

Département de Biologie

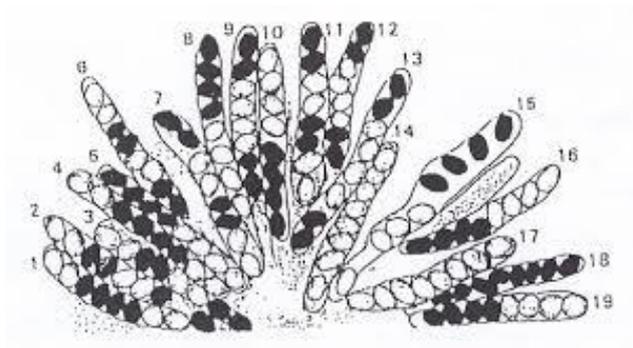
Filière SVI

Semestre IV

Module : Génétique I

Support de Cours

Partie Génétique des Haploïdes



Par Pr. Hamid MAZOUZ

Année Universitaire 2021-2022

SOMMAIRE

A. RAPPELS	3
I. Cycle de reproduction	3
II. Cycles chromosomiques	4
III. Méiose	5
IV. Les conséquences génétiques de la méiose	6
1) Le crossing-over et la recombinaison intra chromosomique.....	6
2) La position aléatoire des centromères en métaphase I et recombinaison inter- chromosomique	7
B. Exemples de cycles de reproduction caractéristiques des Ascomycètes	8
I. Cycle de <i>Neurospora crassa</i> (la moisissure du pain)	8
II. Cycle de <i>Saccharomyces cerevisiae</i> (levure de boulangerie)	9
C. Transmission des caractères héréditaires chez les organismes haploïdes.....	9
I. Ségrégation d'un couple d'allèles	9
1) Cas d'un organisme à tétrades ordonnées : <i>Neurospora crassa</i>	9
2) Cas d'un organisme à tétrades non ordonnées : <i>Ascobolus immersus</i>	14
3) Analyse des spores en vrac.....	14
II. Ségrégation de deux couples d'allèles indépendants	14
1) Cas d'un organisme à tétrades non ordonnées : <i>Ascobolus</i>	14
2) Cas d'un organisme à tétrades ordonnées : <i>Neurospora crassa</i>	18
3) Analyse des spores en vrac.....	20
III. Ségrégation de deux couples d'allèles liés	20
1) Cas d'un organisme à tétrades non ordonnées : <i>Ascobolus</i>	20
2) Cas d'un organisme à tétrades ordonnées	25
IV. Cartes factorielles	25
1) Etablissement d'une carte factorielle	25
1.1. Croisement bi-factoriel	25
1.2. Croisement tri-factoriel ou test 3 points.....	26
2) Notion d'interférence	28

A. RAPPELS

Tous les êtres vivants possèdent une propriété commune : le pouvoir de reproduction = la transmission de l'information héréditaire des ascendants aux descendants. Chez les eucaryotes, cette information est portée par l'ADN. La quasi-totalité de l'ADN cellulaire est localisée dans le noyau au niveau des chromosomes : **les chromosomes sont donc les supports de l'hérédité.**

Pour comprendre comment les chromosomes sont transmis d'une génération à la suivante à travers la reproduction sexuée, il est important d'étudier :

- le cycle de reproduction ;
- les cycles chromosomiques ;
- la fécondation ;
- la méiose ;
- et les conséquences génétiques de la méiose.

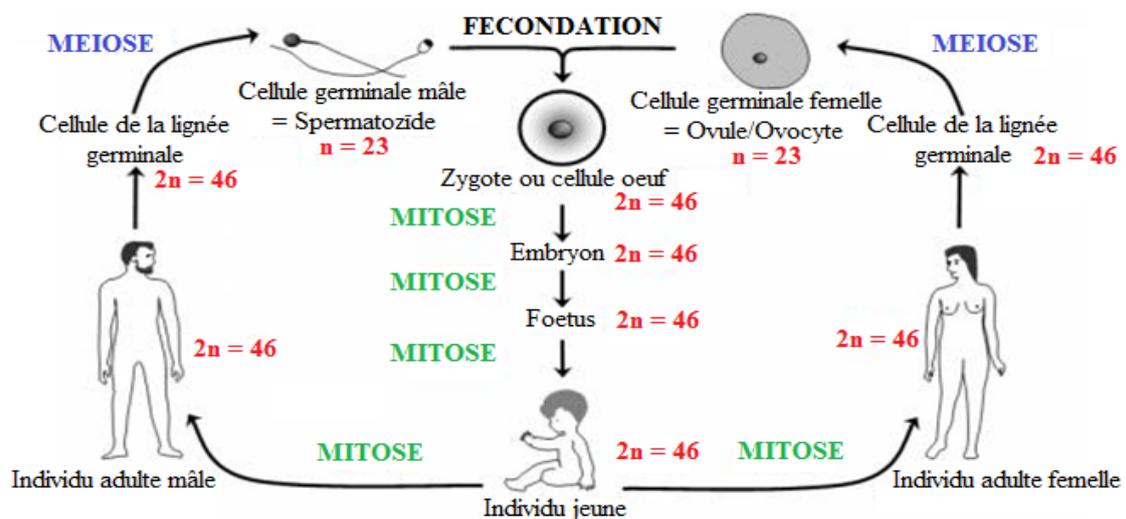
I. Cycle de reproduction

• Chaque espèce a un nombre constant de chromosomes dans chacun des noyaux de chacune de ses cellules somatiques et germinales.

• Ce nombre est de 46 pour l'espèce humaine, 20 pour le maïs, 8 pour la drosophile, 24 pour l'aubergine, 176 pour le laurier etc ...

• Par quels mécanismes le nombre de chromosomes se maintient constant de génération en génération au cours de la reproduction sexuée ?

Exemple de l'espèce humaine

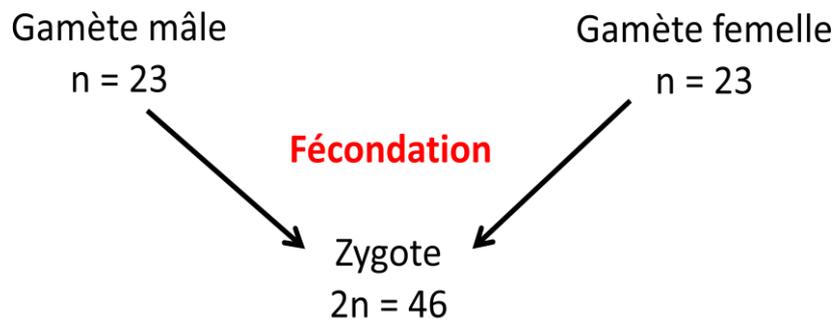


Cycle de développement de l'Homme



Gamétogénèse

Les 23 chromosomes d'un gamète sont morphologiquement différents ; ils sont représentés en 1 seul exemplaire ; on dit que le gamète est haploïde.



Les 46 chromosomes du zygote et de toutes cellules somatiques et germinales qui en dérivent par mitoses, sont représentés en 2 exemplaires ; on dit que le zygote et toutes les cellules somatiques et germinales sont diploïdes.

Dans la genèse d'un individu on peut ainsi définir deux phases :

- la **PHASE DIPLOÏDE** où les cellules contiennent **2 n chromosomes** ;
- et la **PHASE HAPLOÏDE** où les cellules ne contiennent que **n chromosomes**.

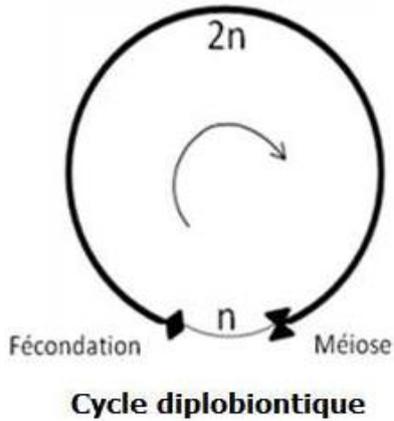
Conclusion : la **méiose** et la **fécondation** sont deux processus biologiques complémentaires qui permettent de maintenir constant le nombre de chromosomes de l'espèce humaine.

II. Cycles chromosomiques

- La méiose et la fécondation ne sont pas spécifiques à la seule espèce humaine, elles se déroulent chez la quasi totalité des eucaryotes.

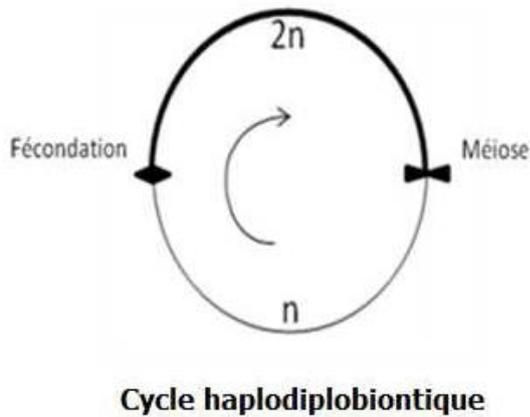
- L'importance relative des phases haploïde et diploïde permet de définir 3 principaux cycles chromosomiques :

- le cycle diplobiontique,
- le cycle haplobiontique,
- et le cycle haplodiplobiontique.



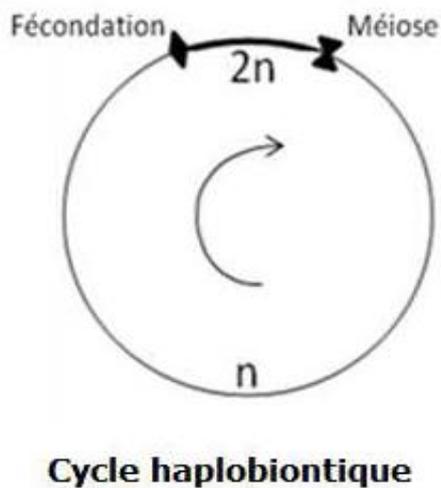
Caractérisé par :

- une phase diploïde prépondérante au cours de laquelle s'opère la multiplication cellulaire.
- une phase haploïde réduite aux gamètes.
- C'est le cas chez l'Homme, le maïs, la drosophile, le pois, d'une façon générale chez les plantes et les animaux supérieurs.



Caractérisé par :

- des multiplications cellulaires aussi bien en phase haploïde que diploïde.
- Il y a ainsi alternance de deux formes, l'une haploïde et l'autre diploïde.
- C'est le cas chez la levure de boulangerie (*Saccharomyces cerevisiae*).



