Artículo Científico

Cambios en las frecuencias de inversiones cromosómicas en poblaciones experimentales de *Drosophila pseudoobscura*

Changes in the frequencies of chromosome inversions in experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*

Victor M. Salceda1*

¹Instituto Nacional de Investigaciones Nucleares. Departamento de Biología, Carretera México-Toluca s/n, La Marquesa, Ocoyoacac, Edo. de México, C.P. 52750. MÉXICO

DOI: https://doi.org/10.26807/remcb.v41i2.882

Recibido 11-07-2020; Aceptado 21-10-2020

RESUMEN.- Se determinaron las fluctuaciones temporales en cuatro poblaciones experimentales de *Drosophila pseudoobscura;* a partir de cromosomas politénicos se determinaron los genotipos y frecuencias relativas durante 4-6 muestreos mensuales Poblaciones de ésta especie muestran 2-3 inversiones principales con frecuencias conjuntas del 90% del total y de 4-7 secundarias que completan la muestra. Los cambios se presentan fundamentalmente en los componentes principales, provocando oscilaciones a través del tiempo. Se obtuvieron los cambios siguientes: población Tulancingo, la inversión TL (Tree Line) pasa de 54 a 70% y su contraparte CU (Cuernavaca) de 34 a 17%. Población Zirahuén, SC (Santa Cruz) de 34 a 36%, TL de 25 a 30% y CU de 23 a 5% y de los secundarios OA (Oaxaca) de 10 a 5% y EP (Estes Park) de 3 a 12%. Población Xochimilco CU de 51 a 16%, TL de 33 a 44%, EP de 8 a 10% con un máximo intermedio de 17% y OL (Olympic) de 1 a 18%. Población Nevado de Colima SC de 65 a 45% con oscilación máxima de 74%, TL de 20 a 29% y un mínimo de 16%, OL de 5 a 17%. En general en las cuatro poblaciones el resto de las inversiones secundarias fluctuaron en promedio dos por ciento.

Palabras claves: Drosophila pseudoobscura, polimorfismo cromosómico, cambios temporales.

ABSTRACT.- Temporal fluctuations in four experimental populations of *Drosophila pseudoobscura* were determine, from polytene chromosomes genotypes and relative frequencies were calculate during 4-6 monthly samplings. Populations of this species show 2-3 main inversions with joint frequencies of 90% of the total and of 4-7 secondaries that complete the sample. The changes occur mainly in the main components, causing oscillations through time. The following changes were obtaine: Tulancingo population, TL investment (Tree Line) goes from 54 to 70% and its counterpart CU (Cuernavaca) from 34 to 17%. Population Zirahuén, SC (Santa Cruz) from 34 to 36%, TL from 25 to 30% and CU from 23 to 5% and from the secondary OA (Oaxaca) from 10 to 5% and EP (Estes Park) from 3 to 12 %. Population Xochimilco CU from 51 to 16%, TL from 33 to 44%, EP from 8 to 10% with an intermediate maximum of 17% and OL (Olympic) from 1 to 18%. Nevado de Colima SC population from 65 to 45% with maximum oscillation of 74%, TL from 20 to 29% and a minimum of 16%, OL from 5 to 17%. In general, in the four populations the rest of the secondary investments fluctuated on average two percent.

