

# GENETICA

Contribuciones de la Genética española  
en  
homenaje al Profesor Sañudo

COORDINADORES

José Fernández Piqueras, Carlos Sentís,  
Carmen López Fernández y Juan J. González Aguilera

Fundación Ramón Areces



# Efectos de la heterocromatina supernumeraria sobre la formación de los quiasmas y la actividad nucleolar

---

CAMACHO, J. P. M.; CABRERO, J.; VISERAS, E.;  
NAVAS-CASTILLO, J., y ALCHÉ, J. D.

Departamento de Biología Animal, Ecología y Genética  
Facultad de Ciencias, Universidad de Granada

## Heterocromatina supernumeraria

Uno de los polimorfismos cromosómicos más extendidos en muchos grupos de organismos es el causado por la variación en el contenido de heterocromatina (figs. 1-3). Ciertamente, los saltamontes son un caso extremo, por el gran número de polimorfismos para segmentos cromosómicos supernumerarios, la mayoría de ellos heterocromáticos, descritos en los últimos años (ver Hewitt, 1979; Camacho y col., 1984). Igualmente, se han citado cromosomas accesorios en numerosas especies (ver revisiones de Jones y Rees, 1982; John, 1983), pero sólo en contadas ocasiones se observan fenómenos de polisomía para cromosomas del complemento normal (ver Viseras y Camacho, 1984). Estos tres tipos de variación para la cantidad de heterocromatina, observados independientemente, podrían representar, no obstante, tres etapas de un mismo fenómeno evolutivo, a saber, un tipo de ganancia de material cromosómico en el complemento de las especies.

Este fenómeno consistiría en la secuencia: cromosomas polisómicos → cromosomas supernumerarios → segmentos cromosómicos supernumerarios.

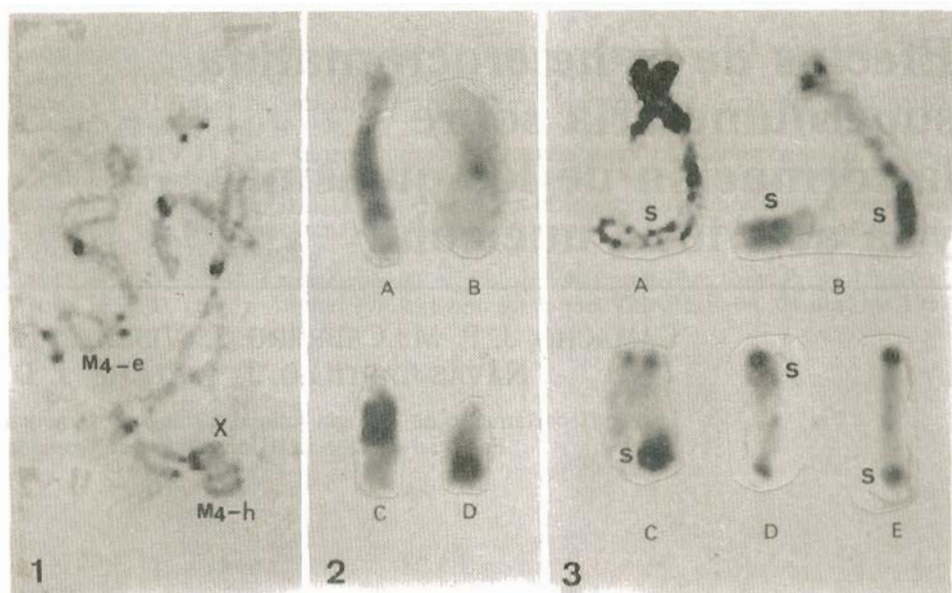


FIG. 1.—Polisomía en *Omocestus bolivari*: Diplotene sometida a bandeo C mostrando dos bivalentes  $M_4$ , uno eucromático (*e*) y otro heterocromático (*h*)

FIG. 2.—Patrón de bandeo C de diferentes tipos de cromosomas accesorios: submetacéntrico en *Chorthippus vagans* (A), metacéntrico en *Omocestus bolivari* (B), subtelocéntrico en *Eyprepocnemis plorans* (C) y telocéntrico en *Locusta migratoria* (D)

FIG. 3.—Tipos de segmentos cromosómicos supernumerarios (*s*), en función de su naturaleza eucromática (A) o heterocromática (B-E) y su reacción al bandeo C. (A) Segmento extra eucromático distal en el bivalente  $M_6$  de *Omocestus bolivari*; (B) Segmentos extra heterocromáticos distales parcialmente bandeados en el bivalente  $S_{11}$  de *Calliptamus barbarus*; (C) Segmento supernumerario heterocromático distal intensamente bandeado en el bivalente  $M_7$  de *Omocestus raymondi*; (D) Segmento supernumerario heterocromático proximal, que se colorea débilmente con la técnica de bandeo C, en el bivalente  $S_8$  de *Chorthippus binotatus*; (E) Segmento extra heterocromático subdistal en el cromosoma  $M_4$  de *Chorthippus brunneus*, cuya respuesta al bandeo C es intermedia entre las de los tipos C y D

Los casos de polisomía para autosomas descritos en saltamontes parecen depender de la existencia de factores hereditarios localizados en los cromosomas normales, no siendo transmitidos los cromosomas polisómicos de una generación a otra, sino dichos factores genéticos (Peters, 1981; Viseras y Camacho, 1984). Una vez que los cromosomas polisómicos alcanzasen la independencia hereditaria del complemento normal, lo cual podría ir acompañado de una serie de transformaciones en su naturaleza, podrían convertirse en cromosomas supernumerarios, que sí serían transmitidos como una entidad física.

