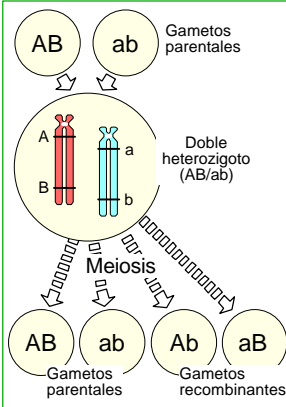


Frecuencias de gametos de un heterocigoto para dos genes situados en el mismo cromosoma

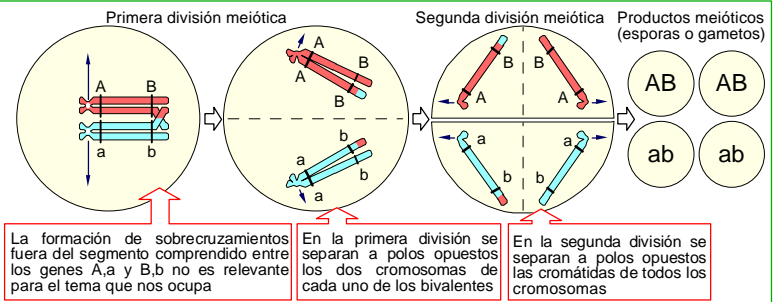
Las frecuencias de los gametos que forma un doble heterocigoto para los genes situados en el mismo cromosoma A,a y B,b, pueden deducirse a partir de las siguientes figuras, en las que se representa el comportamiento meiótico del par de cromosomas en el que se encuentran los dos genes. La figura se refiere a un doble heterocigoto en **fase de acoplamiento** (AB/ab).



En la meiosis de este doble heterocigoto las frecuencias de células con 0, 1, 2, 3, ...n **sobrecruzamientos**, entre los genes A,a y B,b son $f_0, f_1, f_2, f_3, \dots, f_n$, respectivamente.

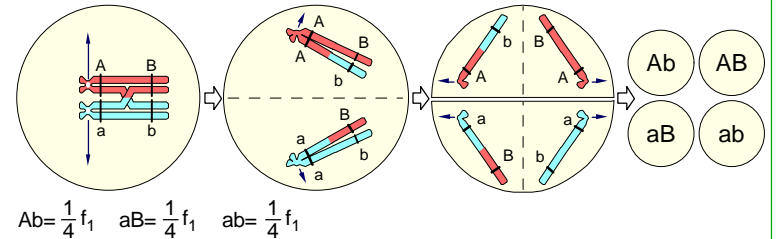
La fracción f_0 de células meióticas en las que no se forman **sobrecruzamientos** entre los genes A,a y B,b dará lugar a una fracción f_0 del total de gametos, compuesta por los dos tipos de gametos parentales AB y ab con las mismas frecuencias:

$$AB = \frac{1}{2} f_0 \quad ab = \frac{1}{2} f_0$$



La fracción f_1 de células meióticas en las que se forma un **sobrecruzamiento** entre los genes A,a y B,b dará lugar a una fracción f_1 del total de gametos, compuesta por los cuatro tipos de gametos con las mismas frecuencias:

$$AB = \frac{1}{4} f_1 \quad Ab = \frac{1}{4} f_1 \quad aB = \frac{1}{4} f_1 \quad ab = \frac{1}{4} f_1$$



La fracción de células meióticas en las que se forman dos **sobrecruzamientos** entre los genes A,a y B,b es f_2 , y darán lugar a una fracción f_2 del total de gametos. En este caso, debe considerarse que pueden producirse cuatro tipos de **dobles** **sobrecruzamientos**:

Tipo I: sólo dos cromátidas participan en los dos **sobrecruzamientos**.

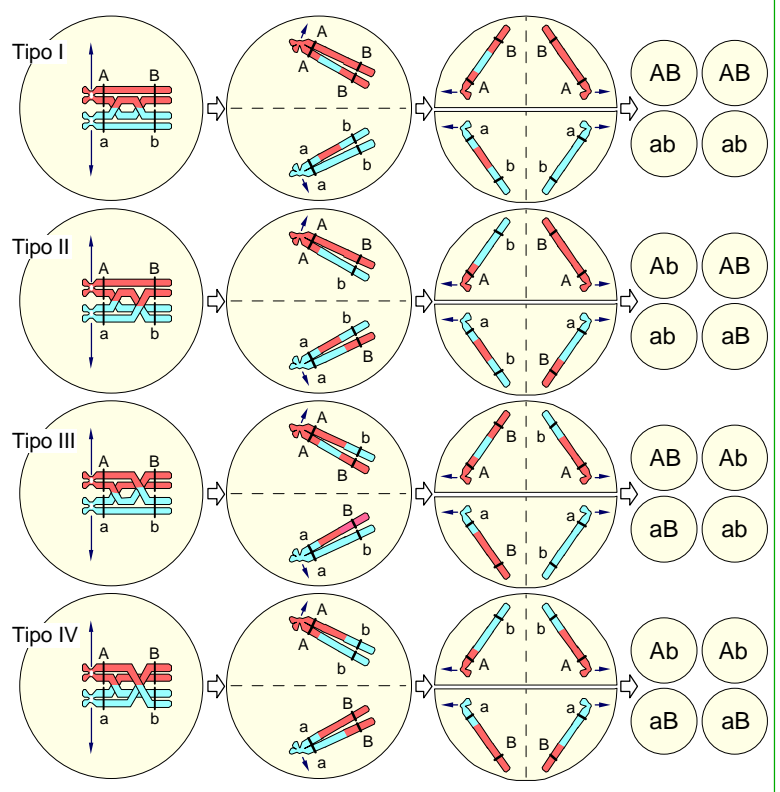
Tipo II: participan tres cromátidas en los dos **sobrecruzamientos**, una cromátida del cromosoma que contiene los alelos A y B y dos cromátidas del cromosoma con los alelos a y b.