Keywords: *Drosophila pseudoobscura*, chromosomal polymorphism, temporal changes

^{*}victor.salceda@inin.gob.mx

INTRODUCCIÓN

El polimorfismo cromosómico es un fenómeno ampliamente estudiado en varias especies de Drosophila. En Drosophila pseudoobscura este polimorfismo se presenta básicamente en el tercer cromosoma con al menos 40 diferentes variantes cromosómicas. Independientemente del interés particular de los investigadores por algún tema relacionado con el polimorfismo, probablemente el aspecto más estudiado es el referente a la determinación de frecuencias relativas de los diferentes morfos presentes en poblaciones naturales, esto en un elevado número de localidades, a este respecto y solo como antecedentes tenemos los trabajos de Dobzhansky y Epling (1944) y Powell (1992) en poblaciones de Estados Unidos y para poblaciones mexicanas los de Olvera et al.(1979) y Salceda et al. (2015), otros estudios relacionados son lpor ejemplo los de Inoue (1979), Solé et al. (2002), Ananina et al. (2004), Santos et al. (2004), Schaeffer (2008), Singh y Singh (2008), Singh y Banerjee (2009) Kapun et al. (2014) quienes relacionan el cambio en frecuencia de inversiones con la posición geográfica de las poblaciones muestreadas o con aquellas experimentales bajo condiciones de laboratorio muy similar a lo que ahora exponemos. También ha sido preocupación de los investigadores determinar los cambios en las frecuencias relativas de los diferentes arreglos cromosómicos en un elevado número de localidades a lo largo de la distribución geográfica de las especies, asimismo se han preocupado en observar en algunos sitios los cambios de esas frecuencias a través de considerables periodos y en menor número los interesados en observar el comportamiento de las poblaciones cuando se observan en condiciones controladas en el laboratorio y aún en este caso con miras a elucidar otros aspectos de la genética. En cuanto a los cambios que ocurren en poblaciones sujetas a condiciones de laboratorio, que es el caso que ahora nos preocupa, se tienen como ejemplo los estudios realizados por Dobzhansky (1949, 1961), Spiess (1966), Watanabe et al. (1970), Anderson, Dobzhansky v Pavlovsky (1972), Frutos (1978), Singh (1982) y Singh y Singh (2008). En ésta ocasión muestras de cuatro poblaciones naturales de D. pseudoobscura originarias de México y con frecuencias relativas propias de las respectivas localidades se transfirieron al laboratorio, donde mantenidas en condiciones controladas temperatura y humedad se dejaron progresar para en periodos mensuales obtener muestras a fin de determinar los cambios en frecuencia relativa de las diferentes inversiones presentes en cada población.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las poblaciones se establecieron a partir de colectas de la naturaleza, de las cuales cada hembra colectada fue incubada individualmente y a la emergencia de larvas se extrajo una de cada cultivo, se hizo la disección para sacar las glándulas salivales, se tiñeron y determinó su genotipo a fin de determinar las frecuencias relativas de las inversiones presentes en cada muestra, mismas que servirán de base para las comparaciones posteriores. A los ocho días posteriores a la siembra de las moscas originales, estas se trasvasaron a una caja de población al igual que sus descendientes de la primera generación cuyas frecuencias fungirán como frecuencias iniciales. Una vez montadas las poblaciones cada mes se realizó un muestreo para mediante la preparación laminillas obtener las correspondientes frecuencias relativas de cada sucesiva generación, las laminillas se hicieron extravendo a cada larva de tercer estadio las glándulas salivales, teñirlas por 2-3 minutos con aceto-orceína al 5 %, y hacer el aplastamiento para la extensión de los cromosomas politénicos y facilitar su identificación cariotípica y determinación de las inversiones portadas, esto se facilitó con la ayuda de un atlas fotográfico del laboratorio y las figuras reportadas por Kastritsis y Crumpacker (1966, 1967). Las cajas de población se mantuvieron con alimento a base de agar-agar, harina de maíz, levadura de cerveza, azúcar y ácido propiónico y tegosept como bactericida y fungicida de uso común en el laboratorio, mantenidas a temperatura constante de 25 + 1 o C y humedad relativa de 65 %. Una vez obtenidas las frecuencias relativas de las diferentes inversiones presentes se construyeron las tablas y gráficas para su posterior análisis e interpretación. En cuanto a la posición geográfica de las poblaciones estudiadas se tiene la siguiente información: Tulancingo 20^a 06'37''N, 90^a 21'02''E y una altura sobre el nivel medio del mar (asnm) de 2150m; Zirahuén 19ª 30'N, 101^a 46'45"E y asnm de 2100m; Xochimilco 19^a 15'04''N, 99^a 06' E y una asnm de 2243m; Nevado de Colima 19^a 33'48''N, 103^a 36'31''E y colectada la muestra a una asnm de 2300m.

RESULTADOS

El estudio comprende el análisis de 5219 terceros cromosomas. Se observaron once diferentes inversiones a saber: Tree Line (TL), Cuernavaca (CU), Santa Cruz (SC), Estes Park (EP), Olympic (OL), Oaxaca (OA), Hidalgo (HI), Pikes Peak (PP), Chiricahua (CH), Tarasco (TA), Michoacán (MI) y Amecameca (AM), no todas ellas presentes en las cuatro poblaciones y asimismo con frecuencias relativas diferentes para cada localidad y su respectiva

caja de población. Claramente se vio en todas ellas la presencia de 2-3 inversiones dominantes y de 4-6 secundarias así como dos de ellas muy raras. Aunque todas variaron sus frecuencias a lo largo del estudio las que presentaron mayor variación fueron las raras, siendo estas las que en la mayoría de los casos compensaban las fluctuaciones de las principales. En las Tablas I-IV se muestran los cambios sucesivos de las frecuencias relativas a partir de la cuantificación original de la naturaleza, generación parental (GP).

