LA SEGREGACIÓ SOMÀTICA COM A MECANISME D'EVOLUCIÓ CROMOSÒMICA

Comunicació presentada el dia 21 de febrer de 1980

per

MONTSERRAT GARCIA I CALDÉS, ANNA ESTOP I GRAELLS i MONTSERRAT PONSÀ I FONTANALS

Institut de Biologia Fonamental i Departament de Biologia de la Facultat de Medicina, Universitat Autònoma de Barcelona

INTRODUCCIÓ

Saimiri sciureus és un mico sud-americà anomenat esquirol a causa del seu fenotip característic. És un gènere pertanyent a la subfamília *Saimirinae*, grup inclòs en la família *Cebidae*, el qual, juntament amb les famílies *Callithricidae* i *Callicebidae*, formen el subordre *Platyrrhini*. És un mico cariològicament descrit, amb un nombre diploide de 2n=44 i una relació nombre d'acrocèntrics i no acrocèntrics variable segons la zona geogràfica on s'hagi capturat l'exemplar.

En el nostre laboratori hem estudiat una femella i dos mascles. La femella i un dels mascles estudiats tenen un nombre diploide 2n=44 i un complement cromosòmic de 14 parells no-acrocèntrics i 7 parells acrocèntrics. És idèntic, doncs, al que s'ha identificat (JONES *et al.*, 1973; MA *et al.*, 1974) com corresponent a la regió geogràfica de Georgetown, Guyana.

El patró de bandes G i Q observades coincideix plenament amb les dades existents en la literatura (MA *et al.*, 1974). Les parelles són perfectament identificables i els resultats són, creiem, generalitzables en els exemplars que pertanyen a aquest gènere i espècie.

El cromosoma marcador és un metacèntric de mida mitjana A, que presenta constriccions secundàries molt marcades a nivell de nanses curtes en la zona de contacte amb el centròmer. La seva mida no és, però, igual en els dos membres de la parella i pren, així, un caràcter heteromòrfic.

El cromosoma X correspon per mida i morfologia a les parelles B_3 i B_4. El seu patró de bandes coincideix també amb el patró descrit fins al moment.

El cromosoma Y és un acrocèntric petit i aniria col·locat aproximadament, després, fins i tot, de la parella C_7.

L'altre mascle presenta tres línies cel·lulars diferents amb les característiques següents:

Línia A: Nombre diploide de 2n=44 i un complement cromosòmic de 15 no-acrocèntrics i 6 acrocèntrics que correspon a la localitat geogràfica de Leticia (Colòmbia) (JONES *et al.*, 1973; MA *et al.*, 1974). Aquest tipus de complement s'ha trobat en 31 metafases cariotipades. El cromosoma X i el cromosoma Y no presenten cap variació respecte als explicitats per l'altre mascle.

Línia B: També amb un nombre diploide de 2n=44 però amb un complement de 16 no-acrocèntrics i 5 acrocèntrics. Corresponent a la regió geogràfica d'Iquitos, Perú. No hem trobat metafase amb bandes, però tres metafases tenyides amb Giemsa mostren aquesta distribució. Els gonosomes continuen presentant-se com a típics.

Línia C: S'han cariotipat 11 metafases. El nombre diploide és de 2n=46 i el complement cromosòmic de 15-7. Aquest complement, estranyament, no correspon a cap dels diferents tipus que prèviament s'han descrit per a *Saimiri*.

En les línies A i C, on tenim metafases amb bandes, podem observar com un dels membres del parell B té una banda C-terminal G-positiva més llarga, a nivell de nanses curtes, que la seva parella.

En les tres línies, un dels membres del parell A té un organitzador nucleolar més llarg que el seu homòleg.

S'observa també un dimorfisme cromosòmic degut a diferències de mida entre els membres de les parelles A_5, B_2, B_3.

