

- 4.30. La seguente serie di genotipi è solo una delle numerose possibili soluzioni: $aaB-$ (III1, 2, 3, 4, 5, 6), $A-$ o bb o ambedue (III1), $a--$ (II1, 2), $aaBb$ (I3, 4, II2, 3), $aabb$ (II4, III7, 8)
- 4.31. La seguente serie di genotipi è solo una delle numerose possibili soluzioni: $AaB-$ (II1, 2), $A-Bb$ (I3, 4), $A-B-$ (II1, 4, 5), $aaB-$ (II2), $Aabb$ (III3), $AaBb$ (III1, 2, 3), aa o bb o ambedue (III4, 5)
- 4.32. (a) 3 (b) P: $AABBCC \times aabbcc$; F_1 : $AaBbCc$
- 4.33. 27 topi con pelo tutto nero : 9 con pelo nero a chiazze : 9 con pelo tutto marrone : 3 con pelo marrone a chiazze : 16 albini
- 4.34. (a) 27 piante con aleurone colorato : 37 con aleurone incolore (b) $\frac{1}{37}$ (c) $\frac{1}{27}AACcRR$: $\frac{2}{27}AACcRr$: $\frac{2}{27}AACcRR$: $\frac{4}{27}AACcRr$: $\frac{4}{27}AACcRR$: $\frac{8}{27}AACcRr$
- 4.35. (a) il 25% (b) F_1 : cipolle tutte con bulbo bianco; F_2 : 52 cipolle con bulbo bianco : 9 con bulbo rosso : 3 con bulbo giallo
- 4.36. (a) 9 piante con aleurone colorato : 55 con aleurone incolore (b) $\frac{48}{55}$ (c) $\frac{16}{81}$
- 4.37. (a) Il gene per la talassemia è dominante sul suo allele normale, causando solo una blanda anemia quando è allo stato eterozigote, mentre è letale quando è allo stato omozigote (b) il 75% (c) il 56,25%
- 4.38. (a) Sono implicati 3 loci; uno possiede un inibitore dominante del colore ($I-$) e gli altri due possiedono diversi inibitori recessivi del colore (cc e oo). Solo il genotipo $iiC-O-$ produce polli con piumaggio colorato; tutti gli altri genotipi producono piumaggio bianco. (b) White Leghorn ($CCOOII$), White Wyandotte ($ccOOii$), White Silkie ($CCooii$) (c) 55 polli con piumaggio bianco : 9 con piumaggio colorato (d) $\frac{20}{55}$
- 4.39. (a) Tre coppie di fattori contribuiscono al colore del seme: R = seme colorato, r = seme incolore; Pr = color porpora, pr = rosso; Y = giallo, y = bianco. Il locus R ha un'epistasi recessiva sul locus Pr (da cui il rapporto 9:3:4). Cioè il gene dominante R è necessario perché qualunque colore venga prodotto dagli alleli del locus Pr . Il locus R presenta un'epistasi dominante sul locus Y (da cui il rapporto 12:3:1) e cioè la segregazione degli alleli nel locus Y si può esprimere solamente nei semi incolore (rr). Primo incrocio $RrPrprYy \times RrPrprYy = 9:3:3:1$. Secondo incrocio $RrPrprYy \times RrPrprYy = 12:3:1$. Terzo incrocio $RrPrprYy \times RrPrpryy = 9:3:4$. (b) Primo incrocio: 1 pianta con aleurone color porpora : 1 con aleurone rosso : 1 con aleurone giallo : 1 con aleurone bianco. Secondo incrocio: 2 piante con aleurone rosso : 1 con aleurone giallo : 1 con aleurone bianco. Terzo incrocio: 2 piante con aleurone bianco : 1 con aleurone rosso : 1 con aleurone color porpora. (c) $\frac{9}{16}$ piante con aleurone color porpora : $\frac{3}{16}$ con aleurone rosso : $\frac{1}{8}$ con aleurone giallo : $\frac{1}{8}$ con aleurone bianco
- 4.40. (a) F_1 : tutte le piante con aleurone colorato; F_2 : $\frac{81}{256}$ piante con aleurone colorato : $\frac{175}{256}$ con aleurone incolore (b) il 19,75% (c) il 4% (d) 2 (e) 3 (f) il 93,75%

La genetica del sesso

L'IMPORTANZA DEL SESSO

Forse siamo troppo abituati a parlare di sesso pensando ai maschi e alle femmine della nostra specie o delle specie di animali domestici, ma anche le piante hanno un sesso; per lo meno sappiamo che, nel fiore, ci sono parti maschili e femminili. Non tutti gli organismi, tuttavia, possiedono solo due sessi: alcune delle forme inferiori di vita animale e vegetale possono avere diversi sessi. Per esempio, in una varietà del protozoo ciliato *Paramecium bursaria* vi sono otto sessi o "tipi di incrocio" (*mating types*), tutti morfologicamente identici. Ogni tipo d'incrocio è fisiologicamente incapace di coniugarsi con un tipo uguale, ma può scambiare materiale genetico con qualunque degli altri sette tipi all'interno della stessa varietà. Nella massima parte degli organismi superiori, il numero dei sessi si è ridotto solamente a due: essi possono risiedere in individui diversi o all'interno di uno stesso individuo. Un animale che possiede organi riproduttivi tanto maschili quanto femminili viene abitualmente definito *ermafrodito*. Per le piante in cui i fiori con stami (maschili) e con pistilli (femminili) si trovano sulla stessa pianta, il termine preferito è *monoiche*. La maggior parte delle angiosperme ha tanto le parti maschili quanto quelle femminili all'interno dello stesso fiore (fiore perfetto), mentre relativamente poche sono *dioiche*, e cioè hanno gli elementi maschili e femminili in individui diversi. Fra le piante comunemente coltivate che sono dioiche si ricordano gli asparagi, la palma da datteri, la canapa, il luppolo e gli spinaci.

Ha relativamente poca importanza che ci siano o no due o più sessi e se questi sessi risiedono negli stessi individui o in individui diversi. L'importanza del sesso in sé è che si tratta di un meccanismo che provvede alla grande variabilità genetica che caratterizza la maggior parte delle popolazioni naturali. Il processo evolutivo della selezione naturale dipende da questa variabilità per fornire la materia prima dalla quale i tipi meglio adattati sopravvivono per riprodurre il loro genere. Molti meccanismi sussidiari si sono poi evoluti per assicurare la fecondazione incrociata nella maggior parte delle specie come mezzo per generare in ciascuna generazione nuove combinazioni genetiche.

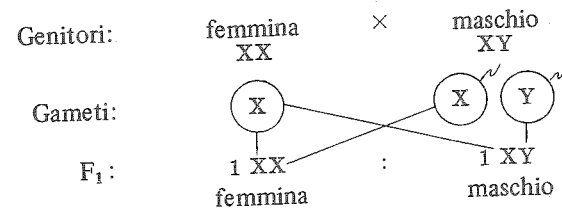
I MECCANISMI DI DETERMINAZIONE DEL SESSO

La maggior parte dei meccanismi per la determinazione del sesso sono sotto controllo genetico e possono venire classificati in una delle seguenti categorie.

1. I meccanismi basati sul cromosoma del sesso.

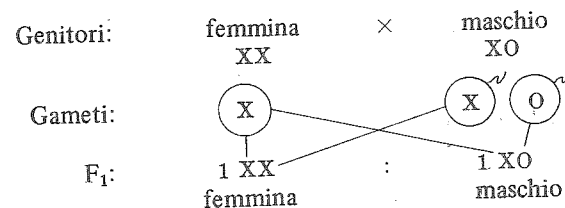
- (a) I maschi eterogametici. Nell'uomo, e pare in tutti gli altri mammiferi, la presenza del cromosoma Y può determinare una tendenza verso la mascolinità. I maschi normali sono XY dal punto di vista cromosomico e le femmine XX. Ciò produce un rapporto tra i sessi di 1:1 in ciascuna generazione. Dal momento che il maschio produce due tipi di gameti, per quanto riguarda i cromosomi sessuali, si dice che è il sesso *eterogametico*. La femmina, che produce solo un tipo di gameti, è il sesso *omogametico*. Questo modo di determinare il sesso viene normalmente definito metodo XY.

Esempio 5.1. Metodo XY di determinazione del sesso.



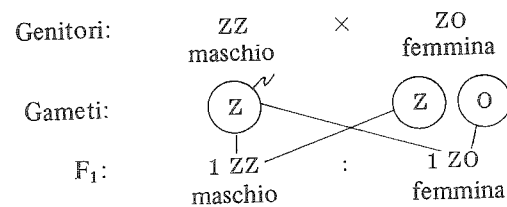
In taluni insetti, specialmente in quelli delle classi Emitteri (le vere cimici) e Ortoteri (cavallette e scarafaggi), i maschi sono sempre eterogametici, ma producono o spermatozoi portatori di X o gameti senza un cromosoma sessuale. Cioè, nei maschi di questa specie, il cromosoma X non ha nessun partner omologo perché non vi è cromosoma Y. Così i maschi hanno un numero cromosomico dispari. La condizione un X e due X determina rispettivamente il sesso maschile e il sesso femminile. Se il cromosoma X singolo del maschio è sempre incluso in uno dei due tipi di gameti formati, allora nella progenie si produce un rapporto tra i sessi di 1 : 1. Questo modo di determinazione sessuale viene comunemente definito metodo XO in cui 0 simbolizza la mancanza di un cromosoma analogo all'Y del sistema XY.

Esempio 5.2. Metodo XO di determinazione del sesso.

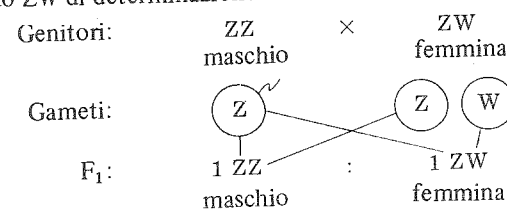


(b) **Le femmine eterogametiche.** Questo metodo di determinazione sessuale si trova in un gruppo relativamente esteso di animali fra cui le farfalle diurne e notturne, le mosche friggane, il baco da seta e alcuni uccelli e pesci. Le condizioni uno X e due X in queste specie determinano rispettivamente il sesso femminile e il sesso maschile. Le femmine di talune specie (per esempio del gallo domestico) hanno un cromosoma simile a quello Y dell'uomo. In questi casi, i cromosomi sono indicati certe volte con Z e W invece che con X e Y rispettivamente, al fine di richiamare l'attenzione sul fatto che la femmina (ZW) è il sesso eterogametico e il maschio (ZZ) l'omogametico. Le femmine di altre specie non hanno alcun cromosoma sessuale, come del resto nel caso del meccanismo X 0 di determinazione del sesso, discusso prima. Per sottolineare questa differenza, i simboli ZZ e Z0 possono venire usati per indicare rispettivamente i maschi e le femmine. In entrambi i casi è atteso un rapporto di 1 : 1.

Esempio 5.3. Metodo Z0 di determinazione del sesso.



Esempio 5.4. Metodo ZW di determinazione del sesso.



Il cromosoma W delle galline non è un elemento decisivo di determinazione del sesso femminile. Studi recenti indicano che la determinazione del sesso nei polli, e probabilmente negli uccelli in generale, è simile a quella in *Drosophila*, cioè dipende dal rapporto tra i cromosomi Z e il numero della serie di autosomi (vedi il paragrafo successivo sull'equilibrio genetico).

2. L'equilibrio genetico.

La presenza del cromosoma Y nella *Drosophila*, sebbene sia essenziale per la fertilità maschile, pare non abbia niente a che vedere con la determinazione del sesso. Invece i fattori della mascolinità che risiedono in tutti gli autosomi vengono "soppesati" con i fattori per la femminilità che risiedono sul cromosoma (o sui cromosomi) X. Se ciascuna serie aploide di autosomi è portatrice di fattori con un valore per la determinazione del sesso maschile uguale a 1, allora ciascun cromosoma X è portatore di fattori con un valore per la determinazione del sesso femminile uguale a 1. Si ammetta che A rappresenti una serie aploide di autosomi. In un maschio normale (AAXY) i determinanti maschile : femminile sono nel rapporto di 2 : 1½ e quindi la bilancia pende in favore della mascolinità. Una femmina normale (AAXX) ha un rapporto maschile : femminile di 2 : 3 e quindi la bilancia pende in favore della femminilità. Diverse combinazioni anomale di cromosomi hanno confermato tale ipotesi. Per esempio, un individuo con tre serie di autosomi e due cromosomi X ha un rapporto di 3 : 3, il che rende neutro il suo sesso genetico e, fenotipicamente, si presenta come un intersesso sterile.

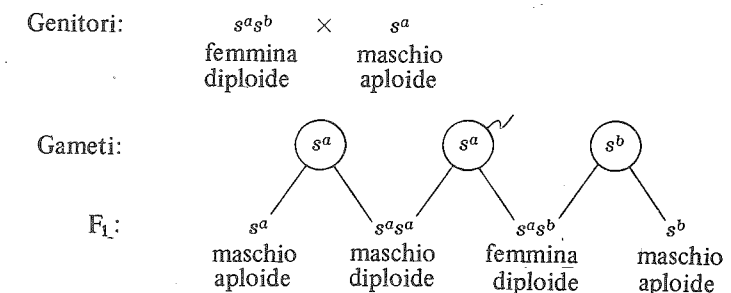
3. L'aploidia.

