

Biologia

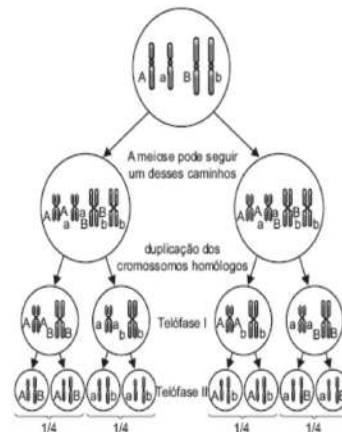
PROFESSOR FLÁVIO LANDIM

LINKAGE E MAPAS GÊNICOS

SIGNIFICADO CELULAR DA 2ª LEI DE MENDEL

A segregação independente, postulada por Mendel após suas experiências com duas características ao mesmo tempo, pode ser compreendida também pela observação do que ocorre com os cromossomos na meiose. No entanto, e você logo perceberá o porquê, ela só é válida para o caso em que os genes para as diferentes características estejam localizados em cromossomos diferentes.

O esquema seguinte começa com uma célula com constituição genética **AaBb** (portanto, diíbrida). Perceba que os genes **A** e **a** estão num par de homólogos, enquanto **B** e **b** estão noutro par. Os cromossomos homólogos podem separar-se durante a meiose de duas maneiras diferentes, que dependem apenas do acaso.



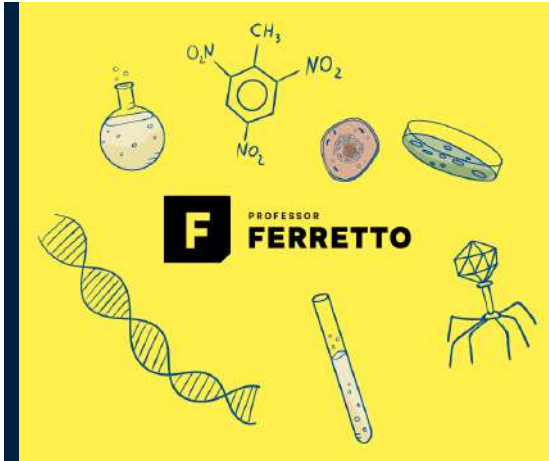
Assim, em algumas meioses, o cromossomo com o gene **A** pode segregar-se junto com o cromossomo que carrega **B**; nesse caso, os cromossomos que levam **a** e **b** separam-se juntos. Porém, dependendo de como os cromossomos arrumam-se nas fibras do fuso, é igualmente provável **A** seguir com **b**, e **a** com **B**. Se o número de células em meiose for muito grande, aproximadamente metade delas seguirá o primeiro caminho e a outra metade o segundo; os gametas (ou esporos) formados serão de quatro tipos: **AB**, **ab**, **Ab** e **aB** em igual proporção. Já que qualquer um dos genes “**a**” passa com qualquer dos genes “**b**”, fala-se em segregação independente.

Os dois caminhos acima são igualmente possíveis; assim, quando um grande número de células sofre meiose, formam-se quatro tipos de gametas, em igual proporção.

ASSUNTOS DA AULA.

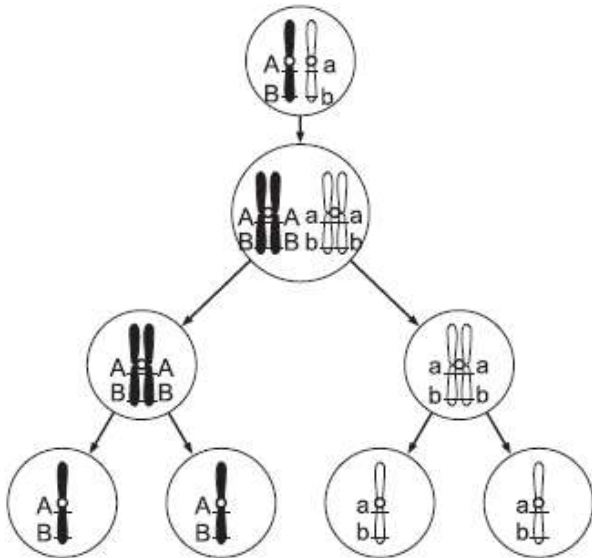
Clique no assunto desejado e seja direcionado para o tema.

