

Tenim els mateixos cromosomes que els altres primats?

per Montserrat Garcia i Montserrat Ponsà

Aquest article recull els treballs que sobre evolució cromosòmica s'han realitzat a l'Institut de Biologia Fonamental, sota la direcció del Dr. Egozcue. Analitza els canvis cromosòmics en els diferents primats, des dels més primitius fins els més evolucionats com per exemple, l'home.

Montserrat Garcia i Caldés (L'Hospitalet, 1948), doctora en ciències, actualment professora adjunta de la facultat de medicina de la Universitat Autònoma de Barcelona. Autora de nombrosos articles científics; recentment ha publicat un llibre sobre prevenció de la deficiència psicomotriu, editat per la Conselleria de Sanitat de la Generalitat de Catalunya.

Montserrat Ponsà i Fontanals (Barcelona, 1949), doctora en ciències, actualment professora adjunta de biologia cel·lular a la Facultat de Ciències de la Universitat Autònoma de Barcelona. Autora de diverses publicacions científiques en revistes internacionals i membre del consell de redacció de (ciència) des dels seus inicis.

Quan es varen començar a fer estudis cromosòmics, cap als anys cinquanta, es va veure que en general la morfologia i el nombre de cromosomes (cariotip) era constant per a totes les cèl·lules d'un mateix individu, així com per a tots els individus d'una mateixa espècie, d'aquesta manera el cariotip es considerà una característica més, definitiva d'una espècie determinada. Durant els anys 70 s'introduïren noves tècniques per a l'estudi dels cromosomes, tècniques que permetien definir uns patrons de bandes al llarg dels cromosomes. Emprant diferents tècniques s'obtenen diferents patrons, d'aquesta manera es pot parlar de:

-bandes C, centromèriques, que tenyeixen les regions constituïdes per un tipus de cromatina de seqüència repetida moltes vegades heterocromatina constitutiva.

-bandes T, telomèriques, que tenyeixen la cromatina que forma les zones terminals dels braços.

-bandes G, que s'obtenen emprant diversos mètodes. Les bandes apareixen tot al llarg del cromosoma i sembla que marquen aquelles zones de cromatina que no són informatives, és a dir, que no transcriuen RNA missatger, però la raó per què apareixen les bandes G encara no és clara; per alguns autors serien degudes a l'empaquetament de la cromatina, per a d'altres la responsabilitat recauria sobre la diferent composició química (no demostrada) en unes zones o en altres del cromosoma.

-bandes R o bandes "reverse", són complementàries a les G i si la hipòtesi de tinció de les bandes G fos

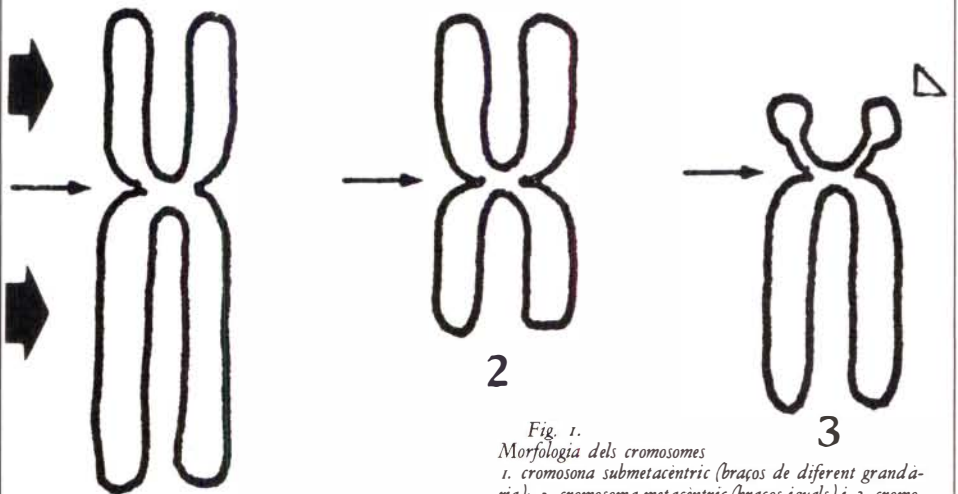


Fig. 1. Morfologia dels cromosomes
1. cromosoma submetacèntric (braços de diferent grandària); 2. cromosoma metacèntric (braços iguals) i 3. cromosoma acrocèntric (braços cèntrics pràcticament inexistent). Les fletxes assenyalen el centromer i el triangle de satel·lits separats de la resta del cromosoma per una constricció secundària. Les fletxes gruixudes assenyalen els braços

certa, aquestes tenyirien precisament les regions amb activitat gènica.

