

MAPEAMENTO CROMOSSÔMICO

Décima primeira aula (T11)

Texto adaptado de:
MOORE, J. A. Science as a Way of Knowing -
Genetics. *Amer. Zool.* v. 26: p. 583-747, 1986.

Objetivos

1. Definir mapa cromossômico.
2. Explicar o raciocínio dedutivo que levou à construção dos mapas cromossômicos.
3. Discutir a metodologia de construção de mapas cromossômicos em função da dupla permutação.
4. Definir alelos múltiplos.
5. Explicar a origem dos alelos múltiplos.

A DISTRIBUIÇÃO LINEAR DOS GENES NOS CROMOSSOMOS

O primeiro trabalho completo de Morgan (1911a), que tratava dos primeiros genes mutantes encontrados no cromossomo X de *Drosophila melanogaster*, já apresentava previsões sobre uma parte considerável da genética daquele organismo. Uma delas foi a possibilidade de se preparar um mapa cromossômico. Morgan comenta: “*the necessity of assuming some ... localization [of the genes] amongst some of the substances resident in the same chromosome.*”

Morgan percebeu que, para explicar o acoplamento e a repulsão gênica por meio da teoria da quiasmatisia de Janssens, seria necessário admitir que os fatores da hereditariedade estivessem localizados linearmente, e em uma série correspondente, ao longo de cada um dos pares de cromossomos homólogos. E, sendo assim, as associações entre esses fatores seriam mais frequentes, ou menos, de acordo com a proximidade entre eles. Além disso, vinha sendo observado que a porcentagem de recombinação entre dois genes quaisquer de um mesmo cromossomo era constante.

Em um trabalho curto publicado no mesmo ano (1911), Morgan mostra-se mais decidido: “*nós encontramos acoplamento entre certas características, e pouca ou nenhuma evidência*

de acoplamento entre outras características; a diferença depende das distâncias lineares entre os materiais cromossômicos que representam os fatores.”

Morgan propôs a hipótese de que os fatores estariam localizados em lugares definidos nos cromossomos e dispostos em uma ordem linear. A partir desta hipótese, deduziu que, para um determinado segmento de um par de cromossomos homólogos qualquer, a probabilidade de haver uma permutação entre suas cromátides não-irmãs dependeria do comprimento desse segmento. Isto é, se a chance de ocorrer uma permutação em qualquer ponto ao longo do cromossomo for a mesma, quanto maior o segmento, maior a probabilidade de ocorrer uma permutação em um ponto qualquer daquele segmento.

Em novembro de 1912, Sturtevant, na época um estagiário na “Sala das Moscas”, com base na hipótese de Morgan de que “*o grau de repulsão depende da distância entre os fatores*”, fez a seguinte dedução: “*Se a hipótese de Morgan estiver correta, a proporção de recombinantes pode ser usada como um indicador da distância entre dois fatores quaisquer. Ao se determinar a distância entre A e B e entre B e C, pode-se prever a distância entre A e C. Se a proporção de recombinantes realmente representar a distância entre os fatores, a distância AC deve ser, aproximadamente, a soma entre as distâncias AB e BC ou sua diferença.*”

PRINCÍPIO DE CONSTRUÇÃO DOS MAPAS CROMOSSÔMICOS

O primeiro mapa cromossômico

Sturtevant conta em seu livro “*A History of Genetics*” (1965) que teve essa idéia ao voltar para casa após uma discussão de fim de tarde no laboratório. Entusiasmado com a idéia, ele voltou ao laboratório naquela mesma noite e, com os dados disponíveis sobre os cruzamentos já realizados pelo grupo, construiu o primeiro mapa cromossômico (ou mapa de ligação gênica). Ele utilizou 5 mutantes, localizados no cromossomo X, e seus alelos selvagens: um para corpo de cor (*yellow = y*), dois para cor dos olhos (*white = w* e *vermilion = v*) e dois para tamanho alterado das asas (*miniature = m* e *rudimentary = r*). Um mapa mais elaborado foi preparado por ele (Sturtevant, 1913) como tema de sua tese de doutoramento.

