

VARIABILIDAD EN NÚMERO, MORFOLOGÍA Y BANDAS C DE LOS CROMOSOMAS B DE *AEGILOPS SPELTOIDES* TAUSCH.

por
ANTONIO CEBRIÁ*

Resumen

CEBRIÁ, A. (1997). Variabilidad en número, morfología y bandas C de los cromosomas B de *Aegilops speltoides* Tausch. *Anales Jard. Bot. Madrid* 55(2): 303-308.

Se recolectaron plantas de *Aegilops speltoides* en seis localidades de Israel: Haifa 1, Haifa 2, Ramat, Ara, Benaya y Ashkelon, para estudiar el polimorfismo para cromosomas B. En las poblaciones Benaya y Ashkelon, en el sur de la costa mediterránea, no se encontraron cromosomas B (Bs), mientras que en Haifa 1 y 2, Ramat y Ara, situadas en el norte, se detectó este tipo de cromosoma. Parece que los Bs solo están presentes en aquellas localidades que son más favorables para la especie. Hemos encontrado variabilidad en la heterocromatina presente en los Bs. El tipo estándar es submetacéntrico, con una banda pericentromérica grande y dos bandas C pequeñas, una en cada brazo. La banda pericentromérica es constante, mientras que las otras bandas son muy variables. Los patrones más frecuentes en estas poblaciones se pueden explicar por la recombinación entre Bs con y sin bandas. También hemos hallado Bs con mutaciones estructurales. La gran variabilidad de los Bs encontrados es comprensible, dado que carecen de funciones genéticas específicas.

Palabras clave: *Aegilops speltoides*, cromosomas B, bandeo C.

Abstract

CEBRIÁ, A. (1997). Number, morphology and C banding variability of B chromosomes in *Aegilops speltoides* Tausch. *Anales Jard. Bot. Madrid* 55(2): 303-308 (in Spanish).

Plants of the species *Aegilops speltoides* were collected in six localities of Israel: Haifa 1, Haifa 2, Ramat, Ara, Benaya and Ashkelon. They were studied for B chromosome polymorphism. Benaya and Ashkelon, located to the South of the Mediterranean coast, lack B chromosomes (Bs), while Haifa 1, Haifa 2, Ramat and Ara, located to the North, have Bs. It seems that Bs are present only in populations living in localities favourable for the species. We found variability for C heterochromatin in the Bs. The standard type is submetacentric, with a large pericentromeric C-band, and two small C-bands, one on each arm. The pericentromeric C-band is constant while the other C-bands are highly variable. The most frequent B types found in these populations can be explained by recombination between Bs with and without C-bands. We have also found Bs with structural mutations. This highly polymorphic structure of the Bs can be explained by their lack of specific genetic function.

Key words: *Aegilops speltoides*, B-chromosomes, C-banding

INTRODUCCIÓN

Aegilops speltoides Tausch. y *Aegilops mutica* Boiss. son las únicas especies del complejo *Triticum-Aegilops* en las que se ha des-

crito un polimorfismo de cromosomas B (Bs). Fue mencionado por primera vez por MOCHIZUKI (1957), en *Ae. mutica*, y por SIMCHEN & al. (1971), en *Ae. speltoides*.

Las dos especies muestran interesantes ca-

* Departamento de Genética, Facultad de Biología, Universidad Complutense. E-28040 Madrid.

racteres comunes. Son diploides ($2n = 2x = 14 + Bs$) y las únicas plantas alógamas en el grupo de los trigos. Los Bs de las dos especies suprimen el apareamiento homeólogo, mientras que no afectan al apareamiento entre cromosomas homólogos (MOCHIZUKI, 1964).

Los cromosomas accesorios están ausentes en el sistema radicular de las plantas, mientras que se encuentran en las células de la línea germinal (MOCHIZUKI, 1957, en *Ae. mutica*; MENDELSON & ZOHARY, 1972, en *Ae. speltooides*). MENDELSON & ZOHARY (1972) también mostraron la estabilidad del número de Bs en las células de varios órganos aéreos (hipocotilos, ápices y espigas).