-bandes Q, que s'obtenen emprant colorants fluorescents i donen un patró molt similar al de les bandes G, marcant com bandes fluorescents aquelles zones riques en AT (adenina-timina).

-bandes NOR, que corresponen a les regions encarregades de l'organització del nucleol, responsables de la síntesi de RNA ribosòmic.

Les més utilitzades són les bandes G; aquestes permeten reconèixer perfectament cada una de les parelles de cromosomes, ja que els dos homòlegs de què procedeixen (un del pare i l'altre de la mare) tenen el mateix patró de bandes; aquests patrons es mantenen idèntics en totes les cèl·lules d'un individu i també generalment en tots els individus de l'espècie i són caracte-

rístiques, com ja hem dit, per a cada parella de cromosomes.

Aquests diferents tipus de bandes, però sobretot les bandes G, han permès comparar els cariotips d'unes espècies amb els d'altres i els resultats han estat molt interessants, perquè ens aporten nous punts de vista quant a la filogènia i a l'evolució de les espècies, basant-nos en el principi que quant més properes fil·logenèticament siguin dues espècies, més semblants seran, en teoria, els seus cromosomes.

Els primers estudis comparatius es varen realitzar en primats i les espècies comparades eren ximpanzé i home. Les homologies trobades des del principi eren espectaculars, l'home (amb $2n = 46$ cromosomes) i el ximpanzé ($2n = 48$) es diferenciaven en una sola parella de cromosomes; el cromosoma n.º 2 del cariotip humà,

cromosoma submetacèntric, es podia considerar format de la difusió de dues parelles d'acrocèntrics presents en el cariotip del ximpanzé. Més endavant es trobaren algunes diferències més, principalment inversions pericèntriques de petits fragments d'alguns cromosomes (veure: M. Garcia, Ciència n.º 18; Ponsà i Caballin, Public. Museu de la Ciència) tal com demostraren pràcticament al mateix temps els laboratoris de Turleau i de Grouchy, a París, l'any 72, i el del Dr. Egozcue, a Barcelona, l'any 73. El camp d'estudi s'ha ampliat amb aquests deu anys i avui s'han estudiat i comparat els cariotips de quasi totes les espècies de primats, així com també els d'altres grups animals.

Amb els estudis comparatius podem esbrinar els mecanismes d'evolució cromosòmica que han tingut lloc en el grup i quines són les reorganitzacions cromosòmiques que s'han donat durant els processos d'especiació, és a dir, els canvis cromosòmics que han contribuït a l'aïllament reproductiu d'unes poblacions respecte a les altres i la seva evolució posterior un cop separades.

Els cromosomes han jugat un paper en l'evolució

En l'actualitat s'està discutint molt quin pot ésser el paper dels cromosomes en la formació de noves espècies, és evident que si el cariotip pot caracteritzar una espècie, en l'evolució s'han d'haver produït canvis cromosòmics que hagin fet que cada espècie tingués, en principi, el seu ca-

