

Note

Séquences homologues à l'élément P chez des espèces de *Drosophila* du groupe *obscura* et chez *Scaptomyza pallida* (Drosophilidae).

D. ANXOLABEHÈRE, Danielle NOUAUD et G. PERIQUET *

Laboratoire de Génétique des Populations, Mécanismes moléculaires de la Spéciation,
Tour 42, Université Paris VI, 2, place Jussieu, F 75005 Paris

* Institut de Biocénologie expérimentale des Agrosystèmes
Université de Tours, Parc Grandmont, F 37200 Tours

Résumé

Des séquences homologues à l'élément P de *D. melanogaster* ont été trouvées dans plusieurs espèces du groupe *obscura* ainsi que dans le genre proche *Scaptomyza* (*sp. pallida*). Ces résultats suggèrent une très grande ancienneté de ce type d'éléments parmi les membres de la radiation Sophophora.

Mots clés : Éléments transposables, évolution, phylogénie, *Drosophila*.

Summary

P homologous sequences in *Drosophila* species of *obscura* group
and in *Scaptomyza pallida* (Drosophilidae)

Sequences with homology to the *D. melanogaster* P element were found in many species of the *obscura* group and in the closely related genus *Scaptomyza* (*pallida* sp.). These results suggest that P sequences have a long evolutionary history in the Sophophoran radiation.

Key words : Transposable elements, evolution, phylogeny, *Drosophila*.

I. Introduction

Chez les Drosophilidés, la distribution phylogénétique de plusieurs familles d'éléments d'ADN moyennement répété révèle que l'évolution de ces séquences diffère de celle des séquences uniques. Au cours de la diversification de ce taxon, certaines familles d'éléments répétés seraient apparues ou auraient disparu (MARTIN *et al.*, 1983). Chez *D. melanogaster*, la famille des éléments P est constituée d'un groupe hétérogène

de séquences d'ADN mobilisables, pouvant générer un ensemble d'anomalies décrites dans le syndrome de la dysgénésie des hybrides (KIDWELL *et al.*, 1977 ; revue in ENGELS, 1983). Les éléments P autonomes correspondent à des séquences d'ADN de 2,9 Kb (O'HARE & RUBIN, 1983). La famille des éléments P est également formée de séquences plus courtes, issues de l'élément complet par délétions internes.

L'absence de séquences homologues à P dans les autres espèces du sous-groupe *melanogaster* (BROOKFIELD *et al.*, 1984) a suggéré l'hypothèse d'une contamination par un transfert horizontal (ENGELS, 1983). La présence de séquences homologues chez les 6 semi-espèces de *D. paulistorum* et dans de nombreuses autres espèces des groupes *willistoni* et *saltans* (DANIELS *et al.*, 1984 ; DANIELS & STRAUSBAUGH, 1985) a renforcé cette hypothèse et a incité à voir dans ces groupes l'origine possible d'un tel transfert. La mise en évidence de séquences P homologues dans d'autres groupes de drosophilidés repose le problème de l'origine de la présence de ces éléments chez *D. melanogaster*.

