

---

ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI  
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

# RENDICONTI

---

MARIO CARFAGNA, ANGELA SOLIMA

**Diverso grado di eterosi e di coadattamento per i cromosomi II e III ricavati da un ceppo normale di laboratorio di *Drosophila melanogaster* ed introdotti in altri ceppi**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 33 (1962), n.3-4, p. 158–163.*

Accademia Nazionale dei Lincei

[http://www.bdim.eu/item?id=RLINA\\_1962\\_8\\_33\\_3-4\\_158\\_0](http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1962_8_33_3-4_158_0)

L'utilizzo e la stampa di questo documento digitale è consentito liberamente per motivi di ricerca e studio. Non è consentito l'utilizzo dello stesso per motivi commerciali. Tutte le copie di questo documento devono riportare questo avvertimento.

---

*Articolo digitalizzato nel quadro del programma  
bdim (Biblioteca Digitale Italiana di Matematica)  
SIMAI & UMI*

<http://www.bdim.eu/>

**Genetica.** — *Diverso grado di eterosi e di coadattamento per i cromosomi II e III ricavati da un ceppo normale di laboratorio di Drosophila melanogaster ed introdotti in altri ceppi*<sup>(\*)</sup>. Nota<sup>(\*\*)</sup> di MARIO CARFAGNA e ANGELA SOLIMA, presentata dal Corrisp. G. MONTALENTI.

L'eterosi, com'è noto, è quel fenomeno che consiste nella maggiore idoneità biologica della condizione eterozigote rispetto ad ambedue le condizioni omozigoti. Individuata e studiata in molteplici organismi (v. per rassegna J. W. Gowen<sup>(1)</sup>), ha trovato ampia dimostrazione negli studi popolazionistici su *Drosophila*, sia in natura sia in laboratorio. Classici in questo campo i lavori di Dobzhansky<sup>(2)</sup> che dimostrò, in *Drosophila pseudobscura*, eterosi per particolari ordinamenti genici dovuti ad inversioni. Eterosi per fattori sfavorevoli o addirittura letali fu da diversi autori dimostrata in *Drosophila melanogaster*; rimandiamo ad un nostro precedente lavoro (Carfagna e Solima<sup>(3)</sup>) per una rassegna bibliografica sull'argomento.

Se un cromosoma marcato da un gene letale e proveniente da un ceppo diverso viene introdotto a bassissima frequenza iniziale in una popolazione di laboratorio e la sua frequenza aumenta rapidamente in un primo momento, dobbiamo considerare che ciò sia effetto di eterosi. Che si tratti effettivamente di eterosi e non di altro fenomeno possiamo dedurlo sia valutando la rapidità con cui si realizza l'aumento di frequenza del marcatore, sia seguendo l'ulteriore destino di questo con il passare delle generazioni. Infatti la ricombinazione, rompendo l'individualità del cromosoma marcato introdotto, finirà col fare scomparire l'apparente vantaggio selettivo del fattore letale marcatore. Ben diversamente varierebbe la frequenza del fattore letale se fosse in causa non l'eterosi, ma un processo di coadattamento. Questo fenomeno, secondo la definizione che ne dà il Dobzhansky<sup>(4)</sup>, presuppone un processo selettivo e quindi non può che manifestarsi tardivamente. A meno che i due complessi allelici in eterozigosi non siano soltanto apparentemente isolati e viceversa già preesista per essi un certo grado di coadattamento.

All'indagine su questi problemi di genetica di popolazione abbiamo voluto aggiungere questo nostro contributo sperimentale.

(\*) Lavoro eseguito nell'Istituto di Genetica della Università di Napoli negli anni 1959-60 con contributo della Rockefeller Foundation.

(\*\*) Pervenuta all'Accademia il 10 settembre 1962.

(1) J. W. GOWEN (editor), *Heterosis*, Ames, Iowa (1952).

(2) TH. DOBZHANSKY, *Genetics and the Origin of Species*, 3<sup>a</sup> ed., New York (1951).

(3) M. CARFAGNA e A. SOLIMA, «Atti V Conv. Ass. Genet. Ital.», 5, 101-112 (1960).

(4) TH. DOBZHANSKY, *Mendelian populations and their evolution*, in «Genetics in the 20th Century», ed. L. C. Dunn, New York (1951).

