

SELECCIÓ PER A LA LONGITUD DE L'ALA I VARIACIÓ DE LES FREQUÈNCIES GÈNIQUES ALS SISTEMES D'AL·LOENZIMS DE *DROSOPHILA MELANOGASTER*

per M. AGUADÉ, J. CUELLO i A. PREVOSTI

Departament de Genètica. Facultat de Biologia.
Universitat de Barcelona

En seleccionar per a la longitud de l'ala a *Drosophila subobscura*, Prevosti trobà una resposta més gran a les línies seleccionades per ales curtes que per ales llargues; al mateix temps observà que, respecte al polimorfisme cromosòmic, a les línies seleccionades per ales llargues s'afavoria l'heterozigosi mentre que a les d'ales curtes es produïa en realitat una selecció de homozigots per a unes ordenacions específiques, cosa que concorda perfectament amb el que acabem d'exposar respecte a l'aspecte quantitatiu de la resposta a la selecció. D'ací sorgí l'interès per a estudiar el que podria succeir durant la selecció a nivell de *loci* individuals. Aquesta comunicació constitueix una primera part d'aquests experiments.

MATERIAL I MÈTODES

S'han estudiat quatre *loci* del tercer cromosoma responsable de quatre enzims diferents, atenent dos al·lels de cadascun d'ells que sempre anomenarem ràpid i lent, segons la seva mobilitat electroforètica relativa. Aquests enzims i la seva localització són:

| | Cromosoma | Localització en el mapa genètic |
|-------------------------------------|-----------|---------------------------------------|
| Leucinaminopeptidasa-D (Lap-D) | III | 98,3 |
| Xantindeshidrogenasa (Xdh) | III | 56,6 |
| Esterasa-6 (Est-6) | III | 36,8 |
| Fosfatasa alcalina larvaria (Aph-1) | III | 46,3 |

Les poblacions estudiades han estat quatre, dues per al primer parell d'enzims i unes altres dues per als darrers.

Sempre s'ha partit de poblacions híbrides a les quals les freqüències inicials dels quatre al·lels eren iguals a 0,5. Per obtenir aquestes poblacions inicials s'utilitzaren soques homozigòtiques complementàries de forma que al creuar-les s'obtingueren heterozigots per als dos *loci*. Aquestes soques heterozigòtiques s'obtingueren mitjançant creuaments consanguinis o bé mitjançant el creuament amb soques de letals equilibrats i portadors de factors supressors de l'entrecreuament.

La PI per a les Lap-D i Xdh era una població híbrida obtinguda a partir de soques que ens va proporcionar el laboratori de Genètica de la Universitat d'Umea.

La PII per a les Lap-D i Xdh s'obtingué, al igual que la PI per la Est-6 i la Aph-1, d'una població capturada al Prat de Llobregat.

Per últim, la PII de Est-6 i l'Aph deriva d'una altra població capturada per a aquest fi a Blanes. Cal destacar que en tots els casos els heterozigots de la generació O ho eren en el que podríem dir posició trans, és a dir, totes les soques homozigòtiques que es creuaren per a obtenir els híbrids eren homozigòtiques per a l'al·lel ràpid d'un enzim i per al lent de l'altre.

Per cada una de les poblacions s'establiren dues rèpliques per a ales llargues i dues per a ales curtes, així com un control sense seleccionar.

La selecció practicada ha consistit a mesurar per a cada línia cent mascles i cent femelles desenvolupats a partir d'ous sembrats a cinc pots per línia i mantinguts a 17 °C. A cada pot es sembren 100 ous a fi de reduir al mínim la competència larvària i la seva influència sobre la mida de l'ala. D'aquests 20 mascles i 20 femelles mesurats per pot es seleccionaren els 4 mascles i les 4 femelles que presentaven les mides màximes o mínimes, segons es tractés de seleccionar per a ales llargues o per a ales curtes. Un cop seleccionats, es col·locaven els mascles i les femelles en pots ponedors per a recollir-ne els ous.

La pressió de selecció és, doncs, equivalent al 20 %. Les línies han estat seleccionades durant nou generacions. Les anàlisis dels al·loenzims s'han fet a les generacions 3, 6 i 9, a més d'una altra després de 3 o 7 (segons els casos) generacions de selecció natural.

Els valors que donem corresponen a les freqüències obtingudes a l'anàlisi de 100 individus per cada enzim. Malgrat haver-ho estudiat sempre que ha estat possible, no s'ha trobat diferència significativa entre mascles i femelles.

