

GENETIQUE DES ORGANISMES HAPLOÏDES

Etude sur les haploïdes. eucaryotes.

Phénotype reflète directement le génotype : pas de loi de dominance, codominance...

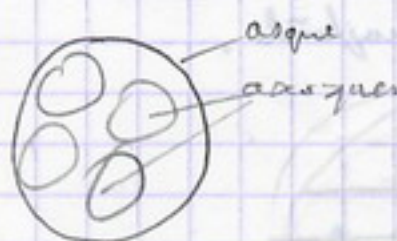
Fécondation à l'origine

Meiose à l'origine de ce haploïde

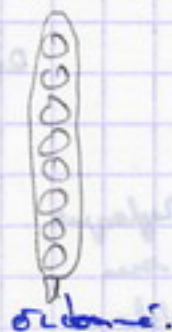
Champignons filamenteux et certaines algues.

I Transmission d'un couple d'allèles.

Meiose à l'origine de spores sans la membrane aqueuse. spore = ascospore.



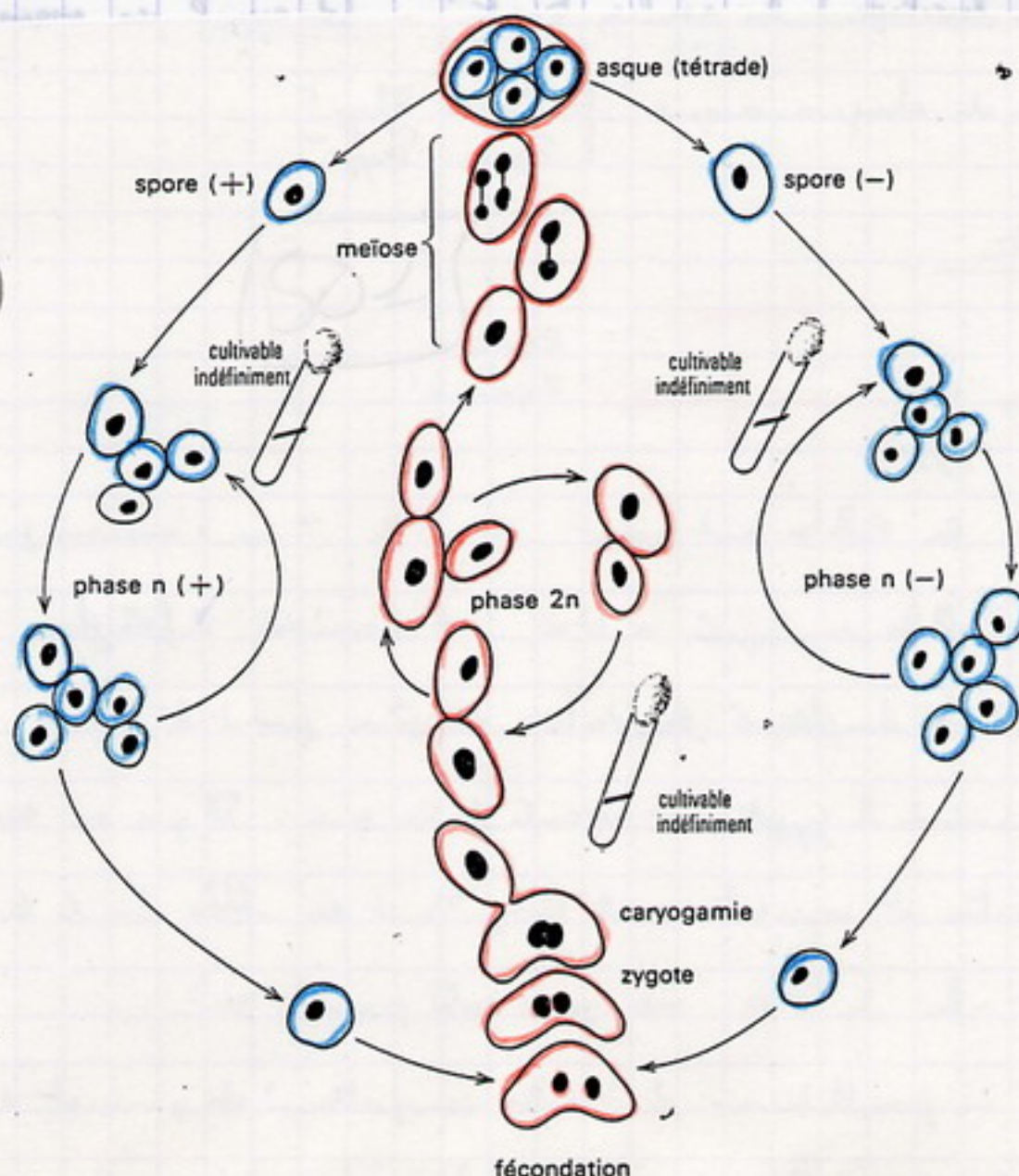
desordonné



ordonné.

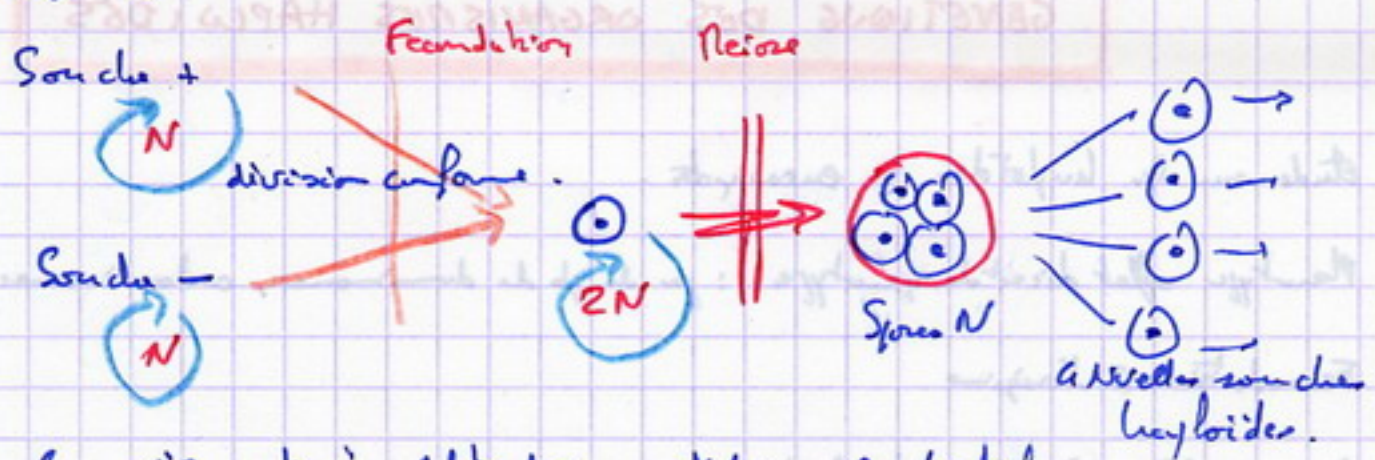
Ces structures résultent de la Meiose.

Asques de tétrades non ordonnées

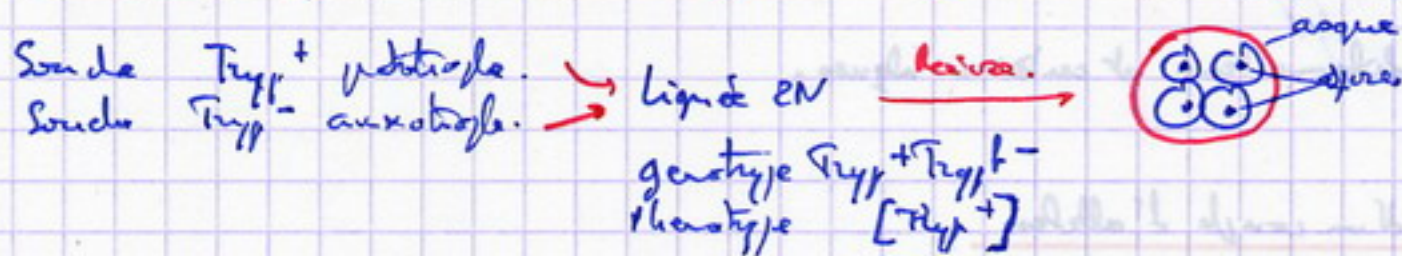


Cycle de la levure de boulangerie (*Saccharomyces cerevisiae*). On note l'existence de deux types de cellules haploïdes nommées + et -. La mise en contact entre deux cellules haploïdes ne donnera naissance à un zygote que si ces cellules sont de signe différent.

