

87. Riccardo MILANI. — La genetica della mosca domestica. - Nota preliminare. (*)

Riassunto. — Lo studio genetico della mosca domestica è stato iniziato per fornire le basi necessarie all'analisi dei fenomeni di natura ereditaria connessi con la insorgenza di ceppi resistenti agli insetticidi. Sono stati presi in particolare considerazione caratteri polimorfi e mutazioni presenti in popolazioni naturali. Si è constatato che il polimorfismo è geneticamente controllato, che popolazioni naturali sono affette da un notevole numero di mutazioni recessive portate allo stato eterozigote e che all'inincrocio consegue rapido declino della vitalità e della fecondità. Inoltre reperti di ginandromorfi in laboratorio con incidenza familiare e in natura indicano l'esistenza di condizioni ereditarie capaci di determinare profondo scompenso genetico nell'organismo senza che ne consegua grave declino della vitalità.

Questi fatti suggeriscono che il sistema genetico della mosca sia tale da assicurare grande plasticità alla specie attraverso il mantenimento di una elevata eterogeneità genetica.

Molte delle mutazioni isolate hanno espressività variabile e penetranza incompleta il che determina incostanza nella manifestazione dei caratteri e nelle segregazioni mendeliane.

Résumé. — L'étude génétique de *Musca domestica* a été commencée pour fournir les bases nécessaires à l'analyse des phénomènes héréditaires se rapportant à l'apparition de souches résistantes aux insecticides. On a pris particulièrement en considération les caractères polymorphes et les mutations existant dans les populations naturelles. On a constaté que le polymorphisme est génétiquement contrôlé, que les populations naturelles sont capables d'un nombre considérable de mutations récessives portées à l'état hétérozygote et que le croisement produit un déclin rapide de la vitalité et de la fécondité. En outre le repérage de gynandromorphes dans le laboratoire avec incidence familiale et dans la nature indique l'existence de conditions héréditaires capables de déterminer un déséquilibre génétique profond dans l'organisme sans que s'en suive une grave diminution de vitalité.

Ces faits suggèrent que le système génétique de la mouche est tel

(*) La presente nota fu letta al IX Congresso Internazionale di Genetica (Bellagio, 24-31 agosto 1953), e rientra nel piano di ricerche concordato tra la Rockefeller Institution e l'Istituto Superiore di Sanità, Roma.

qu'il assure à l'espèce une très grande plasticité au moyen de la conservation d'une haute hétérogénéité génétique.

Beaucoup de mutations ont une expressivité inconstante et une pénétrance incomplète, ce qui détermine une inconstance tant de la manifestation des caractères que des ségrégations mendéliennes.

Summary. — A study of the basic genetics of the house-fly has been started in order to provide a background to the understanding of the genetical problems involved in insecticide resistance. Polymorphic characters and mutants carried by wild populations have been considered. The polymorphism is genetically determined; the wild populations of *Musca domestica* L. are permeated by a large number of recessive genes carried in the heterozygous state; inbreeding is followed by a rapid decrease in vitality and fertility. Several gynandromorphs have been found both in natural and in laboratory conditions, with clear evidence of familiar incidence.

The general picture suggests that a high degree of genetical heterogeneity might be of primary importance in assuring great flexibility to the species.

Most of the mutations which have been detected are variable in expressivity and incompletely penetrant.

Zusammenfassung. — Es wurde die genetische Nachforschung der Hausfliege unternommen um die nötigen Analysen der Vererbungserscheinungen, die mit dem Erscheinen der gegen Insektiziden Stämme verbunden sind, durchführen zu können.

Speziell wurden die polymorphen Charaktere und Mutationen bei natürlichen Bevölkerungen in Betracht genommen. Es wurde dabei bemerkt dass der Polymorphismus genetisch kontrolliert wird, dass die natürlichen Bevölkerungen einer beträchtlichen Anzahl von rezessiven Mutationen unterzogen werden, die zum heterozygotischen Stadium mitgeführt werden und bei der Kreuzung einen raschen Abfall der Vitalität und Fruchtbarkeit hervorrufen. Gynandromorphe Befunde im Laboratorium, mit Abschweifungen in Familie, und in Natur, weisen ausserdem auf die Anwesenheit von Vererbungsverhältnissen, die im Stande sind im Organismus eine gründliche genetische Störung zu verursachen, wobei die Vitalität dadurch keine allzu schwere Minderung leidet.

Diese Sachlagen deuten darauf hin, dass das genetische System der Hausfliege derartig ist, dass es eine grosse Plastizität, durch das Instandhalten einer hohen, genetischen Heterogenität versichern kann.

