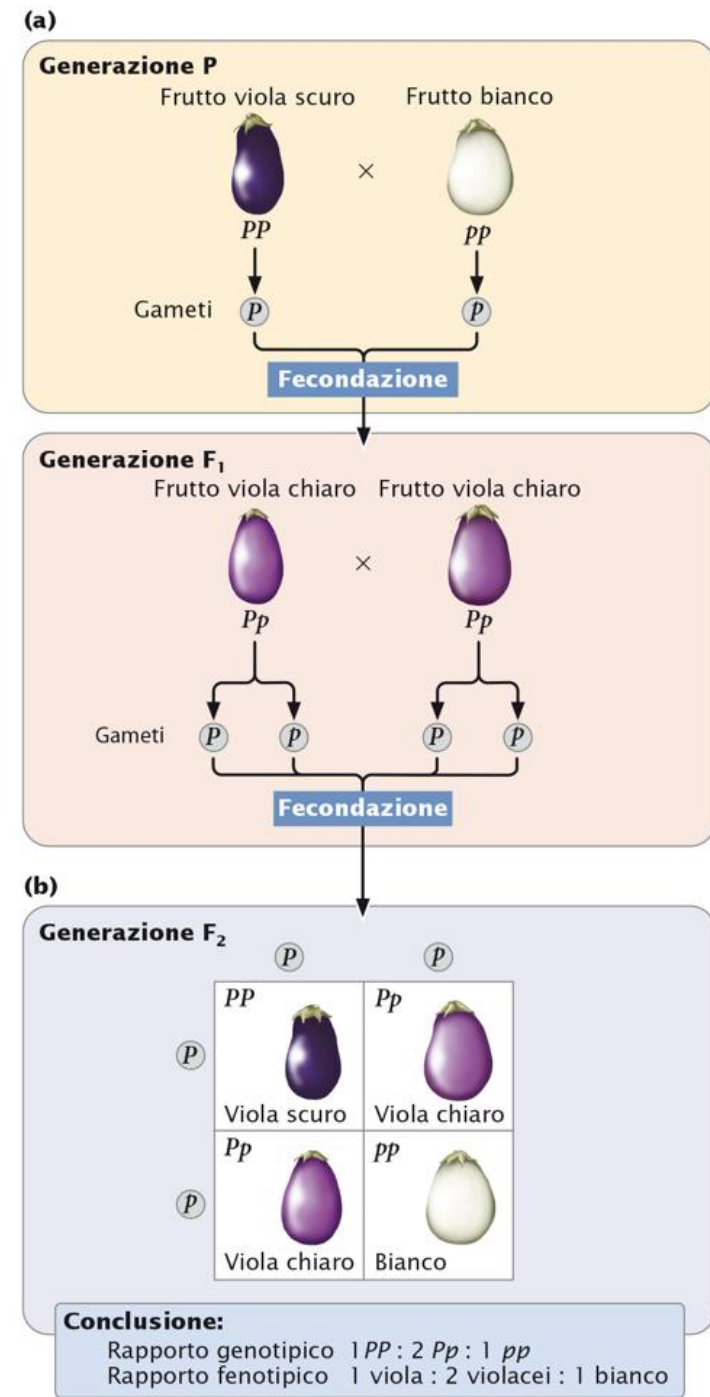


La dominanza incompleta.

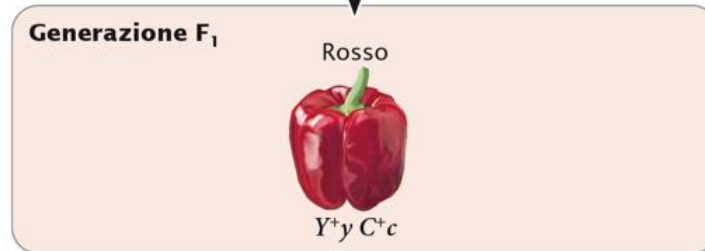
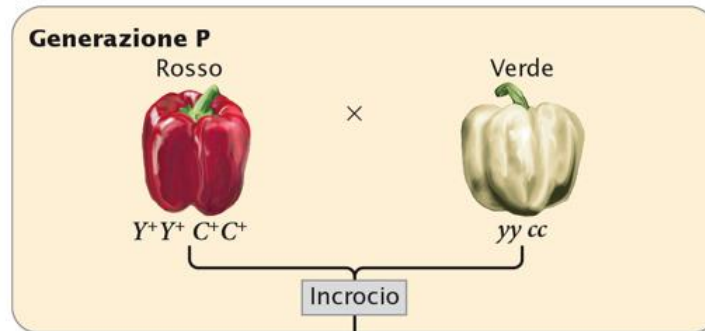
Quando una pianta omozigote che produce frutti viola scuro (PP) è incrociata con un'altra che produce frutti bianchi (pp), tutti gli eterozigoti F1 (Pp) producono frutti viola chiaro. Quando gli individui F1 sono incrociati fra loro, 1/4 degli F2 sono viola scuro (PP), 1/2 viola chiaro (Pp) e 1/4 bianchi (pp).

Si noti che il rapporto 1 : 2 : 1 è diverso dal rapporto 3 : 1 che avremmo osservato se il colore del frutto della melanzana avesse mostrato una dominanza completa.

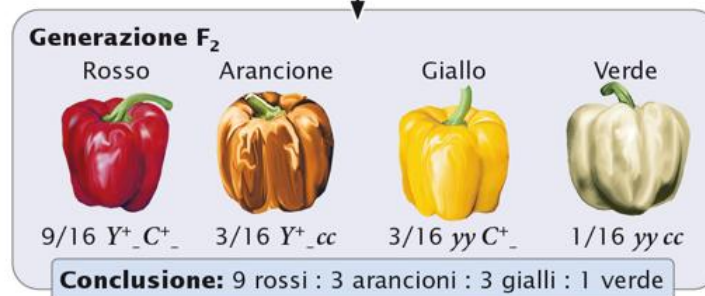
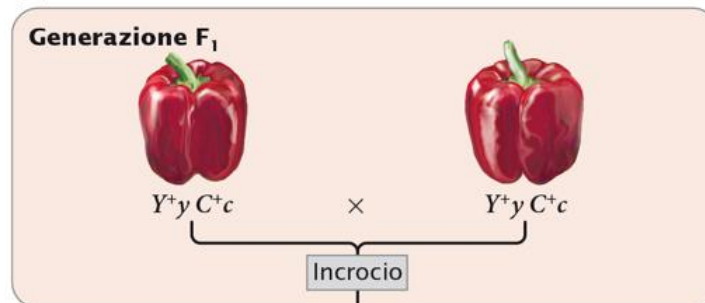
Quando un carattere mostra dominanza incompleta i rapporti genotipici e fenotipici nella prole sono identici, perché ciascun genotipo ha il proprio fenotipo. La cosa importante da ricordare riguardo la dominanza è che essa influenza il modo in cui i geni vengono espressi (il fenotipo) ma non il modo in cui vengono ereditati.



(a)



(b)



La Codominanza

Gli alleli che mancano di relazioni dominanti e recessivi possono venire definiti intermedi o codominanti. Ciò significa che ogni allele è in grado di esprimere in una certa misura quando si trova in condizione eterozigote. Da ciò deriva che il genotipo eterozigote dà luogo a un fenotipo chiaramente diverso da entrambi i genotipi omozigoti.

Normalmente il fenotipo eterozigote, che risulta da una codominanza, ha carattere intermedio rispetto a quelli prodotti dai genotipi omozigoti (**NON È RISPETTATA LA 1° LEGGE DI MENDEL**). Da ciò l'idea errata del "rimescolamento". Il fenotipo può apparire negli eterozigoti come una "miscela", ma gli alleli mantengono le loro identità individuali, e, al momento della formazione dei gameti, si segregheranno l'uno dall'altro (**È RISPETTATA LA 2° LEGGE DI MENDEL**).