## MATERIALE E METODO.

Sono state allestite 12 popolazioni artificiali di *Drosophila melanogaster* seguendo la tecnica di allevamento descritta da A. A. Buzzati-Traverso<sup>(5)</sup>. La temperatura ambiente, per tutta la durata dell'esperimento, è stata mantenuta a  $25^{\circ} \pm 1$  C. Si sono adoperati tre normali ceppi di laboratorio fin'allora allevati in « cultura di massa » e precisamente il *Canton*, l'*Oregon* ed il *Bisignano*. Ognuno di questi tre ceppi ha fornito gli individui di partenza per 4 popolazioni. Si aspettava quindi che le 12 popolazioni così allestite raggiungessero l'equilibrio numerico per il massimo affollamento consentito dall'ambiente. Tale equilibrio era raggiunto a livelli diversi per i tre ceppi ed esattamente a 1200 individui, come valore medio, nelle 4 popolazioni da *Canton*, a 1700 nelle 4 popolazioni da *Oregon* ed a 2200 nelle 4 da *Bisignano*. La differente idoneità biologica che in tal modo i tre ceppi hanno dimostrato di possedere, è forse spiegabile con il diverso grado di inincrocio esistente in ciascuno di essi. Infatti, per quanto il ceppo di laboratorio sia allevato in « cultura di massa », l'aumento nel tempo dell'omozigosi per inincrocio è inevitabile. Effettivamente il più vigoroso dei tre ceppi, il *Bisignano*, è stato allevato in laboratorio per molto minor tempo che non gli altri due, essendo più recente la sua cattura in natura.

A sostegno di tale ipotesi citiamo il lavoro di Nicoletti e Solima<sup>(6)</sup> in cui l'aumento numerico di popolazioni di *Drosophila melanogaster* fu trovato in certo grado proporzionale alla efficienza riproduttiva delle popolazioni e questa a sua volta correlata al grado di eterozigosi.

Ad equilibrio numerico raggiunto, si introducevano in 6 popolazioni, 2 per ognuno dei tre ceppi, in ciascuna da 6 a 14 ♀♀ vergini marcate dal fattore dominante letale *Stubble* (*Sb*), la cui frequenza iniziale risultava 0,27-0,28 %. Nelle altre 6 popolazioni, suddivise allo stesso modo, si introducevano da 6 a 14 ♀♀ vergini marcate dal fattore dominante letale *Plum* (*Pm*), la cui frequenza iniziale risultava 0,27-0,29 %. Ambedue i marcatori adoperati sono letali allo stato omozigote, ma poiché determinano modificazioni fenotipiche allo stato eterozigote sono stati definiti « dominanti » letali. Il fenotipo dello eterozigote *Pm*/+ consiste in una pigmentazione rosso-bruno dell'occhio, mentre il fenotipo dell'eterozigote *Sb*/+ è rappresentato da una peculiare smozzicatura delle setole che sono ridotte ad una lunghezza metà della normale. Il fattore *Pm*, localizzato sul II cromosoma, è associato ad una lunga inversione che rende eccezionale, ma possibile, lo scambio. Il fattore *Sb*, del III cromosoma, non è normalmente associato a inversione. Le ♀♀ marcate con *Pm* e con *Sb* provenivano da un unico ceppo di « letali bilanciati »

(5) A. A. BUZZATI-TRAVERSO, « Mem. Ist. Ital. Idrobiol. Marco De Marchi », 3, 67-86 (1947).

(6) B. NICOLETTI e A. SOLIMA, « Convegno A.G.I. 1957, Suppl. Ric. Scientifica », anno 29° (1959).

esistente in laboratorio e incrociato per tre generazioni con individui prelevati da un ceppo normale, diverso dai tre che erano stati utilizzati per l'allestimento delle popolazioni, e cioè il *Roma*. Quindi le ♀♀ marcate introdotte nelle popolazioni non differivano dagli individui che già le componevano per la sola presenza del fattore *Sb* o *Pm*, ma presumibilmente per molta parte dell'intero patrimonio genetico.

Ogni 14 giorni, corrispondenti all'incirca alla durata di una generazione, veniva preso nota del numero totale di individui componenti ciascuna popolazione, del numero dei mutanti rispettivamente *Sb* o *Pm* e venivano calcolate le frequenze di questi fattori letali.

