

FRECUENCIA DE LETALES Y VARIABLES AMBIENTALES EN POBLACIONES NATURALES DE *Drosophila melanogaster*

Por

MIGUEL ANGEL COMENDADOR

Departamento Interfacultativo de Genética.
Universidad de Oviedo

RESUMEN

Se analiza la letalidad contenida en el segundo cromosoma, en cinco poblaciones naturales de *D. melanogaster* capturadas en la región central de Asturias (España). Se discuten las relaciones entre letalidad y algunas variables ambientales.

Se detecta una correlación significativa y positiva entre la frecuencia de cromosomas letales y semiletals y la pluviosidad media anual de las localidades en las que las poblaciones han sido capturadas. Sin embargo, parece difícil dar un sentido biológico causal a tal correlación. Por otra parte, se ha encontrado una relación directa entre la frecuencia de cromosomas letales y semiletals y el nivel de contaminación, al que están expuestas las poblaciones. Los resultados apoyan la importancia de este factor ambiental en el problema de la variación de las poblaciones naturales.

SUMMARY

Analysis of second chromosome lethality were carried out in five wild populations of *D. melanogaster* collected in the central area of Asturias (Spain). The relationships between lethality and certain environmental variables are discussed.

A positive and significant correlation appears between the frequency of lethal and semilethal chromosomes and the mean annual rainfall of the localities where the populations had been collected. It appears, however, difficult to give a biologically causal meaning to such correlation. And the other hand, a direct relation is found between the frequency of lethal and semilethal chromosomes and the level of industrial pollution to which populations had been exposed. The results favouring the relevance of this environmental factor to the problem of natural populations variation.

INTRODUCCION

La variación genética de las poblaciones naturales en la viabilidad, ha sido estudiada en poblaciones de diferentes especies de *Drosophila*: *D. pseudoobscura* (DOBZHANSKY y SPASSKY, 1963), *D. willistoni* (KRIMBAS, 1959) y *D. melanogaster*

(GREENBERG y CROW, 1960), y han sido varios los intentos de relacionar esta variabilidad con las condiciones ambientales en las que viven las poblaciones.

En *D. melanogaster* se han presentado pruebas de una correlación negativa entre la frecuencia de letales y semiletals y la gama de temperaturas existente antes de la captura de las moscas (BAND e IVES, 1961, 1963; BAND, 1964). Asimismo se ha podido detectar correlación positiva entre la frecuencia de letales y semiletals y la pluviosidad en los meses anteriores a la captura de las poblaciones (BAND e IVES, 1968). Sin embargo no siempre aparecen estas relaciones (MINAMORI et al., 1973) y se han descrito otras posibles asociaciones entre la frecuencia de letales y variables ambientales; ALAHOTIS (1976) ha encontrado una relación inversa entre la frecuencia de letales y la riqueza en levaduras del medio de cultivo y MINAMORI et al. (1973) han descrito una posible asociación entre la frecuencia de letales y semiletals y el incremento de la contaminación debida al consumo de carburantes de tipo industrial y derivados del petróleo.

En el presente artículo se presentan los resultados obtenidos del análisis de la letalidad contenida en el cromosoma 2 de *D. melanogaster*, de cinco poblaciones naturales de Asturias, y se discuten estos resultados bajo el punto de vista de las condiciones ambientales de esas poblaciones.

MATERIAL Y METODOS

Las poblaciones fueron capturadas en cinco localidades de la región central asturiana, escogidas de tal modo que éstas pudieran distinguirse al menos por una variable ambiental muy aparente, tal como altitud sobre el nivel del mar, grado de contaminación, temperatura media anual, pluviosidad, etc.

Las cinco localidades de captura señaladas en el mapa (Fig. 1) son las siguientes:

La población *Proaza* fue capturada en una zona situada junto al camino de Proaza a Linares, en una de las fincas que lo bordean. En el momento de la captura, la finca estaba sembrada de patatas en su mayor parte y en las proximidades se encontraban numerosos frutales (manzanos y cerezos sobre todo). La altitud de la zona es de 290 m. y dista del mar 35 Km. Según el testimonio del dueño de la finca, sólo muy excepcionalmente ha sido tratada con plaguicidas. Se puede considerar que la población tiene una influencia humana media.