Cycle haplodiploïdique.



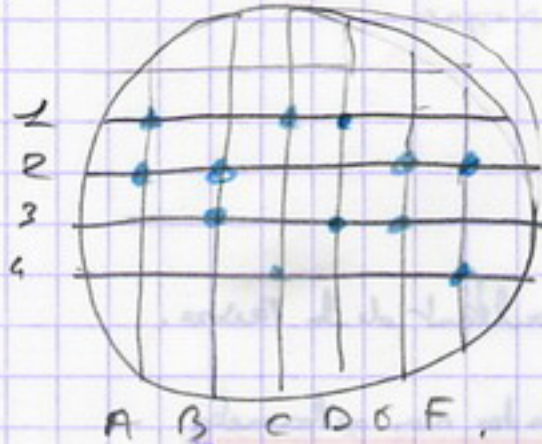
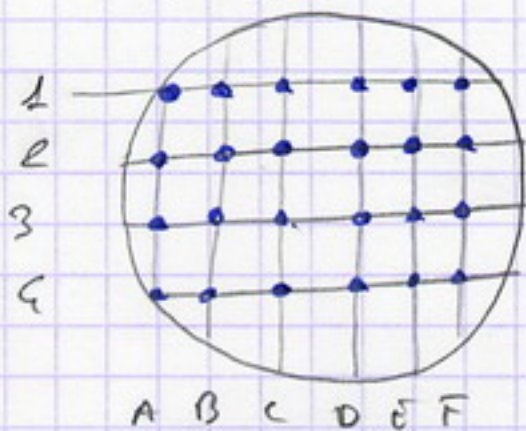
2) Un exemple. "Caractère": Aptitude synthétique de biotrophie.



Culture des spores pour déterminer le génotype.

No + Trypifase.

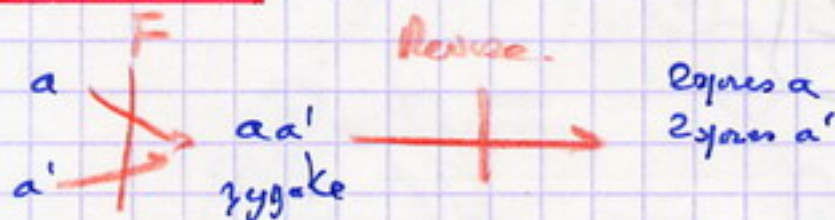
Développement d'une colonie haploïde.



Seulement se développent les souches $tryp^+$ (2 sur 2 par asque).

Conclusion de chaque asque | 2 spores $Tryp^+$
2 spores $Tryp^-$

Généralisation.



À la zygote les alleles sont présents $\rightarrow$ si le $-$ ne s'exprime pas.

À l'origine 2 alleles impliqués a et a'. À l'arrivée 2 frères jumeaux 2a et 2a'

Les alleles ont été dupliqués: Duplication des gènes pendant la méiose.

Les alleles réunis de la zygote sont séparés de la méiose: Il y a eu ségrégation des alleles.

Duplication et ségrégation n'a pas empêché des alleles liés de la méiose et identiques à celui des $\times$ $\Rightarrow$ pas porté par les $\times$

On observe un parallélisme strict entre comportement des gènes et des alleles.

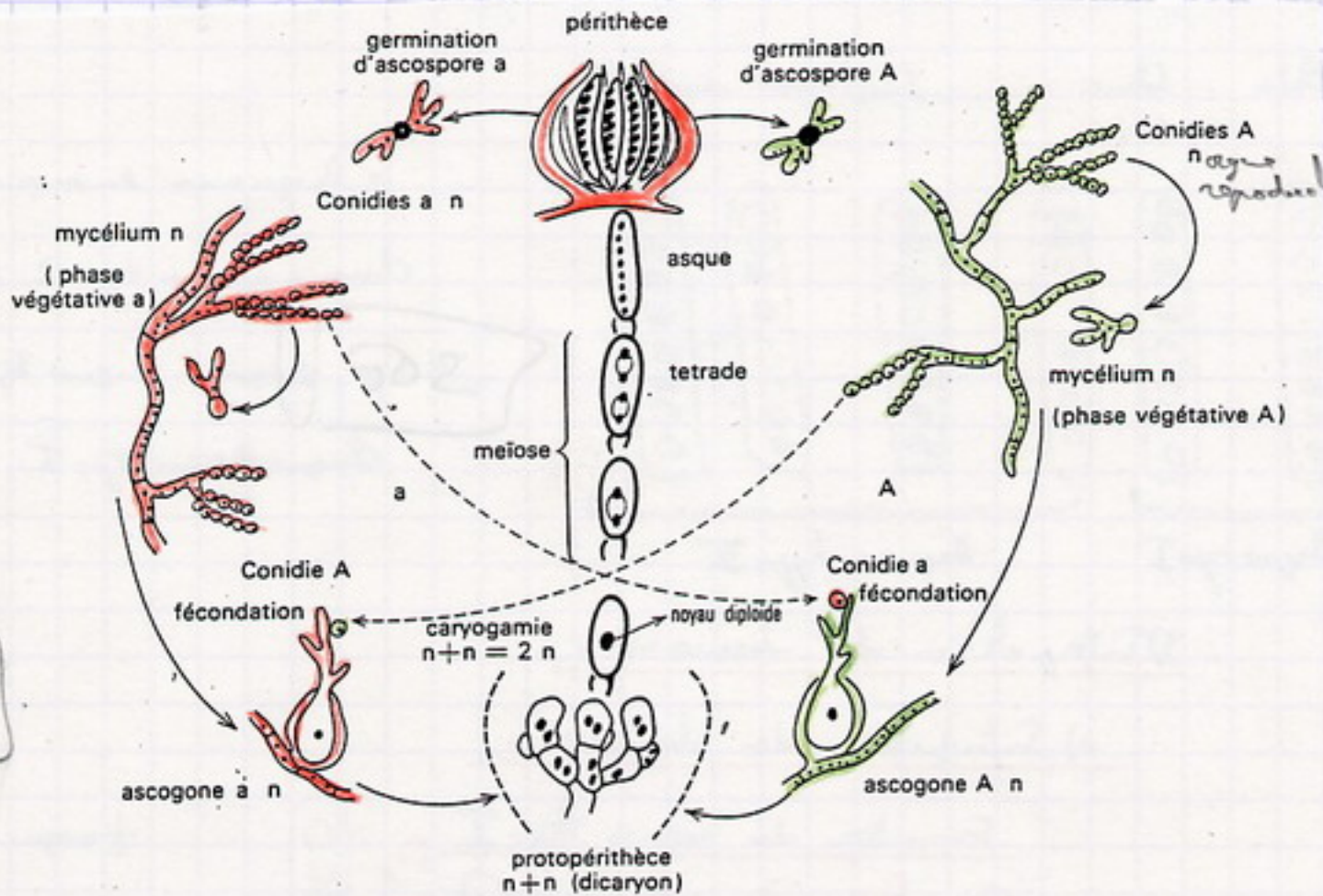
2diploïdes, répartition des $\times$ homologues.

b) Cas des ascus redoublés.

Les spores sont diploïdes. Cas de nombreux champignons filamenteux.

Neurospora crassa et *Sordaria*.

