

# 4 CHAPITRE IV : GENES LIES

## I. LA LIAISON TOTALE

### 1. Expérience

On dispose de deux souches pures de drosophiles différant par deux caractères : la longueur des ailes et la coloration du corps.

- Le croisement entre un mâle **mutant** aux ailes vestigiales (vg) et au corps ebony (e) avec une femelle **sauvage** : ailes longues (vg+) corps gris (e+), donne une F1 homogène constituée de 100% d'individus sauvages (vg+ e+) = Résultat conforme à la loi de Mendel de conformité des individus de F1. Les caractères sauvages étant dominants sur les caractères mutés.

- Le **croisement test** effectué entre un mâle F1 hybride et une femelle double récessive donne une descendance composée de:

- 50% de mouches aux ailes vestigiales et à corps ebony (vg e)
- 50% de mouches sauvages (vg+ e+).

Phénotypes parentaux

### 2. Analyse et interprétation

Le résultat du test cross est surprenant, puisque selon la loi de disjonction indépendante, le mâle double hétérozygote devrait former 4 catégories de gamètes; la femelle double homozygote ne donnant obligatoirement qu'une seule catégorie de gamètes, nous devrions observer 4 types de phénotypes apparaissant avec des fréquences égales, soit:

25% (vg+ e+) Ailes longues corps gris	25% (vg+ e) Ailes longues corps ebony
25% (vg e+) Ailes vestigiales corps gris	25% (vg e) Ailes vestigiales corps ebony

Or les deux phénotypes nouveaux attendus (vg+ e) ailes longues, corps ebony) et (vg e+) (ailes vestigiales, corps gris) n'apparaissent pas. Ce résultat montre que le mâle hybride

n'a formé que deux types de gamètes, donc il n'y a pas eu disjonction indépendante entre les couples d'allèles gris-ebony et long-vestigiale.

L'allèle gris est lié de manière constante à l'allèle long, l'allèle ebony à l'allèle vestigial.

On dit que les gènes couleur du corps et longueur de l'aile sont liés, c'est le

### phénomène de linkage.

Cette liaison entre les gènes s'explique facilement, si l'on admet que les gènes sont situés sur le même chromosome. Au cours de la méiose, lors de la séparation des chromosomes homologues, les gènes portés par un même chromosome se déplacent en bloc vers un même pôle cellulaire au lieu de se transmettre de manière indépendante).

### • Représentation du croisement

#### Test crosse

♂ F1 hybride x ♀ récessive  
double hétérozygote double homozygote

phénotype	(vg+ e+)	x	(vg e)
génotype	<u>vg+ e+</u>		<u>vg e</u>
	vg e		vg e
gamètes	50% vg+ e+		100% vg e
	50% vg e		

