

Mutations Chromosomiques chez les Hybrides de *Drosophila mercatorum pararepleta* x *D. paranaensis*

A. DREYFUS et R. DE BARROS (1948)

(Département de Biologie Générale de la Faculté de Philosophie,
Sciences et Lettres — Université de São Paulo)

La matière première pour l'évolution des espèces est représentée par les mutations. Elles seules peuvent fournir de nouveaux éléments héréditaires, capables de conduire à de nouveaux caractères héréditaires. Les mutations chromosomiques, ou plus exactement, certaines de ces mutations, jouent un rôle très important dans cette question, d'où l'intérêt des travaux cherchant à les interpréter. Dans cette note il n'y a pas lieu d'insister sur une révision de la bibliographie déjà très vaste sur les mutations chromosomiques. Nous insistons seulement sur le fait que, de telles mutations ont déjà été vues chez de nombreuses espèces de *Drosophila* soit spontanément, soit sous l'influence de facteurs mutagéniques. Les plus fréquentes sont les inversions, presque toujours paracentriques et qui ont été trouvées chez plusieurs espèces. On connaît également des aneuploïdes (spécialement des triplo et des haplo), des polyploïdes (presque toujours des tetraploïdes), des déficiences et des duplications et, au moins, une translocation survenue dans la nature (Dobzhansky et Dreyfus, 1943). Chez le genre *Drosophila* on connaît aussi des mutations géniques capables d'agir sur la méiose. C'est ainsi que le gène de Gowen (1931) qui est récessif, empêche l'appariement des chromosomes et le *crossing-over* chez la femelle de *D. melanogaster*. Il en découle de la non-disjonction chez les femelles qui sont pures pour ce

Tiré à part de la S. Paulo Médico XXI, nos 1-2 : 11-18, 1948. Ce travail, présenté au 2^o Congresso de Biologia, a Belo Horizonte, 1947, a été publié sans que les A. A. aient eu la possibilité de corriger les épreuves. Il en est résulté une rédaction absolument incompréhensible en vertu des "abréviations" adoptées par la révision, ce qui a déterminé la présente réimpression.

gène, et, en conséquence, de l'aneuploidie et de la triploidie. Tiniakov (1939) a vérifié, dans une certaine lignée de *D. melanogaster*, une grande mutabilité et l'analyse des chromosomes salivaires a montré des altérations dans le processus de la synapse. R. Goldschmidt (1929, 1939) a attribué un certain nombre de cas de haute mutabilité, observés par lui (*mass-mutation*), à de très petits réarrangements de la chromatine, qu'il a identifié aux mutations géniques, ce qui n'est généralement pas accepté par les autres auteurs. Finalement Maria Valladares (1940) a vu, dans une lignée *vestigial* de *D. melanogaster*, une haute fréquence de mutations chromosomiques (2 inversions, 1 translocation, 1 déficience) qu'elle a observé seulement dans certaines cellules des glandes salivaires. Toutes ces mutations chromosomiques qui viennent d'être rappelées ne dépendent pas de l'hybridation interspécifique. Plusieurs chercheurs se sont préoccupés de la cytologie des hybrides de *Drosophila*, soit dans les chromosomes méiotiques, soit dans ceux des glandes salivaires. Cependant on n'a pas attribué un rôle spécial à l'hybridation interspécifique pour justifier à ses dépens l'apparition des mutations chromosomiques (chez la *Drosophila*). C'est pourquoi ces travaux peuvent être négligés ici. Le seul travail où nous avons rencontré mention d'un possible rapport entre hybridation et mutations chromosomiques est celui de Sturtevant (1946). Cet Auteur a vérifié l'apparition d'un type aneuploïde, dû à une translocation chez *D. repleta* et l'a interprété comme un "haplo-dot". Croisant, ensuite *D. neorepleta* ♀ x *D. repleta* ♂, croisement qui ne donne qu'un petit nombre de descendants, il a vu des lignées hybrides d'une telle source, produire à plusieurs reprises, un type "Light" qu'il a considéré comme "triplo-dot" et un type "Diminished" qui serait un "haplo-dot". Voici ce qu'il dit: "For the present purpose the significant point is that hybrid strains from such a source have repeatedly produced a light colored type (*triple-dot*) that behaves as though it were due to a dominant gene".