Ordre *Primates*

Infraordre *Platyrrhini*

Suprafamília

Ceboidea

Família

Cebidae

Subfamília *Saimirinae*

Gènere *Saimiri*

Subfamília *Aotinae*

Gènere *Aotus*

Subfamília *Callicebinae*

Gènere *Callicebus*

Subfamília *Alouattinae*

Gènere *Alouatta*

Subfamília *Pitheciinae*

Gènere *Pithecia*

Gènere *Chiropotes*

Gènere *Cacajao*

Subfamília *Cebinae*

Gènere *Cebus*

Subfamília *Atelinae*

Gènere *Lagothrix*

Gènere *Ateles*

Gènere *Brachyteles*

Subfamília *Callitrichidae*

Gènere *Gallithrix*

Gènere *Saguinus*

Gènere *Leontopithecus*

Subfamília *Callimicomidae*

Gènere *Callimico*

Infraordre *Catarrhini*

Suprafamília

Cercopithecoidea

Família

Cercopithecidae

Subfamília *Cercopithecinae*

Tribu *Cercopithecini*

Gènere *Cercopithecus*

Gènere *Erithrocebus*

Gènere *Miopithecus*

Tribu *Papionini*

Gènere *Macaca*

Gènere *Papio*

Gènere *Cercocebus*

Subfamília *Colobinae*

Gènere *Cobolus*

Gènere *Nasalis*

Gènere *Presbytis*

Suprafamília

Hominodea

Família

Hylobatidae

Gènere *Hylobates*

Gènere *Symphalangus*

Família

Hominidae

Subfamília *Ponginae*

Gènere *Pongo*

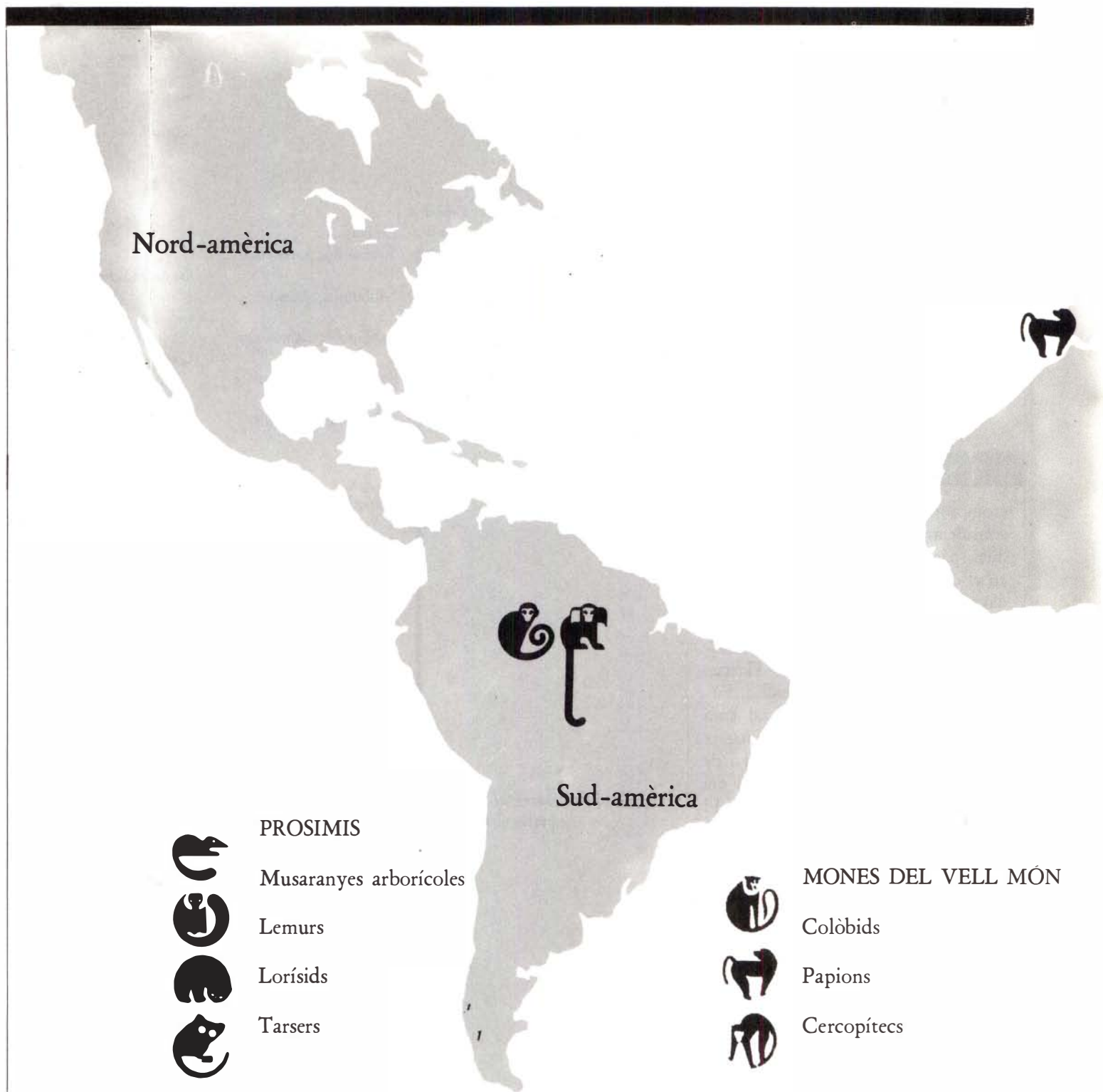
Subfamília *Homininae*

Gènere *Gorilla*

Gènere *Pan*

Gènere *Homo*

Fig. 2.
Taula de classificació dels primats d'acord amb les dades morfològiques, citogenètiques i moleculars.