Así, en la población Tulancingo (Tabla 1) cuyos arreglos principales son TL y CU estos alternaron sus frecuencias pues TL paso de un 54% al 70% en solo tres generaciones, en tanto que CU disminuyó aproximadamente a la mitad, de las inversiones menores EP fue la que tuvo cambios pues de estar ausente en la GP paso a una frecuencia cercana al 5%, las restantes cuatro inversiones detectadas no presentaron cambios notables.

En cuanto a la población Zirahuén (Tabla 2), en la que se detectaron 10 inversiones, tres son las dominantes, SC, TL y CU, las dos primeras mostraron fluctuaciones del orden del 5%, en tanto que CU redujo su presencia inicial a un mínimo de 5%; esta disminución se vio compensada por un incremento en las inversiones menores OL y EP que, estando ausente en la generación parental pasó a un 9% y la segunda de 3% al 12%, y OA decreció de 10% a la mitad, las restantes cuatro inversiones mostraron pequeñas fluctuaciones.

En la población Xochimilco (Tabla 3) observamos ocho arreglos cromosómicos diferentes, aquí como en la población Tulancingo las dos inversiones dominantes fueron TL y CU y su comportamiento fue similar , ya que TL incrementó su presencia en un 10% en tanto que CU la disminuyó del 51% al 16%; por otra parte EP casi se mantuvo constante con un alza del dos por ciento de su valor inicial pero teniendo cambios que alcanzaron el doble de

Tabla 1. Frecuencias relativas de inversiones cromosómicas observadas en la población Tulancingo.

Inversión/	TL	CU	EP	OL	SC	HI	OA	n
generación								
GP	54.0	34.0	0.0	6.0	4.0	1.0	1.0	100
F1	61.1	37.6	0.65	0.0	0.0	0.65	0.0	306
F2	69.3	21.6	2.6	5.6	0.0	0.6	0.0	300
F3	70.4	17.2	4.1	6.7	0.6	0.6	0.6	314
promedio	63.7	27.6	1.8	4.6	1.2	0.7	0.4	1020

GP= generación parental; F1, F2, F3 = generaciones 1, 2,3.

TL= Tree Line; CU = Cuernavaca; EP = Estes Park; OL= Olympic; SC = Santa Cruz;

HI = Hidalgo; OA = Oaxaca.

Tabla 2. Frecuencias relativas de inversiones cromosómicas observadas en la población Zirahuén.

Inversión/ generación	SC	TL	CU	OL	OA	PP	EP	СН	TA	AM	n
GF	34.1	25.0	23.9	0.0	10.2	1.1	3.4	1.1	1.1	0.0	88
F1	38.4	31.3	12.3	1.8	6.0	0.4	6.3	0.0	3.5	0.0	284
F2	38.0	35.5	6.3	5.3	5.3	0.0	6.7	0.0	3.0	0.0	300
F3	41.3	28.7	9.7	5.3	5.0	0.0	8.0	0.3	1.7	0.3	300
F4	36.9	30.1	4.9	8.7	5.8	0.0	12.1	0.0	1.5	0.0	206
promedio	37.7	30.1	11.4	4.2	6.5	0.3	7.3	0.3	2.2	0.06	1178

GP= generación parental; F1, F2, F3, F4 = generaciones 1, 2, 3, 4.

SC = Santa Cruz; TL= Tree Line; CU = Cuernavaca; OL= Olympic; OA = Oaxaca; PP= Pikes Peak; EP = Estes Park; CH = Chiricahua; TA= Tarasco; AM= Amecameca.

Tabla 3. Frecuencias relativas de inversiones cromosómicas observadas en la población Xochimilco.