Drosophila pararepleta a été décrite comme une nouvelle espèce par Dobzhansky et Pavan (1943) et considérée par Patterson et par L. T. Wharton (1944) comme une sous-espèce de *D. mercatorum*, d'où son nom, *Drosophila mercatorum pararepleta*. *D. paranaensis* est une nouvelle espèce qui sera décrite prochainement par R. de Barros, et qui morphologiquement ressemble beaucoup à *D. mercatorum pararepleta*. Les chromosomes cérébraux des deux espèces se ressemblent également beaucoup. La distinction est possible surtout par le paire des chromosomes les plus petits (V) qui est constituée par 2 grains chez *paranaensis* et par 2 petits batonnets ou gros grains chez *pararepleta*. Il y a aussi une petite différence se rapportant au chromosome Y, plus grand chez *paranaensis* que chez *pararepleta*. Les chromosomes salivaires se ressemblent beaucoup,

mais on voit chez l'hybride des régions spécifiques dans lesquelles l'appariement ne se produit pas. Dans certaines de ces régions on observe des différences dans le nombre et le modèle (*pattern*) des bandes (A. Dreyfus et R. de Barros, 1947), un sujet que nous étudions plus en détail actuellement. Il est à signaler que les chromosomes V sont, chez les glandes salivaires, de la même grandeur. On observe encore des différences dans l'alignement génique des deux espèces parce que l'hybride présente des inversions (spécialement dans le bras gauche du chromosome II).

Nous avons analysé les chromosomes cérébraux et salivaires de 1055 larves (630 ♀♀ et 425 ♂♂) F de ♀♀ hybrides x ♂♂ *paranaensis* (1^{re}. *backcross*). Des mutations chromosomiques sont apparues. Un certain nombre étaient des mutations très rares. Ainsi nous avons rencontré 1 triploïde, 1 déficience hétérozygote terminale du chromosome IV (Fig. 1), 1 déficience hétérozygote terminale du chromosome III, 1 triplo-III, 2 XXY et 3 triplo-X. Étant donné leur rareté il ne semble pas qu'on puisse en appeler à l'hybridisme pour les justifier. Notons deux caractères intéressants de la déficience du chromosome IV; le première c'est d'être terminale, caractère présenté aussi par celle du chromosome III, et ensuite, d'être très longue, puisque elle atteint au moins 23 bandes et a peu près 1/17 de la longueur totale du chromosome. Il est intéressant de noter l'opinion suivante de Demerec, sur *D. melanogaster* (1940): "Drosophila is particularly sensitive to deficiencies. The organism cannot survive even a heterozygous deficiency of a section of a chromosome which measures in salivary glands about 1/50 of its total length. To the best of my knowledge the largest heterozygous deficiency on record involve about 50 bands..." Il est vrai que dans le notre cas, nous ne savons pas si la larve déficiente aurait survécu.

D'autres mutations chromosomiques se sont montrées beaucoup plus fréquentes:

Inversions: Les inversions sont, dans le genre *Drosophila*, les mutations chromosomiques les plus fréquentes. Il y a, toutefois, certaines espèces ou même groupes, dans lesquelles elles sont très rares ou même absentes. C'est précisément ce qui arrive dans le groupe *repleta*, auquel appartiennent les espèces que nous étudions ici. C'est ainsi que Mary Warters (1944) écrit: "The gene order of the *repleta* groups is exceedingly constant, no variations occurring in *D. meridiana* and *D. bifurca* and a single variation occurring in *D. hydei*..." (p. 169) et, ensuite, dans les conclusions: "5 — Members of the *repleta* group are rather stable in gene sequence. An inversion in chromosome I2 of *D. hydei* was the only mutation found in this group." (p. 172).

L. T. Wharton (1944) parle d'une seconde inversion, due à un croisement entre une lignée du Texas et une autre du Brésil: "The gene order of *hydei* is so stable that only one other inversion is known for this species, although strains from widely separated geographic regions have been tested, including stocks from Africa, Italy and the South Pacific..." (p. 178). Bien au contraire, chez les deux espèces d'ont il s'agit ici, un de nous (R. de Barros) a observé de fréquentes inversions dans les populations naturelles. Leur étude sera l'objet d'un autre travail. Ici nous signalerons seulement qu'elle a trouvé des inversions presque terminales.

