

FREQUENCES DE GENES MUTANTS DANS PLUSIEURS
POPULATIONS NATURELLES DE *DROSOPHILA SUBOBSCURA*
DE GRÈCE

par

A. PENTZOS - DAPONTE, E. BOESIGER et A. KANELIS
Laboratoire de Biologie Générale de l'Université de Thessaloniki
et Laboratoire de Génétique Evolutive et de Biométrie du C.N.R.S.
à Gif - sur - Yvette, France.

FREQUENCES DE GENES MUTANTS DANS PLUSIEURS POPULATIONS NATURELLES DE *DROSOPHILA SUBOBSCURA* DE GRÈCE

A. PENTZOS - DAPONTE, E. BOESIGER et A. KANELLIS

Laboratoire de Biologie Générale de l'Université de Thessaloniki
et Laboratoire de Génétique Evolutive et de Biométrie du C.N.R.S.
à Gif - sur - Yvette, France.

I. INTRODUCTION

On a longtemps pensé que les populations naturelles d'une espèce végétale ou animale sont très homogènes, composées uniformément d'individus de type sauvage. LAMARCK est un des premiers biologistes qui insista sur la grande variabilité qu'on trouve à l'intérieur d'une espèce. DARWIN utilise dans son «Origine des Espèces» le terme de *polymorphisme* pour décrire la présence de plusieurs phénotypes dans la même espèce. FORD (1940) parle de *polymorphisme génétique*, quand on trouve dans la même population d'une espèce deux ou plusieurs formes nettement distinctes, dont les fréquences dépassent le seuil qui pourrait être expliqué par la seule mutation récurrente.

Chez les Drosophiles le polymorphisme visible est une exception très rare, ce qui justifie le nom de *Drosophila polymorpha* que DOBZHANSKY et PAVAN (1943) ont choisi pour une espèce brésilienne qui se présente sous trois types de pigmentation des segments. Les trois phénotypes sont déterminés par un seul couple d'allèles, les hétérozygotes ayant une coloration intermédiaire entre celle des deux homozygotes. DA CUNHA (1949, 1953) a montré que les hétérozygotes «Ee» ont un avantage sélectif considérable sur les deux génotypes homozygotes dans les populations expérimentales qu'il a étudiées au laboratoire. Quand on pose la valeur sélective des hétérozygotes «Ee» pour 1, celle de la forme foncée «EE» est de 0,56 et celle de la forme claire «ee» seulement de 0,23. Dans ce cas, il est très probable que le polymorphisme est maintenu dans les populations par l'avantage sélectif des hétérozygotes.

La très grande majorité des espèces de Drosophiles ne manifestent

aucun polymorphisme et elles sont restées semblables à elles - mêmes pendant de très longues périodes, comme le remarque GRASSÉ (1958).

S'il est vrai que le phénotype de la grande majorité des individus capturés dans les populations naturelles, et ceci dans toutes les espèces de *Drosophiles* étudiées, est uniforme, il n'est pas moins vrai qu'il existe dans toutes les espèces analysées une immense variabilité des génotypes, qu'on pourrait appeler polygénéotypisme (BOESIGER, 1967). Chez *Drosophila melanogaster*, *D. willistoni*, *D. pseudoobscura*, *D. persimilis* et *D. prosaltans* on trouve dans les populations naturelles à l'état hétérozygote un grand nombre de gènes létaux, de gènes subvitaux et de gènes qui déterminent à l'état homozygote la stérilité des femelles ou des mâles (voir DOBZHANSKY, 1959). DOBZHANSKY et EPLING (1944), DOBZHANSKY (1966), MAINX (1956), PENTZOS (1964), SPERLICH (1961) et d'autres ont révélé la présence simultanée d'un grand nombre de types structuraux des chromosomes dans les populations naturelles de plusieurs espèces de *Drosophiles*, notamment chez *D. pseudoobscura* et chez *D. subobscura*. LEWONTIN et HUBBY (1966) trouvent chez *D. pseudoobscura* dans cinq populations naturelles un polygénéotypisme important pour dix - huit loci déterminant des enzymes, comme par exemple des estérases, des phosphatases, des deshydrogénases etc. HADORN, HANLY et GANDOLLA (1962) et d'autres ont mis en évidence un polygénéotypisme pour les pigments des yeux. L'HERITIER (1962) montre que même les populations des virus héréditaires de la *Drosophile* sont hétérogènes.

Plusieurs auteurs ont également détecté de nombreux gènes mutants qui provoquent des aberrations morphologiques par rapport au type sauvage, en étudiant les descendants F_2 de femelles capturées dans la nature. LUTZ (1911), CHETVERIKOV (1927), TIMOFEEFF - RESOVSKY (1927), GORDON (1936), BUZZATI - TRAVERSO (1947), BOESIGER (1962) et beaucoup d'autres décrivent des gènes mutants trouvés dans les populations naturelles de *Drosophila melanogaster* des Etats - Unis, de Russie, d'Allemagne, d'Angleterre, d'Italie et de France.

GORDON, SPURWAY et STREET (1939) ont décrit des gènes mutants qu'ils ont révélé dans la descendance de femelles de *Drosophila subobscura* capturées dans trois populations naturelles d'Angleterre. PREVOSTI (1951, 1952) donne une liste de mutants de *Drosophila subobscura* pour des populations sauvages d'Espagne.

Tous ces travaux montrent bien que non seulement les populations naturelles de *Drosophila melanogaster*, espèce que l'on considère parfois comme semi - domestiquée, mais aussi celles de *Drosophila su-*

bebscura et de quelques autres *Drosophilidae*, qui ne dépendent nullement des productions fruitières ou vinicoles de l'Homme, ont un degré élevé d'hétérozygotie et manifestent un polygénétypisme très important.

Les résultats que nous exposons dans cet article concernent la constitution génétique des populations naturelles de *Drosophila subobscura* de plusieurs îles et stations terrestres de Grèce. Ces relevés doivent nous fournir les éléments de base pour une large étude des différences de la constitution génique des populations locales isolées, des fluctuations saisonnières et des modifications évolutives du polygénétypisme dans ces populations. Il nous semble utile de présenter dès maintenant nos premiers résultats sur la fréquence des gènes mutants dans les populations grecques de *Drosophila subobscura*, parce que ceux-ci ont été acquis sur des effectifs bien plus importants que ceux signalés dans les travaux antérieurs.

II. FREQUENCE DES PHENOTYPES MUTANTS DANS UNE POPULATION NATURELLE DE THASOS

Nous avons étudié minutieusement sur place le phénotype de plus de mille mouches capturées dans une olivette à trois kilomètres de la ville de Thasos sur l'île de même nom. La ville de Thasos, sur la côte Nord de l'île, se trouve à sept kilomètres du delta du Nestos, qui se trouve à la limite de la Thrace et de la Macédoine, à l'est de la ville de Kavalla. L'île a une végétation dense de Pins, de Chênes, de Noyers, d'Oliviers etc.

Les populations de *Drosophila subobscura* sont peu denses. Les mouches ne volent et n'entrent dans les boîtes comportant des appâts que tôt le matin et le soir à l'heure du coucher du soleil. Le tableau N° 1 donne séparément pour les femelles et les mâles le nombre de mouches de phénotype sauvage et celui des mouches à phénotype mutant.

Le tableau N° 1 montre qu'on trouve en moyenne au mois de juin 7,41% de mouches de phénotype aberrant par rapport au type normal. Cette expérience à elle seule ne prouve pas que tous les phénotypes aberrants sont déterminés par des gènes mutants. Il est pourtant très probable que toutes les mouches anormales que nous avons observées représentaient des types mutants. Cette affirmation est fondée sur la comparaison avec les descriptions des mutants de *Drosophila subobscura* données par GORDON, SPURWAY et STREET (1939), sur notre étude approfondie de très nombreux mutants de *Drosophila subobscura*, trouvés dans la population de Thasos dans la descendance de femelles cap-

turées en 1965 et sur une connaissance approfondie des gènes mutants que l'on trouve dans les populations naturelles de *Drosophila melanogaster*, qui sont très souvent homologues dans les deux espèces. Il est intéressant de constater que le taux de mouches mutantes de *Drosophila subobscura* correspond bien à celui qu'on trouve dans les populations françaises de *Drosophila melanogaster*, qui était de 6,44% de mouches mutantes pour un lot de 3990 individus, de 6,48% pour un lot de 772 mouches et de 4,80% pour un lot de 1207 mouches (BOESIGER, 1962). La fréquence des mouches mutantes est donc aussi élevée dans l'espèce sauvage *subobscura* que dans l'espèce semi-domestiquée *melanogaster*.

TABLEAU No 1: Fréquence des femelles et des mâles de *Drosophila subobscura* de phénotype mutant capturés dans une population naturelle de Thasos

Date de capture	Nombre de mouches capturées				Total	Pourcentage des mutants
	Type sauvage		Type mutant			
	♀	♂	♀	♂		
16.6.1966	13	45	5	5	68	14,70
17.6.1966	39	39	2	9	89	12,35
18.6.1966	34	42	13	9	98	22,44
19.6.1966	63	112	10	9	194	9,79
21.6.1966	300	412	17	9	738	3,52
Total:	449	650	47	41	1187	
Pourcentage	41,8	58,2	9,5	5,9		7,41

Le taux de mutants est beaucoup plus élevé chez les femelles (9,5%) que chez les mâles (5,9%). Une différence analogue avait déjà été constatée chez *D. melanogaster*, où on trouve en moyenne 9,48% de mutants chez les femelles et 4,44% chez les mâles. Deux facteurs pourraient être responsables de cette différence hautement significative: d'une part la plus grande fragilité des mâles, qui provoque une élimination différentielle plus importante chez les mâles, et d'autre part la forte pression sélective contre les gènes mutants localisés sur le chromosome - X chez les mâles, où ces gènes s'expriment nécessairement phénotypiquement.

Nous constatons dans nos captures un taux de masculinité aberrant. On trouve 41,8% de femelles et 58,2% de mâles. Dans les populations françaises de *D. melanogaster* déjà mentionnées la disproportion était un peu plus accentuée: 38,9% de femelles et 61,1% de mâles. Il n'est pas possible d'affirmer que le taux de masculinité que nous avons constaté dans les boîtes de capture représente fidèlement la proportion

des deux sexes dans la population naturelle. Il est possible, et même assez probable, que les populations naturelles comportent plutôt un excédent de femelles. L'HERITIER et TEISSIER (1933) trouvent dans les cages à population, dans une population expérimentale de *Drosophiles* un excédent de femelles parce que les larves masculines sont moins résistantes. Si on trouve dans les boîtes de capture un excédent de mâles, celui-ci pourrait s'expliquer par une plus grande activité de vol des mâles. L'observation prouve que ces derniers se déplacent plus souvent et plus activement que les femelles dans les cages à population et dans les bouteilles de culture au laboratoire.

TABLEAU No 2. Nature et fréquence des différents phénotypes mutants trouvés dans les populations naturelles de *D. subobscura* à Thasos

Phénotype mutant	n♀	n♂	total	pour cent mutants
<i>Corps:</i>				
Coloration très foncée	15	18	33	32,35
Segments déformés	6	3	9	8,82
Pseudotumeurs	1		1	0,98
<i>Ailes:</i>				
Ailes ondulées	5	2	7	6,86
Ailes opaques	1	1	2	1,96
Ailes découpées	1		1	0,98
Nervure L ₄ réduite		1	1	0,98
Nervure postérieure transversale réduite		1	1	0,98
<i>Autres:</i>				
Coloration des yeux foncée	19	19	38	37,25
Soies décolorées		1	1	0,98
Soies scutellaires courtes		1	1	0,98
Soies scutellaires manquent	1	1	2	1,96
Soies scutellaires tordues	5		5	4,90
<i>Total:</i>	54	48	102	100 %

Le tableau N° 2 donne une classification des phénotypes mutants que nous avons trouvés dans la population de Thasos. Nous évitons à dessein l'utilisation des dénominations classiques de gènes mutants, puisque les tests d'allélisme et la localisation des gènes mutants ne sont pas achevés.

Le nombre total des phénotypes mutants relevé dans le tableau N° 2 dépasse le nombre de mouches de phénotypes mutants du tableau

N° 1 parce que quatorze de ces mouches portaient deux caractères mutants à la fois. Deux phénotypes aberrants déterminés par des gènes mendéliens, la coloration foncée du corps et celle des yeux représentent un peu plus des deux tiers de tous les phénotypes mutants. Dans l'ensemble de l'échantillon étudié, le caractère corps foncé représente 2,8% et le caractère yeux foncés 3,2%. Ces fréquences sont trop élevées pour être attribuées à la mutation récurrente. Pour ces deux phénotypes mutants on peut donc parler de polychromatisme génétique. Nous nous proposons d'étudier ultérieurement la répartition géographique de ces deux caractères dans d'autres régions ainsi que leurs fluctuations saisonnières.