Simbolismo usato per gli alleli codominanti. Per indicare gli alleli codominanti si dovrebbero usare caratteri maiuscoli con esponenti diversi. Le lettere maiuscole richiamano l'attenzione sul fatto che ogni allele può esprimersi in una certa misura perfino in presenza del suo allele alternativo (negli eterozigoti).

Un esempio di codominanza si può osservare nei gruppi sanguigni MN. Gli alleli che determinano il sistema di gruppi sanguigni M N nell'uomo sono codominanti e possono essere rappresentati dai simboli L^M e L^N , la lettera base (L). Due antisieri (anti-M e anti-N) sono usati per distinguere tre genotipi e i loro fenotipi corrispondenti (gruppi sanguigni). L'agglutinazione è rappresentata dal segno + e la non agglutinazione dal segno -.

Genotipo	Reazione con:		Gruppo sanguigno (Fenotipo)
	Anti-M	Anti-N	
$L^M L^M$	+	-	M
$L^M L^N$	+	+	MN
$L^N L^N$	-	+	N

Un esempio classico di alleli multipli si trova nel sistema dei gruppi sanguigni ABO, presente nell'uomo. In esso l'allele I^A per l'antigene A è codominante dell'allele I^B per l'antigene B. Tanto I^A quanto I^B sono completamente dominanti sull'allele i che non specifica nessuna struttura antigenica identificabile. La gerarchia dei rapporti di dominanza è simbolizzata come $(I^A = I^B) > i$. Due antisieri (antiA e antiB) sono necessari per individuare i quattro fenotipi.

GENOTIPI	FENOTIPI
$I^A I^A; I^A i$	A
$I^B I^B; I^B i$	B
$I^A I^B$	AB
ii	0

Tipo di dominanza	Definizione
Dominanza completa	Il fenotipo dell'eterozigote è identico al fenotipo di uno dei due omozigoti.
Dominanza incompleta	Il fenotipo dell'eterozigote è intermedio rispetto ai fenotipi dei due omozigoti.
Codominanza	Il fenotipo dell'eterozigote include i fenotipi dei due omozigoti.

Esempio della fibrosi cistica CFTR

Categorie Fenotipiche = riguarda le interazione tra i prodotti di un gene, tra i vari alleli del gene stesso

Alleli letali

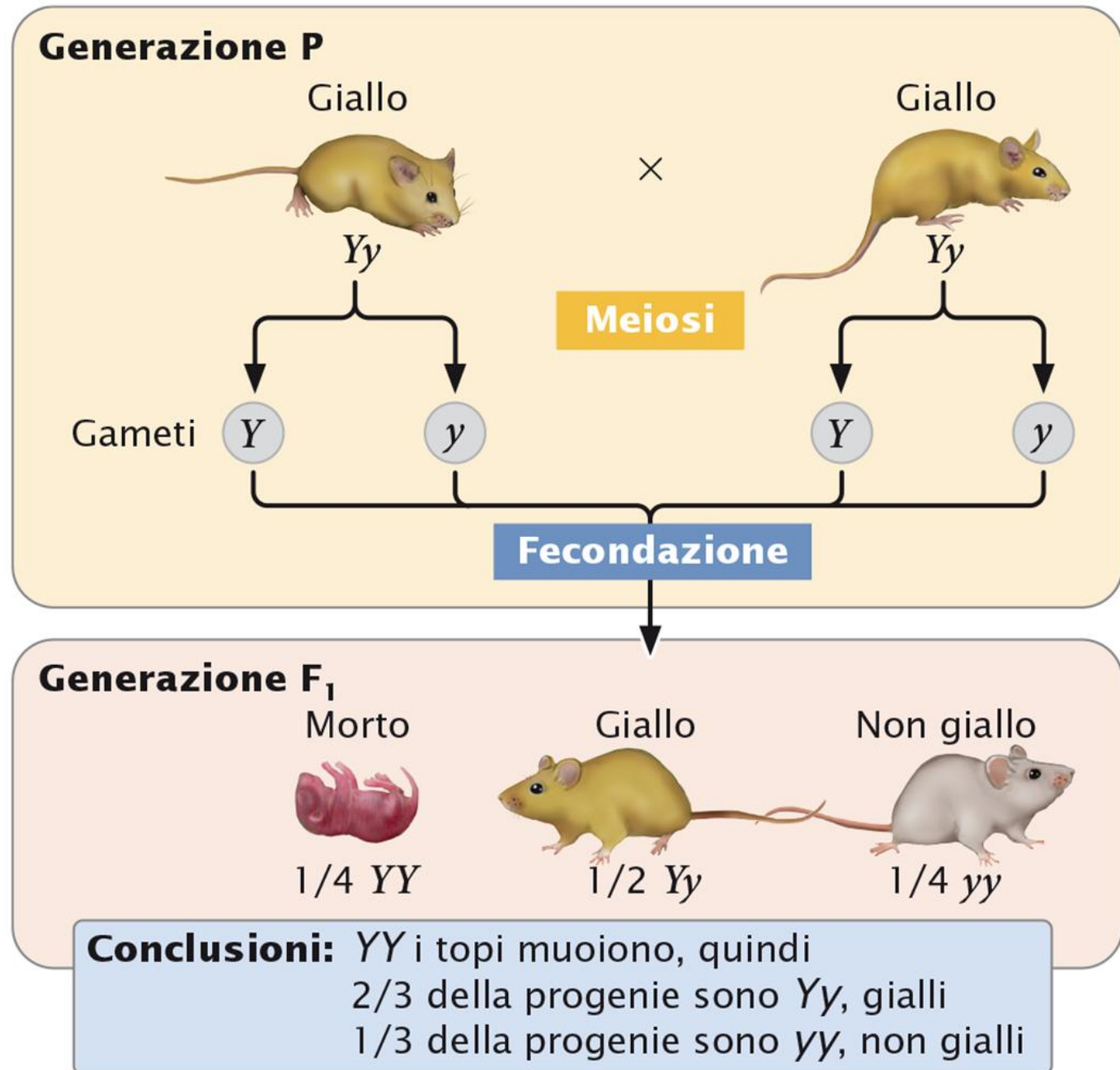
La manifestazione fenotipica di alcuni geni è la morte dell'individuo nel periodo prenatale o in quello postnatale, ma sempre anteriore alla maturità sessuale (Darwin Award https://it.wikipedia.org/wiki/Darwin_Awards). Tali geni sono definiti letali. Un allele letale totalmente dominante (ad esempio, un gene fatale in condizioni tanto omozigoti quanto eterozigoti) può insorgere occasionalmente per mutazione, da un allele normale. Gli individui con un gene letale dominante muoiono prima di lasciare una progenie; di conseguenza tale gene viene rimosse dalla popolazione nella stessa generazione in cui appare. I geni letali recessivi sono fatali solo quando si trovano nello stato omozigote e possono essere di due tipi: (1) possono non avere alcun effetto fenotipico ovvio negli eterozigoti o (2) mostrano un fenotipo caratteristico quando sono nello stato eterozigote.

Alleli letali.

Nella varietà aurea le bocche di leone la pianta mostra foglie gialle. Quando due piante con foglie gialle vengono incrociate, $\frac{2}{3}$ della progenie ha foglie gialle e $\frac{1}{3}$ ha foglie verdi. Quando una verde è incrociata con una verde, tutta la progenie ha foglie verdi; ma quando una gialla è incrociata con una verde, $\frac{1}{2}$ della progenie ha foglie verdi e $\frac{1}{2}$ ha foglie gialle, a conferma del fatto che tutte le piante di bocca di leone a foglie gialle sono eterozigoti



Alleli letali.