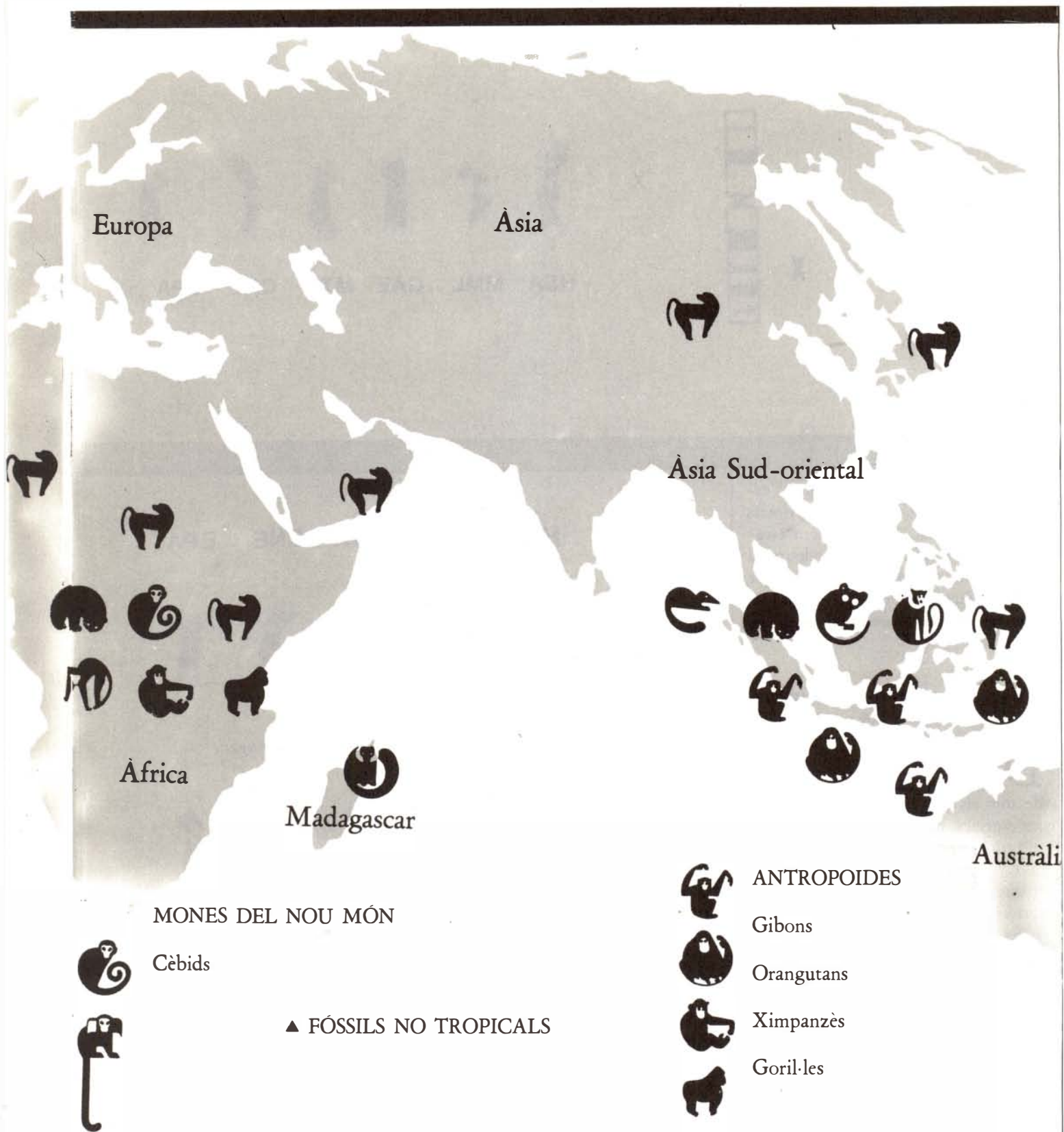
On viuen els primats?

riotip característic. Ara bé, la discussió està, en si aquests canvis s'han produït un cop les espècies ja són separades, durant el seu procés de separació, o bé han estat la causa de l'especiació, la disjuntiva està en el fet de decidir si un canvi cromosòmic pot o no pot produir una barrera prou forta com per aïllar reproductivament dues poblacions.

