

ESTIMA DE L'HERETABILITAT D'ALGUNS CARÀCTERS MÈTRICS D'UNA POBLACIÓ DE *DROSOPHILA MELANOGASTER* DEL PRAT DE LLOBREGAT

AMADEU CREUS I RICARD MARCOS
DEPARTAMENT DE GENÈTICA. FACULTAT DE CIÈNCIES. U.A.B.

INTRODUCCIÓ

L'heretabilitat d'un caràcter mètric és una de les seves propietats més interessants des del punt de vista de la Genètica quantitativa, i la seva estima ens dóna una idea de la situació genètica d'una població per al caràcter estudiat. L'heretabilitat és una magnitud essencialment predictiva que expressa la confiabilitat del valor fenotípic com indicatiu del valor reproductiu.

Lush (1941) defineix l'heretabilitat, en sentit estricte, com el quocient entre la variança genètica additiva, V_A , i la variança total o fenotípica, V_P . $h^2 = V_A/V_P$. El símbol h^2 , que representa l'heretabilitat, prové de la terminologia emprada per Wright (1921), en la qual h simbolitza el quocient de les desviacions típiques.

Falconer (1970), des d'un punt de vista pràctic, la defineix com la regressió del valor reproductiu sobre el valor fenotípic: $H^2 = b_{A_P}$, i demostra l'equivalència d'aquesta expressió amb la donada anteriorment per Lush.

Les diferents estimes de l'heretabilitat obtingudes per a un mateix caràcter posen de manifest una considerable amplitud de variació. Una part d'aquesta variació pot atribuir-se a l'efecte del mostratge estadístic, mentre que l'altra part, de naturalesa no aleatòria, deu reflectir unes diferències reals que poden ésser degudes a diverses causes.

Entre els factors no casuals que poden influir sobre l'heretabilitat hom pot destacar els següents: freqüències gèniques (Beardmore et al., 1975), freqüències genotípiques (Rasmuson, 1952; Lewis i Warwick, 1953; Tantawy i Reeve, 1956), condicions ambientals (Robertson, 1960; Tantawy et al., 1964; Powell, 1971), i edat dels pares (Bridges, 1915, 1927; Plough, 1917; Medvedev, 1967; Beardmore et al., 1975).

Les condicions ambientals tenen una gran importància ja que, com han demostrat Lints (1961) i Taneja i Negi (1964), la variança fenotípica varia en funció de l'ambient.

L'edat dels pares també influeix en les propietats genètiques, i els experiments realitzats per diversos investigadors suggereixen diferents mecanismes d'acció. Així, per exemple, Heuts (1956) troba que, en augmentar l'edat, es produeixen alteracions en la segregació dels gà-

metes, Mather i Jinks (1971) suggereixen que l'edat dels pares influeix sobre la quantitat de material genètic que passa als gàmetes, i Valentin (1973) posa de manifest una disminució de la recombinació en els pares, a mesura que augmenta l'edat.

Tot això mostra que l'heretabilitat d'un caràcter no és una propietat que depengui estrictament del mateix caràcter, sinó que és de naturalesa genètica-poblacional, i qualsevol canvi en alguna de les components de la variança influirà en el valor de l'heretabilitat.

Estima de l'heretabilitat

L'heretabilitat d'un caràcter mètric es pot calcular en funció de la resposta a la selecció i mitjançant l'estudi de la semblança entre parents. És aquest segon camí el que ens interessa ja que, en l'experiment realitzat, no s'ha efectuat cap tipus de selecció artificial.

Dels diferents mètodes de càlcul per a analitzar el grau de semblança entre parents, hem utilitzat el de la regressió de la progènie sobre els progenitors ja que, d'acord amb Falconer (1970) i Marcos (1977), és el que està menys influenciat pels efectes ambientals i pels errors deguts al mostratge. L'estima de l'heretabilitat mitjançant aquest mètode és comparativament directa i molt confiable (Marcos i Creus, 1979).

