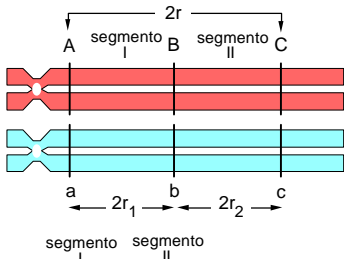


## Relaciones de ligamiento entre tres genes situados en el mismo cromosoma

### 1.- Relación entre las fracciones de recombinación



Si tres genes situados en el mismo cromosoma (A, a B, b y C, c) se consideran de dos en dos (véase [ligamiento](#) y [recombinación](#) entre dos genes), se pueden definir tres frecuencias de sobrecruzamiento diferentes:  $2r_1$  es la probabilidad de que se forme al menos un sobrecruzamiento entre A, a y B, b (la fracción de recombinación entre esos genes es  $FR_{ab} = r_1$ );  $2r_2$  es la probabilidad de que se forme al menos un sobrecruzamiento entre B, b y C, c ( $FR_{bc} = r_2$ ); y  $2r$  es la probabilidad de que se forme al menos un sobrecruzamiento entre A, a y C, c ( $FR_{ac} = r$ ).

Para establecer la relación entre estas tres fracciones de recombinación ( $r_1$ ,  $r_2$  y  $r$ ), podemos considerar en primer lugar los siguientes sucesos en lo que respecta a los sobrecruzamientos (SC) que se forman en los dos segmentos (I y II) delimitados por estos tres genes:

- Sea  $f_0$  la probabilidad de que no se formen SCs, ni en el segmento I ni en el segmento II
- Sea  $f_I$  la probabilidad de que se forme al menos un SC en el segmento I y ningún SC en el segmento II
- Sea  $f_{II}$  la probabilidad de que se forme al menos un SC en el segmento II y ningún SC en el segmento I
- Sea  $d$  la probabilidad de que se formen al menos un SC en el segmento I y al menos un SC en el segmento II

$2r_1$ ,  $2r_2$  y  $2r$  pueden expresarse en función de  $f_0$ ,  $f_I$ ,  $f_{II}$  y  $d$ :  $2r_1 = f_I + d$ ;  $2r_2 = f_{II} + d$ ;  $2r = f_I + f_{II} + d$

Por tanto:  $2r = 2r_1 + 2r_2 - d$ ; y, obviamente:  $r = r_1 + r_2 - d/2$

De estas fórmulas se deduce que,  $r = r_1 + r_2$ ; sólo si  $d = 0$

Por otra parte, si los sobrecruzamientos en las regiones I y II se producen de forma independiente:

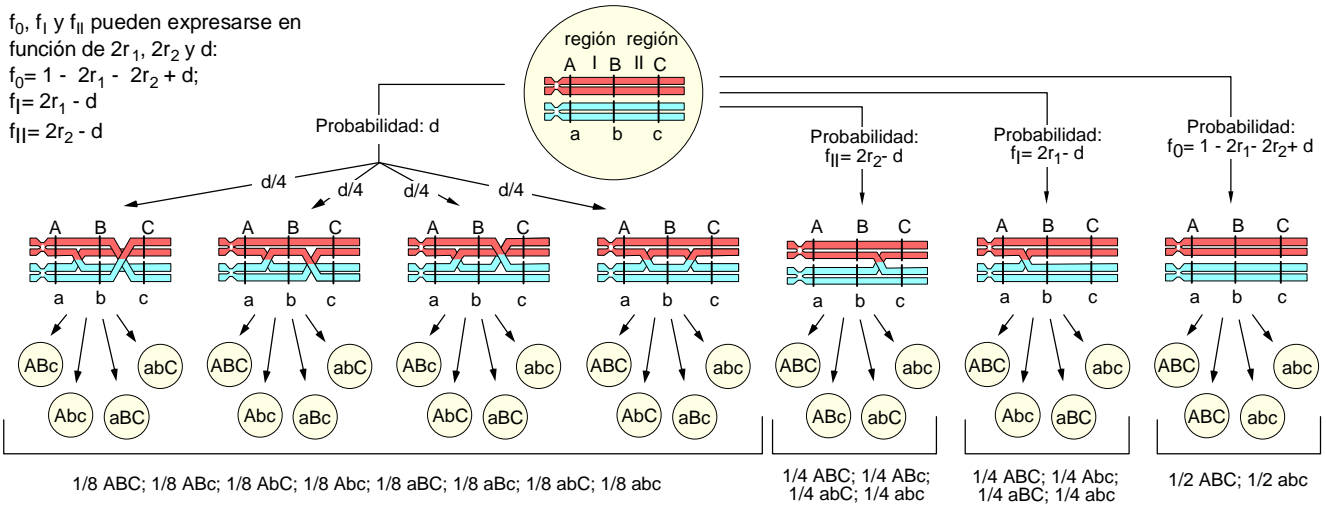
$$d = 4r_1r_2; \text{ y, por tanto, en ese caso: } r = r_1 + r_2 - 2r_1r_2$$