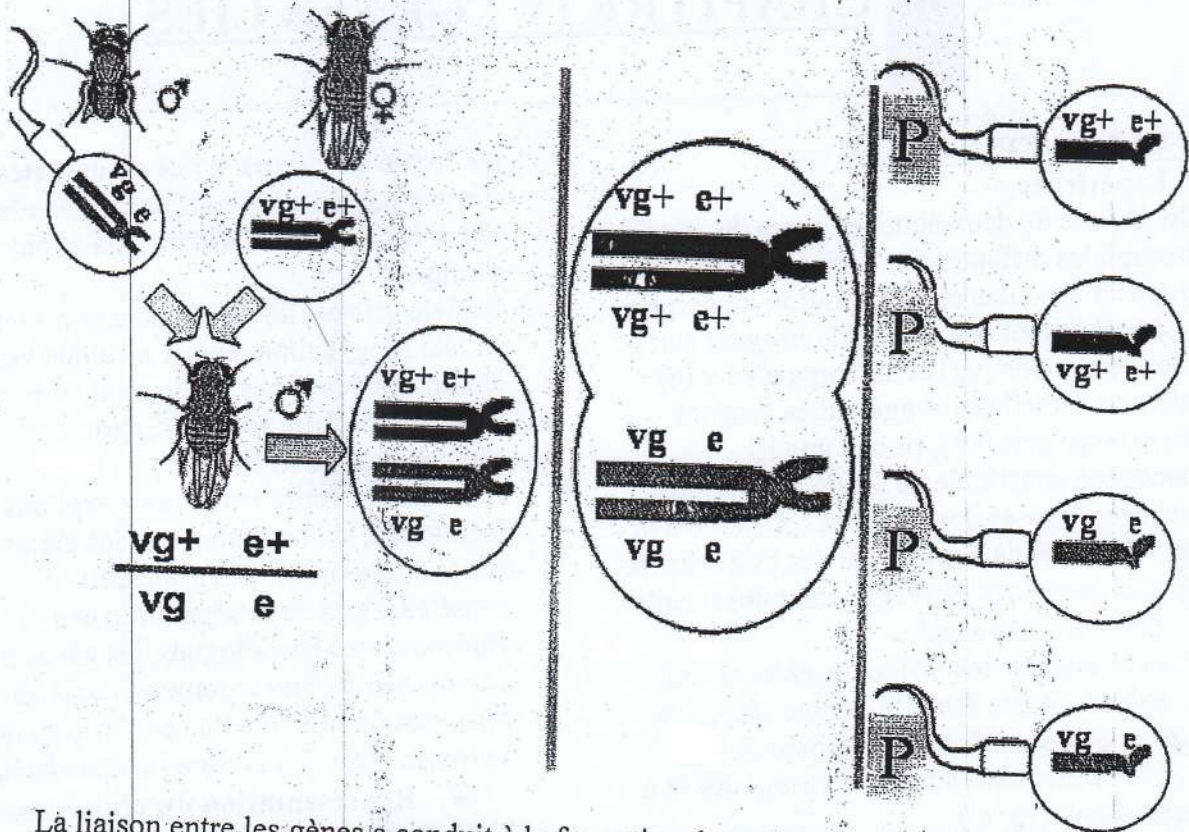
	♂	vg+ e+	vg e
♀	vg e	<u>vg+ e+</u> vg e	<u>vg e</u> vg e

50% (vg+ e+) 50% (vg e)

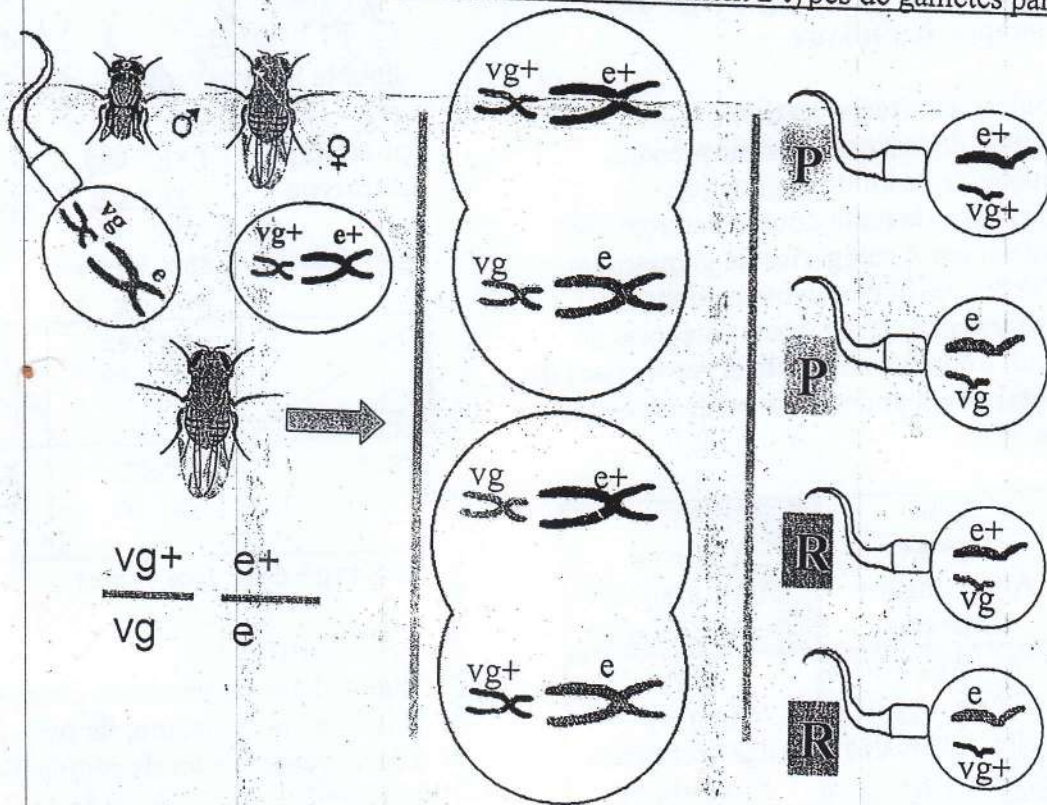
### 3. Conclusion

Quand deux ou plusieurs gènes sont situés sur le même chromosome, ils sont dit liés.