La plupart des aberrations phénotypiques relevées dans le tableau N° 2 représentent des anomalies relativement peu importantes. En tout, nous avons trouvé treize types d'aberrations morphologiques dans les mouches capturées directement dans la population naturelle. Ces phénotypes ne représentent qu'une petite fraction des gènes mutants que recèlent les populations naturelles. La sélection naturelle élimine en effet parmi les larves et parmi les imagos la grande majorité des organismes homozygotes pour un gène délétère. L'étude que nous exposons ci-dessous donne une idée approximative et partielle du taux très élevé de l'hétérozygotie des populations naturelles de *D. subobscura*.

III. FREQUENCES DES GENES MUTANTS A L'ETAT HETEROZYGOTE DANS PLUSIEURS POPULATIONS NATURELLES DE GRECE

CHEVVERIKOV (1927) avait élevé au laboratoire la descendance de femelles de phénotype sauvage capturées dans la nature, pour trouver dans la génération F_2 les gènes mutants récessifs que cette femelle, ou le mâle qui l'avait fécondé, portaient à l'état hétérozygote. Nous avons utilisé cette méthode pour évaluer le taux d'hétérozygotie de femelles de *D. subobscura* capturées dans plusieurs régions de Grèce. Nous avons également évalué le degré d'hétérozygotie des mâles des populations naturelles. Nous avons considéré un phénotype aberrant comme mutant, quand il apparaissait au moins trois fois dans une des cultures F_2 obtenues à partir d'une femelle capturée dans la nature. Dans la plupart des cas nous avons prouvé d'une part par la constitution de souches pures et d'autre part par la mise en évidence d'une ségrégation mendélienne normale après croisement avec la souche de référence «Küssnacht», que ces phénotypes aberrants sont déterminés

par des gènes mutants. Cette étude du déterminisme génétique continue. Les résultats de cette analyse de génétique formelle et la description des phénotypes mutants seront publiés ultérieurement. Cette étude porte sur des échantillons de monches capturées dans l'île de Thasos, dans l'île de Samothraki et près du village de Litochoron en 1965 et en 1966.

L'île de Samothraki se trouve au nord de la mer Egée entre les îles de Thasos et Imbros, à 40 kilomètres au sud de la côte de la Thrace. L'île a très peu de contact avec d'autres îles et avec le continent à cause de l'absence d'un port et à cause des vents redoutables. Cette population de *Drosophiles* est donc certainement très isolée. L'échange de gènes avec d'autres populations par migration doit être insignifiant. Samothraki porte une végétation assez dense. On y cultive des oliviers, des arbres fruitiers et du blé. Notre échantillon de mouches a été capturé dans une olivette, comme celui de Thasos. Le village de Litochoron, près duquel un autre échantillon de *D. subobscura* a été capturé sous des oliviers, se trouve au pied et à l'est de la montagne de l'Olympe à une distance de huit kilomètres de la côte de la Mer.

Les résultats de l'analyse du degré d'hétérozygotie des femelles capturées dans les populations de Litochoron, de Samothraki et de Thasos ainsi que des mâles des populations de Samothraki et de Thasos sont exposés dans le tableau N° 3. Selon le nombre de mutants que chacune des femelles a révélé dans sa descendance en F_2 (dans quelques cas en F_3 ou en F_4), elles sont réparties dans leurs classes appropriées. En divisant le nombre total de mutants trouvés dans un échantillon, par le nombre de femelles qui le constituent, on obtient le nombre de mutants que les femelles portaient en moyenne. Si la présence de 0, 1, 2 jusqu'à 12 gènes mutants dans les différentes femelles est due au hasard, la répartition des femelles dans les différentes classes doit suivre une distribution de POISSON, puisque l'apparition d'une mutation est un événement relativement rare. Pour cette raison nous présentons dans chaque population, sous les nombres observés, les nombres théoriques de femelles qu'on devrait trouver selon la distribution de POISSON. Les deux séries de nombres ont été comparées pour chaque population par un test du χ^2 .

Le tableau N° 3 montre d'abord que chacune des femelles possédait au moins un gène récessif mutant. Dans la plupart des cas elle en possédait plusieurs, puisque la moyenne est de 4,6 pour la population de Litochoron (A), de 4,4 pour la population de Samothraki (B), et de 3,5 pour la population de Thasos (C). Il est intéressant de constater que ces moyennes ne sont pas significativement différentes de celles

TABLEAU No 2. Fréquence de gènes mutants à l'état hétérozygote dans les populations grecques de *D. subobscura*

Population	♂ n	ήμφη n	♂ ad u	Fréquences de ♀ porteuses de 0 à 12 gènes mutants											χ ²	P
				0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10-12		
A. Lithoron 1 ♀	47	217	4,6	0	2	8	15	3	4	2	4	5	0	4	15,2	0,01
				0,5	2,2	5	7,7	8,8	8,1	6,2	4	2,3	1,2	0,8		
B. Samothraki 1 ♀	48	213	4,4	0	3	3	12	10	8	5	3	2	1	1	3,7	0,50
				0,6	2,6	5,7	8,4	9,2	8,1	5,9	3,7	2	1	0,6		
C. Thasos 1 ♀	189	670	3,5	0	5	30	59	62	25	4	2	1	1	0	58,7	0,001
				5,7	19,9	34,9	40,7	35,7	24,9	14,6	7,2	3,1	1,2	0,4		
D. <i>D. melanogaster</i> Banyuls 1 ♀	218	971	4,5	5	7	20	30	55	41	27	21	9	2	1	14,2	0,05
				2,5	11	24,9	37,1	41	37	28	17,9	10	4,9	2,2		
E. Samothraki	32	89	2,7	1	5	10	5	5	1	1	0	0	1	0	4,6	0,50
				2,1	5,8	7,8	7	4,7	2,6	1,1	0,4	0,1	0,1	0		
F. Samothraki ♂ x ♀ Küsn.	55	132	2,4	0	17	23	5	5	2	1	0	1	0	1	19,2	0,001
				5	12	14,4	11,5	6,9	3	1,3	0,5	0,1	0	0		
G. Thasos ♂ x ♀ Küsn.	84	223	2,7	0	6	32	35	8	2	1	0	0	0	0	40,2	0,001
				6,2	16,2	21,1	18,3	11,9	6,2	2,7	0,9	0,3	0,1	0		

trouvées dans l'espèce semi - domestiquée *D. melanogaster*, comme le prouve la population de Banyuls (D) avec une moyenne de 4,5 mutants. Ces moyennes représentent sans aucun doute une sous - estimation. La technique que nous avons utilisée, ne permet certainement pas de déceler tous les gènes mutants à effet morphologique. Pour des raisons pratiques il n'est en effet pas possible de croiser tous les descendants F_1 de la femelle capturée dans la nature entre eux. Le nombre de couples à former et le nombre de descendance F_2 à étudier serait beaucoup trop élevé. Pour former la F_2 nous avons constitué seulement de 5 à 10 couples choisis au hasard parmi les descendants de la F_1 . Selon SPENCER (1947) la probabilité de retrouver les gènes récessifs qui se trouvaient à l'état hétérozygote dans la femelle ou dans le mâle P_1 est de 76% pour cinq couples choisis dans la F_1 et de 94% quand on choisit 10 couples. On peut donc admettre que les fréquences réelles de mutants récessifs déterminant des caractères morphologiques extérieurs, les seuls qui étaient relevés dans le tableau N° 3, sont certainement plus élevées, que celles du tableau.

De plus, il ne faut pas oublier que les fréquences de mutants présentées dans le tableau N° 3 sont le fruit de l'étude d'environ 1.500.000 mouches. Bien que cette observation ait été faite très consciencieusement il n'est pas possible que des caractères morphologiques qui représentent une faible aberration par rapport au phénotype normal ne nous aient échappé un certain nombre de fois.

Il faut ajouter que l'action de gènes modificateurs pourrait masquer un certain nombre de gènes mutants à effet morphologique. Puisque nous ne savons à peu près rien sur la fréquence de ces gènes modificateurs dans les populations naturelles de Drosophiles, il n'est pas possible d'évaluer l'importance de ce phénomène. Les populations E, F et G du tableau N° 3 peuvent donner une indication sur l'importance des gènes modificateurs dans les populations naturelles de *D. subobscura*. Pour les populations A, B, C et D une seule femelle était chaque fois placée dans un tube et la F_2 analysée dans le tableau N° 3 est le produit d'un croisement de frères et soeurs de la F_1 . Les résultats de la ligne E ont été obtenus d'une autre façon. Vers la fin de la période de capture et à cause du manque de tubes on a placé chaque fois de 5 à 30 femelles dans un tube. Dans ces conditions la probabilité que la F_2 soit issue d'un croisement frères par soeurs est très faible. Le degré d'homozygotie des mouches F_2 de la ligne E est donc beaucoup plus faible que celui des mouches des lignes A, B, C et D. La probabilité de la production de combinaisons homozygotes de gènes récessifs est de ce fait

réduit. Cette seule raison suffirait peut-être pour expliquer la moyenne de 2,7 mutants par «tube». A première vue on pourrait être étonné de cette faible moyenne qui représente chaque fois de 5 à 30 femelles et qui devrait être bien plus élevée que celle qu'on trouve dans la descendance d'une seule femelle, puisqu'il y a cumul des gènes mutants de toutes ces femelles.

Dans le cas des populations F et G, il s'agit encore d'une technique différente. Dans ces deux cas les mâles capturés dans populations de Samothraki et de Thasos avaient été croisés au laboratoire avec des femelles vierges d'une souche de référence, de type normal «Küssnacht». Ce croisement révèle évidemment en F_2 les gènes récessifs que ce mâle portait à l'état hétérozygote, avec la même probabilité que celle que nous trouvons pour l'expression des gènes récessifs des femelles capturées dans la nature. Mais les femelles des populations A à D font apparaître dans leur descendance F_2 à côté de leurs propres gènes mutants les gènes mutants des mâles qui les avaient fécondées dans la population naturelle.

En considérant la situation très schématiquement, les moyennes des populations A à D devraient de ce fait être deux fois plus élevées que celles des populations F et G. Mais étant donné que dans un certain nombre de cas une femelle des populations A à D pouvait avoir en commun avec le mâle qui l'avait fécondée un ou même plusieurs gènes mutants, la fréquence des gènes mutants des populations A à D doit être en dessous du double de celle des populations F et G. Nous ne sommes d'ailleurs pas encore en mesure d'évaluer correctement les probabilités. Pour ce faire, il faudrait connaître, au moins pour quelques uns des gènes mutants, leur fréquence dans les populations étudiées, ce qui demandera encore de longs efforts.

Le fait que les mâles soient plus fragiles que les femelles, et qu'on trouve pour cette raison moins de mâles de phénotype mutant dans les populations (voir tableau N° 1), n'a aucune influence dans l'expérience exposée dans le tableau N° 3. Un autre facteur, par contre, diminue certainement la fréquence de gènes récessifs révélés dans la descendance des mâles des populations F et G. Nous pensons aux gènes liés au sexe. Une femelle peut porter des gènes sur le chromosome - X à l'état hétérozygote, sans que ces gènes diminuent sa valeur sélective. Pratiquement tous les gènes mutants ont, par contre, un effet délétère à l'état homozygote. Or, chez les mâles, les gènes mutants liés au sexe s'expriment nécessairement et diminuent la valeur sélective du porteur. Il faut donc s'attendre à ce qu'une fraction importante des mâles porteurs d'un gène mutant du chromosome - X ne survivent pas. L'obser-

vation du phénotype des mâles capturés dans des populations naturelles confirme cette hypothèse (tableau N° 1).