Caractérisé par :

- une phase haploïde prépondérante au cours de laquelle s'opère la multiplication cellulaire.
- une phase diploïde réduite au seul zygote.
- C'est le cas chez les champignons : *Ascobolus*, *Sordaria*, *Neurospora*.

III. Méiose

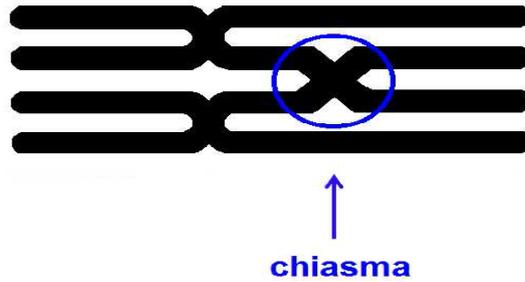
Voir cours de Biologie Cellulaire (Semestre 1)

IV. Les conséquences génétiques de la méiose

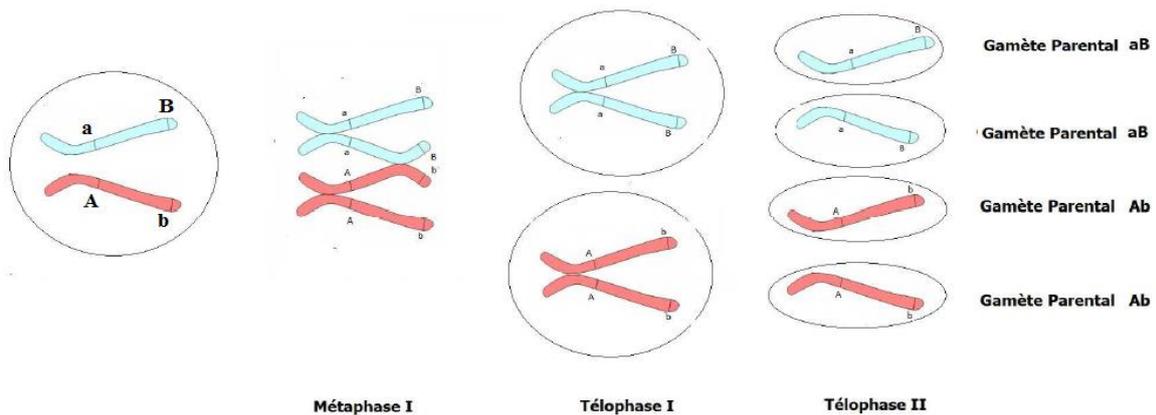
1) Le crossing-over et la recombinaison intra chromosomique

Au stade diplotene de la prophase I, les chromosomes homologues formés de 2 chromatides restent associés en un point appelé le chiasma. Le chiasma est une figure cytologique qui montre 2 chromatides homologues entrecroisés en X.

Ce chiasma est la conséquence cytologique d'un phénomène appelé crossing-over.

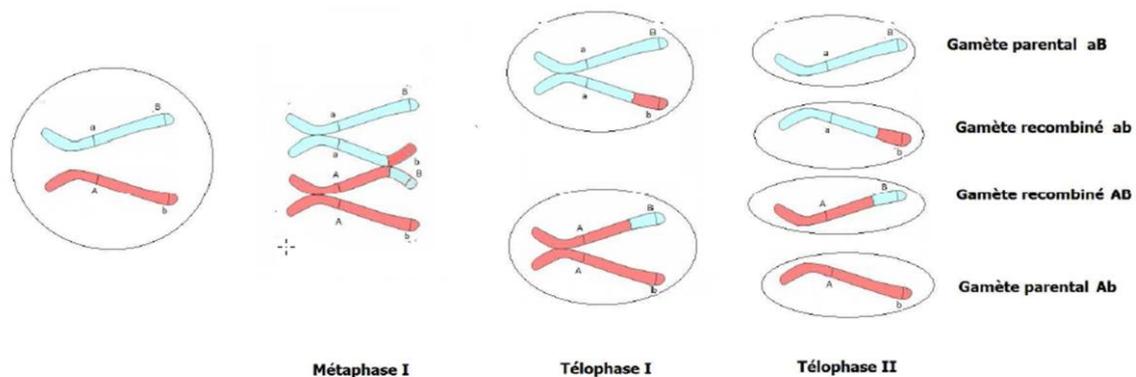


1^{er} cas : pas de crossing-over dans l'espace séparant les deux gènes



Les gamètes parentaux résultant de l'absence de crossing-over dans l'intervalle séparant les deux couples d'allèles A/a et B/b

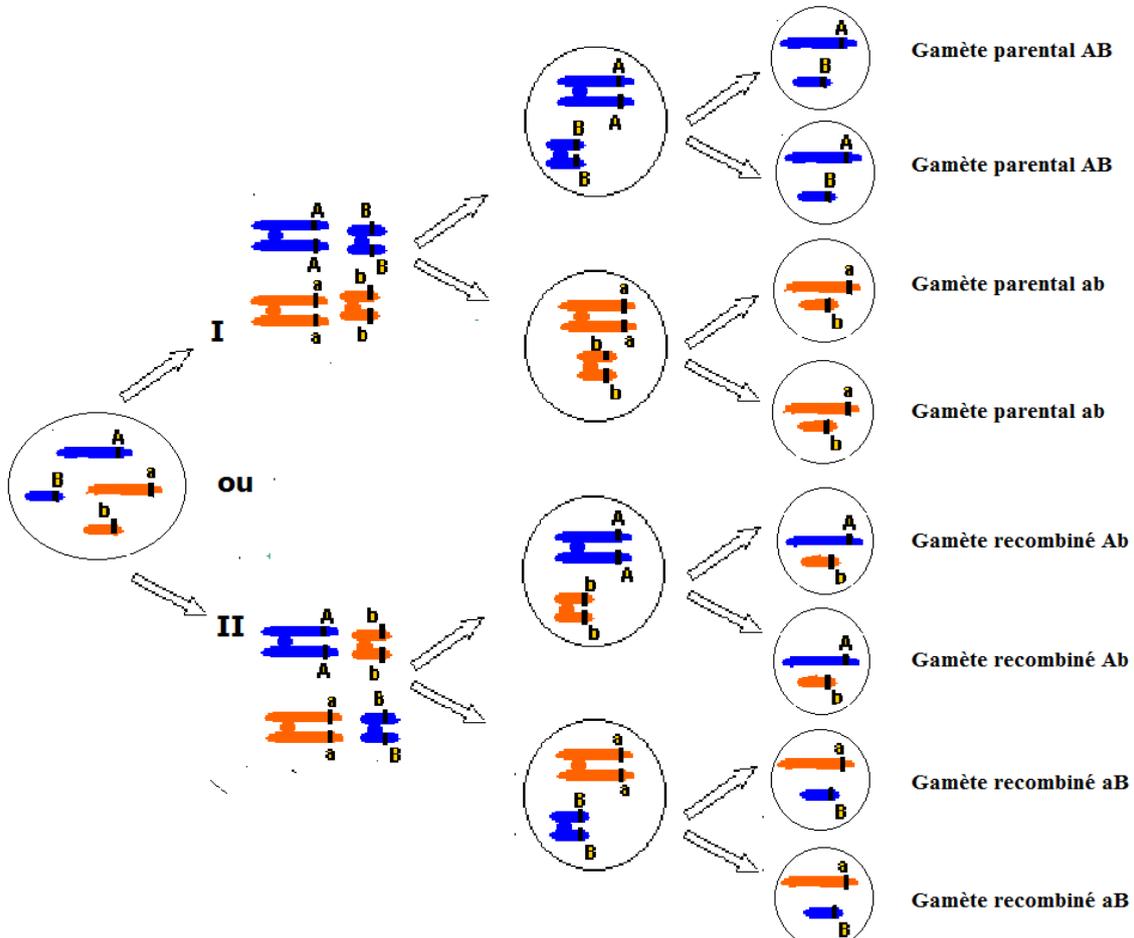
2^{ème} cas : présence d'un crossing-over dans l'espace séparant les deux gènes



Les gamètes parentaux et recombinés résultant d'un crossing-over dans l'intervalle séparant les deux couples d'allèles A/a et B/b

Ces deux événements n'ont pas la même probabilité car le crossing-over est un événement rare.

2) La position aléatoire des centromères en métaphase I et recombinaison inter-chromosomique