#### OSSERVAZIONI

Nella fig. 1 si possono seguire le variazioni della frequenza del fattore letale *Sb* in sei popolazioni sperimentali, due per ciascuno dei tre ceppi studiati.

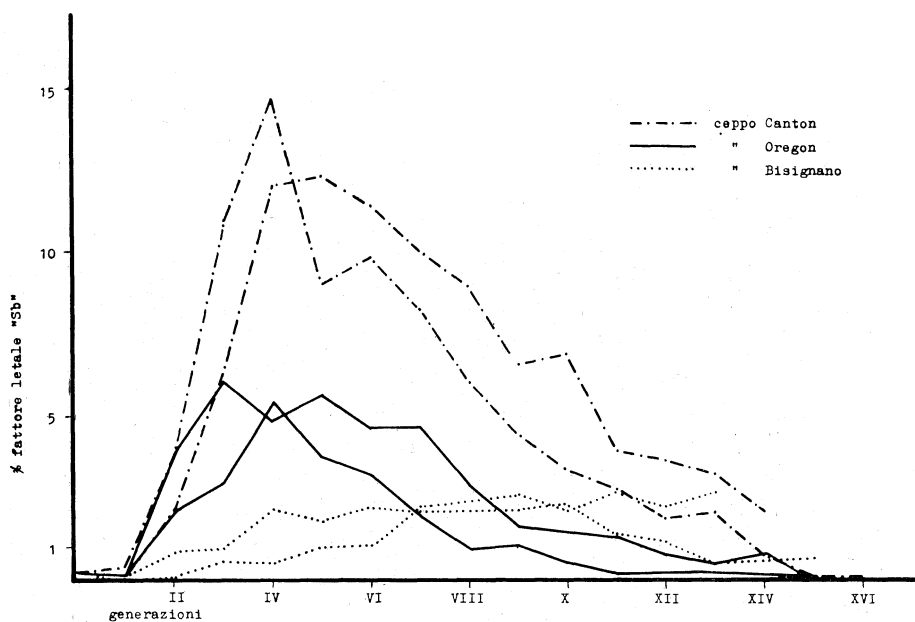


Fig. 1. — Curve di frequenza del fattore letale "Sb" in popolazioni artificiali di *Drosophila melanogaster*.

Come immediatamente si rileva, la frequenza del fattore *Sb* aumenta considerevolmente, durante le prime generazioni, nelle due popolazioni ricavate dal ceppo *Canton*, per diminuire quindi progressivamente, fin quasi a scomparire del tutto, almeno in una delle due che è stata seguita per 16 generazioni.

Nelle due popolazioni dal ceppo *Oregon*, la massima frequenza raggiunta dal fattore *Sb* è stata inferiore a quella osservata nelle due popolazioni *Canton*, ma anche in questo caso si è avuta una rapida ascesa iniziale e successivamente una progressiva, lenta diminuzione, fino alla completa scomparsa avvenuta alla XV generazione.

Nelle due popolazioni dal ceppo *Bisignano*, manca il rapido aumento iniziale, ma la frequenza di *Sb* sale lentamente ad un livello superiore a quello bassissimo di partenza e si mantiene, più o meno stabilmente, su di esso, nel tempo in cui, viceversa, nelle altre popolazioni si assiste ad una progressiva diminuzione.

Nella fig. 2 sono riportate le variazioni di frequenza del fattore letale *Pm* nelle altre sei popolazioni sperimentali studiate.

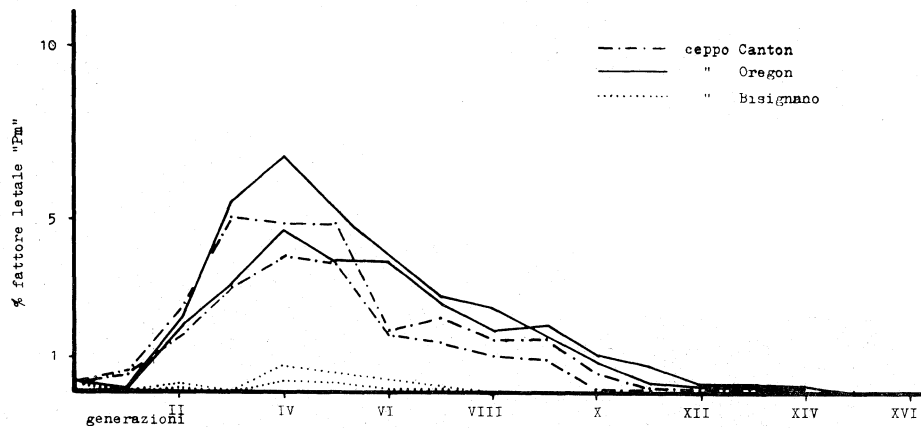


Fig. 2. - Curve di frequenza del fattore letale *Pm* in popolazioni artificiali di *Drosophila melanogaster*