Inversión/ generación	CU	TL	EP	SC	PP	OL	HI	OA	n
GP	51.5	33.2	8.4	5.7	0.4	0.4	0.4	0.0	262
F1	51.5	31.8	10.6	1.5	0.0	3.0	0.0	1.5	66
F2	45.7	37.9	10.6	0.0	0.0	3.6	0.9	0.6	330
F3	38.5	35.8	17.8	2.6	0.0	3.9	0.3	0.9	304
F4	43.3	37.5	12.1	6.7	0.0	2.9	1,3	2.1	240
F5	20.1	62.3	7.5	15.1	0.0	0.0	0.0	0.05	324
F6	16.0	44.5	10.0	7.0	0.0	18.0	4.5	0.0	200
promedio	38.1	40.4	11.0	4.7	0.05	4.5	1.1	0.7	1464

GP= generación parental; F1, F2, F6 = generaciones 1, 2,6

CU = Cuernavaca; TL= Tree Line; EP = Estes Park; SC = Santa Cruz; PP= Pikes Peak; OL= Olympic; HI = Hidalgo; OA = Oaxaca.

ese valor, similarmente SC subió de 5% al 7% con un valor máximo del triple del inicial; OL tuvo un cambio drástico pues de casi cero pasó a 18%; las tres restantes presentaron pequeñas fluctuaciones.

Finalmente, en la población Nevado de Colima (Tabla 4) representada por nueve inversiones, dos de ellas como primarias, SC y TL, aquí pudimos observar que SC tuvo un incremento inicial del diez por ciento y disminución paulatina hasta un valor de 20% menor que el inicial, su contraparte TL paso de 20% inicial a 29% al término; de los arreglos secundarios son notorios los cambios de OL que pasó de 5.8% a 17.8% con un mínimo de 3.7% en la primera generación filial y CU que al principio se incrementó de 5.3% al 8.5% se redujo al 3.0% como valor final; las restantes cinco inversiones no tuvieron cambios significativos.

DISCUSIÓN

En nuestras poblaciones de diferentes localidades dentro del área de distribución de D. pseudoobscura, se ha visto que ellas difieren en su polimorfismo cromosómico, lo más frecuente de éstas son los cambios cuantitativos, es decir, los mismos morfos pero con frecuencias relativas diferentes, aunque también ocurren cambios cualitativos es decir un arreglo presente en una localidad no se encuentra en otra, de ésta forma el polimorfismo cromosómico da origen mediante gradientes a razas geográficas lo que demuestra la alta diversidad orgánica de la especie. Ahora bien, la abundancia de datos obtenidos por observaciones a largo plazo hán permitido detectar los cambios estacionales que presentan las frecuencias relativas en varias localidades y con ello un mejor entendimiento de la dinámica poblacional. Experimentalmente se

Tabla 4. Frecuencias relativas de inversiones cromosómicas observadas en la población Nevado de Colima.

Inversión/ generación	CU	TL	EP	SC	PP	OL	HI	OA	n
GP	51.5	33.2	8.4	5.7	0.4	0.4	0.4	0.0	262
F1	51.5	31.8	10.6	1.5	0.0	3.0	0.0	1.5	66
F2	45.7	37.9	10.6	0.0	0.0	3.6	0.9	0.6	330
F3	38.5	35.8	17.8	2.6	0.0	3.9	0.3	0.9	304
F4	43.3	37.5	12.1	6.7	0.0	2.9	1,3	2.1	240
F5	20.1	62.3	7.5	15.1	0.0	0.0	0.0	0.05	324
F6	16.0	44.5	10.0	7.0	0.0	18.0	4.5	0.0	200
promedio	38.1	40.4	11.0	4.7	0.05	4.5	1.1	0.7	1464

GP= generación parental; F1, F2, F6 = generaciones 1, 2,6

CU = Cuernavaca; TL= Tree Line; EP = Estes Park; SC = Santa Cruz; PP= Pikes Peak; OL= Olympic; HI = Hidalgo; OA = Oaxaca.