La población *La Felguera* fue capturada en una franja de terreno comprendida entre la factoría siderúrgica ENSIDESA y la carretera de La Felguera a Pajomal. Es un área sometida a intensa contaminación debido a la gran cantidad de humos y partículas sólidas que, procedentes de la factoría mencionada, se depositan sobre la zona de captura. La vegetación es la de un jardín, con un seto de 20 m. de longitud de *Laurus nobilis* muy espeso sobre el cual fueron colocadas las trampas. Hay además dos higueras, siendo muy variada el resto de la vegeta-

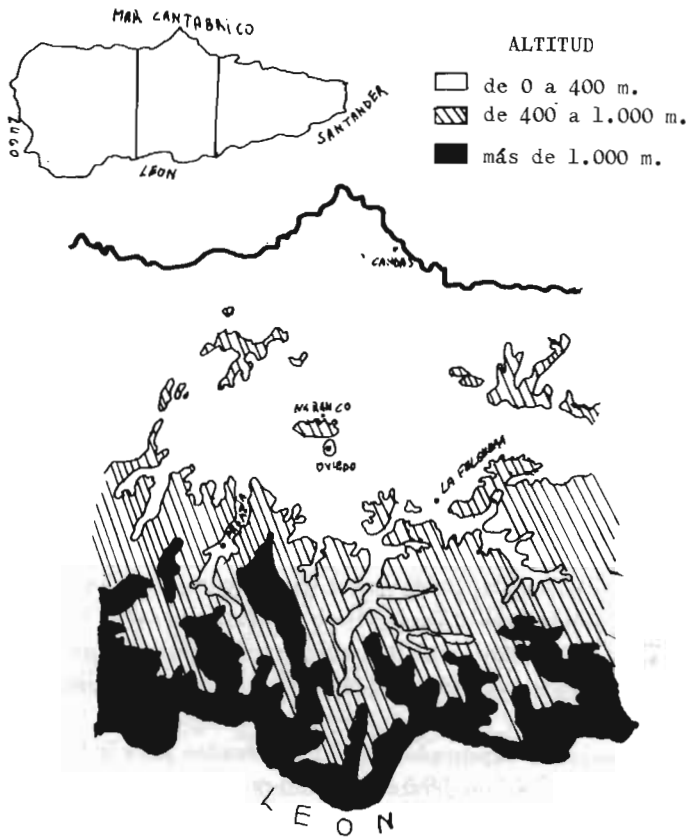


Fig. 1.-Mapa de la región central asturiana en el que se indican las localidades en las que se han efectuado las capturas.

ción, sin predominio de ninguna especie determinada. Esta zona se encuentra a una altura sobre el mar de 240 m. y a 26 Km. de la costa.

La población *Urbana* procede de la periferia de la ciudad de Oviedo, en el límite de la zona urbanizada con la rural; en concreto, se capturó en un bloque de viviendas próximo a la carretera de Oviedo a León; limita con huertos donde hay un establo. Otra peculiaridad de esta zona es que, en determinadas circunstancias climatológicas, recibe los humos procedentes de la central térmica de Soto de Ribera, situada a unos cinco kilómetros de la zona de captura. Su distancia al mar es de 24 Km. y su altitud de 220 m. Por todas estas características se la puede considerar como población sometida a una influencia humana considerable, más por el conjunto de factores que coinciden que por destacar alguno de ellos en especial.