El tercer paso del proceso sería la integración de estos cromosomas en el complemento normal. Ello podría, ciertamente, tener lugar mediante reordenaciones cromosómicas que implicaran a ambos tipos de cromosomas.



FIG. 4.—Represión de la NOR presumiblemente contenida en los cromosomas  $M_4$  heterocromáticos de *Omocestus bolivari*. Obsérvese la actividad NOR proximal del bivalente  $M_4$  eucromático ( $M_4-e$ ) y la ausencia de nucleolo alguno asociado con el bivalente  $M_4$  heterocromático ( $M_4-h$ )

FIG. 5.—Redistribución de los quiasmas en presencia de segmentos cromosómicos supernumerarios. Nótese que el único quiasma en cada uno de los cuatro bivalentes seleccionados es proximal, mientras que los segmentos extra son distales. (A) Bivalente  $M_9$  de *Acrotylus insubricus*; (B) Bivalente  $S_{10}$  de *Oedipoda fuscocincta*; (C) Bivalente  $S_{11}$  de *Oedipoda fuscocincta*; (D) Bivalente  $S_{11}$  de *Calliptamus barbarus* homocigótico para un segmento extra distal (ver fig. 3 B)

FIG. 6.—Efectos sobre la actividad NOR. (A) Activación de una NOR latente en el cromosoma accesorio (B) de *Eyprepocnemis plorans*, como resultado de su fusión con el autosoma  $L_1$ ; (B) Bivalente  $M_5$  de *Chorthippus binotatus* heterocigótico para un segmento supernumerario distal (s), cuya presencia induce la actividad de la NOR secundaria proximal de este bivalente

somas, las cuales han sido recientemente observadas espontáneamente en el saltamontes *Eyprepocnemis plorans* (Henriques-Gil y col., 1983; Cabrero y col., 1987a).

El resultado final del proceso que hemos descrito son los segmentos cromosómicos supernumerarios. Sin embargo, ello no significa que ésta sea la única forma posible de origen de los segmentos extra (ver Camacho y Cabrero, 1987).

El significado biológico de cualquiera de estos tres tipos de material cromosómico adicional depende, en gran medida, de sus efectos fenotípicos y de la contribución relativa de los caracteres afectados a la eficacia biológica neta de los individuos portadores.

Dado el carácter mayoritariamente heterocromático de los tres tipos

de material cromosómico extra, y la consiguiente inactividad génica esperada, sus efectos deberían ser derivados de su presencia más que de su potencial génico.

Así, mientras que hasta ahora no se han descrito genes estructurales activos en tipo alguno de heterocromatina supernumeraria, a excepción de los genes ARN ribosómicos contenidos en algunas regiones organizadoras nucleolares (NORs) (ver Guillén y Ruiz Rejón, 1984; Bidau, 1986; Camacho y col., 1986; Cabrero y col., 1987a), sin embargo, son numerosos los efectos reguladores ejercidos por algunos de estos tipos de heterocromatina extra sobre caracteres endofenotípicos, tales como la formación de los quiasmas (ver Jones y Rees, 1982; John, 1983; Camacho y col., 1984; Viseras y Camacho, 1984; Navas-Castillo y col., 1985; Viseras, 1986), la actividad nucleolar (Cabrero y col., 1986, 1987a), y la actividad isoenzimática (Ruiz Rejón y col., 1980; Oliver y col., 1982).

A continuación revisaremos los efectos demostrados de los tres tipos de heterocromatina supernumeraria sobre la frecuencia y distribución de los quiasmas y sobre la actividad de las regiones organizadoras nucleolares.

### Frecuencia de quiasmas

Sólo en dos especies de saltamontes, *Chorthippus parallelus* y *Omocestus bolivari*, se han estudiado los efectos de la polisomía (en este caso la que afecta a los autosomas  $M_4$ ) sobre la frecuencia de quiasmas. Mientras que en la primera especie no se observó efecto alguno (Southern, 1967; Hewitt y John, 1968), en *O. bolivari* se han descrito interesantes cambios en la frecuencia de quiasmas derivados de la presencia de autosomas  $M_4$  extra (Viseras y Camacho, 1984). Estas modificaciones se producen tanto en el nivel intra- como interindividual.

Así, en el nivel intraindividual, las células con autosomas extra muestran una frecuencia media de quiasmas significativamente superior a la de las células con el complemento cromosómico básico, y este resultado es tanto mayor cuanto más elevado sea el número de autosomas polisómicos que portan las células y existe, por tanto, un efecto de dosis. Puesto que el sustrato génico de unas células y otras del mismo individuo es idéntico, no cabe duda de que los cambios observados en la frecuencia media de quiasmas deben ser derivados exclusivamente de la presencia de los autosomas adicionales.

En el nivel interindividual, se observa que las células con la dotación cromosómica normal pertenecientes a los machos mosaicos para la polisomía muestran menor frecuencia de quiasmas que las células de los machos normales. Este efecto sólo puede ser explicado a través de algún tipo de influencia de los factores genéticos que determinan la polisomía.

Los efectos de los cromosomas accesorios sobre la formación de los quiasmas han sido detectados en varias especies de animales y plantas (ver Hewitt, 1979; Jones y Rees, 1982; John, 1983). En los saltamontes se han descrito incrementos en la frecuencia de quiasmas, derivados de la presencia de cromosomas supernumerarios, en varias especies, como, por ejemplo, *Myrmeleotettix maculatus* (John y Hewitt, 1965), *Melanoplus differentialis* (Abdel-Hammed y col., 1970), *Melanoplus frigidus* (Gosálvez y col., 1980) y *Eyprepocnemis plorans* (Camacho y col., 1980). En la última especie se ha demostrado, además, que el efecto de los cromosomas accesorios sobre la frecuencia de quiasmas es dependiente del genotipo de los individuos portadores (Henriques-Gil y col., 1982) y no opera mediante cambios en la longitud cromosómica en la primera profase meiótica (Cano y col., 1986).