RELACIONS CARIOLÒGIQUES

L'existència de polimorfisme afectant el nombre de cromosomes acrocèntrics i no-acrocèntrics ha estat interpretada com el resultat d'inversions pericèntriques (EGOZCUE *et al.*, 1969). Aquesta opinió es va veure abonada per altres resultats (SRIVASTAVA *et al.*, 1969; DE BOER, 1974) i confirmada pels estudis de bandes d'aquest gènere (MA *et al.*, 1974) en què s'afirmava el pas dels cromosomes acrocèntrics C_1 i C_2 a cromosomes no-acrocèntrics B_5 i B_{11} o viceversa.

Els nostres resultats ens han fet pensar que, tot i estar d'acord amb el pas $B_{11} \leftrightarrow C_2$ per inversió pericèntrica, no ho som per al canvi $B_5 \leftrightarrow C_1$. La parella B_5 té una banda C terminal molt llarga en les nanses curtes,

mentre que la parella C_2 no mostra aquesta banda C intersticial. Aquesta observació ens indica que la parella B_5 hauria perdut aquesta heterocromatina terminal abans de patir la inversió pericèntrica i donar lloc a C_1, o aquesta parella ha sofert una addició d'heterocromatina constitutiva abans d'haver patit el canvi que permetria el pas a B_5 tal com s'ha suggerit altrament (LAU i ARRIGHI, 1976). El fet que C_1 sigui sempre més curt de mida que B_5 afavoreix aquesta interpretació.

El polimorfisme que ha afectat la relació numèrica no-acrocèntrics/acrocèntrics ha estat correlacionat (JONES *et al.*, 1973; MA *et al.*, 1974) amb l'origen geogràfic dels animals tenint en compte, però, la proximitat, geogràficament parlant, de Leticia i Iquitos i les condicions caòtiques de captura de primats; no creiem que s'hagi dit encara l'última paraula sobre aquest punt i menys davant el que els nostres resultats semblen indicar.

Un segon tipus de polimorfisme observat també aquí depèn de la presència de diferents quantitats d'heterocromatina en les nanses curtes d'algunes parelles cromosòmiques. L'heterocromatina constitutiva C és normalment G positiva i la presència de diferents quantitats d'heterocromatines ha estat descrita tant a nivell d'homozigosi i/o heterozigosi per les parelles B_5 i B_{12} (MA i JONES, 1975; LAU i ARRIGHI, 1976).

DISCUSSIÓ

Polimorfisme intraindividual

Si ens atenim a definicions clàssiques de polimorfisme (FORD, 1965), la utilització d'aquest tipus de nomenclatura: «polimorfisme intraindividual» és fora de lloc. Ara bé, com que el que pretenem descriure és un fenomen analitzat i estudiat en una altra taxa, hem cregut interessant d'utilitzar el mateix vocabulari que s'ha fet servir i evitar així confusions.

Tot i haver anat trobant variacions interespecífiques, així com polimorfisme intraspecífic, ens ha realment sorprès d'observar l'existència de diferents línies cel·lulars amb freqüències desiguals en un mateix mico.

La possibilitat d'error es descartà de seguida amb la repetició amb tota cura de nous cultius de sang tot fent com si es comencés de zero, intentant d'evitar al màxim les situacions d'equívocs.

Davant un primer resultat d'aquest estil en una femella de *Cebus apella*, es va pensar en la possibilitat que, tot i que fenotípicament no hi havia res que la distingís dels seus companys de captivitat (fet que es va repetir en el cas del *Saimiri sciureus*), l'animal presentés algun tipus de malaltia que afavorís la presència de múltiples variants cromosòmiques (ROWLEY, 1977). Ara bé, ambdós exemplars tenien sang d'aspecte

completament normal i amb valors numèrics dels seus components considerats com a normals (MORROW i TERRY, 1970; PORTER, 1971; SMITH, 1971).

Altrament, durant el temps que han estat en estudi, han tingut bona salut i han mostrat relacions de convivència considerades normals. No s'ha observat, però, embaràs en la femella *C. apella*, mentre que, en el zoològic i en un altre grup d'exemplars del mateix gènere i espècie, la fertilitat hi era present. De moment no s'han pogut adduir aquestes diferències en la problemàtica esmentada.