Contrairement à loi de ségrégation indépendante; ces gènes ne se dissocient pas au cours de la formation des gamètes. Le résultat du test cross d'un double hétérozygote est différent des proportions de 1/4 : 1/4 : 1/4 : 1/4.



La liaison entre les gènes a conduit à la formation de seulement 2 types de gamètes parentaux

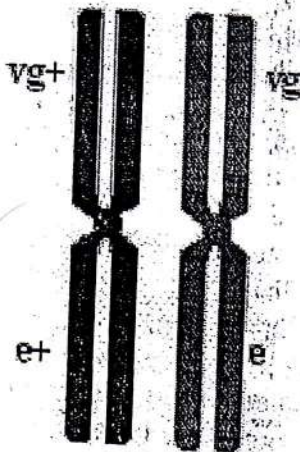


Si les deux gènes n'étaient pas liés on aurait vu la formation de 4 types de gamètes 2 parentaux et 2 recombinés

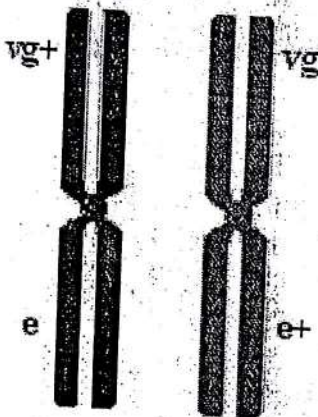
**Remarque**

Un double hétérozygote pour deux gènes liés peut avoir deux constitutions possibles selon la position relative des différents allèles:

- Quand les deux allèles dominants sont sur le même chromosome et les deux allèles récessifs sont sur le chromosome homologue la liaison est dite en **cis** (= couplage)

Liaison en cis

- Si par contre chaque chromosome porte un allèle dominant à l'un des deux loci et un allèle récessif à l'autre, la liaison est dite en **trans** (= répulsion).

Liaison en trans**II. LIAISON PARTIELLE****1. Expérience**

En utilisant toujours les mouches hybrides F1 de l'expérience précédente, on effectue un **croisement test** entre une femelle F1 hybride double hétérozygote ( $vg^+ e^+$ ) avec un mâle homozygote double récessif ( $vg e$ ).

La descendance obtenue est constituée de 4 phénotypes différents avec les proportions statistiques suivantes

**Phénotypes parentaux :**

- 41.5% de mouches sauvages (ailes longues, corps gris) ( $vg^+ e^+$ ).
- 41.5% de mouches à ailes vestigiales et corps ebony ( $vg e$ ).

**Phénotypes nouveaux (recombinée) :**

- 8.5% de mouches à ailes longues et corps ebony ( $vg^+ e$ ).
- 8.5% de mouches à ailes vestigiales et corps gris ( $vg e^+$ ).

**2. Analyse et Interprétation**

Ces résultats ne s'accordent avec aucun de ceux que l'on pouvait prévoir, ils ne correspondent:

- Ni à une disjonction indépendante qui aurait conduit à 25% de chaque phénotype.
- Ni à une liaison absolue comme dans le cas de la 1<sup>er</sup> expérience ( $\Xi$  hybride x X récessive). Il faut songer à une **liaison partielle** entre les gènes de la femelle hybride.

La liaison entre les allèles long-gris (ou vestigiale-ebony) n'a été totale que dans 83% (41,5 + 41,5) des cas. Résultats correspondant aux **combinaisons parentales P**

Dans les 17% (8.5 + 8.5) des cas qui restent, on note pas de liaison, en effet, il y a eu une recombinaison des allèles, assurant la naissance de 17% de **phénotypes recombinés R**.

On dit qu'il y a eu 17% de recombinaison ou que le **taux de recombinaison** est de 17%.