200000000



Cycle d'un champignon ascomycète (*Neurospora crassa*). Il existe deux types de thalles haploïdes nommés A et a. Une conidie de type A peut féconder un ascogone de type a mais pas un ascogone de type A. La fécondation permettra la formation d'un protopérithèce dans lequel s'effectuera la caryogamie. Le protopérithèce se transformera en périthèce en même temps que la méiose interviendra en donnant naissance aux noyaux des spores de l'asque.

1/ le cycle de ces champignons filamenteux

organe reproducteur filamenteux qui libère ϕ : Conidie $\rightarrow$ Multiplication végétative $\rightarrow$ Fécondation (ascogone).

l'ascogone $\rightarrow$ reproducteur sexué : ϕ haploïde.

lorsque ces organes s'appauvrissent $\rightarrow$ Fécondation avortée : Récupération A et a.

chaque ascus est à la fois mâle et femelle.

Fusion des 2 ϕ mais pas des noyaux ϕ diploïde avec 2 noyaux n distincts = dicaryon.

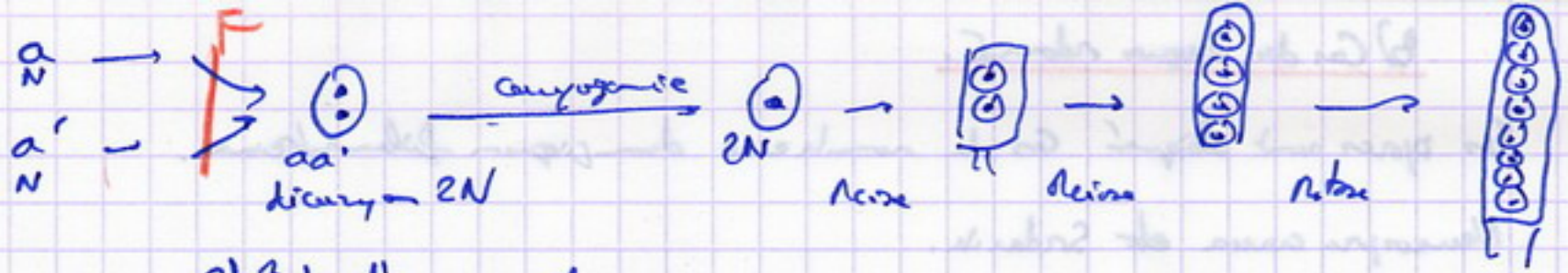
Ces ϕ se divisent $\rightarrow$ filaments dicaryotiques = protopérithèces : multiplication.

À la fin des extrémités : caryogamie (fusion des noyaux).

origine de la sexualité : dialogue entre l'union ϕ et l'union noyaux.

Reproduction asexuée $\rightarrow$ ϕ

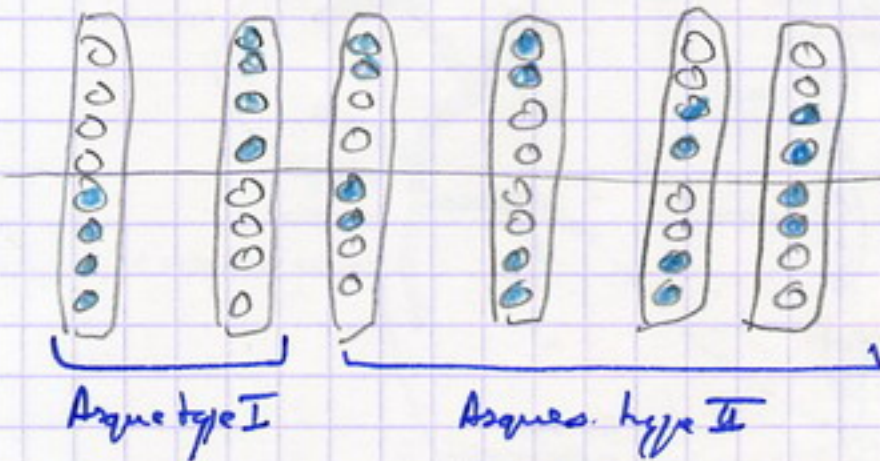
Les femelles sont $\neq$ fils de ϕ .



2) Etude d'un exemple

Etude d'un caractère : couleur de la spore : observable de l'ascus.

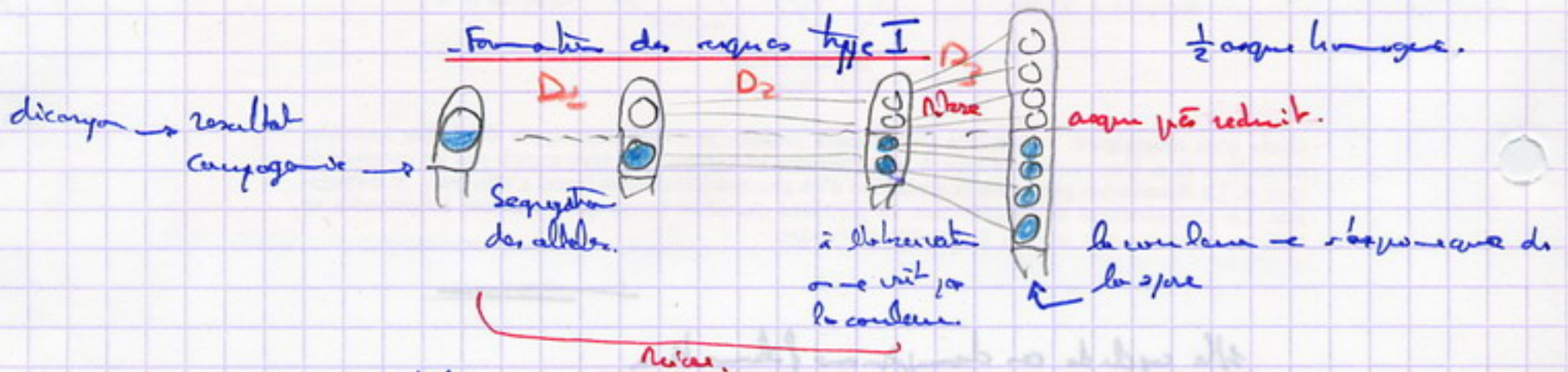
2 allèles blanc
Noir directement observable.



p fréquence des ascus de type II
chaque ascus type 2 fréquence $\frac{p}{2}$
 $1-p$ fréquence ascus type I
chaque ascus type I $\frac{1-p}{2}$

3) Interprétation des observations.

a) Interprétation des observations.



la répartition des allèles s'opère dès la 1^{re} division
on dit qu'il y a **prereduction**.

- Formation des ascus type II ($\frac{1}{2}$ ascus non homogènes).

(les 2 allèles noirs et blanc sont présents.)



la répartition définitive se fait à la 2^{de} division.

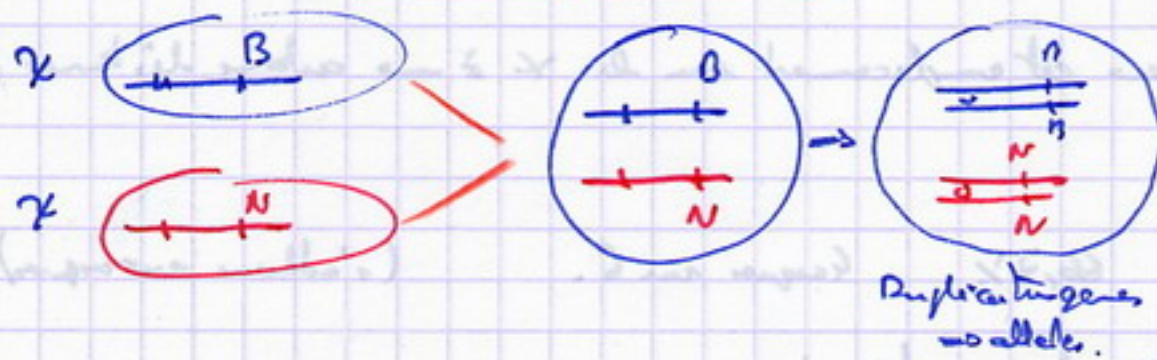
on dit qu'il y a **postreduction**.