- [2ª lei de Mendel](#)
- [Ligação Gênica ou Linkage](#)
- [Teoria cromossômica da herança](#)
- [Mapas gênicos](#)



LIGAÇÃO GÊNICA OU LINKAGE

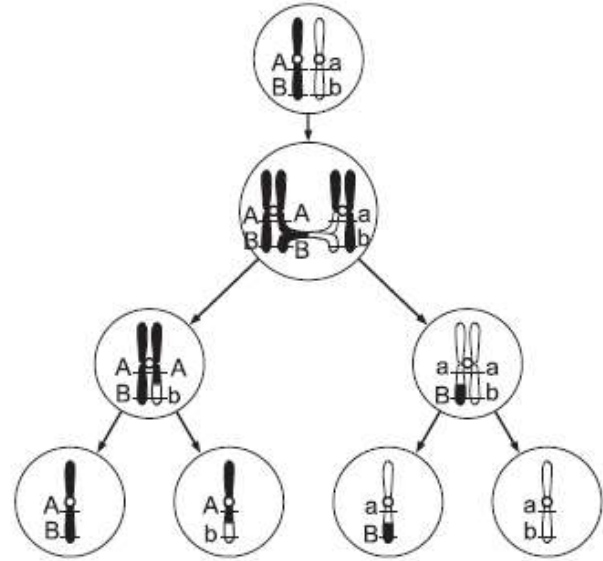
Ao contrário, quando os genes para os diferentes caracteres estão localizados nos mesmos cromossomos, **não se observa segregação independente**. Veja o esquema abaixo: os genes **A** e **B**, para características diferentes, estão no mesmo cromossomo; os alelos **a** e **b** estão no homólogo do primeiro. Dizemos que os genes “**a**” (**A** ou **a**) e “**b**” (**B** ou **b**) estão **ligados** ou em **linkage**. Genes ligados viajam juntos na formação dos gametas: **A** e **B** permanecem juntos ao gameta, cuja composição fica sendo **AB**; o mesmo vale para **a** e **b**, que formam um gameta de constituição **ab**. Dessa maneira, o heterozigoto forma apenas **dois** tipos de gametas em igual proporção (1/2 e 1/2) em vez de quatro tipos, como ocorre na segregação independente.



Os genes “a” e “b” são ditos ligados. Numa meiose sem *crossing-over* são formados somente dois tipos de gametas (AB e ab).

Às vezes, porém, mesmo que os genes estejam **ligados**, ou seja, colocados no mesmo cromossomo, podem aparecer quatro tipos de gametas formados pelo heterozigoto. Isso acontece eventualmente, quando ocorre **crossing-over**, ou troca de pedaços entre cromátides homólogas, na meiose. Veja o segundo esquema, que representa uma célula AaBb (diíbrida), que sofre meiose com *crossing-over*.

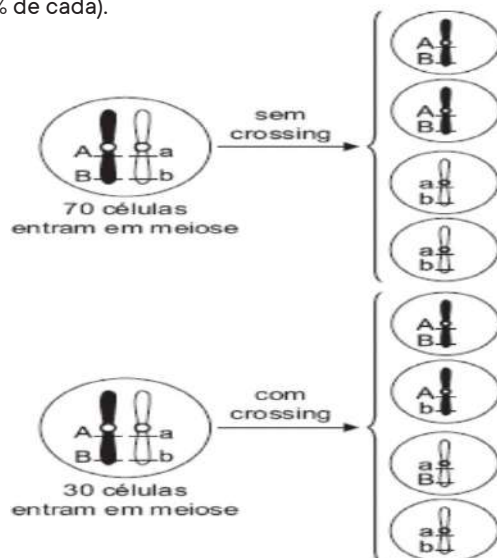
Mas não é a totalidade das células que entram em divisão meiótica que sofre *crossing-over*, ele ocorre normalmente numa pequena porcentagem das células. A maior parte dos gametas forma-se sem ocorrência de *crossing-over* e são AB e ab; há muito menor porcentagem de gametas **Ab** e **aB**, que são devidos à ocorrência de *crossing-over*.



Quando ocorre meiose com *crossing-over*, são produzidos quatro tipos de gametas: AB, Ab, aB e ab

Para você entender melhor essa ideia, fizemos a seguir um esquema de uma situação hipotética. Seja um heterozigoto **AaBb**; os genes **A** e **B** estão ligados (no mesmo cromossomo); a e b também, obviamente. Suponhamos que 100 células entrem em meiose, formando assim 400 gametas. Destas 100 células, vamos admitir que 70 delas não acontecerá *crossing-over*; nas 30 restantes, o *crossing-over* ocorre.

Dos 400 gametas formados 170 são **AB** 170 **ab**. 30 **Ab** e 30 **aB**. Apesar de ter havido formação de quatro tipos de gametas, você percebe que se trata de um resultado muito diferente da segregação independente, na qual o heterozigoto **AaBb** formava os quatro tipos em igual porcentagem (25% de cada).



Nas 100 células que entram em meiose, apenas 30 sofrem *crossing-over*.

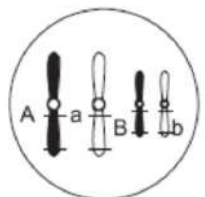
Os gametas com os cromossomos da célula original (**AB** e **ab**) são chamados parentais; os gametas com combinações cromossômicas novas são ditos recombinantes (**Ab** e **aB**).

COMO DISTINGUIR A SEGREGAÇÃO INDEPENDENTE DA LIGAÇÃO GÊNICA OU LINKAGE

De tudo que foi dito até agora, você percebe que os tipos de gametas produzidos por um diíbrido (**AaBb**) nos permitem deduzir onde se localizam os genes para os dois caracteres (se no mesmo cromossomo ou em cromossomos diferentes), caracterizando, no primeiro caso, o *linkage* e, no segundo, a segregação independente.