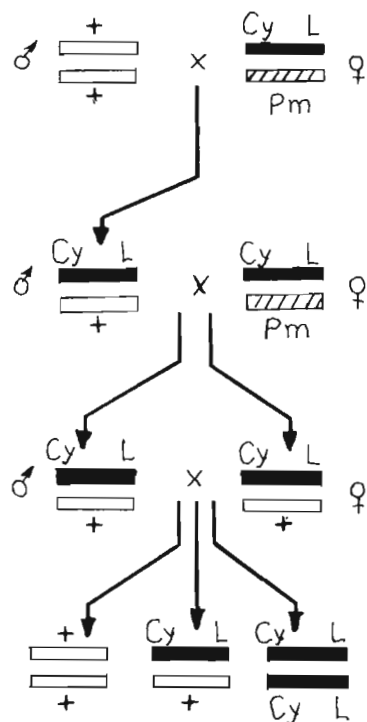
La población *Naranco* fue capturada en la ladera norte del monte Naranco, en la zona comprendida entre los pueblos de La Pedrera y Quintana, en una mancha de bosque mixto de castaño y roble que bordea el río Nora; en la época de captura estaba muy desarrollado el helecho *Pteridium aquilinum*. Las trampas fueron colocadas en uno de los bordes de la mancha. La altitud de la zona es de 190 m. y su distancia a la costa de 19 Km. Se puede considerar que, entre las cinco localidades, ésta es la de menor influencia humana ya que no existen zonas habitadas próximas y además este bosque no es explotado, a excepción de esporádicos cortes de helechos.

La zona en que ha sido capturada la población *Candás*, es costera; está situada en el límite entre los concejos de Carreño y Gozón, en el interior de una finca dedicada principalmente a fines ganaderos. Las trampas para la captura fueron colocadas sobre un seto de arbustos constituido fundamentalmente por *Sambucus nigra* y *Hedera helix*. El resto de la vegetación son manzanos y pratenses, y en zonas más alejadas se encuentran cultivos de maíz y tomate. La distancia a la costa no sobrepasa los 500 m. y su altura sobre el nivel del mar es de 20 m.

En todos los casos, las poblaciones han sido capturadas mediante trampas construidas con botes de vidrio de boca ancha, en cuyo fondo hay plátano machacado, cuya fermentación se estimula con levadura de pan. Estas trampas se mantuvieron durante siete días consecutivos, extrayendo diariamente los individuos.

Todos los machos capturados fueron analizados para la letalidad contenida en su segundo cromosoma mediante cruzamientos con la cepa *Curly Lobe/Plum*, siguiendo la técnica de BONNIER (1957). En esquema, el método utilizado fue el siguiente (Fig. 2). Cada macho capturado se cruzó con una hembra *Cy L/Pm*; un macho *Cy L* descendiente de este cruzamiento se retrocruzó con una hembra *Cy L/Pm* para obtener en la descendencia, entre otros tipos, machos y hembras heterocigóticos de fenotipo *Cy L* portadores de copias de un mismo cromosoma del macho que se está analizando. El cruzamiento de estos hermanos produce una descendencia en que aparecerán moscas de fenotipo normal sólo si el cromosoma salvaje analizado está libre de letales. Si el cromosoma salvaje analizado tiene viabilidad normal, la proporción esperada de adultos de fenotipo normal es del 33,33 %; la clasificación de viabilidades empleada es la generalmente admitida (DOBZHANSKY, 1970).

Los datos climatológicos utilizados están elaborados a partir de los de las siguientes estaciones meteorológicas: La Cadellada, Proaza, Gijón, Sama de Langreo y Posada de Llanera; por su proximidad, sirven como indicadores de la climatología de las localidades en las que han sido capturadas las poblaciones *Urbana*, *Proaza*, *Candás*, *La Felguera* y *Naranco*, respectivamente. Asimismo han sido utilizados los mapas termométricos (MATEO GONZÁLEZ, 1959) y pluviométricos (MATEO GONZÁLEZ, 1956) de la región asturiana.



cigotos	0.25	0.50	0.25
adultos	0.33	0.66	—

Fig. 2.—Esquema de los cruzamientos realizados para la determinación de la viabilidad de los cromosomas II, a partir de los machos capturados.