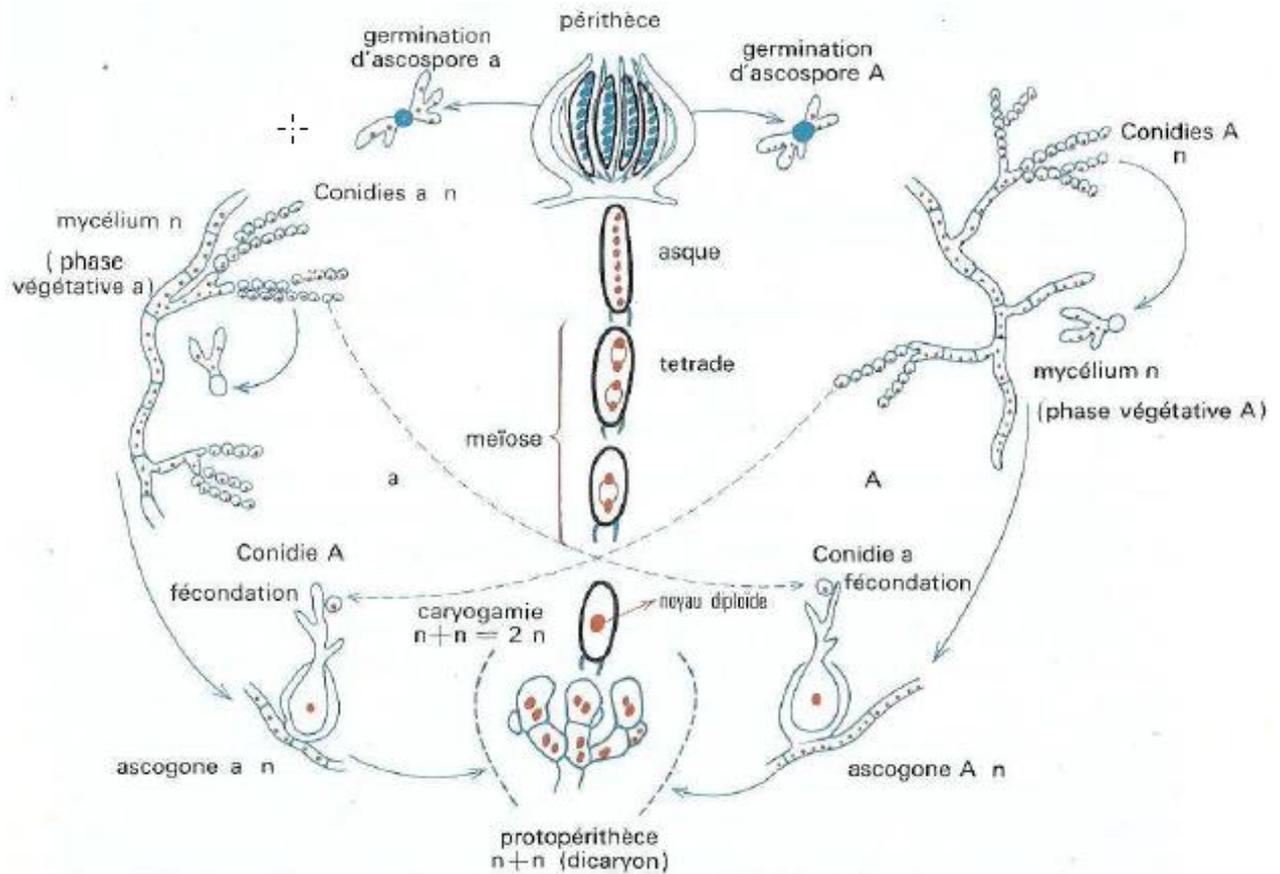
CONCLUSION

En générale, il apparait que la sexualité c'est à dire le jeu alterne de la fécondation et de la méiose :

- assure la continuité biologique par le maintien de la stabilité du nombre de chromosomes et de la quantité d'ADN par cellule;
- et crée la diversité biologique qui constitue un atout considérable pour la survie d'une espèce.

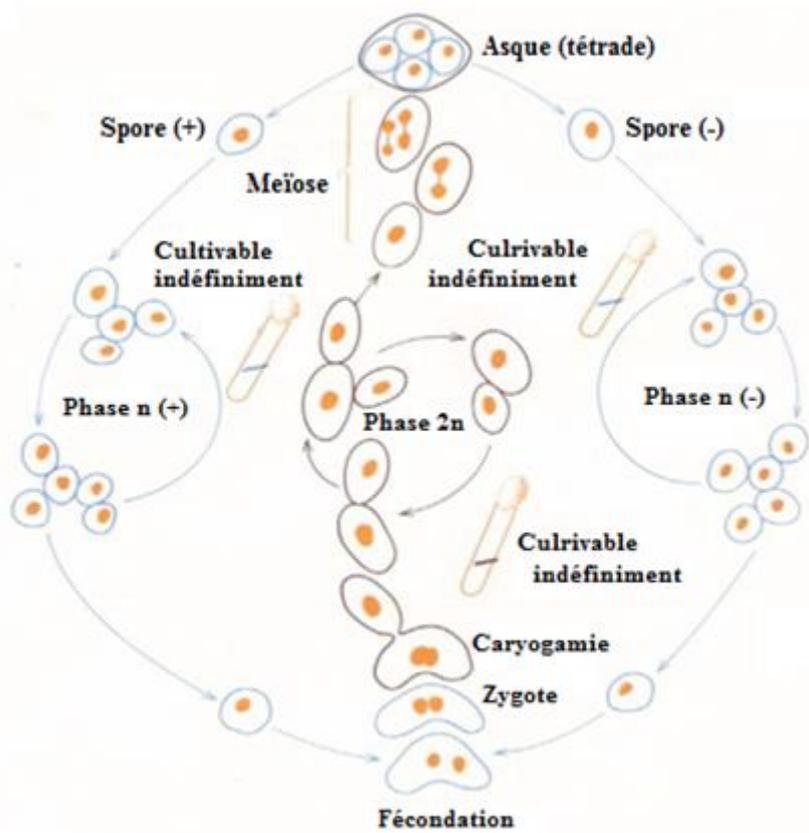
B. EXEMPLES DE CYCLES DE REPRODUCTION CARACTERISTIQUES DES ASCOMYCETES

I. Cycle de *Neurospora crassa* (la moisissure du pain)



- *Neurospora crassa* est un champignon Ascomycète filamenteux haploïde à $n = 7$.
- Il présente un cycle haplobiontique.
- Les produits d'une méiose restent enfermés ensemble dans l'asque.
- En plus, ils y sont ordonnés. C'est un champignon à asques ordonnés. C'est le cas également de *Sordaria*.
- Chez d'autres Ascomycètes (*Ascobolus*) les 4 produits de la méiose ne sont pas disposés selon un ordre : ces champignons sont à asques non ordonnés.
- Chez *Neurospora*, *Sordaria* et *Ascobolus*, la méiose est suivie d'une mitose de sorte que l'asque renferme 8 spores.

II. Cycle de *Saccharomyces cerevisiae* (levure de boulangerie)



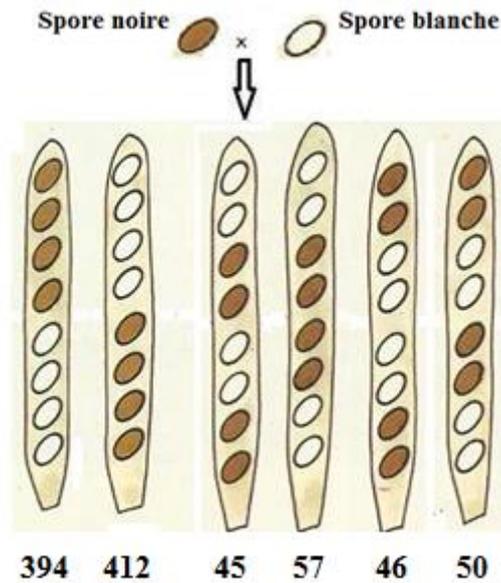
- *Saccharomyces cerevisiae* est un Ascomycète unicellulaire dont le cycle est haplodiplobiontique.
- Il est capable de se multiplier sous deux formes : une forme diploïde ($2n = 32$ chromosomes) et une forme haploïde ($n = 16$ chromosomes).

C. TRANSMISSION DES CARACTÈRES HÉRÉDITAIRES CHEZ LES ORGANISMES HAPLOÏDES

I. Ségrégation d'un couple d'allèles

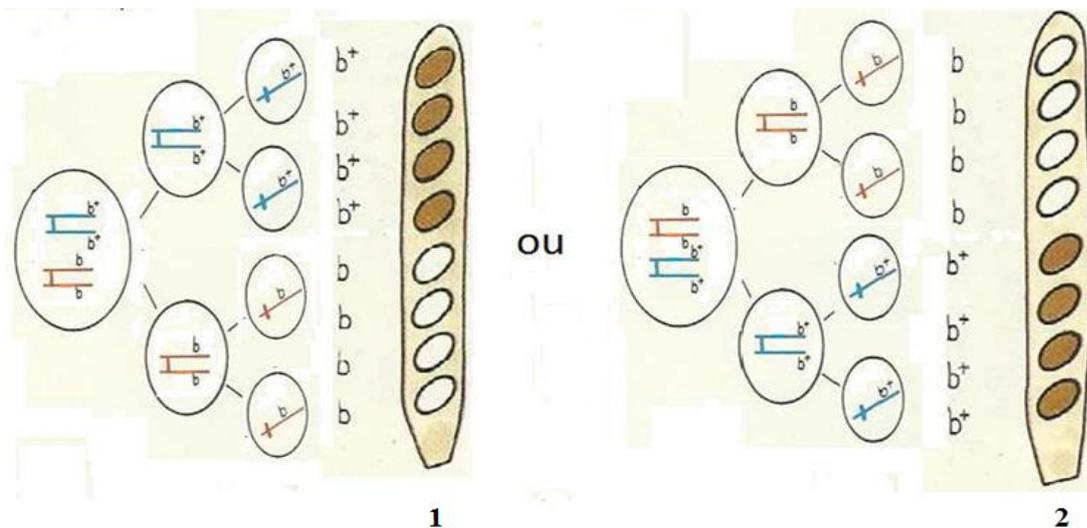
1) Cas d'un organisme à tétrades ordonnées : *Neurospora crassa*

Le croisement entre une souche sauvage à spores noires et une souche mutante à spores blanches a donné une descendance composée comme suit :