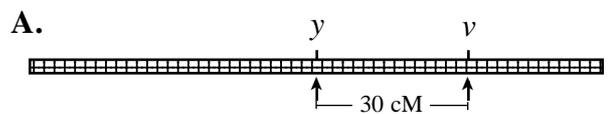
Sturtevant cruzou moscas mutantes com moscas selvagens homocigóticas. As fêmeas da geração F_1 foram então cruzadas com machos portadores dos alelos recessivos (cruzamento-teste) - os machos F_1 não foram utilizados porque Morgan já havia descoberto que neles não ocorria permutação. Os descendentes foram então classificados de acordo com a ocorrência ou não de recombinação entre os alelos pesquisados. Tais recombinações indicariam a ocorrência de permutação entre os locos analisados.

Os dados de recombinação entre os genes *y* e *v* são mostrados na figura 33A. A frequência foi de aproximadamente 30% e os 2 genes foram representados na figura separados por um espaço equivalente a 15 mm. No segundo experimento foi observada uma porcentagem de recombinação entre *y* e *m* de aproximadamente 33%. Considerando-se que 2 pontos (*y* e *v*) já foram inseridos na linha que representa o cromossomo, há duas possibilidades para a posição do gene *m*: ele pode estar do mesmo lado que o gene *v* ou do outro lado do gene *y* (Fig. 33B).

Admitindo-se que a hipótese de trabalho esteja correta, em um dos casos os genes *v* e *m* estariam muito próximos, isto é, do mesmo lado do cromossomo em relação ao gene *y* e, portanto, separados por apenas 3 centiMorgans¹ (cM) (33 - 30). No outro caso, eles estariam localizados em lados opostos em relação ao gene *y* e, portanto, separados por 63 cM (33 + 30). A formulação

precisa dessa hipótese é que permitiu que uma dedução crítica fosse feita e que ela pudesse ser testada – medindo-se a taxa de recombinantes entre *v* e *m*.

Sturtevant fez o experimento e verificou que a porcentagem de recombinação entre *v* e *m* era igual a 3% ou seja, em 97% dos descendentes a mutação *v* estava associada à mutação *m* e em apenas 3% deles elas apareciam separadamente. Esse resultado indicava que os genes *v* e *m* estavam muito próximos e, portanto, do mesmo lado do cromossomo em relação ao gene *y*. A grande concordância entre os resultados obtidos e os esperados constituiu-se em um forte argumento a favor da veracidade da hipótese.



Agora *m* pode estar tanto à direita como à esquerda de *y*.

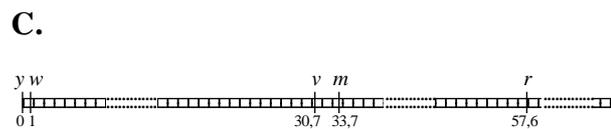
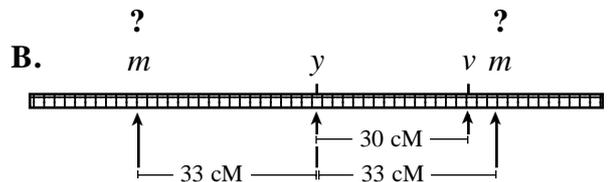


Figura 33. Método de Sturtevant para determinar a ordem linear dos locos gênicos nos cromossomos. **A.** Mostra *y* e *v* separados por uma distância proporcional à porcentagem de recombinantes entre eles. **B.** Mostra a impossibilidade de se saber se *m* está do mesmo lado que *v* ou do lado oposto. **C.** Mostra a posição relativa de cinco locos no cromossomo X de *D. melanogaster*.

¹ CentiMorgan, representado pela sigla cM, é a unidade de distância entre dois genes ligados, equivalendo a 1% de recombinantes. Essa unidade é utilizada em mapeamento cromossômico feito pela análise da porcentagem de recombinantes entre dois locos gênicos quaisquer localizados em um mesmo cromossomo. Por exemplo, se na descendência de um cruzamento em que são analisados dois locos, 15% dos indivíduos são recombinantes, a distância entre estes locos é de 15cM.