II. Matériel et méthodes

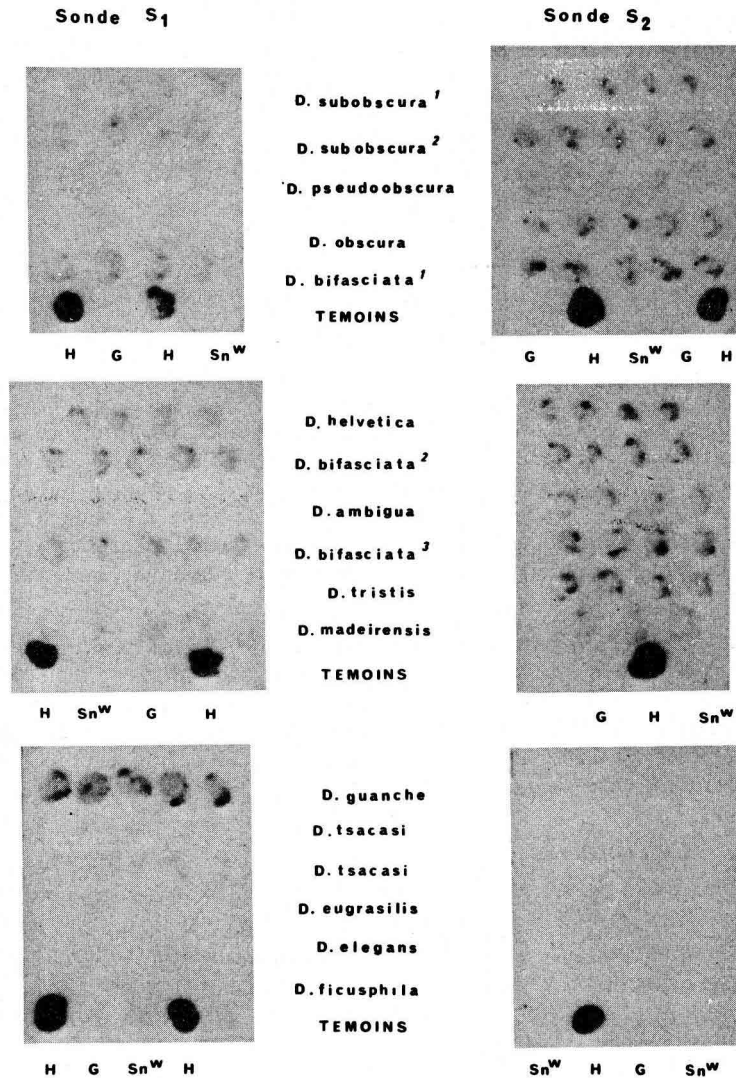
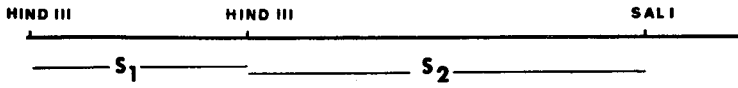
Neuf espèces du groupe *obscura* ont été analysées. Les échantillons étudiés ont été capturés récemment (moins de 5 ans) dans des populations européennes, et ont été depuis élevées en laboratoire. L'espèce *Scaptomyza palida* a été capturée en 1984 et 1985 en France et en Espagne et analysée, soit directement, soit après quelques générations d'élevage en laboratoire.

La recherche de séquences homologues à l'élément P a été réalisée par la technique du squash blot (TCHEN *et al.*, 1985) permettant d'analyser séparément les individus. Chaque espèce a été étudiée sur 25 individus, écrasés sur un filtre de nylon (Biodyne). Après traitement selon cette technique, les filtres sont hybridés avec une sonde marquée au ³²P, puis autoradiographiés. Les 2 sondes utilisées (voir figure) sont des fragments de restriction internes à l'élément P présent sur le plasmide p π 25.1 (sonde S1 : fragment Hind III, sonde S2 : fragment Hind III-Sal I). Elles représentent ensemble 80 p. 100 de l'élément P. Les conditions d'hybridation et de rinçage sont identiques à celles décrites par ANXOLABEHÈRE *et al.* (1985). Les individus témoins proviennent de différentes souches de *D. melanogaster* : Harwich (présence de 30 à 50 copies de P), *singed weak* (présence d'une à deux copies), Gruta (absence d'éléments P).

III. Résultats et discussion

Les résultats sont illustrés par la figure et résumés dans le tableau. Huit des 9 espèces du groupe *obscura* analysées révèlent la présence de séquences homologues à P. Les signaux d'hybridation présentent, pour une sonde donnée, des intensités similaires lorsque l'on compare des individus d'une même espèce, mais montrent de très grandes différences lorsque l'on compare les espèces entre elles. Cependant, dans tous les cas, l'intensité du signal est plus faible que celle obtenue avec la souche Harwich de *D. melanogaster*. Cette diminution d'intensité peut être attribuée soit à une différence d'homologie ou de structure entre les séquences, conduisant à une hybridation plus labile, soit à une différence dans le nombre moyen de copies présentes dans chacune

Élément P



FIGURE

Recherche d'homologies de séquence avec l'élément P par la méthode du squash blot dans des espèces de *Drosophiles* des groupes *obscura* et *melanogaster*.
P element homologous sequences in different species of *Drosophila* among *obscura* and *melanogaster* groups.

(1-2-3 : sont des populations d'origine géographique différentes).
(1-2-3 : correspond to populations from different geographical area).

TABLEAU

Présence de séquences homologues aux sondes S1 et S2 de l'élément P de *D. melanogaster* chez diverses espèces du groupe *obscura*.