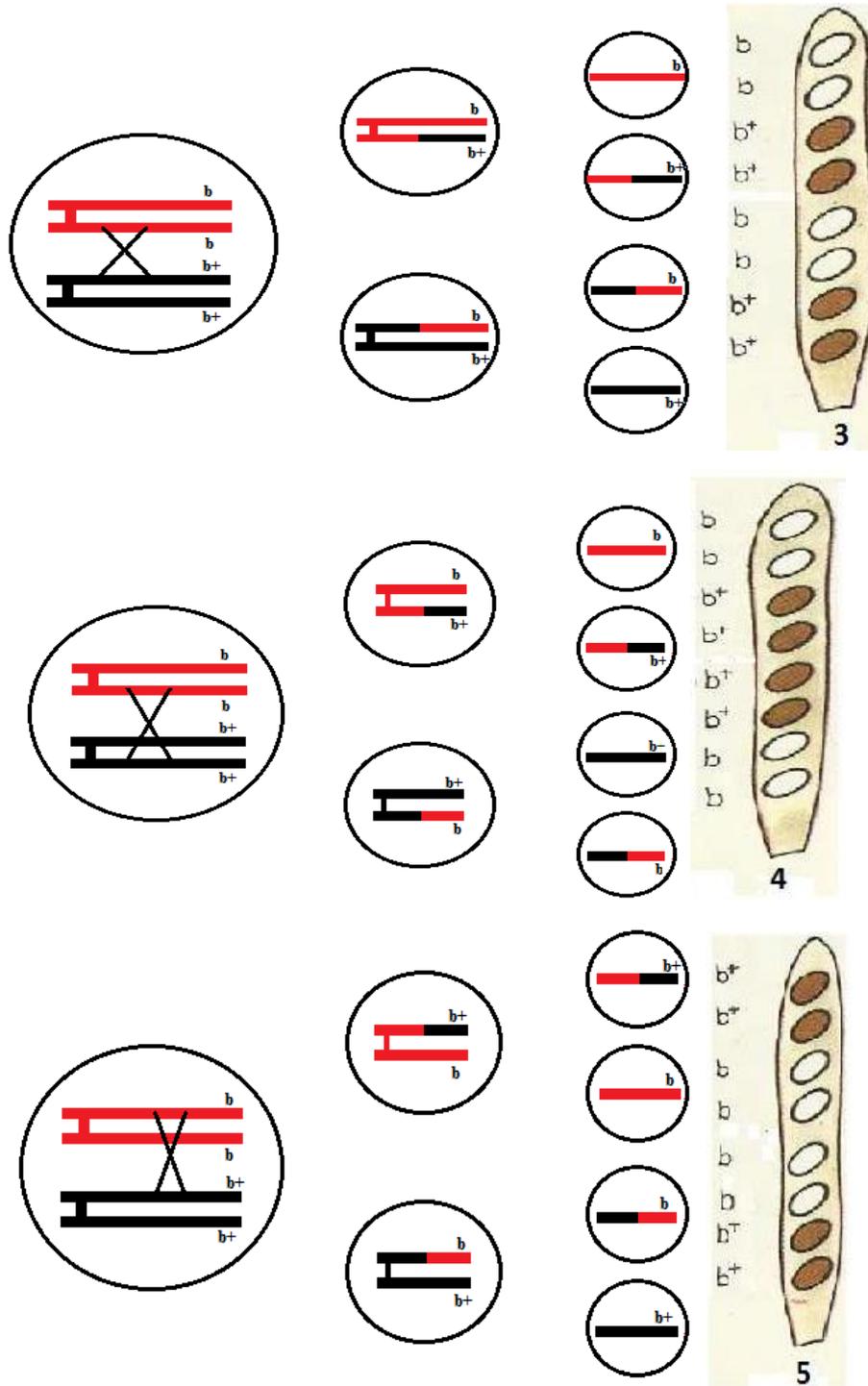
- Chaque asque renferme uniquement des spores noires et des spores blanches, jamais de spores de coloration intermédiaire.
- Chaque asque renferme 4 spores noires et 4 spores blanches. On dit que l'asque présente une ségrégation 1-1.
- Soient : Allèle b^+ : spore noire et Allèle b : spore blanche.
- La descendance est composée de 6 types d'asques quant à l'ordonnancement des spores.
- Si on n'observe que les demi-asques, ces 6 types peuvent être regroupés en 2 classes:
 - Classe 1 : asques à demi-asque homogène.
 - Classe 2 : asque à demi-asque hétérogène.

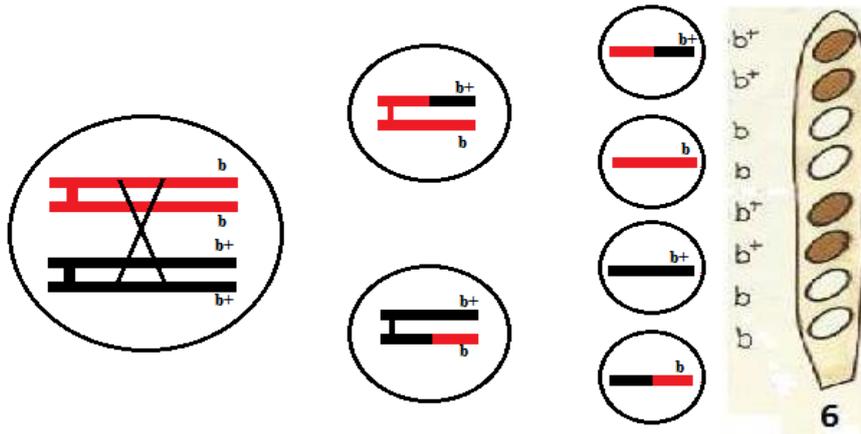
➤ **Obtention des asques de la classe 1**



Les 2 allèles du couple b^+/b se sont séparés à la 1^{ère} division de la méiose avant la réduction du nombre de chromosomes. Les asques à demi-asques homogènes sont dits **asques pré-réduits**.

➤ **Obtention des asques de la classe 2**





- Dans les asques de la classe 2, les 2 allèles du couple b^+/b se sont donc séparés à la 2^{ème} division de méiose après la réduction du nombre de chromosomes.
- Les asques à demi-asques hétérogènes sont dits **asques post-réduits**.

➤ **Notion de distance**

Asques post-réduits



Crossig-over entre le gène considéré et son centromère



Fréquence des crossig-over = f (distance entre le gène et le centromère)

La distance génétique est exprimée en centimorgan CM ou en unité de recombinaison UR.

- L'expression de la distance gène-centromère est la suivante :

$$d_{g-c} = \frac{\text{Nombre de remaniement chromatidiques}}{\text{Nombre total de chromatides}} \times 100 \text{ (UR)}$$

- Chaque asque provient d'une cellule diploïde dont le noyau qui a subit la méiose avait 2 chromosomes homologues présentant chacun deux chromatides (4 chromatides / bivalent).

- Dans chaque asque pré-réduit il n'y a pas eu de crossing-over entre le locus du gène et le centromère, il n'y a donc pas eu de remaniement chromatidique.
- Dans chaque asque post-réduit il y a eu un crossing-over entre le locus du gène et le centromère.
- Le crossing-over se faisant entre 2 chromatides sur les quatre en présence, ces 2 chromatides sont remaniées ; il y a donc eu 2 remaniements chromatidiques.
- L'expression de la distance devient donc :

$$d_{g-c} = \frac{2 \times \text{Nombre d'asques post-réduits}}{4 \times \text{Nombre total d'asques}} \times 100 \text{ (UR)}$$

$$d_{g-c} = \frac{1}{2} \times \% \text{ Post Réduction (UR)}$$

Dans notre exemple on aura donc

$$d_{g \text{ b+}/b-c} = \frac{1}{2} \times \frac{(45+57+46+50)}{(394+412+45+57+46+50)} \times 100 = 9,86 \text{ UR}$$

- On a postulé qu'à l'origine d'un asque post-réduit il ne se produit qu'un seul CO.
- Au cours de la méiose il peut se produire plusieurs CO à la fois au niveau d'une paire de chromosomes homologues : on parle dans ce cas de CO multiples.
- Dans le cas où il se produit 1 double CO (D.CO) dans l'intervalle gène-centromère on a trois possibilités.
 1. Le D.CO implique 2 chromatides : asques pré-réduits.
 2. Le D.CO implique 4 chromatides : asques pré-réduits.
 3. Le D.CO implique 3 chromatides (2 situations) : asques post-réduits.
- Dans le cas de D.CO une grande partie des remaniements n'est pas décelables.
- La relation **dg-c = 1/2 % Post Réduction** n'est donc correcte que si le segment gène centromère est suffisamment petit pour que les CO multiples soient négligeables.
- S'ils ne le sont plus, le calcul de la distance entre le gène et le centromère sur la base de cette relation donnera une sous-évaluation de cette distance.

➤ Limites du % de post-réduction

- Limite inférieure = 0 : Le gène est toujours pré-réduit (il est tout près de son centromère).
- Si un gène est très éloigné de son centromère, de nombreux CO pourront avoir lieu dans le segment gène-centromère ; on peut admettre que les allèles du gène ségrégent indépendamment du centromère :

- Les 6 types de tétrades ont la même fréquence = $1/6$.
- Les tétrades pré-réduites ont une fréquence de $2/6$.
- Celles post-réduites ont une fréquence de $4/6$.
- La fréquence de post-réduction est donc de $4/6 = 2/3$.
- La limite supérieure du % de post-réduction = 66% .

2) Cas d'un organisme à tétrades non ordonnées : *Ascobolus immersus*

- Croisement : Souche sauvage à spore noires x Souche mutante à spores blanches.
- Descendance : asques à 4 spores noires et 4 spores blanches.
- Chaque asque présente donc une ségrégation 1-1.
- Le caractère coloration des spores est donc sous la dépendance d'un couple d'allèles (noté b^+/b par exemple).
- La pré-réduction et la post réduction ne sont pas décelées.
- Pas possible d'estimer la distance gène-centromère.

3) Analyse des spores en vrac

On analyse une population de spores issue d'un croisement.

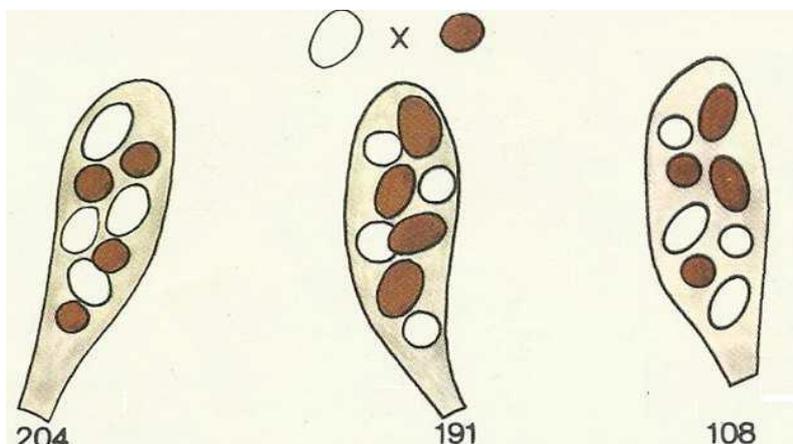
Comme dans chaque asque, pour un couple d'allèles b^+/b , il y avait 4 spores b^+ et 4 spores b , au niveau d'une population de spores prises en vrac, on aboutit à 50% de spores b^+ et 50 % de spores b , c'est à dire a une ségrégation 1-1.

Ainsi, quel que soit le niveau d'analyse (tétrades ordonnées, tétrades non ordonnées, spores en vrac) la ségrégation d'un couple d'allèles est une ségrégation 1-1 et réciproquement.

II. Ségrégation de deux couples d'allèles indépendants

1) Cas d'un organisme à tétrades non ordonnées : *Ascobolus*

- Croisement : Souche mutante à spores blanches x Souche mutante à spores rondes.



- Deux caractères seront analysés :
 - Couleur des spores (noire ou blanche) ;
 - Forme des spores (ovale ou ronde).
- 4 spores noires et 4 spores blanches / asque.
- 4 spores ovales et 4 spores rondes / asque.
- Ségrégation 1-1 pour chaque caractère : chaque caractère est donc contrôlé par un couple d'allèle.
- Couleur : b^+/b . Avec b^+ = spore noire et b = spore blanche ;
- Forme : r^+/r . Avec r^+ = spore ovale et r = spore ronde.
- L'examen de la descendance par spores montre 4 types de spores :
 1. Blanches et ovales br^+ (parentales).
 2. Noires et rondes b^+r (parentales).
 3. Blanches et rondes br (recombinées).
 4. Noires et ovales b^+r^+ (recombinées).