En las dos especies, los univalentes de Bs se eliminan parcialmente durante la meiosis masculina. Sin embargo, los Bs se acumulan en la microspora mediante un mecanismo frecuente en muchas especies: los Bs sufren la no-disyunción en la primera mitosis del polen, y las dos cromátidas se dirigen de manera preferencial hacia el núcleo generativo. Los Bs no sufren dicho proceso por el lado femenino, como muestran los cruces donde la hembra contiene Bs y la planta donadora de polen no los tiene (MENDELSON & ZOHARY, 1972).

Este comportamiento no mendeliano durante la gametogénesis genera una variación en la tasa de transmisión que está controlada genéticamente (CEBRIÁ & *al.*, 1994).

En este trabajo se describe el polimorfismo de los Bs en 6 poblaciones naturales de Israel.

MATERIAL Y MÉTODOS

Ae. speltooides es una especie silvestre que crece en el área este de la cuenca mediterránea y en Oriente Medio. En este trabajo se han recolectado plantas de las localidades Haifa 1, Haifa 2, Ramat, Ara, Ashkelon y Benaya, cuya localización se muestra en la figura 1, junto a otras poblaciones mencionadas por SIMCHEN & *al.* (1971). Todas las plantas pertenecen a la variedad *aucheri*, excepto en Benaya, población mixta donde conviven ejemplares de las variedades *aucheri* y *ligustica*, según la clasificación de KIMBER & FELDMAN de 1987. La proporción entre los dos tipos era

10 plantas de *ligustica* por cada una de *aucheri*, aproximadamente.

Las plantas de Ramat y Ara se encontraron entre matorrales abiertos de tipo mediterráneo, mientras que en el resto de las poblaciones las plantas se hallaban en hábitat degradados por la actividad humana (bordes de carreteras o cultivos abandonados).

En todos los casos se recogió una espiga por planta, en 50 ejemplares separados por un metro aproximadamente. En Benaya se recogieron muestras de 50 plantas de cada variedad. La densidad de las poblaciones encontradas fue alta en Haifa y Benaya, media en Ara y baja en Ramat.

Ya que en esta especie los Bs no se hallan en las raíces, no es posible contar el número

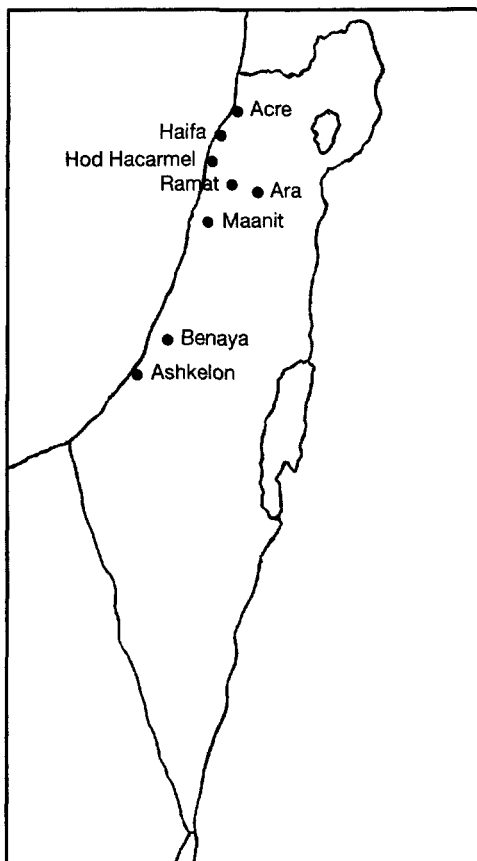


Fig. 1.—Mapa de Israel donde se señalan las poblaciones estudiadas para determinar la presencia de Bs. Están reflejadas las de este trabajo y las de SIMCHEN & *al.* (1971).

de Bs en los meristemos del ápice de las mismas, como es habitual en otras especies. En el presente trabajo las preparaciones se realizaron en muestras de hipocotilo. Se dejaban crecer las semillas durante 3-7 días en papel de filtro húmedo y posteriormente se cortaban los hipocotilos y se introducían en agua a 0° C durante 48 horas, para después fijarlos en etanol acético 3 : 1.

