
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

RENDICONTI

RODOLFO COSTA, GIAN ANTONIO DANIELI, CLARA
BETTIN

Un contributo all'analisi della struttura genetica di popolazioni naturali di *Drosophila*

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 60 (1976), n.3, p. 309–314.*
Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1976_8_60_3_309_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. — *Un contributo all'analisi della struttura genetica di popolazioni naturali di Drosophila* (*). Nota di RODOLFO COSTA, GIAN ANTONIO DANIELI e CLARA BETTIN, presentata (**) dal Corrisp. B. BATTAGLIA.

SUMMARY. — The genetic structure of *Drosophila simulans* wild populations is studied by accurate sampling of the breeding sites and analysis of Est-6 polymorphism.

The results suggest that the sampled population is subdivided into several smaller entities. Each micropopulation corresponds roughly to a breeding site. In each of them the low mobility of flies leads to inbreeding conditions. The internal mobility of the population is lowered by the presence of natural barriers: even very small differences in the breeding site characteristics (i.e. 50 cm differences in depth) can be a strong limiting factor.

Il concetto di struttura di una popolazione naturale coinvolge la conoscenza di due fondamentali parametri: la dimensione effettiva della popolazione e la probabilità di un incrocio tra i vari individui, entrambi sotto l'influenza sia di fattori estrinseci (come la temperatura, il cibo, lo spazio disponibile, ecc.) che di fattori intrinseci (come il genotipo). I numerosissimi studi di genetica di popolazioni di *Drosophila* (vedi la monografia di P. A. Parsons, 1973 [5]) sono stati in genere compiuti con l'ausilio di marcatori morfologici o cromosomici.

Recentemente le tecniche di analisi della variabilità genetica in corrispondenza di singoli loci hanno consentito di affrontare il problema con una metodologia ed una angolatura diverse. Sono stati così messi in luce fenomeni prima ignoti come ad esempio la selezione dipendente dalla frequenza (Kojima e Yarbrough, 1967 [4]) e la selezione dipendente da substrati chimici specifici (Gibson, 1970 [3]). Non è stato invece molto sfruttato finora l'artificio di utilizzare mutanti elettroforetici come marcatori in studi sulla struttura genetica delle popolazioni naturali di *Drosophila*. Viene presentata in questa Nota un esempio di tale possibilità. Ricerche precedenti (Danieli G. A., Costa R. e Rodinò E., 1975 [1]) compiute sul polimorfismo del locus Esterasi 6 in *Drosophila melanogaster* avevano portato alla formulazione dell'ipotesi di un ciclico rimescolamento della popolazione. Ciascuna popolazione sarebbe in realtà, formata per la massima parte dell'anno da diverse micropopolazioni praticamente separate fra loro e caratterizzate da un certo grado di incrocio. Soltanto con l'avvento delle condizioni ottimali, in corrispondenza delle quali si ha un enorme aumento della dimensione della popolazione, si realizzerebbero condizioni di panmissia; successivamente il collo di bottiglia invernale, riducendo drasticamente il numero di individui, ricreerebbe le condizioni di suddivisione della popolazione in più nuclei isolati tra loro.

(*) Ricerca compiuta presso l'Istituto di Biologia Animale dell'Università di Padova.

(**) Nella seduta del 13 marzo 1976.

Tale ipotesi si basava sul classico concetto di Wright (1943 [8]) secondo cui la specie è suddivisa in unità parzialmente isolate e quindi capaci di una certa evoluzione indipendente. Si è voluto verificare la validità dell'ipotesi formulata [1] seguendo in natura, prima dell'esplosione numerica della popolazione (prima settimana di settembre), un campionamento molto accurato e completo di una piccola area, cioè raccogliendo tutti gli individui provenienti dai diversi siti di deposizione presenti nello stesso momento nell'area considerata. È stato scelto a tale scopo un vigneto isolato, sito in località Belvedere di Barbarano (Vicenza).