Homologous sequences of the S1 and S2 probes from the P element of *D. melanogaster* among species of the *obscura* group.

Espèces	Sonde S1	Sonde S2
<i>D. guanche</i>	+	—
<i>D. madeirensis</i>	+	+
<i>D. subobscura</i>	+	+
<i>D. obscura</i>	—	+
<i>D. ambigua</i>	—	+
<i>D. tristis</i>	—	+
<i>D. bifasciata</i>	+	+
<i>D. pseudoobscura</i>	+	+
<i>D. helvetica</i>	+	+

des espèces. Ces 2 interprétations sont en fait non exclusives. La différence de structure est bien illustrée par les résultats obtenus chez *D. guanche* d'une part et chez *D. obscura*, *D. ambigua* et *D. tristis* d'autre part. Dans le premier cas, l'homologie de séquences n'est révélée qu'avec la sonde S1 tandis qu'à l'inverse, seule la sonde S2 permet de révéler des séquences homologues chez les 3 autres espèces. Chez *D. pseudoobscura*, l'intensité du signal est à la limite du pouvoir de résolution de la technique et ne permet pas de conclure.

La présence de séquences homologues à l'élément P apparaît ainsi largement répandu dans le groupe *obscura*, et plus précisément dans le sous-groupe *obscura*. *D. helvetica* étant la seule espèce du sous-groupe *affinis* analysée dans le présent travail, on ne peut généraliser ces résultats à l'ensemble de ce sous-groupe. Par ailleurs, 24 autres espèces de drosophilidés ont été analysées, 22 d'entre elles ont donné des résultats négatifs (liste ci-dessous).

Drosophila, sg. *Sophophora*, gr. *melanogaster* :

- ss gr *melanogaster* : *D. simulans*, *D. orena*, *D. erecta*, *D. teissieri*, *D. yakuba*,
D. mauritiana
- ss gr *montium* : *D. bocqueti*, *D. burlai*, *D. kikkawai*, *D. vulkana*
- ss gr *ananassae* : *D. ananassae*, *D. malerkotliana*
- ss gr *eugrassilis* : *D. eugrassilis*
- ss gr *elegans* : *D. elegans*
- ss gr *ficuspila* : *D. ficuspila*
 - sg. *Drosophila* : gr. *immigrans* : *D. immigrans*
 - gr. *cardini* : *D. cardini*, *D. arawakana*
 - gr. *repleta* : *D. hydei*, *D. repleta*
 - sg. *Dorsilopa* : *D. busckii*

Zaprionus, *Zaprionus collarti*

Par contre, *D. tsacasi*, du sous-groupe *montium*, hybride faiblement. Ce résultat est intéressant car il montre que *D. melanogaster* n'est pas la seule espèce du groupe *melanogaster* à posséder des éléments P et que certaines séquences homologues sont présentes dans au moins une autre espèce de ce groupe. L'autre cas d'hybridation positive est celui observé chez *Scaptomyza pallida* et ceci dans 3 populations de cette espèce : Bordils (Espagne), Alès et Tours (France). Le fait qu'il s'agisse d'un autre genre de la famille des drosophilidés montre la large répartition de ces séquences au sein de ce taxon. En l'état actuel de nos connaissances, l'élément P est connu uniquement dans des groupes taxonomiques appartenant aux sous genre *Sophophora* (*melanogaster*, *obscura*, *willistoni* et *saltans*) à l'exception de *Scaptomyza pallida*. Cependant, les données phylogénétiques (THROCKMORTON, 1975 ; HACKMAN, 1982) suggèrent que le genre *Scaptomyza* pourrait être proche de la radiation qui a produit le sous genre *Sophophora* du genre *Drosophila*. Il apparaît ainsi que ces séquences sont largement répandues parmi certaines espèces de la radiation *Sophophora*.