Morgan não teve dúvidas em adotá-la, pois estava influenciado pela forma dos cromossomos, especialmente durante a prófase, isto é, fios longos.

Sturtevant fez experimentos semelhantes com os alelos mutantes *white* (*w*), que altera a cor dos olhos, e *rudimentary* (*r*), que altera o tamanho das asas, e construiu o mapa cromossômico para esses locos (Fig. 33C). O loco *y* foi considerado como ponto de partida e os demais locos gênicos foram colocados a distâncias equivalentes às porcentagens de recombinantes entre locos adjacentes.

A hipótese da permutação dupla

Uma situação intrigante foi logo encontrada. Experimentos repetidos mostravam que a distância entre os locos dependia da maneira como o mapa cromossômico era construído. O mapa da figura 33C, por exemplo, mostra uma distância de 57,6 cM entre os genes *y* e *r*. Este valor equivale à soma dos valores individuais de recombinantes entre os genes *y* e *w*, entre os genes *w* e *v*, e assim por diante. Quando a porcentagem de recombinantes era determinada por experimentos que utilizavam apenas os genes *y* e *r*, os valores encontrados eram menores que os previstos.

Sturtevant levantou a hipótese de que essas diferenças poderiam ser devidas à ocorrência de permutações duplas. Tal fenômeno poderia colocar os alelos de volta no cromossomo original. O resultado final seria uma aparente ausência de permutação entre os dois locos, quando, na realidade, ocorreram duas.

Mas de que modo a hipótese da ocorrência de permutação dupla poderia ser testada?

Sturtevant testou essa hipótese usando três genes (marcadores) simultaneamente. Em um experimento, ele cruzou fêmeas que tinham os alelos *y*, *w* e *m* em um dos cromossomos X e os alelos *Y*, *W* e *M* no outro cromossomo X com machos que possuíam os 3 alelos recessivos. Ele obteve 10495 descendentes, que foram analisados com relação aos seus fenótipos, e deste modo pôde ter evidências da ocorrência ou não de permutações duplas. (Fig.34)

Quando não ocorresse permutação entre os locos *y* e *m*, metade dos descendentes seria do tipo selvagem e a outra metade teria corpo de cor

amarela (*yellow*), olhos brancos (*white*) e asas reduzidas (*miniature*). Sturtevant verificou que 6972 moscas apresentavam um ou outro desses dois fenótipos.

Quando ocorresse permutação entre os locos *w* e *m*, as moscas teriam corpo de cor amarela, olhos brancos e asas longas ou olhos e cor do corpo do tipo selvagem, com asas mutantes (reduzidas). Sturtevant encontrou 3454 moscas que apresentam um ou outro desses dois fenótipos.

Permutação entre os locos *y* e *w* resultaria em moscas com corpo de cor amarela e asas e olhos do tipo selvagem ou moscas com cor do corpo do tipo selvagem, mas com olhos brancos e asas reduzidas. Apenas 60 moscas com um ou outro desses dois fenótipos foram encontradas, o que indicava que os locos *y* e *w* estavam situados muito próximos no cromossomo.

E, finalmente, foram obtidos apenas nove indivíduos, dentre os 10495, que apresentavam corpo de cor amarela, olhos vermelhos e asas reduzidas ou olhos brancos e cor do corpo e asas do tipo selvagem. A origem destas duas classes fenotípicas poderia ser explicada com base na ocorrência de permutação dupla, como mostrado na figura 34.

Deve ficar claro, portanto, que é necessário a análise de no mínimo 3 genes para que seja possível detectar a ocorrência de permutação dupla. Se apenas os locos *y* e *m* tivessem sido utilizados, qualquer permutação dupla entre eles não seria detectada, uma vez que os alelos *y* e *m* teriam reassumido suas posições originais. (Fig. 34, último esquema à direita). Para evitar erros devido a ocorrência de permutações duplas, os pesquisadores da “Sala das Moscas” faziam seus mapas cromossômicos por meio da soma dos dados de cruzamentos que envolviam lócus próximos.