Alleli multipli

I sistemi genetici proposti fin qui sono stati limitati a un unico paio di alleli.

Il numero massimo di alleli che ogni individuo possiede in un locus genico è due, uno per ciascuno dei cromosomi omologhi. Ma poiché un gene può modificarsi in forme alternative attraverso il processo di mutazione, un gran numero di alleli è possibile in una popolazione di individui. Ogni volta che più di due alleli vengono identificati in un locus, si ha una **serie allelica multipla**.

Simbolismo usato per gli alleli multipli.

Una lettera maiuscola viene normalmente usata per indicare l'allele che è dominante su tutti gli altri della serie; la stessa lettera, minuscola, designa l'allele recessive rispetto a tutti gli altri della serie. Ad altri alleli, che hanno un grado di dominanza intermedio fra questi due estremi, viene normalmente assegnata una lettera minuscola con qualche adeguato esponente.

Alleli multipli

Il colore degli occhi della *Drosophila* è determinato da una serie di alleli che fanno variare il colore dal tipo selvatico rosso (w^+ o W) al bianco (w) attraverso il corallo (w^{co}), il sangue (w^{bl}), l'eosina (w^e), il ciliegia (w^{ch}), l'albicocca (w^a), il miele (w^h), il camoscio (w^{bf}), lo sfumato (w^t), il perla (w^p) e l'avorio (w^i). Si può considerare che ogni allele del sistema, ad eccezione di w , produca del pigmento, ma sempre meno via via che si procede nell'ordine gerarchico verso il basso:

$$w^+ > w^{co} > w^{bl} > w^e > w^{ch} > w^a > w^h > w^{bf} > w^t > w^p > w^i > w.$$

L'allele di tipo selvatico (w^+) è completamente dominante e w è completamente recessivo su tutti gli altri alleli della serie. Si dicono composti quegli eterozigoti che contengono membri diversi di una serie allelica. Nella serie qui considerata gli eterozigoti composti che contengono alleli diversi da w^+ tendono ad avere un fenotipo intermedio tra i colori degli occhi degli omozigoti parentali.



white⁺



white^{eosin}



white^{cherry}



white^{apricot}



white¹

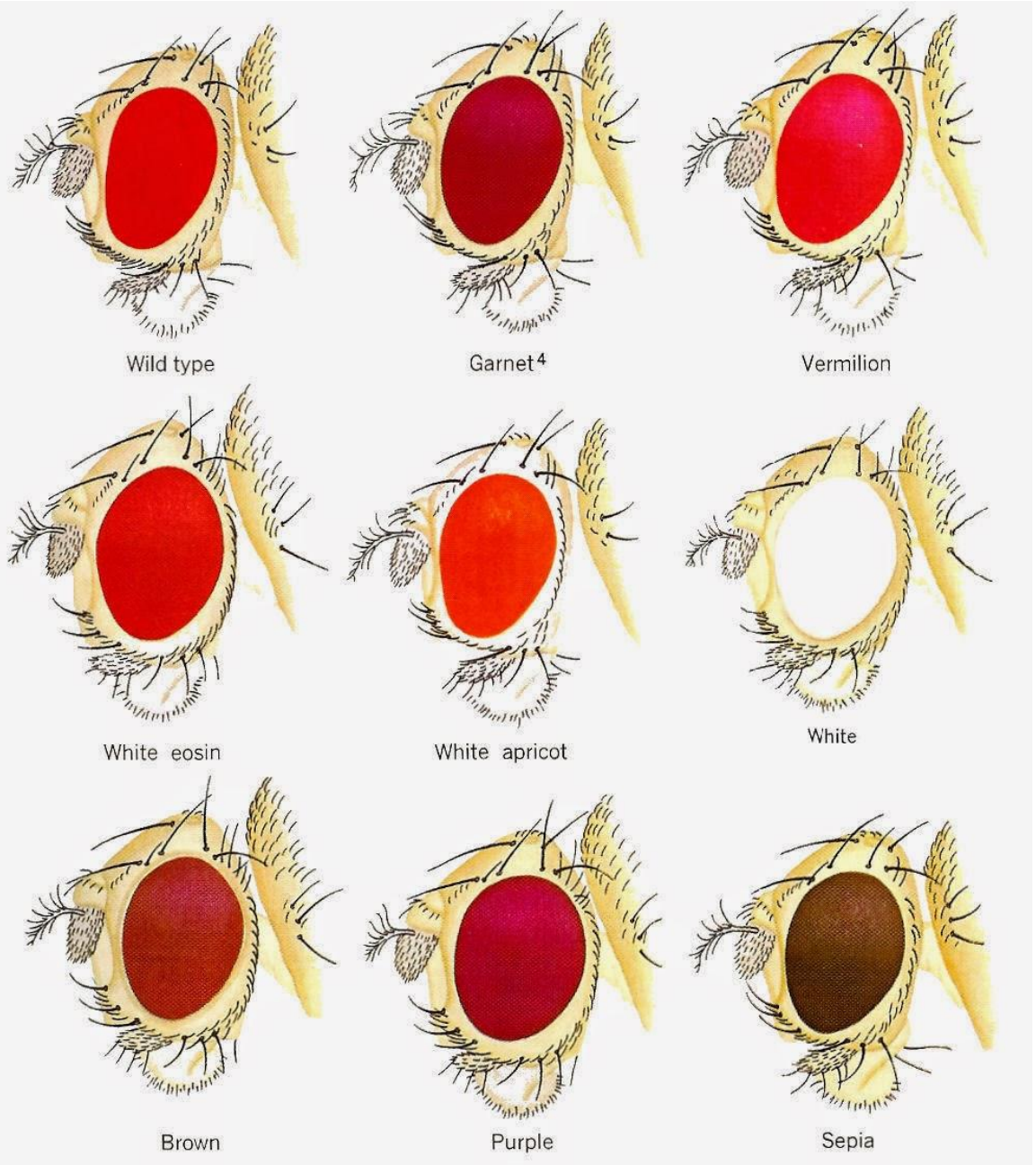
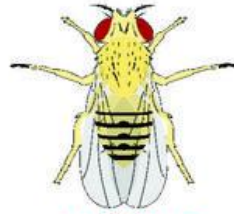


Plate I. Some eye colors in *Drosophila melanogaster*. (After E. M. Wallace, in *An Introduction to Genetics* by Sturtevant and Beadle, Saunders, 1938.)

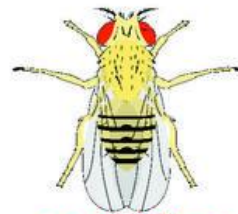
Drosophila melanogaster Eye Color Examples