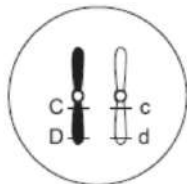
Podemos ter então **três situações-padrão**, que vamos descrever por meio de exemplos.

1. Suponhamos que um diíbrido **AaBb** produza quatro tipos de gametas na mesma proporção: 1/4 **AB**; 1/4 **Ab**; 1/4 **aB** e 1/4 **ab**. Conclui-se que os genes **A** e **a** estão num par de homólogos e os genes **B** e **b** em outro. Trata-se de segregação independente, sendo válida portanto a Segunda Lei. Veja o esquema:



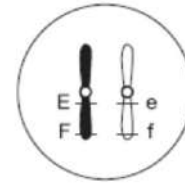
Segregação independente

2. Um diíbrido **Cd** forma dois tipos de gametas apenas (1/2 **CD** e 1/2 **cd**). Conclui-se que **C** e **D** estão no mesmo cromossomo e **c** e **d** no homólogo. É um caso de **ligação gênica (linkage)** total, sem *crossing-over*. Veja o esquema:



Aqui, a meiose ocorre sem *crossing-over*

3. Um diíbrido **EeFf** forma quatro tipos de gametas **EF** (40%); **Ef** (10%); **eF** (10%); **ef** (40%). Conclui-se que os genes **E** e **F** estão ligados, valendo o mesmo, é claro, para os alelos **e** e **f**. Após a meiose, 20% dos gametas mostram combinações diferentes das parentais, em consequência do *crossing-over*.



Aqui, a meiose ocorre com *crossing-over*

Em outras palavras:

1. Se o diíbrido produz quatro tipos de gametas em proporções idênticas de 25% de cada, trata-se de segregação independente (**2ª Lei de Mendel**).
2. Se o diíbrido produz dois tipos de gametas, em proporções de 50% cada, trata-se de *linkage* sem *crossing-over* (**linkage completo**).
3. Se o diíbrido produz quatro tipos de gametas, em proporções diferentes de 25% cada, com alguns em maiores proporções e outros em menores, trata-se de *linkage* com *crossing-over* (**linkage incompleto**).

TEORIA CROMOSSÔMICA DA HERANÇA

Nas aulas iniciais, dissemos que os trabalhos de Mendel não foram valorizados na sua época; esses trabalhos foram redescobertos em 1900 por três pesquisadores diferentes, trabalhando independentemente. Pode-se dizer que foi desse momento em diante que nasceu a pesquisa em genética.

Nesse ínterim, o conhecimento da estrutura do núcleo foi crescendo. Reconheceu-se a existência dos cromossomos e também verificou-se ao microscópio como eles se comportavam durante a divisão celular. Muitos citologistas chegaram a afirmar que o núcleo celular era de fato o responsável pela transmissão da herança, funcionando como elo entre as gerações. Veja então que, independentemente do conhecimento dos trabalhos de Mendel, os estudos citológicos sugeriam o papel do núcleo na reprodução e na herança.

Particularmente, a observação da meiose mostrou que ocorria uma redução cromossômica na formação de gametas e esporos. Quando as leis de Mendel foram redescobertas, verificou-se que um de seus postulados era justamente a redução dos fatores nos gametas ou esporos. Assim, muitos biólogos perceberam que o comportamento dos **cromossomos** na meiose **coincidia** com o comportamento

dos **fatores** de Mendel. Essa observação sugeriu que os fatores mendelianos, ou genes, deviam estar localizados nos cromossomos. Essa ideia foi apresentada em 1902 por dois biólogos, Sutton e Boveri.

Coube a um geneticista americano, Morgan, e a seu grupo, o desenvolvimento de vários trabalhos, de 1910 em diante, que reforçaram e acabaram confirmando essas ideias, reunidas sob o nome de **Teoria Cromossômica da Herança**. A maior parte dos trabalhos foi feita em *Drosophila melanogaster*, a mosca-do-vinagre, também dita mosca-das-frutas. Essas pequenas moscas são muito fáceis de cultivar em laboratório; seu ciclo biológico dura menos de duas semanas a 24°C. Sua fecundação é tão alta que um só casal pode produzir centenas de descendentes. Nesses descendentes, são frequentes as variações hereditárias devidas a **mutações**, das quais mostramos algumas a seguir. Além disso, as larvas de drosófilas, como de muitos outros dípteros, apresentam em certos tecidos cromossomos gigantes (politênicos), que foram estudados minuciosamente.