De tous les cas D3 est une division anafase = Mitose.

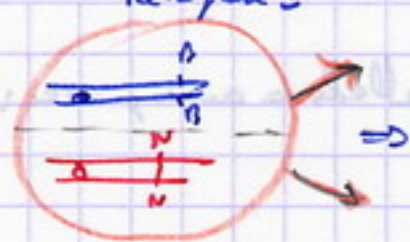
P_1 et P_2 constituent qqch de particulier = Recipro.

b) Interprétation chromosomique.

- Cas de pereduction.



→ En coming over.
Rephase I

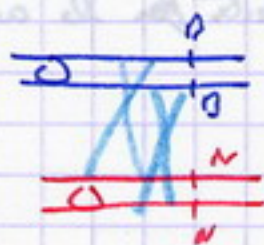


arque

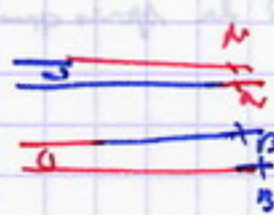
22222

Pre reduction

→ Avec coming over



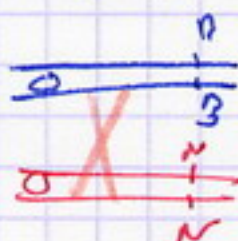
→



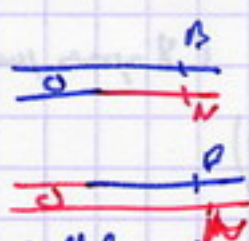
Segregation

22222

Rephase I



→



2 allèles liés au 2 chromosomes.

P_1

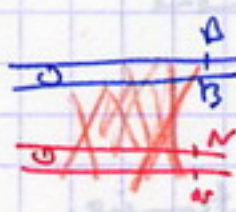


La segregation des allèles n'est pas produite

P_2



La segregation des allèles s'est produite Postreduction.



La probabilité de coming over (22222).

+ probabilité de rephase I

a) Pourcentage de postreduction et signification.

a) Définition: $\frac{\text{Nombre d'arques post R}}{\text{Nombre d'arques}} \times 100$

b) Signification:

La R est constant pour un couple d'allèles donné. Il varie d'un couple à un autre.

En supposant que tous les coming over soient équiprobables entre les 4 on peut supposer que

Le crossing over sera plus probable d'autant plus probable que l'allèle est éloigné du centromère. Si le % de postR est tant pour un couple donné $\Rightarrow$ l'allèle est fixé à la position = distance du centromère.

On a appelé locus du gène cet emplacement sur le X à une certaine distance du centromère.

Ce X se joint de nouveau 66,2% Casques sur 6. (s'additionne aux autres).

5) Pourcentage de recombinaison.

a) Définition

Pourcentage qui s'additionne au % de recombinaison d'allèles = average over:

% de gènes résultant de crossing over.

$$\% \text{ recombinaison} = \frac{\% \text{ post réduction}}{2}$$

Les autres allèles a que le nombre de gènes qui sont affectés par le crossing over (1 dominance sur 2).

% Post réduction P.

% Pré réduction $1 - P$.

Nombre gènes résultant Crossing over = $4P$ (8 gènes par couple).

Nombre total de gènes $8(P + (1 - P))$

$$\% \text{ gènes recombinaison} = \frac{4P}{8} = \frac{P}{2}$$

b) Interpr.

Faire une estimation de la distance entre locus des gènes et un centromère

(on ignore l'équivalence du crossing over).

Plus le % de recombinaison sera élevé $\Rightarrow$ plus il est loin du centromère.

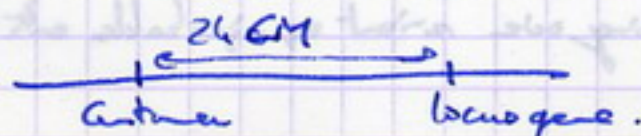
Plus le gène est proche plus le % de recombinaison sera faible.

UG unité génétique ou centimorgan.

$$1 \text{ Cm} = 1 \text{ UG} = 1\% \text{ recombinaison génétique.}$$

% postR = 48%.

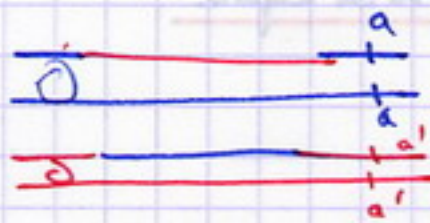
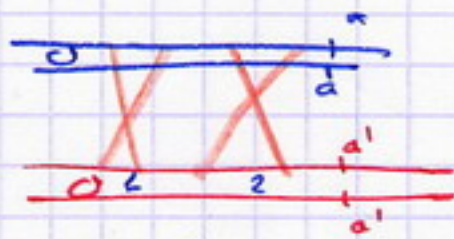
% recomb = 24% $\Rightarrow$ 24% Cove. $\Rightarrow$ locus 24 UG



c) Precision - Estimation.

Pert que le résultat trouvé $< 15 \pm 20$ cm la mesure est bonne.

Quand résultat > 20 cm la distance est surestimée. (2 crinys ou 2 paves similaires).



→ résultat amplifié car une réduction.

± puis 2.

les 2 crinys ou 2 paves par pavé inaproprié = valeur surestimée.

II) Transmission de 2 couples d'allèles.

2 cas : - allèles indépendants : sur 2 x 4.
- allèles liés : sur 1 x 4

A) Ségrégation indépendante des allèles.

ex Neurospora.

2 caractères : Siège uracil : a et a = 2 allèles.

Auxotrophie / tryptophane. 2 allèles : Trp^+ et Trp^-

Croisement. $a Trp^- \times a Trp^+$

1) Analyse des spores.

25%	de spores	$a Trp^-$	] = génotypes parentaux.
25%	"	$a Trp^+$	
25%	"	$a trp^+$	] = génotypes recombinés.
25%	"	$a trp^-$	

Recombinaison des gènes et apparition de 2 phénotypes.

Ségrégation des allèles.

2) Analyse des ascus.

a) les 4 types.

3 types. - Ascus où l'antagonisme uniquement spores $a Trp^-$ et $a Trp^+$

= génotypes des parents : Ascus ditypes parentaux = DP

- Ascus à 2 types : $a trp^+$ et $a trp^-$ génotypes recombinés.

ditypes recombinés = DR

- Ascus à 4 types spores : $a trp^+$, $a trp^-$, $a trp^+$, $a trp^-$

2 parentaux + 2 recombinés → tétratype = T
génotypes

Fréquence : On trouve 6 types d'aspres DR
 6 types d'aspres DP
 24 types aspres T
 36 types d'aspres +

C_6^2
 C_6^1
 $6!$

b) origine de ces aspres.

des 36 types d'aspres ordonnées formés en considérant 2 couples d'allèles

Croisement $ab \times a'b'$

Ordre des allèles a et a' dans les 6 types d'aspres Ordre des allèles b et b' dans les 6 types d'aspres		Couple a/a'					
		Pré réduction			Post réduction		
		a	a'	a	a'	a	a'
1°	1°	a	a'	a	a'	a	a'
2°	2°	a	a'	a'	a	a'	a
3°	3°	a'	a	a	a'	a'	a
4°	4°	a'	a	a'	a	a	a'
Couple b/b'	Pré-réduction	b b b' b'	DP	DR	T	T	T
	Pré-réduction	b' b' b b	DR	DP	T	T	T
	Post réduction	b b' b b'	T	T	DP	DR	T
	Post réduction	b' b b' b	T	T	DR	DP	T
	Post réduction	b b' b' b	T	T	T	T	DP
	Post réduction	b' b b b'	T	T	T	T	DR

d'Fréquence. DR = 87 cM
DP = 83 —
T = 135 —

DR $\approx$ DP
T > DP et DR.