In quattro popolazioni, le due ricavate dal ceppo *Canton* e le due dal ceppo *Oregon*, il fattore *Pm* raggiunge, nel giro delle sole 4 prime generazioni, all'incirca lo stesso livello di frequenza massima. Durante le successive dieci generazioni si osserva una lenta e progressiva diminuzione della frequenza del fattore *Pm* fino alla sua completa eliminazione.

Nelle due popolazioni dal ceppo *Bisignano* non si può dire che vi sia stato un reale aumento di frequenza, ma si ritrovava soltanto qualche individuo mutato fino a non oltre la X generazione.

#### DISCUSSIONE

L'immediato e rapido aumento di frequenza sia del fattore *Sb*, sia del fattore *Pm* nelle quattro popolazioni dai ceppi *Canton* ed *Oregon* non può attribuirsi ad altro che a effetto di eterosi. Tale effetto non può essere dovuto al letale marcatore, poiché in tal caso non si spiegherebbe la successiva diminuzione di frequenza di questo, ma ad un numero più o meno elevato di alleli non visibili di altri loci rispettivamente del II o III cromosoma. Possiamo

quindi meglio considerare il fenomeno alla base dell'aumento di frequenza dei cromosomi II e III marcati, come «lussureggiamento» nel significato che a questo termine dà il Dobzhansky. Che non si sia trattato in questo caso di eterosi consecutiva a coadattamento possiamo dedurlo dal fatto che con il passare delle generazioni, per effetto sia della ricombinazione, sia della selezione, l'iniziale vantaggio del marcatore progressivamente diminuisce fino ad annullarsi. Analoghe considerazioni le abbiamo trovate in un recente lavoro di H. L. Carson (7).

Queste interpretazioni ci sembrano maggiormente convalidate dai dati già raccolti da altri Autori e da noi stessi (*l.c.*) sul comportamento di fattori dominanti letali in popolazioni. G. Morpurgo e M. Russi (8) e G. Morpurgo (9) studiando il comportamento in popolazione degli stessi due letali *Sb* e *Pm*, oltre ad un terzo letale, il *Glued*, trovarono che la curva di eliminazione di uno di essi, il *Pm*, si manteneva costantemente al disopra della teorica calcolata per un letale, per un chiaro effetto di eterosi sostenuta dalla lunga inversione associata al *Pm*. Il fattore *Sb*, in quell'ambiente genotipico, mostrava solo un debole effetto di eterosi. Noi stessi trovammo (*l.c.*) eterosi e di grado maggiore per il fattore *Sb* che raggiungeva la condizione di equilibrio ad una frequenza intorno al 14%. I dati qui presentati sempre relativi al fattore *Sb*, ma il cui comportamento è stato seguito contemporaneamente in popolazioni costituite da ceppi selvatici di diversa provenienza geografica, dimostrano che l'effetto di eterosi non è dovuto al letale di per sé che, in due casi, popolazioni dai ceppi *Canton* e *Oregon*, in luogo di stabilizzarsi sugli alti livelli di frequenza in un primo tempo raggiunti viene completamente eliminato. Le stesse considerazioni valgono per il fattore *Pm* che viene eliminato, più o meno rapidamente, in tutti e tre i ceppi da noi studiati. Inoltre, indagando sulle ragioni della improvvisa scomparsa del comportamento eterotico in primo tempo presentato dal fattore dominante letale *Curly* (*Cy*), sempre in popolazioni artificiali, si potè dimostrare (Carfagna e coll. (10)) che ciò era dovuto a modificazioni del genotipo in competizione e cioè dello omozigote normale che per effetto della protratta selezione era divenuto più idoneo dell'eterozigote *Cy*/+.