El valor que obtinguen de l'heretabilitat serà més o menys precís en funció del nombre de descendents comptats. Segons Falconer, el nombre òptim ve donat per la fórmula: $M = \sqrt{2(1-t)}/t$ on t és el valor de la correlació intraclasse que depèn, a la vegada, de l'heretabilitat. Considerant els valors de l'heretabilitat trobats per diferents genètics per als caràcters estudiats, i estimant el valor de t a partir dels més baixos, obtenim un valor de n aproximadament igual a 5 (4,96).

Segons això, el nombre òptim mínim de descendents que hauríem de mesurar per família seria 5; ara bé, com que nosaltres volem comptar el mateix nombre de mascles i de femelles, i sempre és convenient que el nombre mesurat sigui superior al mínim, hem comptat 8 descendents per parella (4 mascles i 4 femelles), escollits a l'atzar.

Els caràcters per als quals hem calculat l'heretabilitat són: el nombre de microquetes interocel·lars, esternopleurals i abdominals, i la longitud de la tibia de la mosca del vinagre, o de la fruita (*Drosophila melanogaster*). Aquests caràcters presenten una considerable variabilitat a les poblacions salvatges i han estat molt utilitzats, especialment per a l'estudi i el plantejament de molts problemes genètics i evolutius, a nivell de població.

Tècnica

La soca utilitzada en el present treball fou recollida al Prat de Llobregat, iniciant-se així una població que parteix de 13 femelles salvatges fecundades en la natura. La població s'ha mantingut en el laboratori a una temperatura de 25 ° C, en flascons de vidre amb el medi de cultiu usualment utilitzat (Monciús, 1964).

Per tal de calcular l'heretabilitat dels caràcters quantitius escollits es realitzaren 200 rèpliques de l'encreuament d'un mascle amb una femella, verges i de quatre dies d'edat. Cada parella era col·locada en un tub de 50 c.c., amb substrat alimentari, durant 24 hores i, de seguida, era retirada del tub. Així s'evitava la superpoblació, la qual influeix en la manifestació dels caràcters estudiats, i la influència de l'edat.

Cal assenyalar ací que els progenitors eren una mostra aleatòria de la seva generació i que les rèpliques també s'efectuaren a l'atzar. La mesura dels caràcters dels progenitors era realitzada una vegada retirats dels tubs.

El fet que els encreuaments han de ésser panmítics és molt important, ja que, altrament, les regressions de la descendència sobre el progenitor mascle o femella poden veure's notablement influenciades (Wilson et al., 1965).

L'experimentació es va realitzar a la temperatura de 25 °C.

Resultats i discussió

A les taules 1 a 4 es presenten els valors de les regressions parcials i totals calculades, amb els corresponents errors i nivells de significació, i els valors de l'heretabilitat obtinguts per als quatre caràcters mètrics estudiats.

Com hom pot observar, en el cas de les microquetes interocel·lars es va procedir a calcular totes les regressions parcials (combinacions possibles entre mascles i femelles fills amb mascles i femelles pares), però com que la informació que això ens proporciona no compensa el treball de càlcul, ja no es va fer per als altres caràcters.

Bé que els valors de l'heretabilitat obtinguts per als tres tipus de microquetes i per a la longitud de la tibia són molt semblants, els analitzarem per separat.

Heretabilitat de les microquetes interocel·lars

Per aquest caràcter totes les regressions calculades són altament significatives, trobant un valor de l'heretabilitat igual a 0,32, intermedi entre els valors de 0,25 i 0,39 trobats per Mènsua (1966) i Marcos (1974), respectivament, en soques originàries de la mateixa zona.

Mulrennan i Wolsky (1957) i Wolsky (1958) van suggerir l'existència de factors que regulen la variabilitat de les microquetes interocel·lars en el cromosoma Y, i els resultats trobats per Mènsua (1966), mitjançant una prova de progènie, semblen confirmar aquesta hipòtesi. Dades més recents de Marcos (1977) i Creus i Marcos (1977), no posen de manifest l'existència d'aquest component Y, per tant, al menys en les soques estudiades per nosaltres,

el cromosoma Y no té una marcada influència en la manifestació del caràcter.

Els resultats obtinguts en el present treball recolzen aquesta segona hipòtesi i, en tot cas, el fet que el valor de la regressió filla-pare sigui més gran que el de la regressió fill-pare ens indueix a pensar que, dels dos cromosomes sexuals, és el X el que té més incidència en l'expressió fenotípica de les microquetes interocel·lars, si bé són els autosomes els qui tenen un efecte major.