3) Interprétation de ces observations.

a) les allèles sont indépendants.

Autant requies recombinaisons que parental

parental aT_{yp}^- et T_{yp}^+

Recombinaisons aT_{yp}^+ et T_{yp}^-

gènes parentaux.

gène	aT_{yp}^-	T_{yp}^+	aT_{yp}^+	T_{yp}^-
DP (83)	166	166	0	0
DR (87)	0	0	174	174
T (135)	135	135	135	135

les allèles simultanément parent de la parente n'ont aucune tendance particulière à rester liés: ils peuvent se recombinaison facilement: ils ne sont pas liés: indépendants $\Rightarrow$ recombinaisons faciles aléatoires (x 25%).

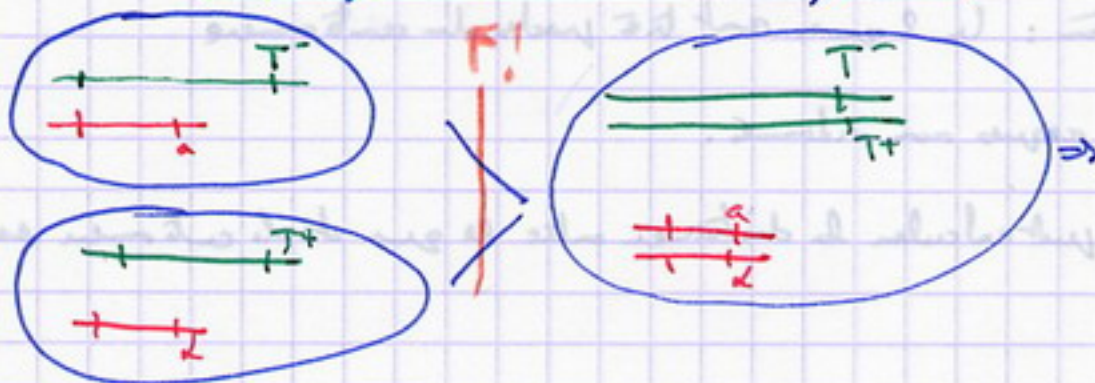
DP = DR $\Rightarrow$ les gènes sont indépendants et portés par des X différents.

Il y a parallélisme entre le comportement de 2 gènes qui requièrent indépendamment l'un de l'autre et celui des paires de X homologues lors de la méiose lorsque on constate qu'une chromatide d'une paire a autant de chance de se trouver avec une chromatide de la 2^o paire.

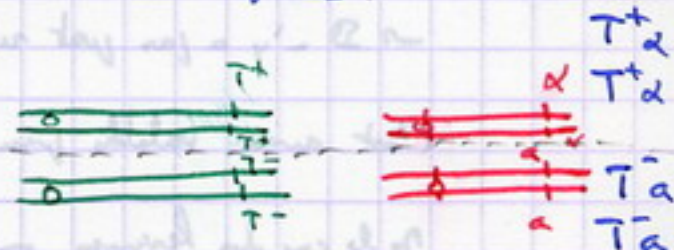
Analogie de comportement: les allèles sont portés par des X $\neq$.

Formation DP

$\Rightarrow$ par reproduction: Sans crossing over

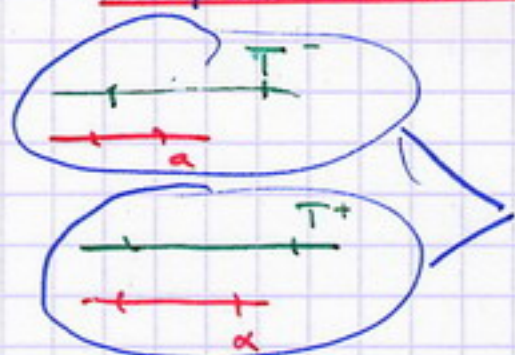


recombinaison.



$\neq$ d'un = parent d'un côté de la plaque équatoriale.

Par post reduction - par crossing over.



2 crossing over simultané

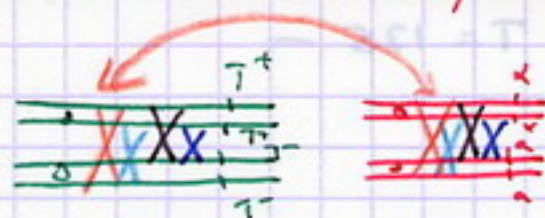
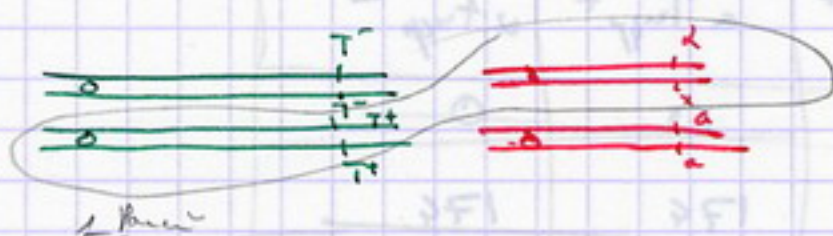


Figure I

Formation des DR

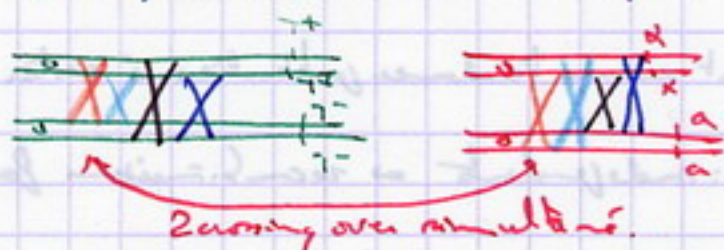
- Par réduction sans crossing over.

$$2aT^- \times T^+ \Rightarrow 2aT^+ \text{ et } 2aT^-$$



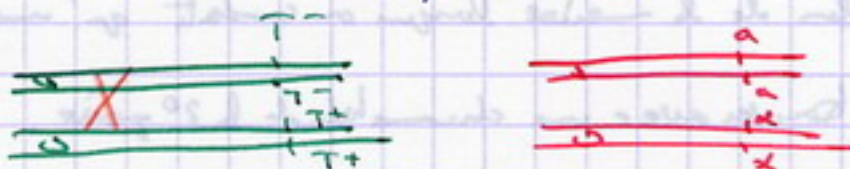
T^-a
 T^-a
 T^+a
 T^+a

- Par post réduction Avec Crossing over.



Formation des tétratypes. T

- 2 sans crossing over.



$\Rightarrow$ des fréquences $T > DP \text{ ou } DR$.

Or 7 conspécifiques ou $DP = DR$ avec $T = 0$

$\Rightarrow$ si y a pas post réduction : les 2 gènes sont très proches du centromère

(c'est aussi valable pour les aqques non ordonnées).

As le cas des levures on peut calculer la distance entre le gène et le centromère sans

si $T = 0 \Rightarrow$ très proche.

B) Segregation avec liaison génétique.

2 caractères = Sexe sexuel 2 allèles a et α .
Auxotrophie Threonine. Thr^+ et Thr^-

On croise $aThr^+ \times \alpha Thr^-$
 $P_1 \quad P_2$

1) Analyse de ascus.

- les 4 types.

Sur 210 $\neq$	136 DP	2 spores $aThr^+$ et 2 αThr^-
	4 DR	2 αThr^+ et 2 $aThr^-$
	70 T	αThr^+ , $aThr^+$, $aThr^-$, αThr^-
		$R_1 \quad P_1 \quad R_2 \quad P_2$

- Méthode de spores.

P_1	αThr^+	$\Rightarrow 362$	} <u>généotypes parentaux</u>
P_2	$aThr^-$	$\Rightarrow 362$	
R_1	$aThr^-$	$\Rightarrow 78$	} <u>généotypes recombinés</u>
R_2	αThr^+	$\Rightarrow 78$	

$$\% \text{ recombinaison} = \frac{4DR + 2T}{4(DR + DP + T)} \times 100 \approx 18,6\% \approx 19,6\%$$

2) Interprétation.