Nous pensons aussi que des gènes modificateurs empêchent dans toutes les populations du tableau N° 3 l'expression phénotypique de certains gènes mutants. Certes, les travaux que nous exposons ici ne permettent pas de prouver cette hypothèse, mais une étude antérieure des populations naturelles de *D. melanogaster* (BOESIGER, 1962), celle du déterminisme génétique de la crise audiogène de la souris (LEHMANN et BOESIGER, 1964) et bien d'autres travaux sur des gènes modificateurs prouvent que ces gènes peuvent masquer la présence d'un gène récessif homozygote. *Il est probable que les gènes modificateurs jouent un rôle important dans les populations naturelles pour le maintien d'une fréquence élevée de phénotypes sauvages malgré la présence de nombreux gènes mutants dans ces populations.* On peut penser que la sélection naturelle favorise le maintien de gènes modificateurs dominants, qui empêchent la manifestation phénotypique de gènes récessifs qui sont délétères par leur expression morphologique, mais qui ont un effet pléiotrope physiologique favorable (FISHER 1928). La sélection naturelle élimine sans doute directement un certain nombre de phénotypes mutants. A côté de ce processus les gènes modificateurs constituent un moyen plus efficace et moins «coûteux» de maintenir des gènes hétérotiques.

Enfin, un autre mécanisme pourrait masquer en premier lieu dans le croisement d'un mâle d'une population naturelle avec une femelle de la souche «Küssnacht» (populations F et G) un certain nombre de phénotypes mutants qui apparaissent plus facilement dans les populations dérivées d'une femelle fécondée dans la population naturelle (populations A à D).

L'étude génétique du polychromatisme de l'Isopode *Sphaeroma serratum* (F.) (BOCQUET, LEVI et TEISSIER, 1951) montre bien que la plupart des phénotypes qu'on trouve dans les populations sont déterminés par une interaction épistatique de plusieurs gènes localisés sur au moins quatre loci.

On peut penser que de tels systèmes épistatiques existent aussi chez les *Drosophiles*. Si tel est le cas, la probabilité de trouver dans la descendance d'un mâle d'une population de Grèce croisé avec une femelle de la souche Küssnacht la combinaison de gènes qui déterminent un phénotype épistatique, est bien plus faible que celle qu'on trouvera dans le croisement de deux animaux de la même population. Mais il est encore trop tôt pour se faire une idée de l'importance et des modalités de ces phénomènes dans les populations de *D. subobscura*.

TABLEAU No 4. Phénotypes mutants trouvés dans la descendance F₂ de D. subobscura: populations de Litochoron, Samothraki et Thasos

Phénotype (*)	n total	Pour cent mouches (**)
<i>Corps:</i>		
très foncé	159	34,9
segments déformés	26	5,7
pseudotumeurs	7	1,5
segments courts	2	0,4
thorax déformé	1	0,2
jaune	1	0,2
<i>Total:</i>	<u>196</u>	
<i>Pattes:</i>		
articulation supplémentaire du fémur	158	34,7
déformées	8	1,8
une patte supplémentaire	2	0,4
<i>Total:</i>	<u>168</u>	
<i>Soies:</i>		
Soies scutellaires ou thoracales manquent	72	15,8
Soies avec crochet	35	7,7
ondulées	30	6,6
soies scutellaires courtes	20	4,4
épaisses et courtes	18	3,9
soies scutellaires supplémentaires	15	3,3
<i>Total:</i>	<u>190</u>	
<i>Yeux:</i>		
Rouge clair	84	18,5
brun foncé	27	5,9
corail	12	2,6
brun	11	2,4
soies sur les ommatidies	4	0,9
Prune	3	0,7
Orange	3	0,7
<i>Total:</i>	<u>144</u>	

TABLEAU No 4. (suite)

Phénotypes (*)	n total	pour cent mouches (**)
<i>Ailes:</i>		
froissées	221	48,6
opaques	103	22,6
recourbées en haut	79	17,4
inclinées latéralement	59	12,9
découpées	53	11,6
gonflées	41	9,0
écartées	37	8,1
rabougries	23	5,0
convexes	20	4,4
bord extérieur relevé	9	1,9
<i>Total:</i>	<i>645</i>	
<i>Nervures:</i>		
L ₂ ou L ₃ réduite	66	14,5
PCV réduite	50	10,9
L ₄ réduite	43	9,5
L ₅ réduite	19	4,2
nervures supplémentaires	15	3,3
L ₂ élargies au bout caudal	14	3,1
réseau fortement perturbé	8	1,8
ACV réduite	5	1,1
ACV double	3	0,7
PCV avec bifurcation	3	0,7
<i>Total:</i>	<i>226</i>	
<i>Total général:</i>	<i>1569</i>	

(*) La désignation des phénotypes évite à dessein les noms classiques des mutants et ne concerne que le phénotype. Les travaux en cours montrent que certains de ces phénotypes, comme par exemple «yeux rouge clair» peuvent être déterminés par plusieurs gènes.

(**) Cette colonne donne pour l'ensemble des trois populations la fréquence relative des différents phénotypes pour cent mouches. Le total dépasse évidemment 100%, puisque les 455 mouches du tableau No 4 ont révélé 1569 mutants, donc une moyenne générale de 3,4 mutants par mouche.

IV. COMPARAISON PHENOTYPIQUE DES MUTANTS RECESSIFS TROUVES DANS DIFFERENTES POPULATIONS NATURELLES

Le but principal du travail de longue haleine, dont nous présentons ici les premiers résultats, est l'étude de la différence des fréquences géniques dans plusieurs populations isolées de Grèce, leur évolution dans le temps et l'étude des mécanismes qui maintiennent l'hétérogénéité de ces populations. Cette recherche ne pourra être accomplie utilement qu'après avoir établi, au moins pour un certain nombre des phénotypes que nous énumérons ci-dessous, le déterminisme génétique. Bien que ce travail de génétique formelle ne soit pas terminé, il nous a semblé utile de donner une liste provisoire des phénotypes mutants que nous avons trouvés dans les trois populations grecques pour la raison suivante. La comparaison des phénotypes mutants que nous avons constatés chez les mouches capturées dans la population de Thasos avec les phénotypes mutants que nous avons trouvés dans les descendants F_2 des femelles et des mâles capturés dans les trois populations, nous semble apporter dès maintenant une conclusion intéressante.

Le tableau N° 2 montre en effet qu'un échantillon de 1187 mouches capturées dans la population de Thasos comportait 13 phénotypes aberrants. Le tableau N° 4 permet de constater que les femelles recélaient à l'état hétérozygote non seulement une fréquence globale beaucoup plus élevée de gènes mutants, mais aussi un éventail beaucoup plus large de types de gènes. Comme nous l'avons fait pour le tableau N° 2, nous utilisons des dénominations descriptives des phénotypes. Quelques uns des phénotypes mentionnés dans le tableau N° 4 sont représentés dans les planches N° 1 - 6. Leur description détaillée sera donnée ultérieurement ensemble avec l'information sur leur déterminisme génétique.

Certains des phénotypes aberrants relevés dans le tableau N° 4 sont très fréquents, comme par exemple la coloration foncée du corps. On trouve ce phénotype assez fréquemment à l'état homozygote chez les mouches capturées dans la population naturelle. Il serait prématuré d'en conclure que c'est le caractère morphologique apparent de ce gène qui confère à leurs porteurs un avantage sélectif, qui explique leur fréquence élevée.

L'avantage sélectif pourrait bien être lié à un effet pléiotrope du gène dont nous connaissons pour le moment seulement l'expression morphologique. Pour l'articulation supplémentaire dans le fémur la

situation est différente. Jusqu'à présent nous n'avons pas trouvé une seule fois ce caractère chez une mouche capturée dans une population naturelle. Il est donc très probable que ce caractère morphologique est hautement délétère dans les conditions naturelles. Dans les descendance F_2 et au laboratoire, le caractère atteint une fréquence très élevée. On doit donc penser que le gène qui provoque cette anomalie phénotypique a également un effet pléiotrope qui présente pour la population un avantage important dans certaines conditions ou que le gène est fortement hétérotique.

On pourrait être tenté d'interpréter certains caractères morphologiques qui représentent une aberration minuscule par rapport au phénotype sauvage, comme insignifiants, donc neutres devant la sélection naturelle. Les anomalies des nervures des ailes ou celles des soies, dont certaines atteignent des fréquences élevées entrent dans cette catégorie. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne sommes pas en mesure d'affirmer la neutralité de tels gènes, puisque leurs effets pléiotropes, et même les effets du caractère morphologique ne sont pas connus.

V. CONCLUSIONS

Les résultats que nous présentons représentent une première phase d'une étude beaucoup plus vaste sur la structure génétique des populations grecques de *D. subobscura*, vivant plus ou moins séparément dans des biotopes très différents. Il s'agit d'une recherche de longue haleine et nous ne pouvons pas espérer obtenir avant quelques années des réponses bien fondées aux principales questions. Dans ce travail nous présentons les résultats déjà acquis ainsi que les hypothèses de travail qu'on peut en déduire.

1) La majorité des mouches capturées dans les populations naturelles manifestent un phénotype sauvage.

2) L'étude de la descendance F_2 de mouches capturées dans les populations naturelles prouve que celles-ci possèdent en réalité un degré élevé d'hétérozygotie. Chacune d'elles porte en moyenne 3,4 gènes mutants qui déterminent un caractère morphologique aberrant.

3) L'hétérogénéité des populations de *D. subobscura*, espèce qui n'est pas inféodée à l'homme, et qui vit en populations relativement peu denses, est aussi forte que celle de l'espèce semi-domestiquée *D. melanogaster*.

4) A première vue il peut sembler paradoxal, que les mouches capturées dans la nature sont dans leur grande majorité de phénotype

sauvage, alors que leur descendance, élevée en stricte consanguinité au laboratoire, révèle la présence d'un très grand nombre de variantes génétiques dans les populations naturelles. Nous pensons que plusieurs facteurs et mécanismes agissent concurremment d'une part pour le maintien d'une grande majorité de mouches de phénotype sauvage et d'autre part pour le maintien d'un degré élevé d'hétérozygotie de ces mouches de phénotype sauvage. L'apparente contradiction se lève, quand on prend en considération les lois et hypothèses suivantes, qui font l'objet de nos recherches en cours.

5) Selon la loi de HARDY et de WEINBERG nous obtenons dans une population qui montre une proportion de $p=1$ gènes de type mutant par rapport à $q=9$ allèles sauvages de ce gène, à la génération suivante, selon la formule $p^2+2pq+q^2$, une répartition de 1 homozygote récessif mutant, 18 hétérozygotes et 81 homozygotes sauvages. Cette population possède donc 18 fois plus de porteurs hétérozygotes du gène, que de phénotypes mutants. Et plus que le gène mutant est rare, plus la fréquence des porteurs hétérozygotes de ce gène est élevée par rapport à celle des homozygotes mutants. La loi de HARDY et de WEINBERG explique donc déjà à elle seule une partie de la discrépance entre le tableau 2 et le tableau 4 de ce travail. Nous avons de bonnes raisons de penser que plusieurs mécanismes augmentent le décalage mentionné.

6) Certains de nos résultats, en accord avec de nombreux autres résultats, permettent de penser que la sélection naturelle élimine une fraction importante des individus homozygotes pour un gène récessif, alors qu'elle favorise au contraire les hétérozygotes même par rapport aux homozygotes sauvages. Pour cette raison il n'y a rien d'étonnant que nous n'ayons pas trouvé une seule mouche avec une articulation supplémentaire du fémur dans l'échantillon capturé à Thasos, alors que ce caractère se trouve dans la descendance F_2 de 34,7% des femelles de trois populations du tableau 4. La même argumentation s'applique probablement aux caractères mutants qui affectent les ailes et leurs nervures. Dans le tableau 4 nous avons relevé 871 mouches qui portaient à l'état hétérozygote une variante génétique affectant les ailes. Cela représente 55,5% de tous les mutants relevés. Parmi les mutations trouvées à l'état homozygote (tableau 2), les caractères affectant les ailes ne représentent que 11,7%. La loi de HARDY et de WEINBERG n'intervient évidemment pas dans ce cas, puisque nous ne comparons pas les fréquences relatives d'homozygotes et d'hétérozygotes, mais la fréquence d'un type de mutation par rapport à tous les autres types de mutations. Le décalage important est probablement une con-

séquence de la pression sélective qui s'exerce contre les aberrations des ailes.

7) Le caractère coloration claire de l'oeil a été trouvé dans la descendance de 18,5% de toutes les mouches étudiées, alors que nous ne l'avons jamais trouvé directement dans la population naturelle. Nous ne pouvons pas exclure un effet de la sélection naturelle; mais nous pensons qu'un autre facteur pourrait partiellement expliquer l'absence de ce caractère dans les populations naturelles. Les tests d'allélisme nous ont en effet montré qu'il existent dans les trois populations étudiées plusieurs gènes, non allèles, dont chacun détermine à l'état homozygote une coloration rouge clair. Dans les F_2 analysées dans le tableau 4, obtenues par des croisements frères par soeurs, tous ces gènes doivent se révéler. Dans la nature par contre, en l'absence de la consanguinité que nous avons imposée au laboratoire, la probabilité de la formation d'une combinaison homozygote pour un de ces gènes, qui seul produit le phénotype oeil rouge clair, est très faible. L'existence de plusieurs gènes dans une population, dont chacun détermine à l'état homozygote le même phénotype, déjà mis en évidence chez *D. melanogaster* (BOESIGER, 1962), favorise donc également le maintien de l'hétérogénéité des populations, tout en produisant une majorité de phénotypes sauvages.

