

**POLIMORFISME CROMOSOMÀTIC EN POBLACIONS
DE *DROSOPHILA SUBOBSCURA*
COLL. DE MADEIRA**

Comunicació presentada el dia 18 de febrer de 1971 pel doctor

ANTONI PREVOSTI

Professor de Genètica a la Facultat de Ciències
de la Universitat de Barcelona

INTRODUCCIÓ

Drosophila subobscura és una petita mosca amb una àrea molt àmplia de distribució, i és molt utilitzada en genètica a causa dels avantatges que presenta en els estudis de genètica de poblacions. A més de la seva gran àrea de dispersió, que permet la diferenciació genètica entre poblacions distants, és una espècie molt poc afectada per l'home en la seva distribució. També facilita el treball en aquesta espècie el fet que sigui molt abundant, per la qual cosa és fàcil d'obtenir-la i utilitzar-la per a estudis de poblacions naturals. D'altra banda té els coneguts avantatges de *Drosophila* per a experimentar en genètica. És criada fàcilment al laboratori i dona en pocs dies generacions nombroses.

Aquesta espècie és comuna gairebé a tot Europa, on manca només a Escandinàvia septentrional i central; hom la troba també a l'Àsia occidental (almenys a Israel, Anatòlia i costa meridional del mar Caspi) i al nord d'Àfrica.

Els seus 5 cromosomes grans presenten tots polimorfisme per inversions. Les diferents ordenacions cromosomàtiques que resulten d'aquestes inversions caracteritzen les poblacions de *D. subobscura*. Hi ha ordenacions que es troben només en certes àrees geogràfiques; altres tenen una distribució molt àmplia i són molt rares les poblacions en què no hi són presents amb freqüències més petites o més grans. Les diferències en aquestes freqüències no solen ésser casuals; en general presenten variacions graduals de tipus clina, a vegades al llarg de considerables distàncies, per exemple des del nord fins al sud d'Europa o des de la Mediterrània occidental fins a l'oriental. Hi ha alguns casos, no obstant això, en què aquestes freqüències estan afectades per factors d'atzar.

L'anàlisi del polimorfisme cromosomàtic a *Drosophila subobscura* ens forneix informació sobre els factors i mecanismes que han determinat i mantenen la diferenciació genètica de les poblacions d'aquesta espècie. Amb aquesta informació hom pretén de contribuir al coneixement dels mecanismes de l'evolució en general.

MATERIAL I MÈTODES

Les dades que anem a presentar es refereixen a dues poblacions de l'illa de Madeira, una de Terreiro da Lutta, a uns 1500 m. d'altitud i l'altra de Cural das Freiras, a només uns 300 m. De la primera han estat analitzats 155 cariotipus, i 86 de la segona. Bé que l'illa de Madeira és petita, hom ha cregut interessant de comprovar si les seves poblacions es troben diferenciades quan estan sotmeses a condicions ecològiques molt diferents com les aquí estudiades.

Com és usual en l'anàlisi del polimorfisme cromosomàtic per inversions a *Drosophila*, en aquest estudi hom ha utilitzat els cromosomes gegants de les glàndules salivals, tenyits amb orceïna acètico-làctica i preparats amb la tècnica d'aixafament.

RESULTATS

A la taula 1 presentem les freqüències, en tants per cent, de les ordenacions cromosomàtiques trobades en els 5 cromosomes polimòrfics, i a les dues poblacions estudiades. Les diferències que hi ha entre les dues poblacions no són significatives en cap cromosoma. Això resta demostrat en aplicar-los la prova de χ^2 . Per tant, les freqüències trobades poden ésser considerades una expressió de les característiques generals del polimorfisme a l'illa de Madeira i no de factors locals que hagin actuat només a la població analitzada.

Únicament en el cromosoma E hom troba un polimorfisme accentuat, amb 3 ordenacions molt freqüents i 2 rares. En els cromosomes A i O hom hi troba 3 ordenacions, una, de molt, la més freqüent. A l'A, una de les altres 2 és poc freqüent però no rara. L'altra de l'A i les altres dues de l'O són rares. En els cromosomes J i U hi ha dues ordenacions; les del cromosoma U són bastant freqüents, i en el J una és molt freqüent i l'altra no gaire.