RESULTATS I INTERPRETACIÓ

La resposta correlacionada amb la selecció respecte a un caràcter quantitatiu, a nivell de *loci* individuals, pot ajustar-se a un dels quatre models següents:

a) Que sempre que es seleccioni per a un increment del caràcter augmenti la freqüència d'un al·lel, mentre que si es selecciona per a disminució del caràcter augmenta la freqüència de l'altre al·lel. En aquest cas es pot interpretar que el gen considerat té realment una influència sobre el caràcter seleccionat.

b) Que les respostes considerades a l'apartat a) es produeixin, però no sempre, és a dir, només en algunes línies, però no a totes, i que pugui fins i tot passar exactament el contrari d'altres. Això indicaria que a algunes poblacions en els blocs de gens seleccionats es troba algun al·lel del gen estudiat, però que aquest al·lel pot variar d'una població a l'altra. En definitiva, en aquest cas no es tractaria d'una selecció pel valor en sí mateix d'un determinat al·lel del sistema enzimàtic, sinó del seu arrosegament degut al lligament.

c) Pot passar que la resposta sigui sempre la mateixa (en el sentit que sempre sigui afavorit un mateix al·lel) tant en seleccionar per a augment com per a disminució així com també a les línies control. Això seria una evidència de selecció natural que actuaria malgrat la selecció practicada.

d) Per últim pot passar que les respostes siguin totalment arbitràries i no responguin a cap altra raó més que l'atzar.

En el cas de les Est-6 (quadre 1) sembla clar que es pot interpretar com del tercer tipus, és a dir, degut a selecció natural, ja que totes les línies, el control inclòs, presenten un increment de l'al·lel lent. Els resultats obtinguts no són molt llunyans de la freqüència 0,7 per a aquest al·lel, que KOJIMA i YARBOUGH troben a la majoria de casos a les seves caixes de poblacions i que atribueixen a selecció depenent de les freqüències gèniques.

En el cas de la fosfatasa alcalina larvària (quadre 2) el resultat és semblant, és a dir hi ha una disminució general de l'al·lel lent en benefici de la freqüència del ràpid. Com en el cas de la Est-6, això sembla estar d'acord amb les dades que tenim de poblacions naturals segons les quals són més abundants a aquestes poblacions els al·lells que precisament són seleccionats en el nostre experiment, cosa que corroboraria la interpretació que en aquests casos és la selecció natural la que actua.

També resulta interessant destacar la fixació de l'aHel ràpid produïda a les dues línies de selecció per ales curtes a la PII, com passa a les línies d'ales curtes de la PI per les Lap-D i amb les Xdh. És a dir, de sis línies en les quals s'ha produït fixació o quasi fixació, cinc són de selecció per ales curtes, el que vindria a dir que en aquestes línies es produeix homozigosi tot i que pel fet de no trobar-se el *locus* afectat dins d'una inversió és possible la recombinació.

En el cas de les Lap-D (quadre 3) a totes les línies —exceptuant les d'ales curtes de la PII— es produeix un increment del mateix aHel. Cal dir en aquest cas que la rèplica II hauria d'infectar-se, tal com ho indica el brusc increment de la freqüència de l'aHel ràpid de la generació 6 a la 9 i les mides de l'ala que presenten un destacable retrocés respecte al progrés aconseguit durant la selecció.

Quant a la Xdh (quadre 4), els resultats de PI i de PII són oposats, el que pel moment podríem considerar com un cas de la segona alternativa, es a dir, de l'efecte del lligament d'aquest *locus* enzimàtic amb d'altres gens directament responsables de la longitud de l'ala.

Si ens tornem a fixar en el cas de les Est-6 i l'Aph, resulta interessant el fet que a les línies control es conservin bastant iguals les freqüències dels aHels que als heterozigots de la generació base es trobaven al mateix cromosoma. A falta d'un estudi del desequilibri del lligament amb les noves dades que esperem obtindre, interpretem aquest resultat com una evidència del fet que a la selecció artificial, en especial per a ales curtes, es seleccionen recombinants la freqüència dels quals es mantindria baixa a les línies de control.