Les chromosomes salivaires hybrides ont montré toujours dans le bras gauche du chromosome II, tantôt 2 inversions simples et indépendantes (Fig. 2) tantôt les mêmes inversions chacune avec une inversion incluse (Fig. 3) ce qui dépend du type de chromosome de *paranaensis* présent chez l'hybride. Il est très facile de distinguer le bras gauche du chromosome II de l'hybride avec les 2 inversions simples de celui de *paranaensis* (Fig. 4) présentant également 2 grandes inversions simples (ce qui est assez fréquent), parce que l'inversion distale de l'hybride est situé beaucoup plus près de la pointe que chez *paranaensis*.

Translocations: Une translocation a été rencontrée 34 fois sur 286 larves (glandes salivaires), fig. 5. Le nombre de larves qui vient d'être cité correspond au nombre total des larves examinées, à partir de la première apparition de la translocation, due, probablement à une mutation survenue pendant que le travail était en train.

Cependant l'hybridation semble liée à sa manifestation parce que si l'on croise des ♂♂ *pararepleta* x ♀♀ *pararepleta* ou *paranaensis*, on ne l'observe pas (le croisement ♂♂ *paranaensis* x ♀♀ *pararepleta* donne très peu de descendants, d'ont l'analyse n'a pas encore été faite). Au contraire, si des ♂♂ *paranaensis* sont croisés avec des ♀♀ hybrides, la translocation apparaît avec la grande fréquence que nous avons déjà mentionné (nous n'avons pas encore analysé les croisements entre les ♂♂ *pararepleta* x ♀♀ hybrides). L'étude détaillée de cette translocation sera faite par un de nous (R. de Barros). Il s'agit d'une petite translocation de la pointe du bras droit du chromosome II de *pararepleta* sur la pointe du chromosome III de *pararepleta*. On a observé, avec une grande fréquence, la synapse bout à bout (Fig. 6) au niveau de la translocation, c'est à dire, entre les chromosomes II-D et III, probablement parce que les extrémités des deux chromosomes dont il s'agit, offrent une plus grande surface au contact que les faces latérales qui correspondent à la translocation, d'une part, et à la partie du chromosome II-D qui lui est homologue, d'autre part. Il est évident que cette synapse bout à bout ne peut s'observer que quand la larve transporte, en plus du chromosome III avec

la translocation, un chromosome, au moins, II-D de *pararepleta*, qui est l'homologue de la partie transloquée. * On doit noter que dans certains cas (par exemple, quand on a, chez l'hybride, un chromosome II-D de *pararepleta* et un chromosome III avec la translocation) il y a en même temps translocation et duplication. Finalement l'origine de la translocation semble être due à un gène. La translocation n'apparaît que chez des descendants des hybrides.

Aneuploïdes — En plus de ceux que nous avons déjà cité et qui sont très rares, il y a une mutation chromosomique très fréquente qui atteint le chromosome V. On a rencontré 80 larves triplo-V (44 ♀♀ et 36 ♂♂). On a également rencontré 10 haplo-V (8 ♀♀ et 2 ♂♂). Comme nous l'avons déjà montré dans un travail antérieur, chez les larves hybrides de ♀ *paranaensis* x ♂ *pararepleta*, qui sont toutes des ♀♀, il y a asynapse des pointes et bases de tous les chromosomes salivaires, ainsi que des 2 chromosomes V, qui ne s'apparient pas dans les glandes salivaires, quoique rarement il puissent se toucher par les pointes. Nous n'avons pas encore étudié la méiose, mais le grand nombre de larves triplo-V et haplo-V que nous avons rencontré, suggère que chez elle on doit aussi observer un manque d'appariement des chromosomes V, d'où non-disjonction fréquente et, en conséquence, d'aneuploidie dont il est question. La plus grande fréquence des triplo-V que des haplo-V s'expliquerait par la plus grande viabilité des premiers.

En plus de cette non-disjonction par manque probable d'appariement dans la méiose de l'hybride, nous avons accepté comme probable, l'existence d'un mécanisme génique capable aussi de conduire aux triplo-V et ceci parce que entre les descendants d'une culture pure de *pararepleta*, on a vu apparaître un grand nombre de triplo-V. En prenant des mâles de cette culture et en les croisant avec des femelles *paranaensis*, la fréquence de triplo-V survenue entre les hybrides et leurs descendants (*back-cross*), est fortement augmentée. L'analyse de ce phénomène sera faite plus tard.

Conclusion — Les faits qui viennent d'être rapportés, suggèrent la possibilité que l'hybridation soit une source de mutations chromosomiques. Ces mutations, quand on les observe chez les populations naturelles, ont probablement un grand rôle dans le processus de l'évolution.