Marcos (1978), mitjançant una anàlisi substitucional en línies seleccionades, demostra que existeix una marcada influència dels cromosomes II, III i X, variant segons les soques.

El valor de l'heretabilitat trobat a la mateixa soca utilitzada en aquest treball, però a una temperatura de cultiu inferior, 19° C, és de 0,26 (Creus i Marcos, 1977), i, en comparar-lo amb el valor obtingut a 25° C (0,32), es pot apreciar una lleugera influència de la temperatura. Això concorda amb els resultats obtinguts per Tantawy et al. (1964), en calcular l'heretabilitat de la longitud de l'ala de *D. melanogaster* i *D. simulans* a diferents temperatures, i confirma, una vegada més, la influència dels factors ambientals en el valor de l'heretabilitat dels caràcters mètrics.

Heretabilitat de les microquetes esternopleurals

Els valors extrems del coeficient d'heretabilitat de les microquetes esternopleurals que trobem a la bibliografia són de 0,19 en una soca de Canberra (Sheridan et al., 1968) i 0,59 en una soca de Votanikos, Grècia (Beardmore et al., 1975). El valor obtingut per nosaltres és 0,38, i, a l'igual que al cas de les microquetes interocel·lars, és un valor intermedi.

Els experiments realitzats per Gibson i Thoday (1962a, b), Wolstenholme i Thoday (1963), Spickett (1963), Thoday et al. (1964), i Spickett i Thoday (1966), posen de manifest que el sistema poligènic que regula les microquetes esternopleurals està distribuït en els cromosomes III, II i X, citats per ordre d'importància.

D'altra banda, Gibson i Thoday (1963) i Killick (1972) suggereixen la influència materna, deguda al cromosoma X, en l'heretabilitat del caràcter.

Si bé el valor de la regressió filla-pare trobat és inferior als restants, i té un nivell de significació més petit, no podem inferir cap conclusió especial dels nostres resultats.

Heretabilitat de les microquetes abdominals

El valor obtingut de l'heretabilitat de les microquetes abdominals és igual a 0,32, i és el més baix dels quatre caràcters estudiats. Seguint la mateixa tònica dels altres tipus de microquetes, és un valor intermedi entre els trobats per Jones et al. (1969) en una soca de Canberra (0,15) i per Clayton et al. (1957) en una soca West Africa (0,51).

Falconer (1970), a partir de les dades obtingudes per Clayton et al. (1957), estima el nombre de factors del sistema poligènic que determina la manifestació de les microquetes abdominals, i considera molt important l'efecte de la recombinació. Frankham (1977) confirma que la dosi gènica corresponent als cromosomes sexuals és similar; per tant exerceixen la mateixa influència sobre la variabilitat d'aquestes microquetes.

Els nostres resultats recolzen, de forma indirecta, aquesta hipòtesi, ja que de l'anàlisi de les regressions no es pot detectar la presència de factors polímers específics en els heterocromosomes.

Heretabilitat de la longitud de la tibia.

Per aquest caràcter, que com va demostrar Riedel (1934) presenta una bona correlació amb el tamany del cos, el valor del coeficient d'heretabilitat trobat és igual a 0,39, pràcticament idèntic al de les microquetes esterno-pleurals.

Els resultats obtinguts per Mènsua (1969) donen peu a pensar en l'existència de factors polímers en el cromosoma X per a la longitud de la tibia. En el nostre cas hom pot observar que el valor de la regressió pare-fill no és significatiu, en oposició amb els restants, que tenen un nivell de significació molt alt. Això sembla confirmar la idea apuntada per Mènsua.

A totes les poblacions de *Drosophila melanogaster* estudiades es pot observar un dimorfisme sexual molt clar respecte al tamany, éssent els mascles més petits. L'explicació més probable és que les femelles tenen doble dosi del cromosoma X, i tot i que existissin factors per al tamany en el cromosoma Y, no podrien compensar l'efecte del X.