La impossibilitat d'explicar el fenomen amb un quimerisme i la probabilitat que es donés una inestabilitat cariotípica equivalent a la descrita en cultius de determinats teixits (YANG i ROSANOFF, 1977) «feien» que els repetits intents d'explicació ens avortessin de seguida, i més quan no trobàrem, ni en primats, ni en mamífers, grups taxonòmics que es caracteritzessin per presentar fenòmens de complexitat equivalent i, evidentment, els nostres esforços han anat encaminats durant bastant de temps, tot considerant la resta de vertebrats massa allunyats filogenèticament per a buscar-hi solucions als nostres problemes.

Tot i això, aquest enfocament ha estat abandonat des del moment que a *Salmo irideus* (OHNO *et al.*, 1965), a *Lepomis cyanellus* (BEÇAK *et al.*, 1966) i últimament a *Salmo gairdneri* (THORGAARD, 1976) s'hi coneixen situacions semblants:

— polimorfisme cromosòmic intraindividual, no generalitzable a l'espècie estudiada des de cap punt de vista;
— només alguns exemplars ho presenten;
— tipus cromosòmics hetero i homozigòtics que corresponen en general als diferents polimorfismes interespecífics trobats per al grup en qüestió;
— possible, en general, transformació d'un tipus cromosòmic en un altre per reorganitzacions cromosòmiques simples...

S'ha recorregut a dues possibles raons (BEÇAK *et al.*, 1966):

a) Al començament de la vida embrionària dels zigots, algunes nanses de cromosomes «devien entrar» en fenòmens d'asociació i dissociació. Dues nanses no homòlogues que prèviament s'havien unit per formar un metacèntric esdevindrien acrocèntriques i es podria alhora realitzar el fenomen a la inversa.

b) Hi ha molts zigots que són heterozigots en els inicis del seu desenvolupament a causa de diverses translocacions rebertsonianes. La segregació somàtica seria un intent de reconstruir els tipus cel·lulars inicials.

Si *a*) és certa, el polimorfisme cromosòmic intraindividual s'hauria de trobar en tot individu examinat, la qual cosa ja hem vist que no es dóna.

Si *b*) és certa, els individus no portadors de translocacions o que són homogizots per totes les translocacions mostraran un nombre diploide fix; només les translocacions heterozigotes donarien lloc a polimorfisme cromosòmic.

Evidentment, aquí les reorganitzacions cromosòmiques a les quals es refereixen són translocacions per la simple raó que són les translocacions robertsonianes el mecanisme evolutiu observat en aquests peixos. Ara bé, en línies generals, l'opinió *b*) ens és totalment vàlida per a ambdós gèneres, sempre que considerem l'existència d'inversions i d'algun altre mecanisme evolutiu.

D'acord, doncs, amb aquests autors (OHNO *et al.*, 1965; BEÇAK *et al.*, 1966), el polimorfisme cromosòmic intraindividual podria ser atribuït a una tendència postzigòtica d'alguns cromosomes a presentar reorganitzacions estructurals o a una tendència postzigòtica de les cèl·lules heterozigotes a reconstruir els tipus homozigòtics. El nostre cas es troba, considerem, més a prop d'aquesta segona opció, per les raons ja comentades.

En el mascle *Saimiri sciureus* problema, podríem considerar la possibilitat que les cèl·lules originals són heterozigotes tipus B_5-C_1, que no s'ha trobat, i B_{11}-C_2. La reconstrucció de les parelles homozigotes mitjançant segregacions selectives de cromàtides donaria lloc a cèl·lules B_5-B_5/C_2-C_2 (línia A), B_5-B_5/B_{11}-B_{11} (línia B), C_1-C_1/B_{11}-B_{11} (no trobada) i C_1-C_1/C_2-C_2 (no trobada). Un eror en el mecanisme de selecció selectiva podria produir línies en les quals ambdues parelles serien reconstruïdes. Aquesta és la manera més fàcil d'interpretar la línia C, que correspon al tipus B_5-B_5, C_1-C_1, C_2-C_2.