El material fijado se separó en dos porciones: en la primera, 50 semillas de cada población, procedentes de espigas distintas, se tiñeron por el método Feulgen, con el objeto de contar el número de cromosomas B; en la segunda, a partir de una semilla por espiga de plantas con Bs (detectadas mediante la tinción anterior) se realizaron bandeos C según la técnica descrita por GIRÁLDEZ & *al.* (1979).

Se estudiaron las bandas C de los cromosomas en metáfase con el sistema informático Karyotec 2000. La imagen que observamos al microscopio es trasladada a un monitor, donde se enfoca correctamente y se archiva en la memoria del ordenador para su posterior análisis. Una vez que se individualizan automáticamente todos los elementos de la pantalla mediante el trazado de los contornos, es posible separar cada cromosoma, contrastarlo adecuadamente y realizar un perfil de intensidad de bandas.

RESULTADOS

La tabla 1 muestra el polimorfismo numérico de los Bs que se ha encontrado en las seis localidades. En las dos poblaciones de Haifa la frecuencia de las plantas con Bs fue cercana al 50%, mientras que los Bs eran menos abundantes en Ramat y de presencia ocasional en Ara. En Ashkelon y Benaya, las poblaciones localizadas en el sur, no se encontraron Bs.

En las metáfases de Haifa 1 tratadas con bandedo C, se encontraron 29 Bs en 12 plantas, distribuidos como se muestra en la tabla 2. De ellos, 17 pertenecen al mismo tipo que hemos llamado estándar. Este B es más pequeño que cualquiera de los cromosomas A. Es submetacéntrico con una banda pericentromérica y dos bandas pequeñas, una en cada brazo. La del brazo pequeño está cerca del centrómero,

mientras que la que se encuentra en el brazo largo está cerca del telómero.

Los otros 12 Bs son de varios tipos (tabla 2). El tipo *a* no tiene la banda en el brazo largo. El tipo *b* carece de la banda del brazo corto. El tipo *c* sólo tiene la banda centromérica. Los tipos *d* y *e* son metacéntricos y parecen tener una duplicación en el brazo corto. El tipo *f* parece derivar del *c*, como isocromosoma del brazo corto o por una delección del brazo largo. Por último, el tipo *g* tiene una banda intersticial en el brazo largo.

Haifa 2 muestra un polimorfismo muy semejante a Haifa 1 (tabla 2); sin embargo, son dos poblaciones diferentes. Es posible que tengan un origen común, pero actualmente no es posible la polinización entre ambas por la distancia a la que se encuentran. Es interesante mencionar que en esta población hemos encontrado 5 ejemplares en los cuales el número de Bs variaba en distintas células de la misma planta. Al no poder determinar el número de Bs no fueron incluidas en las tablas.

En Ramat estudiamos 15 Bs distribuidos en 7 plantas (tabla 2). En esta población encontramos un nuevo tipo de B, el *h*, que parece derivar del *g* por una delección en la parte distal del brazo largo.

La frecuencia de las plantas con Bs en Ara es baja (tabla 1). Encontramos 13 Bs en las metáfases de bandedo C, que estaban repartidos en 5 plantas. Uno de los ejemplares contenía un cromosoma B y los otros 4 tenían tres. En dos de las plantas, los tres Bs pertenecían al tipo *c*, y las otras dos mostraban 4 Bs de un tipo encontrado sólo en esta población, el *i*. El B que hemos denominado estándar parece raro en esta población.