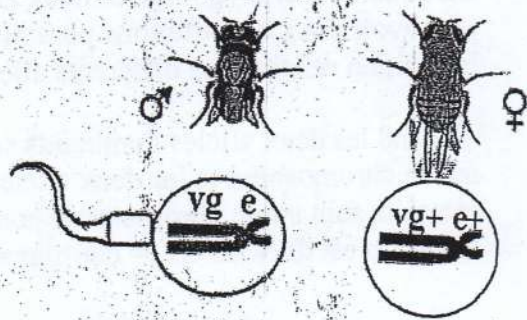
**3. Interprétation cytologique**

- Au cours de la prophase de première division de méiose, les chromosomes homologues s'apparient et échangent des segments grâce au **crossing over** ayant lieu entre deux chromatides homologues.

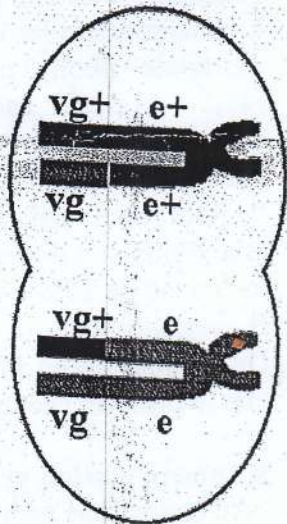
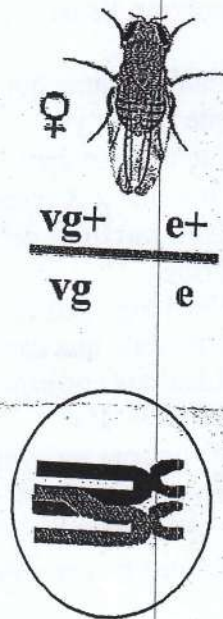
- A la fin de l'**anaphase I**, les chromosomes homologues qui présentent désormais des chromatides recombinées se séparent.

- A la fin de l'**anaphase II** le clivage de chaque chromosome sépare quatre chromatides différentes.

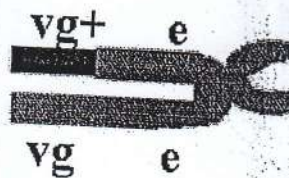
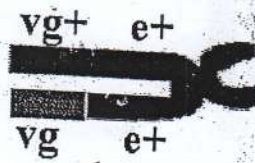
On note que deux des quatre produits de la méiose ont leurs gènes associés de la même façon que les chromosomes parentaux P, ces produits proviennent des chromatides n'ayant pas subi le crossing over. Les deux autres produits issus des chromatides ayant subi le crossing over présentent une association de gènes recombinés



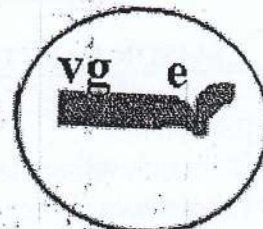
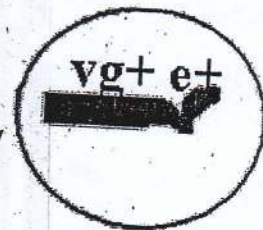
Prophase I appariement et crossing over



Fin de l'anaphase I



Fin de l'anaphase II



Représentation du croisement

Test croisé

X F1 hybride  $\times$   $\Xi$  récessif  
 double hétérozygote  $\times$  double homozygote  
 phénotype (vg+ e+)  $\times$  (vg e)  
 génotype  $\frac{vg^+ e^+}{vg e}$   $\times$   $\frac{vg e}{vg e}$   
 gamètes 41.5% vg+ e 100% vg e  
 41.5% vg e  
 8.5% vg+ e  
 8.5% vg e+

	100% vg e	
41.5% vg+e+	$\frac{vg^+ e^+}{vg e}$	41.5% (vg+ e+)
41.5% vg e	$\frac{vg e}{vg e}$	41.5% (vg e)
8.5% vg+ e+	$\frac{vg^+ e}{vg e}$	8.5% (vg+ e)
8.5% vg e+	$\frac{vg e^+}{vg e}$	8.5% (vg e+)

4. Conclusion

Dans le cas de liaison partielle, de nouvelles associations recombinées (bien que moins fréquentes que les parentales  $\rightarrow P > R$ ) sont observées. L'existence des crossing over explique ces réassociation.