RESULTADOS Y DISCUSION

Los resultados del análisis de la viabilidad de los cromosomas 2 de las cinco poblaciones, se muestran en la Tabla 1; en la Tabla 2 se dan las viabilidades medias de las cinco poblaciones, estimadas considerando todos los cromosomas 2, y considerando sólo los cromosomas que no contienen letales. Como se puede apreciar, la población *La Felguera* muestra una viabilidad media muy baja, cuando se consideran todos los cromosomas 2, y la viabilidad va aumentando en *Naranco*, *Urbana*, *Proaza* y *Candás*, sucesivamente. Sin embargo, cuando únicamente se considera la viabilidad media de los cromosomas no letales, las

TABLA 1

Frecuencias, en %, de los diferentes tipos de cromosomas detectados en las cinco poblaciones. (Entre paréntesis se dan los números de cromosomas de cada tipo. *Supervitales: spv, normales: n, subvitales: sv, semiletales: sle, letales: le.*)

	spv	n	sv	sle	le
La Felguera	0,00 (0)	18,39 (16)	12,64 (11)	14,94 (13)	54,02 (47)
Urbana	5,40 (5)	20,65 (19)	17,39 (16)	18,47 (17)	38,04 (35)
Naranco	0,00 (0)	22,50 (18)	27,50 (22)	15,00 (12)	35,00 (28)
Proaza	4,16 (4)	27,08 (26)	18,75 (18)	18,75 (18)	31,25 (30)
Candás	0,00 (0)	44,18 (38)	16,27 (14)	9,30 (8)	30,23 (26)

TABLA 2

Viabilidad media de las cinco poblaciones. A la izquierda viabilidad media global y a la derecha viabilidad media excluyendo los cromosomas letales.

	Viabilidad media	
	Todos los cromosomas	Cromosomas no letales
La Felguera	0,2964	0,6439
Urbana	0,4409	0,7166
Naranco	0,4354	0,6700
Proaza	0,4772	0,7109
Candás	0,5909	0,8257

diferencias entre las cinco poblaciones se reducen, si bien se sigue manteniendo que los valores extremos correspondan a *La Felguera* y *Candás* respectivamente. Las razones por las que las diferencias entre poblaciones son menores cuando se considera la viabilidad de los cromosomas no letales, hay que buscarlas en las distintas distribuciones de viabilidades que se presentan en cada una de las poblaciones.

En la Fig. 3 se muestra la distribución de cromosomas según sus viabilidades (izquierda de la gráfica) y agrupados por su clasificación como letales, semiletales, etc. (parte derecha); las diferencias entre poblaciones son manifiestas. A la vista de la distribución de cromosomas según sus viabilidades, la baja viabilidad media de la población *La Felguera* se puede atribuir esencialmente a

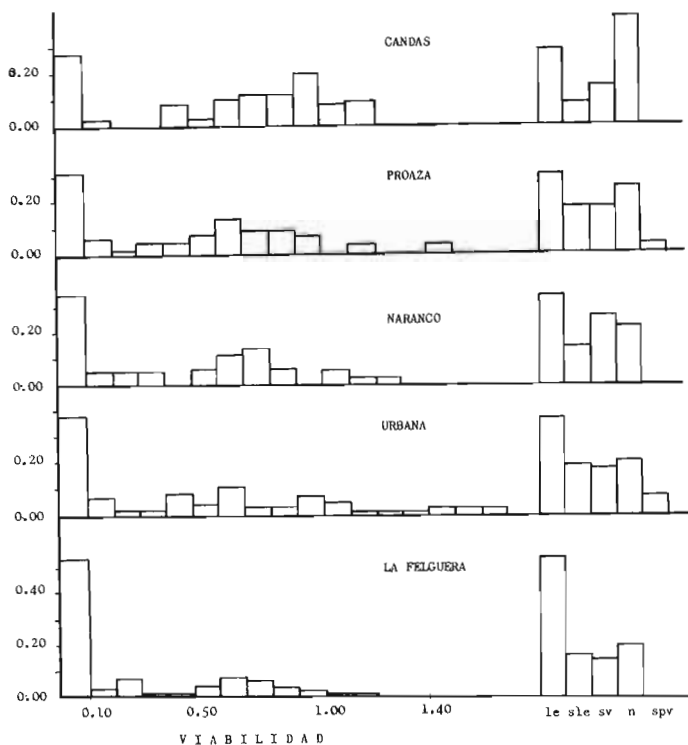


Fig. 3.-Distribución de cromosomas según sus viabilidades (izquierda) y según que hayan sido clasificados como letales, semilaterales, etc. (derecha).

