incrocio; i loro figli formano la F_1, i figli della F_1 la F_2.

Genotipo
Combinazione di alleli che un individuo possiede per uno o più geni.

Ibrido
In genetica mendeliana, discendente di due linee pure che differiscono per uno o più caratteri.

Legge dell'assortimento indipendente
Gli alleli di geni diversi, su cromosomi diversi, si distribuiscono nei gameti indipendentemente gli uni dagli altri (terza legge di Mendel).

Legge della dominanza
Da due linee pure diverse per un carattere nasce una F_1 uniforme che mostra la forma dominante (prima legge di Mendel).

Legge della segregazione
I due alleli di un gene si separano durante la formazione dei gameti, e ogni gamete ne riceve uno solo (seconda legge di Mendel).

Linea pura
Gruppo di individui omozigoti che, incrociati fra loro, danno per generazioni discendenti uguali per il carattere studiato.

Locus
Posizione occupata da un gene su un cromosoma (plurale *loci*).

Omozigote
Individuo con due alleli uguali per un gene (*AA* o *aa*).

Quadrato di Punnett
Tabella a doppia entrata che combina i gameti di due genitori per prevedere genotipi e fenotipi dei discendenti.

Recessivo
Allele, o forma di un carattere, che si manifesta solo nell'omozigote (*aa*).

Regola del prodotto
La probabilità che due eventi indipendenti avvengano insieme è il prodotto delle loro probabilità.

Teoria cromosomica dell'ereditarietà
Teoria di Sutton e Boveri (1902–1903) secondo cui i geni si trovano sui cromosomi.

Test-cross
Incrocio di un individuo con fenotipo dominante con un omozigote recessivo, per stabilirne il genotipo.

Soluzioni

1. B. Il fiore del pisello si autoimpollina, ma lo sperimentatore può asportare gli stami e impollinarlo a mano, scegliendo i genitori.

2. C. Ha due alleli diversi.

3. A. Legge della dominanza: la F_1 è uniforme e mostra la forma dominante.

4. D. Il fenotipo è ciò che si osserva; la coppia di alleli è il genotipo, la posizione è il locus, la forma alternativa è l'allele.

5. B. ¼ *RR* + ¼ *rr* = ½ (regola della somma).

6. C. *Aa* × *aa* dà ½ *Aa* (dominante) e ½ *aa* (recessivo). *AA* × *Aa* dà genotipi 1 : 1 ma un solo fenotipo.

7. A. *RG*, *Rg*, *rG*, *rg*, ciascuno con probabilità ¼.

8. B. Gli alleli si trovano sui due omologhi, che si separano nell'anafase I.

9. D. Liscio (¾) × verde (¼) = 3/16.

10. F. Mendel parlò solo di «fattori» dedotti dai numeri; la teoria cromosomica fu proposta da Sutton e Boveri nel 1902–1903.

11. V. In un eterozigote *Aa* l'allele *a* è presente ma il fenotipo è dominante.

12. F. La dominanza riguarda il fenotipo dell'eterozigote, non la frequenza: un allele dominante può essere raro.

13. V. Fra i dominanti (¾) gli eterozigoti sono ½: (½) : (¾) = ⅔.

14. F. Ogni figlio ha probabilità ¼ di essere *aa*, qualunque sia stato l'esito delle nascite precedenti.

15. F. Vale per geni su cromosomi diversi (o molto lontani); geni vicini sullo stesso cromosoma tendono a essere ereditati insieme.

16. F_1: tutte *Vv*, a fiori viola. F_2 (*Vv* × *Vv*): ¼ *VV*, ½ *Vv*, ¼ *vv* (1 : 2 : 1); fenotipi ¾ viola, ¼ bianchi (3 : 1).

17. 428 : 152 = 2,82 : 1, vicino a 3 : 1. È dominante la forma più numerosa nella F_2, il baccello verde.

18. Compaiono semi rugosi (*rr*), quindi la pianta liscia ha fornito anche gameti *r*: è *Rr*. Atteso 1 : 1; osservato 38 : 41 ≈ 0,93 : 1, scarto dovuto al caso.

19. Rugosi ¼ × 400 = 100; lisci eterozigoti ½ × 400 = 200; lisci omozigoti ¼ × 400 = 100.

20. Il rapporto 90 : 30 = 3 : 1 compare solo nell'incrocio fra due eterozigoti: i genitori sono entrambi *Aa*. L'allele per il fusto alto (*A*) è dominante; i discendenti bassi sono *aa* e hanno ricevuto un *a* da ciascun genitore.