La fréquence des recombinaisons dépend de la localisation relative des deux gènes sur le chromosome; plus l'intervalle qui sépare les deux gènes est grand, plus grande est la probabilité pour qu'un crossing over s'effectue dans cet intervalle. La fréquence de recombinaisons est donc une mesure de la distance entre ces deux gènes.

L'unité génétique qui permet de mesurer cette distance et le centimorgan, ou unité Morgan elle correspond à l'intervalle sur lequel la probabilité pour qu'il s'effectue un remaniement est de 1%

Taux de recombinaison = Distance =  $\frac{\text{Nombre de recombinés}}{\text{Nombre total}} \times 100 = \dots\dots\dots$  UM

Les taux de recombinaisons varient de 0 à 50% suivants les couples d'allèles considérés:

- 0 correspond à une liaison absolue.
- le taux de 50% ne peut, en principe, être atteint puisqu'il correspond à l'apparition de 25% de chacun des phénotypes ; ce cas correspond à une disjonction indépendante, donc à des gènes portés par des chromosomes différents.

5. Suppression des crossing over

La comparaison entre le test cross (expérience 1) effectué entre un mâle hybride et une femelle récessive et son test cross réciproque (expérience 2) effectué entre une femelle hybride et un mâle récessif, montre une liaison totale chez le mâle qui se traduit par l'absence de crossing over, alors que la femelle présente une liaison partielle qui se traduit par la présence de crossing over.

La suppression des crossing over chez le mâle de la drosophile est une caractéristique particulière de cette espèce. Cependant, la drosophile n'est pas la seule espèce présentant ce phénomène, par exemple: on note l'absence des crossing over chez la femelle du ver à soie. D'autres exemples de la suppression partielle ou totale des crossing over sont connus chez d'autres espèces. Si le sexe présente un facteur important déterminant la présence ou l'absence des crossing over chez l'un ou l'autre sexe, il existe plusieurs autres facteurs extrinsèques ou intrinsèques qui ont un effet sur le taux de crossing over tels que, l'âge, la température, la proximité du centromère, les anomalies chromosomiques (inversions...)..... etc.

**III. TEST TROIS POINTS ET CARTE FACTORIELLE**

**1. Expérience**

On étudie chez le rosier la transmission de 3 caractères différents contrôlés par trois gènes différents.

1<sup>er</sup> caractère → couleur des fleurs contrôlé par un gène (a), dont l'allèle dominant a+ détermine une couleur rouge, son allèle récessif a détermine une couleur blanche → a+ > a

2<sup>ème</sup> caractère → forme des tiges: contrôlé par un gène (b) dont l'allèle dominant b+ détermine une forme épineuse, son allèle récessif b détermine une forme lisse des tiges → b+ > b.

3<sup>ème</sup> caractère → forme des feuilles : contrôlé par un gène (c) dont l'allèle dominant c+ détermine une forme simple, son allèle récessif c détermine une forme découpées des feuilles → c+ > c.

- Le croisement entre deux rosiers de souche pure, l'un à fleurs blanches, tiges lisses et feuilles découpées (a b c), l'autre à fleurs rouges, tiges épineuses et feuilles simple (a+ b+ c+) donne une F1 composés de 100% de rosiers à fleurs rouges, tiges épineuses et feuilles simples (a+ b+ c+).

Le croisement effectué entre des rosiers F1 (triples hétérozygotes) avec des plantes homozygotes récessives pour les trois caractères donne les résultats suivants:

500	Plante à fleurs rouges	tiges épineuses	feuilles simples	a+	b+	c+	P
500	Plante à fleurs blanches	tiges lisses	feuilles découpées	a	b	c	P
100	Plante à fleurs rouges	tiges lisses	feuilles découpées	a+	b	c	SR
100	Plante à fleurs blanches	tiges épineuses	feuilles simples	a	b+	c+	SR
350	Plante à fleurs rouges	tiges épineuses	feuilles découpées	a+	b+	c	SR
350	Plante à fleurs blanches	tiges lisses	feuilles simples	a	b	c+	SR
50	Plante à fleurs rouges	tiges lisses	feuilles simples	a+	b	c+	DR
50	Plante à fleurs blanches	tiges épineuses	feuilles découpées	a	b+	c	DR

