

Importance sélective des différences d'activité entre mâles *ebony* et *sauvage*, dans les populations artificielles de *Drosophila melanogaster*

Les spéculations théoriques à propos des mécanismes de sélection naturelle dans les populations artificielles mixtes de *Drosophila melanogaster* sont souvent basées sur l'hypothèse que mutants et *sauvages* s'accouplent «au hasard». Ce postulat est-il toujours légitime? Il nous a paru intéressant de la mettre à l'épreuve dans le cas d'*ebony*, mutant si souvent utilisé dans des travaux de ce genre.

*Matériel et techniques.* La base de notre matériel consistait en une souche *ebony* *e*<sup>11</sup> et une souche *sauvage* Canton special. Des croisements préliminaires avaient été effectués afin d'éliminer autant que possible – sauf au niveau du locus *ebony* – toute hétérozygotie entre les mouches *e* et + utilisées. Ces croisements (effectués en vue d'autres recherches dans le même laboratoire par FR. LINTS qui mit aimablement ce matériel à notre disposition) s'inspiraient de la méthode utilisée par MICHAELIS<sup>1</sup> lors d'études sur l'hérédité cytoplasmique, pour introduire le noyau d'une variété d'*Epilobium* dans le cytoplasme d'une autre variété. Deux souches *e* et + à cytoplasme (*e*), ainsi que deux souches *e* et + à cytoplasme (+) furent ainsi obtenues en douze générations de croisements répétés dans le même sens, puis trois générations de sélection.

Les expériences ici mentionnées portaient sur des mouches âgées de 48 h au moins et de 72 h au plus. Mâles et femelles avaient été séparés dans les douze heures suivant leur éclosion. La veille de l'expérience on réunissait d'une part les mâles, de l'autre les femelles des deux types, en nombre égal.

La surface de la cage d'expérience est de 10 × 10 cm, et sa hauteur de 2 cm. Elle est fermée en haut par une vitre, en bas par une toile claire sur laquelle est tendu un réseau de fil noir facilitant le repérage.

Par un trou foré dans la paroi latérale de la cage, les femelles sont introduites en premier lieu, les mâles ensuite, grâce à un tube de verre à travers lequel soufflé brusquement l'opérateur. Les accouplements commencent presque immédiatement et on note toutes les 5 min le sens du croisement pour chacun des couples en copulation: ♂ + ♀ +, ♂ *e* ♀ +, ♂ + ♀ *e*, ♂ *e* ♀ *e*. Comme ces couples se déplacent relativement peu, il est facile de noter, à 5 min près, quand commence et finit chaque accouplement, du moins si le total des mouches en expérience ne dépasse pas 400. L'observation se poursuit jusqu'à ce qu'on n'ait plus observé de copulations depuis 20 min au moins. Après quoi les mouches sont anesthésiées dans la cage même.

<sup>1</sup> P. MICHAELIS, Z. Pflanzenzucht 30, 250 (1951).

Ces expériences se poursuivaient dans le local, thermostatisé à 25°, où sont conservées les souches utilisées. Toutes eurent lieu pendant les mois d'août et septembre 1956.

*Résultats et discussion.* Ainsi qu'on peut en juger d'après le Tableau ci-joint (qui, faute de place, ne reproduit pas le détail des expériences), jamais les résultats numériques ne sont compatibles avec l'hypothèse du hasard. Toujours les copulations où interviennent les mâles *e* sont moins fréquentes, tandis que les femelles *e* acceptent les mâles + de préférence même à ceux de leur propre type. Au contraire le total des copulations où le mâle est + est toujours élevé. Parfois même il dépasse le total des mâles + en expérience, ce qui indique qu'un même individu peut s'accoupler plus d'une fois pendant l'observation.

La supériorité des mâles + apparaît surtout en présence du cytoplasme (*e*). L'écart à la panmixie est marqué; les doubles copulations sont nombreuses. Par contre, dans la lignée à cytoplasme (+) les mâles *e* se montrent plus actifs, et les mâles + bien moins, le total des copulations étant moindre (il y avait aussi moins d'homogénéité dans les résultats des diverses expériences). Dans les deux cas il semble donc que l'interaction entre gène et cytoplasme différents amène une activité plus grande des mâles (mâles + dans la lignée à cytoplasme *e*; mâles *e* dans la lignée à cytoplasme +) qu'on pourrait par analogie dire «hétérotique». En termes de compétition, l'isolement sélectif que traduisent les écarts à la panmixie jouera donc davantage contre le gène *e* lorsque celui-ci est accompagné de facteurs cytoplasmiques également *e*.