que la mayoría de sus cromosomas tienen viabilidades comprendidas entre 0,00 y 0,10. Desde *La Felguera* a *Candás*, se observa una disminución de cromosomas con baja viabilidad y un aumento progresivo de la proporción de cromosomas con más altas viabilidades; así en *Candás*, la población con mayor viabilidad media, hay una alta proporción de cromosomas con viabilidades comprendidas entre 0,70 y 1,20 (nótese que en ella no hay cromosomas con viabilidad mayor de 1,20) y están ausentes los cromosomas con viabilidades comprendidas entre 0,20 y 0,40. La parte derecha de la Fig. 3 es consecuencia de lo anterior, pero refleja más claramente el desplazamiento de las gráficas hacia la derecha desde *La Felguera* a *Candás*.

La población *Urbana* merece un comentario especial. Es cierto que la viabilidad media de una población depende de la proporción de letales, pero es obvio que no exclusivamente. La viabilidad media global de *Urbana* es muy semejante a la de *Naranco* y *Proaza*, pero sin embargo su frecuencia de letales

más semiletales es significativamente mayor que la de estas poblaciones. La relativamente alta proporción de cromosomas con viabilidad mayor de 1,20, especialmente de supervitales (5,40 %), es la razón por la que *Urbana*, a pesar de la alta proporción de letales más semiletales, tiene una viabilidad media semejante a la de aquellas otras poblaciones.

Si se relaciona la proporción de cromosomas letales y semiletales de nuestras poblaciones con la pluviosidad de las localidades utilizadas como referencia, cabe establecer una relación bastante clara. Se ha visto que las poblaciones *La Felguera* y *Candás* representan los extremos de frecuencia de cromosomas letales y semiletales, mientras que las otras tres poblaciones se encuentran en una posición intermedia y son más similares entre sí. Esta misma relación se encuentra entre las pluviosidades de las cinco localidades de origen de las poblaciones, como muestra la Fig. 4; la correlación entre la proporción de letales más semiletales y pluviosidad anual resulta ser positiva y significativa (coeficiente de correlación de Spearman $r_s = 0,9$, $p < 0,05$).

BAND e IVES (1968) examinando una población de *D. melanogaster* de South Amherst (EE. UU.) a lo largo de un considerable número de años, han probado que en esa población existe una correlación positiva y significativa entre la pluviosidad total de los tres meses de verano anteriores a la captura de las moscas

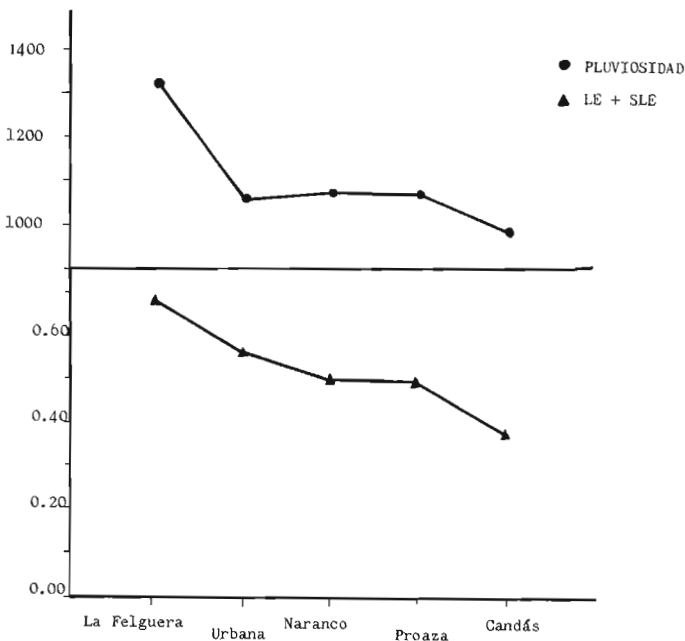


Fig. 4.-Relación entre la pluviosidad anual (en mm) de las localidades de captura y la frecuencia de letales más semiletales de las poblaciones correspondientes.