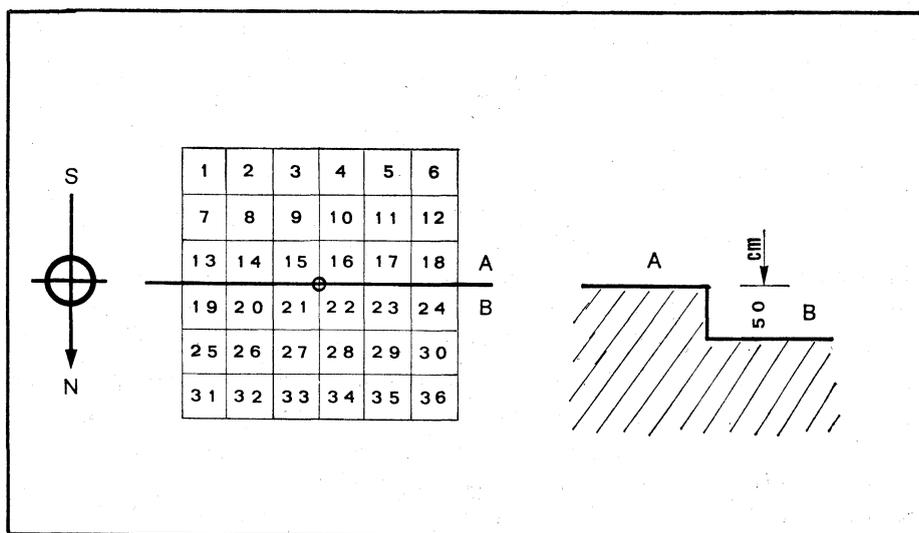


Fig. 1. - Caratteristiche e delimitazioni dell'area in cui è stato effettuato il campionamento.

In esso il terreno era stato dissodato di recente ed era quindi privo di vegetazione; nel vigneto esistevano, disposti in modo irregolare e distanti tra loro, alcuni alberi di fico con frutti alla fine della maturazione. Numerosi altri frutti caduti spontaneamente giacevano sul terreno. L'area corrispondente alla zona in cui si trovavano i frutti appartenenti ad un albero isolato è stata delimitata e suddivisa in quadrati di 50 cm di lato (fig. 1). Ciascun frutto è stato raccolto dal terreno e posto in singoli flaconi di vetro a fondo piatto da 250 ml che, tappati con cotone, sono stati poi portati in laboratorio e qui lasciati a temperatura ambiente per permettere lo sviluppo delle uova e delle larve presenti nei frutti stessi al momento della raccolta. Alla schiusa delle pupe gli adulti venivano classificati ed i soli maschi venivano conservati in freezer -30°C per essere successivamente analizzati mediante elettroforesi [1] in quanto per le femmine è impossibile discriminare tra le specie *simulans* e *melanogaster* se non analizzandone la discendenza.

Sono stati campionati in totale 101 frutti giacenti nell'area esaminata (9 mq). Da 25 di essi si sono sviluppati individui per un totale di 1066 maschi e 1156 femmine; i maschi appartenevano tutti alla specie *Drosophila simulans*.

Benché le ipotesi da noi formulate si riferissero alla specie *Drosophila melanogaster*, si è pensato di procedere egualmente all'analisi ritenendo che i risultati dell'esperimento sarebbero stati comunque utili dal momento che le due specie, oltre a presentare notevoli somiglianze, coesistono negli stessi habitat e presentano analoghi andamenti stagionali delle dimensioni della popolazione. In fig. 2 è riportata la distribuzione degli individui maschi sviluppati, a partire dai siti di deposizione campionati, nel reticolo considerato.

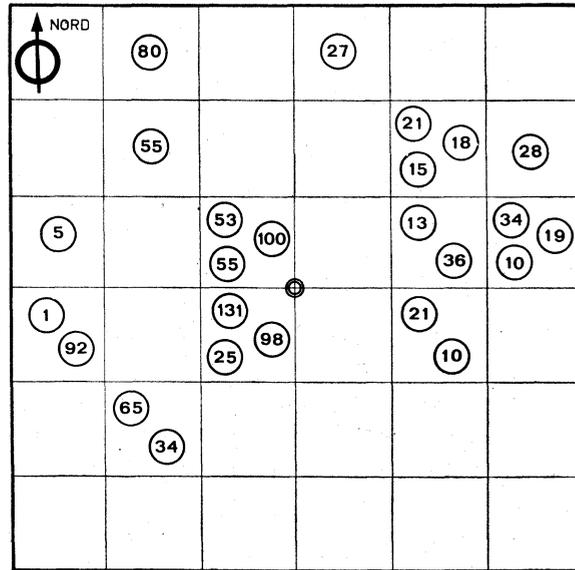


Fig. 2. - N. di individui maschi sviluppati a partire dai singoli frutti raccolti nel reticolo considerato.