Les résultats concernant les souches originelles *e*<sup>11</sup> et Canton special donnent à croire que les gènes mineurs qui, outre *ebony*, distinguent ces deux souches, influencent eux aussi l'écart à la panmixie ainsi que le pourcent de copulations, nettement plus élevé que dans les deux lignées rendues homozygotes vraisemblablement pour la plupart de ces gènes mineurs.

Il est difficile, dans toutes ces observations, de distinguer l'influence propre du gène *e* de celle de son contexte cytoplasmique. Il serait intéressant d'effectuer des expériences analogues en utilisant des mutants *ebony* récemment apparus dans une souche *sauvage*, avant que – indépendamment de la mutation ou peut-être sous son influence éventuelle – des différences cytoplasmiques séparent les deux lignées distinguées par le gène *ebony*.

La moindre activité – à l'état homozygote du moins – des mâles porteurs du gène *ebony* avait été mise en évidence, précédemment déjà, en des conditions un peu différentes, la cage utilisée étant un simple couvercle de boîte de Petri posé sur une toile tendue et sous lequel les mouches ne pouvaient être placées qu'après éthérisation. Mettant en présence des mâles et des femelles vierges de même type, on n'observait que 32% de copulations pour

	Total des individus utilisés	♂ + × ♀ +	♂ <i>e</i> × ♀ +	♂ + × ♀ <i>e</i>	♂ <i>e</i> × ♀ <i>e</i>	Total des copulations ♂ +	Total des copulations ♂ <i>e</i>	Total des copulations	Excès des copulations ♂ +	Succès des copulations en %
Lignées cytopl. ( <i>e</i> )	1200	227 52%	13 3%	148 34%	44 10%	375 86%	57 13%	432	75	72,0%
Lignées cytopl. (+)	1200	163 47%	44 12%	100 28%	39 11%	263 75%	83 24%	346	13	57,6%
Souches <i>e</i> <sup>11</sup> et canton	360	54 40%	11 8%	50 37%	18 13%	104 78%	29 21%	133	14	74,6%

les *ebony*, contre 52% chez les *sauvages* (il s'agit toujours de mouches âgées de 2 jours). Mais par contre pour des hétérozygotes – quel que soit le sens du croisement dont ils proviennent – le pourcentage de copulation s'élevait à 70%.

Cette supériorité des hétérozygotes se marquait aussi dans l'écart à la panmixie qui s'observe lorsqu'on les met en présence de mutants *ebony* (46% ♂ *e*/+ × ♀ *e*/+; 2% ♂ *e*/*e* × ♀ *e*/+; 48% ♂ *e*/+ × ♀ *e*/*e*; 4% ♂ *e*/*e* × ♀ *e*/*e* pour les hétérozygotes de père *e* et 56% ♂ +/*e* × ♀ +/*e*; 4% ♂ *e*/*e* × ♀ +/*e*; 35% ♂ +/*e* × ♀ *e*/*e*; 3% ♂ *e*/*e* × ♀ *e*/*e* pour les hétérozygotes de père +).

Ces résultats peuvent-ils contribuer à éclairer ce qui se passe dans les populations artificielles où *ebony* est mis en compétition avec son allèle normal? On sait que – contrairement à ce qui se passe pour d'autres mutations – l'élimination des mutants *e* n'est jamais complète (L'HERITIER and TEISSIER<sup>2</sup>). On a proposé diverses explications de l'équilibre qui s'établit. Certaines du moins font appel à quelque avantage hétérotique des hétérozygotes, et on situe généralement cet avantage au niveau de la concurrence larvaire. Ne pourrait-il consister tout aussi bien en une plus grande activité sexuelle des mâles?

Parmi les divers facteurs déterminant la fréquence du gène *ebony* dans les populations artificielles mixtes, l'importance du «selective mating» ne semble en tout cas pas négligeable.