**2. Analyse et Interprétation**

Si les 3 gènes étaient indépendants, on aurait obtenu une descendance équiprobable (1/8, 1/8 .....) (test-cross en cas de trihybridisme). Or ce n'est pas le cas, il faut donc penser à un cas de liaison partielle, pour la mettre en évidence, il faut étudier la liaison de chaque gène par rapport aux deux autres gènes

- La liaison entre les gènes (a) et (b) (couleur des fleurs / forme des tiges)

P	Blanches, lisses (a b) : 500+350	R <sub>a-b</sub>	Blanches épineuses (a b+) : 100 + 50
1700	Rouges épineuses (a+ b+) : 500+ 350	300	Rouges lisses (a+ b) : 100 + 50

P>R → les gènes (a) et (b) sont liés

- La liaison entre les gènes (a) et (c) (couleur des fleurs / forme des feuilles)

P	Blanches découpées (a c) : 500+50	R <sub>a-c</sub>	Blanches simples (a c+) : 100 + 350
1100	Rouges simples (a+ c+) : 500+50	900	Rouges découpées (a+ c) : 100 + 350

P>R → les gènes (a) et (c) sont liés

- La liaison entre les gènes (b) et (c) (forme des tiges /forme des feuilles)

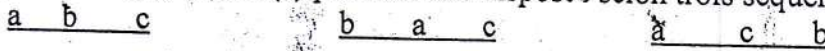
P	Epineuses simples (b+ c+) : 500+100	R <sub>b-c</sub>	Epineuses découpées, (b+ c) : 50+ 350
1200	Lisses découpées (b c) : 500+ 100	800	Lisses simples (b c+) : 50+ 350

P>R → les gènes (b) et (c) sont liés

Les 3 gènes transmis dans ce croisement étant liés. Il reste à connaître la **séquence** (ordre) des gènes et les distances qui les séparent.

❖ **Localisation des trois gènes sur le chromosome: ordre des gènes:**

Les trois gènes liés (a), (b), et (c) peuvent être disposés selon trois séquences possibles :



La localisation des gènes, les uns par rapport aux autres, s'effectue en comparant d'une part, les classes **majoritaires** c'est-à-dire **parentales P** = celles qui n'ont pas subi de crossing over et d'autre part, les classes **minoritaires** c'est-à-dire les **doubles recombinés DR** = celles qui ont subi deux crossing over. Le gène qui permute (change de place) est le gène central

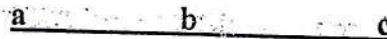
- Les classes de 500 et 500 correspondent aux associations parentales pour les trois gènes.

- Les classe de 50 et 50 sont les plus rares elles doivent résulter d'un double crossing over.

Puisque dans ces classes (DR) les gènes (a) et (c) restent en association parentale, mais sont tous deux recombinés avec (b) ce dernier, doit donc occuper la position médiane (centrale).

Parent 1 a+ b+ c+	double recombiné a+ b c+		a n' pas changé
		Parent 1	b a changé
			c n'a pas changé
Parent 2 a b c	double recombiné a b+ c		a n' pas changé
		Parent 2	b a changé
			c n'a pas changé

L'ordre des gènes est donc :



❖ **Calcul des distances**

- Calcul de la distance séparant le premier gène extrême (a) et le gène central (b)

$$D = \frac{\text{nombre de recombinés}}{\text{Nombre total}} \times 100$$

$$D_{a-b} = \frac{R_{a-b}}{T} \times 100 \quad R_{a-b} = \text{recombinés entre (a) et (b)}$$

$$D_{a-b} = \frac{R_{a-b}}{T} \times 100 = \frac{100+100+50+50}{2000} \times 100 = 15 \text{ UM}$$

- Calcul de la distance séparant le deuxième gène extrême (c) et le gène central (b)

$$R_{c-b} = \text{recombinés entre (c) et (b)}$$

$$D_{c-b} = \frac{R_{c-b}}{T} \times 100 = \frac{350+350+50+50}{2000} \times 100 = 40 \text{ UM}$$