21. *RrGg* forma *RG*, *Rg*, *rG*, *rg* (¼ ciascuno); *rrgg* forma solo *rg*. Discendenti: *RrGg* liscio giallo, *Rrgg* liscio verde, *rrGg* rugoso giallo, *rrgg* rugoso verde, in rapporto 1 : 1 : 1 : 1.

22. (a) ¼ × ¼ × ¼ = 1/64. (b) ¾ × ¾ × ¾ = 27/64. (c) ½ × ½ × ½ = 1/8.

23. Tutti lisci: $(¾)^5$ = 243/1 024 ≈ 0,237. Almeno uno rugoso: 1 − 243/1 024 = 781/1 024 ≈ 0,763.

24. Dominanti: 5 474 + 6 022 + 705 + 882 + 428 + 651 + 787 = 14 949; recessivi: 1 850 + 2 001 + 224 + 299 + 152 + 207 + 277 = 5 010. Rapporto 14 949 : 5 010 = 2,98 : 1. Sommando quasi 20 000 osservazioni gli scarti casuali dei singoli caratteri (alcuni in eccesso, altri in difetto) si compensano: più grande è il campione, più il rapporto osservato si avvicina a quello atteso.

25. (a) 4 caselle (4/16 = ¼). (b) 3 caselle: *rrGG* e due volte *rrGg*. (c) 9 genotipi: *RRGG*, *RRGg*, *RRgg*, *RrGG*, *RrGg*, *Rrgg*, *rrGG*, *rrGg*, *rrgg*.

26. (a) 4 cromosomi duplicati, cioè 8 cromatidi (2n = 4). (b) 2 cromosomi (n = 2), uno per coppia. (c) I due alleli ricevuti da ciascun genitore resterebbero sullo stesso cromosoma: *R* con *G* (dal genitore *RRGG*) e *r* con *g* (dal genitore *rrgg*). Si formerebbero solo i gameti *RG* e *rg*, ciascuno con probabilità ½.

27. *Traccia di risposta.* Con la mescolanza la F_1 dovrebbe essere intermedia e la F_2 simile alla F_1: il carattere rugoso, una volta «diluito», non potrebbe

tornare identico. Invece la F_1 è tutta liscia e nella F_2 ricompaiono semi rugosi identici a quelli del nonno, in un quarto dei casi. Il modello di Mendel spiega entrambi i fatti: il fattore *r* resta intatto e nascosto nella F_1*Rr*, si separa da *R* nei gameti e torna visibile negli zigoti *rr*, che si formano con probabilità ½ × ½ = ¼.

28. *Traccia di risposta.* Test-cross: incrociare la pianta, di genotipo ignoto (*AA* o *Aa*), con una pianta a fiori terminali (*aa*, linea pura). Variabile osservata: posizione dei fiori nei discendenti. Controllo: lasciare autoimpollinare alcune piante *aa* per verificare che diano solo fiori terminali, e impedire impollinazioni casuali asportando gli stami. Serve un numero di discendenti abbastanza grande (alcune decine): se la pianta fosse *Aa*, la probabilità di ottenere per caso solo piante assiali è ½ per ogni discendente, cioè con 10 discendenti $(½)^{10} \approx 0{,}001$. Risultati attesi: tutti assiali se *AA* (linea pura); circa metà assiali e metà terminali se *Aa*.

29. *Traccia di risposta.* Scelte decisive: linee pure verificate; un carattere alla volta; caratteri con due forme nette; incroci controllati e reciproci; molte generazioni e migliaia di individui contati; analisi matematica dei rapporti e verifica delle previsioni (autoimpollinazione della F_2, test-cross). Con un carattere continuo come la statura umana non si possono formare classi nette, la statura dipende da molti geni e dall'ambiente, non si possono fare incroci controllati e le famiglie sono piccole: i rapporti semplici non emergerebbero.

30. Totale 8 023; attesi ¾ × 8 023 = 6 017,25 gialli e ¼ × 8 023 = 2 005,75 verdi. $\chi^2 = 4{,}75^2/6\,017{,}25 + 4{,}75^2/2\,005{,}75 \approx 0{,}0037 + 0{,}0112 = 0{,}015$. Molto minore di 3,84: lo scarto è pienamente compatibile con il caso.