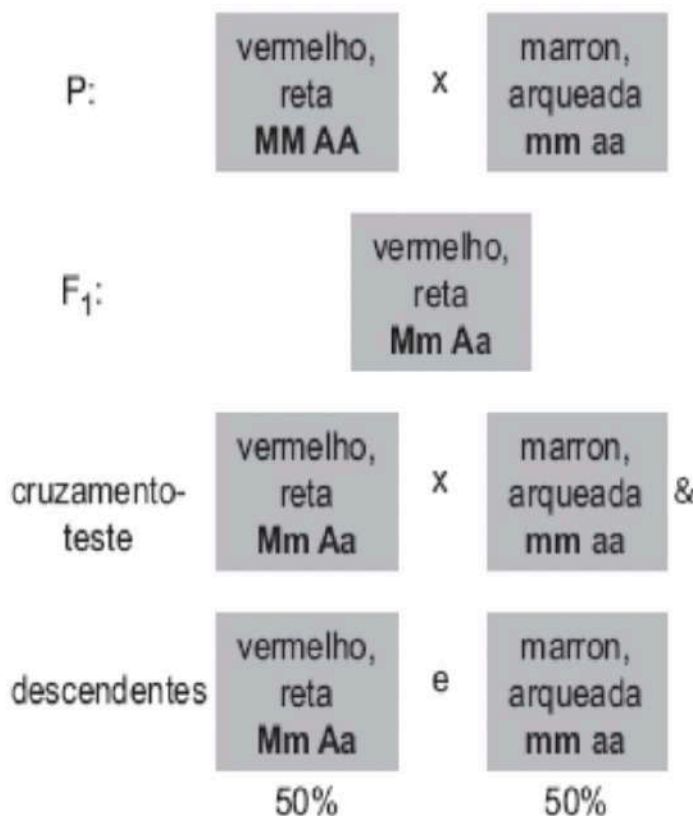
O método de Morgan

Tendo isolado um grande número de mutantes, Morgan passou a verificar, por meio de cruzamentos, se aquelas características obedeciam à Segunda Lei de Mendel. Estudava, portanto, duas características ao mesmo tempo.

No entanto, Morgan usava uma técnica diferente da de Mendel. Na geração parental (**P**), ele cruzava uma mosca não mutante (denominada também “selvagem”) com uma mosca que apresentasse a mutação, e obtinha os **F₁**. Até esse ponto, o método era idêntico ao de Mendel. Porém, agora, Morgan fazia um cruzamento-teste entre os indivíduos **F₁** e o duplo-recessivo. Você se lembra de que o **cruzamento-teste** permite a verificação direta dos tipos de gametas que o heterozigoto produz, como também a medição da porcentagem em que aparecem. Morgan, dessa forma, verificava se os dois caracteres estudados obedeciam ou não à lei da segregação independente.

Um dos experimentos de Morgan

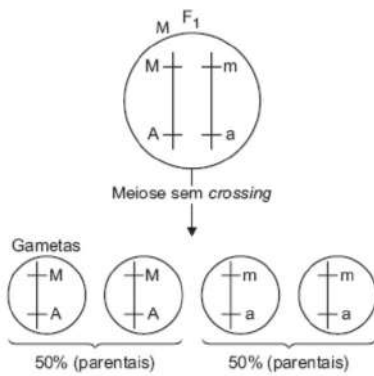
Morgan cruzou um mutante de olho marrom e asa arqueada com o tipo selvagem (olho vermelho e asa reta). Obteve em **F₁** 100% de indivíduos com olho vermelho e asa reta (selvagens). Os caracteres asa reta e olho vermelho eram, portanto, condicionados por genes dominantes. Numa segunda etapa, Morgan cruzou um macho de **F₁** com uma fêmea duplo-recessiva (cruzamento-teste) e obteve 50% de descendentes com olho vermelho e asa reta e 50% com olho marrom e asa arqueada.



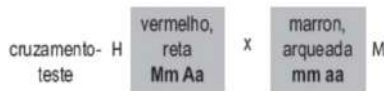
Veja o quadro ao lado. Os genes **M** e **m** são responsáveis respectivamente pelos caracteres olho vermelho e olho marrom; os genes **A** e **a** condicionam respectivamente asa reta e asa arqueada. A descendência **F₁** é obviamente heterozigota (**Mm; Aa**). No cruzamento-teste, a fêmea recessiva fabrica um só tipo de gameta: **m, a**. Fica fácil, então, observando os fenótipos dos descendentes, verificar que o macho produziu apenas dois tipos de gametas, **MA** e **ma**, em igual proporção. Isso mostra que os genes para cor do olho e tipo de asa não se segregam independentemente; ao contrário, **M** e **A** vão sempre juntos no gameta, o mesmo ocorrendo com **m** e **a**. Você já deve ter percebido que se trata de um caso de ligação gênica completa.

O resultado desse cruzamento foi interpretado por Morgan como sendo devido ao fato de os genes para cor de olho e tipo de asa estarem localizados sobre o mesmo cromossomo; assim, **M** e **A** estariam juntos no mesmo cromossomo e **m** e **a** se localizariam no outro homólogo.