En el cas de la femella *Cebus apella* problema, hi considerem, a més a més de les inversions pericèntriques, delecions de nanses curtes, mecanisme evolutiu plenament justificat en la introducció. Tornarem sobre el tema més endavant.

El coneixement d'un mecanisme evolutiu com l'explicitat en *Salmo irideus* i la possibilitat que aquest fenomen fos generalitzable en els peixos *Teleostea*, s'ha considerat com un fenomen que ajudava a donar flexibilitat al complement cromosòmic d'aquest grup, la qual cosa és d'interès, i més quan hom considera avantpassats d'aquest grup com l'origen de tots els vertebrats terrestres. Aquest complement tan elàstic oferiria abundants oportunitats d'evolució cariològica (OHNO *et al.*, 1965).

També s'ha dit (OHNO *et al.*, 1965) que un requisit indispensable per a aquestes espècies era escapar de l'extinció, atesos els problemes amb què es trobarien en el moment de la reproducció (problemes concrets de la meiosi). Aquests, a nivell de grup taxonòmic, resten superats pel nombre elevat d'ous existents a *Teleostea* en cada procés reproductiu.

Ara bé, pel que fa a nosaltres, hem de tenir present que les possibles explicacions del fenomen per a *Teleostea* no ens són gaire vàlides.

Si considerem que l'especiació anomenada de «salt brusc» (GOLDSMITH, 1944), és a dir, l'especiació stasimpàtica coneguda com l'especiació quasi instantània a escala geològica de la qual no es troben formes fòssils intermèdies (LÖVTRUP, 1977), es pot explicar considerant la presència de certes reorganitzacions cromosòmiques en l'àrea d'ocupació d'una d'un valor selectiu molt baix dels heterozigots a nivell estructural (WHITE, 1975).

No podem considerar a la segregació somàtica com un dels canvis que permeten l'especiació stasimpàtica (almenys no d'una manera directa) atès que el fet que un organisme presenti segregació somàtica no afavoreix la formació d'una barrera de reproducció, ja que només les cèl·lules gonadals de tipus heterozigot tindran meiosi problemàtica, mentre que les corresponents als altres dos tipus d'homozigots no tenen, en teoria, per què presentar problemes.

Els heterozigots són, doncs, fèrtils (almenys més que no ho serien en altres condicions). Al mateix temps, això sí, ajuda a mantenir els diferents complements cromosòmics en la població.

Tot i que en un individu heterozigot l'avantatge selectiu de presentar un procés com el de la segregació somàtica és evident, no veiem gaire clar allò que aquest pot significar en una població. Caldria dilucidar si el sol fet d'ajudar a mantenir complements cromosòmics diferents, és a dir, ajudar a mantenir un tipus de polimorfisme intraspecífic, no implica per ell mateix un avantatge selectiu per a la població, que estaria molt més preparada que d'altres davant qualsevol canvi. De fet, ho confirma el fet de considerar que la taxa d'evolució d'una població està directament relacionada amb la taxa de variació genètica present en una població (AYALA, 1977). Evidentment, això seria vàlid partint de la idea neodarwinista de polimorfisme.

Des del punt de vista neutralista, aquest podria ésser un exemple més del fet que «les mutacions» són neutres i en el cas, com és el que ens ocupa, que no hi hagi selecció negativa, es mantenen tots els tipus, malgrat que no aportin avantatges selectius. Aquest polimorfisme seria, doncs, una fase més del procés evolutiu (KIMURA, 1980).

I aquests nivells de discussió, tingueu-ho clar, només els podem mantenir si considerem vàlida l'extrapolació quasi mecànica de les disquisicions de nivell molecular a nivell cromosòmic i *si* considerem les reorganitzacions cromosòmiques com a mecanismes evolutius a tenir en compte en els processos d'especiació.

Coses sobre les quals podríem encetar altres discussions.

BIBLIOGRAFIA

AYALA, F. J. — *Variation génétique et évolution.* «La Recherche», vol. 8, núm. 81, setembre, pp. 736-744 (1977).