Deux interprétations sont possibles : l'hypothèse de transmissions horizontales multiples mais restreintes aux espèces de ce sous genre paraît peu vraisemblable compte tenu de la possibilité de transférer expérimentalement l'élément P dans des espèces très différentes (BRENNAN *et al.*, 1984). Les résultats présents sont plutôt en faveur d'une grande ancienneté (plus de 10 millions d'années) de ce type de séquences au sein de la radiation *Sophophora*, et peut-être même de leur présence dès l'origine de cette radiation. Ces séquences auraient été généralement maintenues dans les diverses lignées évolutives de cette radiation, mais quelquefois perdues lors de processus de spéciation dont certaines pourraient être liées aux propriétés dysgénésiques de l'élément P. Les espèces ainsi dépourvues de ces séquences auraient pu les acquérir ultérieurement par un phénomène de transfert horizontal. Cela semble être actuellement le cas chez *D. melanogaster* (ANXOLABEHÈRE *et al.*, 1982, 1984, 1985 ; KIDWELL, 1983). Ces travaux suggèrent que le phénomène a pu se produire à partir d'une zone méridionale de l'Amérique du nord ou centro-américaine. Les résultats du présent travail montrent en fait que les éléments P actuels de *D. melanogaster* peuvent provenir de l'une des nombreuses espèces américaines de *Drosophila* ou de *Scaptomyza* possédant des séquences homologues.

Remerciements

Nous remercions J. DAVID pour ses commentaires sur le manuscrit, Y. CARTON, C. KRIMBAS, F. LEMEUNIER, M. MONCLUS, A. PREVOSTI, G. RIBO et L. TSACKAS pour l'obtention et l'identification des espèces analysées.

Reçu le 28 août 1985.

Accepté le 18 septembre 1985.

Références bibliographiques

- ANXOLABEHÈRE D., NOUAUD D., PÉRIQUET G., 1892. Etude de la variabilité du système P-M de dysgénésie des hybrides entre populations de *Drosophila melanogaster*. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **294**, 913-918.

- ANXOLABEHÈRE D., KAI H., NOUAUD D., PÉRIQUET G., RONSSERAY S., 1984. The geographical distribution of P-M hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*. *Genet. Sel. Evol.*, **16**, 15-26.
- ANXOLABEHÈRE D., NOUAUD D., PÉRIQUET G., TCHEN P., 1985. P-element distribution in Eurasian populations of *Drosophila melanogaster* : a genetic and molecular analysis. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, (U.S.A.), **82**, 5418-5422.
- BRENNAN M.D., ROWAN R.G., DICKINSON W.J., 1984. Introduction of a functional P element into the germ-line of *Drosophila hawaiiensis*. *Cell*, **38**, 147-151.
- BROOKFIELD J.F.Y., MONTGOMERY E., LANGLEY C.H., 1984. Lack of P element homology in *Drosophila* species other than *Drosophila melanogaster*. *Nature*, **310**, 330-332.
- DANIELS S.B., STRAUSBAUGH L.D., EHRMAN L., ARMSTRONG R., 1984. Sequences homologous to P elements occur in *Drosophila paulistorum*. *Proc. Nat. Acad. Sc.* (U.S.A.), **81**, 6794-6797.
- DANIELS S.B., STRAUSBAUGH L.D., 1985. The distribution of P element sequences in *Drosophila* : the *willistoni* and *saltans* species groups. *J. of Mol. Evol.* (sous presse).
- ENGELS W.R., 1983. The P family of transposable elements in *Drosophila*. *Ann. Rev. Genet.*, **17**, 315-344.
- HACKMAN W., 1982. The relation between the genera *Scaptomyza* and *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae). *Ann. Ent. Fenn.*, **48**, 97-104.
- KIDWELL M., 1983. Evolution of hybrid dysgenesis determinants in *Drosophila melanogaster*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* (U.S.A.), **80**, 1655-1659.
- KIDWELL M.G., KIDWELL J.F., SVED J.A., 1977. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster* : a syndrome of aberrant traits including mutation, sterility and male recombination. *Genetics*, **86**, 813-833.
- MARTIN G., WIERNASZ D., SHEDL P., 1983. Evolution of *Drosophila* repetitive-dispersed DNA. *J. Mol. Evol.*, **19**, 203-213.
- O'HARE K., RUBIN G.M., 1983. Structures of P transposable elements and their site of insertion and excision in the *Drosophila melanogaster* genome. *Cell*, **34**, 25-35.
- TCHEN P., ANXOLABEHÈRE D., NOUAUD D., PÉRIQUET G., 1985. Hybridization on squashed flies : a method to detect gene sequences in single *Drosophila* individuals. *Anal. Biochem.* (sous presse).
- THROCKMORTON L.H., 1985. The phylogeny, ecology and geography of *Drosophila*. In : KING R.C. (ed.), *Handbook of Genetics*, 421-469, Plenum Press, New York.