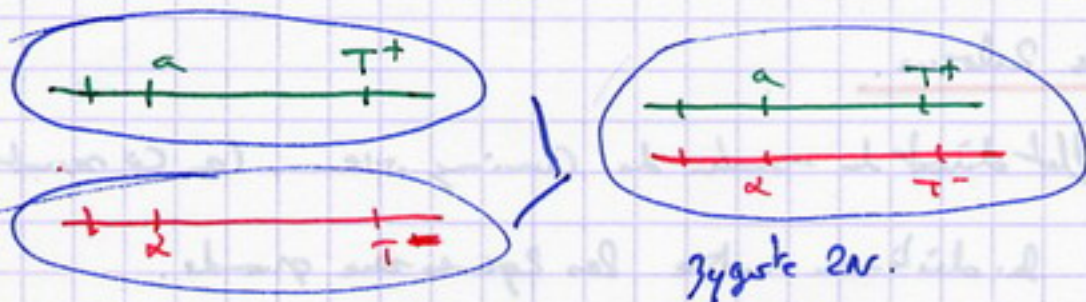
* $DP > DR$

les gènes qui étaient simultanément hérités de la parent ont tendance à se retrouver dans la descendance : Ce sont des gènes liés

* Interprétation chromosomique.

On peut expliquer que 2 gènes sont liés si ils sont portés par le même

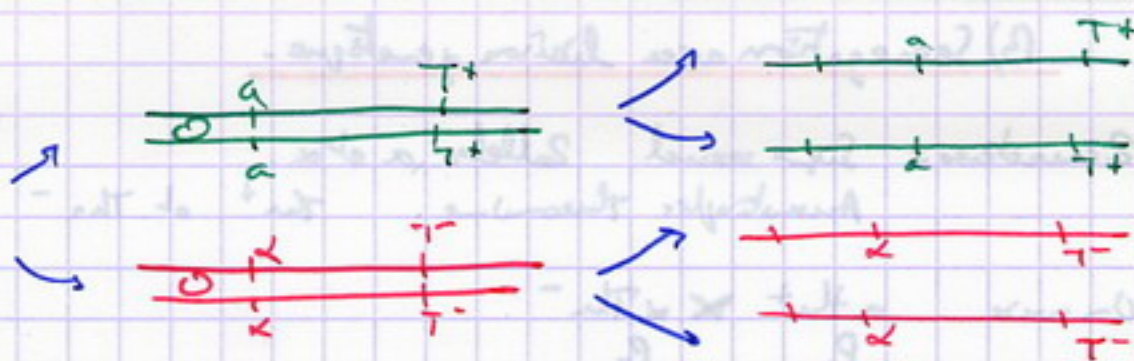
on peut expliquer la proportion de DR par des crossings over entre ces gènes.



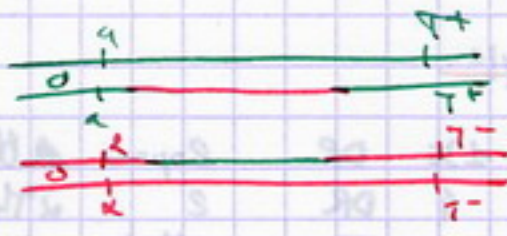
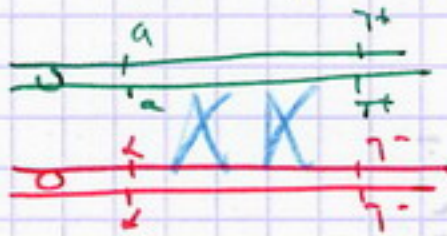
Formation des DP



Replique I

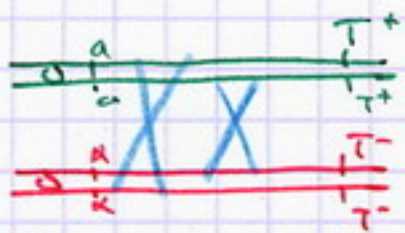


Avec crossing over.

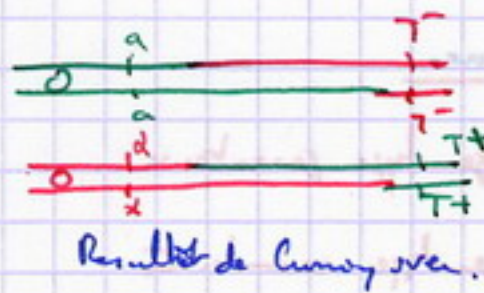


Panc croisées.
4 types parentaux.

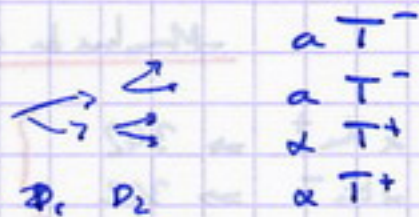
Formation des DR



2ème rep over Replique I.



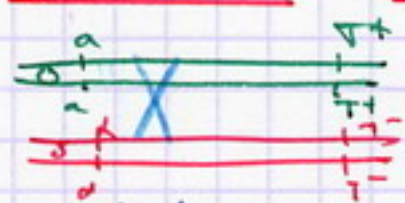
Résultat de Crossing over.



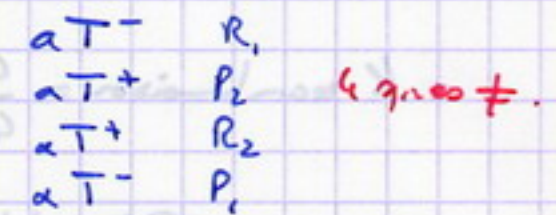
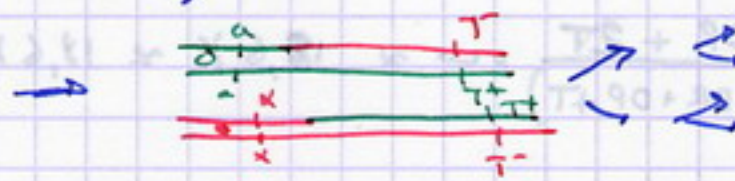
4 types recombinés.

Formation T

1 seul crossing over.



Replique I



4 types parents.

Résumé:

1 Pas de crossing over $\rightarrow$ DP.

2 Crossing over $\rightarrow$ DR.

3 Crossing over $\rightarrow$ T.

1 crossing over exceptionnel $\rightarrow$ DP > DR

T > DR

DP > DR $\Rightarrow$ genes liés.

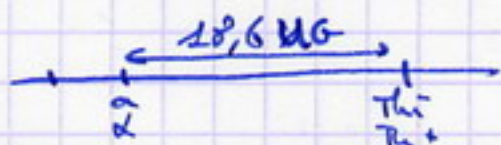
On peut calculer la distance entre les 2 locus.

3) Distance entre les 2 locus.

Le % de recombinaison est le reflet direct du nombre de Crossing over. Ce % se traduit plus fréquemment que la distance entre les 2 gènes sera grande.

On va utiliser le % de recombinaison pour évaluer la distance entre les 2 gènes.

% recombinaison = 18,6%



$$R_f \quad DP = DR$$

gènes indépendants $\rightarrow$ 2 différences

Autre cas : gènes liés mais très éloignés l'un de l'autre ils peuvent être très souvent séparés et le χ peut tendre vers 50%. $\approx$ comportement de gènes indépendants.
 DP se rapproche de DR

III. Établissement d'une cartogénétique.

ou carte factuelle.

A) le principe.

But : Positionner les gènes les uns par rapport aux autres.

Estimer la distance entre les gènes et le centromère ou gène-gène si liés.

Étude des gènes 252

Analyse des ascus.

B) Exemple.