È noto che i maschi delle api si sviluppano per partenogenesi da uova non fecondate (arrotocchia) e sono quindi aploidi. Le femmine (tanto le operaie quanto la regina) hanno origine da uova fecondate (diploidi). I cromosomi sessuali non sono implicati in questo meccanismo di determinazione del sesso caratteristico degli insetti dell'ordine imenotteri, comprendente tra l'altro le formiche, le api, le vespe. La quantità e la qualità di cibo a disposizione della larva diploide determina se quella femmina diventerà una sterile operaia o una regina feconda. Quindi, in questo caso, l'ambiente determina la sterilità o la fecondità, ma non altera il sesso determinato geneticamente. Il rapporto tra i sessi nella prole è sotto il controllo della regina: la maggior parte delle uova deposte nell'arnia verranno fecondate e si svilupperanno in femmine operaie. Quelle uova che la regina sceglie di non fecondare (con la sua riserva di sperma presente nel ricettacolo seminale) si svilupperanno in maschi aploidi fertili. Normalmente l'ape regina si accoppia una sola volta in tutta la sua vita.

4. Gli effetti di un gene singolo.

(a) **I fattori sessuali complementari.** Si sa di almeno due membri dell'ordine degli insetti imenotteri che producono maschi per omozigosi in corrispondenza di un singolo locus e per aploidia. Ciò è stato confermato per la piccola vespa parassita *Bracon hebetor* (spesso chiamata *Habrobracon juglandis*) e più di recente per le api. Nel *Bracon* si conoscono almeno nove alleli sessuali in questo locus ed essi possono essere rappresentati con $s^a, s^b, s^c, \dots, s^i$. Tutte le femmine devono essere eterozigoti come $s^a s^b, s^a s^c, s^a s^i$, ecc. Se un individuo è omozigote per qualcuno dei seguenti alleli $s^a s^a, s^c s^c$, ecc., si sviluppa in un maschio diploide (normalmente sterile). I maschi aploidi, naturalmente, porteranno solo uno degli alleli in questo locus, e cioè s^a, s^c, s^i , ecc.

Esempio 5.5.



Nella progenie diploide si attende il rapporto 1 maschio $s^a s^a$: 1 femmina $s^a s^b$. Nella progenie aploide 1 maschio s^a : 1 maschio s^b .

(b) Il gene "trasformatore" della *Drosophila*. Un gene recessivo (*tra*) sul cromosoma III della *Drosophila*, quando è omozigote, trasforma una femmina diploide in un maschio sterile. Gli individui X/X, *tra/tra* assomigliano a maschi normali nella morfologia interna ed esterna ad eccezione del fatto che i testicoli sono di dimensioni molto ridotte. Il gene non ha effetto sui maschi normali. La sua presenza può alterare considerevolmente il rapporto tra i sessi (si veda il problema 5.1.). L'importanza di questo tipo di geni sta nel fatto che un meccanismo di determinazione sessuale basato su numerosi geni in tutto il genoma può venire chiaramente annullato dalla sostituzione di un singolo gene.

(c) "Tipo d'incrocio" nei microrganismi. In microrganismi come l'alga *Chlamydomonas* e i funghi *Neurospora* e *Saccharomyces* (lievito), il sesso è sotto il controllo di un unico gene. Gli individui aploidi, che possiedono lo stesso allele di questo locus per il "tipo d'incrocio" (*mating type*), normalmente non possono fondersi l'uno nell'altro a formare uno zigote, mentre le cellule aploidi di costituzione allelica opposta (complementare) in questo locus si.

La riproduzione asessuale dell'alga unicellulare mobile *Chlamydomonas reinhardtii* comporta normalmente due divisioni mitotiche all'interno della parete della vecchia cellula (fig. 5-1). La rottura dello sporangio libera la nuova generazione di zoospore aploidi. Se le necessità di nutrimento sono soddisfatte, la riproduzione asessuale può continuare indefinitamente, mentre in condizioni sfavorevoli, in cui il bilancio dell'azoto viene alterato, le cellule figlie possono trasformarsi in gameti. Geneticamente esistono due tipi di accoppiamento, più (+) e meno (-), morfologicamente indistinguibili e quindi chiamati *isogameti*. La fusione dei gameti unisce due cellule intere in uno zigote diploide immobile e relativamente resistente a condizioni sfavorevoli di crescita. Con il ritorno di condizioni che favoriscono la crescita, lo zigote va incontro alla meiosi e forma quattro cellule figlie aploidi mobili (le zoospore), due del tipo di accoppiamento + e due del tipo -.

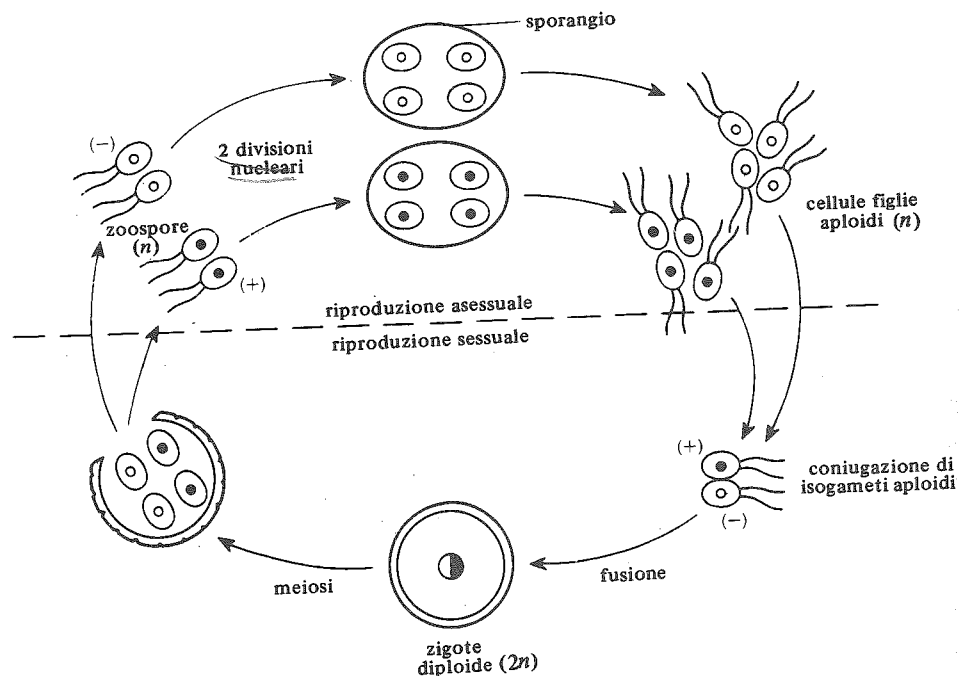
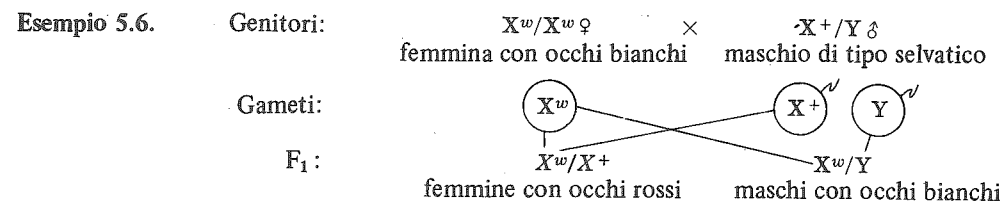


Fig. 5-1. Ciclo vitale di *Chlamydomonas reinhardtii*

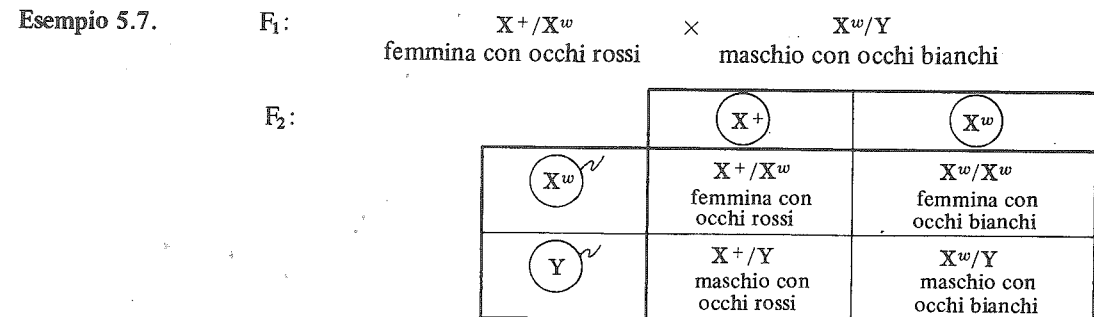
Se l'allele recessivo è portato dal genitore omozigote, il figlio eterozigote presenta il fenotipo recessivo

L'EREDITA' LEGATA AL SESSO

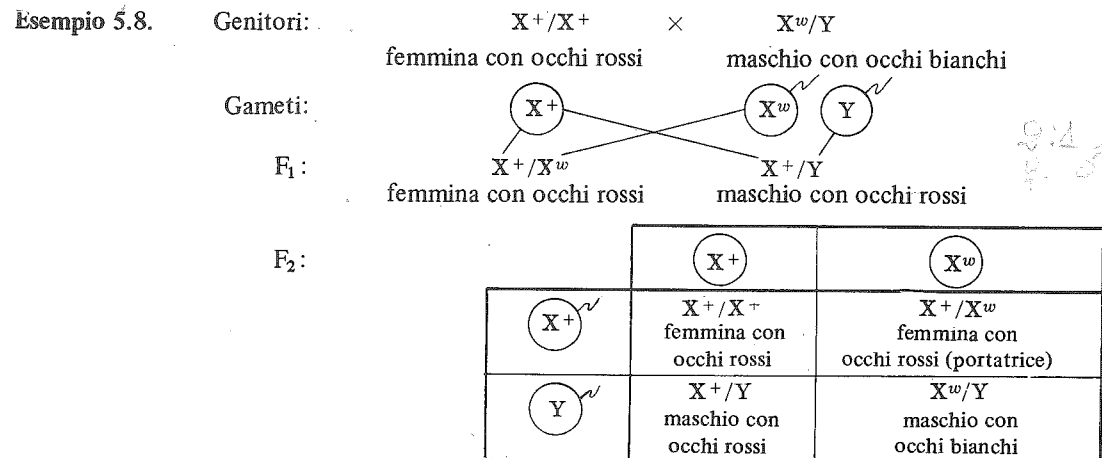
Qualunque gene che sia situato sul cromosoma X (nei mammiferi, nella *Drosophila* e in altri animali) o sul cromosoma analogo Z (negli uccelli e nelle altre specie con il meccanismo di determinazione sessuale ZO oppure ZW) si dice che è legato al sesso. Il primo gene legato al sesso, scoperto nella *Drosophila*, è stata la mutazione recessiva "occhio bianco". Incroci reciproci, che hanno coinvolto caratteri autosomici, hanno dato risultati analoghi, il che non si verifica con i caratteri legati al sesso, come viene mostrato qui sotto. Quando femmine con occhi bianchi vengono incrociate con maschi di tipo selvatico (occhi rossi), tutta la prole di sesso maschile ha occhi bianchi come la madre e tutta la prole di sesso femminile ha occhi rossi come il padre.



Questo sistema di eredità criss-cross (a zig zag) è caratteristico dei geni legati al sesso ed è dovuto al fatto che il cromosoma Y non è portatore di alcun allele omologo a quelli che si trovano nel locus per gli occhi bianchi sul cromosoma X. Di fatto, nella maggior parte degli organismi con cromosoma di tipo Y, l'Y è praticamente privo di geni noti. Così i maschi portano solo un allele per i caratteri legati al sesso e questa condizione è definita *emizigote*, in contrasto con le possibilità omozigoti e eterozigoti della femmina. Se i componenti della F₁ di cui si parla nell'esempio 5.6. si incrociano tra loro e producono una F₂, si attende in quest'ultima un rapporto fenotipico di 1 individuo con occhi rossi : 1 individuo con occhi bianchi tanto nei maschi quanto nelle femmine.



L'incrocio reciproco, in cui la mutazione legata al sesso appare nel genitore di sesso maschile, dà come risultato la scomparsa del carattere nella F₁ e la sua riapparizione solo nei maschi della F₂. Quest'eredità col salto di una generazione è caratteristica anche dei geni legati al sesso.



Così un rapporto fenotipico di 3 individui con occhi rossi: 1 individuo con occhi bianchi è atteso nel totale della F_2 , indipendentemente dal sesso, ma in realtà solo i maschi presentano il carattere mutante. Il rapporto fenotipico fra i maschi della F_2 è di 1 individuo con occhi rossi : 1 con occhi bianchi. Tutte le femmine F_2 sono, come fenotipo, di tipo selvatico.

Ogni volta che, in questo libro, si avrà a che fare con problemi che riguardano caratteri legati al sesso, sarà necessario elencare separatamente i rapporti per i maschi e per le femmine, a meno che non sia esplicitamente richiesto di fare altrimenti.

Negli organismi diploidi normali, con meccanismi di determinazione sessuale come quello dell'uomo o della *Drosophila*, un carattere determinato da un gene recessivo legato al sesso si manifesta normalmente nella seguente maniera: (1) di solito si trova più frequentemente nel maschio che non nella femmina della specie; (2) non compare nelle femmine a meno che non sia comparso anche nel genitore di sesso maschile; (3) raramente appare sia nel padre sia nel figlio, e solo se la madre è eterozigote. D'altra parte, un carattere determinato da un gene dominante, legato al sesso, si manifesta di norma con: (1) il fatto che si trova più spesso nella femmina che non nel maschio della specie; (2) il fatto che si trova in tutta la progenie di sesso femminile proveniente da un maschio che presenta il carattere; (3) il fatto che non viene trasmesso ad alcun figlio da parte di una madre che non presenta essa stessa il suddetto carattere.