La primera conclusió general que sembla deduir-se de les dades presentades és que la resposta correlacionada a la selecció per a la longitud de l'ala, en la freqüència gènica dels sistemes d'alloenzims depèn de les característiques del genotip de la població seleccionada. Aquesta conclusió està basada en el comportament paral·lel de les dues rèpliques de la mateixa població, que s'observa en tots els casos. En general, i per les dades de què disposem fins ara, sembla que la selecció natural sigui el principal factor determinant de les variacions de les freqüències dels aHels estudiats, tot i que en un cas —el de les Xdh— sembla que el lligament amb d'altres gens sigui més important.

Per últim, cal destacar que no s'observa en cap cas la situació a), o sigui que la resposta correlacionada pugui explicar-se per un efecte directe de l'enzim estudiat sobre la longitud de l'ala. De fet, sembla lògic que sigui així, puix que aquesta situació només podria manifestar-se en el cas que l'efecte fos considerable. De no ésser així es pot esperar que el possible efecte quedi emmascarat per d'altres factors, com el lligament amb d'altres gens, la selecció natural, canvis aleatoris, etc.

QUADRE 1. — *Freqüències dels al·lels de la Est-6 a les línies seleccionades per a la longitud de l'ala.*

| | SELECCIÓ PER A ALES LLARGUES | | | | | | | | SELECCIÓ PER A ALES CURTES | | | | | | | | CONTROL | | | | |
|-----|------------------------------|------|--------|------|-------------|------|--------|------|----------------------------|------|--------|------|-------------|----|--------|----|------------|------|-------------|----|----|
| | POBLACIÓ I | | | | POBLACIÓ II | | | | POBLACIÓ I | | | | POBLACIÓ II | | | | POBLACIÓ I | | POBLACIÓ II | | |
| | Rèp. 1 | | Rèp. 2 | | Rèp. 1 | | Rèp. 2 | | Rèp. 1 | | Rèp. 2 | | Rèp. 1 | | Rèp. 2 | | | | | | |
| | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | |
| 0 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 |
| 3 | 28,5 | 71,5 | 31,5 | 68,5 | 38,6 | 61,4 | 19,5 | 80,5 | 47,5 | 52,5 | 50,8 | 49,2 | 33 | 67 | 38 | 62 | 44,5 | 55,5 | 29 | 71 | |
| 6 | 35,1 | 64,9 | 28,5 | 71,5 | 26 | 74 | 13 | 87 | 43,5 | 56,5 | 36 | 64 | 13 | 87 | 41 | 59 | 34,5 | 65,5 | 27 | 73 | |
| 9 | 33,4 | 66,6 | 26 | 74 | 21 | 79 | 18 | 82 | 38 | 62 | 32,5 | 67,5 | 37 | 63 | 58 | 42 | 35,9 | 64,1 | 23 | 77 | |
| 9+7 | 36 | 64 | 23 | 77 | 23 | 77 | 24 | 76 | 41 | 59 | 37 | 63 | 42 | 58 | 45 | 55 | 46 | 54 | 31 | 69 | |

QUADRE 2. — *Freqüències dels al·lels de la Aph-1 a les línies seleccionades per a la longitud de l'ala.*

| | SELECCIÓ PER A ALES LLARGUES | | | | | | | | SELECCIÓ PER A ALES CURTES | | | | | | | | CONTROL | | | | |
|-----|------------------------------|------|--------|------|-------------|------|--------|------|----------------------------|------|--------|------|-------------|----|--------|----|------------|------|-------------|----|----|
| | POBLACIÓ I | | | | POBLACIÓ II | | | | POBLACIÓ I | | | | POBLACIÓ II | | | | POBLACIÓ I | | POBLACIÓ II | | |
| | Rèp. 1 | | Rèp. 2 | | Rèp. 1 | | Rèp. 2 | | Rèp. 1 | | Rèp. 2 | | Rèp. 1 | | Rèp. 2 | | | | | | |
| | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | |
| 0 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 |
| 3 | 57,5 | 42,5 | 51 | 49 | 85,5 | 14,5 | 87,5 | 12,5 | 61,5 | 38,5 | 43,5 | 56,5 | 85 | 15 | 100 | 0 | 57 | 43 | 71 | 29 | |
| 6 | 52,1 | 47,9 | 55,5 | 44,5 | 61 | 39 | 80 | 20 | 69,6 | 30,4 | 48,5 | 51,5 | 100 | 0 | 100 | 0 | 66 | 34 | 75 | 25 | |
| 9 | 64,5 | 35,5 | 68,1 | 31,9 | 74 | 26 | 83 | 17 | 55 | 45 | 51,5 | 48,5 | 100 | 0 | 100 | 0 | 60,5 | 39,5 | 64 | 36 | |
| 9+7 | 78 | 22 | 48 | 52 | 54 | 46 | 79 | 21 | 44 | 56 | 43 | 57 | 100 | 0 | 100 | 0 | 53 | 47 | 59 | 41 | |