Los cromosomas accesorios de estas cinco especies son mitóticamente estables, por lo que todas las células del mismo individuo contienen idéntico número de ellos. Tan sólo en dos especies, *Camnula pellucida* y *Locusta migratoria*, se ha analizado el efecto de cromosomas accesorios mitóticamente inestables sobre la frecuencia de quiasmas. Estos estudios son particularmente interesantes porque, dentro de un mismo individuo, existen células meióticas con diferente número de cromosomas accesorios, lo que permite comparar la frecuencia de quiasmas entre células con genotipo idéntico pero con diferente número de Bs, excluyéndose así la dependencia genotípica de los efectos de los Bs sobre la frecuencia de quiasmas demostrada por Henriques-Gil y col. (1982).

En *C. pellucida* no se detectaron efectos de sus cromosomas accesorios inestables sobre la frecuencia de quiasmas (Schroeter y Hewitt, 1974). Igualmente, Dearn (1974) no observó influencia alguna de los cromosomas B inestables de *L. migratoria* sobre la frecuencia de quiasmas en su análisis a nivel interindividual. Posteriormente, Cabrero y col. (1984) demostraron la inexistencia de efecto de estos cromosomas accesorios sobre la frecuencia de quiasmas tanto a nivel inter- como intraindividual, y observaron una significativa correlación negativa entre la frecuencia media de quiasmas y el grado de acumulación de los cromosomas supernumerarios.

Recientemente, sin embargo, Viseras (1986) no ha encontrado tal correlación en otras poblaciones de *L. migratoria* pero sí ha observado una disminución significativa de la frecuencia media de quiasmas y la varianza entre células derivadas de la presencia de los cromosomas accesorios.

En el nivel intraindividual, sus resultados fueron congruentes con los anteriormente citados, de modo que la frecuencia de quiasmas mostrada por las células en diplotene de un mismo individuo era totalmente independiente del número de cromosomas supernumerarios que éstas contuviesen. Este resultado contrasta enormemente con el observado en los machos mosaico para la polisomía del cromosoma  $M_4$  en *Omocestus*

*bolivari*, ya que, en este caso, la presencia de estos cromosomas adicionales se correspondía con incrementos significativos en la frecuencia de quiasmas (Viseras y Camacho, 1984). La diferencia entre ambos resultados podría tener cierto sentido si tenemos en cuenta que los cromosomas accesorios de *L. migratoria* llevan presumiblemente mucho más tiempo en contacto con el genoma del huésped que los cromosomas polisómicos de *O. bolivari*, que se originan de *novo* en cada individuo portador de los factores hereditarios determinantes del carácter polisómico de estos cromosomas. El genoma de *L. migratoria* ha tenido, por tanto, mayores oportunidades de adaptarse a la presencia de los cromosomas supernumerarios de las que ha dispuesto el de *O. bolivari* para hacerlo a la presencia de los cromosomas  $M_4$  extra. Esta hipótesis podría someterse a prueba en una especie que presente tanto fenómenos de polisomía como cromosomas accesorios mitóticamente inestables.

La presencia de segmentos cromosómicos supernumerarios produce, en muchas especies de saltamontes, incrementos en la frecuencia de quiasmas, tal como se ha demostrado en *Chorthippus parallelus* (Hewitt y John, 1968; Westerman, 1970), *Stethophyma grossum*, *S. gracile*, *S. lineatum* (Shaw, 1971), *Chorthippus jucundus* (John, 1973), *Oedaleonotus phryneicus* (Schroeter y Hewitt, 1974), *Tolgadia infirma* (John y Freeman, 1976) y *Euchorthippus pulvinatus* (Riva y col., 1984).

En otros casos no se ha encontrado influencia alguna de los segmentos extra sobre la frecuencia de quiasmas, como, por ejemplo, *Camnula pellucida* (Schroeter y Hewitt, 1974), *Chorthippus jucundus* (Gosálvez y col., 1981), *Gomphocerus sibiricus* (Gosálvez y López-Fernández, 1981) y *Omocestus bolivari* (Camacho y col., 1984). Tan sólo en una especie de saltamontes, *Calliptamus barbarus*, se ha observado disminución de la varianza entre células para el número de quiasmas en presencia de un segmento supernumerario (Camacho y Cabrero, 1982), y únicamente en el tetigónido *Metrioptera brachyptera* se han demostrado disminuciones en la frecuencia media de quiasmas y en la varianza entre células asociadas a la presencia de un segmento extra (Southern, 1970).

Aunque aún son pocos los segmentos supernumerarios de los que se conoce su respuesta a la técnica de bandedo C y su influencia sobre la frecuencia de quiasmas, de la información existente parece deducirse que los segmentos extra que afecta a dicho fenómeno son principalmente los que no se bandean que, por otra parte, no son muy frecuentes en los saltamontes (Camacho y col., 1984). No obstante, algunos segmentos supernumerarios que se tiñen intensamente con la técnica de bandedo C también influyen sobre la frecuencia de quiasmas (Riva y col., 1984).