Té especial interès la comparació de les dades de Madeira amb les de les illes Canàries, que són també incloses en la taula 1. Les característiques generals del polimorfisme, els tipus d'ordenacions cromosomàtiques trobades i les freqüències d'aquestes, llevat del cromosoma E, mostren una notable coincidència. En els dos casos el cromosoma E és molt polimòrfic i els altres molt poc. Les ordenacions cromosomàtiques trobades són les mateixes, amb l'excepció que A_{st} es troba a Madeira i no a Canàries, mentre que $A_{2+3+5+7}$ només ha estat trobada a Gran Canària. L'al-

tra única diferència és que han estat trobats 2 cariotips amb O_{3+4+2} a Madeira i cap a Canàries.

Quant a les freqüències, les ordenacions *standard*, si hom n'exceptua el cromosoma U que no en presenta en cap de les poblacions, tenen freqüències sempre més grans a Madeira. Aquest fet situa les poblacions de Madeira i de Canàries dintre la clina nord-sud que es troba a tot Europa per a les ordenacions *standard*, que augmenten gradualment en freqüència cap al nord.

U_{1+2} és més freqüent que U_{1+2+8} en totes les poblacions, però a Madeira és on la diferència és més petita. En el cromosoma E, bé que es presenten les mateixes ordenacions, les diferències en les freqüències són considerables. E_{st} presenta freqüències a Madeira comparables a les més altes trobades a Canàries. E_{1+2} , que és poc freqüent a Canàries, és l'ordenació més freqüent a Madeira juntament amb $E_{1+2+9+12}$, que és en general la més freqüent a Canàries. $E_{1+2+9+4}$ la segona en freqüència a Canàries, és rara a Madeira. E_{1+2+9} és rara a totes les poblacions.

Les dades que tenim de poblacions més pròximes a les Canàries són les d'una població de Huelva estudiada per de Frutos i una de Tànger analitzada per Gotz. A la taula 2 presentem les dades d'aquestes dues poblacions juntament amb les d'una representativa de Canàries i les de Madeira. Les diferències són considerables, en especial en els cromosomes A i O. Moltes ordenacions presents a les poblacions continentals manquen a les illes macaronèsies, fins i tot algunes que són predominants en aquelles, com O_{3+4+7} , que és la més freqüent del seu cromosoma a Tànger i a Huelva, i com $E_{1+2+9+3}$, que ho és a Tànger.

DISCUSSIÓ

La pobresa en variabilitat genètica és un fenomen molt general a les poblacions de les illes. S'explica especialment per efecte de la deriva genètica, comprenent dintre aquesta l'efecte fundador, és a dir que les poblacions insulars freqüentment han estat originades a partir de molt pocs individus arribats del continent i que porten, per tant, només part de la variabilitat genètica que existeix a les poblacions de procedència. En el cas concret dels polimorfismes cromosomàtics per inversió, això pot ésser comprovat a *Drosophila willistoni* a les Antilles (DOBZHANSKY¹). No obstant això, hom no pot admetre aquest factor per a les poblacions de *Drosophila subobscura* de les illes macaronèsies. La similitud del polimorfisme i la coincidència de les ordenacions cromosomàtiques a Canàries i a Madeira és present a tots 5 cromosomes. Això permet d'excloure l'atzar com a factor condicionador de les característiques del polimorfisme d'aques-

TAULA II

Comparació de les freqüències de les ordenacions cromosomàtiques a les illes macaronèsies amb les de poblacions continentals (freqüències en tants per cent)