Veja o esquema a seguir:



Observe agora os resultados de Morgan para um cruzamento um pouco diferente: ele cruzou uma **fêmea** dos **F₁** com um macho birrecessivo (ou seja, trocou apenas o sexo dos indivíduos cruzados em relação ao cruzamento anterior).



Resultados

47,4% Olho vermelho, asa reta	Mm Aa
47,4% Olho marrom, asa arqueada	mm aa
2,6 % Olho vermelho, asa arqueada	Mm aa
2,6% Olho marrom, asa reta	mm Aa

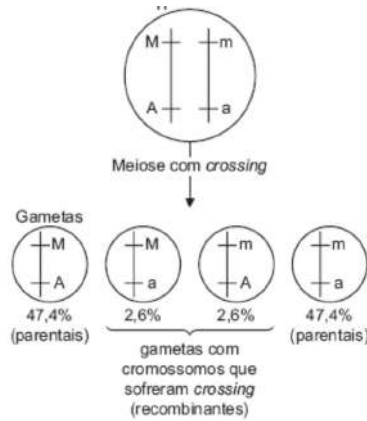
Veja os resultados no quadro. Como o macho recessivo forma sempre o mesmo tipo de gameta **ma**, os fenótipos dos descendentes foram determinados pelos gametas da fêmea heterocigota de **F₁**. Você percebe que nesse caso a fêmea produziu quatro tipos de gametas: 47,4% **MA**, 2,6% **Ma**, 2,6% **mA**, 47,4% **ma**.

O resultado do cruzamento diferiu conforme o sexo do indivíduo de **F₁** utilizado. No primeiro cruzamento, o macho de **F₁** havia produzido apenas dois tipos de gametas (50% de cada); no segundo cruzamento, a fêmea de **F₁** deu origem a quatro tipos de gametas, porém em proporções desiguais.

Morgan interpretou o resultado assim: os genes **M** e **A** estavam num cromossomo; **m** e **a** estavam no homólogo. A maior parte dos gametas era **MA** e **ma** (parentais), porém, em

algumas meioses, devia ter ocorrido o *crossing-over*, fenômeno descrito pelo biólogo belga Janssens, em 1909. O *crossing-over* permitiu que aparecessem gametas **recombinantes: Ma e mA**.

Veja o esquema a seguir:



A diferença entre os resultados dos dois cruzamentos foi explicada por Morgan pela utilização de um dado de observação citológica: nos machos de drosófilas, nunca ocorreria *crossing-over* na meiose, enquanto o *crossing-over* nas fêmeas acontecia frequentemente. Em quase todas as espécies animais e vegetais, o fenômeno do *crossing-over* ocorre igualmente em machos e em fêmeas. Por razões não muito claras, na drosófila o *crossing-over* é exclusivo das fêmeas (ou, pelo menos, extremamente raro nos machos). É interessante o fato de que essa particularidade tenha servido para reforçar grandemente a interpretação de Morgan: veja que, por um lado, ele observou uma diferença no comportamento dos genes no macho e na fêmea; por outro lado, verificou ao microscópio uma diferença de comportamento também entre os cromossomos do macho e da fêmea. Esse paralelismo reforçou a hipótese inicial: os genes devem estar localizados sobre os cromossomos.

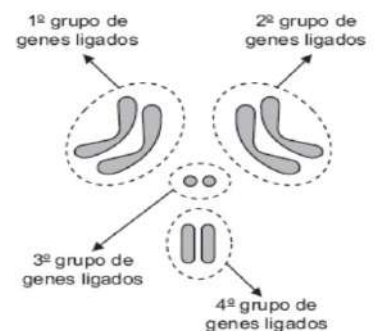
Grupos de linkage

Morgan e seus colaboradores re-

alizaram uma série de experiências que envolviam vários dos caracteres mutantes aparecidos nas drosófilas de seu laboratório. Verificaram que algumas características, quando estudadas juntas, pareciam segregar-se independentemente; outras, como o caso da cor dos olhos e do tipo da asa, eram condicionadas por genes ligados (em *linkage*). Um determinado gene **A** poderia estar ligado a um gene **B**, porém segregar-se independentemente de um gene **C**, que, por sua vez, estaria ligado a outros genes.

Estabeleceram-se, então, listas ou **grupos de linkage** e percebeu-se que na drosófila havia quatro grupos de genes: dentro de cada grupo os genes pareciam ligados, porém segregavam-se independentemente em relação aos genes dos outros três grupos.

Ora, a observação citológica mostrou que existem de fato quatro pares de cromossomos na drosófila. Cada par, interpretou Morgan, correspondia a uma das listas estabelecidas pelos resultados dos cruzamentos. Essa coincidência era mais um reforço à ideia de que os genes se localizam, de fato, nos cromossomos. Você percebe, é claro, que se a drosófila tivesse um, dois, três, cinco ou mais pares de cromossomos, e ao mesmo tempo quatro listas de *linkage*, ficava impossível sustentar essa hipótese.