El valor de l'heretabilitat de la longitud de la tibia que hem trobat és molt semblant als obtinguts per a altres dimensions que també s'utilitzen per a expressar el tamany corporal: longitud toràcica (Robertson, 1957) i longitud de l'ala (Prevosti, 1958; Tantawy et al., 1964).

Conclusions generals

Llevat de les particularitats relatives a cadascun dels caràcters, podem concloure que els valors de l'heretabilitat trobats en aquest treball són els que cabia esperar d'acord amb la naturalesa poligènica dels caràcters estudiats, i que les diferències deuen tenir, fonamentalment, una base genètica, ja que les condicions ambientals són les mateixes.

El fet que els nostres valors siguin intermedis pot ésser degut que la soca estudiada sigui heterozigòtica per a un gran nombre de loci, ja que, tenint en compte el temps durant el qual ha estat mantinguda al laboratori, no és probable que s'hagi produït una quantitat apreciable de fixació gènica.

Com diu Falconer (1970), el valor de l'heretabilitat guarda alguna connexió amb la naturalesa del caràcter. D'una manera general, els caràcters que presenten heretabilitats més baixes, són els que estan menys relacionats amb l'aptitud natural. Els valors de l'heretabilitat obtinguts al nostre cas concret fan suposar que els caràcters que hem estudiat són determinants poc importants de l'eficàcia biològica.

TAULA 1

Estima de l'heretabilitat de les microquetes interocel·lars pel mètode de la regressió pares-fills.

PARENTS	COEFICIENT DE REGRESSIÓ	HERETABILITAT
pares-fills	0,321 ± 0,034****	0,321
pares-filla	0,346 ± 0,044****	0,346
pares-fill	0,331 ± 0,040****	0,331
mare-fill	0,165 ± 0,029****	0,330
mare-filla	0,125 ± 0,034****	0,250
mare-fills	0,148 ± 0,027****	0,296
pare-fill	0,166 ± 0,029****	0,332
pare-filla	0,206 ± 0,034****	0,412
pare-fills	0,184 ± 0,024****	0,368

**** P < 0,001

TAULA 2

Estima de l'heretabilitat de les microquetes esternopleurals pel mètode de la regressió pares-fills.

PARENTS	COEFICIENT DE REGRESSIÓ	HERETABILITAT
pares-fills	0,389 ± 0,064****	0,389
mare-fill	0,249 ± 0,093***	0,498
mare-filla	0,201 ± 0,067***	0,402
pare-fill	0,279 ± 0,066****	0,578
pare-filla	0,147 ± 0,059**	0,294

**** P < 0,001 *** 0,001 < P < 0,01 ** 0,01 < P < 0,02

TAULA 3

Estima de l'heretabilitat de les microquetes abdominals pel mètode de la regressió pares-fills.

PARENTS	COEFICIENT DE REGRESSIÓ	HERETABILITAT
pares-fills	0,303 ± 0,062****	0,303
mare-fill	0,155 ± 0,043****	0,310
mare-filla	0,146 ± 0,063****	0,292
pare-fill	0,139 ± 0,058**	0,278
pare-filla	0,198 ± 0,080**	0,396

*** P < 0,001 ** 0,01 < P < 0,02

TAULA 4

Estima de l'heretabilitat de la longitud de la tibia pel mètode de la regressió pares-fills.

PARENTS	COEFICIENT DE REGRESSIÓ	HERETABILITAT
pares-fills	0,394 ± 0,073****	0,394
mare-fill	0,214 ± 0,069***	0,428
mare-filla	0,312 ± 0,071****	0,624
pare-fill	0,113 ± 0,068****	0,226
pare-filla	0,251 ± 0,070****	0,502

**** P < 0,001 *** 0,001 < P < 0,01 ** 0,01 < P < 0,02
* 0,02 < P < 0,05 - 0,05 < P < 0,1 (n.s.)

RESUM

Hem calculat l'heretabilitat de les microquetes interocel·lars, esternopleurals i abdominals, i de la longitud de la tibia d'una soca de *Drosophila melanogaster* del Prat de Llobregat.

El mètode de càlcul utilitzat és el de la regressió de la progènie sobre el progenitor.