### 2.- Frecuencias de gametos para tres genes situados en el mismo cromosoma

$f_0$ ,  $f_I$  y  $f_{II}$  pueden expresarse en función de  $2r_1$ ,  $2r_2$  y  $d$ :

$$f_0 = 1 - 2r_1 - 2r_2 + d$$

$$f_I = 2r_1 - d$$

$$f_{II} = 2r_2 - d$$


Frecuencias totales de los distintos gametos:

- Gametos parentales:  $ABC = abc = 1/2 (1 - r_1 - r_2 + d/4)$
- Gametos recombinantes segmento I:  $Abc = aBC = 1/2 (r_1 - d/4)$
- Gametos recombinantes segmento II:  $ABC = abC = 1/2 (r_2 - d/4)$
- Gametos dobles recombinantes:  $AbC = aBc = d/8$

Si los sobrecruzamientos en las regiones I y II se producen de forma independiente ( $d = 4r_1r_2$ )

- Gametos parentales:  $ABC = abc = 1/2 (1 - r_1 - r_2 + r_1r_2)$
- Gametos recombinantes segmento I:  $Abc = aBC = 1/2 (r_1 - r_1r_2)$
- Gametos recombinantes segmento II:  $ABC = abC = 1/2 (r_2 - r_1r_2)$
- Gametos dobles recombinantes:  $AbC = aBc = 1/2 r_1r_2$

Puede comprobarse hasta qué punto los sobrecruzamientos en las regiones I y II se producen de forma independiente comparando la frecuencia de gametos dobles recombinantes ( $AbC + aBc$ ) esperada en ese supuesto ( $DR_E = r_1r_2$ ) con la frecuencia observada de tales gametos ( $DR_O = d/4$ ), mediante lo que se denomina coeficiente de coincidencia (C):

$$DR_O = r_1r_2C; \quad C = DR_O / r_1r_2$$

En prácticamente todos los organismos en los que se ha analizado, los valores observados y esperados coinciden ( $C = 1$ ) cuando los genes están muy alejados, sin embargo, para valores pequeños de  $r_1$  y  $r_2$ , la frecuencia observada de gametos dobles recombinantes es inferior a la frecuencia esperada ( $C < 1$ ), y para genes aún más próximos no se observan gametos dobles recombinantes ( $C = 0$ ). Para que se forme un gameto doble recombinante es necesario que se formen dos sobrecruzamientos (véase la figura más arriba), por lo que una posible explicación de esta discrepancia podría ser el que la formación de un sobrecruzamiento, disminuyera la probabilidad de formación de un segundo sobrecruzamiento en su proximidad. El fenómeno que origina esta desviación frente al supuesto de formación independiente de los sobrecruzamientos se denomina [interferencia](#) (I). La interferencia se mide como  $I = 1 - C$ .

La frecuencia observada de gametos dobles recombinantes ( $AbC + aBc$ ) es:

$$DR_O = 1/4 d = r_1r_2C; \text{ por tanto, } d = 4r_1r_2C$$

con lo que las frecuencias de gametos del triple heterocigoto, considerando la interferencia son:

- Gametos parentales:  $ABC = abc = 1/2 (1 - r_1 - r_2 + r_1r_2C)$
- Gametos recombinantes segmento I:  $Abc = aBC = 1/2 (r_1 - r_1r_2C)$
- Gametos recombinantes segmento II:  $ABC = abC = 1/2 (r_2 - r_1r_2C)$
- Gametos dobles recombinantes:  $AbC = aBc = 1/2 r_1r_2C$

Y la relación entre las fracciones de recombinación, considerando la interferencia es:  $r = r_1 + r_2 - 2r_1r_2C$

Es obvio que si no hay dobles sobrecruzamientos:  $d = 0$ ;  $OD = 0$ ;  $C = 0$ ;  $r = r_1 + r_2$