Wildtype



garnet



vermilion



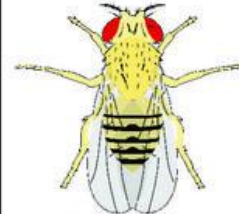
white



brown



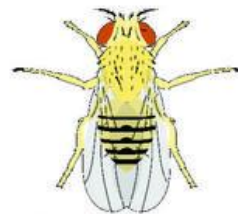
sepia



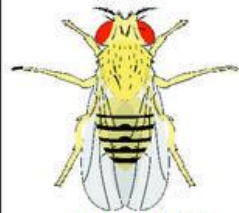
cinnabar



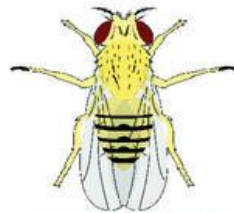
purple



deep orange



scarlet



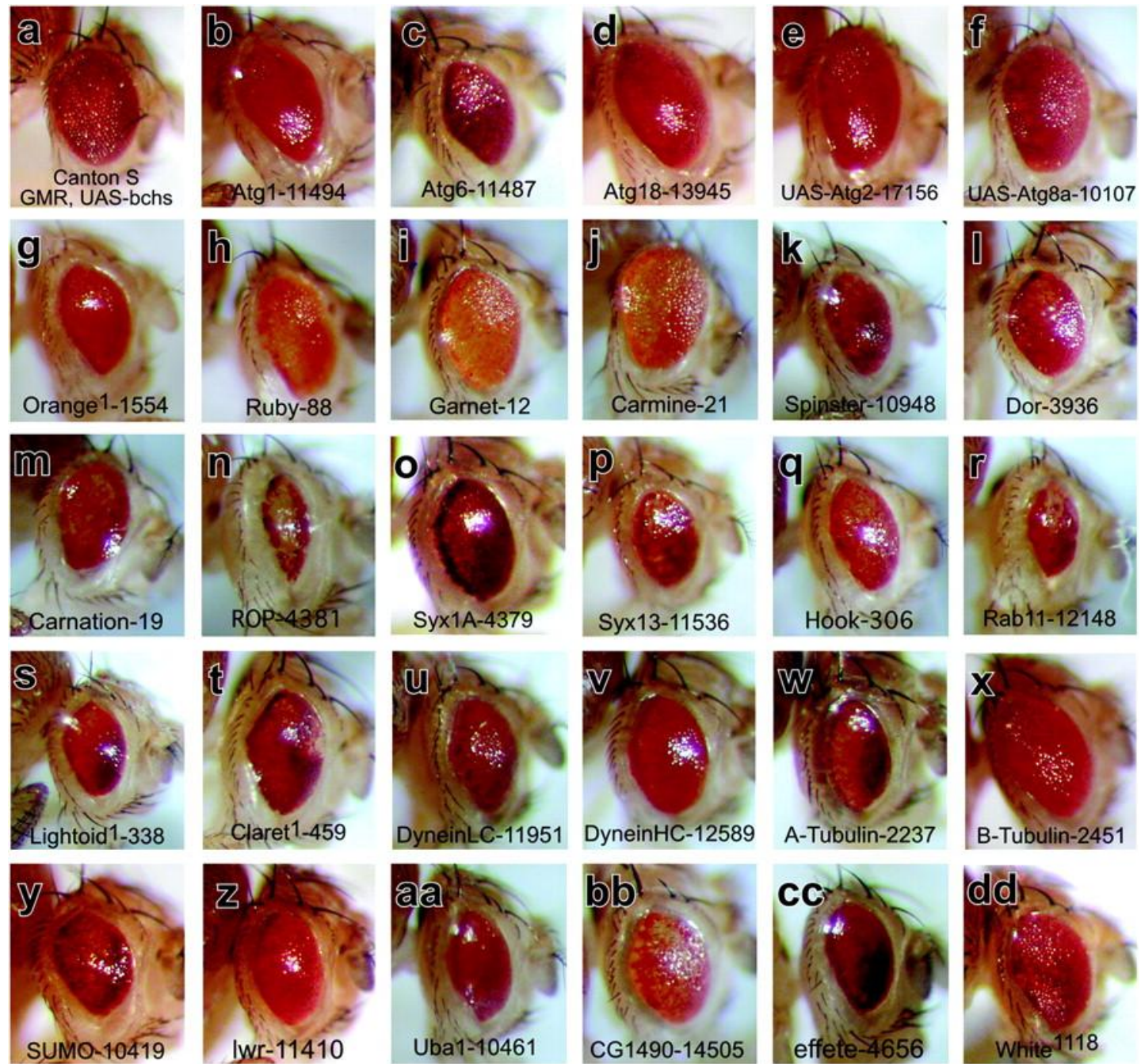
raspberry



mahogany





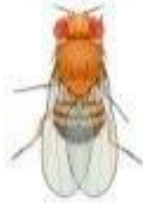


Drosophila melanogaster Phenotypes

Wild Female



Wild Male



Eye Colour

Wild



Plum



Purple



Sepia



Vermilion



White



Eye Shape

Wild



Bar



Wide-Bar



Eyeless



Lobe



Body Colour

Wild



Black



Ebony



Yellow



Body Bristles

Wild



Forked



Shaven



Spineless




Stubble



Singed



Un tipo leggermente diverso di sistema ad alleli multipli si riscontra nel colore del pelo dei conigli: C fa sì che si produca il colore pieno (il tipico coniglio grigio); c^{ch} , allo stato omozigote, toglie il giallo dal pelo e dà un colore grigio argento, chiamato cincillà; c^{ch} , allo stato eterozigote, con alleli più bassi nella gerarchia della dominanza, produce un pelo color grigio chiaro; c^h dà un coniglio bianco con estremità nere, chiamato himalayano; c non produce alcun pigmento e dà così origine a un albino." La gerarchia della dominanza può essere rappresentata come segue: $C > c^{ch} > c^h > c$.

	<u>Genotipo</u>	<u>Fenotipo</u>
 Albino	cc	Peli bianchi su tutto il corpo
 Himalayano	$c^h c^h$	Peli neri sulle estremità e peli bianchi sul resto del corpo
 Chinchilla	$c^{ch} c^{ch}$	Peli bianchi con punte nere su tutto il corpo
 Tipo selvatico	$c^+ c^+$	Peli colorati su tutto il corpo

FENOTIPI	POSSIBILI GENOTIPI
Colore pieno	CC, Cc ^{ch} , Cc ^h , Cc
Cincillà	$c^{ch} c^{ch}$
Grigio chiaro	$c^{ch} c^h$, $c^{ch} c$
Himalayano	$c^h c^h$, $c^h c$
Albino	cc

Possibili genotipi	CC, Cc ^{ch} , Cc ^h , Cc	$c^{ch} c^{ch}$	$c^{ch} c^h$, $c^{ch} c$	$c^h c^h$, $c^h c$	cc
Fenotipi	Grigio scuro	Cincillà	Grigio chiaro	Estremità scure	Albino



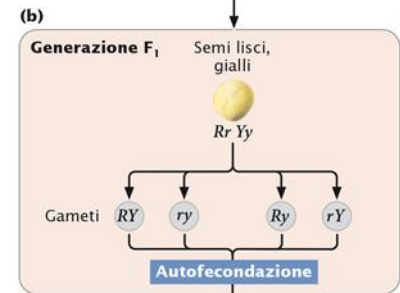
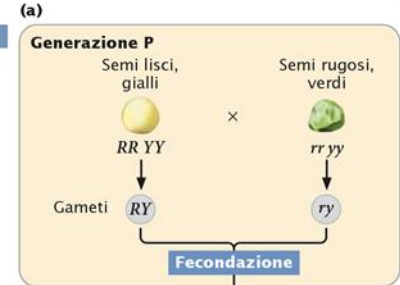
Gli **incroci diibridi** rivelano il principio dell'assortimento indipendente

Oltre a sperimentare sugli incroci monoibridi, Mendel incrociò anche varietà di piselli che differivano per due caratteri: un **incrocio diibrido**. Per esempio, era in possesso di una varietà omozigote di piselli con semi lisci e gialli e un'altra varietà con semi rugosi e verdi. Quando incrociò le due varietà, i semi di tutta la progenie F1 erano lisci e gialli. Allora fece autofecondare la F1 e, in F2, ottenne la seguente progenie: 315 semi lisci e gialli, 101 rugosi e gialli; 108 lisci e verdi; 32 rugosi e verdi. Mendel riconobbe che questi tratti stavano all'incirca in un rapporto 9 : 3 : 3 : 1, vale a dire 9/16 della progenie erano lisci e gialli, 3/16 rugosi e gialli, 3/16 lisci e verdi, 1/16 rugosi e verdi.