Alleli	Mobilità elettroforetica	Frequenze geniche	Corrispondenti alleli del locus Est-6 in <i>Drosophila melanogaster</i>
A	0,86	0,0004	VS
B	I	0,3334	S
C	1,04	0,1052	—
D	1,08	0,0111	F
E	1,13	0,5250	F'
F	1,21	0,0222	VF
G	1,73	0,0009	—
H	1,86	0,0014	—

Fig. 3. - Mobilità elettroforetica e frequenze geniche delle diverse forme alleliche del locus Est-6 in *Drosophila simulans*. Nell'ultima colonna sono riportate le forme alleliche dello stesso sistema in *Drosophila melanogaster*.

L'analisi elettroforetica condotta su tali individui ha confermato la presenza delle forme alleliche già note (Zamburlini, 1971 [6]) ed ha rivelato l'esistenza di nuove varianti elettroforetiche presumibilmente alleliche.

In fig. 3 sono riportate le velocità relative all'allele B, il confronto con le varianti alleliche dello stesso sistema in *Drosophila melanogaster* e le frequenze di ciascun allele calcolate sul campione analizzato.

TABELLA I.

Test per l'equilibrio di H.W. nella popolazione studiata (considerando soltanto gli alleli più frequenti).

Il χ^2 per l'omogeneità è stato calcolato per verificare il rapporto tra genotipi omozigoti osservati ed attesi.

GENOTIPI	BB	CC	EE	BE	BC	CE
Osservat	125	101	329	408	2	10
Attesi	111,65	11,73	296,76	364,05	72,38	117,41

L'analisi delle frequenze genotipiche rivela un eccesso significativo di genotipi omozigoti (Tabella I), ciò è in accordo con quanto abbiamo sempre osservato in *Drosophila melanogaster* quando la dimensione della popolazione è ancora limitata e costituisce un probabile indizio di inincrocio. Si è poi voluto verificare l'omogeneità del campione, confrontando le frequenze genotipiche degli alleli più frequenti nelle « metà nord e sud » e rispettivamente in quelle « est ed ovest » (Tabella II), in quanto la presenza di un dislivello di circa 50 cm posto esattamente a metà tra le parte nord e la parte sud poteva costituire un ostacolo alla circolazione delle femmine gravide e creare quindi una reale discontinuità tra i siti di deposizione. Nel primo confronto il χ^2 è altamente significativo ($\chi^2 = 97,40$ $P < 0,001$) mentre nel secondo la differenza non è significativa ($\chi^2 = 7,41$ $0,20 < P < 0,30$).

TABELLA III.

χ^2 per l'omogeneità del campione analizzato (vengono considerati solo gli alleli più frequenti)

GENOTIPI	BB	CC	EE	EE	BC	CE
Metà Nord	80	97	149	193	0	7
Metà Sud	45	4	180	215	2	3
χ^2 118,79 $P < 0,001$						
Metà Est	34	26	68	89	0	5
Metà Ovest	91	75	261	319	2	5
χ^2 7,60 $0,20 < P < 0,30$						

Questi risultati indicano che una barriera del tipo descritto limita effettivamente la mobilità interna della popolazione. È inoltre presumibile che, anche in assenza di ostacoli naturali, la presenza di adatti siti di deposizione distanti tra loro (in questo caso i singoli frutti) costituisca un fattore limitante la mobilità interna degli individui costituenti la popolazione.

TABELLA III.

Distribuzione delle frequenze geniche degli alleli più frequenti negli individui originati da singoli frutti.