Los quiasmas representan físicamente la recombinación genética intracromosómica en las células meióticas, por lo que su cuantificación en un individuo puede dar idea de la cantidad de variabilidad genética liberada a sus gametos por recombinación. Sin embargo, esto será dependiente de la cantidad de variabilidad primaria existente en la

población que, lógicamente, no es afectada por los quiasmas. Así, si en una población hay poca variabilidad genética, la mayoría de los quiasmas serán inefectivos en producir nuevas combinaciones génicas. Incluso se ha descrito la existencia de una relación negativa entre frecuencia de quiasmas y variabilidad en plantas de los géneros *Lolium* y *Festuca* (Rees y Dale, 1974) y en los saltamontes *Phaulacridium marginale* y *Ph. otagoense* (Westerman, 1983). En ambos casos se observó que la variabilidad entre individuos era menor en las poblaciones con mayor frecuencia de quiasmas, y viceversa. La explicación original de Rees y Dale, asumida por Westerman, fue que, aunque la variabilidad podía ser inicialmente elevada en las poblaciones con altos niveles de recombinación, la selección natural podría actuar fijando genotipos particulares y reduciendo así el nivel medio de variabilidad en esas poblaciones. Por el contrario, las poblaciones con baja frecuencia de quiasmas preservarían la variabilidad por tener menos disrupción de los complejos supergénicos. Por tanto, no parece existir una relación clara entre frecuencia de quiasmas y variabilidad genética. En todo caso, lo que sería más interesante es demostrar que los cambios en la frecuencia de quiasmas pueden afectar a la adaptación de alguna población en su ambiente particular. El abordaje experimental de este problema es un reto que nadie parece haber asumido por el momento.

### Distribución de los quiasmas

Los quiasmas pueden tener diferente significado genético en función de su localización sobre los cromosomas. Así, mientras que los quiasmas proximales o distales producen recombinación entre muy pocos genes y sirven, sobre todo, para asegurar la segregación correcta de los cromosomas homólogos de un bivalente en la primera anafase meiótica, son los quiasmas intersticiales los que tienen mayor incidencia recombinacional (Zarchi y col., 1972).

La distribución de los quiasmas ha sido estudiada principalmente en bivalentes portadores de segmentos cromosómicos supernumerarios. En todos los casos investigados se ha encontrado el mismo efecto de los segmentos extra alejando los quiasmas de sus proximidades; este efecto es independiente de la localización cromosómica del segmento extra, de su reacción al bandeado C y de su naturaleza eu- o heterocromática (ver fig. 5) (Camacho y col., 1984; Navas-Castillo y col., 1987).

Los primeros estudios de la distribución de los quiasmas en bivalentes portadores de segmentos supernumerarios fueron realizados en *Cryptobothrus chrysohorus*, donde John y King (1980) observaron que los segmentos extra localizados en los cromosomas  $M_5 - M_6$  impiden la localización de quiasmas en sus proximidades, un hecho que también fue demostrado en *Atractomorpha similis* (John, 1981) y *Heteropteris obscurella*



(John y King, 1982). El mismo resultado obtuvieron Santos y Giráldez (1982) para el bivalente  $M_7$  de *Euchorthippus pulvinatus* y García-Lafuente y col. (1983) para el bivalente  $M_7$  de *Gomphocerus sibiricus*. La mayoría de estos segmentos extra son distales, pero todos son heterocromáticos, aunque con diferentes tipos de reacción al bandeado C, lo que demuestra que es la presencia del material supernumerario en un bivalente lo que determina la redistribución de los quiasmas, y no la naturaleza de dicho material. Además, con la detección de un segmento eucromático que también produce cambios en la localización de los quiasmas en el bivalente  $M_6$  de *Omocestus bolivari* (Camacho y col., 1984), se demostró la independencia de la naturaleza eu- o heterocromática del segmento extra para la producción del efecto redistribuidor de los quiasmas.

Que la localización cromosómica del segmento supernumerario tampoco es importante para la producción del mencionado efecto fue sugerido, en primer lugar, por los estudios de John y King (1982) en *Heteropternis obscurella*. Estos autores observaron el efecto en bivalentes con segmentos extra proximales, intersticiales y distales. La misma conclusión puede extraerse de los efectos producidos por otros segmentos supernumerarios proximales, tales como los de *Euchorthippus pulvinatus* (Riva y col., 1984), *Cryptobothrus chrysophorus*, *Trimerotropis bilobata*, *Calliptamus wattenwylianus*, *Oxya japonica* (John y King, 1985), *Oedipoda charpentieri* (Navas-Castillo y col., 1985) y *Chorthippus binotatus* (Navas-Castillo y col., 1987); intersticiales, como el  $M_6$  de *Ch. binotatus* (Navas-Castillo y col., 1987), y distales, como los de *C. chrysophorus*, *T. bilobata*, *C. wattenwylianus*, *O. japonica*, *Pezotettix giornae*, *Acrotylus insubricus* (John y King, 1985), *Calliptamus barbarus*, *Chorthippus parallelus* (Navas-Castillo y col., 1985), *Arcyptera fusca* (John y King, 1985; De la Torre y col., 1986), *A. tornosi* (De la Torre y col., 1986), y *Chorthippus binotatus* (Navas-Castillo y col., 1987).

quiasmas en cuatro bivalentes portadores, cada uno, de dos tipos de segmentos extra que diferían en localización, reacción al bando C, naturaleza eu- o heterocromática y tamaño. Esto ha permitido someter a prueba las cuatro variables del modo más fidedigno posible, ya que se pudieron contrastar los efectos en función de cada una de ellas y sobre un mismo bivalente. Los resultados indican que todos los segmentos supernumerarios influyen sobre la distribución de los quiasmas, de forma que éstos tienden a localizarse en las regiones del bivalente más alejadas de ellos, independientemente de si son eu- o heterocromáticos, de su reacción al bandeado C y de su localización sobre el cromosoma. Sin embargo, la intensidad del efecto es tanto mayor cuanto más grande es el segmento extra, es decir, que a mayor tamaño del segmento se corresponde un mayor desplazamiento de los quiasmas a las zonas del bivalente más alejadas del segmento (Navas-Castillo y col., 1987).