han establecido cajas de población tomando como generación progenitora moscas descendientes de una muestra poblacional de un determinado sitio y de la cual se determina su constitución genética y a partir de ella observar a través del tiempo que ocurre con las frecuencias o bien utilizar cepas de configuración cromosómica conocida y ponerlas en competencia y así determinar en el primer caso los cambios y oscilaciones que se llevan a cabo y en el segundo los valores de adaptación de cada cepa ante condiciones de laboratorio. Los datos así obtenidos indican que dependiendo de las condiciones experimentales, básicamente temperatura, los diferentes arreglos cromosómicos ensayados cambian sus frecuencias hasta alcanzar un equilibrio y así permanecen indefinidamente, por ejemplo (Dobzhansky 1961), el arreglo AR en competencia con CH pasó de 20% inicial a 62% final en tanto que CH de un valor inicial de 80% terminó con 38%; de forma similar ST contra CH paso de 67% a 20% final y CH cambio de 20% a 80%, ambos casos muestran la adaptación que sufren las diferentes variantes, estos datos se obtuvieron en un lapso de 270 días con periodos de muestreo mensuales y se continuaron por 1240 días sin que las frecuencias sufrieran cambios adicionales, estudios similares se han llevado a cabo con poblaciones de diferente origen. En nuestro caso, aunque con un número menor de muestreos constatamos que todos los cambios observados muestran las adaptaciones de cada inversión al pasar de condiciones naturales con cambios ambientales regulados por las estaciones a las constantes del experimento.

A partir de los resultados podemos inferir la posible existencia de dos razas geográficas, una representada por las poblaciones de Zirahuén y Nevado de Colima con tres morfos principales dos de ellos comunes TL y SC y el tercero diferente ya sea OL o CU. La otra raza con dos componentes principales TL y CU en las poblaciones de Tulancingo y Xochimilco. Ahora bien el comportamiento fue diferente, así comparando Zirahuén con Nevado de Colima la inversión SC presenta un promedio de 37.7% en Zirahuén contra 62.1% en Nevado de Colima lo que confirma que las adaptaciones de dicha inversión son diferentes dependiendo de la zona geográfica. Comportamiento diferente es el de TL el cual, siendo componente principal en las cuatro poblaciones muestra en todas ellas un promedio de 30%. En tanto CU, OL y EP son inversiones que en ocasiones son primarias y en otras secundarias sin embargo se comportan en forma regular con frecuencias muy similares en todos los casos, lo mismo sucede con las restantes inversiones.

Datos referentes poblaciones, а otras California, fundamentalmente de presentan comportamientos similares aun teniendo en cuenta que los estudios se realizaron empleando mayor tiempo de observación experimental, así nuestras observaciones considerando tiempo menor de acondicionamiento, si los datos recabados muestran similitud entre sus componentes primarios y una persistencia muy regular de los secundarios. Se confirma con todo lo anterior la adaptabilidad que confieren los polimorfismos observada por otros autores. Finalmente consideramos necesario poner en competencia por pares aquellos arreglos principales y de origen diferente entre sí con miras a obtener sus respectivos valores de adaptación en las diferentes localidades o bien en diferentes condiciones de laboratorio.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a las Autoridades del Instituto Nacional de Investigaciones Nucleares su continuo apoyo durante el desarrollo de las diferentes actividades relacionadas con su desempeño en el Instituto.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Ananina G, Peixoto AA, Bitner-Mathe BC, Souza WW, Basso da Silva L, Valente VLS, Klaczko LB. 2004. Chromosomal inversion polymorphism in Drosophila mediopunctata: seasonal, altitudinal and latitudinal variation. Genet. Mol. Biol. 27 (1): 61-69.

Anderson WW, Dobzhansky Th, Pavlovsky O. 1972. A natural population of Drosophila transferred to laboratory environment. Heredity 25: 101-107.

Balanyá J, Huey R.B, Gilchrist GW, Serra L. 2009. The chromosomal polymorphism of Drosophila subobscura: a micro-evolutionary weapon to monitory global change. Heredity 103: 364-367.

Dobzhansky Th. 1947. Adaptive changes induced by natural selection in wild populations of Drosophila. Evolution 1 (1 y 2): 1-16.

Dobzhansky Th. 1949. Observations and experiments on natural selection in Drosophila. Proceedings of the Eighth Inter. Congress of Genetics, Hereditas, Suppl.: 210-224.

Dobzhansky Th. 1961. On the dynamics of chromosomal polymorphism in Drosophila. En J. S. Kennedy (ed.) Insect Polymorphism. Royal Entomological Society. 30-42. London.

Dobzhansky Th. and Epling C. 1944. Contribution to the genetics, taxonomy and ecology of Drosophila pseudoobscura and its relatives. Carnegie Institution of Washington, Publication 554, 183p.