VARIAZIONI NEL LEGAME DEI CARATTERI AL SESSO

I cromosomi sessuali (X e Y) spesso sono di misura, di forma e di qualità di colorazione diverse. Il fatto che si appaiano durante la meiosi è l'indicazione che contengono almeno alcuni segmenti omologhi. Si definiscono i geni presenti sui segmenti omologhi come *legati al sesso in maniera incompleta o parziale*; essi possono ricombinarsi per crossing over proprio come fanno i loci genici sugli autosomi omologhi. Sono necessarie tecniche speciali per dimostrare la presenza di questi geni sul cromosoma X e se ne conoscono pochi esempi: i geni presenti, invece, sul segmento non omologo del cromosoma X sono definiti *legati al sesso in maniera completa* e presentano il tipo peculiare di eredità, che è stato descritto nelle parti precedenti. Nell'uomo, si sa che alcuni geni risiedono nella parte non omologa del cromosoma Y. In questi casi, il carattere si esprimerebbe solamente nei maschi e sarebbe sempre trasmesso dal padre al figlio. I geni completamente legati al cromosoma Y vengono chiamati *olandrici* (fig. 5-2).

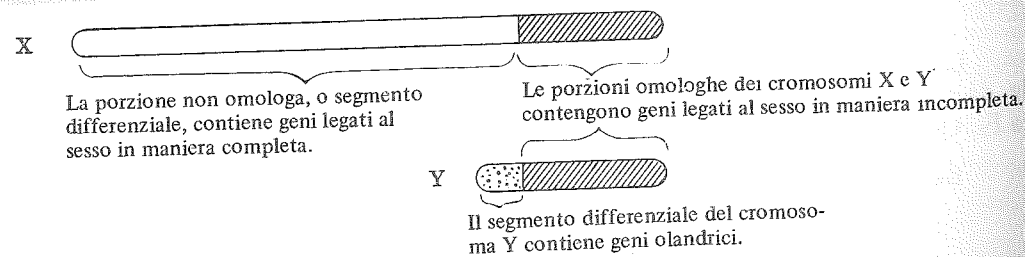


Fig. 5-2. Rappresentazione schematica dei cromosomi X e Y con l'indicazione delle regioni omologhe e non omologhe.

I CARATTERI INFLUENZATI DAL SESSO

I geni che determinano i caratteri influenzati dal sesso possono risiedere su uno qualunque degli autosomi o sulle porzioni omologhe dei cromosomi sessuali. L'espressione della dominanza o della recessività degli alleli di loci influenzati dal sesso è capovolta nei maschi rispetto alle femmine a causa, in larga misura, della diversità di ambiente interno, provocata dagli ormoni sessuali. Così, esempi di caratteri influenzati dal sesso si troveranno facilmente, soprattutto, negli animali superiori con sistemi endocrini bene sviluppati.

Esempio 5.9. Il gene della calvizie nell'uomo presenta dominanza mentre nelle donne è recessivo.

Genotipi	Fenotipi	
	Uomo	Donna
$b'b'$	calvo	calva
$b'b$	calvo	non calva
bb	non calvo	non calva

I CARATTERI LIMITATI DAL SESSO

Alcuni geni possono esprimersi solo in uno dei sessi sia a causa della diversità di ambiente ormonale interno sia a causa di dissomiglianze anatomiche. Per esempio, si sa che i tori possiedono molti geni per la produzione del latte, geni che essi possono trasmettere alle figlie, mentre loro stessi e i loro figli maschi non sono in grado di esprimere questo carattere. La produzione di latte è quindi limitata a un'espressione variabile all'interno del solo sesso femminile. Quando la penetranza di un gene in un sesso è zero, il carattere sarà *limitato dal sesso*.

Esempio 5.10. I polli hanno un gene recessivo per il piumaggio da gallo, penetrante solo in ambiente maschile.

Genotipi	Fenotipi	
	Maschi	Femmine
HH	piumaggio da gallina	piumaggio da gallina
Hh	piumaggio da gallina	piumaggio da gallina
hh	piumaggio da gallo	piumaggio da gallina

L'INVERSIONE SESSUALE

È noto il fatto che delle galline femmine (ZW), dopo aver deposto le uova, hanno subito non solo un'inversione dei caratteri sessuali secondari che hanno portato ad esempio allo sviluppo di un piumaggio da gallo, di speroni e della cresta, ma anche hanno sviluppato testicoli e perfino prodotto spermatozoi (caratteri sessuali primari). La stessa cosa può succedere quando, per esempio, una malattia distrugge il tessuto ovarico e, in assenza degli ormoni sessuali femminili, il tessuto testicolare rudimentale presente al centro dell'ovaio può proliferare. Nel risolvere problemi che riguardano le inversioni sessuali, bisogna ricordare che il maschio funzionale, derivato da un'inversione sessuale, rimane geneticamente ancora femmina (ZW).

FENOMENI SESSUALI NELLE PIANTE

La maggior parte delle angiosperme sono monoiche e quindi non hanno cromosomi sessuali. Tuttavia, la capacità delle cellule prodotte mitoticamente, con esattamente lo stesso patrimonio genetico, di produrre tessuti con diverse funzioni sessuali in un fiore perfetto mette chiaramente in luce la bipotenzialità di tali cellule vegetali. Esempi ben noti di dioicismo sono abitualmente sotto il controllo genetico di un unico locus genico. Tuttavia, almeno un caso ben docu-

mentato di sessualità cromosomica è noto nelle piante ed è nel genere *Melandrium* (un membro della famiglia del garofano). In esso il cromosoma Y determina una tendenza verso la mascolinità, proprio come nell'uomo. Le piante con pistilli sono XX e quelle con stami XY.

La capacità dei gameti prodotti dallo stesso individuo di unirsi per produrre una progenie vitale e feconda è comune a molte famiglie di angiosperme. L'autofecondazione si verifica notoriamente anche in pochi gruppi di animali inferiori. I fiori perfetti di alcune piante monoiche non si aprono (*cleistogamia*) fino a che il polline non è maturato e non ha compiuto l'autofecondazione. Questa è obbligata nell'orzo, nel fagiolo, nell'avena, nel pisello, nella soia, nel tabacco, nel pomodoro, nel frumento e in molte altre piante agrarie. In alcune specie, essa — come la fecondazione incrociata — può verificarsi in diversi gradi. Per esempio, il cotone e il sorgo normalmente hanno per più del 10% una fecondazione incrociata. Altre specie monoiche hanno sviluppato meccanismi genetici che impediscono l'autofecondazione o lo sviluppo di zigoti prodotti dall'unione di gameti identici, rendendo così obbligatoria la fecondazione incrociata. L'incompatibilità nelle specie monoiche può diventare altrettanto efficiente nell'appoggiare la fecondazione incrociata di un meccanismo di tipo dioico per la determinazione sessuale.

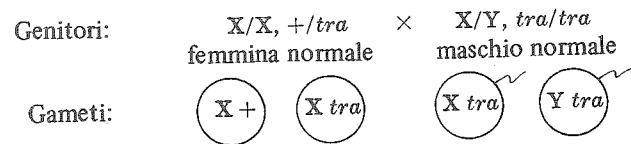
PROBLEMI CON LA SOLUZIONE

I MECCANISMI DI DETERMINAZIONE DEL SESSO

5.1. Un gene recessivo autosomico (*tra*), quando è nella condizione omozigote, trasforma una femmina di *Drosophila* (X/X) in un maschio fenotipico. Tutti questi maschi "trasformati" sono sterili. Il gene non ha effetto sui maschi (X/Y). Si effettua un incrocio fra una femmina eterozigote nel locus *tra* e un maschio omozigote recessivo nello stesso locus. Qual è il rapporto tra i sessi atteso nella F₁ e nella F₂?

Soluzione:

Si useranno una sbarra trasversale (/) per separare gli alleli o i cromosomi omologhi e una virgola (,) per separare un locus genico da un altro.



F₁:

	X +	X tra
X tra	X/X, +/tra femmine normali	X/X, tra/tra maschi "trasformati"
Y tra	X/Y, +/tra maschi normali	X/Y, tra/tra maschi normali

I rapporti fenotipici della F₁ sono $\frac{3}{4}$ maschi : $\frac{1}{4}$ femmine.

F₂: I maschi "trasformati" della F₁ sono sterili e quindi non contribuiscono alla F₂ fornendo gameti. Devono essere considerati due tipi di incroci. Il primo incrocio corrisponde alla metà di tutti i possibili incroci.

$$\frac{X/X, +/tra}{\text{femmine}} \times \frac{X/Y, +/tra}{\text{maschi}}$$

Progenie:

	X +	X tra
X +	X/X, +/+ femmina	X/X, +/tra femmina
X tra	X/X, +/tra femmina	X/X, tra/tra maschio "trasformato"
Y +	X/Y, +/+ maschio	X/Y, +/tra maschio
Y tra	X/Y, +/tra maschio	X/Y, tra/tra maschio

Così la progenie F₂, che risulta da questo tipo d'incrocio, appare nel rapporto $\frac{3}{8}$ femmine : $\frac{5}{8}$ maschi. Questo tipo d'incrocio corrisponde però solo alla metà di tutti i possibili incroci. Quindi il contributo dato da esso alla F₂ totale è $\frac{1}{2} \cdot \frac{3}{8} = \frac{3}{16}$ femmine : $\frac{1}{2} \cdot \frac{5}{8} = \frac{5}{16}$ maschi. Il secondo incrocio corrisponde esso pure alla metà di tutti i possibili incroci:

$$\frac{X/X, +/tra}{\text{femmine}} \times \frac{X/Y, tra/tra}{\text{maschi}}$$

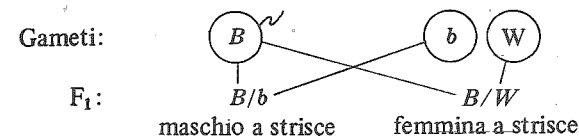
Esso è lo stesso di quello avvenuto tra le generazioni parentali originarie e quindi si aspetta un rapporto $\frac{3}{4}$ maschi : $\frac{1}{4}$ femmine. Correggendo questo rapporto con la frequenza dell'incrocio, si ottiene $\frac{1}{2} \cdot \frac{3}{4} = \frac{3}{8}$ maschi : $\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{4} = \frac{1}{8}$ femmine. In sintesi la F₂ risultante da entrambi gli incroci è così costituita: maschi = $\frac{5}{16} + \frac{3}{8} = \frac{11}{16}$; femmine = $\frac{3}{16} + \frac{1}{8} = \frac{5}{16}$.

L'EREDITA' LEGATA AL SESSO

5.2. Esiste un gene dominante B, legato al sesso, che produce strisce bianche su polli adulti neri, come nella razza Barred Plymouth Rock. I pulcini appena nati, che più tardi diventeranno a strisce, presentano una macchia bianca sulla sommità del capo. (a) Si rappresenti l'incrocio fino alla F₂ fra un maschio a strisce omozigote, e una femmina non a strisce. (b) Si rappresenti l'incrocio reciproco fino alla F₂ fra un maschio non a strisce omozigote e una femmina a strisce. (c) Questi incroci saranno entrambi utili nella determinazione del sesso dei pulcini della F₁ al momento della schiusa?

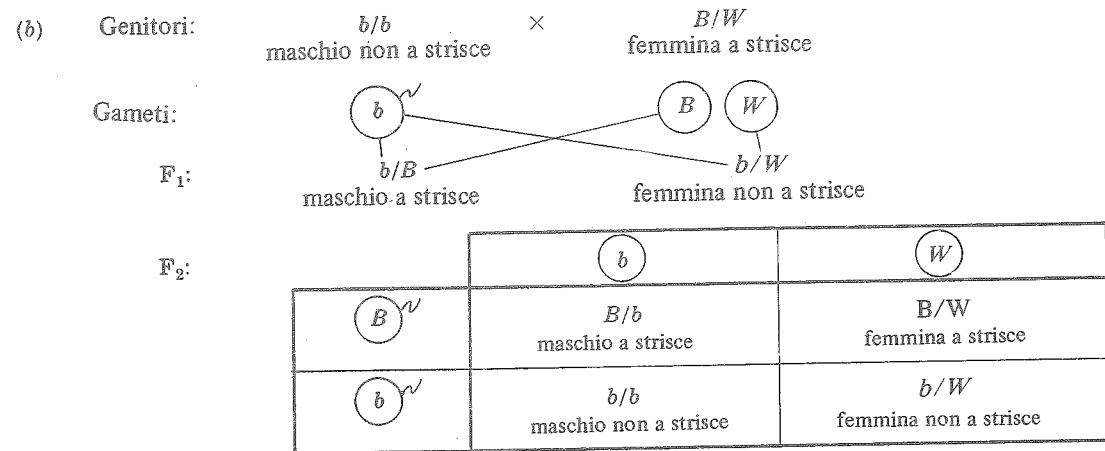
Soluzione:

(a) Genitori: $\frac{Z^B/Z^B}{\text{maschio a strisce}} \times \frac{Z^b/W}{\text{femmina non a strisce}}$



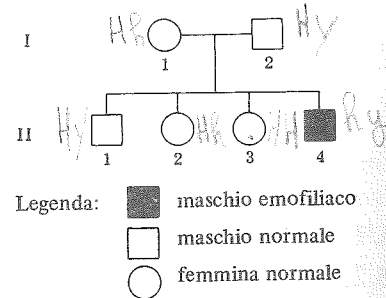
F₂:

	B	W
B	B/B maschio a strisce	B/W femmina a strisce
b	B/b maschio a strisce	b/W femmina non a strisce



(c) No. Solamente l'incrocio indicato in (b) avrà importanza diagnostica nel determinare il sesso dei pulcini F₁ alla nascita, attraverso l'impiego di questo marcatore genetico. I pulcini maschi, e non gli altri, avranno una macchia chiara sulla sommità del capo.