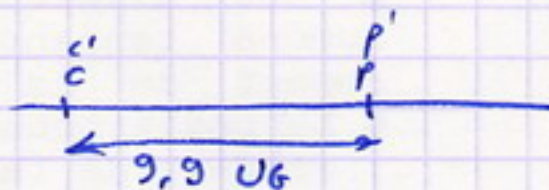
de *Neurospora* Alleles $c/c' \rightarrow$ gène de la forme conidiotrophe
 $p/p' \rightarrow$ couleur des spores.

$cp \times c'p'$

Ascus. 401 DP
 2 DR
 94 T

$DP > DR \rightarrow$ les gènes liés distants et
 beaucoup de recombinaisons au cas de la nouveauté
 $\rightarrow \approx \chi$.

% recombinaison = $\frac{4DR + 2T}{4(DP + DR + T)} = 9,9\%$
 entre les 2 gènes.
 $\rightarrow$ distance entre les 2 gènes.

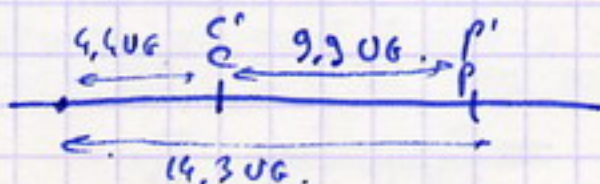


Couleur c/c' % prob $R \approx 1,8\%$
 p/p' % prob $R \approx 23,6\%$

% recombinaison entre centromère et le 1er gène

Pour c/c' % recombinaison $\frac{8,8}{2} = 4,4\%$

p/p' % $R \quad \frac{21,6\%}{2} = 10,8\%$



Résultat obtenu exact au distance $< 20 \text{ uG}$

Rut: position de gène / ascus.

Obtenir la distance gène-centromère et gène-gène si ils sont liés.

METHODE GENERALE POUR TRAITER UN PROBLEME DE GENETIQUE RELATIF AUX HAPLOIDES.

I- PRINCIPE GENERAL.

* Traiter un problème de génétique relatif aux haploïdes c'est :

- rechercher si deux gènes sont :
 - = liés, c'est-à-dire portés par le même chromosome.
 - = indépendants, c'est-à-dire portés par des chromosomes différents.
- évaluer la distance qui les sépare s'ils sont liés.
- évaluer la distance locus du gène-centromère si les ascus sont ordonnés.

* Si plus de deux gènes ont été étudiés, il faut les considérer deux à deux.

* Cette méthode d'approche d'un problème de génétique est la méthode d'établissement d'une carte génétique.

II- DETERMINATION DE LA LIAISON OU DE LA NON LIAISON DE DEUX GENES.

* Analyser les ascus pour établir la proportion de DP, DR, T.
Cette terminologie s'adresse aux ascus.

Soit le croisement : $ab/a'b'$.

DP = ditype parental : ascus contenant 2 types de spores à génotypes parentaux, ab et $a'b'$.

DR = ditype recombiné : ascus contenant 2 types de spores à génotypes recombinés, $a'b$ et ab' .

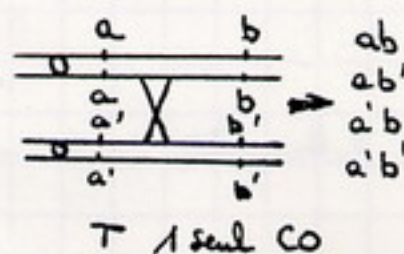
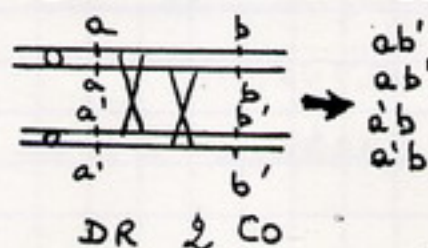
T = tétratypé : ascus contenant les 4 types de spores,
2 à génotypes parentaux ab et $a'b'$;
2 à génotypes recombinés $a'b$ et ab' .

* Conclure.

- si $DP = DR$ les gènes sont indépendants et portés par des chromosomes différents.
 - Les allèles présents chez les parents n'ont aucune tendance particulière à rester ensemble au moment de la méiose.
 - Le positionnement des chromosomes à la métaphase I se fait de façon aléatoire.
 - T résultera d'un crossing-over entre locus d'un gène et son centromère (un des gènes est post-réduit.)

- si $DP > DR$ les gènes sont liés donc portés par le même chromosome.

- Les allèles présents chez les parents ont tendance à rester unis au cours des phénomènes de méiose.
 - DP se forment sans recombinaison. (pas de C.O.).
 - DR se forment grâce à 2 crossing-over.
 - T se forment grâce à 1 crossing-over.
- Ceci explique que $DP > T > DR$.



III- CALCUL DE LA DISTANCE ENTRE DEUX LOCUS DE GENES LIES.

- On calcule le % de spores résultant d'une recombinaison par rapport au nombre total de spores.

$$\text{- \% de recombinaison} = \frac{4 \text{ DR} + 2 \text{ T}}{4(\text{DR} + \text{DP} + \text{T})} \times 100$$

- Cette valeur est la distance des deux locus. Elle s'exprime en Unités Génétiques (U.G.) ou Centimorgan (Cm).

IV-CALCUL DE LA DISTANCE LOCUS D'UN GENE - CENTROMERE.

- Ce calcul n'est possible que pour les asques ordonnés.

- On considère chaque couple d'allèle indépendamment.

- Pour un couple donné on détermine dans chaque asque, s'il y a post-réduction ou pré-réduction.

$$\text{\% de recombinaison} = \frac{\text{\% de post-réduction}}{2} = \frac{\text{Nbre asques Post Red}}{2 \times \text{Nbre Total Asque}}$$

- Cette valeur est la distance entre centromère et locus du gène considéré.

V- CONCLUSION ET DISCUSSION LES RESULTATS.

- Faire une représentation schématique des résultats situant les gènes sur les chromosomes en indiquant les distances entre gènes et entre gènes et centromère éventuellement.

- Discuter les valeurs obtenues :

* problème de sous-estimation des distances, si ces dernières sont trop élevées.

* non additivité des distances pour les mêmes raisons.

* autre explication possible pour $\text{DP} = \text{DR}$ les gènes sont liés mais si éloignés l'un de l'autre qu'un crossing-over les sépare quasi systématiquement donnant l'impression qu'ils sont indépendants, (portés par deux chromosomes différents)

C) le test des 3 points. Cas de 3 gènes liés

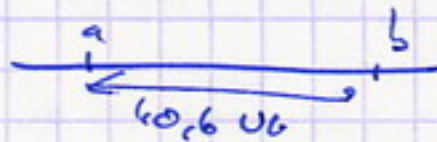
Valeur de recombinaison pour 3 gènes liés.

a/a', b/b', c/c'.

on les considère 2 à 2.

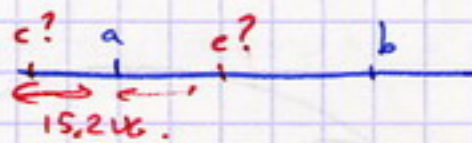
gènes a et b. $a b' \times a b$

% recombinaison = 40,6%



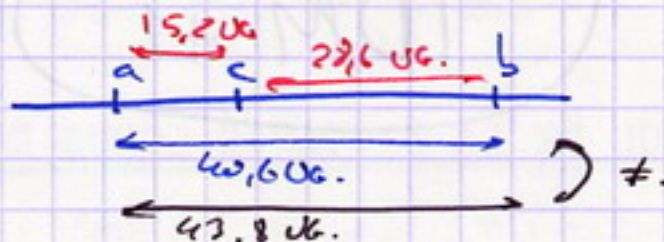
gènes a et c. $a c \times a' c'$

% recombinaison = 15,2%



gènes b et c. $b c \times b' c'$

% recombinaison = 22,6%



L'étude des 3^{es} gènes entre les 2^{es} détermine une partie des données qui

s'étaient produites mais nous avons eu l'observation.

La distance entre c et b est aussi une solution (> 20).

Pour affiner il faudrait trouver une autre gène entre b et c.