BEÇAK, W., BEÇAK, M. L. i OHNO, S. — *Intraindividual chromosomal polymorphism in Green Sunfish* (Lepomis cyanellus) *as evidence of somatic segregation.* «Cytogenetics», 5, pp. 313-320 (1966).

DE-BOER, L. E. M. — *Cytotaxonomy of the Platyrrhini (Primates).* «Genen Phaenen», 17 (1-2), pp. 1-115 (1974).

EGOZCUE, J., PERKINS, E. M., HAGEMANAS, F. i FORD, D. M. — *The Chromosomes of some Platyrrhini* (Cellicebus, Ateles *and* Saimiri). «Folia primat.», 11, pp. 17-27 (1969).

FORD, E. B. — *Genetic polymorphism.* London, Faber and Faber, ed. (1965).

GOLDSMITH, R. — *The material basis of evolution.* New Haven, Yale Univ. Press. (1944).

JONES, T. C., THORINGTON, R. W., HU, M. M., ADAMS, E. i COOPER, R. W. — *Karyotypes of Squirrel Monkeys* (Saimiri sciureus) *from different geographic regions.* «J. Phys. Anthrop.», 38, pp. 269-178 (1973).

KIMURA, M. — *Teoría neutralista de la evolución molecular.* «Investigación y Ciencia» (enero 1980).

LAU, Y. F. i ARRIGHI, F. E.: *Studies of the squirrel monkey,* Saimiri sciureus *genome I. Cytological characterizations of chromosomal heterozygosity.* «Cytogenet Cell Gent», 17, pp. 51-60 (1976).

LEJEUNE, J. — *Sur les mécanismes de la spéciation.* Comptes rendus des séances de la Société de Biologie. Extrait du Tome 169, n.° 4, pp. 828-850 (1975).

MA, N. S. F., JONES, T. C., THORINGTON, R. W. i COOPER, R. W. — *Chromosome Banding Patterns in Squirrel Monkeys* (Saimiri sciureus). «J. Med. Prim.», 3, pp. 120-137 (1974).

MORROW, A. C. i TERRY, M. W. — *Hematologic values for nonhuman primates tabulated from the literature. II. Total leukocyte and differential counts.* Primate Information Center (1970).

OHNO, S., STENIUS, C., FAISST, E. i ZENZES, M. T. — *Post-zygotic chromosomal rearrangements in rainbow trout (*Salmo irideus *Gibbons).* «Cytogenetics», 4, pp. 117-129 (1965).

PORTER, J. A., Jr.— *Hematologic values of the black spider monkey* (Ateles juscipes), *red spider monkey* (Ateles geoffroyi), *white-faced monkey* (Cebus capucinus) *and black howler monkey* (Alouatta villosa). «Lab. Anim. Sci.», 21, pp. 426-433 (1971).

ROWLEY, J. D. — *Are nonrandom karyotypic changes related to etiologic agents. A Genetic of Human Cancer,* editd by J. J. Mulvihill, R. W. Miller i J. F. Fraumeni, Jr. New York, Raven Press (1977).

SMITH, I. — *Comparative biochemistry of the primates.* «Folia primatol.», 14, pp. 101-109 (1971).

SRIVASTAVA, P. K., SRIVASTAVA, A. K. i LUCAS, F. V. — *Somatic Chromosomes of squirrel monkey* (Saimiri Sciureus)». «Primates», 10, pp. 171-180 (1969).

THORGAARD, G. H. — *Robertsonian polymorphism and constitutive heterochromatin distribution in chromosomes of the rainbow trout* (Salmo gairdneri). «Cytogenet. Cell Genet.», 17, pp. 174-184 (1976).

WHITE, M. J. D. — *Chromosomal repatterning-regularities and restrictions.* «Genetics», 79, pp. 63-73 (June 1975).

YANG, D. P. i ROSANOFF, E. I. — *Specific chromosome changes associated with rabbit cell lines cultures in vitro.* «Cytogenet. Cell Genet.», 18, pp. 212-230 (1977).

LÖVTRUP SÖREN. — *La crise du darwinisme.* «La Recherche», 8, n.° 80, pp. 642-649 (Julliet-Août 1977).