(*) Il nous semble que cette synapse est une preuve en plus en faveur de l'hypothèse de la translocation et non une alteration encore inexpliquée de l'extrémité de chromosome, comme il se voit dans le cas de Kodani (1947). (Note ajoutée à la présente réédition).

MUTATIONS CHROMOSOMIQUES

BIBLIOGRAPHIE

- DOBZHANSKY, TH. and DREYFUS, A., 1943 — Chromosomal aberrations in Brazilian *Drosophila ananassae*. Proceedings of the National Academy of Sciences 29, 301-305.
- DOBZHANSKY, TH. and PAVAN, C., 1943 — Studies on Brazilian Species of *Drosophila*. Boletins da Fac. de Fil., C. e L. da Universidade de São Paulo, XXXVI, Biologia Geral n. 4, 7-72.
- DREYFUS, A. e BARROS, R. de, 1947 — Proporção dos sexos (sex-ratio) no subgrupo "mercatorum" (gênero *Drosophila*). Gazeta Clínica XLV, 58-61.
- DEMÉREC, M., 1940 — Chromosomal changes in *Drosophila melanogaster* and their evolutionary significance. Proc. Eight. Amer. Sc. Congress III, 37-41.
- GOLDSCHMIDT, R., 1929 — Experimentelle Mutation und das Problem der sogenannten Parallelinduktion Versuche an *Drosophila*. Biolog. Zentralbl. 49, 385-392.
- GOLDSCHMIDT, R., 1939 — Mass-mutation in the Florida stock of *Drosophila melanogaster*. Amer. Nat. 73, 547-559.
- GOWEN, J. W., 1931 — Genetic non-disjunctional forms in *Drosophila*. Amer. Nat. LXV, 193-213.
- KODANI, M., 1947 — Variations in the terminal bands of the salivary X chromosome of *Drosophila melanogaster*. Genetics 32, 18-28
- STURTEVANT, A. H., 1946 — On the dot chromosomes of *D. repleta* and *D. hydei*. Genetics 31, 259-268.
- TINIAKOV, G., 1939 — Highly mutable stock from a wild population of *Drosophila melanogaster*. C. A. Acad. Sc. U. R. S. S. 22, cité par M. Valladares.
- VALLADARES, M., 1940 — Réarrangements somatiques spontanés dans les chromosomes des glandes salivaires de *Drosophila melanogaster*. Scientia Genetica II, 92-100.
- WARTERS, M., 1944 — Chromosomal aberrations in wild populations of *Drosophila*. The Univ. of Texas Publ. 4445, 129-174.
- WHARTON, L. T., 1944 — Interspecific hybridization in the repleta group. The Univ. of Texas Publ. 4445, 175-193.



Fig. 1 — Déficience terminale de la pointe du chromosome IV.

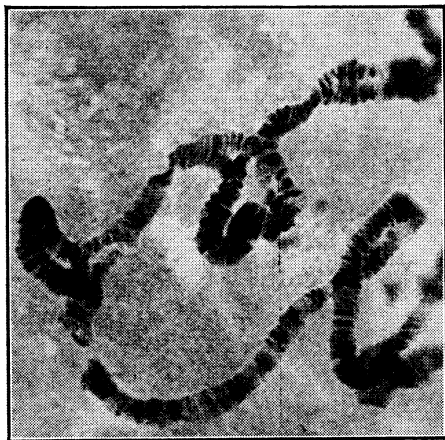


Fig. 2 — Chromosome II-E (gauche) hybride. On voit 2 inversions simples et indépendantes. L'inversion distale est très proche de la pointe.



Fig. 3 — Chromosome II-E hybride. On voit 2 inversions incluses et indépendantes.



Fig. 4 — Chromosome II-E de *D. paranaensis*. On voit 2 inversions simples et indépendantes. L'inversion distale commence assez loin de la pointe (à comparer avec la fig. 2). Le chromosome pale est le chromosome X (larve ♂).



Fig. 5 — Pointe du chromosome III hybride montrant le chromosome de *pararepleta*, avec une petite translocation (pointe de II-D droite de *pararepleta*).



Fig. 6 — Pointes hybrides de III et II-D. La pointe de III a la translocation visible à la Fig. 5. On voit la synapse bout à bout du fragment transloqué avec la pointe de II-D de *pararepleta* (qui a un plus grand nombre de bandes que la pointe correspondante de *paranaensis*).