Una notable diferencia entre la heterocromatina polimórfica y la fijada en su efecto sobre la distribución de los quiasmas fue demostrada

por John y King (1985) en *Oxya japonica*, donde la heterocromatina polimórfica produce redistribución de los quiasmas, mientras que la fijada no lo hace. En *Cryptobothrus chrysophorus*, sin embargo, ambos tipos de heterocromatina producen redistribuciones equivalentes de los quiasmas (John y King, 1980).

Desde el punto de vista teórico, al menos, la redistribución de los quiasmas producida por los segmentos cromosómicos supernumerarios puede tener importantes consecuencias sobre la formación y conservación de los complejos génicos coadaptados.

Así, las combinaciones génicas contenidas en las proximidades de los segmentos extra podrían mantenerse intactas, como consecuencia de la ausencia de recombinación con las combinaciones equivalentes de los cromosomas sin segmento.

Al mismo tiempo, la localización de los quiasmas en zonas inusuales del bivalente podría romper supergenes que pudieran existir en dichas regiones. Tanto uno como otro resultado dependerán lógicamente de la existencia de variabilidad genética primaria en la población, en el momento de originarse el segmento extra, para los genes contenidos en el par cromosómico portador.

Similares redistribuciones de los quiasmas producidas por las inversiones pericéntricas han sido propuestas como posibles responsables del proceso de especiación que actualmente está sufriendo el saltamontes *Caledia captiva* (Shaw y col., 1982).

### Actividad nuclear

Los únicos genes estructurales demostrados hasta ahora en algunos tipos de heterocromatina supernumeraria son los genes para ARN ribosómico contenidos en las regiones organizadoras nucleolares (NORs). Realmente, son pocos los casos descritos, la mayoría de los cuales se refieren a cromosomas accesorios.

Por lo que respecta a cromosomas polisómicos, resulta interesante el caso descrito en el saltamontes *Omocestus bolivari* (Viseras y Camacho, 1984). Una de las NORs primarias de esta especie está localizada en el cromosoma  $M_4$ . En machos mosaico para la polisomía de este autosoma, sin embargo, se observa que los cromosomas  $M_4$  extra heterocromáticos no muestran actividad nucleolar alguna (fig. 4), lo que indica que su heterocromatización conduce a la inactivación de los genes ARNr presentemente contenidos en ellos.

Otra demostración de la inactivación génica de los cromosomas polisómicos fue aportada por Fox y col. (1974) para los cromosomas  $M_4$  extra de *Chorthippus parallelus*, por su baja incorporación de uridina tritiada.

Puesto que los cromosomas polisómicos de estas dos especies se originan *de novo* en cada individuo a partir de los autosomas  $M_4$  eucro-

máticos, cabe suponer que la heterocromatinización e inactivación génica de todos los cromosomas  $M_4$  en exceso de dos ocurre inmediatamente tras su origen en el seno de cada individuo.

Algunos cromosomas accesorios son portadores de genes ARNr, lo cual puede ser indicativo de su origen a partir de cromosomas del complemento normal portadores de NORs, aunque no se puede descartar que los hayan adquirido por reordenaciones cromosómicas posteriores a su origen, máxime teniendo en cuenta la demostración de fusiones céntricas espontáneas entre cromosomas A y B del saltamontes *Eyprepocnemis plorans* (fig. 6A) (Henriques-Gil y col., 1983; Cabrero y col., 1987b), y la existencia de NORs saltadoras en especies del género *Allium* (Schubert, 1984; Schubert y Wobus, 1985).

Los cromosomas accesorios portadores de NORs activas son frecuentes, sobre todo, en plantas (ver Guillén y Ruiz Rejón, 1984), habiéndose demostrado solamente en dos especies de saltamontes, *Dichroplus pratensis* (Bidau, 1986), y *Eyprepocnemis plorans* (Cabrero y col., 1987a). El caso de *E. plorans* pone en evidencia una cuestión que podría explicar la escasez de cromosomas supernumerarios con NORs activas en los saltamontes, ya que el cromosoma accesorio tipo  $B_2$  sólo mostraba su NOR activa en un individuo portador de una fusión céntrica entre el  $B_2$  y el autosoma  $L_1$ , (fig. 6A). En el resto de los individuos con B, éste no mostró actividad nucleolar en absoluto, lo que sugiere que los cromosomas supernumerarios portadores de genes ARNr pueden ser algo más frecuentes, pero la inactividad génica derivada de su naturaleza heterocromática hace difícilmente identificables a muchos de ellos.

Otro tanto podría decirse de los segmentos cromosómicos supernumerarios, cuya inactividad génica también puede ser presupuesta inherentemente a su carácter mayoritariamente heterocromático. Hasta ahora, sólo se ha demostrado actividad nucleolar en el segmento extra del cromosoma  $S_{10}$  del saltamontes *Oedipoda fuscocincta* (Camacho y col., 1986), aunque también se han observado variaciones cuantitativas en la heterocromatina nucleolar asociada del cromosoma  $L_1$  de *Doclostaurus genei* (Navas-Castillo y col., 1986) y del cromosoma  $L_2$  de *Chorthippus brunneus* (Cabrero y col., 1987b).