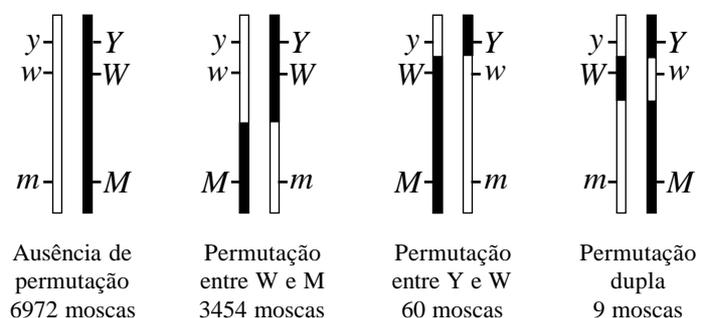


Figura 34. Representação esquemática do experimento de Sturtevant para testar a ocorrência de permutação dupla em drosófila.

INTERFERÊNCIA E COINCIDÊNCIA

Em 1916, quando Muller publicou sua tese de doutoramento, o mecanismo da permuta adquiriu maior complexidade. Assumindo que as permutas ocorreriam ao acaso ao longo do cromossomo, Muller calculou a probabilidade de ocorrer dupla permuta envolvendo dois segmentos adjacentes. Por exemplo, a porcentagem de duplos recombinantes entre y e m , caso as permutas ocorressem ao acaso e fossem eventos independentes, deveria ser igual ao produto entre a frequência de recombinantes para os genes y e w e a frequência de recombinantes para os genes w e m . Em seus experimentos, ele verificou que: para pequenas distâncias não foram encontrados duplo recombinantes; para distâncias intermediárias (10 a 30 cM), embora um número razoável de duplo recombinantes estivesse presente, a porcentagem era menor do que a esperada; somente para grandes distâncias o teste mostrou uma correspondência entre o número de duplos recombinantes previsto (calculado teoricamente) e o realmente observado. Isso indicava que a ocorrência de uma permuta em um determinado ponto do cromossomo poderia interferir na ocorrência de uma outra permuta em regiões adjacentes. Muller passou a chamar esse fenômeno de **interferência**. Ele propôs que a razão entre as frequências observadas e esperadas de duplo-recombinantes poderia ser usada como uma medida matemática da interferência, a essa razão ele denominou de **coeficiente de coincidência (c.c.)**. Portanto,

$$\text{c.c.} = \frac{\text{frequência observada de duplo-recombinantes}}{\text{frequência esperada de duplo-recombinantes}}$$

Havendo interferência completa (=1), ou seja, quando a ocorrência de uma permuta impede a ocorrência de permutas nas regiões adjacentes do cromossomo, não se formam duplo recombinantes e, portanto, o coeficiente de coincidência é zero. Por outro lado, a ausência de interferência resulta em um coeficiente de coincidência igual a um pois a frequência esperada de duplo-recombinantes é igual à frequência obtida. A **interferência** é dada por $1 - \text{c.c.}$. Portanto, tanto o coeficiente de coincidência como a interferência são valores que variam de 0 (zero) a 1 (um).

Uma pergunta que se pode fazer nesse ponto

é: o mapa cromossômico, assim construído, reflete acuradamente as posições dos genes nos cromossomos?