Tipo III: participan tres cromátidas en los dos **sobrecruzamientos**, una cromátida del cromosoma que contiene los alelos a y b y dos cromátidas del cromosoma con los alelos A y B.

Tipo IV: las cuatro cromátidas participan en los dos **sobrecruzamientos**.

Si los cuatro tipos tienen la misma probabilidad ($1/4 f_2$), la fracción f_2 de gametos formados por estas células constará de los cuatro tipos con las mismas frecuencias:

$$AB = \frac{1}{4} f_2 \quad Ab = \frac{1}{4} f_2 \quad aB = \frac{1}{4} f_2 \quad ab = \frac{1}{4} f_2$$



La fracción de células meióticas con 3 o más **sobrecruzamientos** entre los genes A,a y B,b es $f_3 + f_4 + \dots + f_n$ (hay **16 tipos de triples** **sobrecruzamientos**, **64 tipos de cuádruples**, etc.). Del mismo modo que en los **dobles** **sobrecruzamientos**, se demuestra que la fracción de gametos formados por estas células contiene los cuatro tipos AB, Ab, aB y ab con las mismas frecuencias:

$$AB = Ab = aB = ab = \frac{1}{4} (f_3 + f_4 + \dots + f_n)$$

Como $f_0 + f_1 + f_2 + f_3 + \dots + f_n = 1$, las sumas totales de las frecuencias de los gametos generados por las células meióticas con 0, 1, 2, 3, ..., n **sobrecruzamientos**, son:

$$AB = \frac{1}{2} f_0 + \frac{1}{4} (1 - f_0) \quad Ab = \frac{1}{4} (1 - f_0)$$

$$ab = \frac{1}{2} f_0 + \frac{1}{4} (1 - f_0) \quad aB = \frac{1}{4} (1 - f_0)$$

Gametos parentales Gametos recombinantes

Ahora, si denominamos 'r' a la fracción de recombinación, es decir, a la proporción de gametos recombinantes (Ab + aB):

$$r = 1/4(1-f_0) + 1/4(1-f_0) = 1/2(1-f_0); \text{ por tanto, } 1-f_0 = 2r, \text{ es decir, la probabilidad de que se produzca al menos un } \text{sobrecruzamiento} \text{ entre dos genes situados en el mismo cromosoma } (1-f_0) \text{ es igual al doble de la fracción de recombinación } (2r). \text{ Las frecuencias de los distintos gametos pueden expresarse en función de r:}$$

$$AB = \frac{1}{2} (1 - r) \quad ab = \frac{1}{2} (1 - r) \quad Ab = \frac{1}{2} r \quad aB = \frac{1}{2} r$$

Gametos parentales Gametos recombinantes

Las frecuencias de gametos de un heterocigoto en **fase de repulsión** (Ab/aB) pueden deducirse de forma similar (basta con intercambiar en las figuras los alelos B y b):

$$Ab = \frac{1}{2} (1 - r) \quad ab = \frac{1}{2} r$$

$$aB = \frac{1}{2} (1 - r) \quad AB = \frac{1}{2} r$$

Gametos parentales Gametos recombinantes

La fracción de recombinación (r) para dos genes situados en el mismo cromosoma es igual a la mitad de la probabilidad de que se produzca al **menos** un **sobrecruzamiento** entre esos dos genes ($1-f_0 = 2r$). El valor de $2r$ estará comprendido entre 0 y 1 ($0 \leq 2r \leq 1$), por tanto, el valor de la fracción de recombinación estará comprendido entre 0 y 0.5 ($0 \leq r \leq 0.5$). Esto explica el fenómeno del **ligamiento**: la proporción de gametos recombinantes puede ser significativamente menor que la de gametos parentales, y en ese caso se dice que los genes están **ligados**. Si entre dos genes se produce siempre al menos un **sobrecruzamiento** ($2r = 1; r = 0.5$), los cuatro gametos tendrán la misma frecuencia: esos dos genes segregarán de forma independiente aunque estén situados en el mismo cromosoma.

- Es lógico pensar que la distancia entre dos genes sea directamente proporcional al número medio (m) de **sobrecruzamientos** que se producen entre ellos ($m = f_1 + 2f_2 + 3f_3 + \dots + nf_n$). El valor de m no puede estimarse directamente, pero sí puede hacerse una **estimación** de la fracción de recombinación (r) y, a partir de ella, mediante lo que se denominan **funciones de mapa**, puede estimarse m. Se toma m/2 como una medida de la distancia entre dos genes. La comparación de las distancias entre distintos pares de genes permite elaborar **mapas genéticos**.