Frutos R. 1978. Changes of chromosomal polymorphism in experimental cage populations of Drosophila subobscura. Genetica 49 (2 y 3): 139-151.

Inoue Y. 1979. The fate of polymorphic inversions of Drosophila melanogaster transferred to laboratory conditions. Japan. J. Genet. 54 (2): 83-96.

Kapun M, Schalkwyk HV, McAllister B, Flatt T, Schlottener C. 2004. Inference of chromosomal inversion dynamics from Pool-seq data in natural and experimental laboratory populations of Drosophila melanogaster. Mol. Ecol. 23: 1813-1827.

Olvera O, Powell JR, de la Rosa ME, Salceda VM, Gaso MI, Guzmán J, Anderson WW y Levine L. 1978. Population genetics of Mexican Drosophila. VI. Cytogenetics aspects of the inversion polymorphism in Drosophila pseudoobscura. Evolution 33: 381-395.

Powell JR. 1992. Inversion polymorphism in Drosophila pseudoobscura and Drosophila persimilis. En: Krimbas CB and Powell JR (eds.) Drosophila Inversión Polymorphism 73-126. CRC Press, Boca Raton, Ann Harbor, London, Tokyo.

Salceda VM, Guzmán J, de la Rosa ME and Olvera O. 2015. Four decades of inversion polymorphism in Drosophila pseudoobscura from Mexico. Genetika 47 (3): 959-966. (Serbia).

Santos M, Céspedes W, Balanyá J, Trotta V, Calboli F.C. F, Fontdevila A. and Serra L. 2004.

Temperature related genetic changes in laboratory populations of Drosophila subobscura :evidence against simple climatic-based explanations for latitudinal clines. Am- Nat. 165:258-273.

Schaeffer SW. 2008. Selection in heterogeneous environments mantains the gene arrangements polymorphism in Drosophila psedoobscura. Evolution 62: 3082-3099,

Solé, E, Balanyá J, Sperlich D, Serra L. 2002. Long-term changes in the chromosomal inversion polymorphism of Drosophila subobscura. I . Mediterranean populations from southern Europe. Evolution 56 (4): 830-835.

Singh BN. 1982. Persistence of chromosomal polymorphism in various strains of Drosophila ananassae. Genetica 59 (2): 151-156.

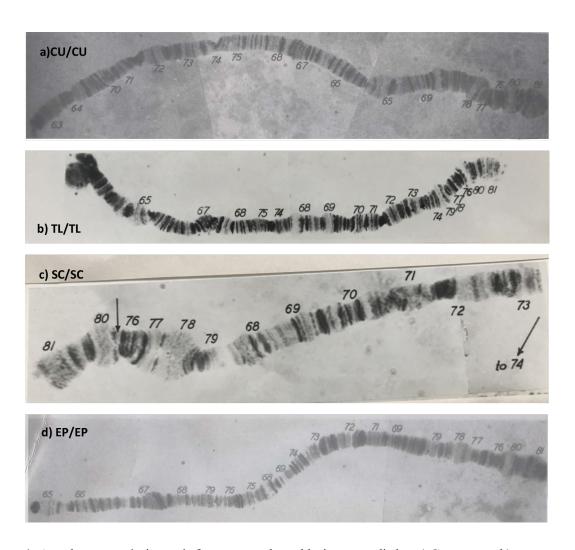
Singh P and Singh BN. 2008. Population genetics of Drosophila ananassae: variants in the degree of genetic divergence in populations transferred to laboratory conditions. Zoological Studies 47 (6): 1-20.

Singh BN and Banerjee R. 2009. Increase of the degree of inversion polymorphism in Drosophila bipunctata populations transferred to laboratory conditions. J. Zoological Systematic and Evolutionary Research 35 (4) 153-157.

Spiess EB. 1966. Chromosomal fitness in experimental populations of Drosophila persimilis from the timberline of Sierra Nevada. Evolution 20: 82-91.

Watanabe T, Anderson WW, Dobzhansky Th, Pavlovsky O. 1970. Selection in experimental populations of Drodophila pseudoobscura with different initial frequency of chromosomal variants. Genetic Research 15 (1):123-129.

ANEXO



Anexo 1-. Arreglos cromosómicos más frecuentes en las poblaciones estudiadas. a) Cuernavaca, b) Tree Line, c) Santa Cruz, d) Estes Park