Sturtevant tinha a seguinte opinião: “*É claro que não se sabe se as distâncias, como são obtidas, representam a real posição espacial dos fatores. A distância $w-v$ pode, em realidade, ser menor do que a distância $sc-w$. O que sabemos, é que as quebras são mais prováveis de ocorrer entre w e v do que entre sc e w . Assim, há duas possibilidades: ou o segmento $w-v$ seria mais longo do que o segmento $sc-w$, ou seria mais sensível a quebras. O ponto que pretendo chamar a atenção é que não temos como saber se os cromossomos têm uma uniformidade em sua extensão ou se existem pontos mais ou menos suscetíveis a quebras. Sendo assim, nosso diagrama pode não representar as distâncias relativas reais entre os fatores - mas, eu penso que isto não o desvaloriza como um diagrama.*”

Em sua tese de doutoramento, Sturtevant chegou à seguinte conclusão: “*Estes resultados são explicados com base na aplicação da hipótese de quiasmátipia na associação entre fatores. Eles são um novo argumento em favor da teoria cromossômica da herança uma vez que são fortes evidências de que os fatores investigados estão arranjados em uma série linear, pelo menos matematicamente.*”

Deve ser lembrado que ao dirigir-se à *American Breeders Association*, Morgan acusou os mendelistas de sugerirem vários tipos de mecanismos não provados para explicar todas as exceções às leis originais de Mendel. O mesmo tipo de crítica foi, por sua vez, dirigido à equipe de Morgan: Como seria possível imaginar que nos cromossomos pudessem ocorrer coisas tão extraordinárias, como permutações simples e duplas, se não existia a menor evidência citológica a respeito de tais eventos? Esse era um tipo de crítica difícil de ser rebatida nos anos da década de 1910, porém os fatos básicos permaneceram - à medida que novos dados iam sendo acumulados, esses mostravam fazer sentido com base nas hipóteses que iam sendo propostas pela equipe que se dedicava ao estudo da *D. melanogaster*. A equipe vinha fornecendo um esquema conceitual que explicava cada vez melhor os mecanismos da Genética. Assim, por si só, tornava mais provável a veracidade do esquema conceitual.

UMA ALTERNATIVA PARA MELHOR COMPREENSÃO DESTE TÓPICO.

Admita que temos alguns dados relativos a uma viagem de São Paulo a Brasília pela interestadual BR-050 e que queremos utilizar estes dados para localizar algumas cidades situadas na rota e encontrar as distâncias entre elas. Admita também que os dados fornecidos sejam os únicos disponíveis. Nossos primeiros fatos serão as distâncias, em km, entre estas cidades (Tabela I).

Tabela I. Distâncias rodoviárias entre algumas cidades brasileiras.

CIDADES	Distância em km
Limeira - São Paulo	153
Limeira - Ribeirão Preto	166
Ribeirão Preto - Uberlândia	274
Ribeirão Preto - São Paulo	319
Uberlândia - Brasília	425
Uberlândia - Limeira	440
Uberlândia - São Paulo	593
Brasília - Ribeirão Preto	699
Brasília - Limeira	865

Que tipo de informações adicionais são necessárias para que as cidades mencionadas possam ser colocadas em suas posições relativas? Isto pode ser feito, obviamente sem o conhecimento se São Paulo está situada à Norte, Sul, Leste ou Oeste de Brasília. Qual é então a distância entre São Paulo e Brasília? Esquematize, em uma linha reta imaginária, que corresponderia à rodovia BR-050, as 5 cidades arroladas na tabela I, com base nas distâncias entre elas.

DUAS ESTRUTURAS PODEM OCUPAR O MESMO LUGAR NO ESPAÇO ?

Aqui se encontra um outro fato intrigante para ser pensado. Durante a execução dos experimentos que permitiram a construção do mapa do cromossomo X, foi identificado o loco do mutante *eosin*, que quando em homozigose, nas fêmeas, produzia olhos de cor alaranjada. Observou-se que, tanto quanto se podia verificar, *eosin* e *white* apresentavam uma porcentagem de recombinação idêntica em relação aos locos adjacentes. Qual seria a explicação para tal fato?

A “distância” entre eles [*white* e *yellow*] é uma unidade, o que significa que há um recombinante em 100 observações. O loco do mutante *eosin* apresenta a mesma frequência de recombinação com *yellow*. Entre a cor de olho *white* e a asa *miniature* a taxa de recombinação é 33 %. *Eosin* apresenta este mesmo valor com *miniature*. O mesmo acontece com relação ao loco do mutante de olho *bar*, onde se observa uma taxa de recombinação de 44% tanto para *white* quanto para *eosin*. Relações similares foram obtidas para todos os caracteres do primeiro grupo de ligação.