8) L'étude du déterminisme génétique des variantes qui produisent des aberrations des nervures des ailes montrent qu'il existe des gènes modificateurs dans les populations que nous avons étudiées, qui empêchent dans certains cas l'expression phénotypique d'un caractère récessif, même à l'état homozygote. Il n'est pas exclu que les gènes modificateurs jouent un rôle important dans le maintien de l'équilibre entre une majorité de phénotypes sauvages et un important polygénéotypisme.

9) L'importance du polygénéotypisme des populations de *D. subobscura* s'explique sans doute par le fait, que l'espèce doit disposer de très nombreux génotypes différents, pour pouvoir faire face à toute la complexité et à toutes les variations des habitats, qui sont loin d'être homogènes.

10) La sélection naturelle ne produit nullement des populations uniformes. La fréquence de la plupart des gènes mutants qui sont relevés dans les tableaux 2 et 4, dépasse de loin le seuil qui pourrait être expliqué par la mutation récurrente seule. La mutation est un phénomène relativement très rare. Un nouveau gène qui est apparu spontanément dans une population, ne peut pas atteindre des

fréquences relativement élevées par la ségrégation, puisque HARDY et WEINBERG montrent que la fréquence d'un gène reste la même dans une population en équilibre. Ce n'est que l'avantage sélectif d'un gène, qu'il soit direct, dû à un effet d'hétérosis, ou encore parce que le gène est fortement lié à un complexe favorable de gènes, qui peut augmenter sa fréquence dans la population. Le maintien d'une fréquence relativement élevée d'un gène muté peut ensuite être attribué à l'action directe de la sélection naturelle, qui favorise les hétérozygotes, à la multiplicité de gènes de même type, qui les soustrait à la sélection naturelle agissant contre les homozygotes, à l'action protectrice de gènes modificateurs et sans doute à d'autres mécanismes qui nous échappent.

Nous poursuivrons cette longue recherche dans l'espoir de trouver quelques réponses partielles aux questions ainsi soulevées.

Συχνότητες τῶν μεταλλαγέντων γονιδίων εἰς πολλοὺς φυσικοὺς
πληθυσμοὺς *Drosophila subobscura* τῆς Ἑλλάδος

A. Πέντζου - Δαπόντε, E. Boesiger καὶ A. Κανέλλη

Οἱ φυσικοὶ πληθυσμοὶ τῶν ὀργανισμῶν δὲν εἶναι ὁμογενεῖς, ὅπως ἐπί-
στευον ἄλλοτε, ἀλλὰ παρουσιάζουν πολυμορφισμόν. Εἰς τὸ γένος *Drosophila*
ὁ πολυμορφισμὸς ἐκδηλοῦται σπανίως. Εἰς τὴν *D. polymorpha*, ἐν τούτοις,
εἶναι γνωστοὶ τρεῖς φαινότυποι, ἐξαρτώμενοι ἐξ ἑνὸς ζεύγους ἀλληλομόρφων,
ἐκ τῶν ὁποίων τὰ ἑτεροζυγωτικά ἄτομα (Ee) ἔχουν ἐπιλογικὴν ὑπεροχὴν
μεγαλυτέραν τῶν δύο ὁμοζυγωτικῶν γενοτύπων ($Ee=1, EE=0,56, ee=0,23$).
Πιθανὸν χάρις εἰς αὐτὴν διατηρεῖται ὁ πολυμορφισμὸς τῶν πληθυσμῶν.

Εἰς ὅλα τὰ μέχρι σήμερον ἀνσλυθέντα εἶδη τῆς Δροσοφίλης εἰς τὸν ἴδιον
φαινότυπον ἀντιστοιχοῦν πολλοὶ γενοτύποι (πολυγενοτυπισμός). Εἰς τοὺς
ἐλευθέρους πληθυσμοὺς ἀνεκάλυψαν διαφόρους χρωματωσωμικὰς ἀνακατατά-
ξεις καθὼς καὶ πολλὰ γονίδια, τὰ ὁποῖα ἔχουν μεταλλάξεις χ , εἰς ὁμοζυγωτικὴν
κατάστασιν, εἶναι θανατογόνα, προκαλοῦν στειρότητα, ρυθμίζουν τὸ ποσοῦν
τῶν ἐνζύμων κ.λ.π. Ἐπομένως οὗτοι εἶναι εἰς μεγάλον βαθμὸν ἑτεροζυγωτικοί.

Ἡ παροῦσα μελέτη ἀφορᾷ εἰς τὴν γενετικὴν σύστασιν τῶν ἐλευθέρων
πληθυσμῶν τῆς *Drosophila subobscura* διαφόρων περιοχῶν τῆς Ἑλλάδος.
Ἐμελετήσαμεν ἐπιτοπίως τὸν φαινότυπον ἄνω τῶν 1000 ἀτόμων, τὰ ὁποῖα
συνελάβαμεν πλησίον τῆς πόλεως Θάσου. Ὁ πίναξ 1 δεικνύει πόσα ἐκ τούτων
εἶχον τὸν κανονικὸν ἢ τὸν μεταλλαγέντα φαινότυπον. Ἐκ τοῦ αὐτοῦ πίνακος
ἐξάγεται ἐπίσης ὅτι τὸν Ἰούλιον κατὰ μέσον ὄρον τὰ 7,41% τῶν συλλαμβανο-
μένων μυιῶν ἔχουν τὸν μεταλλαγέντα φαινότυπον. Τοῦτο δὲν σημαίνει βεβαίως
ὅτι ὅλοι οἱ παραλλάσσοντες φαινότυποι καθορίζονται ἀπὸ μεταλλαγέντα γο-
νίδια. Εἶναι ὅμως πολὺ πιθανόν. Ἐνδιαφέρουσα εἶναι ἐξ ἄλλου ἢ διαπίστωσις
ὅτι τὸ ποσοστὸν τῶν μεταλλαγμάτων τῆς *D. subobscura* ἀντιστοιχεῖ ἀκριβῶς
πρὸς ἐκεῖνο τῶν γαλλικῶν πληθυσμῶν τῆς *D. melanogaster*, διότι ἐκ τούτου
συνάγεται ὅτι ἡ συχνότης τῶν μεταλλαγμάτων ἑνὸς ἀγρίου εἴδους εἶναι τόσον
ὑψηλὴ ὅσον καὶ ἑνὸς ἡμικατοικιδίου.

Τὸ ποσοστὸν τῶν μεταλλαγμάτων, ὅπως καὶ εἰς τὴν *D. melanogaster*,
εἶναι μεγαλύτερον εἰς τὰ θήλεα (9,5%) παρὰ εἰς τὰ ἄρρενα (5,9%). Τοῦτο
δυνατὸν νὰ ὀφείλεται εἰς τὴν μεγαλυτέραν εὐπάθειαν ἢ τὴν ἰσχυρὰν ἐπιλογικὴν
πίεσιν ἐπὶ τῶν μεταλλαγέντων φυλοσυνδέτων γονιδίων τῶν ἄρρένων.

Τὸ ποσοστὸν τῶν ζωγρηθέντων ἀρρένων (58,2%) ἦτο μεγαλύτερον τοῦ τῶν θηλέων (41,8%). Ἐν τούτοις εἰς τοὺς φυσικοὺς πληθυσμοὺς μᾶλλον ὑπερτεροῦν τὰ θήλεα, διότι αἱ προνύμφαι τῶν ἀρρένων δὲν εἶναι τόσον ἀνθεκτικαί. Ἡ σύλληψις περισσοτέρων ἀρρένων πιθανὸν ὀφείλεται εἰς τὴν μεγαλύτεραν τῶν ἱκανότητα πρὸς πτῆσιν.

Εἰς τὸν πίνακα 2 ἀναγράφονται οἱ μεταλλαγέντες φαινότυποι τοὺς ὁποίους ἀνεύρομεν εἰς τὸν πληθυσμὸν τῆς Θάσου. Ὁ συνολικὸς ἀριθμὸς τούτων ὑπερβαίνει τὸν ἀριθμὸν τῶν μεταλλαχθεῖσῶν μυιῶν τοῦ πίνακος 1, διότι 14 ἐξ αὐτῶν ἔφερον δύο συγχρόνως μεταλλαγέντα γνωρίσματα.

Οἱ φαινότυποι, βαθῶς χρωματισμὸς τοῦ σώματος καὶ τῶν ὀφθαλμῶν, ἀντιπροσωπεύουν τὰ 2/3 περίπου τοῦ συνολικοῦ ἀριθμοῦ τῶν μεταλλαγέντων φαινοτύπων. Ὁ πρῶτος ἀντιπροσωπεύει τὰ 2,8% καὶ ὁ δεύτερος τὰ 3,2% τοῦ ἐξετασθέντος δείγματος. Αἱ συχνότητες αὐταὶ εἶναι πολὺ ὑψηλαὶ διὰ τὰ ἀποδοθοῦν εἰς μεταλλάξεις. Δυνάμεθα λοιπὸν νὰ ὀμιλῶμεν περὶ γενετικοῦ πολυχρωματισμοῦ. Τὴν γεωγραφικὴν κατανομήν, ὡς καὶ τὰς ἐποχιακὰς διακυμάνσεις, τῶν δύο τούτων χαρακτήρων θὰ μελετήσωμεν βραδύτερον.

Αἱ πλεῖσται τῶν 13 φαινοτυπικῶν παραλλαγῶν τοῦ πίνακος 2 δὲν εἶναι σημαντικαὶ καὶ ἀντιπροσωπεύουν μικρὸν μόνον ποσοστὸν τῶν μεταλλαγέντων γονιδίων, τὰ ὁποῖα κρύπτουν οἱ φυσικοὶ πληθυσμοὶ τῶν Δροσοφιλῶν.

Διὰ τῆς μεθόδου τοῦ CHETVERIKOV (1921) προσδιωρίσαμεν τὸ ποσοστὸν τῆς ἑτεροζυγωτίας τῶν θηλέων καὶ ἀρρένων ἀτόμων τῆς *D. subobscura*, τῶν ζωγρηθέντων εἰς διαφόρους περιοχὰς τῆς Ἑλλάδος. Τότε μόνον ἐθεωρήσαμεν παρηλλαγμένον φαινότυπον ὡς μετάλλαγμα, ὅταν ἐνεφανίζετο τρεῖς τοῦλάχιστον φοράς εἰς τὴν F_2 . Εἰς τὰς πλείστας περιπτώσεις ἀπεδείξαμεν, διὰ τῆς δημιουργίας καθαρῶν στελεχῶν (καὶ τοῦ μενδελικοῦ διαχωρισμοῦ τῶν) ὅτι οἱ παρηλλαγμένοι οὗτοι φαινότυποι καθορίζονται ὑπὸ μεταλλαγέντων γονιδίων. Ἡ μελέτη τοῦ γενετικοῦ καθορισμοῦ τῶν μεταλλαγέντων χαρακτήρων συνεχίζεται καὶ τὰ ἀποτελέσματα θὰ δημοσιευθοῦν ἀλαχοῦ.

Τὰ ἐξετασθέντα δείγματα Δροσοφιλῶν ἐζωγρήθησαν εἰς Σαμοθράκην, Θάσον καὶ Λιτόχωρον τὸ 1965 καὶ 1966. Ὁ πληθυσμὸς τῆς Σαμοθράκης λόγφ τῆς μικρᾶς ἐπικοινωνίας ταύτης πρὸς τὴν στερεὰν καὶ τὰς ἄλλας νήσους δύναται νὰ θεωρηθῇ ὡς λίαν ἀπομεμονωμένος καὶ ἡ ἀνταλλαγὴ γονιδίων μετ' ἄλλους πληθυσμοὺς ἀσήμαντος.