5.3. Un gene recessivo legato al sesso (*h*) prolunga il tempo di coagulazione del sangue, dando come risultato un'affezione nota comunemente come emofilia. Sulla base delle informazioni che si ricavano dal pedigree, si risponda alle seguenti domande. (a) Se II 2 si sposa con un uomo normale, quali sono le probabilità che il suo primo figlio maschio sia affetto da emofilia? (b) Si supponga che lo sia. Quali sono le probabilità che anche il secondo lo sia? (c) Se II 3 si sposa con un uomo affetto da emofilia, quali sono le probabilità che il suo primo figlio sia normale? (d) Se la madre di I 1 era fenotipicamente normale, qual era il fenotipo di suo padre? (e) Se la madre di I 1 era affetta da emofilia, qual era il fenotipo di suo padre?

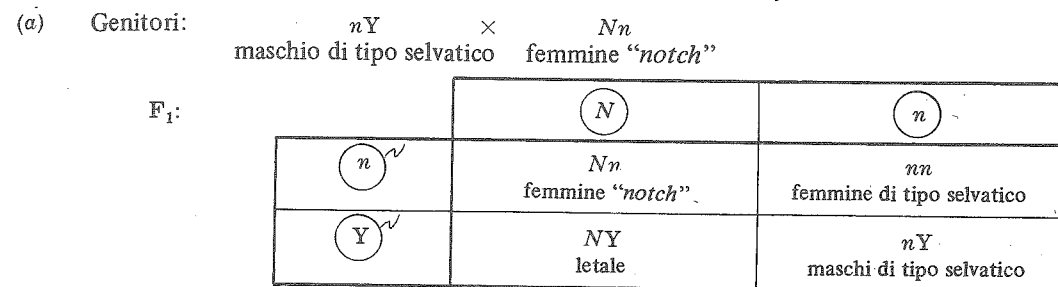


Soluzione:

- (a) Dal momento che II 4 è un maschio emofiliaco (*hY*), l'allele dell'emofilia si trova su un cromosoma X che egli ha ricevuto da sua madre (I 1). Ma I 1 è fenotipicamente normale e, quindi, deve essere eterozigote oppure portatrice di emofilia con genotipo *Hh*. I 2 e II 1 sono entrambi maschi normali (*HY*). Quindi la probabilità che II 2 sia una femmina portatrice (*Hh*) è pari a $\frac{1}{2}$. Quando una donna portatrice si sposa con un uomo normale (*HY*), si attende che il 25% dei loro figli sia emofiliaco (*hY*). La probabilità combinata che questa donna sia portatrice e che darà alla luce un figlio emofiliaco è: $\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{4} = \frac{1}{8}$.
- (b) Poiché il primo figlio della donna è emofiliaco, essa deve essere portatrice. Si attende che il 25% dei figli di donne portatrici (*Hh*) sposate con uomini normali (*HY*) sia emofiliaco (*hY*).
- (c) II 3 (come II 2) ha il 50% di probabilità di essere portatrice di emofilia (*Hh*). Se essa sposa un uomo emofiliaco (*hY*) ci si aspetta che la metà dei suoi figli (tanto maschi quanto femmine) sia emofiliaca. La probabilità combinata che II 3 sia portatrice e che dia alla luce un figlio emofiliaco è: $\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$. Quindi la probabilità che il suo primo figlio sia normale è rappresentata dalla frazione complementare $\frac{3}{4}$.
- (d) E' impossibile dedurre il fenotipo del padre di I 1 dall'informazione data, perchè il padre potrebbe essere tanto normale quanto emofiliaco e produrre ancora una figlia (I 1) eterozigote normale (*Hh*), in base al genotipo della madre normale:
- (1) HH madre normale × hY padre emofiliaco = $Hh(I1)$ figlia portatrice
- (2) Hh madre portatrice × HY padre normale = $Hh(I1)$ figlia portatrice
- (e) Perché una madre emofiliaca possa dare alla luce una figlia normale (*Hh*), suo padre deve possedere l'allele dominante normale (*HY*) e quindi avrebbe un tempo normale di coagulazione del sangue.

5.4. Una condizione mutante legata al sesso, "notch" (*N*), che produce un margine delle ali dentellato, è letale quando è emizigote nei maschi e omozigote nelle femmine di *Drosophila*. Le femmine eterozigoti (*Nn*) hanno i margini delle ali dentellati, le femmine omozigoti recessive (*nn*) o i maschi emizigoti (*nY*) hanno ali normali (di tipo selvatico). (a) Al di fuori del sesso, si calcolino i rapporti fenotipici attesi nei membri vitali della F₁ e della F₂, quando maschi di tipo selvatico sono incrociati con femmine "notch". (b) Qual è il rapporto maschi : femmine tra i membri vitali della F₁ e della F₂? (c) Qual è il rapporto tra individui "notch" e individui di tipo selvatico nei membri vitali della F₁ e della F₂?

Soluzione:



Il rapporto tra fenotipi vitali della F₁ è 1 femmina di tipo selvatico : 1 femmina "notch" : 1 maschio di tipo selvatico.

F₂: Si devono considerare due tipi di incroci: (1) $Nn \times nY$, (2) $nn \times nY$. Il primo incrocio dà risultati identici a quelli della F₁. Il secondo incrocio produce numeri uguali di maschi e di femmine di tipo selvatico. Si attende che i due tipi d'incrocio accadano con la stessa frequenza e quindi il contributo che ciascun fenotipo dà alla F₂ totale deve essere dimezzato.

I incrocio

II incrocio

$$\begin{aligned} \frac{1}{4} \text{ femmine "notch"} \times \frac{1}{2} &= \frac{1}{8} & \frac{1}{2} \text{ femmine di tipo selvatico} \times \frac{1}{2} &= \frac{1}{4} = \frac{2}{8} \\ \frac{1}{4} \text{ femmine di tipo selvatico} \times \frac{1}{2} &= \frac{1}{8} & \frac{1}{2} \text{ maschi di tipo selvatico} \times \frac{1}{2} &= \frac{1}{4} = \frac{2}{8} \\ \frac{1}{4} \text{ maschi di tipo selvatico} \times \frac{1}{2} &= \frac{1}{8} & & \\ \frac{1}{4} \text{ maschi letali} \times \frac{1}{2} &= \frac{1}{8} & & \end{aligned}$$

Il rapporto tra fenotipi vitali della F₂ diventa così: 3 femmine di tipo selvatico : 3 maschi di tipo selvatico : 1 femmina "notch".

- (b) Dall'osservazione dei dati riportati in (a) risulta evidente che il rapporto tra i sessi nei membri vitali della F₁ è 2 femmine : 1 maschio, e in quelli della F₂ 4 femmine : 3 maschi.
- (c) Allo stesso modo, il rapporto tra i fenotipi per le ali nei membri vitali della F₁ è 2 individui di tipo selvatico : 2 individui "notch" e, in quelli della F₂, 6 individui di tipo selvatico : 1 individuo "notch".
- 5.5. Un gene recessivo legato al sesso (*vermillion*) produce occhi color vermiglio quando è omozigote nelle femmine o quando è emizigote nei maschi di *Drosophila*. Un recessivo autosomico sul cromosoma II (*bw*) produce occhi color marrone. Gli individui omozigoti recessivi tanto per il locus del marrone quanto per quello del vermiglio hanno occhi bianchi. (a) Si determinino i fenotipi attesi nella F₁ e nella F₂ quando femmine omozigoti di tipo selvatico vengono incrociate con maschi che hanno occhi bianchi a seguito dell'interazione tra il locus del marrone e quello del vermiglio. (b) Un altro gene recessivo sul cromosoma III, chiamato "scarlet" (*st*), cioè scarlatto, produce anch'esso occhi bianchi quando è omozigote in combinazione con l'omozigote recessivo marrone (*st/st*, *bw/bw*). Nel caso che almeno un allele *bw*⁺ sia presente, l'omozigote con occhi scarlatti e l'omozigote o l'emizigote con occhi vermigli, o entrambi, producono un colore degli occhi quasi identico, che verrà chiamato "rosso arancio". Quale rapporto fenotipico ci si attende nelle progenie F₁ e F₂, risultanti dall'incrocio di prova a cui sono sottoposte le

femmine di tipo selvatico omozigoti in tutti e tre i loci?

Soluzione:

(a) P: $bw^+/bw^+, v^+/v^+$ × $bw/bw, v/Y$
 femmine di tipo selvatico maschi con occhi bianchi
 F₁: $1/2 bw^+/bw, v^+/v$ = femmine di tipo selvatico
 $1/2 bw^+/bw, v^+/Y$ = maschi di tipo selvatico

	$bw^+ v^+$	$bw v^+$	$bw^+ Y$	$bw Y$
$bw^+ v^+$	$bw^+/bw^+, v^+/v^+$ occhi di tipo selvatico	$bw^+/bw, v^+/v^+$ occhi di tipo selvatico	$bw^+/bw^+, v^+/Y$ occhi di tipo selvatico	$bw^+/bw, v^+/Y$ occhi di tipo selvatico
$bw^+ v$	$bw^+/bw^+, v^+/v$ occhi di tipo selvatico	$bw^+/bw, v^+/v$ occhi di tipo selvatico	$bw^+/bw^+, v/Y$ occhi vermigli	$bw^+/bw, v/Y$ occhi vermigli
$bw v^+$	$bw^+/bw, v^+/v^+$ occhi di tipo selvatico	$bw/bw, v^+/v^+$ occhi marroni	$bw^+/bw, v^+/Y$ occhi di tipo selvatico	$bw/bw, v^+/Y$ occhi marroni
$bw v$	$bw^+/bw, v^+/v$ occhi di tipo selvatico	$bw/bw, v^+/v$ occhi marroni	$bw^+/bw, v/Y$ occhi vermigli	$bw/bw, v/Y$ occhi bianchi

F₂ in sintesi: **Femmine** $\frac{3}{4}$ occhi di tipo selvatico, $\frac{1}{4}$ occhi marroni
Maschi $\frac{3}{8}$ occhi di tipo selvatico, $\frac{3}{8}$ occhi vermigli, $\frac{1}{8}$ occhi marroni, $\frac{1}{8}$ occhi bianchi

(b) P: $bw^+/bw^+, st^+/st^+, v^+/v^+$ × $bw/bw, st/st, v/Y$
 femmine di tipo selvatico maschi con occhi bianchi

F₁: $1/2 bw^+/bw, st^+/st, v^+/v$ = femmine di tipo selvatico
 $1/2 bw^+/bw, st^+/st, v^+/Y$ = maschi di tipo selvatico

F₂: **Femmine:**
 $\frac{3}{4} bw^+/-$ $\begin{cases} \frac{3}{4} st^+/- \text{ — } v^+/- & = \text{occhi di tipo selvatico} & 9/16 \\ \frac{1}{4} st/st \text{ — } v^+/- & = \text{occhi rosso arancio} & 3/16 \end{cases}$
 $\frac{1}{4} bw/bw$ $\begin{cases} \frac{3}{4} st^+/- \text{ — } v^+/- & = \text{occhi marroni} & 3/16 \\ \frac{1}{4} st/st \text{ — } v^+/- & = \text{occhi bianchi} & 1/16 \end{cases}$

Maschi:
 $\frac{3}{4} bw^+/-$ $\begin{cases} \frac{3}{4} st^+/- \begin{cases} \frac{1}{2} v^+/Y & = \text{occhi di tipo selvatico} & 9/32 \\ \frac{1}{2} v/Y & = \text{occhi rosso arancio} & 9/32 \end{cases} \\ \frac{1}{4} st/st \begin{cases} \frac{1}{2} v^+/Y & = \text{occhi rosso arancio} & 3/32 \\ \frac{1}{2} v/Y & = \text{occhi rosso arancio} & 3/32 \end{cases} \end{cases}$
 $\frac{1}{4} bw/bw$ $\begin{cases} \frac{3}{4} st^+/- \begin{cases} \frac{1}{2} v^+/Y & = \text{occhi marroni} & 3/32 \\ \frac{1}{2} v/Y & = \text{occhi bianchi} & 3/32 \end{cases} \\ \frac{1}{4} st/st \begin{cases} \frac{1}{2} v^+/Y & = \text{occhi bianchi} & 1/32 \\ \frac{1}{2} v/Y & = \text{occhi bianchi} & 1/32 \end{cases} \end{cases}$

F₂ in sintesi: **Femmine:** 9/16 di tipo selvatico, 3/16 con occhi rosso arancio, 3/16 con occhi marroni, 1/16 con occhi bianchi
Maschi: 9/32 di tipo selvatico, 15/32 con occhi rosso arancio, 3/32 con occhi marroni, 5/32 con occhi bianchi

VARIAZIONI NEL LEGAME DEI CARATTERI AL SESSO

5.6. Il gene recessivo "bobbed" (bb), legato al sesso in modo incompleto, riduce la lunghezza e il diametro delle setole della *Drosophila* rispetto alla lunghezza e al diametro normali delle setole, determinati dall'allele dominante bb⁺ di tipo selvatico. Si determinino i fenotipi attesi della F₁ e della F₂, quando femmine "bobbed" vengono incrociate con ciascuno dei due possibili maschi eterozigoti.