La presencia de actividad NOR extra puede tener significación relevante derivada del aumento en el potencial ribosómico y, por tanto, de la síntesis de proteínas. De hecho, en el saltamontes *Chorthippus vagans* se ha demostrado que la delección de la banda C del cromosoma  $M_4$ , que contiene una NOR secundaria, produce una disminución en la supervivencia de los individuos portadores del cromosoma con la delección (Cabrero y Camacho, 1987).

Otra forma de incidencia de la heterocromatina supernumeraria en el potencial de síntesis proteica, es la que ocurre mediante efectos sobre la regulación de la expresión de los diferentes nichos de genes ARNr en especies con varias NORs. Se ha demostrado relación entre la presencia

de heterocromatina supernumeraria y cambios en los patrones de expresión de las NORs en dos especies de saltamontes, *Chorthippus binotatus* y *Eyprepocnemis plorans*.

En *Ch. binotatus*, Cabrero y col. (1986) demostraron que la presencia de dos tipos diferentes de segmentos supernumerarios distales en el cromosoma  $M_5$  aumenta la actividad de las NORs secundarias paracentroméricas de los autosomas  $M_4$  y  $M_5$ , las cuales cobran tanta actividad como las primarias localizadas en los cromosomas  $L_2$  y  $L_3$  (fig. 6B). Este cambio fue atribuido a un efecto de posición de la heterocromatina extra sobre hipotéticos genes supresores de la actividad de las NORs secundarias localizados distalmente en el autosoma  $M_5$ . La represión de dichos genes supresores originada por el contacto con los segmentos supernumerarios supondría la activación de las NORs secundarias.

En *E. plorans*, Cabrero y col. (1987a) han demostrado recientemente la existencia de competencia entre NORs por la actividad que, a su vez, es afectada por la presencia de cromosomas accesorios. Así, la competencia observada entre la NOR del autosoma  $S_{10}$  y las de los cromosomas  $S$ , y  $X$  en individuos sin cromosoma supernumerario, no tiene lugar en los individuos que lo portan, lo que demuestra que la presencia de dichos cromosomas modifica sustancialmente los patrones cualitativos de regulación de la expresión de las NORs. Cuantitativamente también ejercen efecto, ya que los individuos con cromosomas accesorios muestran un número medio de bivalentes con NORs activas por célula significativamente mayor que los individuos sin él.

La heterocromatina supernumeraria se revela, por tanto, como una herramienta útil para abordar el estudio de la regulación de la expresión de los genes ARNr en especies con múltiples NORs. El caso de *E. plorans* es particularmente interesante, porque su polimorfismo para cromosomas accesorios es uno de los más complejos descritos hasta ahora, con más de 21 tipos diferentes (Henriques-Gil y col., 1985), lo que permite ampliar grandemente el abanico de posibles efectos sobre los patrones de actividad nucleolar.

## RESUMEN

El significado biológico de los polimorfismos para heterocromatina puede ser esclarecido, en parte, mediante el análisis de sus efectos sobre una variedad de caracteres. El más investigado, hasta ahora, es la influencia sobre la formación de los quiasmas, aunque el significado de este carácter no parece llegar a aclararse. Se revisan aquí los estudios existentes sobre los efectos producidos por los tres principales tipos de heterocromatina supernumeraria existentes en los saltamontes —cromosomas polisómicos, cromosomas accesorios y segmentos cromosómicos supernumerarios— sobre la frecuencia y distribución de los quiasmas.

Además, examinamos los efectos demostrados en los últimos años por nuestro equipo investigador sobre la actividad de las regiones organizadoras de nucleolo.