Τὰ ἀποτελέσματα τῆς ἀναλύσεως τοῦ βαθμοῦ ἑτεροζυγωτίας τῶν ζωγρηθέντων θηλέων ἐκτίθενται εἰς τὸν πίνακα 3. Ἀναλόγως τοῦ ἀριθμοῦ τῶν μεταλλαγματῶν τὰ ὁποῖα ἐνεφανίσθησαν εἰς τὴν F_2 (ἢ βραδύτερον) μεταξὺ τῶν ἀπογόνων ἐκάστου θήλεος κατετάγησαν ταῦτα εἰς κλάσεις.

Διαιροῦντες τὸν ἀριθμὸν τῶν ἀνευρεθέντων μεταλλαγματῶν εἰς τὸ δείγμα ἐνὸς πληθυσμοῦ διὰ τοῦ ἀριθμοῦ τῶν θηλέων τὰ ὁποῖα τὸ ἀποτελοῦν, λαμβάνομεν τὸν ἀριθμὸν τῶν μεταλλαγματῶν, τὰ ὁποῖα κατὰ μέσον ὄρον ἔφερον

ταῦτα. Ἐὰν ἡ παρουσία 0, 1, 2,.....12 μεταλλαγέντων γονιδίων ὑφίσταται εἰς τὴν τύχην, τότε ἡ κατάταξις τῶν θηλέων εἰς κλάσεις πρέπει νὰ ἀκολουθῇ τὴν κατανομὴν τοῦ Poisson. Διὰ τοῦτο, πλὴν τοῦ παρατηρηθέντος, παρεθέσαμεν καὶ τὸν ἀναμενόμενον ἀριθμὸν καὶ συνεκρίναμεν τὰς δύο σειρὰς διὰ τῆς χ^2 μεθόδου.

Ὁ πίναξ 3 δεικνύει ὅτι ἕκαστον θῆλυ περιέχει, τοῦλάχιστον ἓν, συνήθως ὅμως περισσότερα, μεταλλαγέντα ὑποτελῆ γονίδια, διότι διὰ τὸν πληθυσμὸν τοῦ Λιτοχώρου ἡ μέση τιμὴ εἶναι 4,6, τῆς Σαμοθράκης 4,4 καὶ τῆς Θάσου 3,5. Εἶναι ἐνδιαφέρον ὅτι αἱ προσδιορισθεῖσαι μέσαι τιμαὶ δὲν ἀπέχουν ἐκείνης ἢ ὅποια εὑρέθη διὰ τὴν *D. melanogaster* τοῦ Banayuls. Αἱ τιμαὶ αὗται ἀσφαλῶς εἶναι κατώτεροι τῶν πραγματικῶν, διότι διὰ πρακτικούς σκοποὺς περιωρίσθημεν εἰς τὴν ἐξέτασιν 5-10 ζευγῶν ληφθέντων τυχαίως ἐκ τῶν ἀπογόνων τῆς F_1 . Εἰς τὴν περίπτωσιν ταύτην ὅμως ἡ πιθανότης νὰ προσδιορίσωμεν τὰ ἐν ἑτεροζυγωτικῇ καταστάσει εὐρισκόμενα ὑποτελῆ γονίδια, ἀνέρχονται εἰς 76-94%. Ἐπὶ πλέον πρέπει νὰ ληφθῇ ὑπ' ὄψιν ὅτι αἱ συχνότητες τῶν μεταλλαγμάτων τοῦ πίνακος 3 προέρχονται ἐκ τῆς ἐξετάσεως 1.500.000 περίπου μυιῶν καὶ βεβαίως πολλοὶ χαρακτῆρες, οἱ ὅποιοι ἐλάχιστα διαφέρουν τοῦ κανονικοῦ φαινοτύπου, θὰ διέφυγον ὠρισμένας φοράς τὴν προσοχὴν μας.

Πολλάκις τὸ ἀποτέλεσμα ὠρισμένων μεταλλαγέντων γονιδίων θὰ ἠδύνατο νὰ καλύψῃ ἢ δρᾷσις τροποποιητικῶν γονιδίων, περὶ τῆς συχνότητος τῶν ὁποίων εἰς τὴν *Drosophila* ἐλάχιστα γνωρίζομεν. Περὶ τῆς σημασίας τούτων εἰς τοὺς φυσικοὺς πληθυσμοὺς τῆς *D. subobscura* πληροφορίας δίδουν οἱ πληθυσμοὶ E, F, καὶ G. Αἱ F_2 τῶν πληθυσμῶν A, B, C καὶ D, αἱ ὁποῖαι ἀναλύονται εἰς τὸν πίνακα 3, προήρχοντο ἐκ τῆς διασταυρώσεως τῶν τέκνων (F_1) τοῦ αὐτοῦ θήλεος. Εἰς τὸν πληθυσμὸν E ὅμως τὰ ἄτομα τῆς F_1 προήρχοντο ἐκ 5-30 θηλέων τοποθετηθέντων ἐντὸς τοῦ ἰδίου φιαλιδίου. Ἐπομένως ἡ πιθανότης τὰ ἄτομα τῆς F_2 γενεᾶς νὰ προέρχωνται ἐκ τῆς διασταυρώσεως ἀδελφῶν ἀτόμων εἶναι μικρά. Ὡς ἐκ τούτου ὁ βαθμὸς ὁμοζυγωτίας τῶν ἀτόμων τῆς F_2 εἶναι μικρότερος τοῦ τῶν πληθυσμῶν A-D. Ἴσως τοῦτο θὰ ἦτο ἀρκετὸν διὰ νὰ ἐξηγήσῃ τὴν μέσην τιμὴν 2,7 μεταλλάγματα ἀνὰ «φιαλίδιον».

Εἰς τοὺς πληθυσμοὺς F καὶ G τὰ συλληφθέντα ἄρρενα ἄτομα διεσταυρώθησαν μετὰ παρθένα τοῦ στελέχους Küssnacht, εἰς δὲ τὴν F_2 προσδιορίσθησαν τὰ ὑποτελῆ γονίδια τὰ ὁποῖα ἔφερον εἰς ἑτεροζυγωτικὴν κατάστασιν.

Τὰ θήλεα τῶν πληθυσμῶν A-D πλὴν τῶν ἰδίων περιέκλειον καὶ τὰ μεταλλαγέντα γονίδια τῶν ἄρρένων ὑπὸ τῶν ὁποίων ἐγονιμοποιήθησαν. Ὡς ἐκ τούτου θὰ ἔπρεπεν αἱ μέσαι τιμαὶ τῶν πληθυσμῶν A-D νὰ εἶναι διπλάσιαι ἐκείνων τῶν πληθυσμῶν F καὶ G. Ἐπειδὴ ὅμως συχνὰ ταῦτα ἔχουν ἐν ἡ περισσότερα μεταλλαγέντα γονίδια κοινὰ αὗται εἶναι κατώτεροι τοῦ διπλασίου.

Τὸ γεγονός ὅτι τὰ ἄρρενα εἶναι εὐπαθέστερα τῶν θηλέων καὶ διὰ τοῦτο εἰς τοὺς πληθυσμοὺς ἀνευρίσκομεν ὀλιγώτερα ἄρρενα τοῦ μεταλλαγέντος φαι-

νοτύπου (πίναξ 1), δὲν ἔχει ἐπίδρασιν ἐπὶ τῶν ἀποτελεσμάτων τοῦ πίνακος 3. Τοῦναντίον εἰς ἄλλος παράγων, ἡ φυλοσύνδεσις, ἐλαττώνει ἀσφαλῶς εἰς τοὺς ἀπογόνους τῶν ἀρρένων τῶν πληθυσμῶν F καὶ G τὴν συχνότητα τῶν ὑποτελῶν γονιδίων. Εἰς τὰ θήλας, τὰ ὅποια εἶναι ἑτεροζυγωτικά διὰ φυλοσύνδετα γονίδια, ταῦτα δὲν ἐλαττώνουν τὴν ἐπιλογικὴν τιμὴν των. Εἰς τὰ ἄρρενα ὁμοίως, κατ' ἀνάγκην, ἐκδηλοῦνται καὶ ἐλαττώνουν τὴν ἐπιλογικὴν τιμὴν τοῦ φορέως. Ὡς ἐκ τούτου πολλοὶ τῶν ἀρρένων φορέων τοῦ μεταλλαγέντος γονιδίου δὲν ἐπιζοῦν. Ἡ παρατήρησις τῶν φαινοτύπων τῶν συλληφθέντων ἀρρένων εἰς τοὺς φυσικοὺς πληθυσμοὺς ἐπιβεβαιοῖ τὴν ὑπόθεσιν ταύτην (πίναξ 1). Εἶναι δυνατὸν ἐπίσης εἰς ὅλους τοὺς πληθυσμοὺς τοῦ πίνακος 3 τροποποιητικὰ γονίδια νὰ ἐμποδίζουσι τὴν φαινοτυπικὴν ἐκδήλωσιν ὠρισμένων μεταλλαγέντων γονιδίων. Ἡ παροῦσα ἐργασία δὲν ἐπιτρέπει τὴν ἐπιβεβαίωσιν τῆς ὑποθέσεως ταύτης, ἐν τούτοις ἄλλαι μελέται ἀποδεικνύουσι ὅτι δύναται νὰ συμβαίη τοῦτο.

Εἶναι λοιπὸν πιθανὸν ὅτι εἰς τοὺς φυσικοὺς πληθυσμοὺς, παρὰ τὴν παρούσαν πολυαριθμὴν μεταλλαγέντων γονιδίων, τροποποιητικὰ γονίδια συμμετέχουσι ἐνεργῶς εἰς τὴν διατήρησιν μιᾶς ὑψηλῆς συχνότητος κανονικῶν φαινοτύπων. Ἰσως ἡ φυσικὴ ἐπιλογή εὐνοεῖ τὴν διατήρησιν ὑπερεχόντων τροποποιητικῶν γονιδίων, ἐμποδιζόντων τὴν φαινοτυπικὴν ἐκδήλωσιν ὑποτελῶν γονιδίων τὰ ὅποια εἶναι μὲν καταστρεπτικά, ἀλλὰ ἔχουσι εὐνοϊκὴν πλειοτροπικὴν ἐπίδρασιν. Ἀναμφιβόλως ἡ φυσικὴ ἐπιλογή ἐξαφανίζει ἀμέσως ὠρισμένα μεταλλάγματα. Πλὴν τούτου τὰ τροποποιητικὰ γονίδια χρησιμεύουσι διὰ τὴν διατήρησιν ἑτερωτικῶν γονιδίων.

Τέλος εἶναι πιθανὸν οἱ πλεῖστοι τῶν φαινοτύπων, οἱ ὅποιοι ἀνευρίσκονται εἰς τοὺς φυσικοὺς πληθυσμοὺς τῆς *D. subobscura*, νὰ καθορίζωνται διὰ τῆς ἐπιστατικῆς ἀλληλεπίδρασεως πολλῶν γονιδίων. Ὁ μηχανισμὸς οὗτος κατὰ τὴν διασταύρωσιν ἀρρένων μετὰ θηλέων Küssnacht (πληθυσμοὶ F καὶ G) θὰ ἠδύνατο νὰ ἐμποδίσῃ τὴν ἐμφάνισιν ὠρισμένων μεταλλαγέντων φαινοτύπων. Διότι ἡ πιθανότης νὰ ὑπάρξουσι τοιοῦτοι συνδυασμοὶ γονιδίων κατὰ τὴν διασταύρωσιν τούτων εἶναι μικροτέρα παρὰ κατὰ τὴν διασταύρωσιν δύο ἀτόμων τοῦ αὐτοῦ πληθυσμοῦ.

Ὁ κύριος σκοπὸς τῶν ἐρευνῶν μας εἶναι ἡ μελέτη τῶν γονιαδικῶν συχνότητων διαφόρων ἀπομεμονωμένων Ἑλληνικῶν πληθυσμῶν, τῆς ἐξελιξέως τούτων, ὡς καὶ τῶν μηχανισμῶν οἱ ὅποιοι διατηροῦν τὴν ἑτερογένειαν εἰς αὐτούς. Ἡ ἐρευνα αὕτη προϋποθέτει ὅτι δι' ὀλίγους τοῦλάχιστον φαινοτύπους ἔχει ἤδη διαπιστωθῆ ὁ γενετικὸς καθορισμὸς των. Ἄν καὶ ἡ ἐργασία αὕτη δὲν συνεπληρώθη εἰσέτι, ἐν τούτοις παραθέτομεν προσωρινὸν κατάλογον τῶν μεταλλαγέντων φαινοτύπων τοὺς ὁποίους ἀνεύρομεν εἰς τρεῖς ἐξετασθέντας πληθυσμοὺς, καθόσον ἐκ τῆς συγκρίσεως τούτων προκύπτουσι ἐνδιαφέροντα συμπεράσματα.