Il fatto che la massima frequenza raggiunta dal cromosoma II o dal III marcati sia stata diversa a seconda della provenienza della popolazione in cui questi erano introdotti, può trovare una spiegazione nelle considerazioni che seguono. È noto che un dato allele che indichiamo con *a* può presentare eterosi quando in eterozigosi con un altro allele *a'* e non presentarla affatto o soltanto in misura minore se in eterozigosi con un terzo allele *a''*.

Colpisce particolarmente nel nostro caso la notevole differenza di comportamento del II cromosoma, marcato da *Pm*, nelle popolazioni derivate da

(7) H. L. CARSON, « Evolution », 15, 498-509 (1961).

(8) G. MORPURGO e M. RUSSI, Atti I Riunione A.G.I., « La Ric. Scient. », 25, 49-54 (1955).

(9) G. MORPURGO, « Rend. Accad. Naz. Lincei », ser. VIII, 17, 394-401 (1954).

(10) M. CARFAGNA, A. SOLIMA, E. CIOFFI e A. VIRZO, « Rend. Accad. Naz. Lincei », ser. VIII, 28, 1-9 (1960).

*Canton* e da *Oregon* da una parte ed in quelle da *Bisignano* dall'altra. In queste ultime infatti non si riscontra nessun effetto di eterosi, anzi al contrario il cromosoma marcato viene rapidamente eliminato senza aver raggiunto livelli che possano far pensare ad un sia pure iniziale vantaggio selettivo. Si è già detto che il ceppo *Bisignano* da noi impiegato è differenziato dagli altri due da una più recente cattura in natura e quindi presumibilmente da un maggior grado di eterozigosi che è denunciata anche dalla sua maggiore idoneità biologica. In questo ceppo pertanto preesisteva una eterozigosi coadattativa che viceversa era stata in parte annullata da maggiore incrocio negli altri due ceppi, *Canton* ed *Oregon*. È pertanto spiegabile che gli alleli provenienti in parte dal ceppo *Roma* ed in parte dal ceppo di letali bilanciati e recati dal cromosoma marcato abbiano realizzato una vantaggiosa condizione eterozigote nei ceppi ad alto grado di omozigosi, mentre ciò non si sia verificato in un ceppo eterozigote meglio coadattato.

Quanto precede apparentemente contrasta con l'osservazione del comportamento del cromosoma III marcato da *Sb* introdotto nelle popolazioni dallo stesso ceppo *Bisignano*. Infatti in questo caso, come si è visto, manca l'eterosi iniziale mentre si verifica un lento e successivo aumento della frequenza del fattore *Sb*. Sembra giustificato interpretare ciò in termini di coadattamento selettivo ad un grado, per così dire, maggiore di quello preesistente. Immaginiamo che la situazione preesistente sia del tipo eterozigosi coadattativa  $a/a'$  e che il nuovo allele introdotto  $a''$  dia eterosi di grado maggiore con uno dei due, ma non con l'altro. L'effetto sarà manifesto non immediatamente, in maniera esplosiva, ma soltanto allorquando un processo selettivo avrà eliminato dalla popolazione l'allele  $a'$ . Una tale condizione, non limitata ad un solo locus come per esemplificare abbiamo ipotizzato, ma a molti loci e con la possibilità di interazione fra questi, ci può rendere conto di quanto debba essersi verificato.

La successiva diminuzione della frequenza dei fattori letali, nelle popolazioni in cui essa si è verificata, è da attribuirsi alla ricombinazione che rompendo l'interezza del cromosoma introdotto ha progressivamente diminuito il numero di alleli in eterozigosi associati al marcatore. Poiché si è detto che il fattore *Pm* è associato ad una lunga inversione, mentre ciò non si verifica per il fattore *Sb*, ci attendevamo una maggiore persistenza dell'effetto di eterosi per il II cromosoma che non per il III. Questa differenza non è stata sperimentalmente osservata nelle nostre popolazioni. A spiegazione di ciò siamo indotti a pensare che il vantaggio selettivo della condizione eterozigote sulla omozigote sia di maggiore entità per il III cromosoma che non per il II, almeno nel nostro materiale genotipico. In effetti se questa fosse l'esatta interpretazione dei nostri dati, essa sarebbe una ulteriore prova a favore della già segnalata maggiore importanza della informazione genetica contenuta nel III cromosoma che, per altro, avrebbe anche una maggiore lunghezza (v. Demerec<sup>(11)</sup>).

(11) M. DEMEREC, *Biology of Drosophila*, pp. 13-16, New York (1960).