## BIBLIOGRAFIA

- ABDEL-HAMEED, F.; ROTHAM, D. L., & FLINN, R. R. (1970): «Structural and numerical aberrations in natural population of the grasshopper *Melanoplus differentialis differentialis*», *Genetics*, 64 (Supplement 1), 1.
- BIDAU, C. J. (1986): «A nucleolar-organizing B chromosome showing segregation-distortion in the grasshopper *Dichroplus pratensis* (Melanoplinae, Acrididae)», *Can. J. Genet. Cytol.*, 28, 138-148.
- CABRERO, J.; ALCHE, J. D., & CAMACHO, J. P. M. (1987a): «Effects of B chromosomes of the grasshopper *Eyprepocnemis plorans* on nucleolar organiser regions activity. Activation of a latent NOR on a B chromosome fused to an autosome», *Genome*, 29, 116-121.
- CABRERO, J.; ALCHE, J. D., & CAMACHO, J. P. M. (1978b): «A test for equilocality of supernumerary heterochromatin distribution in grasshoppers», *Genome*, 29, 116-121.
- CABRERO, J., & CAMACHO, J. P. M. (1987): «Population cytogenetics of *Chorthippus vagans*. I. Polymorphisms for pericentric inversion and for heterochromatin deletion», *Genome*, 29, 280-284.
- CABRERO, J.; NAVAS-CASTILLO, J., & CAMACHO, J. P. M. (1986): «Effects of supernumerary chromosome segments on the activity of nucleolar organiser regions in the grasshopper *Chorthippus binotatus*», *Chromosoma*, 93, 375-380.
- CABRERO, J.; VISERAS, E., & CAMACHO, J. P. M. (1984): «The B-chromosomes of *Locusta migratoria*. I. Detection of negative correlation between mean chiasma frequency and the rate of accumulation of the B's; a reanalysis of the available data about the transmission of these B chromosomes», *Genetica*, 64, 155-164.
- CAMACHO, J. P. M., & CABRERO, J. (1982): «Supernumerary segments in five species of grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea)», *Genetica*, 59, 111-117.
- CAMACHO, J. P. M., & CABRERO, J. (1987): «New hypotheses about the origin of supernumerary chromosome segments in grasshoppers», *Heredity*, 58, 341-343.
- CAMACHO, J. P. M.; CARBALLO, A. R., & CABRERO, J. (1980): «The B-chromosome system of the grasshopper *Eyprepocnemis plorans* subsp. *plorans* (Charpentier)», *Chromosoma*, 80, 163-176.
- CAMACHO, J. P. M.; NAVAS-CASTILLO, J., & CABRERO, J. (1986): «Extra nucleolar activity associated with presence of a supernumerary chromosome segment in the grasshopper *Oedipoda fuscocincta*», *Heredity*, 56, 237-241.
- CAMACHO, J. P. M.; VISERAS, E.; NAVAS, J., & CABRERO, J. (1984): «C-heterochromatin content of supernumerary chromosome segments of grasshoppers: detection of an euchromatic extra segment», *Heredity*, 53, 167-175.
- CANO, M. I.; HENRIQUES-GIL, N.; ARANA, P., & SANTOS, J. L. (1986): «The relationship between chiasma frequency and bivalent length: effects of genotype and supernumerary chromosomes», *Heredity*, 56, 305-310.
- DEARN, J. M. (1974): «Phase transformation and chiasma frequency variation in Locusts. II. *Locusta migratoria*», *Chromosoma*, 45, 339-352.
- FOX, D. P.; HEWITT, G. M., & HALL, D. J. (1974): «DNA replication and RNA transcription of euchromatic and heterochromatic chromosome regions during grasshopper meiosis», *Chromosoma*, 45, 43-62.
- GARCÍA-LAFUENTE, R.; LÓPEZ-FERNÁNDEZ, C., & GOSÁLVEZ, J. (1983): «Extra heterochromatin in natural population of *Gomphoceris sibiricus* (Orthoptera: Acrididae). 2. Chiasma distribution in the M<sub>7</sub> bivalent», *Cytobios*, 37, 149-155.

- GOSÁLVEZ, J.; GARCÍA DE LA VEGA, C.; LÓPEZ-FERNÁNDEZ, C., & RUFAS, J. S. (1981): «Cytogenetic studies on *Chorthippus jucundus* (Fisch.) (Orthoptera: Acrididae). I. Heterochromatic segments in Spanish wild populations», *Brotéria-Genética* (Lisboa), II (LXXVII), 41-50.
- GOSÁLVEZ, J., & LÓPEZ-FERNÁNDEZ, C. (1981): «Extra heterochromatin in natural populations of *Gomphocerus sibiricus* (Orthoptera: Acrididae)», *Genetica*, 56, 197-204.
- GOSÁLVEZ, J.; LÓPEZ-FERNÁNDEZ, C., & MORALES AGACINO, E. (1980): «Consideraciones cromosómicas sobre algunas especies del grupo Podismini (Orthoptera: Acrididae)», *Acrida*, 9, 133-143.
- GUILLÉN, A., & RUIZ-REJÓN, M. (1984): «The B-chromosome system of *Allium sphaerocephalon* L. (Liliaceae): Types, effects and origin», *Caryologia*, 37, 259-267.
- HENRIQUES-GIL, N.; ARANA, P., & SANTOS, J. L. (1983): «Spontaneous translocations between B chromosomes and the normal complement in the grasshopper *Eyprepocnemis plorans*», *Chromosoma*, 88, 145-148.
- HENRIQUES-GIL, N.; CANO, M. I.; ARANA, P., & SANTOS, J. L. (1985): «Citogenética de poblaciones de *Eyprepocnemis plorans*», *Orthoptera*, 1, 312-315.
- HENRIQUES-GIL, N.; SANTOS, J. L., & GIRÁLDEZ, R. (1982): «B-chromosome polymorphism and interchromosomal chiasma interference in *Eyprepocnemis plorans* (Acrididae: Orthoptera)», *Chromosoma*, 85, 349-359.
- HEWITT, G. M. (1979). «Grasshoppers and crickets», *Animal Cytogenetics*, vol. 3: Insecta I Orthoptera, Gebrüder Borntraeger. Berlin-Stuttgart, 170 pp.
- HEWITT, G. M., & JOHN, B. (1986): «Parallel polymorphism for supernumerary segments in *Chortippus parallelus* (Zetterstedt). I. British populations», *Chromosoma*, 25, 319-342.
- JOHN, B. (1973): «The cytogenetic system grasshoppers and locusts. II. The origin and evolution of supernumerary segments», *Chromosoma*, 44, 123-146.
- JOHN, B. (1981): «Heterochromatin variations in natural populations», *Chromosomes today*, 7, 128-137.
- JOHN, B. (1983): «The role of chromosome change in the evolution of Orthopteroid insects», *Chromosomes in evolution of eukaryotic groups*, vol. I, Sharma, A. K., and Sharma, A., Eds. CRC Press Inc., BocaRaton, Florida, pp. 1-110.
- JOHN, B., & FREEMAN, M. (1976): «The cytogenetic system of grasshoppers and locusts. III. The genus *Tolgadia* (Oxinae: Acrididae)», *Chromosoma*, 55, 105-119.
- JOHN, B., & HEWITT, G. M. (1965): «The B-chromosome system of *Myrmeleotettix maculatus* (Thunb). I. The mechanics», *Chromosoma*, 16, 548-578.
- JOHN, B., & KING, M. (1980): «Heterochromatin variation in *Cryptobothrus chrysophorus*. III. Synthetic hybrids», *Chromosoma*, 78, 165-186.
- JOHN, B., & KING, M. (1982): «Meiotic effects of supernumerary heterochromatin in *Heteropiernis obscurella*», *Chromosoma*, 85, 39-65.
- JOHN, B., & KING, M. (1985): «The inter-relationship between heterochromatin distribution and chiasma distribution», *Genética*, 66, 183-194.
- JONES, R. N., & REES, H. (1982): *B Chromosomes*. Academic Press Inc. (London), Ltd., 266 pp.
- NAVAS-CASTILLO, J.; CABRERO, J., & CAMACHO, J. P. M. (1985): «Chiasma redistribution in bivalents carrying supernumerary chromosome segments in grasshoppers», *Heredity*, 55, 245-248.
- NAVAS-CASTILLO, J.; CABRERO, J., & CAMACHO, J. P. M. (1986): «C-banding response of seven supernumerary heterochromatic segments in grasshoppers», *Cytobios*, 47, 107-113.
- NAVAS-CASTILLO, J.; CABRERO, J., & CAMACHO, J. P. M. (1987): «Chiasma redistribution in presence of supernumerary chromosome segments in grasshoppers: dependence on the size of the extra segment», *Heredity*, 58, 409-412.
- OLIVER, J. L.; POSSE, F.; MARTÍNEZ-ZAPATER, J. M.; ENRÍQUEZ, A. M., & RUIZ REJÓN, M. (1982): «B-chromosomes and E<sub>1</sub> isozyme activity in mosaic bulbs of *Scilla autumnalis* (Liliaceae)», *Chromosoma*, 85, 399-403.