Πράγματι, ὁ πίναξ 2 δεικνύει ὅτι ἐν δεῖγμα 1187 μυιῶν ἐκ Θάσου πε-

ριελάμβανε 13 παραλλαγέντας φαινοτύπους. Ὁ πίναξ 4 ἐπίσης δεικνύει ὅτι τὰ θήλεα περιεῖχον εἰς ἑτεροζυγωτικήν κατάστασιν πολλά μεταλλαγέντα γονίδια διαφόρων τύπων. Μερικοὶ φαινότυποι, οἱ ὁποῖοι ἀναφέρονται εἰς τοῦτον, εἰκονίζονται εἰς τὰς παρατιθεμένας φωτογραφίας. Ἡ λεπτομερὴς περιγραφή των καθὼς καὶ ὁ γενετικὸς καθορισμὸς των θὰ δημοσιευθοῦν βραδύτερον.

Μερικοὶ τῶν παραλλαγέντων φαινοτύπων τοῦ πίνακος 4, ὅπως π.χ. ὁ σκοτεινὸς χρωματισμὸς τοῦ σώματος, εἶναι πολὺ συχνοὶ εἰς τοὺς φυσικοὺς πληθυσμούς. Δὲν δυνάμεθα ὅμως νὰ συμπεράνωμεν ὅτι τοῦτο ὀφείλεται εἰς τὴν ἐπιλογικὴν ὑπεροχὴν τὴν ὁποῖαν ὁ χαρακτήρ οὗτος προσδίδει εἰς τοὺς φορεῖς του.

Ἡ ἐπιλογικὴ ὑπεροχὴ εἶναι δυνατὸν νὰ συνδέεται μὲ τὴν πλειοτροπικὴν δρᾶσιν τοῦ γονιδίου, τοῦ ὁποίου πρὸς τὸ παρὸν γνωρίζομεν μόνον τὴν μορφολογικὴν ἐκδήλωσιν. Εἰς τὰ ζωγρηθέντα ἄτομα οὐδέποτε ἀνεύρομεν συμπληρωματικὴν ἄρθρωσιν τοῦ μηροῦ. Εἶναι λοιπὸν πιθανόν, ὑπὸ φυσικᾶς συνθήκας, ὁ χαρακτήρ οὗτος νὰ εἶναι πολὺ καταστρεπτικὸς. Τὸναντίον ἡ συχνότης τοῦ χαρακτῆρος εἶναι πολὺ μεγάλη εἰς τοὺς ἀπογόνους τῆς F_2 , εἰς τὸ ἐργαστήριον. Φαίνεται λοιπὸν ὅτι τὸ γονίδιον διὰ τὴν ἀνωμαλίαν ταύτην ἔχει πλειοτροπικὴν δρᾶσιν, ἡ ὁποία ὑπὸ ὀρισμένας συνθήκας παρέχει σημαντικὴν ὑπεροχὴν εἰς τὸν πληθυσμὸν ἢ ὅτι τὸ γονίδιον εἶναι ἰσχυρῶς ἑτερωτικόν.

Τὰ μέχρι τοῦδε συμπεράσματα ἐκ τῆς μελέτης τῶν Ἑλληνικῶν πληθυσμῶν τῆς *D. subobscura* δύνανται νὰ συνοψισθοῦν ὡς ἑξῆς:

1. Αἱ πλείστα τῶν μυιῶν αἱ ὁποῖαι ἐζωγρήθησαν, ἐκδηλοῦν κανονικὸν φαινότυπον.

2. Ἡ μελέτη τῆς F_2 γενεᾶς των ἀποδεικνύει ὅτι αὗται εἶναι εἰς ὑψηλὸν βαθμὸν ἑτεροζυγωτικά. Ἐκάστη ἐκ τούτων φέρει κατὰ μέσον ὄρον 3,4 μεταλλαγέντα γονίδια.

3. Ἡ ἑτερογένεια τῶν πληθυσμῶν τῆς *D. subobscura* εἶναι τόσον μεγάλη, ὅσον καὶ ἡ τῆς *D. melanogaster*.

4. Πολλοὶ παράγοντες καὶ μηχανισμοὶ ἐπιδρῶν συναγωνιστικῶς εἰς τὴν διατήρησιν ἀφ' ἑνὸς τοῦ κανονικοῦ φαινοτύπου καὶ ἀφ' ἑτέρου μεγάλου βαθμοῦ ἑτεροζυγωτίας.

5. Κατὰ τὸν νόμον τῶν HARDY - WEINBERG ὅταν εἰς ἓνα πληθυσμὸν πρὸς ἓνα μεταλλαγὲν γονίδιον ($p=1$) ἀντιστοιχοῦν 9 κανονικά ἀλληλόμορφα ($q=9$) τότε, συμφώνως πρὸς τὸν τύπον $p^2 + 2pq + q^2$, εἰς τὴν ἐπομένῃ γενεᾷν θὰ ἔχωμεν 1 ὁμοζυγωτικὸν ὑποτελὲς μετάλλαγμα, 18 ἑτεροζυγωτικά καὶ 81 ὁμοζυγωτικά κανονικά. Εἰς τὸν πληθυσμὸν τοῦτον εὐρίσκονται λοιπὸν 18 φορὲς περισσότεροι ἑτεροζυγωτικοὶ φορεῖς τοῦ γονιδίου παρὰ μεταλλαγέντες φαινότυποι. Ὅσον δὲ τὸ μεταλλαγὲν γονίδιον εἶναι σπανιώτερον, τόσον ἡ συχνότης τῶν ἑτεροζυγωτικῶν φορέων τοῦ γονιδίου τούτου εἶναι μεγαλυτέρα ἐν σχέσει πρὸς τὰ ὁμοζυγωτικά μετάλλαγματα. Ἐπομένως ὁ νόμος τῶν

HARDY - WEINBERG εξηγεί την άσυμφωνία μεταξύ των πινάκων 2 και 4.

6. Η φυσική επιλογή εξαφανίζει σημαντικόν μέρος των όμοζυγωτικών δι' εν ύποτελές γονίδιον ατόμων, ενώ αντίθετως ευνουεί τὰ έτεροζυγωτικά. Ός εκ τούτου δέν είναι παράδοξον τὸ ὅτι δέν συνελάβομεν οὔτε εν άτομον μὲ συμπληρωματικὴν ἄρθρωσιν εἰς τὸ μηρόν, ἂν καὶ ὁ χαρακτήρ οὔτος ἀνευρίσκειται εἰς τὴν F_2 τῶν 34,7% τῶν θηλέων τοῦ πίνακος 4. Τὸ αὐτὸ ἰσχύει καὶ διὰ τὰς πτέρυγας καὶ τὰς νευρώσεις των. Ός ἐξάγεται ἐκ τοῦ πίνακος 4, 871 άτομα ἴσαν έτεροζυγωτικά διὰ τὰ γονίδια τὰ ὁποῖα ἐπηρεάζουν ταύτας. Τοῦτο ἀντιστοιχεῖ εἰς τὰ 55,5% τῶν παρατηρηθέντων μεταλλαγμάτων. Μεταξὺ τῶν ὁμοζυγωτικῶν μυῶν (πίναξ 2) οἱ χαρακτήρες οἱ ἐπηρεάζοντες τὰς πτέρυγας ἀνέρχονται μόνον εἰς 11,7%. Η παρατηρουμένη διαφορά εἶναι ἀποτέλεσμα τῆς ἐπιλογικῆς πιέσεως, ἡ ὁποία ἐξασκεῖται ἐπὶ τῶν παραλλαγῶν τῶν πτερύγων.

7. Ο χαρακτήρ, ἀνοικτὸς χρωματισμὸς τῶν ὀφθαλμῶν, ἀνευρέθη εἰς τοὺς ἀπογόνους εἰς τὰ 18,5% ὄλων τῶν ἐξετασθέντων ατόμων, ἐνῶ οὐδέποτε παρετηρήθη εἰς τοὺς φυσικοὺς πληθυσμούς. Δέν ἀποκλείεται τοῦτο νὰ ὀφείλεται εἰς τὴν φυσικὴν ἐπιλογήν. Ἴσως ὁμως δύναται νὰ ἐξηγηθῆ ἐν μέρει καὶ ἄλλως: Πράγματι ὁ ἔλεγχος τῆς ἀλληλομορφίας ἀπέδειξεν ὅτι εἰς τοὺς μελετηθέντας πληθυσμούς ὑπάρχουν πολλὰ μὴ ἀλληλόμορφα γονίδια, τὰ ὁποῖα καθορίζουν τὸ γνῶρισμα τοῦτο. Τὰ γονίδια ταῦτα ἐκδηλοῦνται εἰς τὰς F_2 αἱ ὁποῖαι ἀναλύονται εἰς τὸν πίνακα 4 καὶ προῆλθον ἐκ τῆς διασταυρώσεως ἀδελφῶν ατόμων. Εἰς τὴν φύσιν, ὅπου δέν συμβαίνει ὁμομιξία, ἡ πιθανότης νὰ ἔλθουν ταῦτα εἰς ὁμοζυγωτικὴν κατάστασιν εἶναι πολὺ μικρά. Η παρουσία λοιπὸν ἐντὸς τοῦ πληθυσμοῦ πολλῶν γονιδίων, τὰ ὁποῖα καθορίζουν τὸν ἴδιον φαινότυπον, ευνουεί τὴν διατήρησιν τῆς έτερογενείας.

8. Η μελέτη τοῦ γενετικοῦ καθορισμοῦ τῶν μεταβλητῶν, αἱ ὁποῖαι παρὰ τὸν τὰς παραλλαγὰς τῶν νευρώσεων τῶν πτερύγων, δεικνύει τὴν παρουσίαν ἐντὸς τοῦ πληθυσμοῦ τροποποιητικῶν γονιδίων, τὰ ὁποῖα εἰς ὠρισμένας περιπτώσεις ἐμποδίζουν τὴν φαινοτυπικὴν ἐκδήλωσιν ἑνὸς ὑποτελοῦς χαρακτήρος. Δέν ἀποκλείεται ταῦτα νὰ συμβάλλουν εἰς τὴν διατήρησιν τῆς ἰσορροπίας μεταξὺ τῶν περισσοτέρων κανονικῶν φαινοτύπων καὶ ἑνὸς σημαντικοῦ πολυγενετισμοῦ.

9. Η σπουδαιότης τοῦ πολυγενετισμοῦ τῶν πληθυσμῶν τῆς *D. subobscura* ἐξηγεῖται ἐκ τοῦ γεγονότος ὅτι τὸ εἶδος πρέπει νὰ διαθέτῃ πολλοὺς διαφορετικοὺς γενοτύπους, διὰ νὰ δύναται νὰ ἀντιμετωπίζῃ οἰανδήποτε πολυπλοκότητα καὶ ποικιλίαν τῶν συνθηκῶν, αἱ ὁποῖαι δέν παραμένουν σταθεραί.

10. Η φυσικὴ ἐπιλογή δέν παράγει ὁμοιόμορφους πληθυσμούς. Η συχνότης τῶν πλείστων μεταλλαγέντων γονιδίων τῶν πινάκων 2 καὶ 4 ὑπερβαίνει κατὰ πολὺ τὴν τιμὴν ἡ ὁποία θὰ ἠδύνατο νὰ ἀποδοθῆ εἰς μεταλλάξεις, αἱ ὁποῖαι εἶναι σπάνιαι. Η συχνότης ἑνὸς νέου γονιδίου, τὸ ὁποῖον ἐνεφανίσθη

αίφνιδίως εις ένα πληθυσμόν, δέν δύναται διά τοῦ διαχωρισμοῦ νά λάβῃ ὑψηλὴν τιμήν, διότι αὕτη παραμένει ἡ ἴδια ὅταν οὗτος εὐρίσκειται ἐν ἰσορροπία. Μόνον ἡ ἐπιλογικὴ ὑπεροχὴ ἑνὸς γονιδίου ὑφειλομένη εἰς τὴν ἐτέρωσιν ἢ ἡ στενὴ σύνδεσις τούτου πρὸς εὐνοϊκὸν σύμπλεγμα γονιδίων, δύναται νά αὐξήσουν τὴν συχνότητά του ἐντὸς τοῦ πληθυσμοῦ. Ἡ διατήρησις ταύτης δύναται, ἐν συνεχείᾳ, νά ἀποδοθῇ εἰς τὴν ἄμεσον δρᾶσιν τῆς φυσικῆς ἐπιλογῆς, εἰς τὸ πλῆθος τῶν γονιδίων τοῦ αὐτοῦ τύπου, εἰς τὴν προστατευτικὴν δρᾶσιν τῶν τροποποιητικῶν γονιδίων καὶ ἀναμφιβόλως καὶ εἰς ἄλλους μηχανισμοὺς τοὺς ὁποίους δέν γνωρίζομεν.