Viele einzelne Mutationen erweisen veränderliche Expressivität und unvollständige Penetranz die in der Charakter-Manifestierung und in den Mendelschen Segregationen eine Unstetigkeit bestimmen.

La grande capacità di adattamento ecologico della mosca domestica solleva problemi di interesse pratico e teoretico. Noi non sappiamo quanto la grande capacità di adattamento di questa specie dipenda da possibilità individuali di autoregolazione oppure da differenze tra gli individui; tuttavia è ora generalmente ammesso che quelle forme molto specializzate di adattamento ecologico conosciute come « resistenza agli insetticidi » siano il risultato della sopravvivenza selettiva di individui geneticamente diversi.

Lo studio di caratteri morfologici ha permesso di riconoscere grande eterogeneità nelle popolazioni naturali. Il colore dell'addome e la chetotassi mostrano variazioni discontinue di grado tale da rendere appropriato l'uso del termine « polimorfismo ».

Una popolazione (Latina) è attualmente studiata, soprattutto usando ceppi di laboratorio di recente formazione e tenuti in condizioni tipo controllate.

COLORE DELL'ADDOME

I tergiti sono bruno- giallastro e/o neri. Differenze individuali possono essere facilmente osservate sia tra le mosche selvatiche sia tra quelle dei ceppi di laboratorio. I modelli di colorazione variano, per le femmine, da uniformemente bruniccio (arancio negli individui giovani osservati in luce artificiale) a tutto nero: i fenotipi intermedi sono il risultato di diversi gradi e modalità di espansione di una banda mediana longitudinale. Per le femmine della regione di Latina è stato trovato adatto un sistema di classificazione in nove classi.

Un criterio simile può essere adottato per i maschi, che però furono classificati in dieci gruppi. I sessi presentano infatti le seguenti differenze di pigmentazione:

- a) i maschi hanno sempre una banda centrale;
- b) la banda centrale ha un disegno molto più netto nei maschi;
- c) la forma della banda nera differisce in parte nei due sessi;
- d) le frequenze relative di fenotipi paragonabili non corrispondono nei due sessi.

Questi fatti sono esemplificati nella tabella 1, in cui le lettere alfabetiche corrispondono a progressivo inscurimento dell'addome e i numeri sono frequenze percentuali. I fenotipi *a*) e *c*) che non appaiono qui, sono stati inclusi perchè comparvero come segreganti di seconda generazione, in un esperimento in cui fu usato uno schema di classificazione molto più semplice.

Queste frequenze sono riportate allo scopo di illustrare la voce *d*) (sopra), ma non pretendono di offrire un quadro delle condizioni in natura, essendo parzialmente inficiati da accoppiamenti selettivi.

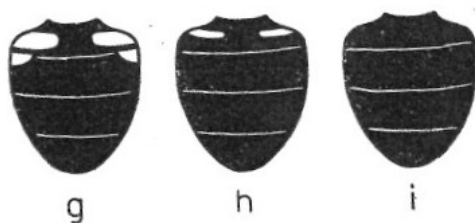
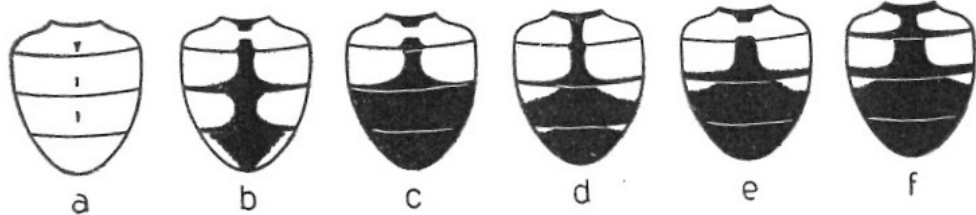
TABELLA 1.

Frequenze percentuali dei fenotipi.

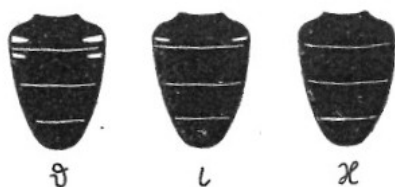
Tot. mosche esaminate		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>	<i>i</i>
♀ ♀	3992	—	14	—	19	2	16	11	26	10
♂ ♂	3773	α	β	γ	δ	ε	ζ	η	θ	ι κ
		0.4	14	54	22	0.6	3.2	0.4	0.3	1.9 3

MUSCA DOMESTICA L.