Os quatro pares de cromossomos na fêmea de *Drosophila melanogaster*. Cada par corresponde a um grupo de *linkage*

MAPAS GÊNICOS

Já foi dito que vários cruzamentos evidenciaram a existência de *linkage* entre muitos genes. Quando se utilizavam fêmeas de **F₁**, verificava-se sempre que elas formavam uma certa porcentagem de **gametas recombinantes**, que eram devidos ao **crossing-over**. Assim, por exemplo, a porcentagem de gametas recombinantes (novos) na experiência que descrevemos anteriormente foi de 5,2% (2,6% de gametas **Ma** e 2,6% de gametas **mA**). Essa porcentagem mantém-se a mesma para qualquer número de experiências.

Para dois outros genes ligados, a porcentagem de gametas recombinantes pode ser diferente: essa porcentagem varia conforme os genes estudados, embora seja constante para o mesmo par de genes.

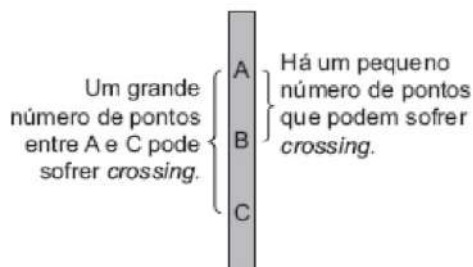
Do que depende, então, a frequência de gametas recombinantes?

Já vimos que a recombinação é devida ao fenômeno do *crossing-over*. (Você se lembra de que no *crossing-over* ocorrem quebras e trocas de pedaços entre cromátides homólogas.) Agora, do que depende a frequência do *crossing-over*?

Para explicar as diferentes taxas de *crossing-over* entre dois genes, levantou-se a seguinte hipótese:

Os genes estão dispostos linearmente ao longo do cromossomo. O *crossing-over* ocorre com igual probabilidade em qualquer ponto do cromossomo. Quanto mais distantes forem dois genes num cromossomo maior será a porcentagem de *crossing-over* entre eles.

Veja o esquema abaixo: os *loci* gênicos **A** e **B** estão muito mais próximos do que os *loci* **A** e **C**; entre **A** e **B**, portanto, a frequência de *crossing-over* deverá ser menor do que entre **A** e **C**.

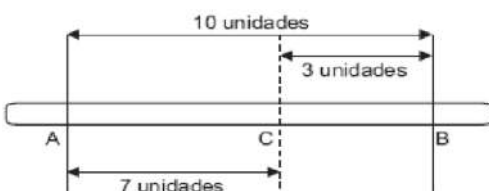


Os geneticistas usam a porcentagem de recombinação entre dois genes como **medida** da distância relativa entre eles. Convencionou-se que 1% de recombinação (ou seja, 1% de gametas com recombinação) equivale à distância de uma unidade (ou morganídeo) no mapa genético.

Vamos dar um exemplo: suponhamos que, por meio de cruzamentos, determina-se a frequência de recombinação entre três *loci*:

- entre **A** e **B**: 10% de gametas recombinantes (portanto, 10 unidades no mapa);
- entre **A** e **C**: 7% de gametas recombinantes (portanto, 7 unidades no mapa);
- entre **B** e **C**: 3% de gametas recombinantes (portanto, 3 unidades no mapa).

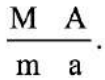
Assim, é fácil estabelecer-se a disposição dos três genes no cromossomo:



Concluindo, não podemos ver genes ao microscópio; porém, quando se trata de genes ligados, os resultados dos cruzamentos podem nos dar uma indicação sobre sua distância relativa e, como consequência, sobre sua posição.

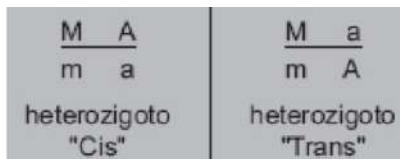
HETEROZIGOTOS “CIS” E “TRANS”

Quando trabalhamos com genes ligados, costumamos representar os genótipos assim:



O traço representa o par de cromossomos homólogos; os dois genes que estão em cima (**M** e **A**) estão num dos cromossomos; os genes debaixo do traço estão no outro.

No esquema a seguir, você verificará que existem dois tipos de heterozigotos: ambos são **MmAa**, porém o heterozigoto “CIS” tem os dois genes dominantes num dos cromossomos e os dois recessivos no outro. Já o heterozigoto “TRANS” tem um gene dominante e um recessivo em cada um dos dois cromossomos.



Os genes que correspondem à característica normal, ou selvagem, muitas vezes são representados por uma letra minúscula acrescida do sinal "+". Assim usaríamos "a+" em vez de **A**, e "m+" em vez de **M**. A representação do gene mutante continuaria sendo "m" para marrom e "a" para arqueada.

Tome nota:

EXERCÍCIO COMENTADO:

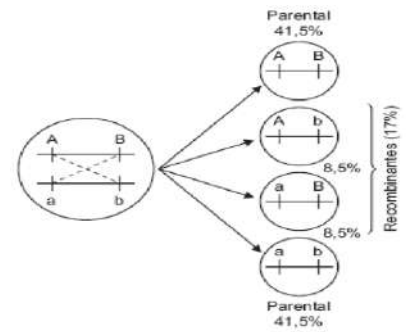
Suponha que a distância entre dois loci gênicos seja de 17 unidades.