QUADRE 3. — *Freqüències dels alhels de la LAP-D a les línies seleccionades per a la longitud de l'ala.*

| | SELECCIÓ PER A ALES LLARGUES | | | | | | | | SELECCIÓ PER A ALES CURTES | | | | | | | | CONTROL | | | |
|-----|------------------------------|------|--------|------|-------------|------|--------|------|----------------------------|----|--------|------|-------------|------|--------|------|------------|------|-------------|------|
| | POBLACIÓ I | | | | POBLACIÓ II | | | | POBLACIÓ I | | | | POBLACIÓ II | | | | POBLACIÓ I | | POBLACIÓ II | |
| | Rèp. 1 | | Rèp. 2 | | Rèp. 1 | | Rèp. 2 | | Rèp. 1 | | Rèp. 2 | | Rèp. 1 | | Rèp. 2 | | | | | |
| | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l |
| 0 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 |
| 3 | 61,8 | 38,2 | 64 | 36 | 55 | 45 | 73,7 | 24,3 | 95 | 5 | 64,6 | 35,4 | 57,1 | 42,9 | 48,5 | 51,5 | 58,9 | 41,2 | 51 | 49 |
| 6 | 76,8 | 23,2 | 67,9 | 32,1 | 70,4 | 29,6 | 81,4 | 17,6 | 100 | 0 | 77,2 | 22,8 | 17,2 | 82,8 | 19,3 | 80,7 | 58,9 | 41,2 | 51 | 49 |
| 9 | 77,5 | 22,5 | 78,5 | 21,5 | 57,5 | 42,5 | 85 | 15 | 100 | 0 | 90,2 | 9,8 | 17,5 | 82,5 | 79,3 | 20,7 | 71,3 | 28,7 | 67,2 | 32,8 |
| 9+7 | 74 | 26 | 60,1 | 39,9 | 62 | 38 | 88 | 12 | 100 | 0 | 93,4 | 6,6 | 34,5 | 65,5 | 69 | 31 | | | 53 | 47 |

QUADRE 4. — *Freqüències dels alhels de la XDH a les línies seleccionades per a la longitud de l'ala.*

| | SELECCIÓ PER A ALES LLARGUES | | | | | | | | SELECCIÓ PER A ALES CURTES | | | | | | | | CONTROL | | | | |
|-----|------------------------------|------|--------|------|-------------|------|--------|------|----------------------------|------|--------|------|-------------|------|--------|------|------------|------|-------------|----|----|
| | POBLACIÓ I | | | | POBLACIÓ II | | | | POBLACIÓ I | | | | POBLACIÓ II | | | | POBLACIÓ I | | POBLACIÓ II | | |
| | Rèp. 1 | | Rèp. 2 | | Rèp. 1 | | Rèp. 2 | | Rèp. 1 | | Rèp. 2 | | Rèp. 1 | | Rèp. 2 | | | | | | |
| | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | r | l | |
| 0 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | |
| 3 | 52,9 | 47,1 | 60,6 | 39,4 | 41,5 | 58,5 | 41,5 | 58,5 | 33,9 | 66,1 | 40,1 | 59,9 | 73,3 | 26,7 | 62,7 | 37,3 | 49,1 | 50,9 | 63 | 37 | |
| 6 | 52,5 | 47,5 | 70,1 | 29,9 | 28 | 72 | 11,5 | 88,5 | 22,1 | 77,9 | 26,2 | 73,8 | 67,5 | 32,5 | 52 | 48 | 49,1 | 50,9 | 63 | 37 | |
| 9 | 57,9 | 42,1 | 73,7 | 26,3 | 30,5 | 69,5 | 41,4 | 58,6 | 12,6 | 87,4 | 12,3 | 87,8 | 87,2 | 12,8 | 67 | 33 | 53,6 | 46,4 | 78 | 22 | |
| 9+7 | 51 | 49 | 89,6 | 10,4 | 35,5 | 64,6 | 34,4 | 65,6 | 22 | 78 | 9,3 | 90,7 | 50,5 | 49,5 | 49,5 | | | | | 65 | 35 |