Les reorganitzacions cromosòmiques es produeixen de forma "espon-

tània", amb una certa freqüència; aquesta freqüència pot incrementar-se per factors externs: radiacions, agents mutàgens, etc...; si es produeix una reorganització cromosòmica en un cromosoma d'un individu pot ser que aquest tingui dificultats en el moment de l'aparellament dels cromosomes homòlegs en la meiosi i que no es formin o es formin cèl·lules reproductores defectuoses o que es formin gàmetes de dos tipus; uns de normals i

d'altres en la reorganització. Si el canvi cromosòmic es dona en els dos cromosomes homòlegs (homocigosi) no hi haurà problemes d'aparellament meiótic. Els problemes es presentaran en els fills heterocigots, fruit dels creuaments entre individus normals i individus homocigots, pel canvi cromosòmic. D'aquesta manera veiem com la selecció natural afavorirà els homocigots, que són els que tenen menys problemes per donar descen-



dència.

Si un canvi cromosòmic d'aquest tipus es produeix en els límits d'una població, el grup d'individus que el presenta fàcilment pot quedar aïllat de la resta de la població i evolucionar independentment adaptant-se a condicions diferents a les del grup inicial. Els francesos Le Jeune (1975) i de Grouchy (1978) creuen que qualsevol tipus d'especiació ha d'haver estat cromosòmica, d'altres, entre els quals

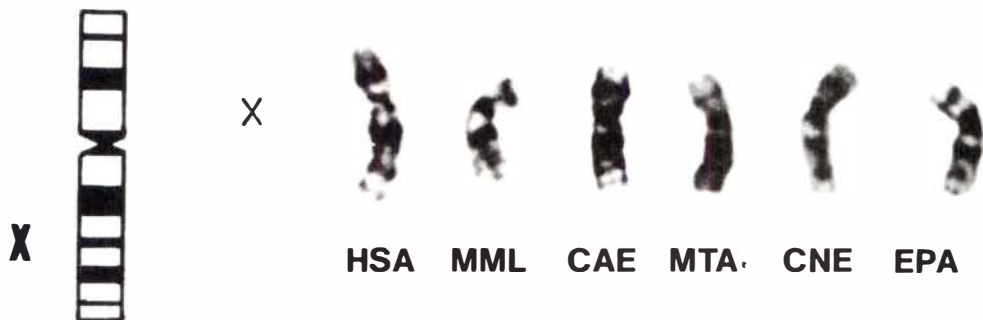
s'inclouen els autors de l'article, creiem que l'especiació cromosòmica és un dels tipus d'especiació, i un factor més a tenir en compte en estudiar els mecanismes d'evolució i formació de les espècies.

Els canvis cromosòmics, en principi, si no impliquen una pèrdua o un guany de material genètic informatiu, no tenen perquè donar lloc a canvis metabòlics, ara bé aquests es poden produir posteriorment per l'aparició

de mutacions gèniques, un cop establitzada la reorganització.

En el nostre laboratori hem estudiat 21 espècies de primats (Fig. 2), cinc espècies del grup platyrrhini que són evolutivament parlant els més primitius i viuen tots ells a Sud-amèrica (mones de Nou Món), dotze espècies de cercopithecidae, africans la majoria i algunes espècies asiàtiques anomenades també mones del vell món i quatre espècies de la F. homi-

Fig. 3.
Diagrama de les bandes G del cromosoma X.
Cromosoma X en diferents espècies de Primats. El patró
de bandes G es idèntic a totes elles.



nidae en la qual s'inclou l'home, essent aquest grup, el grup de primats més evolucionat. En total hem estudiat 64 exemplars sense incloure-hi els individus humans estudiats, que són uns quants milers.

No tots els cromosomes canvien de la mateixa manera

Després d'un minuciós estudi dels patrons de bandes dels cariotips de tots els individus de cada una de les espècies, podem classificar els cromosomes en tres grups:

1.^{er} grup. Cromosomes que es mantenen sense cap modificació en quasi totes les espècies estudiades.

Ex.: cromosomes homòlegs al 11, 12 i X del cariotip humà que es conserven també en platyrrhini i catarrhini.

Cromosomes homòlegs al 8, 10, 13, 17, 18, 19 i 20 del cariotip humà que també es troben en les mones del vell món.