DISCUSIÓN

Se ha encontrado una gran variabilidad numérica de cromosomas B en las poblaciones de *Aegilops speltoides* estudiadas. Nuestros resultados coinciden con los de SIMCHEN & *al.* (1971), que realizaron un estudio del polimorfismo numérico en las poblaciones Acre, Haifa, Hof Hacarmel, Maanit y Ashkelon (fig. 1). Estos autores encontraron Bs en Acre y Haifa, pero no en el resto de las localidades.

TABLA I
DISTRIBUCIÓN DE PLANTAS CON CROMOSOMAS B EN LAS SEIS POBLACIONES ESTUDIADAS

Población	TIPOS DE BS										
Haifa 1	17 (58,61)	2 (6,90)	4 (13,79)	2 (6,90)	1 (3,45)	1 (3,45)	1 (3,45)	1 (3,45)			
Haifa 2	20 (64,52)	2 (6,45)	4 (12,90)	4 (12,90)			1 (3,23)				
Ramat	3 (20,00)	7 (46,66)	1 (6,67)	2 (13,33)				1 (6,67)	1 (6,67)		
Ara	1 (7,69)	1 (7,69)		6 (46,16)					1 (7,69)	4 (30,77)	

Existe un gradiente relativo a la frecuencia de cromosomas B que coincide con el gradiente en latitud y humedad existente en la región. Parece que la presencia de los Bs está favorecida por la humedad, es decir, se encuentran en aquellas zonas donde las condiciones ambientales son más favorables para esta planta. Esta relación ha sido previamente descrita en la mayor parte de las especies (JONES & REES, 1982).

En poblaciones experimentales de *Ae. speltoides* se ha observado que un número bajo de Bs (1-3) no tiene ningún efecto sobre las plantas o, incluso, se presenta un ligero efecto beneficioso en el caso de las plantas con 1 B, cuando se miden caracteres relacionados con la eficacia biológica. Solo un número de Bs mayor es capaz de ocasionar un descenso en la viabilidad y fertilidad de las plantas (CEBRIÁ & *al.*, 1995). En poblaciones naturales el efecto deletéreo de los Bs debe permitir desarrollar polimorfismos estables únicamente en áreas donde las condiciones ambientales sean favorables para la especie. En regiones donde las plantas sufren un mayor estrés quizá el efecto deletéreo de los Bs se acentúa y son combatidos por la selección natural.

También se ha encontrado una variación importante en los patrones de bandeo C. Se han descrito cariotipos respecto a este tipo de bandas en células mitóticas y meióticas de varias especies e híbridos del género *Aegilops*, pero los Bs no se habían incluido en estos estudios.

Considerando los datos en general, se han encontrado 10 tipos de Bs. Uno de ellos es el

más frecuente, pues aparece en el 50% de los casos y lo hemos denominado B estándar.

La banda pericentromérica está invariablemente presente en todos los tipos de B, mientras que la variación descrita se ha encontrado en las otras bandas. Parece que la banda centromérica es necesaria para la transmisión del B, mientras que la presencia o ausencia de las otras bandas no tiene efecto en la estabilidad del cromosoma.

SIMCHEN & *al.* (1971) y MENDELSON & ZOHARY (1972) mostraron que los Bs apareaban normalmente en metafase I. Por tanto, no es sorprendente encontrar variantes que pueden explicarse por recombinación entre distintos tipos de Bs. Por ejemplo, los tipos *a* y *b* pueden derivarse por recombinación entre el tipo estándar y el tipo *c*. Por otro lado, los tipos *d*, *e*, *f*, *h* parecen llevar duplicaciones y deleciones de eucromatina, además de la variación en heterocromatina.

Dos Bs idénticos del tipo estándar y de los tipos *a*, *b*, *c*, *i* se han encontrado en plantas con dos Bs o más, lo que sugiere que se han originado por no-disyunción y han sido transmitidos por el polen. Sin embargo, los tipos *d*, *e*, *f*, *g*, *h* siempre se encontraron de manera individual. Quizá han sido transmitidos por la ovocélula o no son capaces de sufrir la no-disyunción. También podrían haberse generado por una reciente mutación estructural.