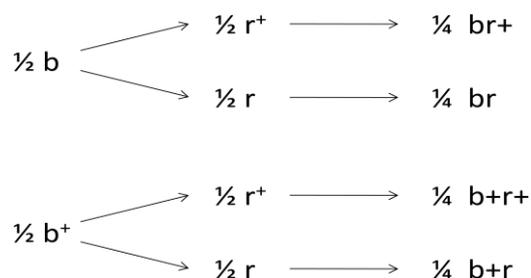
Croisement :

[blanche ovale] x [noire ronde]

$[br^+]$ x $[b^+r]$
 br^+ x b^+r

Types de spores	Phénotypes	Génotypes	Effectifs	%	Fréquences
Parentales	$[br^+]$	br^+	1032	25,6 %	1/4
Parentales	$[b^+r]$	b^+r	1032	25,6 %	1/4
Recombinées	$[b^+r^+]$	b^+r^+	980	24,4 %	1/4
Recombinées	$[br]$	br	980	24,4 %	1/4

- Les différents génotypes ont les mêmes fréquences.
- Un allèle donné d'un couple d'allèles a autant de chance de s'associer à chacun des allèles de l'autre couple.



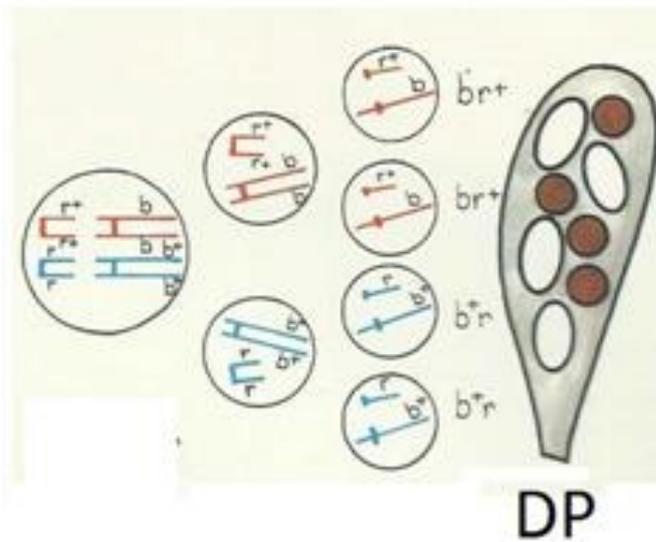
Dans le cas de deux couples d'allèles indépendants le % de recombinaison est :

$$(R / P+R) \times 100 = 50\%$$

L'examen de la descendance par asque montre 3 types d'asques:

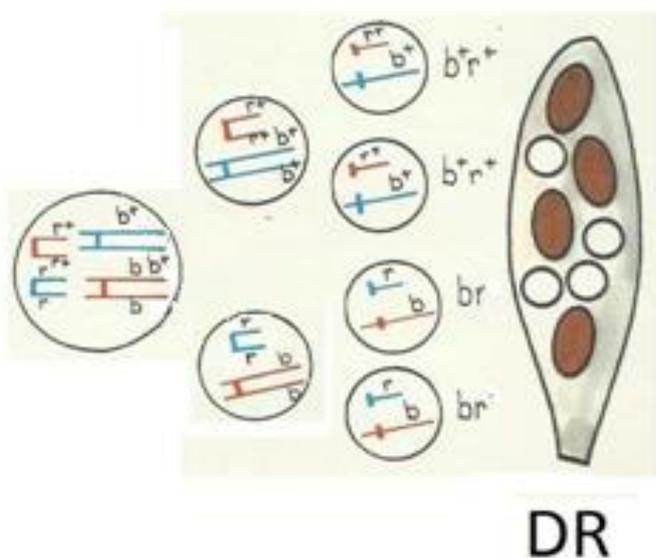
- Ceux qui ne renferment que les spores parentales br^+ et b^+r : ils sont appelés **Ditype Parental, DP**.
- Ceux qui ne renferment que les spores recombinées br et b^+r^+ : ils sont appelés **Ditype Recombiné, DR**.
- Ceux qui renferment à la fois les spores parentales br^+ et b^+r et les spores recombinées br et b^+r^+ : ils sont appelés **Tetratype TT**.

➤ Origines des différents asques



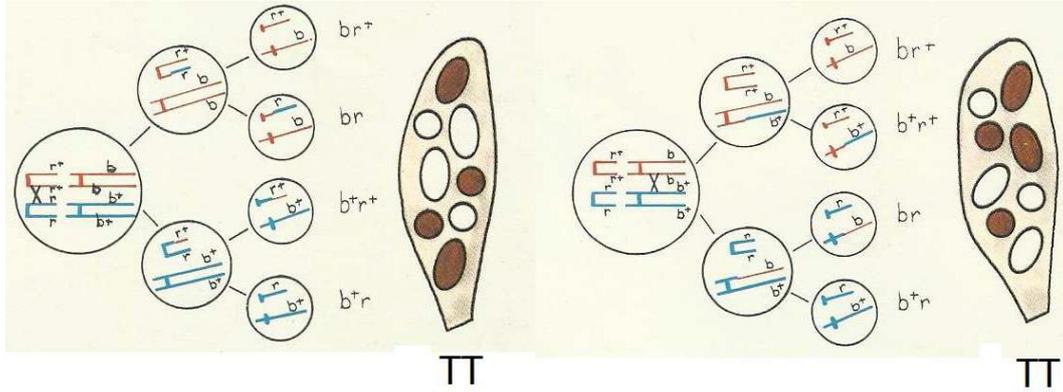
- Pas de CO ni entre r^+/r et son centromère ni entre b^+/b et son centromère : pré-réduction des 2 couples d'allèles.

Ou

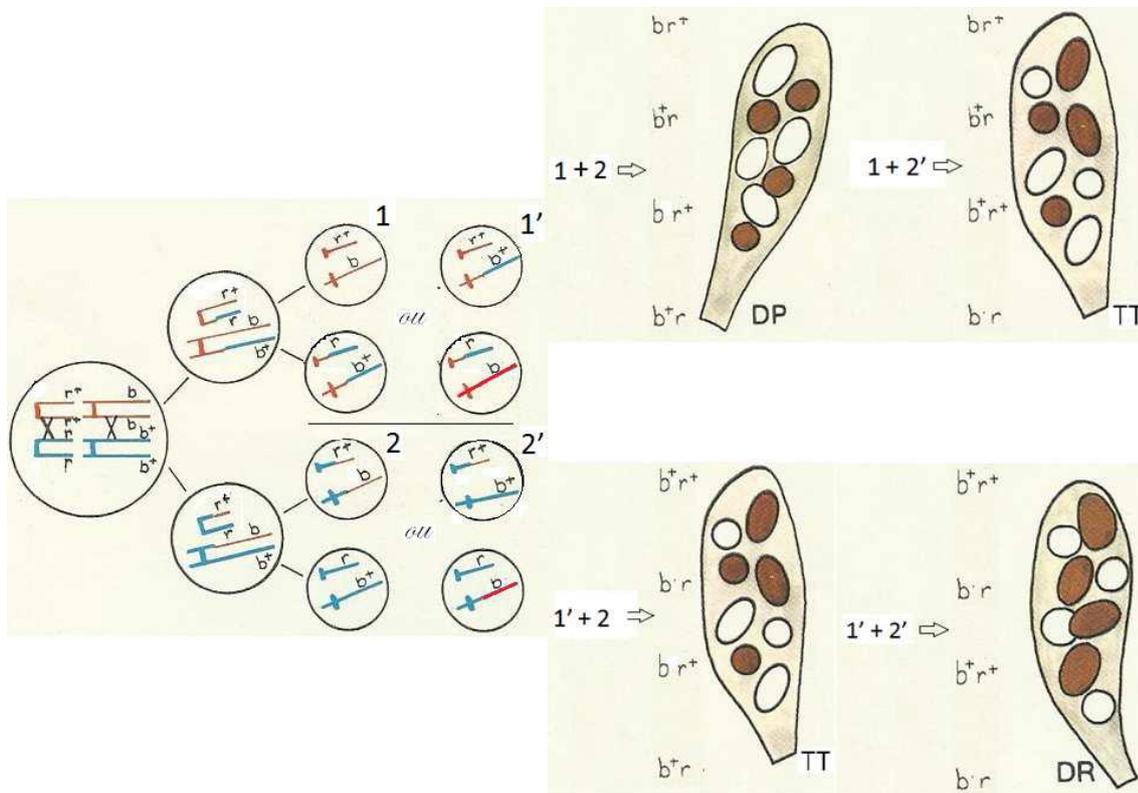


- Pas de CO ni entre r^+/r et son centromère ni entre b^+/b et son centromère : pré-réduction des 2 couples d'allèles.

Sans CO on obtient des DP et des DR avec autant de DP que de DR.



En l'absence de crossing-over (CO) entre l'un des 2 couples d'allèles et son centromère associée à l'existence d'un CO entre l'autre couple d'allèles et son centromère on a la formation de TT (à gauche CO entre r^+/r et son centromère ; à droite CO entre b^+/b et son centromère).



L'existence d'un CO entre les deux couples d'allèles et leurs centromères aboutit à la formation de 1/4 de DP, 1/4 de DR et 1/2 de TT.

➤ Estimation des fréquences des asques DP, DR et TT

• Soit :

- x = % de post-réduction de r^+/r et $(1-x)$ = son % de pré-réduction.
- et y = % de post-réduction du couple b^+/b et $(1-y)$ son % de pré-réduction.

- Considérons tous les différents événements, leurs fréquences ainsi que les asques qui en résultent :

- pré-réduction des 2 couples d'allèles : $(1-x)(1-y)$ dans ce cas on a 1/2 de DP et 1/2 de DR.
- pré-réduction d'un couple et post réduction de l'autre. Il existe 2 éventualités et on a donc : $x(1-y) + y(1-x)$ dans ce cas on a que des TT.
- post-réduction des 2 couples d'allèles : $x.y$ dans ce cas on a 1/4 de DP, 1/4 de DR et 1/2 de TT.

- Les fréquences des différents asques sont donc les suivantes :

- fr DP = $1/2 (1 - x) (1 - y) + 1/4 xy$
- fr DR = $1/2 (1 - x) (1 - y) + 1/4 xy$
- fr TT = $x (1 - y) + y(1 - x) + 1/2 xy$.