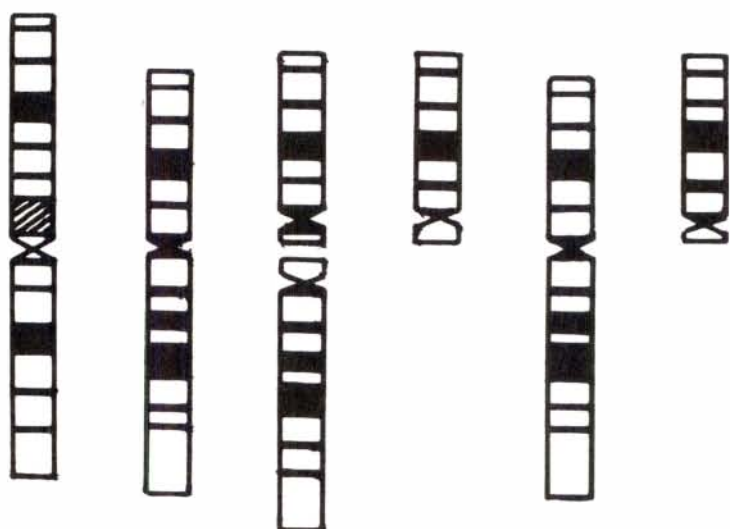
2.^{on} grup. Cromosomes que es conserven, però amb alguna reorganització o modificació estructural senzilla o fàcil de reconèixer.

Ex. El cromosoma 1 del cariotip humà que presenta una inversió en les altres espècies, aquesta reorganització

HSA MML CAE MTA CNE EPA



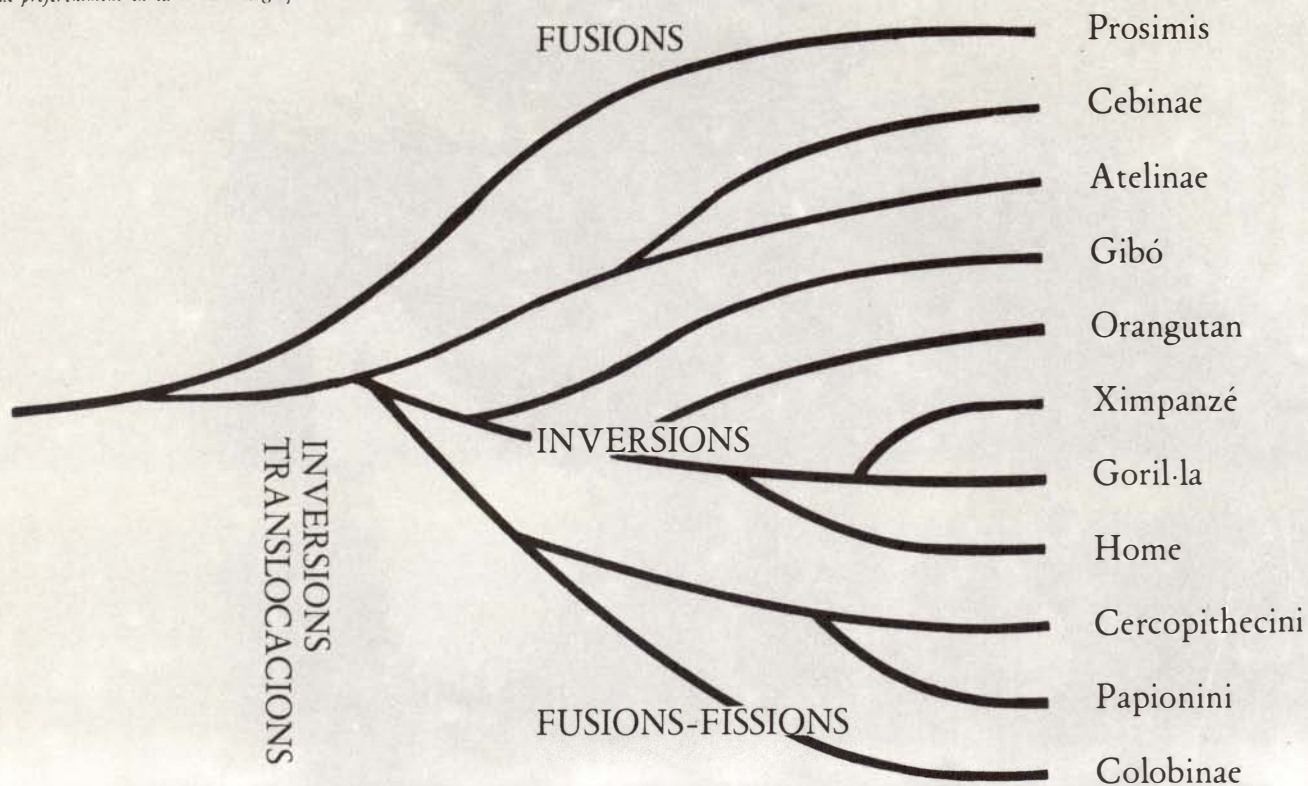
Fig. 4.
Homologies dels cromosomes 11, 12 humans en diferents espècies de cercopitècids.