Aegilops speltoides es considerada una planta alógama; sin embargo, los patrones de bandeo C nos sugieren casos frecuentes de autogamia. Este es un factor que depende mucho de la proximidad de las plantas en la po-

TABLA 2

NÚMERO DE CROMOSOMAS B DE LOS DIFERENTES TIPOS ENCONTRADOS EN LAS CUATRO POBLACIONES CON CROMOSOMAS ACCESORIOS. LA CORRESPONDIENTE FRECUENCIA SE MUESTRA ENTRE PARÉNTESIS

Población	0B	1B	2B	3B	4B	5B o más	% plantas con BS	Densidad de plantas	Tipo de suelo
Haifa 1	27	6	8	6	1	2	46		Ruderal
Haifa 2	23	8	5	7	5	2	54	Alta	Ruderal
Ramat	35	5	5	3	1	1	30	Baja	Claros de matorral mediterráneo
Ara	42	2	3	2	0	1	16	Baja	Claros de matorral mediterráneo
Benaya (<i>aucheri</i>)	50						0	Alta	Ruderal
Benaya (<i>ligustica</i>)	50						0	Alta	Ruderal
Ashkelon	50						0		Ruderal

blación. Las mayores densidades poblacionales existen en suelo ruderal o alterado por actividades humanas. Es el caso de Haifa 2 o Benaya. Probablemente se debe al carácter pionero de esta especie, que ocupa el terreno alterado rápidamente, evitando así la posible competencia con otras plantas. Por el contrario, en un medio más "maduro" (como en Ara y Ramat), se encuentran plantas mejor adaptadas que las desplazan. La diferente distribución de la población observada en Ara y Ramat (en la primera población las plantas se encuentran ocupando el suelo de manera uniforme y en la segunda se hallan en pequeños grupos) puede deberse a la presencia de distintas plantas competidoras o a características locales del medio que ocupan.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado por el proyecto PB92-0079-C03-02 del DGICYT y por la Comunidad de Madrid. Agradecemos la inestimable ayuda de la Fundación Jiménez-Díaz (Madrid), por las facilidades para utilizar el sistema Karyotec 2000.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CEBRIÁ, A., M.L. NAVARRO & M.J. PUERTAS (1994). Genetic control of B chromosome transmission in *Aegilops speltoides* (Poaceae). *Amer. J. Bot.* 81(11): 1502-1507.
- CEBRIÁ, A., M.L. NAVARRO & M.J. PUERTAS (1995). The effect of B chromosomes on fitness components in *Aegilops speltoides* Tausch. *Genetica* 96: 199-205.
- GIRÁLDEZ, R. & J. ORELLANA (1979). Metaphase I bonds, crossing-over frequency and genetic length of specific chromosome arms of rye. *Chromosoma* 72: 377-385.
- JONES, R.N. & H. REES (1982). *B chromosomes*. Academic Press, London.
- KIMBER, G. & M. FELDMAN (1987). *Wild wheat. An introduction*. Special report 353 College of Agriculture University of Missouri-Columbia, 1-146.
- MENDELSON, D. & D. ZOHARY (1972). Behaviour and transmission of supernumerary chromosomes in *Aegilops speltoides*. *Heredity* 29: 329-339.
- MOCHIZUKI, A. (1957). B chromosomes in *Aegilops mutica* Boiss. *Wheat Information Service* 5: 9-11.
- MOCHIZUKI, A. (1964). Further studies on the effect of accessory chromosomes on chromosome pairing in *Aegilops mutica*. *Jap. J. Genet.* 39: 356.
- SIMCHEN, G., Y. ZARCHI & J. HILLEL (1971). Supernumerary chromosomes in the second outbreeding species of the wheat group. *Chromosoma* 33: 63-69.

Editado por: Carlos Lado

Aceptado para publicación: 29-IV-1997