L'indépendance des ségrégations des 2 couples d'allèles se traduit donc par :

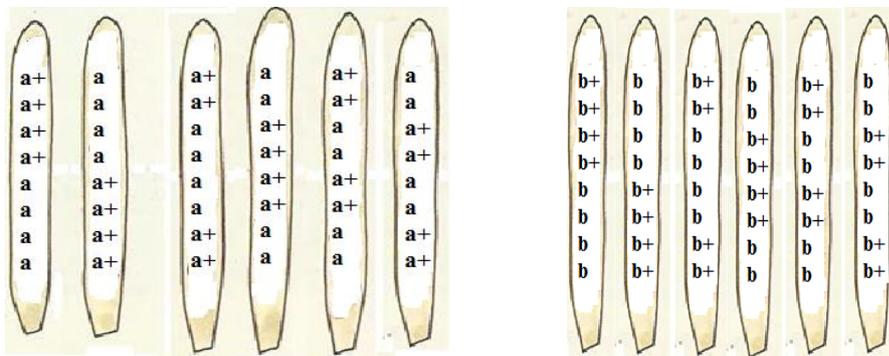
fr DP = fr DR.

2) Cas d'un organisme à tétrades ordonnées : *Neurospora crassa*

Soient 2 couples d'allèles indépendants a^+/a et b^+/b .

Soit un croisement entre deux souches P1 et P2 de génotypes respectifs ab^+ et a^+b .

➤ Etude séparée des deux couples d'allèles



Types d'asques : 1 2 3 4 5 6 1' 2' 3' 4' 5' 6'

- La ségrégation de chaque couple d'allèles est une ségrégation 1-1.
- Pour chaque couple d'allèle on a 6 types d'asques : 2 pré-réduits et 4 post-réduits.
- Pour le couple d'allèles a^+/a la fréquence de post-réduction sera x et la fréquence de pré-réduction $1-x$;
- Pour le couple d'allèles b^+/b la fréquence de post-réduction sera y et la fréquence de pré-réduction $1-y$.

➤ Etude des deux couples d'allèles pris simultanément

Croisement : $ab^+ \times a^+b$		Pré réduction de b^+/b ($F=1-y$)		Post réduction de b^+/b ($F=y$)			
		b b b^+ b^+ $F=(1-y)/2$	b^+ b^+ b b $F=(1-y)/2$	b b^+ b b^+ $F=y/4$	b^+ b b^+ b $F=y/4$	b^+ b b b^+ $F=y/4$	b b^+ b^+ b $F=y/4$
Pré-réduction de a^+/a ($F=1-x$)	a a a^+ a^+ $F=(1-x)/2$	ab ab a^+b^+ a^+b^+	ab^+ ab^+ a^+b a^+b	ab ab^+ a^+b a^+b^+	ab^+ ab a^+b^+ a^+b	ab^+ ab a^+b a^+b^+	ab ab^+ a^+b^+ a^+b
	a^+ a^+ a a $F=(1-x)/2$	a^+b a^+b ab ab^+	a^+b^+ a^+b^+ ab ab	a^+b a^+b^+ ab ab^+	a^+b^+ a^+b ab^+ ab	a^+b^+ a^+b ab ab^+	a^+b a^+b^+ ab^+ ab
Post réduction de a^+/a $F=x$	a a^+ a a^+ $F=x/4$	ab a^+b ab^+ a^+b^+	ab^+ a^+b^+ ab a^+b	ab a^+b^+ ab a^+b^+	ab^+ a^+b ab^+ a^+b	ab^+ a^+b ab a^+b^+	ab a^+b^+ ab^+ a^+b
	a^+ a a^+ a $F=x/4$	a^+b ab a^+b^+ ab^+	a^+b^+ ab^+ a^+b ab	a^+b ab^+ a^+b ab^+	a^+b^+ ab a^+b^+ ab	a^+b^+ ab a^+b ab^+	a^+b ab^+ a^+b^+ ab
	a^+ a a a^+ $F=x/4$	a^+b ab ab^+ a^+b^+	a^+b^+ ab^+ ab a^+b	a^+b ab^+ ab a^+b^+	a^+b^+ ab ab^+ a^+b	a^+b^+ ab ab a^+b^+	a^+b ab^+ ab^+ a^+b
	a a^+ a^+ a $F=x/4$	ab a^+b a^+b^+ ab^+	ab^+ a^+b^+ a^+b ab	Ab a^+b^+ a^+b ab^+	ab^+ a^+b a^+b^+ ab	ab^+ a^+b a^+b ab^+	ab a^+b^+ a^+b^+ ab

➤ Origines des DP, DR et TT

Les DP et les DR ont les mêmes origines. On les obtient lorsque les deux couples d'allèles sont pré-réduits ou post-réduits.

Les TT s'obtiennent après qu'un couple d'allèles soit pré-réduit et l'autre post-réduit ou après que les 2 couples d'allèles soient post-réduits.

➤ Fréquences des DP, DR et TT

- fr DP = $[(1-x)/2 * (1-y)/2]^2 + [x/4 * y/4]^2 = 1/2 (1-x) (1-y) + 1/4 xy$
- fr DR = $[(1-x)/2 * (1-y)/2]^2 + [x/4 * y/4]^2 = 1/2 (1-x) (1-y) + 1/4 xy$

• fr TT = $[x/4 * (1-y)/2] * 8 + [y/4 * (1-x)/2] * 8 + (x/4 * y/4) * 8 = x(1-y) + y(1-x) + 1/2 xy$

- Il ressort que fr DP = fr DR quelles que soient les fréquences de post-réduction x et y des 2 couples d'allèles.
- La fr TT dépend essentiellement des post-réductions respectives des 2 couples d'allèles.
- Ainsi, lorsque les ségrégations de 2 couples d'allèles sont indépendantes, les fréquences des DP et DR sont équivalentes et réciproquement.

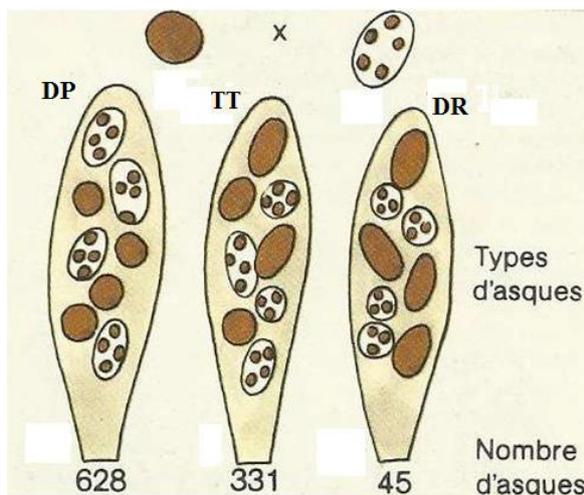
3) Analyse des spores en vrac

- Soit un croisement $ab^+ \times a^+b$.
- En analysant des tétrades de la descendance on a des DP, DR et TT.
- Les DP contiennent 4 spores ab^+ et 4 spores a^+b .
- Les DR contiennent 4 spores ab et 4 spores a^+b^+ .
- Les TT contiennent 2 spores ab^+ ; 2 spores a^+b ; 2 spores ab ; 2 spores a^+b^+ .
- Les spores de type parental étant ab^+ et a^+b et les spores de type recombiné étant ab et a^+b^+ .
- Du fait de l'égalité DP = DR et de la composition des TT, il apparait que la fréquence des spores parentales est équivalente à celle des spores recombinées.

III. Ségrégation de deux couples d'allèles liés

1) Cas d'un organisme à tétrades non ordonnées : *Ascobolus*

Soit un croisement : Mutant spores rondes x mutant spores granuleuses.



Caractères étudiés :

- Forme des spores : spores ovales r^+ et spores rondes r .
- Couleur des spores : spores noires g^+ et spores granuleuses g .

- Ségrégation 1-1 pour le caractère forme : caractère sous la dépendance d'un couple d'allèles r^+/r .

- Ségrégation 1-1 pour le caractère couleur : caractère sous la dépendance d'un couple d'allèles g^+/g .
- $DP > DR$?

➤ **Analyse des spores en vrac :**

- Effectif des spores rondes noires rg^+ (**parentales**) =
(628 x 4) + (331 x 2) + (45 x 0) = 3174
- Effectif des spores ovales granuleuses r^+g (**parentales**) =
(628 x 4) + (331 x 2) + (45 x 0) = 3174
- Effectif des spores rondes granuleuses rg (**recombinées**) =
(628 x 0) + (331 x 2) + (45 x 4) = 842
- Effectif des spores ovales noires r^+g^+ (**recombinées**) =
(628 x 0) + (331 x 2) + (45 x 4) = 842

L'effectif des spores parentales est supérieur à l'effectif des spores recombinées.

Les deux couples d'allèles sont donc liés.

$$\% \text{ recombinaison} = \frac{\text{Effectif des spores recombinées}}{\text{Effectif total}} \times 100$$

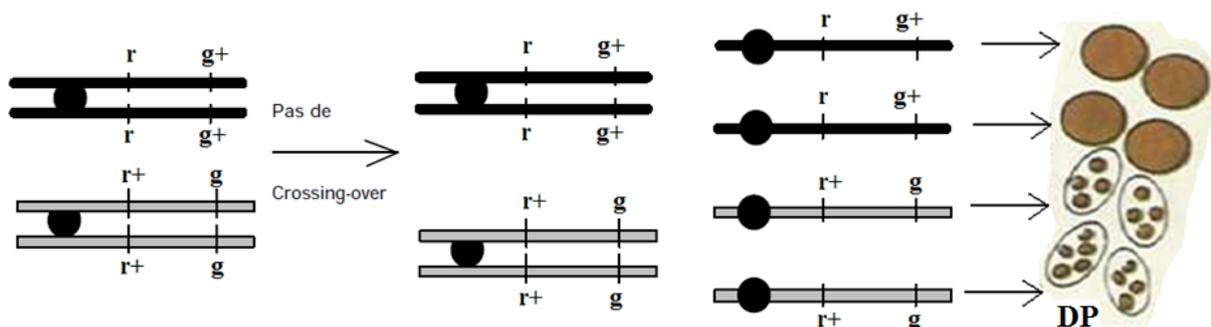
$$\% \text{ recombinaison} = \frac{842 + 842}{3174 + 3174 + 842 + 842} \times 100 = 20,9 \%$$

Sur la base du % de recombinaison la distance entre r^+/r et g^+/g est donc de 20,9 (UR).