y la frecuencia de letales más semiletal. Como señalan estos autores, la posible explicación de esta asociación pluviosidad-viabilidad debe ser indirecta.

Se sabe que poblaciones experimentales de *D. melanogaster*, que reciben alimento fresco con frecuencia, son más productivas que aquéllas que lo reciben más espaciadamente (AYALA, 1967). Aun cuando en estas poblaciones más productivas, el tamaño no aumenta grandemente por tener el espacio restringido, en poblaciones naturales, sin esta limitación, cabe esperar que el tamaño de la población aumente significativamente.

BAND e IVES (1968) dan como posible explicación de la correlación entre pluviosidad y frecuencia de letales, el que la lluvia caída en el habitat de las poblaciones produzca una mayor abundancia y variedad de recursos alimenticios disponibles para el desarrollo de los individuos, y que este incremento de alimento constituya una situación ambiental más favorable para un aumento del tamaño de la población. Esta situación más favorable permitiría mayor acumulación de diversidad genética y en definitiva, toleraría un aumento de la frecuencia de letales.

Sin embargo, ALAHIOTIS (1976) en poblaciones experimentales de *D. melanogaster*, encuentra mayor frecuencia de letales en poblaciones en que el medio alimenticio era restrictivo, que en aquellas otras que se desarrollan en un medio favorable, e incluso la frecuencia de letales resultaba ser mayor en las poblaciones de menor tamaño.

Independientemente de los resultados de ALAHIOTIS (1976), aunque en nuestros resultados también se aprecia una relación entre pluviosidad y frecuencia de letales y semiletal del mismo tipo que la encontrada por BAND e IVES (1968), no parece probable que su explicación sea suficiente, al menos tal y como la formulan, y ello por una razón: los niveles de pluviosidad son muy elevados en todas las localidades de captura de nuestras poblaciones, aunque haya diferencias entre ellas, y la vegetación es en todas abundante, por lo que no parece que se pueda hablar de diferencias en cantidad de alimento en estas poblaciones como causa de diferencias en el tamaño de las poblaciones.

Por otra parte, en las poblaciones aquí estudiadas, no ha sido posible establecer ninguna relación coherente entre la frecuencia de letales y semiletal y variables climatológicas referidas a la temperatura, tal como las obtenidas por algunos autores (BAND e IVES, 1961, 1963; BAND, 1964).

MINAMORI et al. (1973) sugieren que el aumento en la frecuencia de letales que ellos observan en una población natural japonesa durante el período 1961-1971, pudiera ser debido a la presencia en el ambiente de agentes contaminantes industriales. Parten del hecho de que en no pocas poblaciones diferentes, observadas durante un período largo de años, se constata una tendencia al incremento en la frecuencia de letales, así como una disminución en la frecuencia de alélismo de esos letales; tratándose de poblaciones de diferente origen y composición genética, hay que buscar una causa común como responsable de esa tendencia

común. Por eso sugieren la contaminación, debida al creciente uso de combustibles del tipo de gasolina, gas-oil, fuel-oil y keroseno, ocurrido en los últimos años en los países industrializados.