Llevat de les particularitats relatives a cadascun dels caràcters, els valors obtinguts són els que cabia esperar d'acord amb la naturalesa poligènica dels caràcters estudiats, i les diferències deuen tenir, fonamentalment, una base genètica.

El fet que els nostres valors siguin intermedis pot ésser degut que la soca estudiada sigui heterozigòtica per a un gran nombre de loci.

Les heretabilitats obtingudes fan suposar que els caràcters estudiats són determinants poc importants de l'eficàcia biològica.

SUMMARY

The heritability of interocellar, sternopleural and abdominal bristles, and tibia length, was estimated in a natural population of *Drosophila melanogaster* from Prat de Llobregat (Barcelona) by the method of parent-offspring regression.

The values of the estimated heritability are similar and the differences found must have a genetical basis.

Our results are similar to the ones found by other authors with different polygenic traits and they agree with the nature of the characters.

The reason why the found heritabilities are intermediate may be because the studied population is heterozygotic for a lot of loci.

BIBLIOGRAFIA

BEARDMORE, J. A., LINTS, F. and AL-BALDAWI, A. L. F. (1975): Parental age and heritability of sternopleural chaeta number in *Drosophila melanogaster*. *Heredity*, 34, 71-82.

BRIDGES, C. B. (1915): A linkage variation in *Drosophila*. *J. exp. Zool.*, 19, 1-21.

- (1927): The relation of the age of the female to crossing-over in the third chromosome of *Drosophila melanogaster*. *J. gen. Physiol.*, 8, 689-700.

CLAYTON, G. A., MORRIS, J. A. and ROBERTSON, A. (1957): An experimental check on quantitative genetical theory. I. Short-term responses to selection. *J. Genet.*, 55, 131-151.

CREUS, A. y MARCOS, R. (1977): Influencia de la temperatura en la manifestación fenotípica de algunos caracteres cuantitativos en *Drosophila melanogaster*. XIII Jorn. Genét. Luso-Espanholas. Resumo das comunicações, 40.

FALCONER, D. S. (1970): Introducción a la genética cuantitativa. C.E.C.S.A. México.

FRANKHAM, R. (1977): The nature of quantitative genetic variation in *Drosophila*. III. Mechanism of dosage compensation for sex-linked abdominal bristle polygenes. *Genetics*, 85, 185-191.

GIBSON, J. B. and THODAY, J. M. (1962a): Effects of disruptive selection. VI. A second chromosome polymorphism. *Heredity*, 17, 1-26.

- (1962b): An apparent 20 map-unit position effect. *Nature*, 196, 661-662.

- (1963): Maternal inheritance of a sternopleural chaeta number difference in *Drosophila melanogaster*. *Dros. Inf. Service*, 37, 81-82.

HEUTS, M. J. (1956): Nieuwe problematiek in de Genetica. *Agricultura*, 4, 343-352.

JONES, L. P., FRANKHAM, R. and SHERIDAN, A. K. (1969): Correlation between bristle system in *Drosophila melanogaster*. *Aust. J. Biol. Sci.*, 22, 1473-1484.

KILLICK, R. J. (1972): The genetical architecture of sternopleural chaeta number in *Drosophila melanogaster*. *Heredity*, 27, 95-100.

LEWIS, W. L. and WARWICK, E. J. (1953): Effectiveness of selection for body weight in mice from inbred and outbred populations derived from common parent stocks. *J. Hered.*, 44, 233-238.

LINTS, F. A. (1961): Diversity by inbreeding in *Drosophila*. *Genetica*, 32, 177-199.

LUSH, J. L. (1941): Methods of measuring the heritability of individual differences among farm animals. *Suppl. Vol. of J. Genet.*, 199.

MARCOS, R. (1974): Estima de la heredabilidad de las microquetas interocelares de *Drosophila melanogaster*. *Resúmenes Comun. I Simp. Int. Genet. Pobl. XI Jorn. Genét. Luso Españolas*, 41.

- (1977): Estudio del carácter quotas interocelares en *Drosophila melanogaster*. Cálculo de su heredabilidad. Tesis de Licenciatura. Universidad de Barcelona.

- (1978): Respuesta a la selección artificial del carácter microquetas interocelares en *Drosophila melanogaster*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona.