- a) Quais são as porcentagens em que se segregam os gametas de um genótipo AB/ab?
- b) Quais são os gametas com recombinação?
- c) Se o indivíduo citado for cruzado com um duplo recessivo, como serão os genótipos dos descendentes e em que proporção aparecerão?

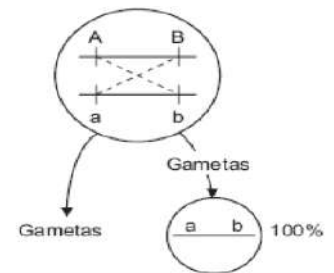
Resolução: O enunciado deixa claro que se trata de um caso de genes ligados. Tanto a maneira de representar o genótipo do heterozigoto AB/ab, como a indicação da "distância", deixa claro que os loci **A** e **B** estão no mesmo cromossomo.

A informação "17 unidades de distância" corresponde, você se lembra, a 17% de gametas com recombinação. Em outras palavras, 17% dos gametas apresentarão combinações cromossômicas diferentes das parentais; 83% dos gametas terão um dos cromossomos paternos, na versão original, (**AB**) ou (**ab**).

a) e b) No esquema a seguir representamos a célula do heterozigoto, mostrando os dois tipos de cromossomos que ele possui. Pela meiose, ele produzirá gametas **AB** e **ab**, portanto com os cromossomos originais. Ele formará 41,5% de cada um deles (total 83%). Também produzirá gametas com cromossomos provenientes de *crossing-over*, **Ab** e **aB**, numa porcentagem de 8,5% de cada (total de 17%).



c) Trata-se de cruzar o heterozigoto com o duplo-recessivo:



41,5%	$\frac{A \ B}{}$	41,5%	$\frac{AB}{ab}$
8,5%	$\frac{A \ b}{}$	8,5%	$\frac{Ab}{ab}$
8,5%	$\frac{a \ B}{}$	8,5%	$\frac{aB}{ab}$
41,5%	$\frac{a \ b}{}$	41,5%	$\frac{ab}{ab}$

EXERCÍCIO COMENTADO:

Suponhamos que um retrocruzamento feito entre um triplo heterozigoto ABC/abc e o triplo recessivo abc/abc nos tenha permitido descobrir os tipos de gametas produzidos e a quantidade em que aparecem. Os dados estão na tabela abaixo:

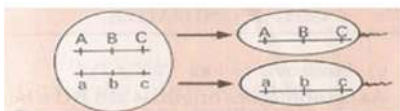
GAMETAS PRODUZIDOS

ABC – 414
abc – 386
aBc – 28
AbC – 20
Abc – 70
aBC – 80
abC – 1
ABc – 1

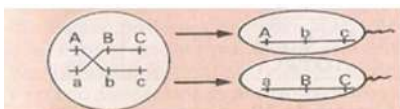
Dados os 8 tipos de gametas produzidos por um triplo heterozigoto, descobrir as distâncias entre os genes no mapa genético e as distâncias entre os genes no mapa genético e a ordem em que estão colocados no cromossomo.

Resolução: Muitas vezes, os cruzamentos que envolvem *linkage* são feitos usando-se ao mesmo tempo três características diferentes. Suponhamos que um heterozigoto ABC/abc seja utilizado num cruzamento. Inicialmente, vamos descobrir os gametas que ele produzirá.

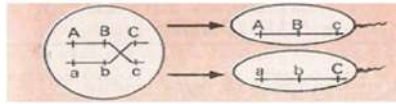
- Na maior parte das células que sofrem meiose não ocorre *crossing-over*. Os cromossomos passam aos gametas sem modificações. Esses tipos de gametas são sempre os mais numerosos.



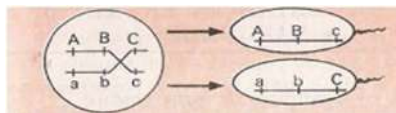
- Em algumas células, na meiose, o *crossing-over* pode ocorrer entre os loci "a" e "b"; veja os tipos de gametas formados:



- Na meiose de algumas células, os cromossomos sofrem *crossing-over* entre os loci "b" e "c".



- Em algumas poucas células, ocorre um duplo *crossing-over* entre "a" e "b", e entre "b" e "c". Os gametas com duplo *crossing-over* são os menos numerosos, em consequência da pequena probabilidade de sua ocorrência. Repare também que o duplo *crossing-over* mantém os dois genes extremos na posição original; só muda de lugar o gene do meio.



Assim, o triplo heterozigoto produz oito tipos de gametas, em proporções desiguais. Os gametas parentais serão sempre produzidos em maior número; os gametas originados do duplo *crossing-over* serão sempre os menos numerosos.