O que se pode concluir a partir destas informações? Se os dados de recombinação podem ser usados para se determinar a posição relativa dos genes em um determinado cromossomo, as informações acima indicariam que *eosin* e *white* ocupam o mesmo loco.

Seria possível ocorrer tal situação? Pode-se sugerir que *eosin* e *white* estão tão próximos um do outro, que seria necessária a observação de centenas de milhares de moscas para ser possível detectar uma permutação entre eles.

Para compreendermos melhor esse caso, façamos a seguinte pergunta: qual seria a explicação aceitável para o aparecimento da proporção mendeliana de 3:1?

A resposta do grupo de Morgan foi a seguinte:

1. Se um macho *white* de *Drosophila* é cruzado com uma fêmea selvagem (olhos vermelhos), a proporção fenotípica da F_2 de 3 selvagens para 1 *white* é explicada pela lei de Mendel, com base no fato de que o fator que condiciona os olhos vermelhos é o alelomorfo do fator que condiciona os olhos brancos.
2. Se um macho *eosin* é cruzado com uma fêmea selvagem, a proporção da F_2 de 3 selvagens para 1 *eosin* é também explicada se o fator que condiciona os olhos vermelhos e o fator que condiciona os olhos brancos forem alelomorfos.
3. Se o mesmo macho *white* for cruzado com uma fêmea *eosin*, a proporção da F_2 de 3 *eosin* para 1 *white* é mais uma vez explicada considerando-se *eosin* e *white* como alelomorfos.

Este teste operacional para alelismo indica que a concepção dos alelomorfos não pode ser limitada a dois fatores diferentes que ocupam locos idênticos nos cromossomos homólogos. É

possível que haja três, ou mesmo mais fatores diferentes apresentando este tipo de relação entre si. Uma vez que eles ocupam o mesmo loco, eles são mutuamente exclusivos e conseqüentemente, não mais do que dois podem ocorrer em um mesmo organismo diplóide ao mesmo tempo. A priori é razoável se supor que um fator pode mudar em mais de uma forma, e assim produzir múltiplos alelomorfos...

Considerando-se a hipótese cromossômica, a explicação desta relação fica aparente. Um fator mutante está localizado num ponto definido de um determinado cromossomo; supõe-se que o seu alelomorfo normal ocupe uma posição correspondente (loco) no cromossomo homólogo. Se uma outra mutação ocorrer no mesmo local, o novo fator deve agir como um alelomorfo do primeiro mutante; bem como do alelomorfo normal.”

À medida que os anos foram passando, muitos outros mutantes que eram mapeados no mesmo loco do gene *white* foram sendo descobertos. Não

se tratava mais de um caso isolado. Alelos múltiplos de um mesmo gene constituem um fenômeno genético comum.

Deve ser enfatizado, uma vez mais que, à medida que o volume de informações a respeito de *D. melanogaster* foi aumentando, novos esclarecimentos sobre os mecanismos da hereditariedade foram sendo efetuados. Foi muito mais lucrativo para aquela produtiva equipe da “Sala das Moscas” ter concentrado seus esforços em apenas uma espécie, do que se tivesse se dedicado ao estudo da genética de uma dúzia de espécies diferentes.

Com a extensa “biblioteca” de alelos mutantes já disponíveis em 1915, podiam ser levantadas diferentes tipos de questões, para as quais havia uma grande probabilidade de se encontrar respostas adequadas. Anos mais tarde, o fato de *E. coli* ter recebido uma atenção igualmente concentrada fez com que sua biologia se tornasse mais conhecida do que a de qualquer outro organismo vivo.