Soluzione:

Si ricordi che un gene legato al sesso in modo incompleto ha un allele sulla porzione omologa del cromosoma Y nel maschio. L'allele di tipo selvatico, nei maschi eterozigoti, può trovarsi sia su X sia su Y, rendendo così possibili due tipi di incroci.

Primo incrocio:

Genitori: $X^{bb}X^{bb}$ × $X^{bb^+}Y^{bb}$
 femmine "bobbed" maschi di tipo selvatico

F₁: $X^{bb}X^{bb^+}$ e $X^{bb}Y^{bb}$
 tutte femmine di tipo selvatico tutti maschi "bobbed"

F₂:

	X^{bb}	X^{bb^+}
X^{bb}	$X^{bb}X^{bb}$ femmina "bobbed"	$X^{bb}X^{bb^+}$ femmina di tipo selvatico
Y^{bb}	$X^{bb}Y^{bb}$ maschio "bobbed"	$X^{bb^+}Y^{bb}$ maschio di tipo selvatico

Così metà delle femmine della F₂ sono "bobbed" e metà sono di tipo selvatico; metà dei maschi della F₂ sono "bobbed" e metà sono di tipo selvatico.

Secondo incrocio:

Genitori: $X^{bb}X^{bb}$ × $X^{bb}Y^{bb^+}$
 femmine "bobbed" maschi di tipo selvatico

F₁: $X^{bb}X^{bb}$ e $X^{bb}Y^{bb^+}$
 tutte femmine "bobbed" tutti maschi di tipo selvatico

F₂:

	X^{bb}	Y^{bb^+}
X^{bb}	$X^{bb}X^{bb}$ femmine "bobbed"	$X^{bb}Y^{bb^+}$ maschi di tipo selvatico

Così tutte le femmine della F₂ sono "bobbed" e tutti i maschi sono di tipo selvatico.

I CARATTERI INFLUENZATI DAL SESSO

5.7. Si considerino due caratteri influenzati dal sesso simultaneamente: quello della calvizie e quello dell'indice corto, entrambi dominanti negli uomini e recessivi nelle donne. Un uomo calvo eterozigote con indice lungo si sposa con una donna eterozigote, calva, con indice lungo. Si determinino i fenotipi attesi per i loro figli.

Soluzione:

Prima di tutto si selezionino dei simboli appropriati e si definisca l'espressione fenotipica dei tre genotipi di ciascun sesso.

I rapporti sono quindi: $\frac{1}{3}$ maschi (tutti con piumaggio striato) : $\frac{2}{3}$ femmine (metà con piumaggio striato e metà con piumaggio non striato).

F₂: Due tipi ugualmente frequenti di incroci sono possibili nei polli della F₁. Il primo incrocio rappresenta la metà di tutti gli incroci.

	<i>Bb</i>	×	<i>bW</i>	
	maschio con piumaggio striato		femmina con piumaggio non striato	
Genotipi attesi nella progenie	Correzione per la frequenza d'incrocio		Frazioni rispetto alla F ₂ totale	
$\frac{1}{4}Bb$	• $\frac{1}{2}$	=	$\frac{1}{8}Bb$ maschi con piumaggio striato	
$\frac{1}{4}bb$	• $\frac{1}{2}$	=	$\frac{1}{8}bb$ maschi con piumaggio non striato	
$\frac{1}{4}BW$	• $\frac{1}{2}$	=	$\frac{1}{8}BW$ femmine con piumaggio striato	
$\frac{1}{4}bW$	• $\frac{1}{2}$	=	$\frac{1}{8}bW$ femmine con piumaggio non striato	

Il secondo incrocio rappresenta la metà di tutti gli incroci.

	<i>Bb</i>	×	<i>BW</i>	
	maschio con piumaggio striato		femmina con piumaggio striato	
Genotipi attesi nella progenie	Correzione per la frequenza d'incrocio		Frazioni rispetto alla F ₂ totale	
$\frac{1}{4}BB$	• $\frac{1}{2}$	=	$\frac{1}{8}BB$ } $\frac{1}{4}$ maschi con piumaggio striato	
$\frac{1}{4}Bb$	• $\frac{1}{2}$	=		
$\frac{1}{4}BW$	• $\frac{1}{2}$	=	$\frac{1}{8}BW$ femmine con piumaggio striato	
$\frac{1}{4}bW$	• $\frac{1}{2}$	=	$\frac{1}{8}bW$ femmine con piumaggio non striato	

Sintesi della F₂:
 Maschi con piumaggio striato = $\frac{1}{8} + \frac{1}{4} = \frac{3}{8}$
 Maschi con piumaggio non striato = $\frac{1}{8}$
 Femmine con piumaggio striato = $\frac{1}{8} + \frac{1}{8} = \frac{1}{4}$
 Femmine con piumaggio non striato = $\frac{1}{8} + \frac{1}{8} = \frac{1}{4}$

FENOMENI SESSUALI NELLE PIANTE

5.10. Nel granturco monico, un gene recessivo, chiamato "tassel-seed" (*ts*), cioè "seme con barba", quando è allo stato omozigote, produce solo piante con infiorescenza a barba, senza che si formi polline. Così gli individui dal genotipo *ts/ts* sono funzionalmente ridotti a un unico sesso, quello femminile. Su un altro cromosoma si ha un gene recessivo chiamato "silkless" (*sk*), cioè "senza seta", che allo stato omozigote produce spighe senza pistilli (sete). Senza sete, nessuna spiga può produrre semi e gli individui di genotipo *sk/sk* sono ridotti a svolgere solo funzioni maschili (produzione di polline nell'infiorescenza). Il gene recessivo *ts* è epistatico rispetto a *sk*. (a) Quale rapporto tra i sessi è atteso nella F₁ e nella F₂ che risultano dall'incrocio *ts/ts, sk⁺/sk⁺* (pianta femminile) × *ts⁺/ts⁺, sk/sk* (pianta maschile)? (b) Come possono i geni *ts* e *sk* venire usati per ottenere piante maschili e femminili (dioiche) che continueranno, una generazione dopo l'altra, a produrre progenie nel rapporto 1 pianta maschile : 1 pianta femminile?

Soluzione:

(a) P: $ts/ts, sk^+/sk^+$ × $ts^+/ts^+, sk/sk$
 pianta femminile pianta maschile

F₁: $ts^+/ts, sk^+/sk$
 pianta monoica
 (che porta fiori tanto maschili quanto femminili)

F₂: $\frac{9}{16} ts^+/-, sk^+/-$ = $\frac{9}{16}$ piante monoiche
 $\frac{3}{16} ts^+/-, sk/sk$ = $\frac{3}{16}$ piante maschili
 $\left. \begin{matrix} \frac{3}{16} ts/ts, sk^+/- \\ \frac{1}{16} ts/ts, sk/sk \end{matrix} \right\}$ = $\frac{4}{16}$ piante femminili

(b) P: $ts/ts, sk/sk$ × $ts^+/ts, sk/sk$
 pianta femminile pianta maschile

F₁: $\frac{1}{2} ts^+/ts, sk/sk$ piante maschili
 $\frac{1}{2} ts/ts, sk/sk$ piante femminili

Le successive generazioni continueranno ad esibire un rapporto tra i sessi di 1 : 1 per queste piante dioiche.

5.11. I tubetti pollinici che contengono lo stesso allele di autoincompatibilità che si trova nel tessuto diploide dello stilo crescono così lentamente che la fecondazione non può avvenire prima che il fiore sia appassito. Il polline prodotto da una pianta di genotipo *S¹S³* sarebbe di due tipi: *S¹* e *S³*. Se esso si andasse a posare sullo stimma della stessa pianta (*S¹S³*) che lo ha prodotto, nessun tubetto pollinico si formerebbe; se, invece, i granuli pollinici (*S¹* e *S³*) andassero a cadere su uno stimma di genotipo *S¹S²*, allora solamente i tubetti contenenti l'allele *S³* sarebbero compatibili con gli alleli presenti nel tessuto dello stilo. Se i granuli pollinici *S¹* e *S³* arrivassero poi su uno stimma di genotipo *S²S⁴*, tutti i tubetti sarebbero funzionali. Quattro varietà di piante (A, B, C e D) vengono incrociate tra loro con i risultati elencati nella tabella qui sotto. Si noti come, nella progenie, appaiono due nuove varietà (E e F). Si determinino i genotipi per tutte e sei le varietà relativamente ai quattro alleli di auto-sterilità (*S¹, S², S³ e S⁴*).

		Generazione parentale maschile			
		A	B	C	D
Generazione parentale femminile	A	—	$\frac{1}{4}C, \frac{1}{4}D$ $\frac{1}{4}E, \frac{1}{4}F$	$\frac{1}{2}C$ $\frac{1}{2}D$	$\frac{1}{2}C$ $\frac{1}{2}D$
	B	$\frac{1}{4}C, \frac{1}{4}D$ $\frac{1}{4}E, \frac{1}{4}F$	—	$\frac{1}{2}C$ $\frac{1}{2}E$	$\frac{1}{2}D$ $\frac{1}{2}F$
	C	$\frac{1}{2}A$ $\frac{1}{2}D$	$\frac{1}{2}B$ $\frac{1}{2}E$	—	$\frac{1}{2}D$ $\frac{1}{2}A$
	D	$\frac{1}{2}A$ $\frac{1}{2}C$	$\frac{1}{2}B$ $\frac{1}{2}F$	$\frac{1}{2}A$ $\frac{1}{2}C$	—

Soluzione:

Non ci si attende che alcuno dei genotipi sia omozigote riguardo agli alleli di autoincompatibilità perché il polline che contiene lo stesso allele presente nel tessuto materno non è funzionale e quindi viene evitata l'omozigosi. Così, con quattro alleli di autoincompatibilità, sono possibili sei genotipi: S^1S^2 , S^1S^3 , S^1S^4 , S^2S^3 , S^2S^4 , S^3S^4 . Gli incroci fra genotipi con entrambi gli alleli in comune (e cioè $A \times A$, $B \times B$, ecc.) non producono progenie. Gli incroci fra genotipi con solo un allele in comune producono progenie nel rapporto 1:1 (e cioè $S^1S^2 \varphi \times S^1S^3 \delta = \frac{1}{2}S^1S^3 : \frac{1}{2}S^2S^3$). Gli incroci fra genotipi con nessuno degli alleli di autoincompatibilità in comune producono progenie nel rapporto 1:1:1:1 (e cioè $S^1S^2 \times S^3S^4 = \frac{1}{4}S^1S^3 : \frac{1}{4}S^1S^4 : \frac{1}{4}S^2S^3 : \frac{1}{4}S^2S^4$). Riferendosi ora alla tavola dei risultati, si trova che l'incrocio $B \varphi \times A \delta$ produce una progenie nel rapporto 1:1:1:1 e quindi né B né A contengono alleli in comune. Se si ammette che la varietà B abbia il genotipo S^1S^4 , allora la varietà A deve avere il genotipo S^2S^3 (la soluzione che lo studente troverà a questo problema potrà differenziarsi da quella presentata qui per gli alleli arbitrariamente presi come punto di partenza). L'incrocio $C \varphi \times A \delta$ produce progenie nel rapporto 1:1, il che indica un paio di alleli in comune. Poiché si è già detto che la varietà A è di genotipo S^2S^3 , si assegni arbitrariamente il genotipo S^1S^2 alla varietà C. L'incrocio $D \varphi \times A \delta$ indica anche che un allele è appannaggio comune di queste due varietà. Si assegni il genotipo S^1S^3 alla varietà D. Il genotipo della varietà E può ora essere determinato dall'incrocio $C \varphi \times B \delta$.

$$P: S^1S^2(C) \varphi \times S^1S^4(B) \delta$$

$$F_1: \frac{1}{2}S^1S^4 = \text{varietà B}, \quad \frac{1}{2}S^2S^4 = \text{varietà E}$$

Allo stesso modo il genotipo della varietà F può ora essere determinato dall'incrocio $D \varphi \times B \delta$.

$$P: S^1S^3(D) \varphi \times S^1S^4(B) \delta$$

$$F_1: \frac{1}{2}S^1S^4 = \text{varietà B}, \quad \frac{1}{2}S^3S^4 = \text{varietà F}$$

La sintesi dei genotipi di tutte e sei le varietà è:

$$A = S^2S^3 \quad B = S^1S^4 \quad C = S^1S^2 \quad D = S^1S^3 \quad E = S^2S^4 \quad F = S^3S^4$$

Lo studente si dovrebbe convincere che gli altri risultati mostrati nella tabella sono compatibili con i presunti genotipi mostrati sopra.