	Esperanza (n=164)	Terreiro da Lutta (n=155)	Huelva (n=146)	Tànger (n=38)
A _{st}	—	11,3	36,6	10,5
A ₁	—	—	—	5,3
A ₂	100	87,3	63,4	52,6
A ₂₊₆	—	1,4	—	26,3
A ₁₊₂₊₃	—	—	—	5,3
J _{st}	—	15,4	28,1	2,6
J ₁	100	84,6	71,9	97,4
U ₁₊₂	75	66,2	44,4	42,1
U ₁₊₂₊₈	25	33,8	55,5	57,9
E _{st}	14,6	23,2	19,4	5,3
E ₁₊₂	9,1	36,1	17,4	10,5
E ₁₊₂₊₉	4,3	1,9	9,7	—
E ₁₊₂₊₉₊₃	—	—	—	39,5
E ₁₊₂₊₉₊₄	29,3	1,3	9,7	21
E ₁₊₂₊₉₊₁₂	42,7	37,4	40,3	23,7
E ₈	—	—	3,5	—
O _{st}	—	6,5	4,5	5,3
O ₃₊₄	100	93,5	11,6	23,7
O ₃₊₄₊₁	—	—	0,7	—
O ₃₊₄₊₂	—	—	—	2,6
O ₃₊₄₊₇	—	—	73,3	44,7
O ₃₊₄₊₈	—	—	6,2	21
O ₃₊₄₊₈₊₇	—	—	—	2,6
O ₃₊₄₊₂₂	—	—	1,4	—
O ₇	—	—	2	—

tes poblacions. En tot cas l'atzar podria explicar les diferències en les freqüències de les ordenacions del cromosoma E, freqüències que d'altra banda també presenten diferències significatives dintre les poblacions canàries. Però, en termes generals, cal pensar en factors comuns, que actuïn

igualment en tots dos casos. Pel que sabem fins ara, el factor determinant no sembla ésser una relació amb les poblacions continentals actuals, car ja hem assenyalat les considerables diferències amb Huelva i Tànger. En aquest sentit resta a veure, no obstant això, com són les poblacions del sud del Marroc.

Seguint pensant en factors històrics, podem considerar les condicions biogeogràfiques de les illes macaronèsies, que han afavorit la conservació de nombrosos relictos evolutius. Atès que les ordenacions cromosomàtiques trobades a Canàries i a Madeira són de les més primitives dins la filogènia de cada cromosoma, queda doncs com un problema obert la relació que això pugui tenir amb les esmentades condicions biogeogràfiques.

D'altra banda, podem pensar en factors adaptatius. És evident que les condicions ambientals són molt semblants a Canàries i a Madeira, i que poden conduir a semblances genètiques per selecció adaptativa. Si fos així, això no obstant, no sols caldria explicar la coincidència de les ordenacions presents, sinó també la poca variabilitat d'ordenacions en tots els cromosomes menys en l'E. És característic de les poblacions marginals tenir nivells baixos de polimorfisme cromosòmic. Les illes macaronèsies ocupen una posició marginal dintre l'àrea de distribució de *Drosophila subobscura*, però, en canvi, llurs condicions ecològiques no són les típiques de les poblacions marginals. No són condicions en el límit de les que permeten la supervivència de l'espècie. Al contrari, les poblacions són denses i es desenvolupen en condicions millors que, per exemple, al nord d'Àfrica i a l'àrea mediterrània en general, on hi ha llargs períodes a l'hivern i a l'estiu en què l'espècie és inactiva a causa de les condicions ambientals adverses. No és així a les illes macaronèsies.

A part això, qualsevol interpretació de tipus adaptatiu ha d'explicar per què en aquestes poblacions un cromosoma conserva un polimorfisme considerable, mentre que altres no. Aquesta dificultat no és insuperable, però és més petita en una explicació de tipus històric. Sembla que els polimorfismes limitats a un sol cromosoma, com el de *Drosophila pseudoobscura*, són menys evolucionats que els que afecten més elements del cariotipus. En aquest sentit les poblacions de *Drosophila subobscura* de les illes macaronèsies semblen tenir un polimorfisme més primitiu que en altres àrees de la seva distribució geogràfica.

BIBLIOGRAFIA

1. DOBZHANSKY, TH. — *Genetics of natural populations, XXVI: Chromosomal variability in island and continental populations of «Drosophila willistoni» from Central America and the West Indies.* «Evolution», 11: 280-293 (1957).