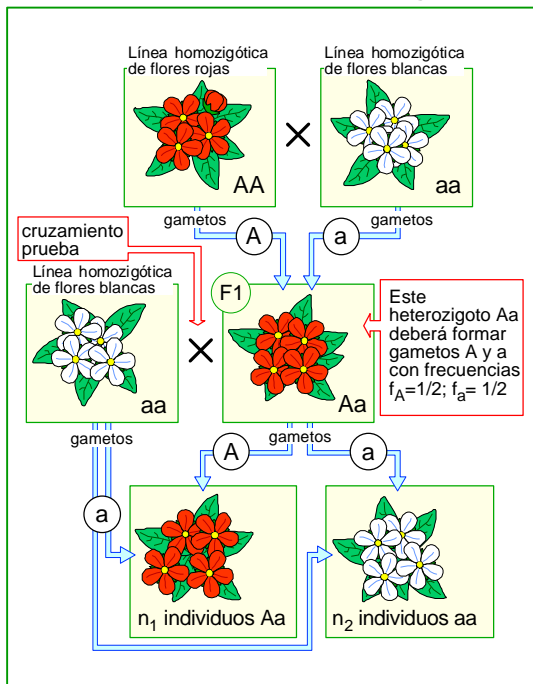


Estimación de las frecuencias de gametos. I. Cruzamiento prueba y descubrimiento del ligamiento



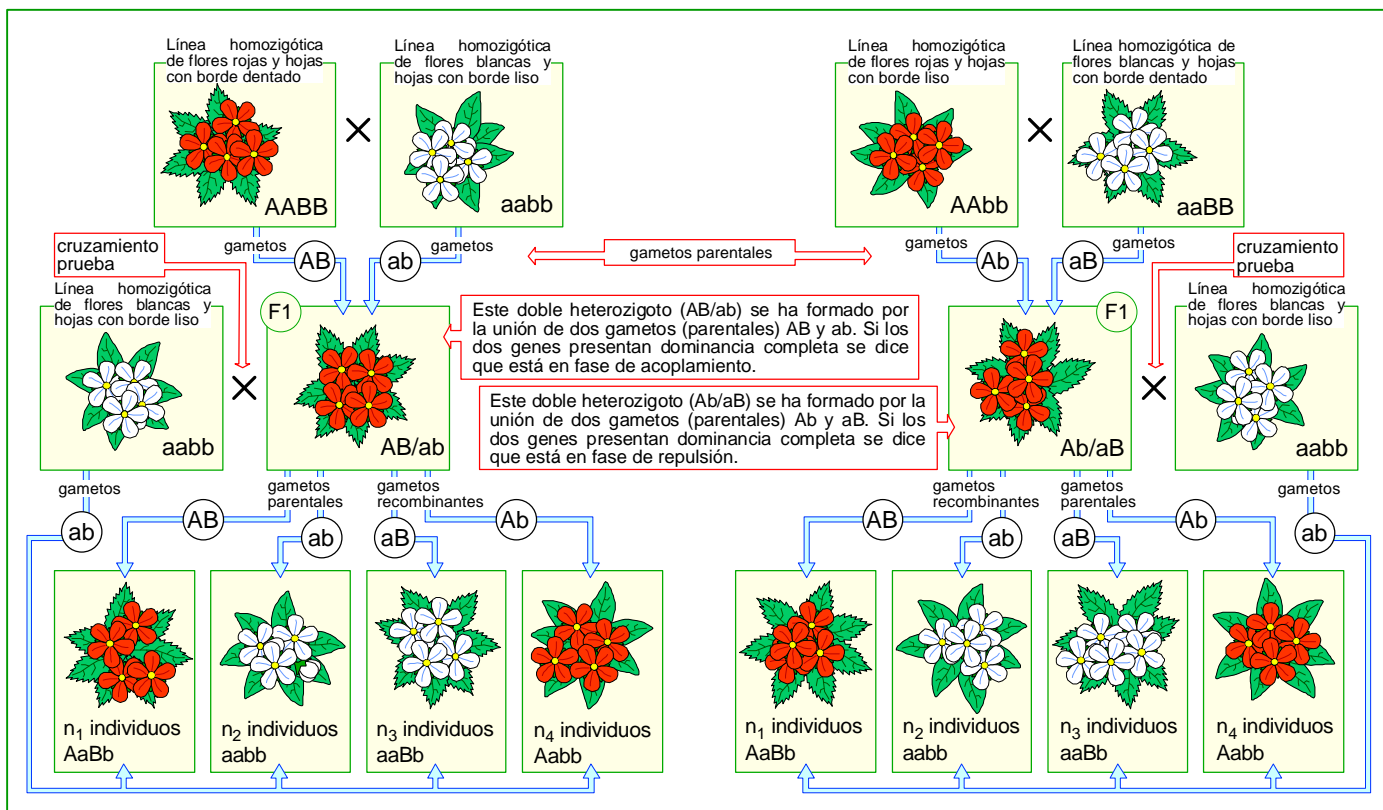
En organismos con ciclo **diploide** o **diplohaplonte**, se conocen muchos genes cuyo fenotipo sólo se expresa en la fase diploide, por lo que no pueden hacerse estimaciones directas de las frecuencias de los distintos gametos que forma un heterocigoto. Sin embargo, tales frecuencias pueden deducirse a partir de las frecuencias fenotípicas de la descendencia de ciertos cruzamientos. La forma más simple de estimar frecuencias de gametos de un heterocigoto es a partir de un cruzamiento prueba (cruzamiento entre ese heterocigoto y un homocigoto recesivo). Aunque los gametos no puedan analizarse, los fenotipos de la descendencia sí pueden distinguirse y contarse. Si la descendencia de esos cruzamientos se forma por la unión al azar de los gametos y si los distintos gametos o los distintos genotipos de la descendencia tienen la misma probabilidad de supervivencia, las frecuencias fenotípicas de esa descendencia deberán corresponderse directamente con las frecuencias de gametos del heterocigoto. Efectivamente, en la descendencia del cruzamiento prueba de la figura de la izquierda, los individuos de fenotipo de flor roja proceden de gametos del heterocigoto con el alelo **A** y los individuos de flor blanca proceden de gametos del heterocigoto con el alelo **a**. Si aparecen n_1 individuos de flor roja y n_2 individuos de flor blanca, debido a la correspondencia indicada, las frecuencias de gametos con el alelo **A** (f_A) y con el alelo **a** (f_a) serán:

$$f_A = \frac{n_1}{n_1+n_2} \quad f_a = \frac{n_2}{n_1+n_2}$$

Por supuesto, se esperaría que los valores de f_A y f_a no fueran significativamente diferentes ($f_A = f_a = 1/2$), sin embargo, esto no siempre se cumple. Como se indicó anteriormente, la validez de las estimaciones de f_A y f_a está basada en los supuestos de que la unión entre gametos es al azar y de que los dos genotipos de la descendencia tienen la misma probabilidad de supervivencia. Las posibles diferencias significativas entre f_A y f_a se pueden deber a que no se cumple alguno de estos supuestos. Por ejemplo, si el genotipo **aa** tiene menos **viabilidad** que el genotipo **Aa**, f_a será inferior a f_A , aunque el heterocigoto haya formado los dos gametos (**A** y **a**) con la misma frecuencia.

Con un cruzamiento prueba también pueden hacerse estimaciones de las frecuencias de gametos considerando simultáneamente dos o más genes (con las mismas reservas que en el caso de un gen). Si en la descendencia del cruzamiento prueba entre un doble heterocigoto y un doble homocigoto recesivo (figura de abajo) aparecen n_1 individuos de fenotipo **AB**, n_2 individuos de fenotipo **ab**, n_3 individuos de fenotipo **aB** y n_4 individuos de fenotipo **Ab**, las frecuencias de gametos **AB** (f_{AB}), **ab** (f_{ab}), **aB** (f_{aB}) y **Ab** (f_{Ab}) serán:

$$f_{AB} = \frac{n_1}{n_1+n_2+n_3+n_4} \quad f_{ab} = \frac{n_2}{n_1+n_2+n_3+n_4} \quad f_{aB} = \frac{n_3}{n_1+n_2+n_3+n_4} \quad f_{Ab} = \frac{n_4}{n_1+n_2+n_3+n_4}$$



Un heterocigoto para dos genes puede formar cuatro tipos de gametos diferentes (las cuatro combinaciones de los alelos que contiene). Si los genes segregan independientemente, los cuatro tipos de gametos se formarán con la misma probabilidad. Sin embargo, para muchos pares de genes, la transmisión no es independiente: en esos casos, los dobles heterocigotos forman significativamente más gametos parentales que recombinantes. En el ejemplo de la figura, si los dos genes **A**, **a** y **B**, **b** no se transmitirán de forma independiente, en la descendencia del cruzamiento prueba del doble heterocigoto **AB/ab** el número de individuos **AaBb** y **aabb** sería significativamente mayor que el de individuos **aaBb** y **Aabb**, mientras que ocurriría lo contrario en la descendencia del cruzamiento prueba del doble heterocigoto **Ab/aB**. Es decir, la situación es como si determinadas combinaciones alélicas tuvieran tendencia a transmitirse juntas (ligadas) en los gametos: el doble heterocigoto **AB/ab** formado por la unión de los dos gametos (parentales) **AB** y **ab**, forma estos dos tipos de gametos con mayor probabilidad que los gametos **Ab** y **aB**, que representan nuevas combinaciones de alelos (gametos recombinantes); y eso mismo ocurre con el doble heterocigoto **Ab/aB**, aunque en este caso los gametos parentales son **Ab** y **aB** y los recombinantes son **AB** y **ab**. El fenómeno (descubierto por Bateson y Punnett) se denomina **ligamiento** y se debe a que esos dos genes están situados en el mismo cromosoma (Morgan). La probabilidad con la que se forman los gametos recombinantes se denomina **fracción de recombinación** (FR) y tiene una gran importancia en la elaboración de **mapas genéticos**.