1 HSA MML CAE CLH EPA MTA

Fig. 5.
Diagrama amb bandes G dels cromosomes homòlegs al cromosoma 1 humana en diferents espècies cercopitècids. En el macaco i el patas el cromosoma presenta una inversió que afecta la regió centromètrica, la mateixa que té lloc en els homínids. En la mona verda, l'homòleg del cromosoma 1 humana està format per dos cromosomes independents, i en la mona l'boesti i en el talapoin només es troba l'homòleg del braç llarg del cromosoma humana.

Fig. 6.
Arbre filogenètic dels primats en el qual s'indica la reorganització cromosòmica d'interès evolutiu que es produeix preferentment en cada un dels grups.



fa que el que era el braç llarg es converteixi en el curt i al revés en els altres hominidae (fig. 5)

Ex. El cromosoma 2 del cariotip humà que és el resultat de la fusió de dos acrocèntrics presents en el cariotip dels altres hominidae.

3.º grup. Cromosomes dels que no trobem (o no tenen) homòleg en altres espècies. Són cromosomes que haurien aparegut "de novo" o haurien sofert tantes reorganitzacions que ens resulta molt difícil d'identificar-les. Es troben en una o en unes poques espècies, (en aquest darrer cas molt properes fil·logenèticament) i de moment no es poden homologar amb cap altre cromosoma conegut.

Els cromosomes del primer grup s'han mantingut inalterats al llarg de l'evolució, per tant el seu paper evolutiu ha estat nul, en canvi els del grup 2 i 3 han sofert variacions més o menys complicades i són els que actualment diferencien unes espècies de les altres. Aquests són els responsables de l'evolució cromosòmica i en el seu cas de l'aparició de noves espècies per aïllament reproductiu a causa de raons imputables als cromosomes.

Ens podríem preguntar si els estudis dels patrons de bandes reflecteixen d'alguna manera la composició gènica de les espècies, i per tant, si té sentit

el seu estudi des del punt de vista de l'evolució. S'han fet estudis de localització de diferents gens en els cromosomes, en espècies com home, ximpanzé, goril·la, macaco, mona verda, i altres, i s'ha vist que en general aquells cromosomes que considerem homòlegs per la distribució de les bandes tenen també els mateixos gens, per tant les homologies morfològiques corresponen a homologies gèniques, és a dir, quan diem que dues espècies tenen el cromosoma tal o tal altre homòleg, volem dir també que els gens que es troben en aquest cromosoma són també els mateixos en les dues espècies.

Alguns autors, (Dutrillaux, 1982) i cada cop són més els que ho creuen, consideren la possibilitat que la distribució de les bandes de la cromatina que transcriu (zones que no queden tenyides amb bandes G o bandes d'eucromatina) sigui constant al llarg de l'evolució i que les variacions entre les espècies siguin només degudes a diferents posicions d'aquestes al llarg dels cromosomes i/o a variacions en la quantitat/qualitat de l'heterocromatina (cromatina que no transcriu, és a dir, que no du informació genètica i correspon a les zones G fosques) la funció de la qual no és del tot definida.

Canvis a l'atzar o canvis dirigits?

Una de les coses que hem pogut observar en el nostre estudi dels cromosomes dels primats és que les reorganitzacions cromosòmiques no es produeixen totalment a l'atzar, determinats canvis es donen preferentment en alguns grups, mentre que en altres famílies es donen altres tipus de variacions (fig. 6). Així podem dir que en els hominoidea la reestructuració més freqüent és la inversió pericèntrica, malgrat que també s'hi trobin altres canvis, com una fusió en el cromosoma 2 humà i una inversió paracèntrica (per conèixer la terminologia de les reestructuracions veure M. Garcia (ciència) n.º 18) en el cromosoma 7 de l'orangutan. En la tribu cercopithecini la reorganització més freqüent és les fusions / fissions, també es donen, però, inversions, amb molta menys freqüència. En els papionini, en canvi, no es donen reestructuracions cromosòmiques, ja que totes les espècies, siguin del gènere que siguin, tenen idèntic cariotip; les diferències específiques són a nivell gènec, es tracta d'un grup que mereixeria una discussió a part, que no entra en l'objecte d'aquest article, però cal dir que s'hauria de fer una revisió taxonòmica, perquè els tàxons actualment





Cercopithecus petaurista (F. Cercopithecidae)

definitos no compleixen el concepte d'espècie com a grup de reproducció aïllat; les espècies de papionini poden reproduir-se entre si i donen híbrids que són fèrtils. En les mones del nou món, com a grup, també hi ha unes reorganitzacions cromosòmiques que es donen amb preferència, són inversions i translocacions i a més es donen una sèrie de variacions cromosòmiques intraespecífiques, és a dir, que el cariotip no és constant per a tots els membres d'una mateixa espècie; nosaltres hem trobat fins i tot diferents línies cel·lulars, amb cariotips diferents en un mateix individu (García, 1979).