Su razonamiento es el siguiente: el número efectivo de individuos de una población que repite cambios estacionales, depende de cuál sea el número mínimo de individuos durante el año, más que del número máximo (DUBININ, 1946; citado por MINAMORI et al., 1973). En el invierno es cuando las poblaciones alcanzan su número mínimo y el factor más importante para que haya individuos que sobrevivan ese período es probablemente la temperatura que se alcance en los lugares de resguardo invernal de las moscas. El consumo de combustibles puede incrementar las temperaturas de los alrededores del microhabitat de las moscas, facilitándoles así el período invernal; esto repercutiría en definitiva en que aumentarían los tamaños efectivos durante el período de máxima expansión y consiguientemente en que las poblaciones admitieran una mayor presencia de letales. Ciertamente, no es ésta la única explicación posible para relacionar el grado de contaminación y la frecuencia de letales y semiletals, ya que podrían existir otras alternativas, sobre todo teniendo en cuenta los resultados ya mencionados de ALAHOTIS (1976); la más obvia sería un aumento de la frecuencia de mutación. En cualquier caso se necesitan más pruebas para decidirse por una u otra.

Sea cual sea la explicación, nuestros datos confirman el hecho de esa asociación entre aumento de contaminación y proporción de letales. La proporción de letales más semiletals es significativamente mayor en *La Felguera y Urbana*; *La Felguera* ha sido capturada en una localidad con intensa contaminación industrial y *Urbana* en una zona con contaminación media, mientras que las demás poblaciones, aunque estén sometidas a influencia humana en mayor o menor grado, ésta no es de tipo industrial. Es decir, que es claro que en las dos poblaciones sometidas a contaminación de tipo industrial, la proporción de cromosomas letales y semiletals es significativamente mayor que en aquellas otras que no lo están.

REFERENCIAS

- ALAHOTIS, S. (1976).—Genetic variation and the ecological parameter «food medium» in cage populations of *Drosophila melanogaster*. Can. J. Genet. Cytol., **18**: 379-383.
- AYALA, F. J. (1967).—Dynamics of populations. II. Factors controlling population size in *Drosophila pseudoobscura* and *D. melanogaster*. Ecology, **48**: 67-75.
- BAND, H. T. (1964).—Genetic structure of populations. III. Natural selection and concealed genetic variability in a population of *Drosophila melanogaster*. Evolution, **18**: 384-404.
- BAND, H. T. y P. T. IVES (1961).—Correlated changes in environment and lethal frequency in a natural population of *Drosophila melanogaster*. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., **47**: 180-185.
- (1963).—Comparison of lethal and semilethal frequencies in second and third chromosomes from a natural population of *Drosophila melanogaster*. Can. J. Genet. Cytol., **5**: 351-357.
- (1968).—Genetic structure of populations. IV. Summer environmental variables and lethal and semilethal frequencies in a natural population of *Drosophila melanogaster*. Evolution, **22**: 633-641.

- BONNIER, G. (1957).—*CyL* versus *CyLIPm* technique in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, **11**: 369-371.
- DOBZHANSKY, Th. (1970).—Genetics of evolutionary process. Columbia University Press. New York.
- DOBZHANSKY, Th. y B. SPASSKY (1963).—Genetics of natural populations. XXXIV. Adaptive norm, genetic load and genetic elite in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, **48**: 1.467-1.485.
- GREENBERG, R. y J. F. CROW (1960).—A comparison of the effect of lethal and detrimental chromosomes from *Drosophila* populations. *Genetics*, **45**: 1.154-1.168.
- KRIMBAS, C. (1959).—Comparison of concealed variability in *Drosophila willistoni* with that in *D. prosaltans*. *Genetics*, **44**: 1.359-1.369.
- MATEO GONZÁLEZ, P. (1956).—Pluviometría de Asturias. Servicio Meteorológico Nacional. Publ. Ser. A. n.º 28. Madrid.
- (1959).—Termometría de Asturias. Servicio Meteorológico Nacional. Publ. Ser. A. n.º 312. Madrid.
- MINAMORI, S., K. ITO, A. NAKAMURA, Y. ANDO y H. SHIOMI (1973).—Increasing trend in frequencies of lethal and semilethal chromosomes in a natural population of *Drosophila* population of *Drosophila melanogaster*. *Jap. J. Genet.*, **48**: 41-51.