BIBLIOGRAPHIE

- BOCQUET, C., LEVI, C. et TEISSIER, G., 1951, Recherches sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum* (F.). *Arch. Zool. Exp. et Génér.*, **87**, 245-297.
- BOESIGER, E., 1962, Sur le degré d'hétérozygotie des populations naturelles de *D. melanogaster* et son maintien par la sélection sexuelle. *Bul. Biol. de France et Belgique*, **96**, 1-122.
- BOESIGER, E., 1967, La signification évolutive du polygénotypisme des populations naturelles, *Année Biol.*, (sous presse).
- BOESIGER, E., PENTZOS-DAPONTE, A. et KANELIS, A., 1967, Frequency of visible mutants in natural populations of *Drosophila subobscura*, *Drosophila* Informations Service, **42**, 88-89.
- BUZZATI - TRAVERSO, A., 1947, Genetica di popolazioni in *Drosophila*, *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **4**, 41-64.
- CHEVTERIKOV, S. S., 1927, Über die genetische Beschaffenheit wilder Populationen, *Verh. V. intern. Kongr. Vererb.*, **2**, 1499-1500.
- DA CUNHA, A. B., 1949, Genetic analysis of the polymorphism of color pattern in *Drosophila polymorpha*, *Evolution*, **3**, 239-251.
- DA CUNHA, A. B., 1953, A further analysis of the polymorphism of *Drosophila polymorpha*, *Nature*, **171**, 887.
- DOBZHANSKY, TH., 1959, Variation and evolution, *Proc. Am. Phil. Soc.*, **103**, 252-263.
- DOBZHANSKY, TH., 1966, L'évolution des populations naturelles et expérimentales de *Drosophiles*, *Bull. Soc. Zool. de France*, **91**, 305-320.
- DOBZHANSKY, TH. et EPLING, C., 1944, Contribution to the genetics, taxonomy and ecology of *Drosophila pseudoobscura* and its relatives, *Carn. Inst. Wash. Publ.*, **554**, 1-183.
- DOBZHANSKY, TH. et PAVAN, C. 1943, Studies on Brazilian species of *Drosophila*, *Bol. Facul. Fil. Cien e. Letr. Univ. São Paulo*, **36**, 7-72.
- FISHER, R. A., 1928, The possible modification of the response of the wild type to recurrent mutations, *Amer., Natural.*, **62**, 115-126.
- FORD, E. B., 1940, Polymorphism and taxonomy. Dans: *The New Systematics*, Oxford, 493-513.
- GODDON, C., 1936, The frequency of heterozygosis in free living populations of *Drosophila melanogaster* and *D. subobscura*, *J. of Genetics*, **33**, 25-60.
- GORDON, C., SPURWAY, H. et STREET, P. A. R., 1939, An analysis of three wild populations of *Drosophila subobscura*, *J. of Genetics*, **38**, 37-90.
- GRASSE, P. P., 1958, Les incertitudes des doctriues évolutionnistes, *Rev. Univ. Madrid*, **8**, 275-294.
- HADORN, E., HANLY, E. W. et GANDOULA, M., 1962, Untersuchungen über Prätermination, biochemische Pleiotropie, Autonomie und Polymor-

- phismns bei der Mutante Maroon - Like (ma - 1) von *Drosophila melanogaster*, *Z. Vererbungsl.*, **93**, 453-475.
- LEHMANN, A., et BOESIGER, E., 1964, Sur le déterminisme génétique de l'épilepsie acoustique de *Mus musculus domesticus* (swiss/Rb), *Comptes rendus Ac. Sci.*, **258**, 4858-4861.
- LEWONTIN, R. C. et HUBBY, J. L., 1966., A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*, *Genetics*, **54**, 595-609.
- L'HERITIER, PH., 1962., Le problème de l'hérédité non chromosomique, *Année Biol.*, **1**, 3-34.
- L'HERITIER, PH. et TEISSIER, G., 1933, Etude d'une population de *Drosophiles* en équilibre, *Comptes rendus Ac. Sci.*, **197**, 1765-1767.
- LUTZ, F. E., 1911, Experiments with *Drosophila ampelophila* concerning evolution. The inheritance of abnormal venation, *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, **143**, 1-35.
- MAINX, F., 1956, Der chromosomale Strukturpolymorphismus natürlicher Populationen als Problem der Genetik und der Evolution, dans GEDDA: *Novant'anni delle leggi mendeliane*, Roma, 425-453.
- PENTZOS-DAPONTE A., 1964, Genetische Analyse des chromosomalen Polymorphismus einer griechischen Population von *Drosophila subobscura*. (en grec, Thèse, Université de Thessaloniki, 1-123).
- PREVOSTI, A., 1951, Datos sobre los caracteres VTI y VLI en una población natural de *Drosophila subobscura*, *Genetica Iberica*, **3**, 37-46.
- PREVOSTI, A., 1952, Variabilidad genica en una población natural de *D. subobscura*, *Genetica Iberica*, **4**, 95-128.
- SPENCER, W. P., 1947, Mutations in wild populations in *Drosophila*, *Adv. in Genetics*, **1**, 359-402.
- SPERLICH, D., 1961, Untersuchungen über den chromosomalen Polymorphismus einer Population von *Drosophila subobscura*, auf den Liparischen Inseln, *Z. Vererbungsl.*, **92**, 74-81.
- TIMOFFEFF - RESSOVSKY, H. A. et H. W., 1927, Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster* Population, *Arch. Entw. Mech. Org.*, **109**, 70-109.

P L A N C H E S

Pour chaque figure nous indiquons d'abord le caractère mutant correspondant au tableau No 4, ensuite le No de la \square d'origine, le No de la préparation déposé dans l'Institut de Biologie Générale de l'Université de Thessaloniki, le sexe de l'individu photographié et la population.

- Planche I* *Fig. 1* L_2, L_4, L_5 et PCV réduite. Aile découpée. No 5009/57, ♂, Thasos
Fig. 2 ACV réduite, PCV réduite, No 1021/49, ♀, Samothraki
Fig. 3 PCV réduite, No 4146/53, ♀, Thasos
- Planche II* *Fig. 4* L_2 et L_5 réduite. No 4060/55, ♀, Thasos
Fig. 5 L_2, L_4 et ACV réduite, No 5046/2, ♂, Thasos
Fig. 6 L_2, L_3, L_4, L_5 et PCV réduite, No 4230/61, ♀, Thasos
- Planche III* *Fig. 7* L_4 et L_5 réduite, No 4010/59, ♀, Thasos
Fig. 8 Nervures élargies, PCV avec bifurcation, No 4032/8, ♀, Thasos
Fig. 9 Ailes découpées, No 5084/52, ♂, Thasos
- Planche IV* *Fig. 10* Articulation supplémentaire du fémur, No 4163/23, ♀, Thasos
Fig. 11 Réseau des nervures fortement perturbé, No 1027/42, ♀, Samothraki
Fig. 12 Réseau des nervures fortement perturbé, No 1027/7, ♀, Samothraki
- Planche V* *Fig. 13* Nervures supplémentaires, No 3016/41, ♂, Samothraki
Fig. 14 Nervures supplémentaires, L_3 réduite, No 3057/46, ♀, Samothraki
Fig. 15 Nervures supplémentaires et bifurcations, No 3057/6, ♂, Samothraki
- Planche VI* *Fig. 16* ACV double, No 3057/4, ♀, Samothraki
Fig. 17 Nervures supplémentaires, L_5 réduite, No 1052/20, ♀, Samothraki
Fig. 18 Nervures supplémentaires, L_5 réduite, No 4211/18, ♀, Thasos