➤ **Origines des différents types d'asques**

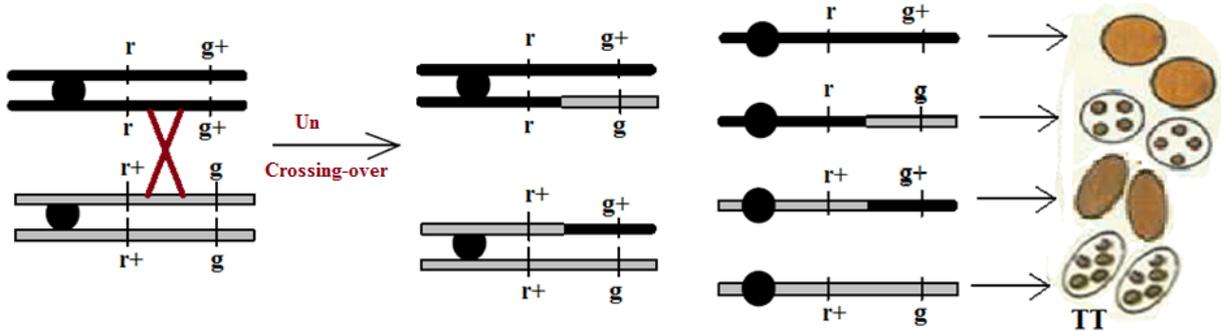
- Croisement : $rg^+ \times r^+g$.
- Génotype du zygote : $r^+g//rg^+$.
- Dans une population de méioses on peut avoir les événements suivants :
- **Aucun crossing-over entre r^+/r et g^+/g**

4 produits parentaux : 2 produits rg^+ et 2 produits r^+g . Les asques sont des DP.



- **Un crossing-over entre r^+/r et g^+/g .**

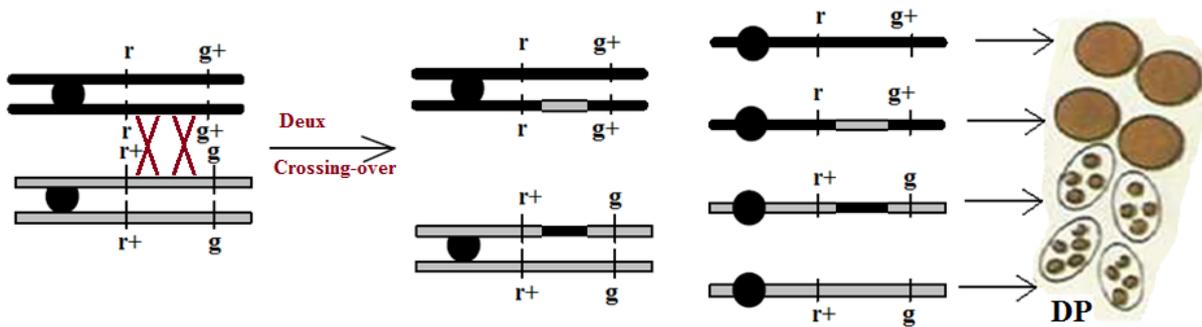
2 produits parentaux rg^+ et r^+g et 2 produits recombinés r^+g^+ et rg . Les 4 produits sont différents. Les asques sont des TT.



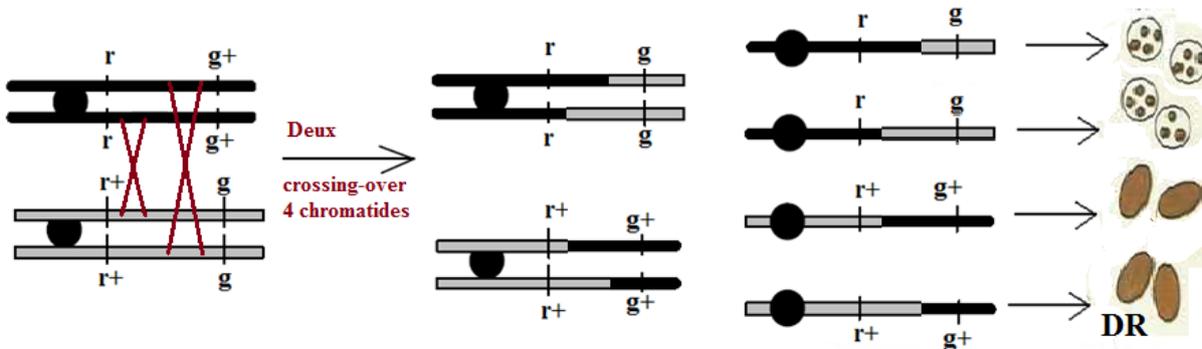
- **Deux crossing-over entre r^+/r et g^+/g .**

Lorsqu'un crossing-over se produit, le second peut se produire de manière aléatoire selon 4 modalités. On aboutit donc à 4 situations équiprobables.

○ **2 crossing-over qui touchent 2 chromatides** : les 4 remaniements chromatidiques aboutissent à 4 produits parentaux : 2 produits rg^+ et 2 produits r^+g . Les asques sont des DP.



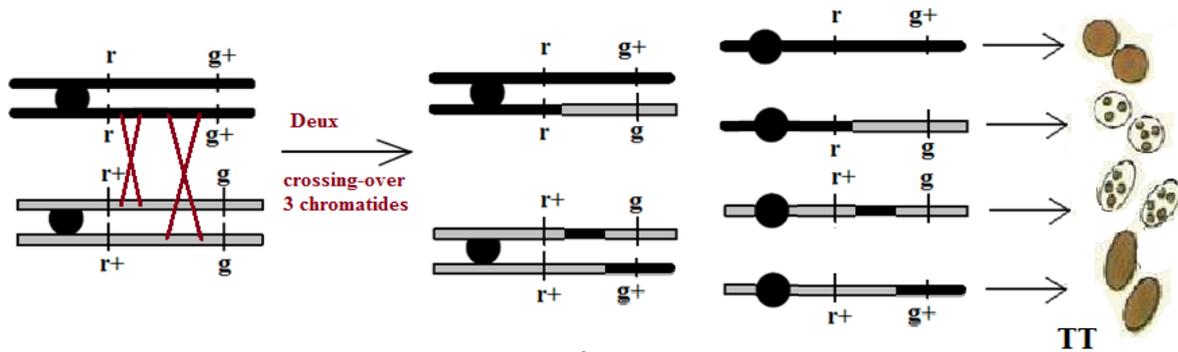
○ **2 crossing-over qui touchent les 4 chromatides** : les 4 remaniements chromatidiques aboutissent à 4 produits recombinés : 2 produits r^+g^+ et 2 produits rg . Les asques sont des DR.



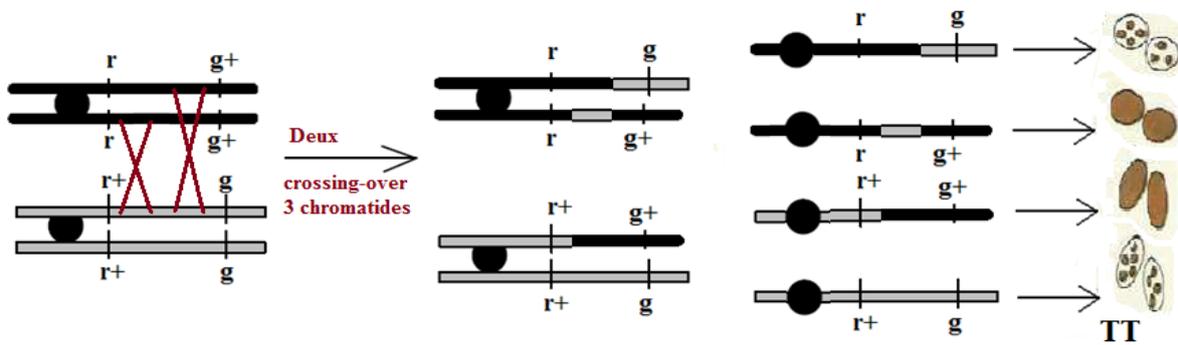
○ **2 crossing-over qui touchent 3 chromatides, il existe 2 cas.**

Dans chacun des cas les 4 remaniements chromatidiques aboutissent à 4 produits différents : 2 produits parentaux rg^+ et r^+g et 2 produits recombinés r^+g^+ et rg . Les asques sont des TT.

Premier cas :



Deuxième cas :



- Lorsqu'il se produit 2 crossing-over entre les 2 gènes on aboutit à 1/4 de DP, 1/4 de DR et 1/2 TT.
- Pour une population de méioses, lorsqu'on considère les 3 événements 0, 1, 2 crossing-over compte tenu de la fréquence faible de 1 crossing-over, et encore plus de 2 CO, il est clair que : fr DP > fr DR.
- **Ainsi, lorsque 2 couples d'allèles sont liés, la fréquence des DP est supérieure à celle des DR et réciproquement.**

➤ **Calcul de la distance génétique**

Événements dans une population de méiose		Types d'asques	Nombre de remaniements chromatidiques
0 CO entre les 2 gènes		DP	0
1 CO entre les deux gènes		TT	2
2 CO entre les deux gènes	2 chr.	DP	4
	4 chr.	DR	4
	3 chr.	TT	4
	3 chr.	TT	4

$$d_g = \frac{\text{Nombre de remaniements chromatidiques}}{\text{Nombre total de chromatides}} \times 100 \text{ (UR)}$$

$$d_g = \frac{2TT_{1CO} + 4DP_{2CO} + 4 \times DR_{2CO} + 4 \times TT_{2CO}}{4(DP + DR + TT)} \times 100 \text{ (UR)}$$

- Les DP dus à 2 CO et les DP dus à 0 CO sont confondus.
- Il en est de même des TT dus à 1 CO et à 2 CO.
- On peut estimer les fréquences des $DP_{2c.o}$, des $TT_{2c.o}$, et $TT_{1c.o}$.
- Lorsque 2 CO se produisent on aboutit à 1/4 de DP ; 1/4 de DR et 1/2 de TT.
- Puisque les DR ne résultent que de 2CO on peut conclure que :
- $DP_{2c.o} = DR_{2c.o} = DR$
- $TT_{2c.o} = 2 DR_{2c.o} = 2 DR$
- $TT_{1c.o} = TT - TT_{2c.o} = TT - 2 DR$

Ainsi la distance devient :

$$d_g = \frac{[2(TT-2DR)+4DR+4DR+4(2DR)]}{4(DP+DR+TT)} \times 100 \text{ (UR)}$$

$$d_g = \frac{(2TT + 12 DR)}{4(DP+DR+TT)} \times 100 \text{ (UR)}$$

$$d_g = \left(\frac{2TT}{4(DP+DR+TT)} \times 100 \right) + \left(\frac{12DR}{4(DP+DR+TT)} \times 100 \right) \text{ (UR)}$$

$$\boxed{d_g = 1/2 \% TT + 3 \% DR \text{ (UR)}}$$

Dans notre exemple :

$$d_g = \left(1/2 \times \frac{331}{(628+331+45)} \times 100 \right) + \left(3 \times \frac{45}{(628+331+45)} \times 100 \right) \text{ (UR)}$$

$$\boxed{d_g = 29,7 \text{ (UR)}}$$

- Sur la base de l'analyse des spores en vrac :

$$\% \text{ recombinaison} = \frac{842 + 842}{3174 + 3174 + 842 + 842} = 20,9 \%$$

La distance entre r⁺/r et g⁺/g est donc de 20,9 (UR).