Le 3^e pt permet d'affiner la mesure.

Groupe de liaison : Regrouper les gènes qui sont liés et savoir combien de groupes on obtient. Le nombre de groupes de gènes liés donne le nombre de X.

IV la recombinaison intragenique.

A) Résultats.

B) Interprétation.

Combien de gènes impliqués?

4 souches ad⁻ a fait 2 souches seulement.

Souche ad₂

Souches ad₂ = ad₃ = ad₄

| 2 gènes seulement.

Gène 1.

gène 2 = 3 = 4.

Cas ad₂ x ad₃

S'explique par une recombinaison intragenique. On suppose que ce n'est pas le 3^e

facteur du gène qui est muté et c'est un gène entre les 2 pts de mutation peut

redonner un gène normal.

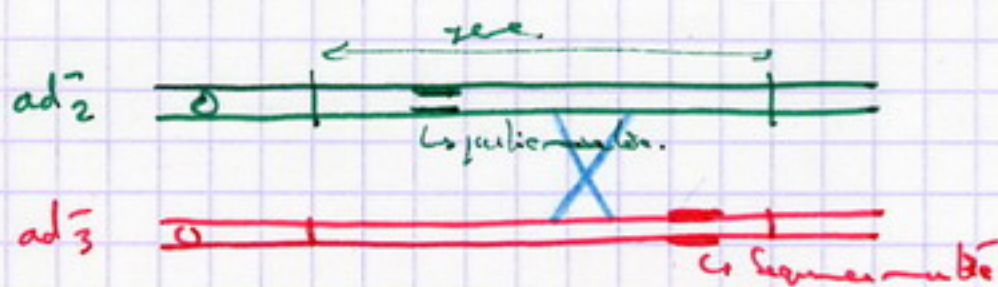
ANALYSE DE CROISEMENTS ENTRE DIFFERENTS MUTANTS ADENINE - DE LEVURE .

Souche sauvage ad^+ : prototrophe pour l'adénine .

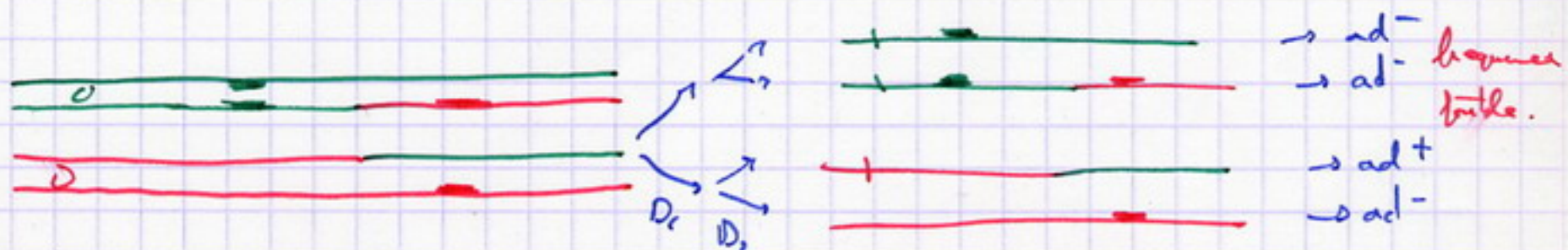
Plusieurs mutants auxotrophes ad^- ont été obtenus.

On veut savoir si ces mutations touchent le même gène ou des gènes différents. Pour ce faire on réalise des tests d'allélisme - complémentation, la levure possédant un cycle haplo-diplophasique.

CROISEMENTS	PHENOTYPE DU DIPLOIDE: TEST D'ALLELISME - COMPLÉMENTATION	GENOTYPE DU DIPLOIDE	PHENOTYPE DES SPORES ISSUES DE LA MEIOSE : TEST DE RECOMBINAISON.
$ad^+ \times ad^-_1$ $ad^+ \times ad^-_2$ $ad^+ \times ad^-_3$ $ad^+ \times ad^-_4$	ad^+ ad^+ est dominant. ad^- récessif.	$\frac{ad^+}{ad^-}$	des spores auxotrophes. 2 spores ad^+ 2 spores ad^-
$ad^-_1 \times ad^-_2$ $ad^-_1 \times ad^-_3$ $ad^-_1 \times ad^-_4$	ad^+ complémentation. Il y a pas allélisme. $ad^-_1 \neq ad^-_2 \neq ad^-_3 \neq ad^-_4$	$\frac{ad^-_1}{ad^-_1} \frac{ad^-_2}{ad^-_2}$ gènes liés ? indépendants ?	si indépendants 25% ad^+ si liés. $ad^+ < 25\%$
$ad^-_2 \times ad^-_3$	ad^- pas complémentation. allélisme.	$\frac{ad^-_2}{ad^-_3} \equiv \frac{ad^-_2}{ad^-_2}$	Quelques spores ad^+ fréquence < 1
$ad^-_2 \times ad^-_4$	ad^- pas complémentation. allélisme.	$\frac{ad^-_2}{ad^-_4} \equiv \frac{ad^-_2}{ad^-_2}$	Aucune spore ad^+



Crossover over intragénique .



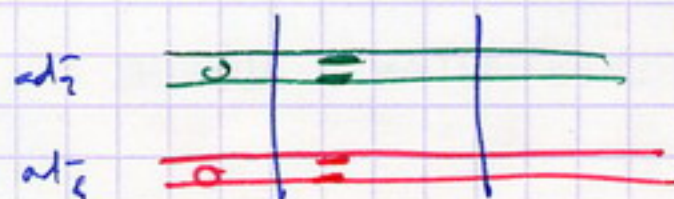
la fréquence est faible car la valeur de CO entre les 2 gènes mutants est très faible.

CO à l'intérieur d'un gène . c'est le - gène qui est muté mais pas son - enduite

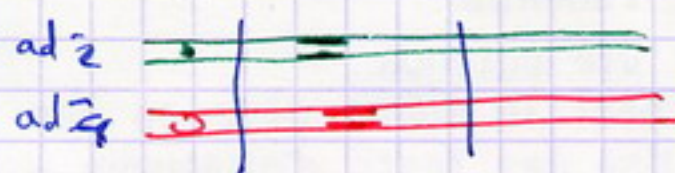
= hétéroallèle.

Au phénotype se voit des allèles mais pas muté au - enduite

$ad_2 \times ad_4$



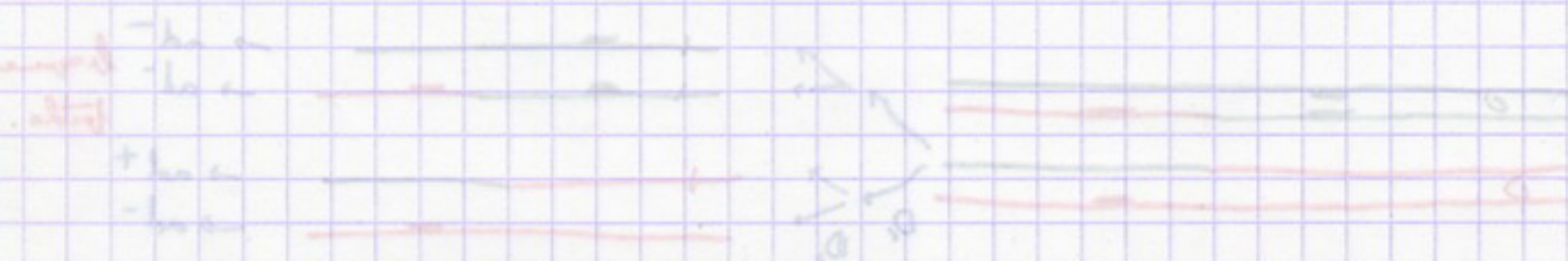
Si 1 mutation la CO ne peut se redonner alt.



Si 2 mutations légèrement décalées mais de même sens.

Musée génétique qui fait intervenir la même

observation DP, DR, Y...



... et la CO ne peut se redonner alt. ...