♀ ♀



♂ ♂



E' stato possibile formare linee stabili per tre fenotipi: nero; banda lineare; addome aranciato ($i, \kappa; b, \beta; a, \alpha$). Esperimenti di selezione iniziati da fenotipi intermedi determinarono spostamenti nelle frequenze delle classi e diminuzione della variabilità in ambedue le direzioni. Esperimenti di incrocio tra femmine + *arancio* e maschi neri (*melanici*) diedero una F_1 intermedia, con deficienza di femmine significativa (Tab. 2).

TABELLA 2. — Frequenze dei sessi nelle F_1 di coppie ♀ + *arancio* × ♂ *melanico*.

♀ ♀	♂ ♂
—	13
5	16
—	20
6	23
15	71
148	352
—	—
174	495

Può interessare il ricordare che forme geograficamente distinte del complesso *Musca domestica* differiscono nel colore dell'addome; le forme tropicali sono più chiare di quelle nordiche.

Chetotassi. - La presenza e lo sviluppo delle due setole prescutelari non sono caratteri stabili. E' facile trovare tra esemplari selvatici e tra esemplari di laboratorio individui con qualche setola mancante, ridotta, o spostata. Praticamente tutte le femmine raccolte nella zona di Latina diedero, in F_1 o in F_2 qualche individuo con queste anormalità.

Con la selezione fu raggiunta una penetranza di 90-95% e con essa sterilità. Questo carattere sembra controllato da un singolo gene principale, ma la sua penetranza è erratica. E' stato osservato in *M. domestica* di varie località e in *M. vicina*.

Riduzione delle setole dorsomediane fu occasionalmente trovata con indizi di ereditarietà (incidenza familiare) nella popolazione di Latina. Assenza riduzione o disordine, comuni in uno stipite di *M. vicina* proveniente da Tripoli, persistettero in laboratorio per almeno tre generazioni; alla nona generazione tali anormalità erano diventati eccezionali.

Riduzione delle setole dorsomediane anteriori è uno dei caratteri di valore diagnostico per *M. domestica cuthbertsoni*.

Mutanti. - Sono stati trovati molti mutanti, spesso in ceppi di Laboratorio, ma soprattutto inincrociando la progenie di femmine sel-

vatiche. In appendice ne sono elencate 23, di cui quattro non appartengono al mio materiale; di queste 15 colpiscono le ali e per almeno 13 di esse si può presumere che la registrazione non sia stata inficiata da rilevamento preferenziale; una è un letale che colpisce le larve prima della schiusura.

Il grado di eterozigosi naturale per mutanti recessivi appare molto alto. Le mosche selvatiche saggiate geneticamente furono 18 femmine fecondate, 5 provenienti da Tripoli e 13 da Latina. Quattro distinti geni recessivi comparvero per segregazione nelle F_2 delle 5 femmine provenienti da Tripoli (*M. d. vicina*); soltanto una delle 13 femmine di Latina non mostrò geni recessivi nella discendenza. Nella seguente tabella i numeri di mutazioni trovate nella discendenza di ogni femmina sono confrontati con la loro incidenza.

Numero di mutazioni nella discendenza di ogni femmina	Numero e origine delle femmine	
0	2T;	1L
1	2T;	4L
2	1T;	3L
3		1L
4		1L
5		2L
6		1L

(T = Tripoli, L = Latina)

La progenie di due femmine risultò eterozigote per le stesse cinque mutazioni o almeno per cinque mutazioni di fenotipo simile. Molte mutazioni sono state trovate ripetutamente, non soltanto in mosche provenienti dalla stessa località, ma anche in mosche di origine geografica lontana; quattro, o forse cinque di queste, erano già ben conosciute ai ricercatori familiari con questo materiale, essendo state trovate ripetutamente in un periodo di alcuni anni. La persistenza di questi geni attraverso un lungo periodo in una popolazione soggetta a drastiche contrazioni con ritmo annuale merita considerazione.

La descrizione delle mutazioni e la loro storia è data nella appendice.

Ginandromorfi. - Numerosi ginandromorfi furono trovati tra campioni di popolazioni selvatiche, tra ceppi di laboratorio e tra mosche inincrociate per ragioni sperimentali. Riferendoci all'ultimo gruppo, 21 esemplari furono trovati tra almeno 104 mosche. Due peculiarità meritano attenzione: a) nessuno è stato trovato tra mosche generate da

coppie singole; b) l'incidenza è tipicamente familiare, come è mostrato dalla seguente tabella:

Famiglia	N. ginandromorfi
F ₂ 3	2
F ₂ 5	2
F ₄ 6	3
F ₄ 21	3
F ₂ 26	2
F ₃ 26	7
ceppo + arancio	2
	21

Oltre a questi, uno fu trovato nel ceppo + *Tripoli* ed uno in una coltura di massa ottenuta dall'incrocio ♀♀ + *Tripoli* x ♂♂ + *Roma*. In quasi tutte le raccolte di mosche nel distretto di Latina si trova qualche ginandromorfo. In una raccolta di 700 mosche fu osservata la seguente distribuzione dei sessi: femmine 410; maschi 287; ginandromorfi 3.