EXERCÍCIOS

PARTE A: REVENDO CONCEITOS FUNDAMENTAIS

Complete as frases de 1 a 5 com as alternativas abaixo:

- (a) coeficiente de coincidência
- (b) interferência
- (c) loco gênico
- (d) mapa cromossômico ou mapa de ligação
- (e) unidade de mapa (u.m.)

1. A taxa de recombinação entre genes pertencentes a um mesmo grupo de ligação é usada para se determinar o posicionamento relativo e linear desses genes no ().
2. A posição que um gene ocupa em um cromossomo ou em um segmento de *DNA* é chamada ().
3. O fenômeno da ocorrência de uma permuta diminuir ou aumentar a probabilidade da ocorrência de outra permuta em uma região adjacente do cromossomo é denominado ().
4. Uma () é a distância entre dois genes que apresentam 1% de recombinantes.
5. A razão entre a freqüência observada de duplo recombinantes e a freqüência esperada caso as permutas ocorram ao acaso ao longo do cromossomo é denominada ().

PARTE B: LIGANDO CONCEITOS E FATOS

Para responder as questões de 6 a 8 utilize as alternativas abaixo:

- (a) ocorrência de permutação dupla
 - (b) localização linear e em posições definidas dos genes nos cromossomos
 - (c) ocorrência de recombinação intercromossômica
 - (d) ocorrência de recombinação intracromossômica
6. O fato de a porcentagem de recombinação entre dois genes quaisquer de um mesmo cromossomo ser constante é explicado pela ().
 7. O fato de a distância entre dois genes, calculada diretamente, ser menor do que a distância obtida pela soma de suas distâncias em relação a um terceiro gene localizado entre eles é explicada pela ().
 8. Em um de seus experimentos, Bateson e colaboradores cruzaram linhagens de ervilha-de-cheiro duplo-homozigóticas dominantes quanto a cor da flor e a forma do grão de pólen (flor azul e grão de pólen longo) com linhagens duplo-homozigóticas recessivas (flor vermelha e grão de pólen redondo). Os indivíduos da geração F_1 foram submetidos a um cruzamento-teste que resultou em 12,6% de descendentes recombinantes, isto é, apresentando flor azul e

pólen redondo ou flor vermelha e pólen longo. Estes resultados podem ser explicados pela ().

PARTE C: QUESTÕES PARA PENSAR E DISCUTIR

9. O cruzamento-teste é indispensável para o mapeamento cromossômico dos genes ligados ao cromossomo X? Por quê? E quanto aos genes autossômicos?

10. Esquematize os cruzamentos realizados por Sturtevant para detectar as permutações duplas e construa o mapa cromossômico por meio dos dados disponíveis no texto. Compare o seu mapa com o da figura 33C (p. 106). Estime o coeficiente de coincidência e a interferência.

Obs.: Inicie o mapeamento considerando a frequência de recombinação entre os genes dois a dois, só depois considere as permutas duplas.

11. Por que dois genes que estão muito afastados em um mesmo cromossomo são herdados como se tivessem segregação (disjunção) independente, isto é, uma taxa de recombinação de cerca de 50% ?

12. Drosófilas fêmeas de uma linhagem heterozigótica para três genes ligados foram submetidas a cruzamentos-teste e concluiu-se, pelos resultados, que produziram os seguintes gametas:

ABc	410	abC	420	AbC	12
aBc	12	Abc	19	aBC	20
ABC	0	abc	1		

Calcule a distância entre os genes e a interferência.

13. Em *Drosophila melanogaster* os genes **A**, **B** e **C** estão localizados no cromossomo III, nesta seqüência. A distância entre eles é **A - B** = 30 u.m. (u.m. = unidades mapa) e **B - C** = 40 u.m. O coeficiente de coincidência para esta região do cromossomo é 80%.

Qual será a frequência de cada uma das classes fenotípicas resultantes do cruzamento de fêmeas triplo-heterozigóticas **a + c / + b +** com machos triplo recessivos **a b c / a b c** ?

14. Assuma que em 6% de todas as meioses em beterraba ocorra uma permutação entre os locos A e B. Qual é a distância de mapa de recombinação separando estes locos?