PROBLEMI SUPPLEMENTARI**DETERMINAZIONE DEL SESSO E EREDITA' LEGATA AL SESSO****I maschi eterogametici (metodi XY e XO)**

- 5.12. Il gene recessivo c legato al sesso produce il daltonismo nell'uomo. Una donna normale con padre daltonico si sposa con un uomo daltonico. (a) Quali genotipi sono possibili per la madre dell'uomo daltonico? (b) Quali sono le probabilità che il primo figlio della coppia suddetta sia daltonico? (c) Di tutte le figlie nate da questi genitori, quale percentuale ci si aspetta che sia daltonica? (d) Di tutti i figli di questi genitori, senza specificazione di sesso, quale frazione ci si attende che sia normale?
- 5.13. Nella *Drosophila*, il gene y per il colore giallo del corpo è recessivo e legato al sesso. Il suo allele dominante y^+ produce il colore di tipo selvatico. Quali rapporti fenotipici sono attesi dagli incroci: (a) maschio con corpo giallo \times femmina con corpo giallo; (b) femmina con corpo giallo \times maschio di tipo selvatico; (c) femmina di tipo selvatico (omozigote) \times maschio con corpo giallo; (d) femmina di tipo selvatico (portatrice) \times maschio di tipo selvatico; (e) femmina di tipo selvatico (portatrice) \times maschio con corpo giallo?
- 5.14. Nella *Drosophila*, un occhio stretto, chiamato "bar", a sbarra, è una condizione dominante legata al sesso (B) e l'occhio normale, intero, di tipo selvatico è prodotto dall'allele recessivo B^+ . Una femmina omozigote di tipo selvatico viene incrociata con un maschio dall'occhio "bar". Si determinino i genotipi e i fenotipi attesi nella F_1 e nella F_2 .
- 5.15. La determinazione del sesso nella cavalletta avviene tramite il sistema XO. Le cellule somatiche di questo animale vengono analizzate e si trova che contengono 23 cromosomi. (a) A quale sesso appartiene questo individuo? (b) Si determini la frequenza con la quale diversi tipi di gameti (numero di autosomi e cromosomi sessuali) possono formarsi in questo individuo. (c) Qual è il numero diploide del sesso opposto?
- 5.16. I gatti domestici di sesso maschile possono avere pelo nero o giallo. Le femmine possono avere pelo nero, con un disegno a corazza di tartaruga, o giallo. (a) Se questi colori sono determinati da un locus legato al sesso, come si spiegano questi risultati? (b) Usando simboli appropriati, si determinino i fenotipi attesi nella progenie che risulta dall'incrocio di una femmina con pelo di colore giallo con un maschio dal pelo di colore nero. (c) Si faccia lo stesso per l'incrocio reciproco di quello indicato in (b). (d) Un certo tipo d'incrocio produce femmine per metà con un disegno del pelo tipo corazza di tartaruga e per l'altra metà con pelo nero; la metà dei maschi ha pelo giallo, l'altra metà pelo nero. Di quale colore sono i genitori, maschi e femmine, di tali incroci? (e) Un altro tipo di incrocio produce una progenie che per $\frac{1}{4}$ è costituita da maschi con pelo giallo, per $\frac{1}{4}$ da femmine di pelo giallo, per $\frac{1}{4}$ da maschi con pelo nero e per $\frac{1}{4}$ da femmine con disegno del pelo a corazza di tartaruga. Di quali colori sono i genitori, maschi e femmine, di tali incroci?
- 5.17. Nella pianta del genere *Melandrium*, la determinazione del sesso è simile a quella dell'uomo. Si sa che un gene legato al sesso (l) è letale quando è omozigote nelle piante di sesso femminile. Quando è presente in condizione emizigote nelle piante maschili (lY) esso produce invece chiazze di color verde-giallo. La condizione omozigote o eterozigote dell'allele di tipo selvatico (LL o Ll) nelle piante femminili, o la condizione emizigote nelle piante maschili (lY), produce il normale colore verde scuro. Si indichi il rapporto fenotipico atteso nella progenie che risulta da un incrocio fra piante femminili eterozigoti e maschili di color verde-giallo.
- 5.18. Il gene recessivo per il colore bianco dell'occhio di *Drosophila* (w) è legato al sesso. Un altro gene recessivo legato al sesso, che controlla esso pure il colore dell'occhio, è il *vermilion* (v), o vermiglio, che quando è omozigote nelle femmine o emizigote nei maschi, insieme al gene autosomico per l'occhio marrone (bw/bw), produce anch'esso l'occhio bianco. I genotipi bianchi (wY , ww) sono epistatici rispetto agli altri loci presi in considerazione. (a) Quali risultati fenotipici sono attesi nella progenie che risulta dall'incrocio di un maschio con gli occhi bianchi, di genotipo (bw/bw , vw^+/Y) con una femmina con gli occhi bianchi di genotipo (bw^+/bw , vw/v^+)? *Suggerimento*: si veda il problema 5.5. (b) Quali rapporti fenotipici sono attesi nella progenie che risulta dall'incrocio di una femmina con occhi vermigli, eterozigote per il locus del colore marrone degli occhi, ma non portatrice dell'allele per gli occhi bianchi, con un maschio che ha occhi bianchi per la presenza dell'allele w , ma è eterozigote per il locus del colore marrone e emizigote per l'allele *vermilion*? (c) Si determini il rapporto fenotipico atteso nella F_1 e nella F_2 dell'incrocio reciproco di cui si parla nel problema 5.5.(a).

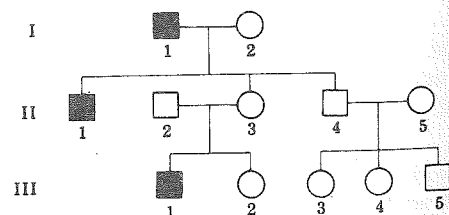
- 5.37. Capre dalle orecchie lunghe, incrociate con capre dalle orecchie corte, producono una F_1 tutta con orecchie di lunghezza intermedia e una F_2 formata per $\frac{1}{4}$ di individui con orecchie lunghe, per $\frac{1}{2}$ di individui con orecchie di lunghezza intermedia e per $\frac{1}{4}$ di individui con orecchie corte tanto nei maschi quanto nelle femmine. Capre di sesso maschile senza barba, incrociate con capre di sesso femminile con barba, producono una progenie maschile con barba e una progenie femminile senza barba. I maschi della F_2 sono rappresentati per $\frac{3}{4}$ da individui con barba e per $\frac{1}{4}$ da individui senza barba, mentre le femmine della F_2 sono rappresentate per $\frac{3}{4}$ da individui senza barba e per $\frac{1}{4}$ da individui con barba. Un maschio con barba e con orecchie di lunghezza intermedia, il cui padre e la cui madre erano entrambi senza barba, viene incrociato con una sorellastra dalle orecchie di lunghezza intermedia, figlia dello stesso padre ma di una madre con barba. Si elenchino i fenotipi attesi nella progenie.
- 5.38. Un gene recessivo legato al sesso nell'uomo produce uomini daltonici quando è allo stato emizigote e donne daltoniche quando è allo stato omozigote. Un gene per la calvizie, influenzato dal sesso, è dominante negli uomini e recessivo nelle donne. Un uomo calvo e daltonico, eterozigote, si sposa con una donna non calva e con visione normale, il cui padre non era calvo ma era daltonico e la cui madre era calva ma con visione normale. Si elenchino i fenotipi attesi nella loro prole.

I CARATTERI LIMITATI DAL SESSO

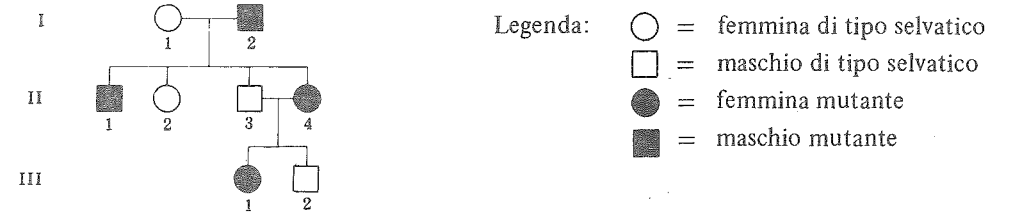
- 5.39. Si sa che un gene dominante, limitato dal sesso, determina la calvizie prematura negli uomini, mentre non ha alcun effetto nelle donne. (a) Quale frazione dei figli maschi di genitori entrambi eterozigoti ci si attende che sia prematuramente calva? (b) Quale frazione di tutti i loro figli ci si attende che sia prematuramente calva?
- 5.40. Il piumino dei pulcini del gallo Bankiva (*Gallus gallus*), dotato di genotipo S^- , ha strisce scure, mentre il genotipo recessivo ss produce in entrambi i sessi un piumino senza strisce, di color bianco giallastro. Nel piumaggio adulto, invece, il carattere risulta limitato dal sesso: I maschi, indipendentemente dal genotipo, sviluppano un piumaggio normale da gallo Bankiva. Le femmine con genotipo S^- hanno il normale piumaggio del gallo Bankiva, mentre il genotipo recessivo ss dà un piumaggio color camoscio o crema. Un maschio, senza strisce alla nascita, viene incrociato con tre femmine, ciascuna delle quali depone 16 uova. Nella progenie di 48 individui, vi sono 32 pulcini senza strisce e 16 con le strisce. Alla maturità vi sono 16 individui color camoscio o crema e 32 individui con il normale piumaggio da gallo Bankiva. Quali sono i genotipi più probabili per le tre femmine sopra citate?
- 5.41. Nella piralide del trifoglio (*Hypsopygia costalis*), tutti i maschi sono gialli, mentre le femmine possono essere gialle, se hanno il genotipo recessivo omozigote yy , o bianche, se possiedono l'allele dominante (Y^-). Quali rapporti fenotipici, senza tener conto del sesso, sono attesi nella F_1 dell'incrocio $Yy \times Yy$?
- 5.42. Il piumaggio striato è determinato nei polli da un gene dominante B legato al sesso. Il gene h per il piumaggio da gallo è recessivo nei maschi, mentre il suo allele dominante H produce piumaggio da gallina. Le femmine normali hanno piumaggio da gallina indipendentemente dal genotipo (carattere limitato dal sesso). Femmine con piumaggio non striato, eterozigoti per il locus del piumaggio da gallina, vengono incrociate con un maschio dal piumaggio da gallina, con strie, il cui padre aveva piumaggio da gallo, non striato. Quali rapporti fenotipici sono attesi nella progenie?
- 5.43. Il piumaggio da gallo nei polli è un carattere limitato dal sesso (v. esempio 5.10). Nella razza Leghorn, tutti i maschi hanno un piumaggio da gallo e tutte le femmine un piumaggio da gallina. Nella razza Hamburg, i maschi possono avere sia piumaggio da gallo sia piumaggio da gallina, ma le femmine hanno sempre piumaggio da gallina. (a) Come si possono spiegare questi risultati? (b) Se si asportano le ovaie o i testicoli e i polli sono fatti crescere, essi svilupperanno un piumaggio da gallo indipendentemente dal genotipo. Che tipo di sostanze chimiche sono interessate nell'espressione dei genotipi a questo locus?

ALCUNI PEDIGREE

- 5.44. Il carattere rappresentato dai simboli in nero, nel pedigree qui a destra, può essere spiegato sulla base di (a) un gene dominante legato al sesso, (b) un gene recessivo legato al sesso, (c) un gene olandrico, (d) un gene dominante autosomico, limitato dal sesso, (e) un gene recessivo autosomico, limitato dal sesso, (f) un gene autosomico, influenzato dal sesso, dominante nei maschi, (g) un gene autosomico, influenzato dal sesso, recessivo nei maschi?



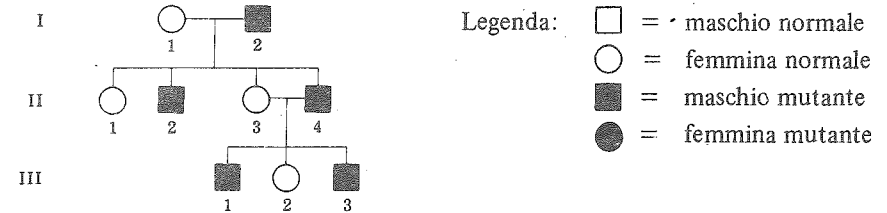
5.45.



Legenda:
 ○ = femmina di tipo selvatico
 □ = maschio di tipo selvatico
 ● = femmina mutante
 ■ = maschio mutante

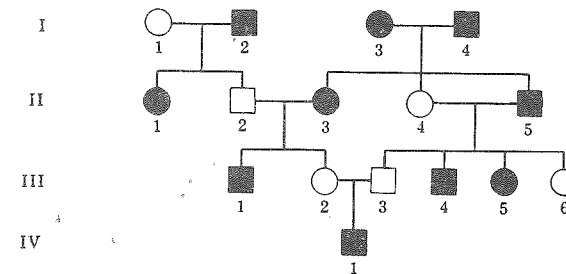
Potrebbe l'ipotesi di un gene mutante recessivo, legato al sesso, essere sostenuta dal pedigree riportato qui sopra? Si spieghi.

5.46.



Legenda:
 □ = maschio normale
 ○ = femmina normale
 ■ = maschio mutante
 ● = femmina mutante

- (a) Il pedigree sopra riportato potrebbe essere usato per sostenere l'ipotesi di un gene olandrico?
 (b) Il pedigree suddetto contraddice l'ipotesi di un gene recessivo, legato al sesso, per il carattere mutante?
 (c) Se un incrocio fra III2 e III3 ha prodotto figlie femmine mutanti, quale delle due ipotesi sopracitate varrebbe in questo caso? Si elenchino i genotipi di tutti gli individui del pedigree, usando simboli appropriati.
- 5.47. Il carattere rappresentato nel pedigree qui sotto dai simboli in nero potrebbe essere prodotto da (a) un gene dominante autosomico, (b) un gene recessivo autosomico, (c) un gene dominante legato al sesso, (d) un gene recessivo legato al sesso, (e) un gene limitato al sesso, (f) un gene olandrico, (g) un gene influenzato dal sesso?