La distribuzione nell'individuo dei tessuti di sesso diverso può essere perfettamente unilaterale, anteroposteriore o a settori. La larghezza della fronte, le zampe, i pulvilli, le ali, la pigmentazione dei tergiti, gli sterniti con le setole sternali e le armature genitali sono strutture sessualmente differenziate e rendono così possibile il riconoscimento della distribuzione segmentale della anormalità.

La più piccola porzione sessualmente diversa dal resto del corpo finora osservata riguarda unilateralmente due segmenti addominali. E' stata osservata coesistenza delle armature genitali e degli apparati genitali interni (incompleti) dei due sessi, senza duplicazione delle gonadi. Due esemplari anteroposteriori con addome femminile sono stati visti in copula con maschi normali, uno in natura da G. SACCA (non pubblicato) e uno in cattività dal presente autore.

Effetto dell'inincrocio sulla fertilità. - La fertilità è influenzata dall'inincrocio. Il numero di coppie singole fertili ed il numero di figli di ogni coppia diminuiscono molto rapidamente; è spesso impossibile ottenere la quarta dopo tre generazioni di stretto inincrocio; tuttavia non si è osservata alcuna riduzione del numero di uova delle singole ovodeposizioni.

Questa rassegna preliminare sulla genetica della mosca domestica induce a concludere che il sistema genetico di questo organismo includa (e forse sia basato su) grande eterogeneità genetica, che si manifesta: a) direttamente, attraverso l'esistenza di caratteri polimorfi e il grande

numero di mutazioni recessive portate dalle mosche selvatiche, e b) indirettamente, attraverso le difficoltà di mantenere ceppi omozigoti per certi geni e di mantenere linee con sistemi di accoppiamento che provochino stretto inincrocio.

APPENDICE

Nel presente elenco, le definizioni « recessivo » e « autosomico » sono provvisorie e basate sui protocolli della formazione e del mantenimento dei ceppi. Non sono ancora stati fatti saggi genetici specifici; soltanto il gene *ocra* è stato adeguatamente studiato (L. LA FACE, non pubblicato).

In particolare il termine « autosomico » è passibile di revisione, essendo basato soltanto su mancanza di tipica ereditarietà a « criss-cross ».

I mutanti sono raggruppati a seconda degli organi colpiti e dell'effetto morfologico.

bulging head (*blg*): recessivo, autosomico. Il capo è rigonfio nella porzione frontale; la fronte è allargata e gli occhi appaiono più grandi del normale; i due sessi sono fertili; la espressività è irregolare. Trovato come segregante F_2 tra la progenie di due su 13 femmine parentali di Latina. Ricomparso nella F_2 dell'incrocio $\text{♀ blg} \times \text{♂ +}$.

ocra (*ocra*): recessivo, autosomico. Occhi ocra o arancio. Tre mutanti simili sono stati osservati in ceppi di mosche d'origine italiana, forse comune. Dà ottime segregazioni mendeliane (L. LA FACE).

eyeless (*ey*): recessivo, autosomico: un occhio assente; lievi anomalie nel capo. Due femmine nella F_2 di una femmina normale selvatica proveniente (allo stadio pupale) da Tripoli (*M. d. vicina*).

prescutellarless (*pre*): recessivo, autosomico. Una o ambedue le setole prescutellari possono essere ridotte, spostate e/o assenti; l'assenza è la condizione più comune. E' stato osservato in mosche selvatiche e di laboratorio. Tutte le femmine provenienti da Latina che furono saggiate geneticamente diedero o in F_1 o in F_2 qualche individuo *pre*. La penetranza è erratica e può essere migliorata con la selezione.

cuthbertsoni (*cuth*): recessivo, autosomico (?). Una o più setole dorso-mediane anteriori possono essere ridotte o assenti, spesso simmetricamente; si sovrappone allo stesso carattere diagnostico per *M. d. cuth-*

bertsoni; è stato trovato ripetutamente in mosche provenienti da Latina e Tripoli, con chiare prove di incidenza familiare.

broadcrossvein (*brcr*): autosomico, semidominante. La vena trasversa anteriore è allargata. Comune in ceppi di laboratorio: trovato due volte tra la discendenza di 12 femmine selvatiche di Latina. Espressività variabile; gli eterozigoti possono sovrapporsi ai due tipi di omozigoti.