- Calcul de la distance entre les deux gènes extrêmes (a) et (c)

$$D_{a-c} = D_{a-b} + D_{b-c} = 15 + 40 = 55 \text{ UM}$$

**Remarque:**

Pour le calcul direct de la distance séparant les deux gènes latéraux (extrêmes), il faut faire attention aux doubles recombinés et les compter deux fois parce qu'ils ont subi deux crossing over au lieu d'un seul. La formule suivante est à appliquer

$$D_{a-c} = \frac{SR_{a-b} + SR_{b-c} + 2DR}{Total} \times 100$$

$$D_{a-c} = \frac{\text{simples recombinés entre (a) et (b)} + \text{simples recombinés entre (b) et (c)} + 2 DR}{Total} \times 100$$

$$D_{a-c} = \frac{(100 + 100) + (350 + 350) + 2(50+50)}{2000} \times 100 = 55UM$$



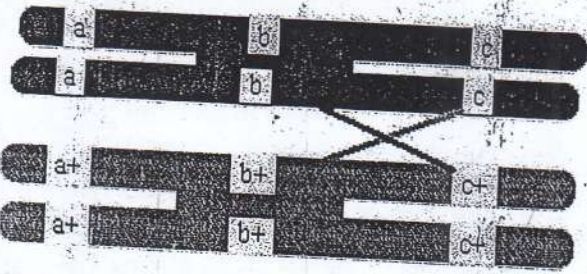
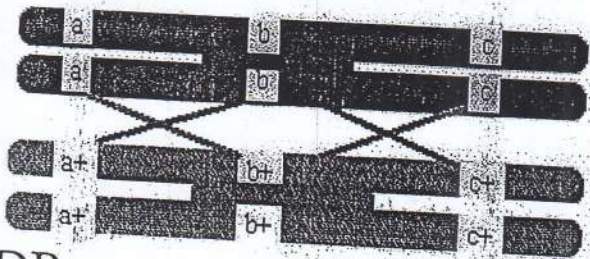
**4. Conclusion**

**Test trois points :** c'est un test basé sur l'utilisation dans un même croisement de 3 gènes liés. Ce type de croisement permet de mettre en évidence les doubles crossing over et permet aussi de déterminer facilement la séquence des trois gènes considérés.

**Carte génétique :** sur la base des relations d'indépendance ou de liaison entre les gènes; les cartes génétiques de nombreuses espèces ont pu être établies. Cela revient à définir les groupes de liaison puis à établir la séquence des gènes sur chacun de ceux-ci pour aboutir finalement à des cartes linéaires.

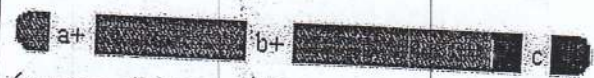
	<p>1<sup>er</sup> parent (blanches, lisses, découpées)</p>
	<p>2<sup>ème</sup> parent (rouges, épineuses, simples)</p>
<p><b>Les simples recombinés SR (100+100)</b></p>	<p>(rouges, lisses, découpées)</p> <p>(blanches, épineuses, simples)</p>
<p>SR a-b</p>	



**Les simples recombines SR (350+350)**SR **b-c****Les doubles recombines DR (50+50)**

DR

(blanches, lisses, simples)



(rouges, épineuse, découpées)

(blanches, épineuses, découpées)



(rouges, lisses, simples)

**Exercices****Exercice: 1**

Chez le lapin la longueur du poil est contrôlée par le gène  $C^+$  (court) et son allèle  $C$  (angora). Tandis que la couleur du poil est contrôlée par le gène  $U^+$  (panaché) et son allèle  $U$  (uniforme).

Deux races pures de lapins sont croisées.

L'une à poil court ( $C^+$ ) et de couleur uniforme ( $U$ ). L'autre à pelage angora ( $C$ ) et dont la robe est panachée de blanc ( $U^+$ ).

Toute la génération  $F_1$  est composée d'animaux à poils courts et à robe panachée.

La  $F_2$  obtenue par croisement des  $F_1$  par une souche à pelage uniforme et angora est constituée de :

- 7 court, panaché.
- 190 angora, panaché.
- 9 angora, uniformes.
- 194 court, uniforme.

1) Quels sont les allèles dominants et les allèles récessifs pour chacun des deux gènes étudiés ?