MARCOS, R. and CREUS, A. (1979): Predictive value of heritability estimates. *Dros. Inf. Service*, 55.

MATHER, K. and JINKS, J. L. (1971): *Biometrical genetics*. Chapman and Hall, London.

MEDVEDEV, Zh. A. (1967): Molecular aspects of ageing. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 21, 1-28.

MÉNSUA, J. L. (1966): Y chromosome effect on interocellar bristles in *Drosophila melanogaster*. *Dros. Inf. Service*, 41, 105.

- (1969): Estudio genético de la variabilidad de un carácter que se manifiesta según un modelo. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.

MONCLUS, M. (1964): Distribución y ecología de drosófilos en España. *Genét. Ibér.*, 16, 143-165.

MULRENNAN, Sr. C. A. and WOLSKY, A. (1957): Hereditary differences in the chaetotaxis in two inbred strains of *Drosophila melanogaster* from geographically separated areas. *Anat. Recrod.*, 128, 593.

PLOUGH, H. H. (1917): The effect of temperature on crossing-over in *Drosophila*. *J. exp. Zool.*, 24, 147-209.

POWELL, J. R. (1971): Genetic polymorphism in varied environments. *Science*, 174, 1035-1036.

PREVOSTI, A. (1958): Respuestas correlacionadas al seleccionar por la longitud del ala en *Drosophila subobscura*. *Genét. Ibér.*, 10, 1-56.

RASMUSON, M. (1952): Variation in bristle number of *Drosophila melanogaster*. *Acta zool.*, 33, 277-307.

RIEDEL, H. (1934): Der Einfluss der Entwicklungstemperatur auf Flügel und Tibialänge von *Drosophila melanogaster*. *Arch. Entwüech. Org.*, 132, 463-503.

ROBERTSON, F. W. (1957): Studies in quantitative inheritance. XI. Genetic and environmental correlation between body size and egg production in *Drosophila melanogaster*. *J. Genet.*, 55, 428-443.

SHERIDAN, A. K., FRANKHAM, R., JONES, L. P., RATHIE, K. A. and BARKER, J. S. F. (1968): Partitioning of variance and estimation of genetic parameters for various bristle number characters of *Drosophila melanogaster*. *T. Appl. Genet.*, 38, 179-187.

SPICKETT, S. G. (1963): Genetic and developmental studies of a quantitative character. *Nature*, 199, 870-873.

SPICKETT, S. G. and THODAY, J. M. (1966): Regular responses to selection. 3. Interaction between located polygenes. *Genet. Res. Cam.*, 7, 96-121.

TANEJA, G. C. and NEGI, S. (1964): Interaction between genotype and temperature for wing length, bristle number and egg-count in *Drosophila ananassae*. *J. Genet.*, 59, 19-28.

TANTAWY, A. O. and REEVE, E. C. R. (1956): Studies in quantitative inheritance. IX. The effects of inbreeding at different rates in *Drosophila melanogaster*. *Zeits. indukt. Abstamm. und Vererbungsl.*, 87, 648-667.

TANTAWY, A. O., MALLAH, G. S. and TEWFIK, H. R. (1964): Studies on natural populations of *Drosophila*. II. Heritability and response to selection for wing length in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans* at different temperatures. *Genetics*, 49, 935-948.

THODAY, J. M., GIBSON, J. B. and SPICKETT, S. G. (1964): Regular responses to selection. 2. Recombination and accelerated response. *Genet. Res.*, 5, 1-19.

VALENTIN, H. J. (1973): Selection for altered recombination frequency. *Hereditas*, 74, 295-297.

WILSON, S. P., KYLE, W. H. and BELL, A. E. (1965): The influence of mating systems on parent-offspring regression. *The Journal of Heredity*, 56, 124-125.

WOLSKY, A. (1958): The formation of interocellar bristles in *Drosophila melanogaster*. *Proc. Calcutta Zool. Soc.*, 11, 1-7.

WOLSTENHOLME, D. R. and THODAY, J. M. (1963): Effects of disruptive selection. VII. A third chromosome polymorphism. *Heredity*, 18, 413-431.

WRIGHT, S. (1921): Systems of mating. *Genetics*, 6, 111-178.