Je remercie vivement le Professeur M. J. HEUTS qui m'a permis de travailler dans son laboratoire. Je remercie également mon collaborateur A. VANDENKERCKHOVEN de son aide précieuse.

A. A. ELENS

Laboratoire de Génétique générale, Institut Agronomique de l'Université de Louvain, le 17 décembre 1956.

### Summary

(1) In homozygous state, the gene *ebony* noticeably diminishes the sexual activity of the males.

(2) The lower activity on the part of the males *e* is responsible for the non-random breeding in the cross between *e* and +.

(3) The degree of sexual isolation which results from this, depends not only on the genic, but also on the cytoplasmic context which accompanies the *ebony* gene.

(4) Results of previous experiments seem to indicate that in heterozygous state, the *ebony* mutation increases instead of diminishing the activity.

(5) Attention is drawn to the selective importance of these differences and the role they can play in artificial populations where *ebony* is made to compete with its normal allele.

<sup>2</sup> PH. L'HERITIER et G. TEISSIER, C. r. Soc. Biol. 124, 880 (1957).

## Die frühe Differenzierung erster Melanocyten beim Entenembryo\*

Während der Entwicklung der Embryonen von Khaki-Campbell-Enten fallen schon sehr frühzeitig ausdiffe-

\* Das Untersuchungsmaterial wurde während des Aufenthaltes am Hubrecht-Laboratorium in Utrecht anlässlich des Second International Teamwork gesammelt. Zur Durchführung der Untersuchungen standen Mittel der Deutschen Forschungsgemeinschaft zur Verfügung.

renzierte Melanocyten in der Kopffregion auf. Nach ungefähr 88 h Bebrütung (39–41 Somiten) liegen die ersten sichtbaren Melanocyten im Bereich der Ohrblase; sie befinden sich in allen Phasen der Pigmentbildung und lassen zum Teil erst wenige schwach gefärbte Granula im Plasma erkennen. Im Phasenkontrastbild ist der Kern deutlich durch seine regelmässige ovale Gestalt und 2 grosse Nukleolen von den Kernen der Mesenchym-

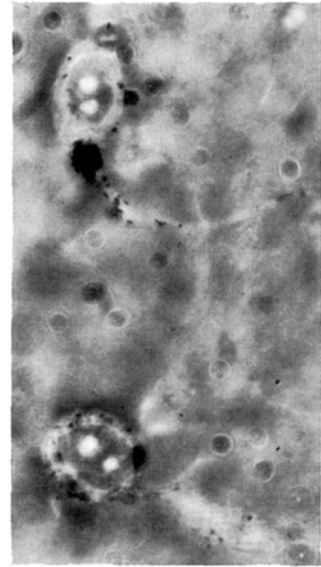


Abb. 1. Zwei Melanocyten mit beginnender Pigmentierung, Rhombencephalondach (96 h bebrütet), Phasenkontrast. 1200:1.

und Epidermiszellen zu unterscheiden (Abb. 1); die in ihrer Nähe vorhandenen Zellen ohne Pigment, aber mit gleicher Kernstruktur dürfen als Melanoblasten angesehen werden. Die Melanocyten liegen im Mesenchym unmittelbar über der Ohrblase sowie dorsal, rostral und kaudal davon und dicht unter dem Epithel. Doch findet keine Abgabe von Melanin an die Umgebung statt. Die zunächst geringe Zahl der Melanocyten nimmt bis zum 4. Bebrütungstag ständig zu. Die Zone der Differenzierung bleibt aber nicht auf die Ohrblasenregion be-



Abb. 2. Verteilung der Melanocyten im Kopf bei einem 5 Tage bebrüteten Embryo, schematisch. Punktierte Zone: Regionen mit Melanocyten.

schränkt, sondern dehnt sich auf das Gebiet des Rhombencephalondaches aus. Gleichzeitig werden Melanocyten über der Epiphyse und der Mittellinie des Mesencephalons bis zum Rhombencephalon sichtbar (Abb. 2). Die auffällige Verteilung der pigmentierten Zellen bleibt auch am 5. Bebrütungstage erhalten. Ventral reicht ihre Verteilung bis nahe an die Kiemenspalten heran, kaudal sind bis zum 3. Somiten-Stadium Melanocyten über dem Neuralrohr zu finden. Eine Ausbreitung des Differen-