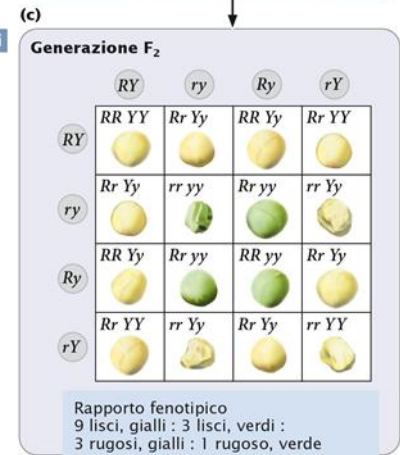
Esperimento

Domanda: Gli alleli che codificano per caratteri differenti si separano in modo indipendente?

Metodi



Risultati



Conclusioni: Gli alleli che codificano per il colore dei semi si separano in modo indipendente dagli alleli che codificano per la forma dei semi, producendo nella F₂ un rapporto 9 : 3 : 3 : 1.

Gli **incroci diibridi** rivelano il principio dell'assortimento indipendente

Mendel eseguì un certo numero di incroci diibridi per varie coppie di caratteri e tutte le volte ottenne un rapporto vicino a 9 : 3 : 3 : 1 nella F2. Questo rapporto assume un senso perfetto in relazione alla segregazione e alla dominanza se aggiungiamo un terzo principio che Mendel riconobbe nei suoi incroci diibridi: il principio di assortimento indipendente (terza legge di Mendel). Esso afferma che gli alleli in loci differenti si separano in modo indipendente l'uno dall'altro. Un errore diffuso consiste nel ritenere che il principio della segregazione e dell'assortimento indipendente si riferiscano a due processi differenti. Il principio dell'assortimento indipendente è in realtà un'estensione del principio della segregazione, che afferma che due alleli di un locus si separano quando si formano i gameti; il principio dell'assortimento indipendente afferma che, quando questi due alleli si separano, la loro separazione è indipendente da quella degli alleli presenti in altri loci.

3a Legge di Mendel: dell'assortimento indipendente

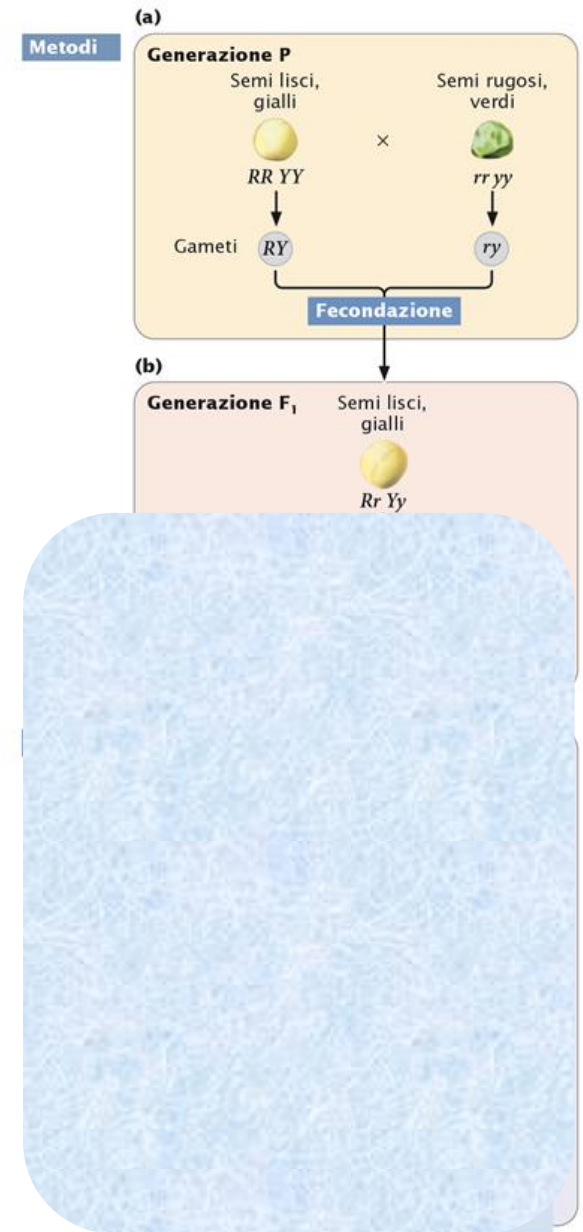
I membri di differenti coppie di alleli si distribuiscono indipendentemente gli uni dagli altri quando si formano i gameti di un diibrido; coppie alleliche diverse vengono trasmesse dai genitori alla progenie secondo la legge della segregazione: indipendentemente l'una dall'altra.

Incrociando individui che differiscono tra loro per due o più caratteri, ogni coppia di alleli per ciascun carattere viene ereditata in maniera del tutto indipendente dall'altra. Si hanno così tutte le possibili combinazioni degli alleli di ciascuna coppia e la comparsa di individui con caratteri nuovi.

Incrociando tra loro 2 diibridi $AaBb$, ogni individuo dà origine a 4 tipi di gameti (AB , Ab , aB e ab) che possono combinarsi in 16 modi diversi.

Gli **incroci diibridi** rivelano il principio dell'assortimento indipendente

Vediamo ora come il principio dell'assortimento indipendente spiega i risultati ottenuti da Mendel nei suoi incroci diibridi. Ogni pianta possiede due alleli che codificano per ciascun carattere, di conseguenza gli individui parentali, che provengono da linee pure, dovevano avere genotipi $RR YY$ e $rr yy$. Il principio della segregazione indica che gli alleli di ciascun locus si separano e un allele di ciascun locus passa in ogni gamete. Perciò i gameti prodotti da un individuo parentale con seme liscio e giallo contengono gli alleli RY , mentre quelli prodotti da un parentale a seme rugoso e verde contengono gli alleli ry . Questi due tipi di gameti si uniscono per produrre F_1 in cui tutti gli individui hanno il genotipo $Rr Yy$. Poiché il carattere liscio è dominante su quello rugoso e quello giallo è dominante sul verde, il fenotipo della F_1 sarà liscio e giallo.

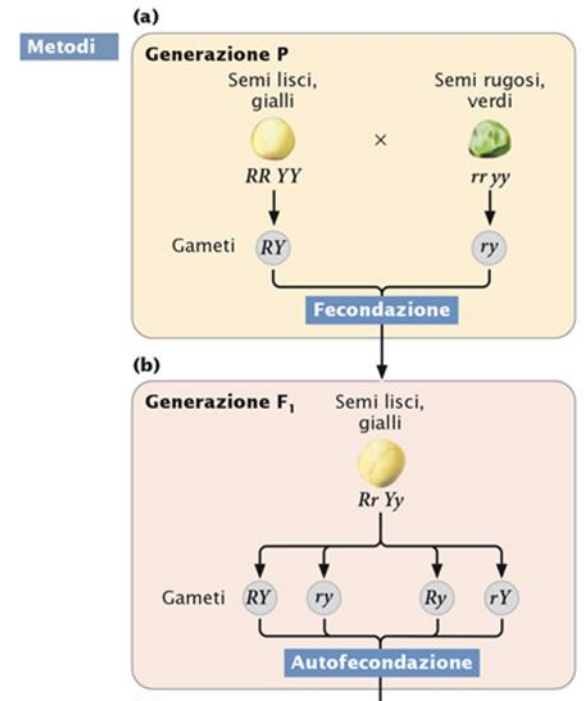


Gli **incroci diibridi** rivelano il principio dell'assortimento indipendente

Quando Mendel fece autofecondare le piante F1 per produrre la F2, gli alleli di ciascun locus si separavano e un solo allele entrava in ciascun gamete. È a questo punto che il principio dell'assortimento indipendente diventa importante. Ogni coppia di alleli si può separare in due modi:

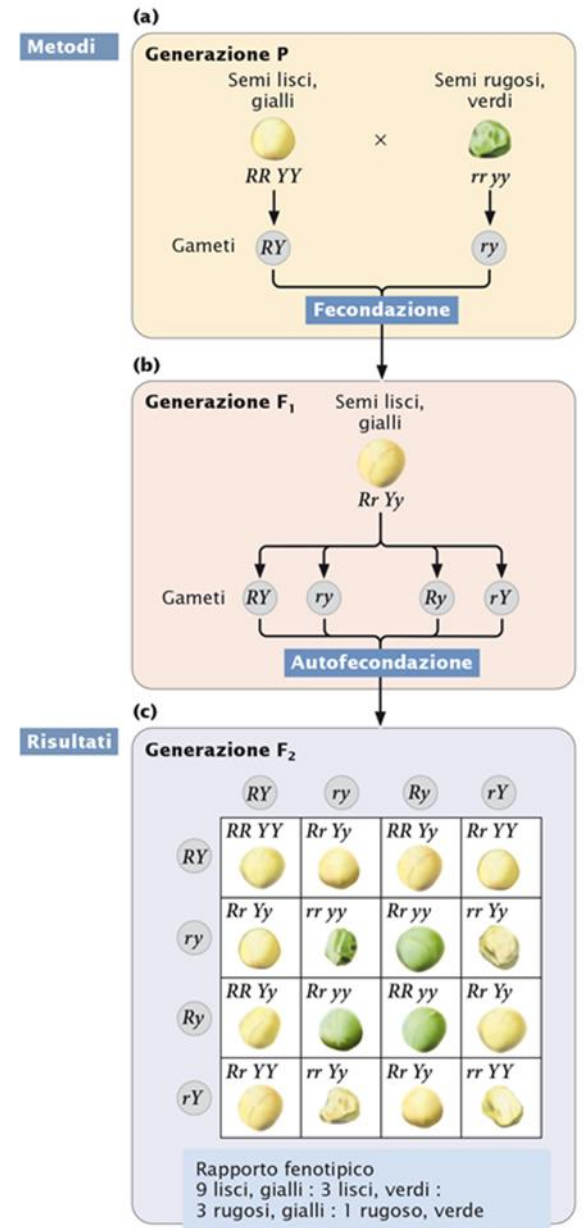
(1) R si separa da r andando con Y e r con y per produrre gameti RY e ry, oppure (2) R si separa andando con y e r con Y per produrre gameti Ry e rY.

Il principio dell'assortimento indipendente ci dice che gli alleli di ogni locus si separano, per l'appunto, in maniera indipendente; in tal modo due modalità di separazione si verificano in uguale misura e tutti i quattro tipi di gameti (RY, ry, Ry, rY) vengono prodotti in proporzioni equivalenti.



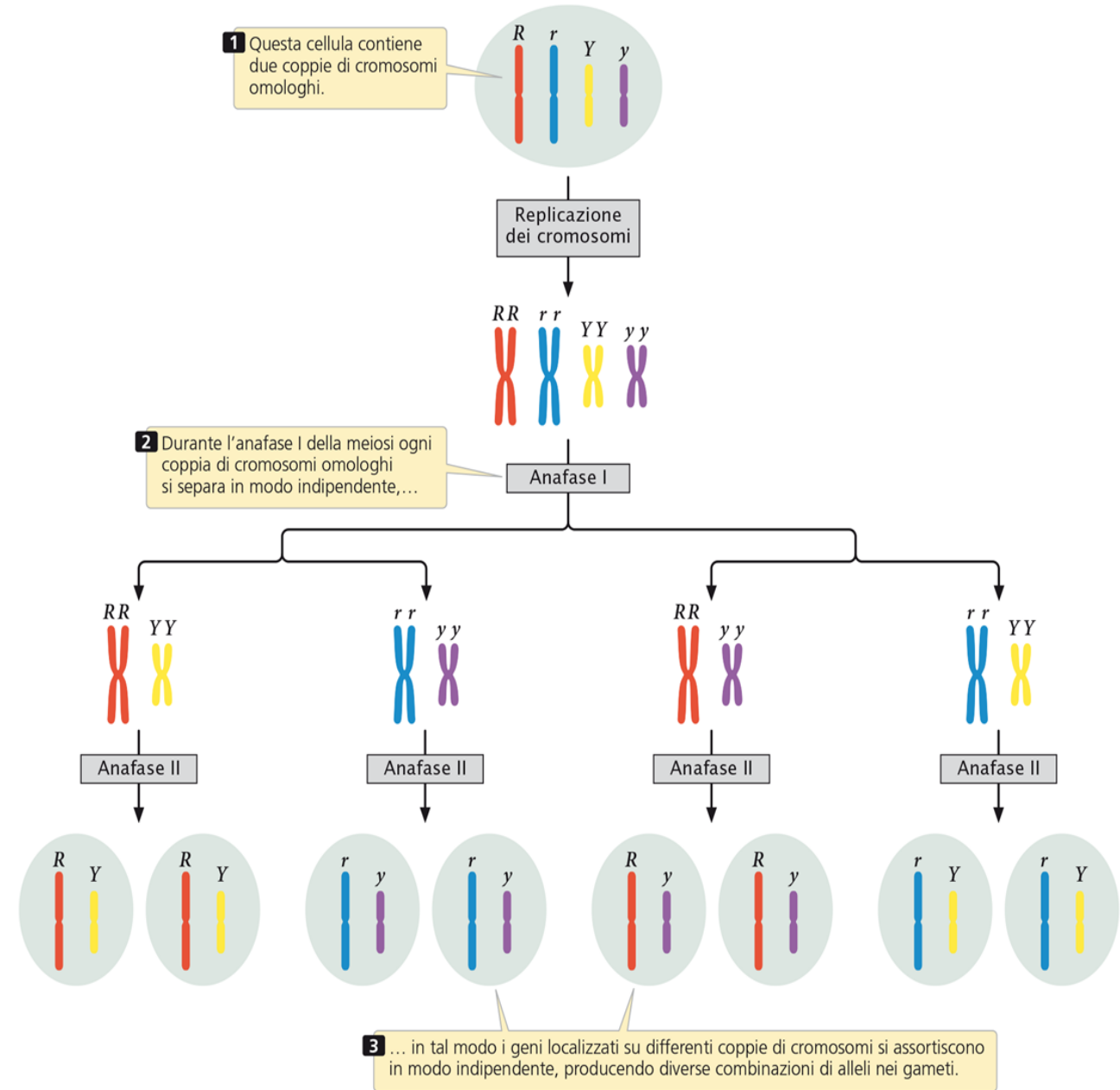
Gli **incroci diibridi** rivelano il principio dell'assortimento indipendente