INVERSIONI SESSUALI

- 5.48. Si supponga che una femmina subisca un'inversione sessuale e diventi un maschio funzionale. A questo punto essa viene incrociata con una femmina normale. Si determinino i rapporti tra i sessi attesi nella F_1 che risulta da tali incroci in specie con (a) il sistema ZW di determinazione sessuale, (b) il sistema XY di determinazione sessuale.
- 5.49. La pianta della canapa è dioica e ciò dipende probabilmente da un sistema XY di determinazione sessuale. Le prime semine (maggio-giugno) danno il normale rapporto tra i sessi di 1 : 1. Le ultime di novembre producono invece piante tutte di sesso femminile. Se questa differenza è dovuta alla lunghezza della luce del giorno, dovrebbe essere possibile coltivare tanto femmine XY quanto maschi XY in condizioni controllate, in serra. Quale rapporto tra i sessi ci si aspetterebbe tra le piantine derivate all'inizio dell'anno dagli incroci fra piante maschili XY e femminili XY?
- 5.50. Si supponga che una gallina portatrice dell'allele recessivo k , legato al sesso, per un piumaggio a crescita lenta subisca un'inversione sessuale e produca, come maschio, dei pulcini accoppiandosi con galline portatrici dell'allele dominante k^+ per il piumaggio a crescita rapida. Quali rapporti genotipici e fenotipici sono attesi nella F_1 e nella F_2 ?
- 5.51. La gonade in sviluppo nelle giovani larve del pesce rosso (*Carassius auratus*) è ambisessuale e può differenziarsi in ovario o in testicolo indipendentemente dal sesso genotipico, per l'esposizione esogena ad ormoni sessuali eterotipici. I geni del sesso non sono la causa diretta della differenziazione sessuale, ma agiscono indirettamente producendo ormoni che inducono lo sviluppo sessuale. Gli or-

moni femminili (estrogeni) e gli ormoni maschili (androgeni) sono di solito considerati responsabili dell'espressione dei caratteri sessuali secondari e del mantenimento delle capacità sessuali. Tuttavia, nel caso di questa specie, gli estrogeni possono anche agire come *ginotormoni* (agenti che inducono lo sviluppo in ovario) e gli androgeni possono agire come androtormoni (agenti che inducono lo sviluppo in testicolo). (a) Se le femmine sono eterogametiche (ZW) e i maschi omogametici (ZZ), si predica la progenie attesa da un maschio presunto (ZZ), convertito in femmina per trattamento con estrone (un ormone estrogenico) e incrociato con un maschio normale (ZZ). (b) Se i maschi sono eterogametici (XY) e le femmine omogametiche (XX), si predicano gli zigoti attesi da un incrocio tra un maschio presunto (XY) indotto a diventare femmina e un maschio normale (XY). (c) Questa specie produce progenie vitale nei rapporti previsti nella parte (b). Che cosa c'è di strano in questa affermazione? (d) Come ulteriore prova che i maschi sono eterogametici in questa specie, una femmina genotipica trasformata in un maschio con metiltestosterone, è incrociata con una femmina normale. Che tipo di progenie ci si aspetta? (e) Una femmina estrone-indotta XY è stata incrociata con un maschio normale e ha prodotto 7 figli (uno morto). Ciascuno dei 6 figli vitali è stato incrociato con femmine normali (XX). Cinque dei sei incroci hanno prodotto sia maschi che femmine. Il sesto incrocio, tuttavia, ha prodotto 198 figli, tutti maschi. Il genitore maschio è vissuto per 8 anni. Questo fatto che cosa indica circa la frequenza di tali maschi?

FENOMENI SESSUALI NELLE PIANTE

- 5.52. Un'infiorescenza esclusivamente costituita da fiori con soli pistilli (infiorescenza femminile) viene prodotta nel ricino dal genio genotipo recessivo *nn*. Le piante con genotipo *NN* e *Nn* hanno, nell'infiorescenza, fiori con pistilli e con stami. Si determinino i tipi di fiori prodotti nella progenie che risulta dai seguenti incroci (a) $NN \times Nn$, (b) $Nn \times Nn$, (c) $nn \times Nn$.
- 5.53. L'asparago è una pianta dioica nella quale la condizione maschile (piante con stami) è determinata da un gene dominante *P* e la condizione femminile (piante con pistilli) dal suo allele recessivo *p*. Qualche volta si scopre che i fiori con i pistilli hanno antere piccole non funzionali, e si può anche trovare che i fiori con stami possiedono pistilli immaturi. Molto raramente una pianta con stami può produrre semi e il più delle volte per autofecondazione. (a) Quale rapporto tra i sessi è atteso nella F_1 che risulta dall'autofecondazione di una pianta con fiori muniti di soli stami e di genotipo *Pp*? (b) Quando piante della F_1 di cui si parla in (a), aventi solo stami, vengono incrociate con piante normali, aventi solo pistilli (*pp*), quale rapporto tra i sessi è atteso nella progenie? (c) Quale tipo di incrocio dà un rapporto tra i sessi di 1:1?
- 5.54. La determinazione del sesso nella pianta dioica *Melandrium album* (*Lychnis dioica*) si realizza con il sistema XY. Un gene legato al sesso determina le dimensioni della foglia: l'allele *B* dominante produce foglie larghe, mentre l'allele *b* recessivo produce foglie strette. I granuli pollinici portatori dell'allele recessivo non sono vitali. Quali genotipi sono attesi dai seguenti incroci?

	Generazione parentale che produce il seme		Generazione parentale che produce il polline
(a)	pianta omozigote a foglia larga	×	pianta a foglia stretta
(b)	pianta eterozigote a foglia larga	×	pianta a foglia stretta
(c)	pianta eterozigote a foglia larga	×	pianta a foglia larga

- 5.55. Una pianta monoica può raggiungere un parziale dioicismo tramite un unico locus genico, che impedisce la produzione di gameti vitali in uno dei due tipi di gametangi (organi produttori dei gameti). La condizione sterile nelle piante maschili normalmente è recessiva nella maggior parte delle specie vegetali in cui è stata studiata. (a) Si supponga d'incrociare artificialmente un genitore produttore di polline (*Ss*) con un genitore di sesso maschile, sterile come maschio (produttore di uova), con genotipo *ss*. Si determini il rapporto fenotipico della F_1 e della F_2 (supponendo una completa casualità d'incrocio, incluso l'autoincrocio, nei vari tipi della F_1). (b) Si determinino i rapporti attesi per la F_1 e la F_2 , di cui si parla in (a), quando l'incrocio tra generazioni parentali è *ss* × *SS*. (c) Se un locus (*A*), ad assortimento indipendente dal locus della sterilità maschile (*S*), viene considerato congiuntamente ad esso nell'incrocio *ssAA* × *Ssaa*, si determinino i rapporti attesi nella F_1 e nella F_2 per i genotipi *S-A-*, *S-aa*, *ssA-* e *ssaa*. (d) Si faccia lo stesso per (c), in quella parte in cui l'incrocio tra specie parentali è *ssAA* × *SSaa*.

- 5.56. Due o più geni possono cooperare nel limitare l'autofecondazione. Si conosce un esempio nel sorgo monoico, in cui l'azione di due geni complementari produce una pianta essenzialmente maschile, rendendo sterili le strutture femminili. Le piante eterozigoti per entrambi i loci ($Fs_1/fs_1, Fs_2/fs_2$) si sviluppano in piante femminili sterili, senza alcun effetto sulla loro produzione di polline. Ogni volta che tre geni dominanti sono presenti ($Fs_1/Fs_1, Fs_2/Fs_2$ o $Fs_1/fs_1, Fs_2/Fs_2$), vengono prodotte piante nane che non

sviluppano alcuna infiorescenza. Sebbene non sia stato mai osservato, anche un genotipo con tutti e quattro gli alleli dominanti darebbe probabilmente origine a una pianta nana e senza infiorescenza. Tutti gli altri genotipi producono, invece, piante normali. Se questi loci hanno un assortimento indipendente l'uno dall'altro, si determinino i fenotipi attesi della F_1 che risulta dagli incroci (a) $Fs_1/fs_1, Fs_2/fs_2 \times Fs_1/fs_1, fs_2/fs_2$, (b) $Fs_1/fs_1, Fs_2/fs_2 \times Fs_1/Fs_1, fs_2/fs_2$.

- 5.57. In alcuni casi di autoincompatibilità, la crescita del tubetto pollinico è così lenta che lo stilo avvizzisce e muore prima che possa avvenire la fecondazione. Alcune volte, se l'impollinazione viene effettuata artificialmente allo stadio di gemma, il tubetto pollinico può raggiungere l'ovario prima che lo stilo avvizzisca. In questo caso è possibile produrre un genotipo omozigote per il locus dell'autosterilità. (a) Quali sarebbero i risultati attesi dall'impollinazione naturale di questo omozigote (S^1S^1) da parte di un eterozigote contenente un allele in comune (S^1S^3)? (b) Quale sarebbe il risultato dell'incrocio reciproco di cui si parla in (a)? (c) Quale sarebbe il risultato dell'impollinazione naturale di S^1S^1 da parte di S^2S^3 ? (d) L'incrocio reciproco di cui si parla in (c) provocherebbe qualche differenza nei valori attesi per la progenie?
- 5.58. Due tipi eteromorfici di fiori vengono prodotti in molte specie del genere *Primula*. Un tipo chiamato "a spillo" ha antere corte e un lungo stilo. L'altro tipo chiamato "a sfilacci" ha antere situate in alto e uno stilo corto. Il secondo tipo è prodotto da un gene dominante (*S*) e il primo dall'allele recessivo (*s*). Le sole impollinazioni compatibili sono quelle fra stili e antere della stessa altezza, e cioè fra lo stilo del tipo "a sfilacci" e l'antera del tipo "a spillo" o fra l'antera del tipo "a sfilacci" e lo stilo del tipo "a spillo". (a) Quale genotipo possiedono tutte le piante di tipo "a sfilacci"? (b) Se tanto il tipo "a spillo" quanto il tipo "a sfilacci" sono eterozigoti per un paio di alleli (*Aa*) che segregano indipendentemente, quale rapporto genotipico è atteso nella generazione successiva?
- 5.59. Probabilmente il meccanismo di autoincompatibilità di molte piante coinvolge una serie di alleli multipli simile a quella scoperta nella *Nicotiana*. In questa specie, i tubetti pollinici crescono molto lentamente o niente affatto, lungo lo stilo che contiene lo stesso allele nel locus di autoincompatibilità (*S*). Si elenchino i rapporti genotipici degli sporofiti figli, attesi dai seguenti incroci:
- | | Generazione parentale
che produce il seme | | Generazione parentale
che produce il polline |
|-----|---|---|---|
| (a) | S_1S_2 | × | S_1S_2 |
| (b) | S_1S_2 | × | S_1S_3 |
| (c) | S_1S_2 | × | S_3S_4 |
| (d) | Quale porzione di polline è compatibile in ciascuno dei tre incroci sopra menzionati? | | |
- 5.60. Due piante con genotipo autosterile S^1S^2 e S^3S^4 vengono incrociate tra loro. Se tutta la progenie F_1 è impollinata da piante appartenenti solo al genotipo S^2S^3 , quali rapporti genotipici sono attesi nella F_2 ?

RISPOSTE AI PROBLEMI SUPPLEMENTARI

- 5.12. (a) Cc o cc (b) $\frac{1}{4}$ (c) 50% (d) $\frac{1}{2}$
- 5.13. (a) Tutta la prole con corpo giallo; (b) tutte le femmine di tipo selvatico, tutti i maschi con corpo giallo; (c) tutta la prole di tipo selvatico; (d) tutte le femmine di tipo selvatico, mentre i maschi sono per metà di tipo selvatico e per metà con corpo giallo; (e) femmine e maschi sono per metà di tipo selvatico e per metà con corpo giallo
- 5.14. F_1 : femmine B^+/B con occhi "bar", maschi B^+/Y di tipo selvatico; femmine F_2 : $\frac{1}{2}B^+/B^+$ di tipo selvatico: $\frac{1}{2}B^+/B$ con occhi "bar"; maschi F_2 : $\frac{1}{2}B^+/Y$ di tipo selvatico: $\frac{1}{2}B/Y$ con occhi "bar"
- 5.15. (a) Maschile; (b) $\frac{1}{4}(11A + 1X) : \frac{1}{4}(11A)$ (c) 24
- 5.16. (a) Con un paio di alleli codominanti legati al sesso.

	Femmine	Maschi
pelo nero	$C^B C^B$	$C^B Y$
disegno del pelo a corazzina di tartaruga	$C^B C^Y$	—
pelo giallo	$C^Y C^Y$	$C^Y Y$

(b) Tutti i maschi con pelo giallo, tutte le femmine con disegno a corazza di tartaruga; (c) tutti i maschi con pelo nero, tutte le femmine con disegno a corazza di tartaruga; (d) la femmina ha disegno del pelo a corazza di tartaruga, il maschio pelo nero; (e) la femmina ha disegno del pelo a corazza di tartaruga, il maschio pelo giallo.