- PETERS, G. B. (1981): «Germ line polysomy in the grasshopper *Atractomorpha similis*», *Chromosoma*, 81, 593-617.
- RIVA, E.; FOX, D. P.; GIRÁLDEZ, R., & SANTOS, J. L. (1984): «Chiasma frequency and distribution in the presence and absence of supernumerary chromosome segments in the grasshopper *Euchorthippus pulvinatus gallicus*», *Heredity*, 53, 101-106.
- REES, H., & DALE, P. J. (1974): «Chiasmata and variability in *Lolium* and *Festuca* populations», *Chromosoma*, 47, 335-351.
- RUIZ-REJÓN, M.; POSSE, F., & OLIVER, J. L. (1980): «The B chromosome system of *Scilla autumnalis* (Liliaceae): Effects at the isozyme level», *Chromosoma*, 79, 341-348.
- SANTOS, J. L., & GIRÁLDEZ, R. (1982): «C-heterochromatin polymorphism and variation in chiasma localization in *Euchorthippus pulvinatus gallicus* (Acrididae, Orthoptera)», *Chromosoma*, 85, 507-518.
- SCHROETER, G. L., & HEWITT, G. M. (1974): «The effects of supernumerary chromatin in three species of grasshopper», *Can. J. Genet. Cytol.*, 16, 285-296.
- SCHUBERT, I. (1984): «Mobile nucleolus organizing regions (NORs) in *Allium* (Liliaceae s.lat.)? Inferences from the specificity of silver staining», *Pl. Syst. Evol.*, 144, 291-305.
- SCHUBERT, I., & WOBUS, U. (1985): «In situ hybridization confirms jumping nucleolus organizing regions in *Allium*», *Chromosoma*, 92, 143-148.
- SHAW, D. D. (1971): «The supernumerary segments system of *Stethophyma* II. Heterochromatin polymorphism and chiasma variation», *Chromosoma*, 34, 19-39.
- SHAW, D. D.; WILKINSON, P., & COATES, D. J. (1982): «The chromosomal components of reproductive isolation in the grasshopper *Caledia captiva* II. The relative viabilities of recombinant and non-recombinant chromosomes during embryogenesis», *Chromosoma*, 86, 533-549.
- SOUTHERN, D. I. (1967): «Chiasma distribution in Truxaline grasshoppers», *Chromosoma*, 22, 164-191.
- SOUTHERN, D. I. (1970): «Polymorphism involving heterochromatic segments in *Metrioptera brachyptera*», *Chromosoma*, 30, 154-168.
- TORRE, J. de la; LÓPEZ-FERNÁNDEZ, C.; NICHOLS, R., & GOSÁLVEZ, J. (1986): «Heterochromatin readjusting chiasma distribution in two species of the genus *Arcyptera*: The effect among individuals and populations», *Heredity*, 56, 177-184.
- VISERAS, E. (1986): «Análisis de la naturaleza, efectos y transmisión de los cromosomas accesorios de *Locusta migratoria*». Tesis doctoral, Univ. Granada.
- VISERAS, E., & CAMACHO, J. P. M. (1984): «Polysomy in *Omocestus bolivari*: endophenotypic effects and suppression of nucleolar organizing region activity in the extra autosomes», *Can. J. Genet. Cytol.*, 26, 547-556.
- WESTERMAN, M. (1970): «Parallel polymorphism for supernumerary segments in *Chortippus parallelus* V. A new polymorphism in Europe», *Heredity*, 25, 662-667.
- WESTERMAN, M. (1983): «Chiasma frequency and variability of morphological characters in populations of two grasshopper species», *Heredity*, 51, 501-506.
- ZARCHI, Y.; SIMCHEN, G.; HILLEL, J., & SCHAAP, T. (1972): «Chiasmata and the breeding system in wild populations of diploid wheats», *Chromosoma*, 38, 77-94.