Planche 1

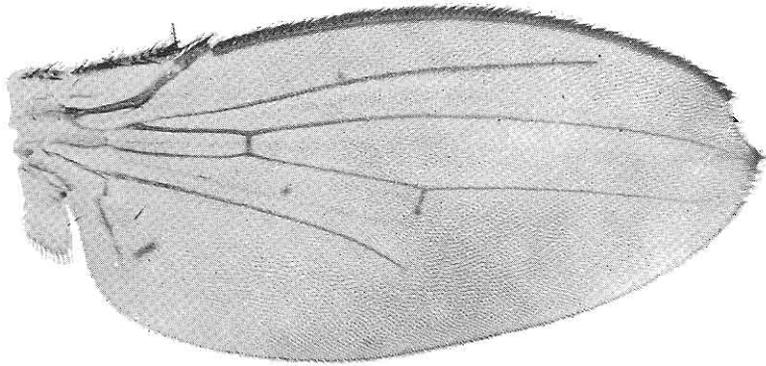


Fig. 1

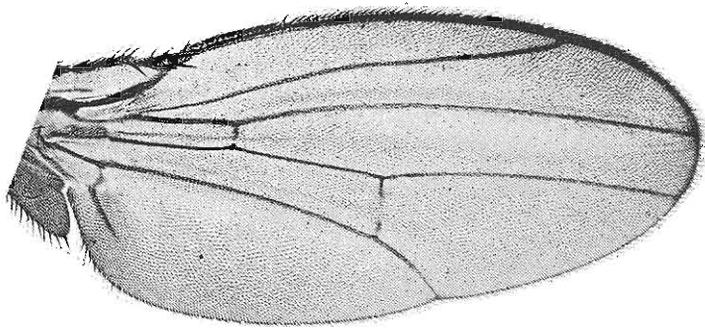


Fig. 2

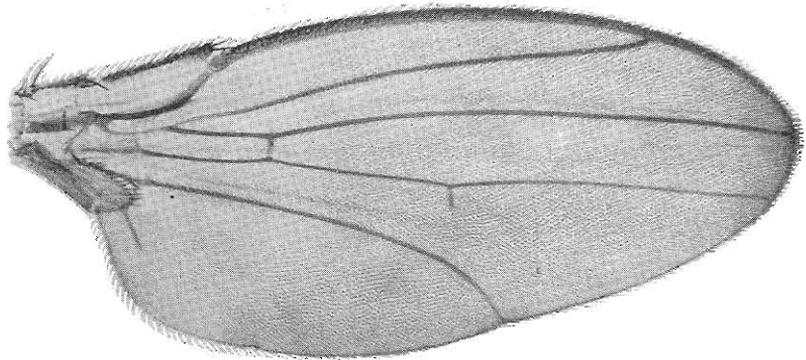


Fig. 3

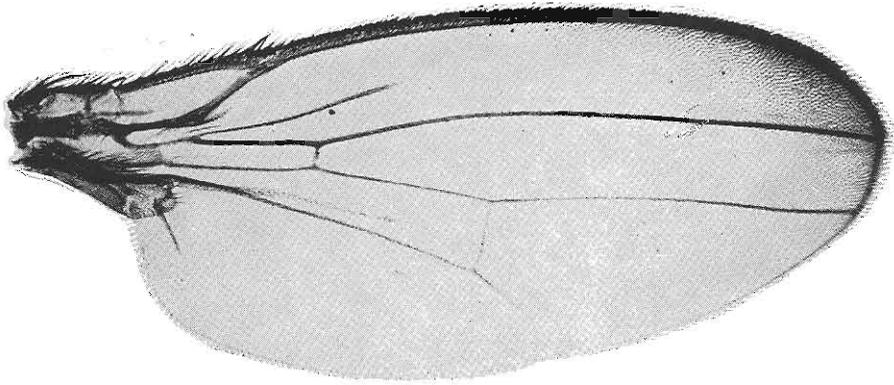


Fig. 4

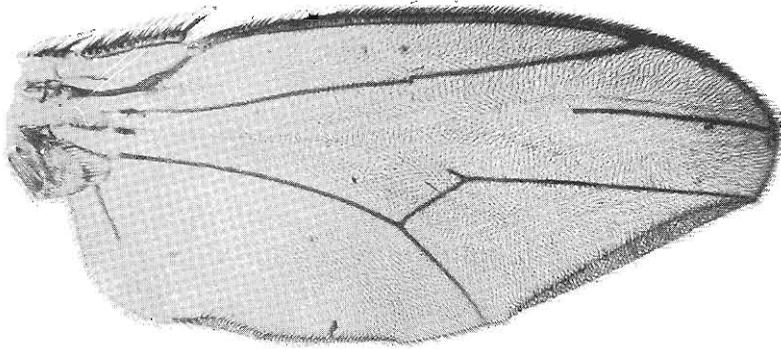


Fig. 5

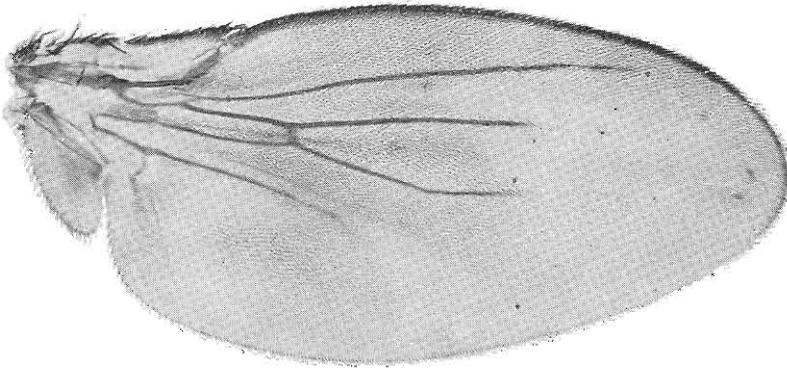


Fig. 6

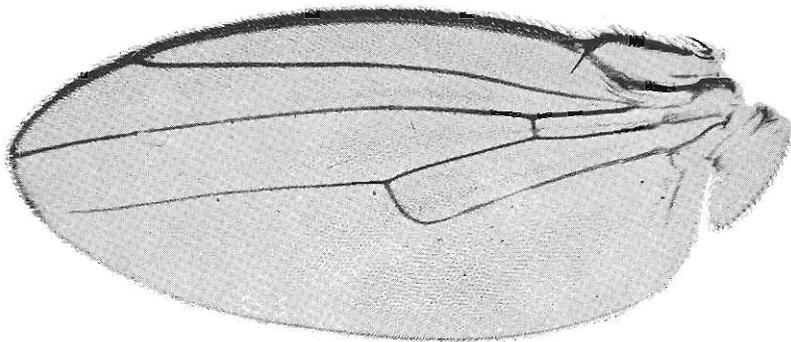


Fig. 7

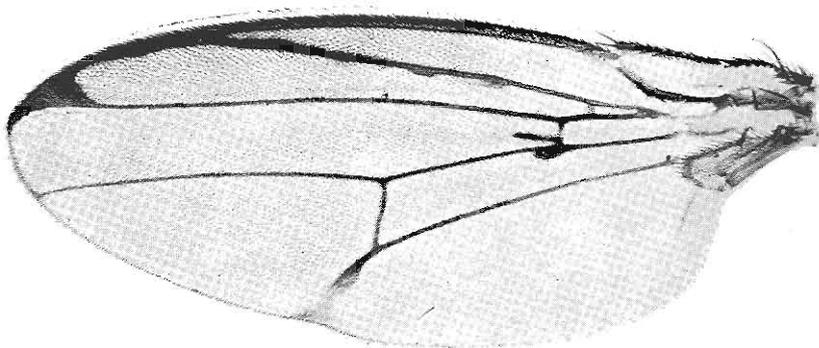


Fig. 8

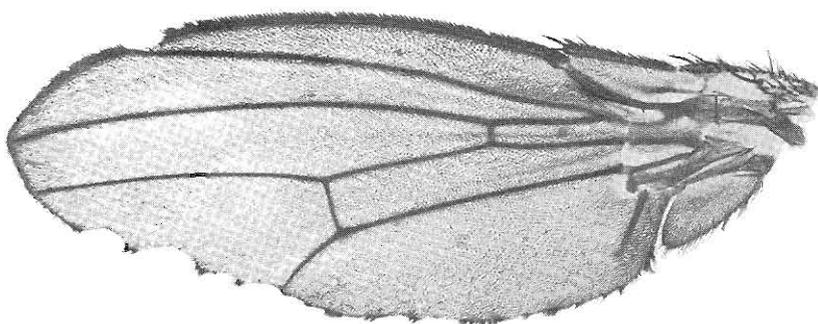


Fig. 9

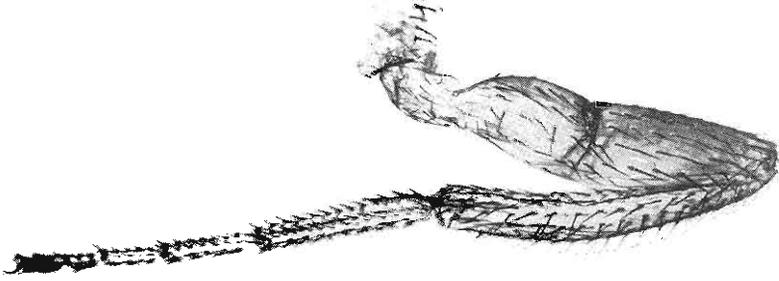


Fig. 10

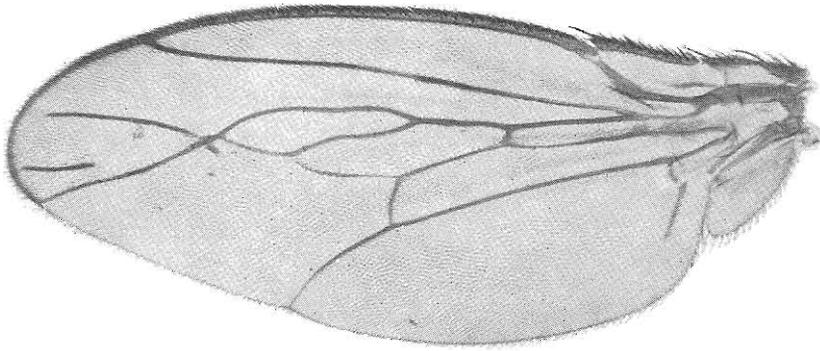


Fig. 11

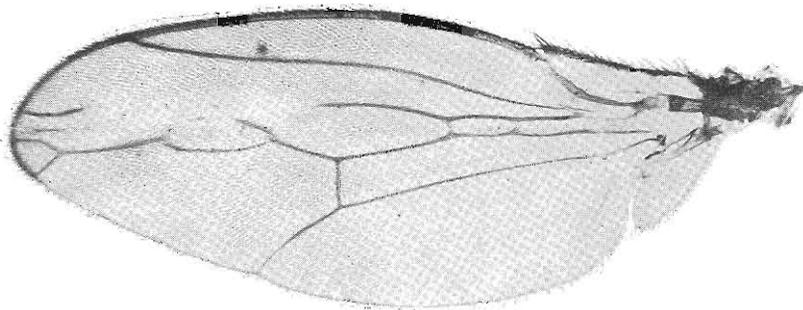


Fig. 12

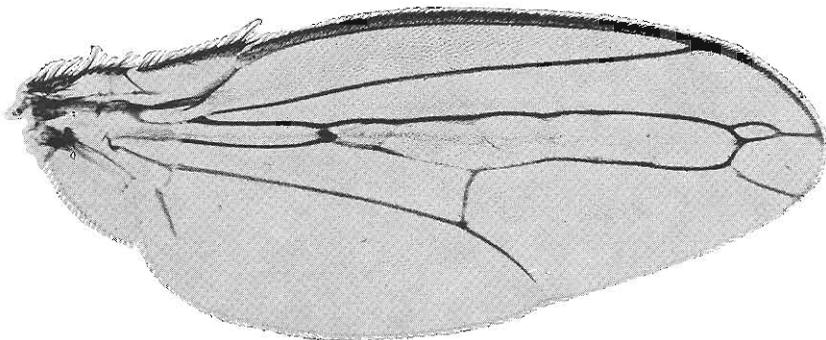


Fig. 13

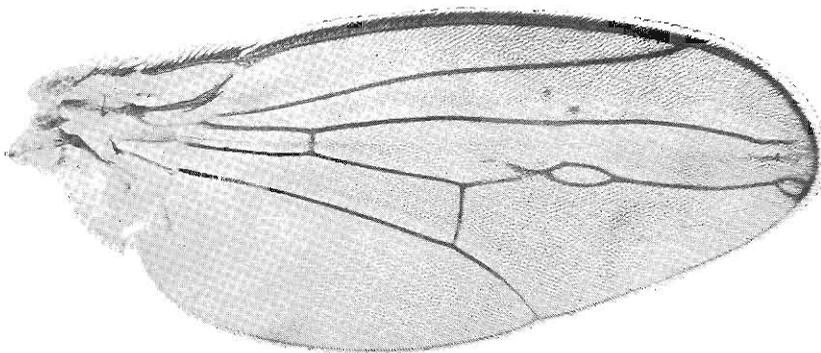


Fig. 14

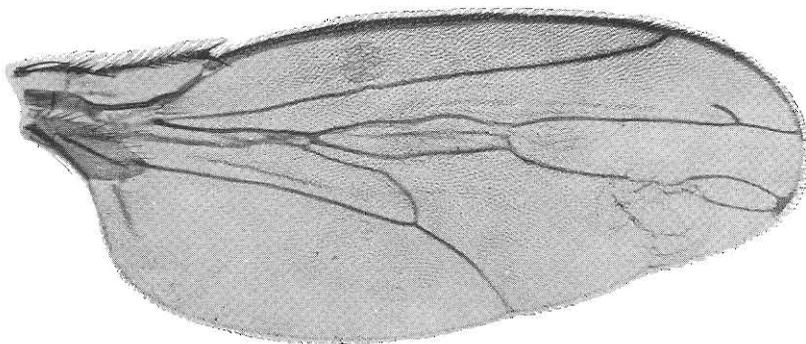


Fig. 15

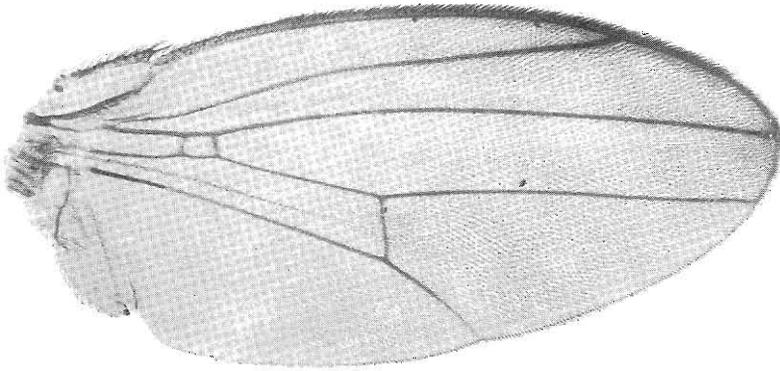


Fig. 16

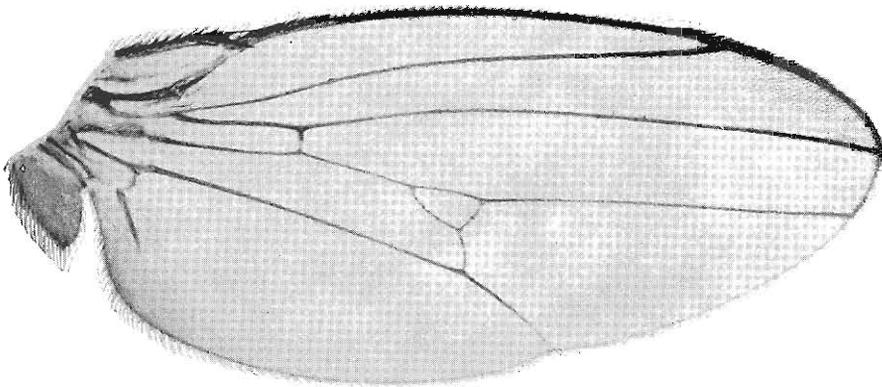


Fig. 17

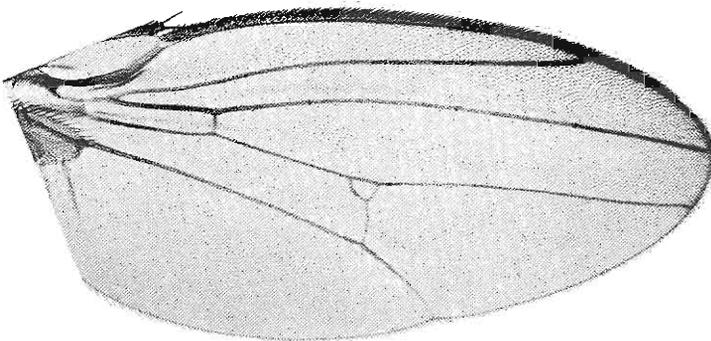


Fig. 18