Campione (*)	N. di individui	Frequenze geniche		
		B	C	E
2	80	0,3375	0,0250	0,5687
8	55	0,3454	0,0727	0,5363
15	53	0,5094	0,0849	0,3867
15 I	100	0,2050	0,6250	0,1650
15 III	55	0,3363	—	0,6181
17 V	36	0,2916	—	0,7083
18 III	34	0,3088	0,4558	0,2205
19 II	92	0,3260	—	0,6467
21	131	0,3129	0,0267	0,6450
21 III	98	0,3316	—	0,6530
26	63	0,3307	0,0384	0,6004
26 IV	34	0,2941	0,0294	—

(*) I numeri arabi si riferiscono alla posizione nel reticolo, i numeri romani indicano il n. progressivo dei campioni raccolti all'interno di ciascun quadrato.

Infatti l'analisi delle distribuzioni delle frequenze geniche degli alleli più frequenti eseguita sugli individui originati da ogni singolo frutto (Tabella III), concorda pienamente con questa ipotesi. In condizioni naturali, data la distribuzione casuale sul territorio dei possibili siti di deposizione e data la scarsa mobilità degli adulti, assume notevole importanza l'effetto del fondatore e si creano i presupposti per fenomeni di deriva a livello dei diversi nuclei di popolazione. Inoltre nell'ambito di ciascun sito di deposizione l'affollamento larvale determina molto probabilmente condizioni di competizione, di selezione dipendente dalla frequenza e presumibilmente anche dal substrato.

La scarsa mobilità degli adulti di *Drosophila* risulta da diversi studi effettuati su varie specie (Dobzhansky, Wright 1943 [2]; Wallace 1966-68 [7]). Nel corso delle nostre ricerche, un esperimento di dispersione compiuto su *Drosophila melanogaster* (dati non pubblicati) usando come marcatore un mutante elettroforetico (Est-6 VF) ha dato risultati in accordo con quelli ottenuti dagli Autori citati. Tale esperimento ha inoltre messo in evidenza che anche deboli pendenze del terreno (7% nelle condizioni studiate), costituiscono, nonostante l'omogeneità dell'habitat, ostacoli alla dispersione casuale degli individui.

Concludendo, i risultati presentati in questa Nota sono in accordo con il modello da noi proposto sulla struttura genetica delle popolazioni naturali di *Drosophila* nei nostri climi. Piccoli ostacoli di natura fisica come dislivelli, pendenze del terreno e la distribuzione discontinua dei siti di deposizione creano condizioni variabili di isolamento che certamente giocano un ruolo molto importante nella dinamica delle frequenze geniche della popolazione.

BIBLIOGRAFIA

- [1] G. A. DANIELI, R. COSTA e E. RODINÒ (1975) - *Analisi del locus Esterasi 6 in Drosophila melanogaster: variabilità genetica in popolazioni naturali*, «Atti Accad. Naz. Lincei», 58, 441-446.
- [2] T. DOBZHANSKY e S. WRIGHT (1943) - *Genetics of natural populations. X. Dispersion rate in Drosophila pseudoobscura*, «Genetics, Princeton», 28, 304-40.
- [3] J. GIBSON (1970) - *Enzyme flexibility in Drosophila melanogaster*, «Nature, Lond.», 227, 959-60.
- [4] K. I. KOJIMA e K. M. YARBROUGH (1967) - *Frequency-dependent selection at the Esterase 6 locus in Drosophila melanogaster*, «Proc. Natln. Acad. Sci., U.S.A.», 645-9.
- [5] P. A. PARSONS (1973) - *Behavioural and ecological genetics, a study in Drosophila*.
- [6] P. ZAMBURLINI (1971) - *The polymorphism of Est-6 in a wild population of Drosophila simulans*, «D.I.S.», 46, 51.
- [7] B. WALLACE (1966 a) - *On the dispersal of Drosophila*, «Am. Nat.», 100, 551-63. (1966 b) - *Distance and the allelism of lethals in a tropical population of Drosophila melanogaster*, «Am. Nat.», 100, 565-78. (1966 c) - *The fate of sepia in small populations of Drosophila melanogaster*, «Genetica», 37, 29-36.
- [8] S. WRIGHT (1943) - *Isolation by distance*, «Genetics», 28, 114-138.