- 2) Ces gènes sont-ils liés ou indépendants ?
- 3) Calculez la distance qui les sépare et représentez le croisement

**Exercice: 2**

Chez la drosophile le gène récessif speck ( $s$ ) produit une tache foncée à la base des ailes et le gène récessif curved ( $c$ ) détermine une courbure des ailes. Des drosophiles sauvages femelles sont croisées avec des mâles mutants aux ailes courbées et tachetées. La descendance se compose de:

- 62 drosophiles tachetées.
- 58 drosophiles aux ailes courbes.
- 136 drosophiles sauvages.
- 144 drosophiles aux ailes courbes et tachetées.

- 1) Quel est le génotype des parents et pourquoi ?
- 2) Quels sont les gamètes produits par ces parents et leurs fréquences ?

- 3) Quels seraient les résultats du croisement d'un mâle double hétérozygote et d'une femelle aux ailes courbées et tachetées ?

**Exercice : 3**

Chez le maïs le gène récessif **sh** est responsable de la production de grains à albumen rétracté, l'allèle dominant **sh+** donne des grains pleins. Un autre gène contrôle la couleur de l'albumen: l'allèle dominant **c+** permet sa coloration, l'allèle récessif **c** provoque une absence de couleur. On croise 2 plantes homozygotes. La F1 est homogène à grains pleins et colorés. L'analyse de la F1 par test cross donne une descendance formée de:

- 149 grains rétractés et colorés
  - 4035 rétractés non colorés.
  - 152 pleins non colorés.
  - 4032 pleins colorés.
- a) Quels sont les génotypes et les phénotypes des parents ?  
 b) Quel est le type d'association des gènes dans la F1 ?  
 c) Estimez la distance séparant **sh** de **c**.

**Exercice : 4**

Chez la drosophile on connaît trois gènes sauvages **vg+**, **pr+**, **e+**, et leurs allèles récessifs respectifs **vg**, **pr**, **e**. Le croisement entre une femelle homozygote sauvage (**vg+ pr+ e+**) par un mâle (**vg pr e**) donne une F1 constituée d'individus de phénotype sauvage. Le croisement d'une femelle F1 par un mâle (**vg pr e**) donne une descendance composée de:

- 963 mouches (**vg pr e**)
- 989 mouches (**vg+ pr+ e+**)
- 161 mouches (**vg pr+ e+**)
- 156 mouches (**vg+ pr e**)
- 87 mouches (**vg pr e+**)
- 65 mouches (**vg+ pr+ e**)
- 11 mouches (**vg+ pr e+**)
- 8 mouches (**vg pr+ e**)

- 4) Ces gènes sont-ils liés ou indépendants?

- 5) S'ils sont liés, calculez les distances et établissez la carte factorielle.

**Exercice : 5**

Une espèce de mouche présentant trois gènes liés:

- Le gène (**p**) → ayant deux allèles (**p+ > p**).
- Le gène (**m**) → ayant deux allèles (**m+ > m**).
- Le gène (**u**) → ayant deux allèles (**u+ > u**).

Le croisement entre deux mouches pures (parents) donne une F1 homogène toute sauvage (**p+ m+ u+**). L'analyse par test cross des femelles F1 donne une descendance constituée de 5000 mouches :

- 2290 (**p m u+**)
- 2276 (**p+ m+ u**)
- 145 (**p m+ u**)
- 139 (**p+ m u+**)
- 70 (**p m+ u+**)
- 64 (**p+ m u**)
- 9 (**p m u**)
- 7 (**p+ m+ u+**)

- a) Quels sont les phénotypes des parents ?  
 b) Quel le génotype des mouches F1 (**p m u+**) ?  
 c) Quel est chez les parents le type d'association entre les allèles des gènes (**p**) et (**m**) ?  
 d) Quel est le gène situé au milieu ?  
 e) calculez les distances et établissez la carte factorielle  
 f) Quels seraient les résultats de l'analyse par test cross d'un mâle F1?

**Exercice : 6**

Les distances génétiques séparant 6 gènes du ver à soie *Bombyx mori* sont indiquées sur le tableau ci-dessous

- Construire la carte génétique.

	Gr	Rc	S	Y	P	oa
Gr	-	25	1	19	7	20
Rc	25	-	26	6	32	5
S	1	26	-	20	6	21
Y	19	6	20	-	26	1
P	7	32	6	26	-	27
oa	20	5	21	1	27	-