- Sur la base de l'analyse des asques :

la distance entre r⁺/r et g⁺/g est donc de 29,7 (UR).

- On a une sous estimation qui est dans cet exemple de 9 (UR) ce qui représente presque 30 % d'erreur.

2) Cas d'un organisme à tétrades ordonnées

- La distance entre deux gènes liés se détermine comme chez les organismes à tétrades non ordonnées.
- Chez les champignons à tétrades ordonnées l'ordre des spores dans les asques permettra de préciser les relations gène-centromère.

$$d_{g-c} = 1/2 \times \% \text{ Post-réduction (UR)}$$

IV. Cartes factorielles

- Cartes factorielles = cartes génétiques.
- Etablissement d'une carte factorielle = Agencement des gènes les uns par rapport aux autres le long du chromosome.
- Un groupe de liaison est un ensemble de gènes qui apparaissent liés entre eux et indépendants de tous les autres gènes. Le support matériel d'un groupe de liaison est un chromosome.

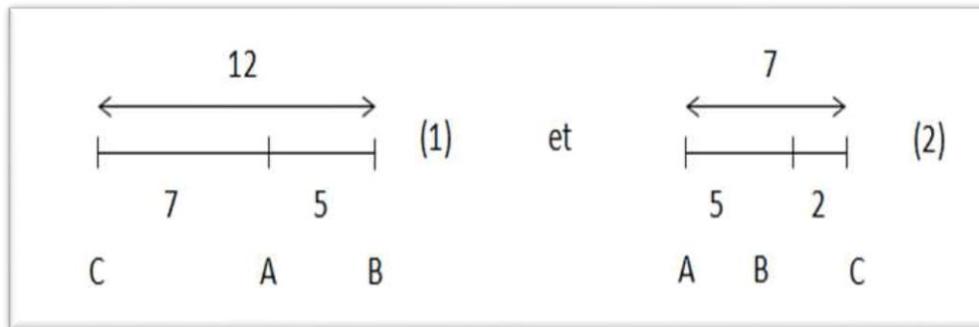
1) Etablissement d'une carte factorielle

1.1. Croisement bi-factoriel

Soient 3 gènes A, B et C appartenant au même groupe de liaison.

Pour ordonner ces gènes on peut réaliser des croisements qui impliquent pour chacun, à la fois 2 gènes = croisement bi-factoriel.

Si les croisements réalisés montrent par exemple que $d_{A-B}=5 \text{ UR}$ et que $d_{A-C}=7 \text{ UR}$, il se présentera deux possibilités pour ranger les gènes.



- Si le croisement impliquant à la fois les gènes B et C montre que $d_{B-C}=12$ UR on retient l'ordre BAC (1).
- Par contre si $d_{B-C}=2$ UR on retient l'ordre ABC.
- Cette méthode n'est valable que si les gènes sont relativement proches.
- Lorsque les gènes sont très proches cette méthode ne permettra pas de les ordonner du fait des fluctuations statistiques des distances calculées.
- Lorsque les gènes sont très éloignés, les distances calculées ne seront plus additives.
- Elles sont sous-estimées car les fréquences de recombinaison ne traduisent pas en totalité les remaniements chromatidiques du fait de l'existence de crossing-over multiples.
- Les croisements bi-factoriels sont donc insuffisants pour établir sans ambiguïté l'ordre des gènes le long du chromosome.

1.2. Croisement tri-factoriel ou test 3 points

Pour établir les ordres respectifs des gènes sur un chromosome on réalise des croisements impliquant à la fois 3 gènes = croisements tri-factoriels ou tests à 3 points.

Pour trois couples d'allèles liés a^+/a , b^+/b et c^+/c , un croisement tri-factoriel sera un croisement du type $abc \times a^+b^+c^+$ ou encore $ab^+c \times a^+bc^+$ ou toute autre combinaison génotypique.

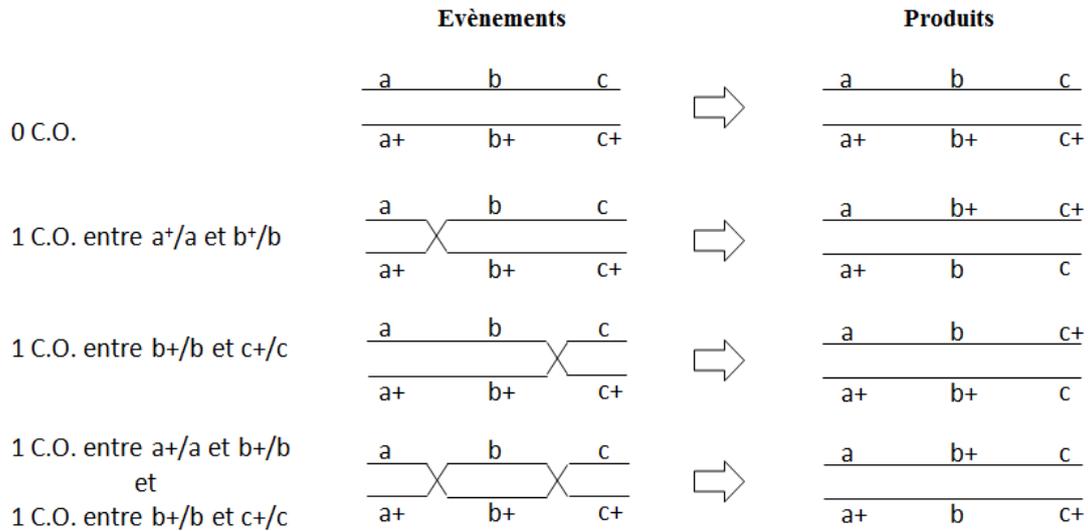
Il suffit que la cellule diploïde qui subit la méiose soit hétérozygote pour les 3 couples d'allèles.

Supposant que les 3 couples d'allèles sont liés selon l'ordre suivant : $a^+/a - b^+/b - c^+/c$, le couple d'allèles b^+/b est en position médiane alors que les couples d'allèles a^+/a et c^+/c sont en positions extrêmes.

Le croisement est : $abc \times a^+b^+c^+$.

La cellule diploïde qui subit la méiose est hétérozygote et de génotype $abc//a^+b^+c^+$.

Un tel hétérozygote produira 8 produits après les événements suivants :



- Aucun CO entre a⁺/a – b⁺/b et entre b⁺/b – c⁺/c : on obtient 2 produits de type parental **abc** et **a⁺b⁺c⁺**.
- 1 CO entre a⁺/a – b⁺/b et aucun CO entre b⁺/b – c⁺/c : on obtient 2 produits de type recombiné **ab⁺c⁺** et **a⁺bc**.
- Aucun CO entre a⁺/a – b⁺/b et 1 CO entre b⁺/b – c⁺/c : on obtient 2 produits de type recombiné **abc⁺** et **a⁺b⁺c**.
- 1 CO entre a⁺/a – b⁺/b et 1 CO entre b⁺/b – c⁺/c : on obtient 2 produits de type recombiné **ab⁺c** et **a⁺bc⁺**.
- La descendance du croisement abc x a⁺b⁺c⁺ sera composée de :
 - Classe I : spores parentales abc et a⁺b⁺c⁺.
 - Classe II : spores simples recombinées ab⁺c⁺ et a⁺bc.
 - Classe III : spores simples recombinées abc⁺ et a⁺b⁺c.
 - Classe IV : spores doubles recombinées ab⁺c et a⁺bc⁺.
- Dans chaque classe il y a 2 types de spores complémentaires qui ont des fréquences ou des effectifs voisins.
- Les 4 classes ont des fréquences ou des effectifs différents.
- Compte tenu des événements à l'origine de la formation des différentes spores il apparaît que :
 - la classe I des parentaux : abc, a⁺b⁺c⁺ est la plus fréquente ;
 - la classe IV des doubles recombinées : ab⁺c, a⁺bc⁺ est la moins fréquente.
- Les gènes en positions extrêmes présentent les mêmes associations d'allèles dans les classes des parentaux et des doubles recombinés.

- Dans l'exemple, les 2 couples d'allèles a^+/a et c^+/c présentent les mêmes associations ac et a^+c^+ dans les classes I et IV. On en déduit qu'ils sont en positions extrêmes.
- Distance entre a/a et $b/b = [(fr\ ab^+c^+) + (fr\ a^+bc) + (fr\ ab^+c) + (fr\ a^+bc^+)] \times 100$.
- Distance entre b/b et $c/c = [(fr\ abc^+) + (fr\ a^+b^+c) + (fr\ ab^+c) + (fr\ a^+bc^+)] \times 100$.
- Distance entre a/a et $c/c =$
 $[(fr\ ab^+c^+) + (fr\ a^+bc) + (fr\ abc^+) + (fr\ a^+b^+c) + (2\ fr\ ab^+c) + (2\ fr\ a^+bc^+)] \times 100$.
- D entre a^+/a et $c^+/c = D$ entre a^+/a et $b^+/b + D$ entre b^+/b et c^+/c .
- Les distances deviennent additives du fait de la correction apportée dans le calcul de la distance entre les 2 couples d'allèles extrêmes.

2) Notion d'interférence

Lorsqu'un crossing-over se produit en un point, très souvent, il diminue les chances d'apparition d'un second dans son voisinage. Ce phénomène est appelé **l'interférence chromosomique**.

A cause de l'interférence le nombre de double crossing-over observés dans un test à 3 points est inférieur à celui attendu.

On évalue l'interférence grâce aux relations suivantes :

- Interférence + coïncidence = 1
- Coïncidence = $\frac{\% \text{ doubles crossing-over observés}}{\% \text{ doubles crossing-over calculés}}$