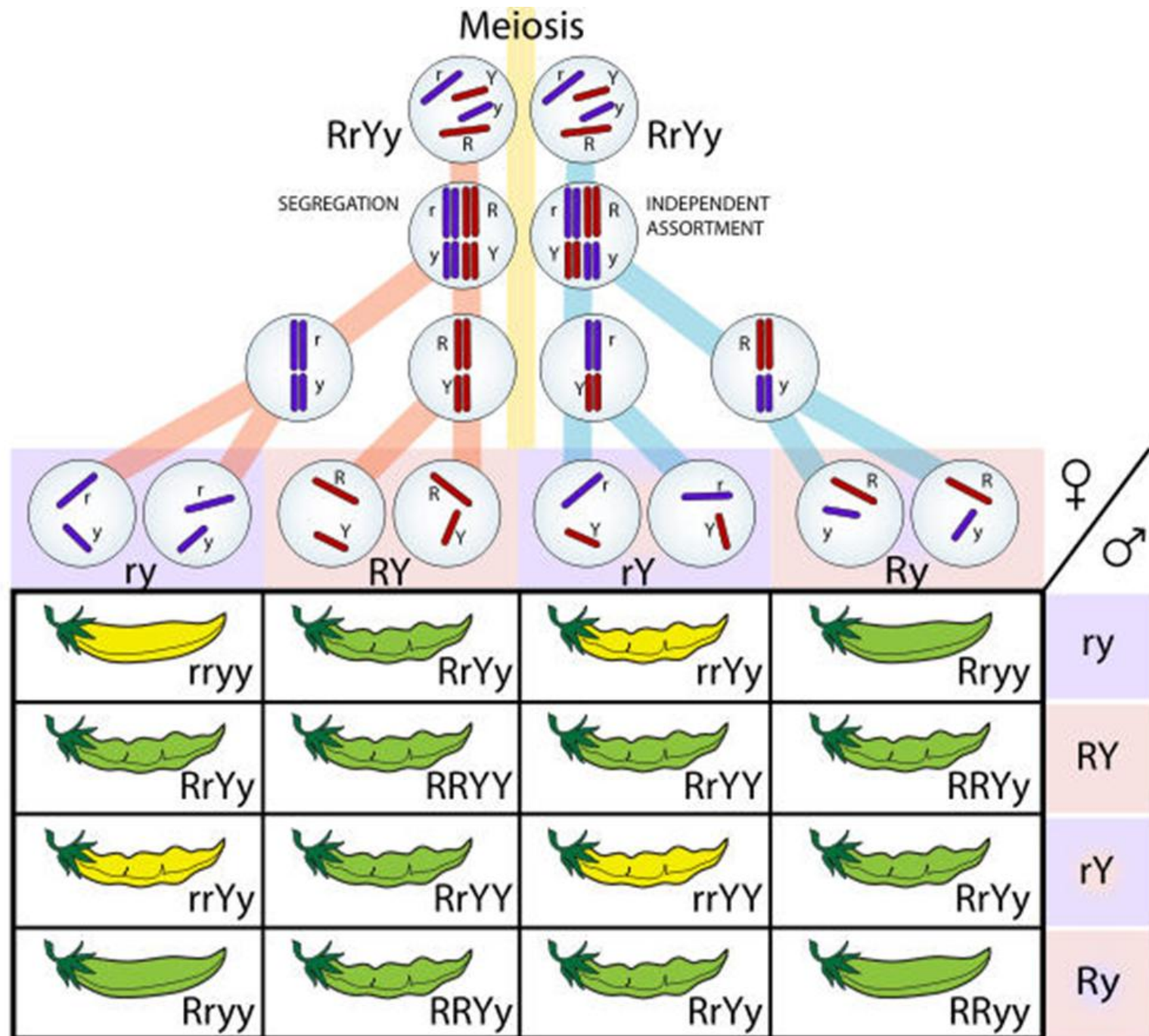
Quando questi quattro tipi di gameti vengono combinati per produrre la generazione F₂, la progenie è composta da 9/16 di lisci e gialli, 3/16 di rugosi e gialli, 3/16 di lisci e verdi e 1/16 di rugosi e verdi, che stanno fra loro in un rapporto fenotipico 9 : 3 : 3 : 1



La relazione fra il principio dell'assortimento indipendente e la meiosi.

Quindi il principio dell'assortimento indipendente si applica a caratteri codificati da loci collocati su diversi cromosomi poiché, come nel caso del principio della segregazione, esso si basa interamente sul comportamento dei cromosomi durante la meiosi. Ogni coppia di cromosomi omologhi si separa in modo indipendente da ogni altra coppia nell'anafase I della meiosi. Perciò i geni collocati su coppie diverse di omologhi subiranno un assortimento indipendente. Invece i geni che si trovano sullo stesso cromosoma si sposteranno insieme durante l'anafase I della meiosi e giungeranno alla medesima destinazione, cioè nello stesso gamete (crossingover permettendo).

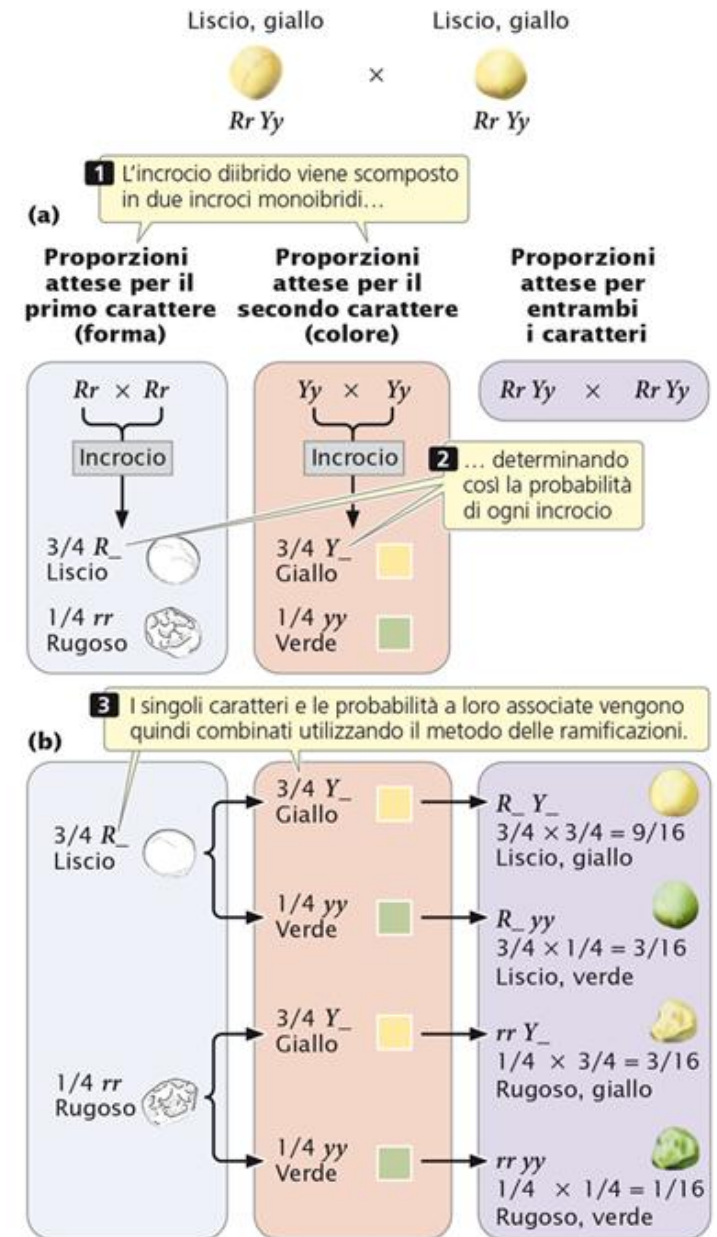






L'applicazione della probabilità e dei diagrammi ramificati agli incroci diibridi.

Quando i geni posti su due loci si separano in maniera indipendente, un incrocio diibrido può essere considerato alla stregua di due incroci monoibridi. Esaminiamo gli incroci diibridi di Mendel ($Rr Yy \times Rr Yy$) considerando ogni carattere separatamente. I diagrammi ramificati rappresentano un modo pratico per organizzare tutte le combinazioni di caratteri. Nella prima colonna inseriamo le proporzioni dei fenotipi relativi a un carattere (nel nostro caso $3/4$ lisci e $1/4$ rugosi). Nella seconda colonna collochiamo due volte le proporzioni dei fenotipi relativi al secondo carattere ($3/4$ gialli e $1/4$ verdi), accanto a ciascun fenotipo della prima colonna: mettiamo $3/4$ gialli e $1/4$ verdi accanto al fenotipo liscio e lo facciamo lo stesso accanto al fenotipo rugoso. Tracciamo delle linee e uniamo i fenotipi della prima colonna con ciascun fenotipo della seconda. Ora seguiamo ogni ramo del diagramma moltiplicando le probabilità di ogni carattere indicate nei rami. Uno di questi collega i lisci ai gialli, mostrando la progenie dei lisci e gialli; un altro ramo unisce i lisci ai verdi e mostra la progenie relativa, e così via.