confluent (*cnfl*): autosomico, recessivo. La seconda e la terza vena longitudinale sono piegate verso la costa, con allargamenti a forma di delta nei punti di contatto con questa; formazioni a delta colpiscono anche la seconda e occasionalmente la terza longitudinale. La pagina alare può essere irregolarmente ristretta e ridotta; trovato come due segreganti dei due sessi nella F_2 di una femmina avente la vena trasversa posteriore ingrossata.

fused (*fu*): autosomico, recessivo. Le vene longitudinali terza e quarta sono fuse in corrispondenza della vena trasversa e della terminazione distale a causa di rigonfiamenti; la parte distale della quinta vena longitudinale può essere colpita in modo simile. Trovato come un solo maschio nel ceppo *brcr*; recuperato nella F_2 dopo esincrocio. Le femmine sono sterili.

gap (*gap*): autosomico, recessivo. La vena L4 è debole o interrotta nel tratto anteriore alla vena trasversa anteriore; talora asimmetrico; le ali possono essere irregolari. Trovato ripetutamente in una linea selezionata per addome chiaro (+ *orange*), due volte tra la discendenza di 13 femmine selvatiche di Latina, una tra quella di femmine di Tripoli.

abruptex (*ax*): autosomico, recessivo. La vena trasversa posteriore interrotta, talora asimmetricamente. E' stato trovato come segregante nella F_2 di 5 su 13 femmine selvatiche di Latina.

plexus (*plx*): recessivo, autosomico; endemico nei ceppi di laboratorio, presente nella F_1 di sei su 13 femmine selvatiche di Latina. Penetranza incompleta, espressività variabile. La vena trasversa posteriore può essere piegata e/o ispessita e/o ramificata; le porzioni distali delle vene L4 e L5 possono presentare anomalie simili.

scalloped (*sd*): molto comune tra gli esemplari conservati di una ceppo *plx* ora eliminato; non vi sono dati sulla sua ereditarietà; definito eratico.

fringed (*fr*): autosomico, recessivo. Ali più strette del normale; piccole frastagliature sulla punta e lungo il margine interno delle ali; setole marginali alquanto disordinate. Trovato tra la F_2 di una femmina di Tripoli.

taxi (tx): autosomico, recessivo. Espressività e penetranza buone; poco vitale. Le ali sono divaricate a 75° - 90° dall'asse longitudinale e arcuate negli individui vecchi; non permette il volo. Comparso nella F_2 di 4 su 13 femmine selvatiche di Latina.

divergent (dv): autosomico, recessivo. Espressività e penetranza non molto buone; le ali, allargate a circa 75° dall'asse longitudinale hanno struttura normale; permette il volo; comparso nella F_2 di una femmina di Latina.

teasing (tsg): incompletamente recessivo, autosomico. Le ali sono divaricate e sollevate, spesso asimmetricamente; spesso le mosche possono assumere posizione normale, specialmente durante la narcosi. Ricorrente nei ceppi di laboratorio; trovato una volta tra la discendenza di mosche di Latina.

balloon (ba): recessivo autosomico. Vescicole nelle ali, presumibilmente lasciate da accumuli di emolinfa. Trovato come segreganti F_2 , F_3 nella discendenza di 2 su 13 femmine di Latina. Non se ne ottenne progenie. Gli esemplari trovati avevano le ali completamente logorate quando morirono.

abnormal abdomen (ab): autosomico recessivo. Tergiti irregolarmente incompleti; frequente una spaccatura mediana nel secondo tergite con la banda nera in forma di x; la minima manifestazione riconoscibile è assenza di microchete lungo la linea mediana di taluni segmenti. Trovato nella F_2 e nella F_3 di due su 13 femmine selvatiche di Latina.

still-born (stb): recessivo, autosomico. Omozigote letale, colpisce le larve prima della schiusura; il vitello appare incompletamente assorbito; le larvicine assumono un colore brunastro forse dovuto a melanizzazione di linfa emorragica. Trovato due volte nella discendenza di mosche di Latina; forse endemico in ceppi di laboratorio.

(short legs): trovato come singola femmina nella F_2 di una femmina selvatica di Tripoli.

Inoltre furono ricevute notizie sulle seguenti mutazioni:

outspread wings (RICCIARDI, Brasile); *yellow body* (SACCÀ, Italia) e *curled wings* BATTAGLIA, Italia).

Roma — Istituto Superiore di Sanità - Laboratorio di Parassitologia.