Aquestes tendències evolutives en un grup d'éssers vius concret, no sabem a què són degudes; es parla de punts (zones del cromosoma) més susceptibles de canvis, però per què uns punts són menys estables en un grup animal i d'altres ho són en un altre grup, això es desconeix, i és actualment un dels "cavalls de batalla" dels citogenetistes.

Veiem doncs, que el grup més primitiu de primats: els platyrrhini presenten variacions cromosòmiques intraindividuals i intraespecífiques a més d'una tendència als canvis del tipus inversió i translocació, són grups que estan en procés de consolidació del seu cariotip, on els canvis cromosòmics s'estan produint en aquest moment històric i encara no estan fixats en les poblacions. En les mones del vell món, el grup dels papionini presenta una constància absoluta quant als seus cromosomes i unes variacions fenotípiques que defineixen les espècies, que no són en absolut reflex d'unes diferències cromosòmiques. En

grup dels cercopithecini són espècies de cariotip definit i ben diferent on els canvis que principalment s'han produït són les fisions de cromosomes no acrocèntrics, o bé fusions de 2 acrocèntrics (segons alguns autors sembla que hi hauria hagut una fissió explosiva general dels cromosomes en un moment donat de la història evolutiva d'aquest grup, i les fusions haurien estat posteriors i esporàdiques); la majoria de les espècies són d'hàbitats molt semblants, per tant pot pensar-se molt bé que l'evolució cromosòmica aquí hagi jugat un paper molt important en la separació de les espècies. En els hominidae les espècies s'han diversificat ocupant nínxols ecològics diferents, definint també les seves característiques cariotípiques, i només es produeixen lleugeres modificacions cromosòmiques entre les espècies.

Vist això, podríem parlar de tres estadis en l'especiació, per raons de canvis cromosòmics (veure (ciència) n.º 18). En el primer estadi posaríem els platyrrhini, grups d'espècies actualment en procés d'especiació, en què es produeixen un nombre elevat de variacions, de les quals la selecció natural fixarà només unes quantes. En el segon estadi hi hauria els hominidae i els cercopithecini, grups d'espècies amb un cariotip ben diferent i diferenciat dels de les altres espècies del grup. Els cercopithecini estarien en un primer nivell en el qual les diferències d'hàbitat són molt poques, i en canvi l'aïllament es dona per les variacions cromosòmiques, mentre que en hominidae, l'hàbitat és més diferent i les variacions cromosòmiques no ho són tant.

En el tercer estadi hi hauria els papionini; aquí les espècies ja no pateixen canvis cromosòmics, són, cariotípicament parlant, molt estables, els canvis cariotípics que es puguin donar no són adaptatius, i l'evolució es dona pels canvis de tipus gènic, per les mutacions gèniques, petits canvis que sí que són adaptatius i són els responsables de la diversificació taxonòmica d'aquest grup; les espècies són degudes únicament i exclusivament a variacions fenotípiques que sota el punt de vista del taxònom clàssic són suficients per considerar-les espècies diferents, malgrat que no ho siguin des del punt de vista evolutiu, ni citogenètic.

M. Ponsà
M. Garcia

Material de lectura

M.J.D. White: *Animal cytology and evolution*. Cambridge University Press, 1973.

J. Egozcue: *Evolució cromosòmica de los Primates*. Investigación y Ciencia n.º 19, 1977.

J. de Grouchy: *De la naissance des especes aux aberrations de la vie*. Ed. R. Laffont, 1978.

M. Garcia: *Evolució cromosòmica a Primats Sudamericans*. Tesis Doctoral, 1979.

H.N. Seunanez: *The Phylogeny of human chromosomes*. Springer Verlag, 1979.

M. Ponsà: *Evolució cromosòmica en la F. Cercopithecidae*. Tesis Doctoral, 1980.

M. Ponsà, R. Caballín: *Els cromosomes i l'evolució dels Antropoides*. Publicacions Museu de la Ciència. Premi Divulga, 1981.

M. Garcia: *L'estat actual de les teories evolutives: citogenètica i evolució*. Ciència n.º 18, 1982.

B. Dutrillaux: *Los cromosomas en Los Primates*. Mundo Científico n.º 10, 1982.