L'applicazione della probabilità e dei diagrammi ramificati agli incroci diibridi.

Ora calcoliamo la probabilità di una progenie con una particolare combinazione di caratteri, usando la regola del prodotto: la probabilità relativa ai semi lisci (3/4) e gialli (3/4) è $(3/4) \times (3/4) = 9/16$. Per illustrare i vantaggi del metodo probabilistico analizziamo l'incrocio $Aa Bb cc Dd Ee \times Aa Bb Cc dd Ee$. Supponiamo di voler conoscere la probabilità di ottenere una progenie con il genotipo $aa bb cc dd ee$. Se utilizziamo il quadrato di Punnett per determinare tale probabilità, corriamo il rischio di lavorare alla soluzione per mesi. Tuttavia abbiamo la possibilità di calcolare rapidamente la probabilità di ottenere questo genotipo scomponendo questo incrocio in una serie di incroci a locus singolo:

Incrocio	Genotipo	Probabilità
<i>Aa</i> × <i>Aa</i>	<i>aa</i>	1/4
<i>Bb</i> × <i>Bb</i>	<i>bb</i>	1/4
<i>cc</i> × <i>Cc</i>	<i>cc</i>	1/2
<i>Dd</i> × <i>dd</i>	<i>dd</i>	1/2
<i>Ee</i> × <i>Ee</i>	<i>ee</i>	1/4

La probabilità di ottenere da questo incrocio una progenie con genotipo $aa bb cc dd ee$ si può facilmente calcolare con una moltiplicazione: $1/4 \times 1/4 \times 1/2 \times 1/2 \times 1/4 = 1/256$.

Questo calcolo presume che i geni in questi cinque loci si assortiscano in modo indipendente.

SISTEMI PER RISOLVERE GLI INCROCI DIIBRIDI

Metodo della scacchiera gametica.

Quando due diibridi si incrociano, vengono prodotti quattro tipi di gameti con frequenze uguali tanto nel maschio quanto nella femmina. Una scacchiera, gametica di 4 caselle X 4 puo' venir usata per illustrare tutte le 16 possibili combinazioni tra questi gameti.

Esempio

P: $BbLL$ × $bbll$
 pelo nero e corto × pelo bianco e lungo

F₁: $BbLl$ = pelo nero e corto

F₂:

		Gameti maschili			
		BL	Bl	bL	bl
Gameti femminili	BL	$BbLL$ pelo nero e corto	$BbLl$ pelo nero e corto	$BbLL$ pelo nero e corto	$BbLl$ pelo nero e corto
	Bl	$BbLl$ pelo nero e corto	$Bbll$ pelo nero e lungo	$BbLl$ pelo nero e corto	$Bbll$ pelo nero e lungo
	bL	$BbLL$ pelo nero e corto	$BbLl$ pelo nero e corto	$bbLL$ pelo bianco e corto	$bbLl$ pelo bianco e corto
	bl	$BbLl$ pelo nero e corto	$Bbll$ pelo nero e lungo	$bbLl$ pelo bianco e corto	$bbll$ pelo bianco e lungo

Riassunto della F₂:

<u>Rapporti</u>	<u>Genotipi</u>	<u>Rapporti</u>	<u>Fenotipi</u>
$\frac{1}{16}$	$BB LL$	$\frac{9}{16}$	pelo nero e corto
$\frac{1}{8}$	$BB Ll$	$\frac{3}{16}$	pelo nero e lungo
$\frac{1}{16}$	$BB ll$	$\frac{3}{16}$	pelo bianco e corto
$\frac{1}{8}$	$Bb LL$	$\frac{1}{16}$	pelo bianco e lung
$\frac{1}{4}$	$Bb Ll$		
$\frac{1}{8}$	$Bb ll$		
$\frac{1}{16}$	$bb LL$		
$\frac{1}{8}$	$bb Ll$		
$\frac{1}{16}$	$bb ll$		

Esempio Scacchiera fenotipica

FI: BbLl x BbLl
 pelo nero e corto pelo nero e corto

Considerando il locus B, l'incrocio Bb X Bb produce 3/4 con pelo nero e 1/4 con pelo bianco. Allo stesso modo, considerando il locus L, l'incrocio Ll X Ll produce 3/4 con pelo corto e 1/4 con pelo lungo. Si sistemino queste probabilita' fenotipiche indipendenti in una scacchiera e le si combini per moltiplicazione.

F2:

	3/4 pelo nero	1/4 pelo bianco
3/4 pelo corto	9/16 pelo nero e corto	3/16 pelo bianco e corto
1/4 pelo lungo	1/8 pelo nero e lungo	1/4 pelo bianco e lungo

Sistemi ramificati.

Tricotomia genotipica

		<i>Rapporti</i>	<i>Genotipi</i>
$\frac{1}{4}BB$	$\frac{1}{4}LL$	$= \frac{1}{16}$	$BB LL$
	$\frac{1}{2}Ll$	$= \frac{1}{8}$	$BB Ll$
	$\frac{1}{4}ll$	$= \frac{1}{16}$	$BB ll$
$\frac{1}{2}Bb$	$\frac{1}{4}LL$	$= \frac{1}{8}$	$Bb LL$
	$\frac{1}{2}Ll$	$= \frac{1}{4}$	$Bb Ll$
	$\frac{1}{4}ll$	$= \frac{1}{8}$	$Bb ll$
$\frac{1}{4}bb$	$\frac{1}{4}LL$	$= \frac{1}{16}$	$bb LL$
	$\frac{1}{2}Ll$	$= \frac{1}{8}$	$bb Ll$
	$\frac{1}{4}ll$	$= \frac{1}{16}$	$bb ll$

Dicotomia fenotipica

		<i>Rapporti</i>	<i>Fenotipi</i>
$\frac{3}{4}$ pelo nero	$\frac{3}{4}$ corto	$= \frac{9}{16}$	pelo nero e corto
	$\frac{1}{4}$ lungo	$= \frac{3}{16}$	pelo nero e lungo
$\frac{1}{4}$ pelo bianco	$\frac{3}{4}$ corto	$= \frac{3}{16}$	pelo bianco e corto
	$\frac{1}{4}$ lungo	$= \frac{1}{16}$	pelo bianco e lungo

Il reincrocio nei diibridi.

Calcoliamo i tipi e proporzioni dei fenotipi in un reincrocio diibrido fra piante a seme liscio e giallo della gene($Rr Yy$) e piante a seme rugoso e verde ($rr yy$).

Scomponiamo l'incrocio in una serie di incroci a locus singolo. L'incrocio $Rr \times rr$ produce una progenie $1/2$ liscia (Rr) e $1/2$ rugosa (rr) e l'incrocio $Yy \times yy$ una progenie $1/2$ gialla (Yy) e $1/2$ verde (yy).

Applicando la regola del prodotto troviamo che la proporzione di progenie a seme liscio e giallo è $1/2$ (la probabilità associata alle piante a seme liscio) \times $1/2$ (la probabilità delle piante a seme giallo) = $1/4$. Nella progenie troviamo quattro combinazioni di caratteri con le seguenti proporzioni: $1/4 Rr Yy$, seme liscio e giallo; $1/4 Rr yy$, seme liscio e verde; $1/4 rr Yy$, seme rugoso e giallo; $1/4 rr yy$, seme rugoso e verde.