5.17. $\frac{1}{3}$ piante femminili di colore verde scuro : $\frac{1}{3}$ piante maschili con chiazze verde-giallo : $\frac{1}{3}$ piante maschili di colore verde scuro

5.18. (a) Maschi tutti con occhi bianchi; femmine: $\frac{1}{4}$ con occhi vermigli : $\frac{1}{4}$ di tipo selvatico : $\frac{1}{4}$ con occhi bianchi : $\frac{1}{4}$ con occhi marroni; (b) maschi e femmine: $\frac{3}{4}$ con occhi vermigli : $\frac{1}{4}$ con occhi bianchi; (c) maschi e femmine: $\frac{3}{8}$ di tipo selvatico : $\frac{3}{8}$ con occhi vermigli : $\frac{1}{8}$ con occhi marroni : $\frac{1}{8}$ con occhi bianchi

5.19. (a) F₁: maschi con piumaggio a crescita rapida, femmine con piumaggio a crescita lenta; F₂: maschi e femmine: $\frac{1}{2}$ con piumaggio a crescita rapida : $\frac{1}{2}$ a crescita lenta; (b) F₁: tutti con piumaggio a crescita rapida; F₂ maschi con piumaggio a crescita rapida; F₂ femmine: $\frac{1}{2}$ con piumaggio a crescita rapida : $\frac{1}{2}$ a crescita lenta; (c) F₁ tanto i maschi quanto le femmine: $\frac{1}{2}$ con piumaggio a crescita rapida : $\frac{1}{2}$ a crescita lenta; F₂ maschi: $\frac{3}{8}$ con piumaggio a crescita rapida : $\frac{3}{8}$ con piumaggio a crescita lenta; F₂ femmine: $\frac{1}{4}$ con piumaggio a crescita rapida : $\frac{3}{4}$ a crescita lenta

5.20. (a) Femmine con piumaggio argenteo (S/W), maschi con piumaggio argenteo (S/s); (b) maschi: $\frac{1}{2}$ con piumaggio argenteo (S/s) : $\frac{1}{2}$ con piumaggio dorato (s/s); femmine: $\frac{1}{2}$ con piumaggio argenteo (S/W) : $\frac{1}{2}$ con piumaggio dorato (s/W), (c) maschi: tutti con piumaggio argenteo ($\frac{1}{2}$ S/S : $\frac{1}{2}$ S/s); femmine: $\frac{1}{2}$ con piumaggio argenteo (S/W) : $\frac{1}{2}$ con piumaggio dorato (s/W); (d) tutti i maschi con piumaggio argenteo (S/s), tutte le femmine con piumaggio dorato (s/W)

5.21. (a) Con un gene legato al sesso, il quale ha un allele letale quando è emizigote nelle femmine o omozigote nei maschi.

	Maschio	Femmina
testa grigia	HH	HW
testa color crema	HH ¹	—
letale	H ¹ H ¹	H ¹ W

(b) P: HW × HH¹; F₁: $\frac{1}{3}$ maschi HH con testa grigia : $\frac{1}{3}$ maschi HH¹ con testa color crema : $\frac{1}{3}$ femmine HW con testa grigia

5.22. (a) $\frac{1}{2}$ femmine con zampe normali e piumaggio non striato : $\frac{1}{2}$ maschi con zampe normali e piumaggio striato : $\frac{1}{2}$ femmine striscianti con piumaggio non striato : $\frac{1}{2}$ maschi striscianti con piumaggio striato; (b) maschi: $\frac{2}{3}$ striscianti con piumaggio striato : $\frac{1}{3}$ con zampe normali e piumaggio striato; femmine: $\frac{2}{3}$ striscianti con piumaggio non striato : $\frac{1}{3}$ con zampe normali e piumaggio non striato; (c) maschio strisciante con piumaggio striato (CcBb) × femmina strisciante con piumaggio non striato (CcbW)

5.23. F₁: maschi: piumaggio bianco a crescita rapida; femmine: piumaggio bianco a crescita lenta; F₂ maschi e femmine: $\frac{1}{32}$ con piumaggio bianco a crescita rapida : $\frac{1}{32}$ con piumaggio bianco a crescita lenta : $\frac{3}{32}$ con piumaggio colorato a crescita rapida : $\frac{3}{32}$ con piumaggio colorato a crescita lenta

5.24. Maschi e femmine: $\frac{1}{32}$ con zampe piumate e piumaggio striato : $\frac{1}{32}$ con zampe piumate e piumaggio non striato : $\frac{1}{32}$ con zampe non piumate e piumaggio striato : $\frac{1}{32}$ con zampe non piumate e piumaggio non striato

5.25. (a) 0,5 maschio; (b) 1,0 femmina; (c) 0,67 intersesso; (d) 1,0 femmina; (e) 1,5 superfemmina; (f) 1,0 femmina (triploide); (g) letale

5.26. (a) 8; (b) nessuno: non può esservi meiosi nei maschi aploidi; (c) 8

5.27. (a) Il 50%; (b) il 7,14%

5.28. (a) Sì; (b) no. Un meccanismo basato sui cromosomi sessuali potrebbe essere operativo anche senza differenza morfologica nei cromosomi, nei gameti o nelle spore.

5.29.

	Maschi aploidi		Maschi diploidi		Femmine	
	di tipo selvatico	"veinless"	di tipo selvatico	"veinless"	di tipo selvatico	"veinless"
(a)	0	tutti	tutti	0	tutte	0
(b)	0	tutti	0	0	tutte	0
(c)	0	tutti	0	tutti	0	tutte
(d)	0	tutti	0	0	0	tutte
(e)	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
(f)	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
(g)	tutti	0	tutti	0	tutte	0
(h)	tutti	0	0	0	tutte	0

5.30. (a) No. E' assai improbabile che un gene mutante autosomico, limitato dal sesso, venga trasmesso a tutti i figli maschi per quattro generazioni senza segregazione. (b) Come gene olandrico (legato al cromosoma Y)

5.31. Sì, se tale gene fosse collegato al sesso in modo incompleto e l'uomo fosse portatore del gene dominante normale sulla porzione omologa del proprio cromosoma Y

5.32. (a) Il 100% (b) nessuna (c) 1 figlio con orecchi pelosi : 1 figlio normale

5.33.

Genotipi	Uomini	Donne	Genotipi
w dominante negli uomini			w' dominante negli uomini
ww	ciuffo bianco di capelli	ciuffo bianco di capelli	w'w'
ww'	ciuffo bianco di capelli	normale (o)	w'w
w'w'	normale	normale	ww

5.34. F₁: tutti i maschi con le corna, tutte le femmine senza corna; F₂ maschi: $\frac{3}{4}$ con le corna : $\frac{1}{4}$ senza corna; F₂ femmine: $\frac{3}{4}$ senza corna : $\frac{1}{4}$ con le corna

5.35. (a) Tutti i maschi con indice corto; femmine: $\frac{1}{2}$ con indice corto : $\frac{1}{2}$ con indice lungo; (b) lo stesso di (a); (c) maschi: $\frac{3}{4}$ con indice corto : $\frac{1}{4}$ con indice lungo; femmine: $\frac{1}{4}$ con indice corto : $\frac{3}{4}$ con indice lungo; (d) tutti i maschi con indice corto, tutte le femmine con indice lungo

5.36. (a) F₁: maschi con mantello mogano C^MC^R, femmine con mantello rosso C^MC^R; F₂ maschi e femmine: $\frac{1}{4}$ C^MC^M : $\frac{1}{2}$ C^MC^R : $\frac{1}{4}$ C^RC^R; F₂ maschi: $\frac{3}{4}$ color mogano : $\frac{1}{4}$ color rosso; F₂ femmine: $\frac{1}{4}$ color mogano : $\frac{3}{4}$ color rosso; (b) femminile; (c) C^MC^M.

5.37.

Fenotipo	Maschi	Femmine
con barba e orecchie lunghe	3/16	1/16
con barba e orecchie di lunghezza media	3/8	1/8
con barba e orecchie corte	3/16	1/16
senza barba con orecchie lunghe	1/16	3/16
senza barba con orecchie di lunghezza media	1/8	3/8
senza barba con orecchie corte	1/16	3/16

5.38.

Fenotipo	Figlie	Figli
calvi con visione normale	1/8	3/8
calvi e daltonici	1/8	3/8
non calvi con visione normale	3/8	1/8
non calvi daltonici	3/8	1/8

- 5.39. (a) $\frac{3}{4}$ (b) $\frac{3}{8}$
- 5.40. $2ss : 1SS$ o $2Ss : 1ss$
- 5.41. $\frac{5}{8}$ individui gialli : $\frac{3}{8}$ bianchi
- 5.42. Maschi: $\frac{3}{8}$ con piumaggio striato e da gallina : $\frac{1}{8}$ con piumaggio striato e da gallo : $\frac{3}{8}$ con piumaggio non striato e da gallina : $\frac{1}{8}$ con piumaggio non striato e da gallo; femmine: $\frac{1}{2}$ con piumaggio striato e da gallina : $\frac{1}{2}$ con piumaggio non striato e da gallina
- 5.43. (a) I Leghorn sono omozigoti hh . I Sebright bantam sono omozigoti HH . Gli Hamburg segregano a questo locus; in questa razza non è stato fissato l'uno o l'altro allele. (b) Le gonadi sono la fonte degli ormoni sessuali steroidei ed anche delle cellule riproduttive. L'azione di questi geni dipende dalla presenza o dall'assenza di questi ormoni sessuali.
- 5.44. (a) No; (b) sì; (c) no; (d) sì; (e) sì; (f) sì; (g) no
- 5.45. No. In base a quanto si è ipotizzato, III1 deve avere genotipo eterozigote e quindi dovrebbe essere fenotipicamente normale; III2 deve essere portatore del mutante recessivo in condizione emizigote e quindi dovrebbe essere fenotipicamente mutante
- 5.46. (a) Sì; (b) no; (c) quella del gene recessivo legato al sesso; Aa (I1, I11, 3, III2), aY (I2, II2, 4, III1, 3)
- 5.47. Da (a) a (f) no; (g) sì (se il nero è dominante nei maschi e recessivo nelle femmine)
- 5.48. (a) 2 femmine : 1 maschio; (b) tutte femmine
- 5.49. 2 piante maschili : 1 pianta femminile
- 5.50. F_1 : $\frac{1}{3} k^+ / k$ maschi con piumaggio a crescita rapida: $\frac{1}{3} k^+ / W$ femmine con piumaggio a crescita rapida: $\frac{1}{3} k / W$ femmine con piumaggio a crescita lenta; F_2 : $(\frac{1}{8} k^+ / K^+ + \frac{1}{4} k^+ / k) = \frac{3}{8}$ maschi con piumaggio a crescita rapida: $\frac{1}{8} k / k$ maschi con piumaggio a crescita lenta: $\frac{1}{4} k^+ / W$ femmine con piumaggio a crescita rapida: $\frac{1}{4} k / W$ femmine con piumaggio a crescita lenta
- 5.51. (a) Tutti maschi ZZ (b) 1 femmina XX : 2 maschi XY : 1 maschio YY (c) Nella maggior parte degli altri organismi è essenziale almeno un cromosoma X per la sopravvivenza. (d) tutte femmine XX (e) si è dimostrato che $\frac{1}{5}$ dei figli in esame sono YY; perciò i maschi YY non sono rari in questa specie e sembrano essere vitali come i maschi normali XY.
- 5.52. (a) Fiori tutti misti; (b) $\frac{3}{4}$ fiori misti : $\frac{1}{4}$ fiori con pistilli; (c) $\frac{1}{2}$ fiori misti : $\frac{1}{2}$ fiori con pistilli
- 5.53. (a) $\frac{3}{4}$ piante con soli stami : $\frac{1}{4}$ piante con soli pistilli; (b) $\frac{2}{3}$ piante con soli stami : $\frac{1}{3}$ piante con soli pistilli; (c) $Pp \times pp$
- 5.54. (a) Solo piante maschili a foglia larga; (b) $\frac{1}{2}$ piante maschili a foglia larga : $\frac{1}{2}$ piante maschili a foglia stretta; (c) tutte piante femminili a foglia larga; $\frac{1}{2}$ piante maschili a foglia larga : $\frac{1}{2}$ piante maschili a foglia stretta
- 5.55. (a) F_1 : $\frac{1}{2}$ piante maschili sterili : $\frac{1}{2}$ piante maschili fertili (normali = monoiche); F_2 : $\frac{3}{8}$ piante maschili sterili : $\frac{5}{8}$ piante normali; (b) F_1 : tutta normale; F_2 : $\frac{1}{4}$ piante maschili sterili : $\frac{3}{4}$ piante normali; (c) F_1 : $\frac{1}{2} SsAa$ normale : $\frac{1}{2} ssAa$ piante maschili sterili; F_2 : $\frac{1}{32} S-A-$: $\frac{9}{32} ssA-$: $\frac{5}{32} S-aa$: $\frac{3}{32} ssa$ (d) F_1 : $SsAa$ normale; F_2 : $\frac{9}{16} S-A-$: $\frac{3}{16} S-aa$: $\frac{3}{16} ssA-$: $\frac{1}{16} ssa$
- 5.56. (a) $\frac{1}{8}$ piante nane : $\frac{1}{4}$ piante femminili sterili : $\frac{5}{8}$ piante normali (monoiche); (b) $\frac{1}{2}$ piante normali : $\frac{1}{4}$ piante femminili sterili : $\frac{1}{4}$ piante nane
- 5.57. (a) Tutta la progenie S^1S^3 ; (b) nessuna progenie; (c) $\frac{1}{2} S^1S^2$: $\frac{1}{2} S^1S^3$ (d) no

- 5.58. (a) Il genotipo Ss ; (b) $\frac{1}{8} AASs$: $\frac{1}{4} AaSs$: $\frac{1}{8} aaSs$: $\frac{1}{8} AAAs$: $\frac{1}{4} AAss$: $\frac{1}{8} aass$
- 5.59. (a) Nessuno; (b) $\frac{1}{2} S_1S_3$: $\frac{1}{2} S_2S_3$ (c) $\frac{1}{4} S_1S_3$: $\frac{1}{4} S_1S_4$: $\frac{1}{4} S_2S_3$: $\frac{1}{4} S_2S_4$ (d) a = nessuna, b = la metà, c = tutto
- 5.60. $\frac{1}{4} S_1S_2$: $\frac{1}{3} S_2S_3$: $\frac{1}{12} S_1S_3$: $\frac{1}{12} S_2S_4$: $\frac{1}{4} S_3S_4$