Analisando os percentuais de gametas produzidos:

GAMETAS PRODUZIDOS:
total = 1000

ABC – 414 = 41,4%
abc – 386 = 38,6%
aBc – 28 = 2,8%
AbC – 20 = 2,0%
Abc – 70 = 7,0%
aBC – 80 = 8,0%
abC – 1 = 0,1%
ABc – 1 = 0,1%

Está claro que, se conseguirmos as distâncias entre os genes, poderemos facilmente reconstituir sua posição no mapa genético. Vamos, então, preocupar-nos inicialmente com o cálculo da recombinação entre os genes. Localizamos primeiro os gametas com os cromossomos

originais (gametas parentais); pelo maior número, percebemos que são os dois primeiros tipos ABC e abc. Vamos agora trabalhar com dois genes por vez: comparamos, quanto a esses dois genes (esqueça o terceiro gene por enquanto), os gametas parentais com cada um dos outros tipos de gametas para detectar se houve ou não *crossing-over*.

I. CÁLCULO DAS DISTÂNCIAS:

- Analisando os loci "a" e "b": Sabemos que os cromossomos originais são AB e ab. Colocamos na lista seguinte todos os gametas que mostrem uma combinação diferente dos parentais; eles sofreram *crossing-over* entre os loci "a" e "b". Destacamos em cor mais escura os genes que nos interessam aqui.

a	B	c	:	28
A	b	C	:	20
A	b	c	:	70
a	B	C	:	80
TOTAL			:	198

Um total de 198 gametas mostrou recombinação entre os loci "a" e "b". A frequência de recombinação entre "a" e "b" é portanto de 198/1000, ou seja, 19,8%. Convertendo essas porcentagens em unidades de distância no mapa genético, temos que: **Distância entre "a" e "b" = 19,8 unidades.**

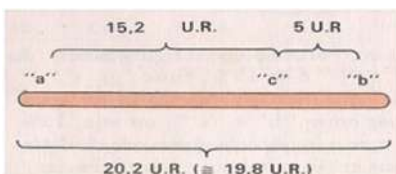
- Analisando os loci "a" e "c": As combinações originais são AC e ac. Colocamos na lista todos os gametas que apresentam, para esses dois genes, combinações diferentes das originais.

a	B	c	:	28	
A	b	C	:	20	
a	b	C	:	1	
A	B	c	:	1	
TOTAL				:	50

O total de 50 gametas em 1000 produzidos nos dá 5% de recombinação. Convertendo em unidades de distância: **Distância entre "b" e "c" = 5,0 unidades.**

II. CONSTRUÇÃO DO MAPA GENÉTICO:

É evidente que a distância maior nos revela quais são os genes que estão nas pontas. Assim, os *loci* extremos são a e b, e o *locus* c, está no meio. Repare num detalhe: a soma das distâncias menores (20,2 unidades) não deu exatamente o resultado obtido entre a e b (19,8 unidades). A distância mais correta é a dada pela soma das distâncias menores. Isso porque, no cálculo direto da distância entre a e b, ocorreu um erro: não foram computados os gametas provenientes do duplo *crossing-over* (abC e ABC), já que neles não houve, aparentemente, a recombinação entre a e b. Se fossem contados os gametas do duplo *crossing-over* (0,1% de cada), teríamos 0,2% a mais; entretanto, como o duplo *crossing-over* foi duplo, teríamos que contar 0,2% duas vezes, ou seja, 0,4%. Adicionando 0,4% aos 19,8%, temos a porcentagem de 20,2%, o que equivale à distância de 20,2, que coincide com a soma das distâncias menores.



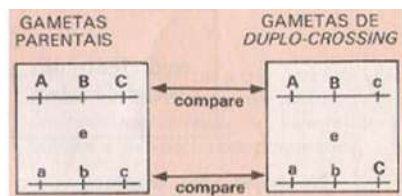
III. COMO DESCOBRIR A ORDEM DOS GENES NOS CROMOSSOMOS SEM CALCULAR AS DISTÂNCIAS NO MAPA

O duplo *crossing-over* troca a posição do gene que estão no meio. Basta então comparar os gametas provenientes do duplo *crossing-over* com os gametas parentais: o gene que estiver com a posição trocada é aquele que está no meio, entre os dois genes.

GAMETAS PRODUZIDOS

ABC – 414 = 41,4%
abc – 386 = 38,6%
aBc – 28 = 2,8%
AbC – 20 = 2,0%
Abc – 70 = 7,0%
aBC – 80 = 8,0%
abC – 1 = 0,1%
ABc – 1 = 0,1%

Os gametas parentais são fáceis de ser localizados; são os que aparecem em maior número. Os gametas provenientes do duplo *crossing-over*, inversamente, são os que ocorrem em menor número. Veja a comparação no quadro abaixo.



Veja que nos gametas de duplo *crossing-over*, o único gene trocado é o c; conclui-se então que o *locus* c está no meio, sendo a posição correta no cromossomo **a – c – b** ou **b – c – a**.

Tome nota: