

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Genética



TESIS DOCTORAL

**Análisis de translocaciones recíprocas en diferentes
poblaciones de centeno *Secale cereale* L.**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Ana M. Figueiras Merino

DIRECTOR:

Juan Ramón Lacadena

Madrid, 2015

Ana Margarita Figueras Merino

TP
1981
207



* 5 3 0 9 8 5 8 3 1 9 *
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE

x- 58 - 018435 - 3

ANALISIS DE TRANSLOCACIONES RECIPROCAS EN DIFERENTES
POBLACIONES DE CENTENO SECALF CEREAL L.

Departamento de Genética
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Complutense de Madrid
1981



© Ana Margarita Figueras Merino
Edita e imprime la Editorial de la Universidad
Complutense de Madrid. Servicio de Reprografia
Noviciado, 3 Madrid-8
Madrid, 1981
Xerox 9200 XB 480
Depósito Legal: M-31072-1981

AUTOR: ANA MARGARITA FIGUEIRAS MERINO

TITULO: ANALISIS DE TRANSLOCACIONES RECIPRO
CAS EN DIFERENTES POBLACIONES DE CEN
TENO SECALE CEREALE L.

DIRECTOR: DR. D. JUAN RAMON LACADENA CALERO
CATEDRATICO DE GENETICA.

DEPARTAMENTO DE GENETICA
FACULTAD DE BIOLOGIA
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
AÑO 1. 980

II

**Esta Tesis Doctoral ha sido co-dirigida
por la Dra. :
MILAGROS CANDELA CASTILLO**

III

Trabajo que para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad Complutense de Madrid, presenta:

ANA MARGARITA FIGUEIRAS MERINO

VºBº

El Director de la Tesis



Fdo. JUAN RAMON LACADENA CALERO

MADRID-1. 980

IV

A mis padres

V

Quiero expresar mi agradecimiento al Profesor Dr. D. Juan Ramón Lacadena Calero por la dirección de esta tesis y por su constante ayuda y estímulo durante la realización de la misma.

Asimismo agradezco a Milagros Candela Castillo su colaboración, que ha hecho posible que esta tesis se llevara a cabo.

Mi agradecimiento a todos mis compañeros del Departamento de Genética por su ayuda e interés, y especialmente a M^a Teresa González Jaen, Gonzalo García Navarro y Pilar Cañas, así como a Paloma Fernández Pe_ lález por su labor mecanográfica.

Este trabajo fue llevado a cabo gracias a una beca del I. N. A. P. E. para la realización de Tesis Doctorales.

INDICE

<u>INTRODUCCION</u>	<u>Pag.</u>
1. - CAUSAS QUE PRODUCEN LA FORMACION DE TRANSLOCACIONES	1
2. - CONSECUENCIAS DE LA PRESENCIA DE UNA O MAS TRANSLOCACIONES RECIPROCAS EN LOS INDIVIDUOS PORTADORES.	
2. 1. - Repercusiones sobre el comportamiento de los cromosomas implicados en la translocación	2
2. 2. - Pérdida de la fertilidad	4
2. 3. - Efecto de posición	7
2. 4. - Variación en los grupos de ligamiento	7
2. 5. - Formación de grupos de supergenes.	8
3. - PERSPECTIVAS EVOLUTIVAS DE LAS TRANSLOCACIONES RECIPROCAS.	
3. 1. - Origen monofilético de las translocaciones	8
3. 2. - Características mínimas que deben cumplir las translocaciones para poder mantenerse en las poblaciones naturales ...	11
3. 3. - La integración de los cambios cariotípicos en las poblaciones	11
3. 4. - Las translocaciones recíprocas en poblaciones naturales animales y vegetales	14
3. 5. - Influencia de los cambios cromosómicos en la especiación ..	17
4. - LAS TRANSLOCACIONES EN EL GENERO SECALE.	
4. 1. - Polimorfismo interespecífico en <u>Secale</u>	19
4. 2. - Polimorfismo intraespecífico en <u>Secale</u>	20
5. - ORTOSELECCION CARIOTIPICA,	21

VII

OBJETO DEL TRABAJO 24

MATERIAL 26

METODOS

1. - TECNICAS CITOLOGICAS.

 1.1. - Mitosis 28

 1.2. - Meiosis 28

 1.3. - Polen. 29

2. - METODOS DE CLASIFICACION EN HOMOCIGOTOS Y HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES 29

3. - ANALISIS DEL COMPORTAMIENTO MEIOTICO DE HOMOCIGOTOS Y HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES 29

4. - OBTENCION DE DESCENDENCIAS. 30

5. - METODOS DE ESTIMACION DE LA FRECUENCIA ESPONTANEA DE MUTACION 30

6. - METODOS PARA MEDIR LA EFICACIA BIOLOGICA DE HOMOCIGOTOS Y HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES DEL CULTIVAR AILES 32

7. - GERMINACION Y CRECIMIENTO IN VITRO DEL TUBO POLINICO EN EL CULTIVAR AILES 34

8. - OBTENCION DE LINEAS DE TRANSLOCACION 35

RESULTADOS

1. - ANALISIS CITOGENETICO DE DISTINTOS CULTIVARES DE LA PENINSULA IBERICA.

VIII

1. 1. a. - Presencia de heterocigotos estructurales por translocaciones recíprocas.	37.
1. 1. b. - Cultivar Ailés	39
1. 2. a. - Características citogenéticas de los heterocigotos estructurales	40
1. 2. b. - Cultivar Ailés	42
2. - TRANSMISION DE LAS TRANSLOCACIONES	46
3. - AUTOFECUNDACION DE HOMOCIGOTOS Y HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES.	
3. 1. - Consecuencias meióticas	49
3. 2. - Autoincompatibilidad	51
4. - ESTIMACION DE LA FRECUENCIA ESPONTANEA DE MUTACION.	53
5. - ANALISIS COMPARATIVO DE LA EFICACIA BIOLOGICA DE HOMOCIGOTOS Y HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES DEL CULTIVAR AILES	54
6. - GERMINACION Y CRECIMIENTO IN VITRO DEL TUBO POLINICO.	58

DISCUSION

1. - POLIMORFISMO CROMOSOMICO POR TRANSLOCACIONES RECIPROCAS EN VARIOS CULTIVARES DE CENTENO	122
2. - 2. 1. - Características citogenéticas de los heterocigotos estructurales	126
2. 2. - Cultivar Ailés	130
3. - TRANSMISION DE LAS TRANSLOCACIONES	132
4. - 4. 1. - Consecuencias meióticas de la consanguinidad	136
4. 2. - Autoincompatibilidad	139
5. - ESTIMACION DE LA FRECUENCIA ESPONTANEA DE MUTACION EN EL CULTIVAR AILES	141

6. - ANALISIS DE DIVERSO: COMPONENTES DE LA EFICACIA BIOLÓGICA EN HOMOCIGOTOS Y HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES PERTENECIENTES AL CULTIVAR AILES	145
<u>RESUMEN</u>	161
<u>CONCLUSIONES</u>	166
<u>BIBLIOGRAFIA</u>	168



INTRODUCCION

El proceso evolutivo no sería posible sin la existencia de algún tipo de variación hereditaria en el genomio de los individuos que diera lugar a la diversificación encontrada en las distintas formas de vida.

Estos cambios en el material hereditario se conocen como mutaciones, y pueden afectar a uno o unos pocos nucleótidos de un gen (mutaciones génicas) o bien, cambiar el número de cromosomas o el número u ordenamiento de los genes en los mismos.

Entre estas últimas mutaciones nos vamos a referir a las translocaciones, definidas como variaciones cromosómicas estructurales en que un bloque de genes cambia su localización en los cromosomas, no suponiendo este hecho en general, ni pérdida ni ganancia de material hereditario.

Dentro de las translocaciones nos vamos a fijar en las recíprocas o intercambios que son aquellas en que 2 cromosomas no homólogos intercambian recíprocamente dos segmentos de igual o diferente tamaño, siendo ambos productos de translocación monocéntricos.

1.- CAUSAS QUE PRODUCEN LA FORMACION DE TRANSLOCACIONES

Pueden ocurrir espontáneamente o bien ser inducidas por medio de agentes mutagénicos, pero el proceso por el que se forman no es conocido aunque tales intercambios tienen que ser causados por roturas en los cromosomas o en sus subunidades (los cromatidios).

Cada rotura produce 2 extremos que tienen varias alternativas:

1. Pueden quedar libres y, eventualmente, perderse los segmentos cromosómicos acéntricos.
2. Reunión inmediata o restitución de los extremos rotos en el mismo orden previo a la rotura, con lo que no hay cambio en la estructura cromosómica.
3. Los extremos rotos pueden unirse en diferente orden con los provinientes de otra rotura, dando lugar al intercambio.

Los mecanismos moleculares que impliquen estas roturas son desconocidos hasta el momento.

Teniendo en cuenta el mecanismo de formación de una translocación recíproca parece lógico aceptar la opinión generalizada de que los intercambios tienen un origen monotilético, es decir, son sucesos únicos, ya que es prácticamente imposible que 2 cromosomas homólogos se vean afectados al mismo tiempo y en el mismo lugar, y por tanto se introducirán en la población en estado heterocigótico.

Si la nueva ordenación aparecida se transmite a la descendencia, en la población podrán existir individuos:

- Homocigotos estructurales para la ordenación original que llamaremos de ahora en adelante NN.
- Homocigotos estructurales para la ordenación translocada, que llamaremos TT.
- Heterocigotos estructurales para el intercambio que llamaremos NT.

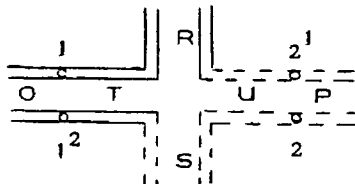
2. CONSECUENCIAS DE LA PRESENCIA DE UNA O MAS TRANSLOCACIONES RECIPROCAS EN LOS INDIVIDUOS PORTADORES.

2.-1. REPERCUSIONES SOBRE EL COMPORTAMIENTO DE LOS CROMOSOMAS IMPLICADOS EN LA TRANSLOCACION.

El comportamiento mitótico es normal tanto en homocigotos como heterocigotos translocados.

En el proceso meiótico de los primeros tampoco hay variación formándose el número de bivalentes que correspondan, pero en cambio los heterocigotos estructurales presentan un comportamiento diferente.

En la meiosis de un heterocigoto para una translocación recíproca, se puede observar la aparición de una cruz en paquitena, resultante del apareamiento entre los 4 cromosomas que intervienen en el intercambio: los 2 cromosomas con la ordenación original (1^1 y 2^2) y los dos con la ordenación translocada (1^2 y 2^1).



Cuando el apareamiento es completo se pueden distinguir seis segmentos apareados:

O y P : son los brazos cromosómicos no translocados.

R y S : son los segmentos translocados.

T y U : son los segmentos comprendidos entre los centrómeros y los púntos de translocación o intercambio.

Los segmentos O, P, R, y S se llaman "apareantes" y los T y U se llaman "intersticiales" (John y Lewis, 1.965).

Si el individuo es portador de más de una translocación, los heterocigotos presentarán asociaciones cromosómicas con más de cuatro cromosomas implicados o bien, más de una asociación de 4 cromosomas o una mezcla de ambas situaciones.

El tipo de asociación presente en Metafase I dependerá de la longitud del segmento translocado y del número y posición de los quiasmas (figura 1).

Si los segmentos translocados son muy pequeños, la probabilidad de apareamiento será menor y si lo hay, la probabilidad de que se formen quiasmas será también baja, observándose entonces en metafase I asociaciones de 2 cromosomas.

Una vez formado el multivalente, los cromosomas implicados coorientarán sus centrómeros dando lugar, en el caso de que la coorientación sea concordante (2 cromosomas a cada polo) a dos tipos de configuraciones (Mc Clintock, 1.945):

Adyacente: dos centrómeros contiguos en el multivalente van al mismo polo.

Alternada: dos centrómeros situados alternadamente van al mismo polo.

Pudiendo ser a su vez cada una de las de:

Tipo I: quedan simétricos respecto a la placa ecuatorial centrómeros homólogos.

Tipo II: En este caso los simétricos respecto a la placa son los centrómeros no homólogos.

Los diferentes tipos de coorientación repercutirán en la segregación que se produzca en Anafase I y en el tipo de productos meióticos que se formen, lo que afectará al ordenamiento cromosómico y genotipo de la progenie, así como a la fertilidad del propio heterocigoto estructural.

Siguiendo a John y Lewis, 1.965; si no se dan quiasmas en los segmentos intersticiales, las coorientaciones adyacente I y adyacente II dan lugar a gametos

con duplicaciones y deleciones, genéticamente desequilibrados y por tanto inviables.

En cambio las alternadas I y II dan lugar a todos los gametos normales.

Si se dan quiasmas en los segmentos intersticiales, entonces la orientación adyacente I da lugar al 50% de los gametos equilibrados al igual que ambas alternadas.

En cambio, la adyacente II sigue dando gametos desequilibrados.

Por tanto si suponemos que las proporciones entre coorientación alternada y adyacente es 1:1 (John y Lewis, 1.965; Sybenga, 1.972), los heterocigotos estructurales tendrán únicamente el 50% de los gametos viables.

2.-2. PERDIDA DE LA FERTILIDAD

De todo lo dicho hasta ahora podemos deducir que los individuos portadores de una o más translocaciones recíprocas en homocigosis, generalmente, no tienen por qué ver afectada su fertilidad.

En cambio, los heterocigotos verán reducida su fertilidad dependiendo de:

- Número y posición de los quiasmas en el multivalente.
- Coorientación del multivalente.
- Número de translocaciones.

Como ya se citó anteriormente, se espera un descenso de la fertilidad del 50% en un heterocigoto para una translocación recíproca, si suponemos que la coorientación alternada aparece en el 50% de los casos.

Pero existen mecanismos restauradores de la fertilidad como el de la segregación preferencial, en que la frecuencia de multivalentes alternados aumenta por encima del valor teórico esperado.

Especies en las que se han encontrado valores de coorientación alternada próximos al 50% son: Pisum (Håkansson, 1.931 b), Allium cernuum (Levan, 1.939) Neurospora crassa (Mc Clintock, 1.945), Sorghum versicolor (Garber, 1.948), maíz (Anderson et al, 1.955 a, b; Burnham, 1.956), Tradescantia (Sax y Anderson, 1.933); Canna (Khoshóo y Mukherjee, 1.966) y Festuca pratensis (Simonsen 1.975).

En otras especies predomina la coorientación alternada como ocurre en Campanula (Gairdner y Darlington, 1.931; Darlington y Gairdner, 1.937), Periplaneta (Lewis y John, 1.957); Blaberus (John y Lewis, 1.959); Chrysantemum (Rana y Jain, 1.965); cebada (Smith, 1.941, Ekberg, 1.969); Secale cereale (Müntzing y Prakken, 1.941; Akdik y Müntzing 1.949; Thompson, 1.956; Lawrence, 1.963; Sybenga, 1.968; Lacadena y Candela 1.977), y Secale kuprijanovii (Hrischi et al, 1.960, 1.969).

Como caso límite en que la coorientación alternada se ha fijado totalmente en el sistema genético se pueden citar los géneros Oenothera y Rhoeo (revisiones de Cleland, 1.962; y 1.972, y Burnham, 1.962).

En general, a las especies que presentan una frecuencia de la orientación alternada mayor de la esperada por azar se las describe como "preadaptadas" para las translocaciones (Darlington, 1.939, 1.958; John y Lewis, 1.959).

Se ha observado que todas ellas presentan una serie de caracteres citológicos en común, como son: cromosomas de tamaño parecido, meta o submetacéntricos y localización distal de los quiasmas o terminalización total de los mismos (Burnham, 1.956).

Pero en otras especies, aún cumpliéndose estos requisitos no se incrementa la frecuencia de multivalentes alternados por lo que se deduce que estos caracteres siendo necesarios no son suficientes para producir una segregación dirigida.

Según varios autores (Darlington, 1.937; Burnham, 1.956; Lewis y John, 1.957; Sybenga, 1.968) los factores que pueden influir en la orientación de los centrómeros y que por consiguiente podrían desviar la proporción adyacente: alternada de la 1:1 esperada por azar son:

- Posición del centrómero.
- ~~Tamaño~~ tamaño relativo de los cromosomas y rigidez de los mismos. Las especies cuyos cromosomas sean pequeños o muy rígidos no tendrán suficiente flexibilidad para orientar de manera alternada.
- Número, posición y terminalización de los quiasmas. En general se puede decir que a menor número de quiasmas en el multivalente mayor frecuencia de disyunción. Igualmente, la localización distal de los quiasmas favorece la disyunción ya que evita la formación de quiasmas intersticiales.

- Tamaño del multivalente. A mayor número de cromosomas asociados, menor frecuencia de disyunción.

- Características citomorfológicas de las translocaciones, referidos a :

- Simetría de la cruz en paquitena.
- Longitud de los segmentos translocados en relación uno con otro y con el tamaño de los cromosomas.
- Localización de los puntos de translocación.

Se ha comprobado que cuando los segmentos intercambiados entre cromosomas no homólogos son de aproximadamente igual tamaño y cuando el intercambio es simétrico en oposición al asimétrico, la frecuencia de disyunción es más elevada (Rees y Sun, 1.965).

- Período de alargamiento cromosómico en prometáfase. Se ha comprobado en mántidos (Hughes Schrader, 1.943 a, 1.950) y Orthoptera (Lewis y John, 1.957) que cuando se produce este fenómeno se favorece la orientación alternada, ya que parece ser que durante este período, los centrómeros son capaces de reorientar, se terminalizan quiasmas y se tienden a igualar las distancias intercentroméricas.

- Control genotípico: Thompson (1.956) Y Lawrence (1.958) encontraron diferencias en la frecuencia de disyunción de 2 translocaciones distintas en 3 líneas de centeno, obtenidas por segregación en el primer caso y por selección en el segundo de un cierto número de genes que actúan sobre este carácter.

Más tarde Lawrence (1.963) trabajando con diferentes familias de centeno en las que variaba la proporción de orientación alternada, encuentra una respuesta a la selección para alta y baja frecuencia de disyunción.

Basándose en estos resultados concluye que existe un control genético sobre la frecuencia de disyunción que probablemente actúe sobre la flexibilidad mecánica de los cromosomas o ejerza un control directo sobre el comportamiento del centrómero o ambas cosas a la vez.

Rees y Sun (1.965) también demuestran trabajando en centeno, que existe un control ejercido por el genotipo, sobre la orientación de las asociaciones cromosómicas. En un trabajo posterior (1.966) obtienen respuesta a la

selección para alta y baja frecuencia de disyunción.

2. 3. EFEECTO DE POSICION

Como las translocaciones recíprocas no suponen ni pérdida ni ganancia de material cromosómico, no producen en general malformaciones fenotípicas a no ser que se produzcan desequilibrios génicos.

Pero puede haber una variación en la expresión de los genes por el hecho de que cambien de posición dentro del complemento cromosómico.

Ejemplos clásicos de este fenómeno son:

Efecto de posición de tipo estable descrito en Drosophila por Ephrussi y Sutton, 1.944 y Müller, 1.954.

Efecto de posición de tipo variegado en Drosophila (Müller, 1.930) y ratón (Lyon et al 1.964; Russel, 1.963; Cattanach, 1.974) en que genes situados en zonas eucromáticas pueden pasar a ocupar un lugar cerca de zonas heterocromáticas, pudiendo producirse su represión.

Wilson (1.976) sugiere que las translocaciones pueden servir como mecanismos para la creación de sistemas de interacción de genes no alélicos.

Al cambiar el orden de los genes en los cromosomas pueden crearse nuevas relaciones entre ellos, que ocasionalmente pueden resultar en unos patrones alterados de la expresión génica (Bahn, 1.971; Wallace y Kass, 1.974). Estos cambios serían especialmente importantes si afectaran a genes reguladores.

Según John (1.976) en los cromosomas individuales los genes no constituyen un conjunto tomado al azar del fondo genético, sino que por el contrario, la existencia de bloques de genes correlacionados es más bien un suceso general.

Entonces las propiedades de un gen cualquiera estarían determinadas por los efectos de otros loci que forman una asociación de ligamiento con él.

2. 4. VARIACION EN LOS GRUPOS DE LIGAMIENTO.

En los homocigotos estructurales, los genes situados en los segmentos translocados no muestran ligamiento con los genes de los cromosomas en que estaban situados originalmente, pero en cambio aparecen ligados a otros distintos.

En los heterocigotos estructurales, los genes situados en los cromosomas no homólogos se comportan como ligados aunque estén en cromosomas físicamente discontinuos (John y Lewis, 1.975).

2. 5. FORMACION DE SUPERGENES

Como consecuencia de las translocaciones se pueden obtener y mantener combinaciones génicas adaptativas.

En la zona comprendida entre los centrómeros y los puntos de translocación (segmentos intersticiales) la probabilidad de que ocurran sobrecruzamientos disminuirá, siendo menor cuanto más pequeño sea el segmento intersticial y en el caso de que el multivalente coorienta alternadamente los gametos resultantes de tales sobrecruzamientos son inviables. Por tanto, esa zona puede quedar preservada de la recombinación génica constituyendo un bloque de genes que permanece inalterado y si es adaptativo se transmite de generación en generación sin variación, constituyendo lo que Darlington y Matther (1.949) llamaron "supergen".

Entonces la heterocigosis estructural puede dar lugar al mantenimiento de una heterocigosis génica estable ligada a ella, pudiendo esta característica ser importante en casos de autogamia o consanguinidad forzada.

3. PERSPECTIVAS EVOLUTIVAS DE LAS TRANSLOCACIONES RECIPROCAS

3.1 ORIGEN MONOFLETICO DE LAS TRANSLOCACIONES.

Según White (1.968) se puede aceptar la generalización de que la mayoría de las mutaciones puntuales tienen una tasa de recurrencia finita y generalmente bastante elevada (en la escala de tiempo evolutiva), mientras que los grandes cambios estructurales en los cromosomas son en la práctica, acontecimientos únicos ya que dependen de la coincidencia de 2 o más sucesos muy raros: 2 o más roturas cromosómicas en lugares particulares en la misma célula seguidas por la reunión en una nueva secuencia. Esto parece innegable si se consideran los reordenamientos en Drosophila donde los puntos de rotura pueden localizarse fácilmente debido a los patrones de bandas de los cromosomas politénicos. En otros organismos es más difícil ya que reordenamientos que pueden parecer iguales en principio, pue

den tener puntos de rotura ligeramente distintos, a escala molecular.

Debido a ésto, muchos autores aceptan el concepto general del origen monofilético de los reordenamientos cromosómicos frente al polifilético para las mutaciones puntuales.

Sin embargo Mayr está en contra de las teorías que proponen que las especies provienen de individuos mutantes únicos y subraya que la especiación es un fenómeno poblacional.

Para White, aunque la proposición general es innegable, es cierto que todas las mutaciones surgen en primer lugar en individuos únicos. Si se considera la difusión de una mutación puntual en particular en la población, se puede considerar que la mutación surge independientemente en un cierto número de individuos distribuidos en el espacio y en el tiempo durante muchas generaciones, actuando cada uno de los individuos como un foco dispersivo.

En el caso de los cambios cromosómicos estructurales, White considera un único individuo como punto de origen del nuevo tipo de cromosoma.

Debido a ésto es bastante fácil imaginar que una población entera sufra el reemplazamiento de un alelo por otro a causa de que este proceso puede iniciarse espontáneamente en unos pocos puntos de origen. Sin embargo, los reordenamientos estructurales tienen un único punto de origen y el proceso de propagación debe tener una escala diferente de magnitud sea en el espacio o en el tiempo o en ambos.

Aunque no hay muchas estimas realizadas acerca de la frecuencia espontánea de mutación cromosómica hay algunos datos procedentes de diversos autores:

Lande (1. 979) dice que la tasa espontánea de aparición de translocaciones recíprocas en organismos tales como saltamontes, Drosophila, ratón y hombre, está entre 10^{-4} y 10^{-3} por gameto y por generación.

White (1. 965) en Moraba surra encuentra que uno de cada 750 individuos era heterocigoto para un nuevo reordenamiento lo suficientemente obvio como para encontrarse fácilmente. También realizó un estudio de tejidos testicular y ovárico de 17.000 individuos, pareciendo probable que alrededor del 0.1% de los gametos lleve un reordenamiento espontáneo.

Este mismo investigador (1. 973) estima que en el saltamontes Keyacris scu-

ra, al menos uno de cada 1.000 individuos es heterocigoto para una translocación recíproca.

Posteriormente (1.978) dice que uno de cada 500 individuos en poblaciones de organismos tan diversos como lirios, saltamontes y hombre llevan una nueva mutación cromosómica.

John y Lewis (1.968) en su propia experiencia con poblaciones naturales de saltamontes detectan mutantes para toda la línea germinal con una frecuencia de uno en 200 o 300 individuos. Las líneas germinales mosaicos son más comunes.

Staiger (1.954) en Purpura lapillus encuentra que 11 de 933 hembras son heterocigotas para translocaciones recíprocas de diferentes tipos con una frecuencia aproximada del 1%.

En Drosophila virilis, Alexander (1.952) estima que la tasa espontánea de translocaciones recíprocas entre los 5 cromosomas mayores está alrededor 1/4.000 en una muestra de 15.000 gametos.

En D. melanogaster que únicamente tiene 2 autosomas grandes, se han detectado translocaciones recíprocas por test de segregación en poblaciones de laboratorio siendo las tasas por gameto 1/667 (Plough, 1.941) y 2/5.148 (Engels, comunicación personal a Lande, 1.979). En poblaciones naturales son de 0/1.855 (Temin et al; 1.969) y 1/531 (Berg, 1.941 y comunicación personal a Lande, 1.979)

Freire-Maia (1.961) detecta citológicamente 1/1377 translocaciones en poblaciones salvajes de D. ananassae.

En el ratón 3 de 3.531 individuos control usados en experimentos de radiación, llevan una mutación espontánea que produce semiesterilidad, causada probablemente por una translocación recíproca. Las tasas por gameto son la mitad de estas tasas individuales.

En el hombre Jacobs (1.977) estima que la tasa espontánea de aparición de translocaciones recíprocas es de 1.3×10^{-4} .

Sin embargo, aunque en general la tasa espontánea de producción de translocaciones según los datos anteriores está entre 10^{-4} y 10^{-3} por gameto y por generación, su supervivencia es muy baja, estimándose que sobreviven sólo una de cada 10^4 o 10^5 producidas, (White, 1.978).

De acuerdo con White (1.965) vamos a ver que causas pueden conducir a la

eliminación de las translocaciones recién formadas.

3. 2 CARACTERÍSTICAS MINIMAS QUE DEBEN CUMPLIR LAS TRANSLOCACIONES PARA PODER MANTENERSE EN LAS POBLACIONES NATURALES.

1. - Han de ser capaces de pasar a través de la mitosis sin que se produzcan anomalías tales como roturas cromosómicas.

2. - En especies con reproducción sexual, han de ser capaces de pasar a través del proceso meiótico sin dar lugar a gametos genéticamente desequilibrados ya que ésto afectaría a la fertilidad de los gametos o a la viabilidad del cigoto.

Si estos gametos se producen, han de ser eliminados por mecanismos citogenéticos, especiales como ocurre en Drosophila con las inversiones paracéntricas.

Tampoco debe haber asinapsis, desinapsis o no disyunción.

Igualmente, no deben producirse cromosomas demasiado grandes y que no puedan ser eficientemente arrastrados por el huso, es decir, tiene que haber una coadaptación de las dimensiones cromosómicas a las del núcleo, huso y células en todos los tejidos del organismo.

3. - No deben producir efectos de posición deletéreos, ya que entonces no podrían perpetuarse.

Un ejemplo de este tipo de restricción lo tenemos en el saltamontes Moraba virgo con un sistema reproductivo muy particular de tipo partenogenético, en que las barreras meióticas no actúan contra los nuevos reordenamientos por lo que se podría esperar gran abundancia de los mismos.

Sin embargo, en las poblaciones naturales de esta especie sólo se han detectado 6 reordenamientos, lo que parece indicar que la selección natural actúa en contra de la mayoría de las nuevas inversiones que se forman y ésto sólo puede achacarse a que están asociados a efectos deletéreos.

3. 3 LA INTEGRACION DE LOS CAMBIOS CARIOTÍPICOS EN LAS POBLACIONES

Para el mantenimiento y propagación de los reordenamientos cromosómicos estructurales además de cumplirse los requisitos anteriormente citados ha de a-

tenderse a otros factores que también tienen influencia sobre el proceso, como son:

- Transmisión de los gametos portadores del reordenamiento.
- Genotipo residual asociado a ellos.
- Sistema reproductor de la población.
- Tamaño de la población.
- Condiciones ambientales.

Los reordenamientos cromosómicos que sobrevivan en las poblaciones naturales, suponiendo que no tengan efectos deletéreos serán de 2 tipos (White 1, 978):

- Aquellos que incrementan la eficacia biológica del heterocigoto frente a los 2 homocigotos.
- Los que reducen la eficacia biológica del heterocigoto.

En el primer caso los reordenamientos heteróticos se pueden establecer en las poblaciones como una condición polimórfica. Se establece un equilibrio genético y los tipos cromosómicos viejos y nuevos persisten indefinidamente en la población.

Si en lugar de heterosis ocurre una selección dependiente de la frecuencia la relación será esencialmente la misma con la eficacia biológica de cada genotipo homocigoto incrementándose cuando el genotipo es raro y decreciendo cuando es común.

Numerosos casos de polimorfismos por inversiones o translocaciones en poblaciones de Drosophila, Chironomus y algunas especies de saltamontes han tenido éxito evolutivo por uno u otro principio.

En el segundo caso, la pérdida de eficacia biológica del heterocigoto suele deberse a la formación de gametos aneuploides, pero produce un alto grado de eficacia en estado homocigoto.

Teóricamente, tales reordenamientos se eliminan por selección natural, ya que inicialmente la población solo tendrá heterocigotos (considerando el origen monofilético de cada reordenamiento) y no aparecerán los homocigotos hasta que los primeros hayan alcanzado una cierta frecuencia relativamente alta. Pero esto no puede suceder si los heterocigotos son eliminados constantemente por selección natural.

Cuando se habla de disminución de la eficacia biológica del heterocigoto se

hace referencia al componente de fecundidad de dicha eficacia, dependiente en general de la normalidad de la meiosis. Esta puede ser irregular en el heterocigoto pero se restaura a su condición primitiva en el homocigoto.

Algunos reordenamientos en estado heterocigótico disminuyen más la viabilidad que la fecundidad del individuo (o ambas simultáneamente). Es muy improbable que estos reordenamientos sean capaces de sobrevivir ya que si disminuyen la viabilidad cuando están en heterocigosis, la disminución será mucho mayor en estado homocigoto.

Pero hay que considerar una tercera situación en que el azar puede tener una gran influencia, incluso cuando la selección es operativa (John, 1.976).

El aspecto más importante es el efecto del azar en la transmisión de los cromosomas de una generación a otra. Estos fenómenos son especialmente importantes en poblaciones pequeñas.

Mayr ha prestado atención especial a lo que probablemente una de las formas más importantes de la influencia del azar y que él ha llamado "efecto del fundador". Este depende del establecimiento de una nueva población por unos pocos individuos fundadores (en el caso extremo, una única hembra fertilizada) que son únicamente una pequeña fracción del total de la varianza genética de la población parental. Si la población fundada tiene éxito, tendrá un tamaño pequeño durante varias generaciones y habrá fenómenos de consanguinidad.

Por tanto se espera que las consecuencias de la mutación cromosómica sean diferentes en poblaciones grandes y pequeñas. Wright (1.941) calculó la tasa de fijación de una translocación recíproca según sea el tamaño de la población, suponiendo que el intercambio no tiene valor adaptativo per se y carece de mecanismos restauradores de la fertilidad.

Esta tasa es del orden de 10^{-3} si el tamaño efectivo de la población es de 10. Es del orden de 2×10^{-6} en grupos de 20 individuos y de 3×10^{-4} en grupos de 50.

Por tanto y a la vista de estos resultados es muy raro que los reordenamientos cromosómicos puedan fijarse en poblaciones de gran tamaño si no son ayudados por la selección natural actuando a su favor, aunque mecanismos de compensación y acumulación puedan alterar sus efectos.

En poblaciones pequeñas, en cambio, los reordenamientos pueden eliminarse

por azar o fijarse como resultado de consanguinidad y deriva.

Ejemplos de este tipo de situaciones citados por John (1.976) son:

Se han encontrado poblaciones de Mus musculus en valles alpinos aislados, que eran homocigóticas para 1-6 fusiones.

En animales domésticos como cerdos, cabras y ovejas, se han encontrado varios casos de deriva.

En una raza sueca de ganado vacuno se ha encontrado que el 18% de 2.045 animales era heterocigótico para la misma fusión y el 0.4% homocigótico para ella. Esto se explica porque los machos están en número muy limitado comparado con las hembras, y además los padres se seleccionan de acuerdo con ciertos caracteres. En estas circunstancias un único toro heterocigótico puede tener una influencia considerable en la constitución genética de la población.

Es posible que un intercambio con un valor de supervivencia indiferente pueda mantenerse en una población pequeña por deriva, pero es muy improbable que un intercambio introducido por deriva puede establecerse en una población grande e incluso menos probable que el mismo reordenamiento pueda caracterizar diferentes poblaciones de una especie dada por este medio.

3.4 LAS TRANSLOCACIONES RECIPROCAS EN POBLACIONES NATURALES ANIMALES Y VEGETALES.

Como discutió Darlington en 1.939 (citado por Burnham, 1.956) el comportamiento de los intercambios en poblaciones naturales de plantas depende de :

- 1: Si la especie es autógama o alógama.
- 2: El tamaño del intercambio.
- 3: El grado de esterilidad del heterocigoto en relación con las potencialidades de propagación de la especie (por ejemplo, su "margen de seguridad").

Si los heterocigotos muestran esterilidad considerable y tienen un pequeño "margen", no es probable que sobrevivan en una especie alógama, sin embargo las translocaciones pueden llegar a establecerse como homocigóticas en las autógamas.

Si están en una especie en la cual los heterocigotos muestran alta fertilidad (segregación dirigida), los intercambios pueden flotar en una especie alógama o

ser establecidos como homocigotos en una autógama.

Si las translocaciones flotan en una especie alógama alcanzan combinaciones heteróticas y pueden extenderse por la población. También pueden llevar letales que preserven su transformación.

Por tanto el nuevo o nuevos reordenamientos aparecidos en la población pueden ser:

- a) Fijados en condición homocigótica seguido por la formación secundaria de heterocigotos estructurales.
- b) Preservados e integrados en un estado de heterocigosis permanente.
- c) Pueden flotar en las poblaciones en un estado polimórfico creandose un equilibrio entre homocigotos y heterocigotos.

a) La fijación en homocigosis ha ocurrido en Datura (Blakestele, 1.927); Trifolium (revisión de Larsen, 1.973); Secale (Khush y Stebbins, 1.961); Khush (1.962, 1.963 a, b) y Avena (Ladizinsky y Zohary, 1.971; Ladizinsky, 1.973).

b) La heterocigosis permanente por translocaciones en fanerógamas es rara, siendo conocida sólo en unos pocos géneros.

Esta heterocigosis forma parte regularmente del sistema genético de al menos 7 de los 19 géneros de la familia Onagraceae: Clarkia, Stenosiphon, Camissonia, Calyclophus, Gaura, Gayophytum, y Oenothera (John y Lewis, 1.975). Los 4 últimos incluyen especies en que todos los cromosomas se unen en las primeras fases de la meiosis en un anillo gigante. En algunos de ellos, poblaciones enteras consisten en híbridos permanentes ya que hay sistemas de letales que favorecen la formación de heterocigotos.

En todas estas poblaciones, la heterocigosis se ha establecido y mantenido en unas condiciones de autofecundación que se impusieron en grupos de plantas derivadas de especies que normalmente eran de polinización cruzada. El intercambio facilita la conservación de la heterocigosis alélica que estaba en las formas alógamas.

Esta heterocigosis permanente por translocaciones también ha sido detectada en otros géneros como son Rhoeo, Isotoma e Hypericum (Sax, 1.931; James 1965) Campanula persicifolia (Darlington y La Cour, 1.950); Paeonia brownii (Snow, 1.969) y Haworthia reinwardtii (Brandham, 1.974).

Como conclusión se puede decir que en las plantas estos sistemas están caracterizados por:

- 1: autogamia.
- 2: Cromosomas meta o submetacéntricos.
- 3: Multivalente con configuración disyuncional.
- 4: Sistemas de letales equilibrados que evitan los homocigotos.

En animales, algunas especies de escorpiones de los géneros Tityus e Iso-
metrus son también heterocigotos para translocaciones y muestran anillos o cade-
nas en meiosis, semejantes a los de Oenothera (Piza de Toledo, 1.943, 1.947;
Sharma, Parshad y Joneja, 1.959).

c) Polimorfismos cromosómicos.

Ford (1.940) definió el polimorfismo como la ocurrencia en un mismo ambien-
te de 2 o más formas discontinuas de una especie en proporciones tales que la
frecuencia de la más rara de ellas no puede ser explicada simplemente por muta-
ción recurrente.

Cuando en una población, uno o varios cromosomas están presentes en 2 o
más formas estructurales alternativas, se dice que hay polimorfismo cromosómi-
co por inversiones o translocaciones.

Al mantenerse flotantes los neordenamientos, en las poblaciones coexisten
individuos homocigóticos y heterocigóticos estructurales, produciéndose una si-
tuación como la descrita anteriormente de polimorfismo cromosómico.

Ejemplos clásicos son: Paeonia californica (Walters, 1.942; Grant 1.964 b)
y algunas cucarachas de los géneros Periplaneta y Blaberus (John y Lewis,
1.957, 1.958, 1.959; Lewis y John, 1.957; Rajasekarastty y Ramanamurthy, 1.964)

En Periplaneta americana, en poblaciones salvajes se ha encontrado el 5% o
más de individuos heterocigotos con anillos de 4, 6 o más raramente 8 cromoso-
mas. Al menos parece haberse dado 8 intercambios diferentes en los 16 cromoso-
mas que forman el complemento diploide.

Se han encontrado translocaciones en otras plantas como Citrus assamensis
(Naithani y RaghuVanshi, 1.958, a, b; RaghuVansi, 1.962, a, b); Crysantemun
carinatum (Rana y Jain, 1.965); Canna (Khoshoo y Mukherjee, 1.966) y Thelepogon
elegans (Sisodia, 1.970, a, b).

Según Sybenga (1.972) estos polimorfismos cromosómicos flotantes pueden servir para:

- Mantener bloques de genes juntos.
- Mantener heterosis estable en grandes segmentos cromosómicos.
- Conferir a la población una cierta flexibilidad genética equilibrada proporcionando 3 genotipos estructurales estables (2 homocigotos y 1 heterocigoto)

3.5-INFLUENCIA DE LOS CAMBIOS CROMOSOMICOS EN LA ESPECIACION

Hay 2 modelos genéticos para explicar el proceso de especiación:

Por una parte podemos considerar especies incipientes desarrollandose gradualmente a través de la acumulación de diferencias alélicas por mutación en loci individuales. Algunas de estas diferencias serían responsables del origen de los mecanismos genéticos de aislamiento.

Por otra parte, puede haber diferencias entre especies e incluso razas, a nivel de deleciones, duplicaciones, inversiones o translocaciones, así como en cuanto al tamaño y distribución de los bloques de heterocromatina y a la cantidad de DNA referida tanto a la eu como a la heterocromatina.

Esto sugiere que en muchos casos el origen de las diferencias cariotípicas y el origen de nuevas especies pueden ser acontecimientos relacionados, aunque no se sabe exactamente en que consiste dicha relación.

Hay ejemplos a favor de esta teoría, como son los casos de los géneros de dípteros Drosophila, Chironomus, Anopheles, Sciara y varios géneros de Simulidos, en que especies muy relacionadas dentro de los mismos usualmente difieren en las secuencias de bandas de los politénicos. Estas diferencias sólo pueden deberse a reordenamientos que se produjeron en el curso de la filogenia.

Sin embargo hay excepciones significativas como en Drosophila mufferi, D. aldrichi y D. wheeleri que muestran las mismas secuencias de bandas en los politénicos (Wasserman, 1.962) y también un cierto número de especies de Hawai que han sido designadas como homosecuenciales por Carson et al (1.967). Esto podría demostrar que los reordenamientos no son una condición sine qua non para la especiación.

Para Ohno (1.974) los cambios cariotípicos en la evolución deber verse como

cambios neutrales que acompañan a la especiación, no a causa de que sean ventajosos sino porque son inocuos.

Según John y Weissman (1.977) el hecho de que las diferencias estructurales que se encuentran entre especies sean precisamente aquellas que muestran efectos sobre la fertilidad (saltamontes) o fecundidad (Mus) o sobre ambas, es un argumento convincente contra la hipótesis neutralista de Ohno.

Se puede concluir que los cambios cariotípicos juegan un papel importante en la especiación ya que ofrecen una vía muy directa para producir esterilidad en los híbridos. En circunstancias apropiadas, estas barreras postapareamiento pueden reforzarse por otras precigóticas y estimular directamente el desarrollo de mecanismos secundarios de aislamiento.

Se da la circunstancia de que en las mutaciones cromosómicas estructurales, las que son importantes ^{como} barreras específicas son las que conducen a una reducción de la eficacia meiótica en estado heterocigoto. Aquellas que presentan una meiosis regular no sirven como mecanismos de aislamiento efectivos, a causa de que la eficacia en la formación de barreras depende de la irregularidad meiótica en estado heterocigoto.

Cuando el heterocigoto tiene alta fertilidad y es favorecido por selección, puede desarrollarse hacia un polimorfismo estable. Por otra parte, si el heterocigoto inicial tiene potencial para formar un mecanismo de aislamiento efectivo debe fijarse rápidamente en homocigosis, aunque esto ocurre raramente en poblaciones grandes.

El patrón de selección implicado en la producción de polimorfismos cromosómicos es de tipo disruptivo, a causa de que divide a la población en 2 clases distintas cada una de las cuales tiene un potencial adaptativo diferente en el espacio o en el tiempo.

El polimorfismo es adaptativo a causa de que la población responde genéticamente a direcciones y fluctuaciones tanto espaciales como temporales de una manera más eficiente que cuando hay un monomorfismo cromosómico.

Los individuos híbridos se ajustan fenotípicamente a la variación ambiental de una manera más efectiva de la que es posible con la homocigosis cromosómica.

En cualquier caso, puede que condiciones asociadas a la especiación como po

poblaciones iniciales pequeñas y geográficamente aisladas hayan favorecido la fijación de los reordenamientos.

En una gran población panmictica no se puede esperar que los homocigotos para los nuevos reordenamientos se produzcan en muchas generaciones, y cuando lo hagan, aparecerán en un número muy pequeño.

De acuerdo con la hipótesis alopátrida y siguiendo la teoría fisheriana de no conceder importancia a la deriva genética, podemos pensar que un reordenamiento que reduzca la fertilidad o la fecundidad del heterocigoto únicamente puede iniciarse en colonias muy pequeñas y quizá aisladas en las zonas periféricas de distribución de la especie.

Además si los homocigotos para los nuevos intercambios se adaptan mejor al ambiente de un territorio no ocupado previamente, pueden colonizarlo estableciéndose como raza cromosómica nueva por un proceso esencialmente alopátrido.

4-. LAS TRANSLOCACIONES EN EL GENERO SECALE

4.1 POLIMORFISMO INTERESPECIFICO EN SECALE

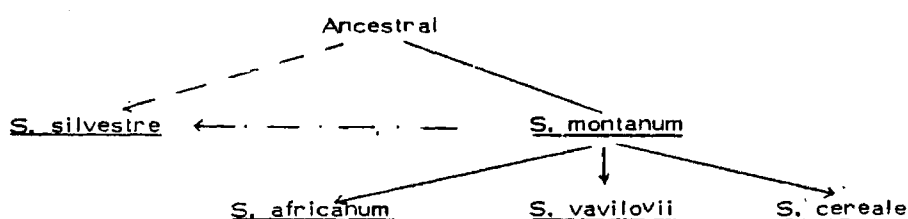
En el caso de este género se ha comprobado que en el proceso de especiación han jugado un papel muy importante las translocaciones recíprocas, diferenciándose las especies entre si por la naturaleza del segmento translocado además de por otros caracteres citomorfológicos.

Las primeras evidencias de un polimorfismo cromosómico interespecífico por translocaciones en Secale fueron dadas por Nürnberg Krüger (1.953, 1.960, a, b); Riley (1.955); Price (1.955); Stutz (1.957); Nakajima (1.958); Jain (1.960) y Kranz (1.961). Más tarde, Khush y Stebbins (1.961) y Khush (1.962) establecen las relaciones citogenéticas entre las diferentes especies del género por medio de varios cruces interespecíficos donde se estudia el ordenamiento cromosómico de los híbridos obtenidos. Los resultados se muestran en la figura 2.

Las diferencias entre las distintas especies a nivel de la estructura cromosómica se han producido por la formación y fijación subsiguiente de 1, 2, 3 e incluso 4 translocaciones recíprocas distintas.

Basándose en estos datos y en los obtenidos por él y otros autores referidos a preferencias ecológicas, distribución geográfica y tipos de hábitats y afinida-

des morfológicas y citológicas entre las distintas especies, Khush (1.962) llega a la conclusión de que la evolución del centeno ha ocurrido con arreglo al siguiente esquema:



Existiendo 2 posibilidades para el origen de S. silvestre:

- a) A partir de un ancestro común con S. montanum
- b) Diferenciación a partir de S. montanum.

Las distintas especies han evolucionado independientemente unas de otras, estableciéndose las diferencias a partir del aislamiento geográfico, migración, selección diferencial y por supuesto las translocaciones.

4. 2.POLIMORFISMO INTRAESPECIFICO EN SECALE.

Las primeras evidencias de un polimorfismo por translocaciones a nivel poblacional dentro de una misma especie del género Secale fueron proporcionadas por Müntzing y Prakken (1.941) analizando 2 cultivares suecos (Stålråg y Östgöta Grånåg) donde encontraron 5 plantas con $1^{IV} + 5^{II}$ y una con $2^{IV} + 3^{II}$ de un total de 167 plantas analizadas (frecuencia menor del 4%) distinguiendo al menos 3 translocaciones recíprocas distintas por la morfología del multivalente en Metafase I.

Más tarde, Akdik y Müntzing (1.949) encontraron una asociación de 4 cromosomas en 2 plantas de S. cereale obtenidas a partir del cruzamiento entre dos líneas una (♀) procedente del Ecuador y otra (♂) procedente de Suecia. Primero se negó que había una diferencia estructural entre las líneas parentales, pero después se vió que asociaciones de 4 cromosomas aparecían también en la meiosis de plantas de la línea Ecuador (de 4 plantas analizadas, 2 eran heterocigotas estructurales).

Más tarde, Hrisi et al (1.969) analizaron la meiosis de 60 plantas descendientes de las anteriores en polinización libre. En esta descendencia encontraron 31 homocigotos y 29 heterocigotos (24 con $1^{IV} + 5^{II}$ y 5 con $2^{IV} + 3^{II}$)

Thompson (1.956) cita la aparición de heterocigotos con $2^{IV} + 3^{II}$ en la descendencia de un cruzamiento entre 2 líneas consanguíneas de centeno cultivado.

Iglesias (1.971) encuentra una asociación de 4 cromosomas en la meiosis de una planta de S. cereale (Irán 28, Irán) y en 4 de la línea consanguínea de S. cereale Gator 8 (U. S. A.)

Posteriormente, Candela (1.972) comprobó que las translocaciones de Gator eran diferentes de la encontrada en Irán 28, aunque había un cromosoma que estaba implicado en todas ellas.

A pesar de todos estos datos nunca se había realizado un estudio evolutivo sobre el posible polimorfismo cromosómico intraespecífico en Secale y no se sabía si la aparición dentro de poblaciones de una misma especie de individuos con asociaciones multivalentes era un fenómeno esporádico o bien se daba con una cierta frecuencia.

En una población natural de centeno (S. cereale) cultivada durante muchos años en la localidad de Ailés (Zaragoza), se detectó la presencia de heterocigotos estructurales con una frecuencia del 21% (Candela y Lacadena, 1.975). Esto indicaba la existencia de un polimorfismo cromosómico por translocaciones recíprocas de tipo flotante ya que en la misma población conviven individuos homocigóticos (para la ordenación normal o translocada) y heterocigóticos. Posteriormente, se comprobó que el polimorfismo estaba equilibrado ya que se mantenía constante la frecuencia de heterocigotos durante 5 generaciones (Candela et al, 1.979).

En este mismo estudio se comprobó que el polimorfismo detectado se debía a la existencia de al menos 7 translocaciones distintas en las que estaban implicadas como mínimo 5 de los 7 cromosomas del complemento haploide.

5- ORTOSELECCION CARIOTIPICA

El hecho de que en el género Secale exista una diferenciación por translocaciones recíprocas de similares características tanto a nivel intra como interespecífico está relacionado directamente con el concepto de ortoselección cariotípica defi-

nido por White (1.973) como la tendencia a que cambios estructurales similares se establezcan juntos en un miembro del cariotipo después de otro.

Entre los ejemplos citados por White (1.975) están:

La evolución de Chironomus thummi a partir de C. piger por un proceso de duplicación sucesiva similar al que ocurre en los saltamontes morabineos del grupo viatica.

En los escarabajos del género Chilocorus se han producido una serie de fusiones con pérdida de los brazos cromosómicos heterocromáticos en las especies C. hexacyclus y C. stigma.

En Thais lapillus existen dos razas en la costa bretona con $2n=26$ (zona de fuerte oleaje y comida abundante) y $2n=36$ (zona alta con pocos recursos). En las zonas ecológicas intermedias hay polimorfismo cromosómico y parece que se han producido 5 disociaciones cromosómicas distintas.

En Smulium vitatum existen en la población natural al menos 134 inversiones paracéntricas diferentes que se encuentran en estado flotante, siendo el caso más extremo de este tipo que se conoce.

Ejemplos análogos existen en vegetales, pero la citogenética de las plantas superiores se ha complicado por poliploidía, siendo más difícil su estudio.

Una de las bases del concepto de la ortoselección es el axioma por el cual cuando en una población natural hay polimorfismo cromosómico originado por un determinado mecanismo citogenético, la especiación se ha producido por ese mismo mecanismo, aceptándose la propuesta inversa.

Cuando hay un paralelismo entre diferencias citogenéticas interespecíficas y polimorfismos cromosómicos intraespecíficos, se asume que las primeras son reliquias de una situación polimórfica previamente existente que se colapsó para dar lugar a series de homocigotos distintos geográficamente aislados.

En Drosophila se ha sugerido que existe un proceso cíclico de fijación de inversiones coincidente con la formación de nuevas especies, seguido por el origen de nuevas inversiones dentro de estas especies que entonces proporcionan las bases para nuevos polimorfismos flotantes.

En el saltamontes Trimerotropis, varias inversiones pericéntricas han establecido varias líneas filéticas, unas con la inversión fijada en homocigosis, mien

tras que otras permanecen flotantes en poblaciones naturales (White, 1.951, a,b)

Con respecto al origen del fenómeno de la ortoselección White (1.975) propone varias explicaciones que no son mutuamente excluyentes.

1) Origen diferencial: Por razones desconocidas, ciertos tipos de reordenamientos es más fácil que ocurran espontáneamente en unos cariotipos que en otros. En algunas circunstancias puede existir alguna causa particular que contribuya al resultado final, como por ejemplo en especies con todos los cromosomas acrocéntricos, se espera que las inversiones pericéntricas sean muy raras en comparación con las paracéntricas, pero si los cromosomas son metacéntricos se espera que ambos tipos sean igualmente frecuentes.

2) Adaptación externa: Reordenamientos similares pueden tener efectos también similares en el fenotipo y ser adaptativos en el mismo ambiente. Aunque parece poco probable que cambios estructurales parecidos en muchos o todos los cromosomas sean adaptativos de igual forma.

3) Citomecánicas: El número, tamaño y forma de los cromosomas debe de ser armónico con las dimensiones del huso y del citoplasma en los varios tipos celulares que componen un organismo.

Probablemente un cuarto factor, la arquitectura interna de los cromosomas en términos de distribución del DNA sat, localización de los loci RNA 5^s, etc. sea tan importante como los anteriores para explicar el fenómeno de la ortoselección, así como también la ordenación de los cromosomas dentro del núcleo interfásico.

OBJETO DE LA TESIS

Debido a que la situación detectada en el cultivar Ailés no había sido descrita en ningún otro caso, era interesante estudiar a fondo este fenómeno y comprobar si ocurre en otras poblaciones de centeno cultivado, centrándose el estudio en los siguientes aspectos del polimorfismo cromosómico:

- Origen.
- Razones por las que se mantiene.
- Características que confiere a los individuos y poblaciones.
- Perspectivas evolutivas.

Por otra parte para explicar el mantenimiento del polimorfismo cromosómico detectado en el cultivar Ailés en una frecuencia aproximada del 20% durante generaciones sucesivas, se pueden suponer dos situaciones:

- 1) Ventaja selectiva de los heterocigotos sobre los homocigotos.
- 2) Equilibrio mutación-selección.

La hipótesis de sobredominancia que podría explicar el mantenimiento del polimorfismo, parece rechazable según la primera prueba experimental realizada (Candela I. 1977) ya que se encontró que los heterocigotos estructurales presentaban una cierta desventaja frente a los homocigotos apuntándose la idea de que la elevada frecuencia de heterocigosis sea debida a una frecuencia de mutación grande que diera lugar a roturas y re uniones produciéndose translocaciones recíprocas.

Al mismo tiempo para que la proporción de heterocigotos se mantenga constante, sería necesario que actuara la selección en contra de todas o de alguna de las translocaciones.

Para intentar aclarar estos puntos se realizaron una serie de estudios:

- 1: Análisis de las ordenaciones cromosómicas de individuos pertenecientes a distintas poblaciones de centeno cultivado en la Península Ibérica.
- 2: Estimación de la frecuencia espontánea de mutación cromosómica que daría lugar a nuevas translocaciones recíprocas en la población de Ailés.
- 3: Realización de una nueva experiencia con objeto de analizar comparativa

mente una serie de componentes de la eficacia biológica en una muestra mayor de homocigotos y heterocigotos estructurales en la población Ailés.

4: Por último, debido a que translocaciones distintas quizás puedan producir efectos diferentes en los individuos se planteó la obtención de líneas con translocaciones fijadas en homocigosis con objeto de averiguar que consecuencias confieren a la planta portadora, tanto en homocigosis como en heterocigosis.

MATERIAL

El material empleado en este trabajo han sido distintos cultivares de Cere-
no, Secale cereale, cuya localización geográfica aparece en la figura 3 y que
se reseñan a continuación:

<u>Provincia</u>	<u>Localidad</u>	<u>Clave</u>
Albacete	Yeste	AI
	Cuadros	LCI y LCII
Leon	Mansilla de las Mulas	LMI y LMII
	Quintana del Monte	LQI y LQII
	Robles de la Valcueva	LRI
Lugo	Meira	LUMI
	Quinoga	LUQI
Orense	Carballino	OI
Palencia	Cervera del Pisuerga	PAI
	Callobre	GCSI
	Cangas de Morrazo	GCI
Pontevedra	La Estrada	GEI y GEII
	Lalín	GLI
	Moreira	GEMI
Teruel	Calamocha	TI
Toledo	Galvez	TOI
Zamora	Manganeses de la Lam- peana.	ZI
Zaragoza	Ailés	A3, A78 y F
Tras-os-Montes e Alto Douro (Portugal)	Gimonde	PGI
	Lordelo	PLI
	Montalegre	PMI
	Vila Polca	PVI

Se han elegido estos cultivares porque proceden de provincias en que se cultiva desde muy antiguo el centeno ya que por sus características agroclimáticas no resulta rentable ningún otro cereal.

También se ha tenido en cuenta que las poblaciones sean autóctonas y utilizadas de manera continua por los agricultores (variedades llamadas "pais" o "común") sin mezcla con variedades comerciales.

Las muestras de Albacete, Lugo, Orense, Palencia, Teruel, Toledo y Zamora nos han sido facilitadas por D. Jesús Hernando del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias (INIA) y proceden de una colección de centenos de todas las provincias españolas realizada por él mismo.

Las muestras de León y Pontevedra fueron recogidas directamente en las localidades de origen, bien en forma de semilla o directamente en estado meiótico. Se han analizado 2 muestras de generaciones sucesivas en los casos de Cuadros, Mansilla de las Mulas, Quintana y la Estrada.

La primera muestra del cultivar Ailés de Zaragoza nos fue suministrada por D. Luis Villena de la Estación Experimental de Aula Dei (Zaragoza). De este cultivar Ailés se han analizado 2 muestras A3 y F cultivadas en los campos del Encín (INIA) Madrid, y una tercera A-78 procedente de la cosecha recogida en 1977 en el campo de cultivo de la localidad original, (figura 4).

También se han analizado las descendencias por autofecundación en 2 generaciones sucesivas de unas muestras de plantas procedentes de A-3 y A-78 e igualmente la primera generación de autofecundación a partir de un cierto número de plantas de la muestra F.

Los centenos procedentes de Portugal nos fueron facilitados por el Ingeniero H. Guedes Pinto del Instituto Politécnico de Vila Real (Ministerio da Educação e Investigação Científica) Portugal.

Por último hemos utilizado el centeno americano Elbon suministrado por el Departamento de Agricultura de Estados Unidos (U. S. D. A.) y analizada durante varios años en nuestro laboratorio, por lo que podemos asegurar que tiene una estrutura cromosómica homogénea. Este cultivar se ha usado para realizar una serie de cruzamientos con plantas del cultivar Ailés.

METODOS

1. - TECNICAS CITOLOGICAS

1.1- MITOSIS

Para realizar el control cromosómico de las plantas en metafase mitótica, se utilizaron meristemas radiculares pretratados durante 24 horas con hielo fundente para contraer los cromosomas y acumular metafases.

La fijación del material se hizo siempre en líquido de Farmer (mezcla de alcohol etílico absoluto y ácido acético glacial en proporción 3:1).

La tinción se hizo por el método de Feulgen: con fucsina básica después de una hidrólisis en CIH 1N a 60°C durante 13 minutos.

Las preparaciones se hicieron por aplastamiento (squash) sobre una gota de ácido acético al 45% y se hicieron permanentes por congelación con nieve carbónica y montaje con Sandeural.

1.2- MEIOSIS

Para observar la configuración meiótica en Metafase I se analizan células madres de polen (C.M.P.) teñidas con orceína acética al 2% con CIH 1N en caliente y montadas con orceína acética al 1%.

Para realizar preparaciones permanentes se sigue el mismo método de Feulgen anteriormente descrito, siendo en este caso la hidrólisis de 12 minutos.

Para observar el nucleolo y determinar si el cromosoma 7, organizador nucleolar, estaba o no implicado en alguna translocación se empleó el siguiente método:

Sobre una antera en diplotena o diacinesis previamente fijada se deposita una gota de solución de alumbre de hierro (sulfato férrico amónico), se espera 30 segundos y se deposita otra gota de hematoxilina ($C_{16}H_{14}O_6$) montándose directamente la preparación con dicha mezcla.

Cuando el organizador nucleolar interviene en la translocación, el nucleolo aparecerá asociado al multivalente.

1.3-POLEN

Las preparaciones de polen realizadas para medir su viabilidad se hicieron tomando una muestra directamente agitando las anteras en el momento de la an~~te~~sis sobre un portaobjetos con una gota de solución de carmin acético con gliceri~~na~~ na 1:1 que tiñe los granos llenos pero no los vacíos (Método de Müntzing).

Se consideran fértiles los granos que aparecen teñidos y conformas regulares, y estériles aquellos de formas anormales o con el citoplasma vacuolizado así como los que aparecían sin teñir.

Este método da una aproximación sobre el porcentaje de viabilidad de los granos de polen, ya que los vacíos son estériles pero los llenos no son necesariamente fértiles, aunque se ha demostrado que existe correlación.

2. - MÉTODOS DE CLASIFICACION EN HOMOCIGOTOS Y HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES.

Las plantas se clasifican observando la configuración meiótica en metafase I sobre CMP.

Mediante esta observación se distinguen los homocigotos estructurales que presentarán una configuración de 7^{II} de los heterocigotos estructurales que presentarán asociaciones de 4 o más cromosomas (figura 5 a, b, c, d y 6 a, b, c, d)

3. - ANÁLISIS DEL COMPORTAMIENTO MEIOTICO DE HOMOCIGOTOS Y HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES.

Se ha estimado la frecuencia de quiasmas en CMP en Metafase I contando el número de brazos cromosómicos que permanecen unidos en esta fase.

Se considera que un bivalente cerrado presenta 2 quiasmas y el abierto uno. Por tanto, según este criterio, el número máximo de quiasmas por célula estimado será de 14.

En el caso de los heterocigotos estructurales se llama anillo al multivalente que presenta unidos en Metafase I todos los brazos de los cromosomas que los componen (figura 5 b, c, d y 6 c), y cadena ~~d~~ que presenta un par de brazos separados (figura 6a, d).

En algunas representaciones gráficas y análisis estadísticos se han empleado las frecuencias en valores angulares, empleando la transformación de Bliss:
 $y = \text{arc. sen. } \sqrt{\text{porcentaje.}}$

4. - OBTENCION DE DESCENDENCIAS

Para obtener descendencias por autofecundación, las espigas se aislaban con bolsas de papel de celofán transparente, en un período anterior a la antesis.

Cuando fue necesario realizar algún cruzamiento se castraron las espigas necesarias en el parental femenino y se embolsaron con las espigas del parental masculino que estuviesen en un estado de madurez similar.

5. - METODO DE ESTIMACION DE LA FRECUENCIA DE MUTACION

La tasa o frecuencia de mutación se define como la probabilidad con que se da una determinada mutación por entidad biológica y por generación.

Es posible estimar la tasa espontánea de mutación que da lugar a la aparición de nuevas translocaciones evaluando con qué frecuencia aparecen CMP que presentan al menos un multivalente en los primeros estadios de la 1ª división meiótica en plantas homocigóticas con 7 bivalentes.

En la figura 8, se especifica el ciclo biológico de un individuo desde la formación del cigoto hasta el final del proceso que conduce a la formación de gametos aptos para fecundar y dar lugar a un nuevo individuo. Se resaltan las etapas donde se pueden producir la mutación y los diferentes efectos que causa sobre el individuo.

Cuanto más tarde se produzca el ciclo biológico, afectará a menor número de células, tanto si se da antes de la diferenciación entre línea somática y germinal, como si sólo se produce en una de ellas.

En el caso de que sólo se diera en la somática, es evidente que no se transmitirá a la descendencia.

Por otra parte, si se produce en la línea germinal después de la meiosis, en alguna de las interfases de las posteriores divisiones gaméticas, la mutación no será observada en el individuo en que se produce, sino en la descendencia (si es que se ha transmitido).

Considerando el cromatidio como la unidad de mutación cromosómica hay que distinguir si el intercambio ocurre antes o después de la replicación cromatídica, ya que los resultados son diferentes (figura 9).

1) Si la mutación se da en estado de cromatidio, después de la replicación la célula será heterocigota al igual que todos sus descendientes por mitosis.

Al llegar la meiosis, las células derivadas de ella presentarán una configuración crítica de 1 cuadrivalente y 5 bivalentes.

2) En cambio, si se produce en estado de cromosoma, en la mitosis siguiente se pueden originar 4 tipos de células cada una con una probabilidad de 1/4.

Dos tipos serán siempre viables, llevando uno de ellos la ordenación normal y el otro la translocada.

Los dos tipos restantes serán células con duplicaciones y deficiencias, viables o inviables, dependiendo de la importancia de los segmentos deficientes o duplicados.

En cualquiera de los dos casos se observará la mutación por la presencia de células con 1 cuadrivalente y 5 bivalentes.

La estimación de la frecuencia de aparición de nuevas translocaciones en heterocigosis por generación se realizó de dos maneras:

1) Frecuencia de mutación observada en meiocitos de CMP de plantas con 7¹¹

Esta estima es independiente de la transmisión o no de la translocación a la descendencia y tampoco se detectan aquellas mutaciones que se produzcan en fases muy anteriores o posteriores a la meiosis. En el primer caso debido a que entonces la frecuencia de células con el multivalente será lo suficientemente elevada como para que la planta fuese clasificada previamente como heterocigota.

2) Frecuencia de aparición de individuos mutantes en las descendencias por autofecundación de homocigotos:

Por este método se detectarán las mutaciones que se produzcan en fases no cercanas a la meiosis en la planta hija y aquellas que se hayan producido en las mitosis premeioticas y meiosis de la planta parental y que se han transmitido a la descendencia, no pudiendo distinguirse entre ambas situaciones.

Hay que señalar que un cierto número de plantas homocigóticas que se usaron en el primer análisis se han utilizado como parentales para este segundo estudio.

6. -- METODOS PARA MEDIR LA EFICACIA BIOLÓGICA DE HOMOCIGOTOS Y HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES DEL CULTIVAR AILES.

La eficacia biológica o valor adaptativo es una característica heredable y sujeta por tanto a variación, que se define como la contribución proporcional de descendencia a la generación siguiente, de un determinado genotipo, comparado con la media de la población o con otros genotipos de la misma.

Si las diferencias en el carácter eficacia biológica están de alguna manera asociadas a la presencia o ausencia de un gen particular o bien a las diferencias en la estructura cromosómica, entonces la selección actuará sobre dicho gen o estructura cromosómica, originando un cambio en la frecuencia génica, y como consecuencia, en las genotípicas.

Los valores adaptativos de los genotipos con respecto a un gen particular o a una estructura cromosómica determinada no permanecen necesariamente constantes, pudiendo alterarse por factores ambientales tales como temperatura, condiciones nutricionales, densidad de población, etc., y también por el fondo genético. Igualmente pueden verse afectados por el tipo de competidores y las frecuencias actuales de todos los cariotipos en la población.

Para determinar si el hecho de ser homocigoto o heterocigoto estructural hace variar la eficacia biológica de los individuos, comparamos los valores medios de los 2 tipos, cultivados en unas condiciones ambientales homogéneas y suponiendo que las variaciones en el genotipo residual se distribuyen al azar entre los individuos de la muestra.

Para ello se sembró una parcela con 500 semillas (muestra F) tomadas al azar de entre las obtenidas en la cosecha de 1.977-78 que eran descendientes de semillas de la muestra A2, (Figura 4). La siembra se realizó en surcos de 150 cm. de largo, a una distancia de 30 cm. entre ellas y separados los surcos 60cm. Con objeto de que todas las semillas estén en las mismas condiciones ambientales no se han analizado las situadas en los bordes de los surcos, sino únicamente las

situadas en el interior. También se sembró cebada de primavera en los lugares correspondientes a semillas que no germinaron con objeto de homogeneizar en lo posible el efecto de competencia entre plantas.

Se controlaron un total de 196 plantas de las cuales 30 fueron heterocigotas y el resto homocigotas. Entre estas últimas se eligieron al azar otras 30 con las que establecer las comparaciones.

En Julio de 1.979 se procedió a la recogida de las descendencias obtenidas en polinización libre de cada una de estas plantas y se analizaron los siguientes componentes de la eficacia biológica:

Ahijamiento eficaz: Número de espigas con grano en cada planta.

Total de flores por planta: No se cuenta el número de flores centrales que aparecen a veces en las espiguillas debido a que raramente forman grano. Es decir, se consideraron dos flores por espiguilla. No se tuvieron en cuenta las flores basales abortadas.

Media de flores por espiga.

Descendencia producida: Contando el número total de granos formados.

Media de granos por espiga.

Fertilidad del gameto masculino: Se estima midiendo la frecuencia de polen viable sobre un total de 500 granos de polen por planta.

Fertilidad del gameto femenino: La estimamos por la relación entre el número de granos producidos y el número de flores totales en cada planta.

En algún caso puede fallar la fecundación por esterilidad del polen, pero la cantidad de éste que puede llegar hasta un ovario, en el caso del centeno, cuyo porcentaje de alogamia es muy elevado, es tan grande que la esterilidad puede ser atribuida a la inviabilidad de la ovocélula.

Viabilidad de la descendencia: Se estima midiendo la capacidad de germinación, sobre una muestra de 100 semillas, en las siguientes

tes condiciones: en oscuridad, sobre papel de filtro húmedo a una temperatura de 21°C. El recuento de semillas germinadas se realizó 5 días después.

Al final se obtiene un valor medio del carácter eficacia biológica que es la DESCENDENCIA PRODUCIDA VIABLE que se calcula multiplicando el total de la descendencia producida por la frecuencia de germinación.

Este valor calculado para homocigotos y heterocigotos nos permitía concluir si existen diferencias significativas entre los dos tipos de individuos.

7. - GERMINACION Y CRECIMIENTO IN VITRO DEL TUBO POLINICO EN EL CULTI VAR AILES.

Se utilizó polen procedente de plantas descendientes en polinización libre de los 30 heterocigotos encontrados al analizar la muestra F.

Se utilizó el método de Pfahler para centeno (1, 965) modificado.

La toma de muestras de polen se realizó en el momento en que las anteras salían de la flor y abrían sus sacos dando lugar a la caída del polen que era inmediatamente recogido en un portaobjetos que contenía el medio de cultivo.

Este medio consiste en:

- 100 m. de agua destilada.
- 3'5 gr. de baco agar.
- 30 gr. de sacarosa.
- 20 mg. de ácido bórico.
- ph: 6'5.

y su preparación se hace calentando hasta 100 °C, momento en que adquiere transparencia, extendiéndose entonces con una pipeta Pasteur sobre los portaobjetos. Una vez solidificado se guarda en nevera en cajas con papel de filtro húmedo. No se utilizaba hasta pasadas 12 horas.

Una vez espolvoreado el polen sobre el portaobjetos, se dejaba 15 minutos antes de fijar con líquido de Farmer y posteriormente se realizaban dos análisis sobre la misma preparación:

Frecuencia de germinación del polen: Se contaba sobre un mínimo de 100 granos tomados al azar, considerando germinado el polen que presentaba un aspecto similar al de la figura 7 e, o un tubo polínico más desarrollado. (figura 7 a, b, c, d).

Longitud del tubo polínico: Se medía un mínimo de 50 tubos polínicos tomados al azar, a los 15 minutos de la inoculación. La medición se realizaba con un ocular reticulado, teniendo cada cuadrícula 35'7 μ de lado.

8. - OBTENCION DE LINEAS DE TRANSLOCACION.

Se partió de una serie de cruzamientos del tipo:

♀ heterocigota AILES (1^{IV} + 5^{II}) x ♂ homocigoto ELBON (7^{II})

realizados previamente.

Las plantas usadas como parental femenino procedían de la generación A3, pero de una muestra analizada en el año 1.977.

Se realizaron un total de 12 cruzamientos, siendo las plantas de Ailés:

A3-13
A3-18
A3-20
A3-26
A3-27
A3-28
A3-30
A3-40
A3-51
A3-52
A3-54
A3-58

En 1.978 se analizaron las descendencias de cada cruzamiento, clasificando las plantas en homocigotas y heterocigotas estructurales. Estas últimas se embolsaron para su autofecundación y posterior recogida de la descendencia.

En ese año también se procedió a la autofecundación de un cierto número de heterocigotos de las muestras A3 y A78, así como de la Muestra GEI, obteniéndose descendencia en las siguientes plantas:

A3R - 8
 A3R - 16
 A3M - 38
 A7M - 61
 A78 - 4
 A78 - 79
 GE1 - 27

En Septiembre de 1.978 se sembraron todas las descendencias, controlando se posteriormente en meiosis, para su clasificación.

Todas las plantas con 7^{II} se autofecundaron, realizándose además una serie de cruzamientos del tipo ♀ Elbon (7^{II}) x ♂ AILES (7^{II}) con objeto de averiguar si el homocigoto es del tipo NN (ordenación cromosómica normal) o del tipo TT (ordenación translocada).

Con la ordenación de Elbon es NN, en el primer caso toda la descendencia presentará 7^{II} y en segundo 1^{IV} + 5^{II}.

Los cruzamientos hechos fueron:

♂ E 18 (5) 7 x ♀ Elbón
 ♂ E 28 (7) 22 x ♀ Elbón
 ♂ E 28 (7) 30 x ♀ Elbón
 ♂ E 51 (8) 1 x ♀ Elbón
 ♂ E 54 (19) 1 x ♀ Elbón
 ♂ E 54 (19) 2 x ♀ Elbón
 ♂ F 54 (19) 3 x ♀ Elbón

Una vez que se tengan localizadas las plantas TT se habrán obtenido las líneas de translocación.

RESULTADOS

1. - ANÁLISIS CITOGENÉTICO DE DISTINTOS CULTIVARES DE LA PENINSULA IBÉRICA.

1a - PRESENCIA DE HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES PARA TRANSLOCACIONES RECÍPROCAS.

Los centenos analizados provienen de las localidades que se reseñan en la figura 3.

En 1.978 se analizaron muestras procedentes de 9 cultivares españoles (Cuadros, Mansilla, Quintana, Robles, Callobre, Cangas, La Estrada, Latin y Moreira) y de 4 portugueses (Gimonde, Lordelo, Montalegre y Vila Pouca).

Los datos obtenidos aparecen en el cuadro 1, observándose que en todos los casos menos uno (Cuadros) el número cromosómico de las plantas es $2n = 14$. En el c. de Cuadros aparece un porcentaje muy elevado (56'41%) de plantas con $2n = 28$ cromosomas.

Estas plantas presentaban en las primeras divisiones meióticas varias asociaciones cromosómicas de 4 cromosomas.

Hay que reseñar que también aparecen plantas con $2n = 16$ cromosomas en los cultivares de Cuadros (2'56%), La Estrada (0'99%) y Gimonde (4'35%) que en Metafase I forman 8^{II} . Por la morfología de estos cromosomas (figura 10a) y por el hecho de no aparear nunca con el resto de los cromosomas del complemento normal, suponemos que son cromosomas B.

En cuanto a la presencia de heterocigotos estructurales se ha detectado en los cv. de Cuadros (12'5%), Mansilla (4'25%), Quintana (4'65%) y La Estrada (3'96%). Las frecuencias con que se encuentran los individuos translocados son bajas salvo en el caso de Cuadros.

En el cv. procedente de Gimonde la planta que tenía 8^{II} presentaba en algunas de sus células $1^{IV} + 5^{II} + 1^{II}$ (figura 10 b). Realizado un recuento en Meta fase I sólo se encontró una célula con esta configuración (1'48%) por lo que se clasificó la planta como homocigota estructural.

Las células que llevaban la translocación aparecían muy próximas en una zona de la antera. Su origen tiene que ser debido a una mutación que se dió en una fase muy poco anterior al inicio de la meiosis, en una célula que posteriormente dió origen a varios meiocitos. No es lógico suponer que se trata de una translocación muy pequeña que sólo apareciera en un número muy bajo de células ya que por el aspecto que presenta la cruz en diptena es bastante grande.

En el cuadro 2 pueden verse los datos correspondientes al análisis llevado a cabo en la primavera de 1.980. Se analizaron 8 nuevos cultivares españoles (Yeste, Meira, Quiroga, Carballino, Cervera, Calamocha, Gálvez y Manganeses) y una muestra procedente de la generación siguiente a la analizada en 1.978 de los 4 cultivares en que se detectaron heterocigotos para translocaciones (Cuadros, Mansilla, Quintana y La Estrada).

El cv. de Quiroga presentaba todas sus plantas con $2n = 28$. En el cv. de Meira apareció una única planta (1'56%) con este número cromosómico. En el caso del cv. de Cuadros, previamente a su siembra se procedió a separar mediante control mitótico las plantas que presentaban 28 cromosomas, sembrando solamente las que eran diploides.

Hay que destacar que de un total de 66 plantas controladas sólo 5 (7'58%) eran tetraploides.

Probablemente todas las plantas tetraploides procedan de una semilla comercial.

Aparecieron plantas con $2n = 16$ en Yeste (9'09%), Quintana (1'59%), y Manganeses (2'27%) siendo los 2 cromosomas supernumerarios de las mismas características citogénéticas reseñadas anteriormente.

En los nuevos cv. analizados ha aparecido heterocigosis por translocaciones en Meira (9'52%), Carballino (3'17%), Calamocha (1'64%), Gálvez (2'33%) y Manganeses (2'27%).

En cuanto a los cv. analizados por segunda vez se detectaron heterocigotos

estructurales en Cuadros (3'92%), Mansilla (9'80%) y La Estrada (1'43%).

Hemos de destacar que no apareció heterocigosis en el cv. de Quintana; que bajó de manera muy apreciable su frecuencia en el cv. de Cuadros (de 12'5% a 3'92%), y en cambio se elevó en el procedente de Mansilla (de 4'25% a 9'80%). Las diferencias en las frecuencias de heterocigosis observadas pueden deberse en el caso de Cuadros al pequeño tamaño de la primera muestra. En cuanto al resto están dentro de los límites normales esperados.

1. Ib CULTIVAR AILES

Se analizaron 3 muestras correspondiendo dos de ellas a la misma generación (A3R y F) siendo réplica una de otra. La tercera es una muestra tomada del campo de cultivo de la localidad original (A78).

En las muestras A3R y A78 únicamente aparecieron plantas con 7^{II} o con $1^{IV} \pm 5^{II}$. En cambio en la muestra F se encontraron además 3 individuos cuyas configuraciones fueron $1^{VI} \pm 4^{II}$, $1^{VI} \pm 1^{IV} \pm 2^{II}$ y $1^{VIII} \pm 3^{II}$ respectivamente, (figura 5d; 6 a, b, c), indicando que eran heterocigotos para 2 y 3 translocaciones recíprocas distintas (cuadro 3).

En esta misma muestra apareció también una planta totalmente asinápica que no se incluyó en ninguna clase por no saberse su configuración crítica.

El valor medio de la heterocigosis es del 16'52%.

Agrupados los individuos en homocigotos y heterocigotos estructurales, se analizó la homogeneidad de las 3 muestras mediante un χ^2 de heterogeneidad que confirma la homogeneidad de dichas muestras ($p \approx 0'80$, cuadro 4).

Como el valor de heterocigosis obtenido estaba por debajo del 20% estimado en estudios anteriores (Candela et al, 1.979) se realizó otro χ^2 de heterogeneidad para comprobar si los nuevos valores obtenidos diferían significativamente del primitivo, encontrándose que las diferencias no eran significativas (Cuadro 5).

1.2 CARACTERÍSTICAS CITOGENÉTICAS DE LOS HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES.

En el cuadro 6 se muestran los resultados obtenidos en el estudio de los heterocigotos encontrados en el análisis llevado a cabo en 1,978.

Como puede observarse, la frecuencia de células que presentan la asociación de 4 cromosomas es elevada, oscilando entre el 85 y el 100%, con una media de 96'17%.

Esto indica que los heterocigotos estudiados tienen segmentos translocados bastante largos, lo cual permite su apareamiento y formación de quiasmas entre los brazos translocados, por lo que se mantienen unidos en Metafase I.

Cuando la planta presentaba células con 7^{II}, siempre se encontraron algunas con más de 5^{II} cerrados, lo que prueba la existencia de sobrecruzamientos en los segmentos intersticiales, aunque en ningún caso se han encontrado cuadrivalentes con quiasmas en estos segmentos. Esto nos indica que dichas translocaciones no son de brazo completo.

La frecuencia de cuadrivalentes en anillo varía entre el 56'41% y el 97'98% con un valor medio de 76'74%.

La frecuencia de anillos alternados está entre 49'09 y 93'41% con una media de 66'61%.

En cuanto a los cuadrivalentes en cadena, la frecuencia de su aparición varía entre 2'02 y 43'59%, con una media de 23'26%. De estas cadenas, la frecuencia de alternadas oscila entre 50 y 100% con una media de 83'96%.

La frecuencia total de cuadrivalentes alternados (sean anillos o cadenas) oscila entre 53'54% y 94% con un valor medio de 70'65%, siendo este valor bastante superior al esperado teóricamente por azar (50%).

Se puede observar también que en todos los casos salvo en uno en que las frecuencias son muy similares las cadenas son más frecuentemente alternadas que los anillos con unos valores medios de 83'96 y 66'61% respectivamente.

En aquellos casos en que se analizó la asociación al nucleolo, se encontró que éste aparecía asociado al multivalente en un caso (figura 10c) y no en los 5 restantes (figura 10 d).

Esto es dentro de lo esperado por azar ya que únicamente 1 de los 7 cromosomas del complemento haploide del centeno es organizador nucleolar.

La \bar{X} Q/ cel. varía entre 13 y 13'88 con un valor medio de 13'45, bastante elevado pero dentro de los límites normales para el centeno.

En general se puede decir que todos los heterocigotos encontrados se comportan de una manera homogénea desde el punto de vista citogenético.

En el cuadro 7 aparecen los resultados obtenidos en el estudio de los heterocigotos encontrados en los cultivares analizados en el año 1, 980.

La frecuencia de células que presentan el cuadrivalente oscila entre el 46 y el 100% con un valor medio de 90'72%.

Hay que destacar que en varias plantas aparecieron configuraciones en Metafase I de $1^{III} + 1^I$ con las frecuencias que se indican a continuación: LCII-37 (27'27%); LMII - 18 (12%); LMII- 37 (4%); TI-22 (28%); TOI-25 (2%). En todos los casos la configuración del III, es en zig-zag.

En los 2 casos en que la frecuencia de trivalentes es elevada, el cromosoma que queda como univalente es bastante pequeño, por lo que puede tratarse de un cromosoma translocado que pierde un segmento grande y recibe otro más pequeño. Pero en general los resultados indican que los heterocigotos tienen unos segmentos cromosómicos bastante largos.

Se han encontrado células con más de 5 bivalentes cerrados, lo que nos indica que también se producen quiasmas intersticiales.

La frecuencia de cuadrivalentes en anillo varía entre el 40 y el 98% con una media de 73'84%.

La frecuencia de los anillos alternados oscila entre 50 y 95'56%, con una media de 75'35.

Respecto a los cuadrivalentes en cadena, las frecuencias están entre 2 y 100% con un valor medio de 26'16%.

Las cadenas alternadas oscilan entre 50 y 100% con una media de 85'71%.

La frecuencia total de cuadrivalentes alternados varía entre 58 y 95'92% con un valor medio de 78'09%, también superior al esperado por azar.

En cuanto a las frecuencias de anillos y cadenas alternados, en este caso las diferencias en las frecuencias de ambos tipos son menores (75'39 y 85'71%)

respectivamente) y aunque en general son más disyuncionales las cadenas, hay varias plantas, en que son más disyuncionales los anillos.

La $\bar{X}Q$ / cel. varía entre 12'52 y 13'96, con un valor medio de 13'29.

El comportamiento de los diversos heterocigotos analizados con respecto a estos caracteres es en general bastante homogéneo.

Solamente uno de los 16 individuos analizados presentaba su cuadrivalente asociado al nucleolo, dándose la circunstancia de que también proviene de la muestra de Mansilla al igual que el encontrado anteriormente.

El que los 2 únicos cuadrivalentes que hayan aparecido asociados al nucleolo pertenezcan al cultivar de Mansilla indica que ambos heterocigotos tienen el mismo cromosoma organizador nucleolar implicado en la translocación. El que su comportamiento citogenético no sea similar puede indicar que la translocación sea distinta.

El heterocigoto GE11- 23 presentaba un comportamiento meiótico anormal en cuanto a la configuración crítica que presentaba según la fase en que estuvieran las anteras.

Se encontraron 3 anteras en diplotena con 7^{II} y 5 en Metafase I, una con 7^{II} 2 con 7^{II} y alguna célula con $1^{IV} + 5^{II}$ y 2 con una frecuencia bastante elevada de cuadrivalentes. Esto parece indicar que en la planta existe un mosaico, probablemente producido por una mutación cromosómica en algún estadio anterior a la meiosis, que no afectó a todas las flores. Lo más probable es que las anteras en diplotena procedan de la misma flor.

1. 2b CULTIVAR AILES

En el cuadro 8 aparecen las características citogenéticas de los heterocigotos estructurales encontrados en la muestra F del cultivar Ailés.

La asociación cromosómica crítica aparece en estas plantas con una frecuencia que varía entre el 40 y el 100%, aunque sólo hay 3 plantas de 25 cuya frecuencia está por debajo del 72%. La media es del 88'56%, por lo que se puede con-

cluir que en general las translocaciones incluyen segmentos cromosómicos bastante grandes.

Hay que hacer notar que en 2 plantas, F-344 y F-417, se han encontrado anteras con 7^{II} y otras que presentaban $1^{IV} + 5^{II}$. La explicación tiene que ser la misma que para la planta GE11-23.

Tanto las plantas F-8 como la F-399, cuyas frecuencias eran menores del 72%, en las fases de dipotena y diacinesis presentaban la asociación cromosómica multivalente con una frecuencia mayor que en Metafase I.

La planta F-10 que presenta la configuración crítica con una frecuencia del 42% tiene $1^{VI} + 1^{IV} + 2^{II}$ y aquella cuya frecuencia es del 72% (F-435) tiene una configuración de $1^{VI} + 4^{II}$.

No aparecen en ningún caso trivalentes y solo una planta, F-399, presenta 4 células con $6^{II} + 2^I$.

Todos estos datos indican que los heterocigotos estudiados tienen segmentos translocados bastante largos.

Cuando había células con 7^{II} , en todos los casos se han podido observar más de 5 bivalentes cerrados, lo que indica la ocurrencia de sobrecruzamientos en los segmentos intersticiales.

La frecuencia de cuadrivalentes en anillo está comprendida entre 62'96 y 100%, con una media de 88'38%.

La frecuencia de anillos alternados oscila entre 0 y 88'23% con una media de 55'56.

La frecuencia de cuadrivalentes en cadena varía entre 0 y 37'04% con un valor medio de 11'54. La frecuencia de cadenas alternadas oscila entre 0 y 100% con una media de 63'15%.

La frecuencia total de cuadrivalentes alternados está comprendida entre 5 y 90% con una media de 57'37%. Este valor se ajusta bastante bien al esperado por azar pero es más bajo que el obtenido en anteriores análisis.

En este cultivar se vuelve a observar que las cadenas son más frecuentemente alternadas que los anillos aunque esto no ocurre en todas las plantas.

La $\bar{X}Q$ / cel. varía entre 12'04 y 13'88 con una media de 13'51.

Se han encontrado 4 cuadrivalentes asociados al nucléolo, así como también el exavalente de la planta F-10 (figura 11 a).

En el cuadro 9 aparece especificado el comportamiento meiótico de 15 de los individuos heterocigotos utilizados en el crecimiento del tubo polínico in vitro. Estos individuos se han obtenido por polinización libre de 9 plantas heterocigóticas procedentes de la muestra F.

La configuración crítica de todas las plantas era de $1^{IV} + 5^{II}$ excepto en F 385-1 y F417-1 en que era de $2^{IV} + 3^{II}$.

La frecuencia de células con la configuración crítica oscila entre el 50 y el 100% con una media de 93'2%. Solamente 2 plantas presentaban su frecuencia por debajo del 92%.

La frecuencia de cuadrivalentes en anillo varía entre el 60 y el 97'92% con una media de 87'73%.

Las frecuencias de anillos alternados están entre el 40'43 y el 86'75% con una media de 67'33%.

En cuanto a las cadenas oscilan entre 2'08 y 40%, con una media de 12'27

Las cadenas alternadas están entre el 33'33 y el 100% con una media del 86'73%.

La frecuencia global de cuadrivalentes alternados está comprendida entre el 40 y el 86'60% con una media de 69'71%.

Por último, la media de quiasmas oscila entre 13'02 y 13'86 con una media de 13'55.

De todo esto podemos concluir que las translocaciones incluyen segmentos grandes, que la frecuencia de cuadrivalentes alternados (69'71%) está por encima del valor teóricamente esperado por azar y que las cadenas son bastantes más disyuncionales que los anillos salvo en 3 casos en que los valores son muy parecidos.

Comparando estos datos con los obtenidos para las plantas de la muestra F (cuadro 8) vemos que son similares aunque en todos los casos presentan valores superiores salvo en la frecuencia de multivalentes en anillo, en que es un poco

inferior en los descendientes.

Es de destacar que la frecuencia de cuadrivalentes alternados ha sufrido algún incremento desde el 57'37 al 69'71%, aunque si sólo tenemos en cuenta los valores correspondientes a las plantas parentales (63'43%) el incremento es menor.

También se puede observar una cierta relación entre las plantas parentales y sus descendientes en cuanto a los caracteres analizados, sobre todo en las medias de quiasmas.

2. - TRANSMISION DE LAS TRANSLOCACIONES

Los resultados de los 12 cruzamientos realizados entre los heterocigotos de Ailés y los homocigotos de Elbón aparecen en el cuadro 10.

Se puede observar que hay 6 cruzamientos en que la frecuencia de heterocigotos es mayor del 50%, Los valores extremos son del 0 y el 100% con un valor medio de 51'19%.

Este último valor coincide con lo esperado si no hay ninguna diferencia en el heterocigoto en la transmisión de los gametos portadores de la ordenación normal (N) y translocada (T) por el lado femenino.

De todas formas aunque el número de plantas analizadas es pequeño, en el caso de A3-30, A3-26 y A3-13 las frecuencias de heterocigotos están bastante por encima de lo normal, lo que podría indicar que en estos casos hay una transmisión preferencial del gameto T.

Hay que señalar que en la descendencia del cruzamiento por A3-13, en las 2 plantas con 7^{II} se han encontrado varias células con 1^{III} + 3^I + 4^{II} o con 1^{III} + 1^I + 5^{II}.

La explicación más probable para el origen de estas células es que hayan surgido por mutación espontánea en el propio individuo.

Por otra parte entre la descendencia formada por 17 plantas, del cruzamiento de A3-54 x Elbón se ha encontrado una planta con 1^{VIII} + 3^{II} (figura 6 d) estando la configuración crítica presente en casi todas sus células.

El individuo tiene 3 translocaciones distintas que afectan a 4 pares de cromosomas, estando 2 cromosomas implicados cada uno de ellos en 2 translocaciones (figura 12),

La explicación más lógica a la aparición de este individuo mutante es que se hayan producido 2 mutaciones en la planta A3-54 que al transmitirse a uno de sus descendientes ha dado lugar a la aparición del heterocigoto con el octavalente. O bien, como hipótesis alternativa, las mutaciones se han producido en el propio individuo en los primeros estadios de su desarrollo.

En el cuadro 11 están los resultados de las descendencias obtenidas por autofecundación de los heterocigotos que aparecen en el cuadro 10 y de algunos otros procedentes de los cultivares de Ailés y La Estrada.

De las 81 plantas controladas 45 son heterocigóticas (55'55%). Estos resultados no se desvían de los esperados, ya que al autofecundar un heterocigoto se espera encontrar en su descendencia plantas homocigóticas y heterocigóticas al 50%.

Si se considera la descendencia de cada planta por separado, en 9 de ellas la frecuencia de los heterocigotos es mayor del 50%, con valores que van del 60 al 100%.

Aunque el número de plantas analizado es bajo, estos datos parecen indicar que existe una transmisión preferencial del gameto N por uno de los 2 lados (masculino o femenino) y del gameto T por el otro.

En la descendencia por autofecundación (26 plantas) del heterocigoto E 28 apareció un individuo trisómico ($2n=15$) cuya configuración era $1^V + 5^{II}$ o $1^{III} + 2^I + 5^{II}$ (figura 11 b, c).

Por la configuración crítica el individuo podría ser un trisómico terciario, pero también puede ser un heterocigoto para una translocación con un cromosoma extra cuya ordenación puede ser la normal o la translocada.

Otra posibilidad es que el individuo sea un homocigoto para la translocación y el cromosoma extra sea un cromosoma normal. Carecemos de datos suficientes para inclinarnos por alguna de las 3 hipótesis.

La planta tiene que provenir de la unión entre un gameto con 7 cromatidios y otro con 8 cromatidios. El cromatidio extra procederá de una disyunción anómala de cuadrivalente en Anafase I o Anafase II, o bien puede provenir del univalente de alguna configuración con $1^{III} + 1^I + 5^{II}$.

La probabilidad de ocurrencia de cualquiera de estos sucesos es muy baja ya que el gameto proveniente de la disyunción anómala es uno de los que tienen que intervenir en la fecundación y en la planta parental no se observaron trivalentes en Metafase I ni segregaciones 8:6 en Anafase.

En el cuadro 12 aparecen las descendencias obtenidas en polinización libre de plantas heterocigóticas procedentes de la muestra F del cultivar Ailés.

Se han analizado un total de 144 plantas de las cuales 73 eran heterocigóticas (50'69%), ajustándose perfectamente a lo esperado por azar.

Atendiendo a la descendencia de cada planta individualmente, sólo en un caso (F-10) el porcentaje de heterocigotos es elevado (83'33%), con 6 plantas analizadas.

Se da la circunstancia de que el heterocigoto parental F-10 presentaba como configuración crítica $1^{VI} \uparrow 1^{IV} \uparrow 2^{II}$, lo que podría explicar la frecuencia tan elevada de heterocigosis.

En los dos casos del 100% se analizaron una y dos plantas respectivamente por lo que el resultado no es significativo.

Como se puede observar los datos obtenidos en las descendencias por autofecundación de heterocigotos estructurales son muy similares a las obtenidas cuando se dejan en polinización libre.

De los 6 cruzamientos realizados entre los homocigotos obtenidos por autofecundación de heterocigotos estructurales, y el cultivar Elbón (vease Método pag. 36), solamente las descendencias de uno de ellos (σ^E E51 (8) \times ϕ Elbón) presentaban $1^{IV} \uparrow 5^{II}$, indicando este hecho que el individuo era homocigoto para la ordenación translocada, obteniéndose por tanto una línea de translocación.

3. - AUToFECUNDACION DE HOMOCIGOTOS Y HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES.

Como tanto para la obtención de líneas de translocación como para el análisis de la frecuencia espontánea de mutación era necesario obtener semillas procedentes de autofecundación, se forzó la consanguinidad en un cierto número de plantas homocigóticas y heterocigóticas estructurales pertenecientes al cultivar Ailés, así como en los híbridos obtenidos al cruzar heterocigotos de Ailés por Elbón.

Esto nos ha permitido además realizar un estudio de las consecuencias de la consanguinidad tanto a nivel meiótico como de obtención de descendientes.

3.1.- CONSECUENCIAS MEIOTICAS

Se ha realizado un estudio citogenético en Metafase I en una muestra de 19 plantas pertenecientes a la generación parental (cuadro 13), de 30 plantas pertenecientes a su descendencia por autofecundación (muestra ME, cuadro 14) y de 22 plantas procedentes de la segunda generación de autofecundación (muestra MII, cuadro 15).

Se observa un descenso del apareamiento en las dos generaciones consanguíneas (de una $\bar{X}Q/cel = 13'56$ en la generación parental a $11'75$ en la muestra ME y $11'37$ en la MII) que afecta más drásticamente a unas plantas que a otras habiendo incluso plantas con medias de $4'06$ y $2'6$.

Como consecuencia de este descenso hay un aumento de la media de pares de univalentes por célula (de $0'005$ en la muestra parental a $0'35$ en ME y $0'56$ en MII) y de la media de bivalentes abiertos (de $0'43$ a $1'53$ y $1'52$). (figura 11d)

Las diferencias entre las muestras parental y ME son significativas de acuerdo con los valores obtenidos para la prueba t con respecto a la $\bar{X}BC/cel$ ($t_{32 \text{ g. l.}} = 5'4877$, $p \ll 0'001$); $\bar{X}BA/cel$ ($t_{36 \text{ g. l.}} = -6'434$, $p \ll 0'001$); $\bar{X}PUniv/cel$ ($t_{29 \text{ g. l.}} = -2'9587$, $p < 0'01$) y $\bar{X}Q/cel$ ($t_{31 \text{ g. l.}} = 4'9042$; $p \ll 0'01$).

En cambio estas diferencias no son significativas para las muestras ME y MII ($t_{38 \text{ g. l.}} = 0'42$; $p \cong 0'7$; $t_{48 \text{ g. l.}} = 0'0580$, $p > 0'9$; $t_{30 \text{ g. l.}} = -0'7200$, $p \cong 0'5$

y $t_{35g.l.} = 0'5218$, $p > 0'5$ respectivamente.

Este descenso en el apareamiento lo creemos debido al efecto de la consanguinidad y no a causas ambientales ya que comparando los datos de la muestra parental de ME con los obtenidos en un análisis igual, realizado sobre otra muestra de plantas de la población Ailés (cuadro 16, muestra F), similares a las plantas de la generación parental de ME ya que estuvieron en las mismas condiciones ambientales que dichas ME; observamos que los resultados son parecidos a los obtenidos para las plantas de la generación parental, por lo que se descarta la influencia ambiental ($\bar{X}_{BC}/cel.$ $t_{42g.l.} = 1'4598$, $p > 0'1$; $\bar{X}_{BA}/cel.$ $t_{41g.l.} = -1'4742$, $p > 0'1$; $\bar{X}_{PUniv}/cel.$ $t_{18g.l.} = -7'9953 \times 10^{-3}$, $p > 0'9$ y $\bar{X}_{Q}/cel.$ $t_{42g.l.} = 1'4546$, $p > 0'1$).

Tanto en la muestra ME como en la MII parecía existir dos grupos de plantas: unas cuyas medias de quiasmas estaban por encima de 10 y que eran la mayoría y otras (4 pertenecientes a ME y 3 a MII) cuyas medias iban de 8'62 a 2'6 por lo que parecían existir dos efectos distintos de la consanguinidad sobre las plantas de la población Ailés.

Por una parte se encontraba un descenso apreciable pero no muy grande en las medias de quiasmas que parecía deberse al efecto de genes polímeros y por otra parte un descenso más drástico en unas pocas plantas que podría ser efecto de la actuación de un gen o unos pocos genes recesivos mayores que en estas plantas estarían en homocigosis.

Por si estas plantas podían estar enmascarando el resultado y realmente no hubiese un descenso en la media de quiasmas se realizó otra comparación entre las medias de quiasmas de las muestras parental y ME habiendo eliminado previamente estas plantas de la última muestra.

La nueva media fue de 12'42 que comparada mediante una prueba t con la media (13'56) de las plantas parentales, nos confirmó que existía un descenso en la frecuencia de quiasmas ($t_{32g.l.} = 6'3432$; $p \ll 0'001$).

Eliminando de la muestra MII las 3 plantas con medias muy bajas, la nueva media de quiasmas obtenida era de 12'46 similar como en el caso anterior a la obtenida para las ME.

3.2. AUTOINCOMPATIBILIDAD

En el cuadro 10 aparecen los datos de autofecundación de los heterocigotos obtenidos en los cruzamientos de Ailés por Elbón.

Se autofecundaron 39 plantas obteniéndose descendencia en 21 de ellas (53'85%). El número de granos recogidos fue de 88.

En el cuadro 11 se reseñan los resultados obtenidos en la autofecundación de 71 plantas procedentes de las 88 semillas anteriores.

De estas plantas, 34 eran homocigotas (47'89%) y se obtuvo descendencia en 28 (82'35%) con un total de 611 granos (63'65%).

Las heterocigotas eran 37 (52'11%), dieron descendientes 21 (56'76%) con 349 granos (36'35%).

Como se puede apreciar, los resultados obtenidos en esta segunda autofecundación fueron mucho mejores que los obtenidos en la primera y además los homocigotos se autofecundan mejor por lo que también dan mayor número de descendientes.

En el cuadro 17 se muestran los resultados de la autofecundación de plantas homocigóticas y heterocigóticas pertenecientes al cultivar Ailés.

Las plantas de las muestras A3M, A3R, A78 y F era la primera vez que se autofecundaban, las plantas de MT, ME y FI la segunda vez y las de MII la tercera.

Se autofecundaron un total de 243 plantas, siendo 213 (87'67%) homocigóticas, de ellas se obtuvo descendencia en 100 (46'95%) con un número de semillas de 712 (86'72%).

El resto de las plantas, 30 (12'33%) fueron heterocigóticas, dieron descendencia 14 (46'67%) y el número de granos fue de 109 (13'28%).

A la vista de los resultados podemos concluir que homocigotos y heterocigotos se comportan de igual manera en la autofecundación.

No parece haber mucha diferencia en el comportamiento de las plantas de las diferentes generaciones de autofecundación ya que hay que señalar que las muestras A3M y A3R por una parte y MT y ME por otra son en realidad dos únicas muestras solamente que sembradas en condiciones ambientales distintas (A3M y MT en macetas y A3R y ME en un campo de cultivo). Como se puede apreciar, la diferencia a favor de las plantas situadas en mejores condiciones ambientales es evidente.

Respecto a la germinación y supervivencia de las semillas:

De las 88 obtenidas por autofecundación de los híbridos heterocigotos, germinaron 87 (98'86%) de los cuales sobrevivieron 81 (92'05%).

De las 102 procedentes de la autofecundación de A3M y A78 sobrevivieron 65(63'73%).

De las 145 obtenidas por autofecundación de las plantas ME y MT germinaron 109 (75'17%) de las que sobrevivieron 37 (33'94%).

Finalmente de las 20 obtenidas por autofecundación de las F, germinaron 18 (90%) de las cuales sobrevivieron 15 (83'33%).

En general los resultados de supervivencia han sido buenos, aunque superiores los obtenidos para los híbridos.

Parece ser que las dos generaciones de autofecundación de las semillas procedentes de ME y MT han influido negativamente en su viabilidad.

De todas formas, los resultados globales están por encima de los obtenidos por Rees (1.961) en que sobreviven el 47% de las semillas.

4. - ESTIMACION DE LA FRECUENCIA ESPONTANEA DE MUTACION

a) Estimación de la frecuencia de mutación por la aparición de CMP con asociaciones multivalentes en anteras procedentes de plantas homocigóticas con 7^{II} .

Se ha analizado una muestra de 41 plantas, contándose 500 células en diplotena o dacinesis en cada una de ellas.

De un total de 20.500 CMP analizadas, 4 presentaban $1^{IV} + 5^{II}$, lo que indica que se han producido 4 mutaciones y por tanto la tasa de mutación por célula por generación será de $4/20.500 = 1'95 \times 10^{-4}$ o de $9'75 \times 10^{-5}$ por gameto por generación.

b) Estimación de la frecuencia de aparición de heterocigotos estructurales en la descendencia obtenida por autofecundación de plantas homocigóticas. La aparición de tales heterocigotos sólo puede explicarse por la ocurrencia de mutaciones cromosómicas.

En la primavera de 1.979 se realizó un primer análisis de la configuración meiótica en Metafase I de 98 plantas procedentes de la autofecundación de 33 plantas homocigóticas, 25 de estas 33 plantas se habían utilizado también en el conteo de CMP realizado en el primer método de estimación.

Los resultados obtenidos figuran en el cuadro 18, observándose que 8 de las 98 plantas son heterocigóticas para nuevas translocaciones recíprocas, presentando todas ellas una asociación de 4 cromosomas en Metafase I, lo que supone una frecuencia de mutación cromosómica detectada del 8'16%.

Se da la circunstancia de que al analizar las 500 CMP de las plantas parentales que presentaron en su descendencia por autofecundación algún individuo heterocigótico todas las células tenían una configuración crítica de 7^{II} .

En 1.980 se procedió a analizar una segunda muestra de 52 plantas procedentes de la autofecundación de 16 plantas distintas. Se encontró que de las 49 plantas de las que se supo su configuración meiótica 1 presentaba $1^{IV} + 5^{II}$, lo que indica una frecuencia de mutación de 2'04%.

La frecuencia global es por tanto del 6'12% por planta por generación.

En la figura 16 se representan gráficamente las plantas estudiadas. Como puede observarse a mayor ahijamiento eficaz mayor número de descendientes producidos, siendo el coeficiente de regresión $b = 0'0180$ significativamente distinto de cero ($p < 0'001$).

6. Media de granos por espiga:

La media de granos por espiga para los homocigotos es de 42'20 y para los heterocigotos de 34'32, siendo la media de la población de 38'17.

Por medio de un χ^2 de contingencia (cuadro 27) en que las plantas se agrupan en clases con valores inferiores y superiores a la media de la población, se encuentran diferencias significativas entre homocigotos y heterocigotos ($0'001 < p < 0'01$).

7. Viabilidad de la descendencia:

La probabilidad de descendencia viable para homocigotos es de 0'9923 y para heterocigotos de 0'9897.

Aunque esta probabilidad es mayor para homocigotos que para heterocigotos, las diferencias no son significativas, como lo demuestra el χ^2 de contingencia realizado ($0'20 < p < 0'30$) y la prueba t ($0'30 < p < 0'50$), Cuadro 28.

8. Descendencia viable:

La media de HM = 936'76 y la $\bar{X}_{HT} = 797'73$, siendo la \bar{X} población = 867'24.

Mediante un χ^2 de contingencia (cuadro 29) no se encuentran diferencias significativas entre homocigotos y heterocigotos ($p = 1$).

Como las diferencias entre las medias eran apreciables, se realizó también una prueba t que dió los mismos resultados ($0'3 < p < 0'5$).

En los cuadros 30 (homocigotos) y 31 (heterocigotos) se reflejan los resultados obtenidos en cuanto a fertilidad del gameto masculino y femenino.

En la figura 17 se representan gráficamente las distribuciones de homocigotos y heterocigotos para ambos caracteres.

9. Fertilidad del gameto masculino:

Los valores del polen fértil se expresan en % de polen teñido para cada planta.

La probabilidad de que el polen proveniente de plantas homocigóticas sea fértil es de 0'9466 y de que lo sea el proveniente de las heterocigóticas 0'8916. La probabilidad de polen fértil en la población es de 0'9191.

El χ^2 realizado (cuadro 32) indica que hay diferencias significativas para el carácter fertilidad del polen, entre homocigotos y heterocigotos ($p < 0'001$). Realizada una prueba t, dió los mismos resultados ($0'3 < p < 0'4$)

10. Fertilidad del gameto femenino:

La fertilidad del gameto femenino se expresa como: $\% \bar{X} = \text{flores fértiles} / \text{total de flores por planta}$.

La probabilidad de que una ovocélula proveniente de un homocigoto sea fértil es de 0'6536 y de que lo sea la de un heterocigoto es de 0'5594. La probabilidad de que una ovocélula de cualquier planta de la población sea fértil es de 0'6066.

La prueba de χ^2 (cuadro 33) en que los datos se agrupan en ovocélulas fértiles y estériles, nos muestra que hay diferencias significativas entre los valores de homocigotos y heterocigotos ($p < 0'001$).

Además se han realizado una serie de análisis únicamente en los individuos heterocigotos de la muestra.

Comparando el carácter fertilidad del gameto masculino con la fertilidad del gameto femenino, se ha observado que existe relación entre ambos caracteres (figura 18) siendo el coeficiente $b = 0'4767$ significativamente distinto de 0 ($t_{28g.l.} = 3'5480, 0'001 < p < 0'01$).

En la figura 16 se representan gráficamente las plantas estudiadas. Como puede observarse a mayor ahijamiento eficaz mayor número de descendientes producidos, siendo el coeficiente de regresión $b = 0'0180$ significativamente distinto de cero ($p < 0'001$).

6. Media de granos por espiga:

La media de granos por espiga para los homocigotos es de 42'20 y para los heterocigotos de 34'32, siendo la media de la población de 38'17.

Por medio de un χ^2 de contingencia (cuadro 27) en que las plantas se agrupan en clases con valores inferiores y superiores a la media de la población, se encuentran diferencias significativas entre homocigotos y heterocigotos ($0'001 < p < 0'01$).

7. Viabilidad de la descendencia:

La probabilidad de descendencia viable para homocigotos es de 0'9923 y para heterocigotos de 0'9897.

Aunque esta probabilidad es mayor para homocigotos que para heterocigotos, las diferencias no son significativas, como lo demuestra el χ^2 de contingencia realizado ($0'20 < p < 0'30$) y la prueba t ($0'30 < p < 0'50$), Cuadro 28.

8. Descendencia viable:

La media de HM = 936'76 y la $\bar{X}_{HT} = 797'73$, siendo la \bar{X} población = 867'24.

Mediante un χ^2 de contingencia (cuadro 29) no se encuentran diferencias significativas entre homocigotos y heterocigotos ($p = 1$).

Como las diferencias entre las medias eran apreciables, se realizó también una prueba t que dió los mismos resultados ($0'3 < p < 0'5$).

En los cuadros 30 (homocigotos) y 31 (heterocigotos) se reflejan los resultados obtenidos en cuanto a fertilidad del gameto masculino y femenino.

En la figura 17 se representan graficamente las distribuciones de homocigotos y heterocigotos para ambos caracteres.

9. Fertilidad del gameto masculino:

Los valores del polen fértil se expresan en % de polen teñido para cada planta.

La probabilidad de que el polen proveniente de plantas homocigóticas sea fértil es de 0'9466 y de que lo sea el proveniente de las heterocigóticas 0'8916. La probabilidad de polen fértil en la población es de 0'9191.

El χ^2 realizado (cuadro 32) indica que hay diferencias significativas para el carácter fertilidad del polen, entre homocigotos y heterocigotos ($p < 0'001$). Realizada una prueba t, dió los mismos resultados ($0'3 < p < 0'4$)

10. Fertilidad del gameto femenino:

La fertilidad del gameto femenino se expresa como: $\% \bar{X} = \text{flores fértiles} / \text{total de flores por planta}$.

La probabilidad de que una ovocélula proveniente de un homocigoto sea fértil es de 0'6536 y de que lo sea la de un heterocigoto es de 0'5594. La probabilidad de que una ovocélula de cualquier planta de la población sea fértil es de 0'6066.

La prueba de χ^2 (cuadro 33) en que los datos se agrupan en ovocélulas fértiles y estériles, nos muestra que hay diferencias significativas entre los valores de homocigotos y heterocigotos ($p < 0'001$).

Además se han realizado una serie de análisis unicamente en los individuos heterocigotos de la muestra.

Comparando el carácter fertilidad del gameto masculino con la fertilidad del gameto femenino, se ha observado que existe relación entre ambos caracteres (figura 18) siendo el coeficiente $b = 0'4767$ significativamente distinto de 0 ($t_{28g.l.} = 3'5480, 0'001 < p < 0'01$).

También se ha comparado la fertilidad del gameto femenino y la descendencia producida (figura 19) encontrándose relación entre ambos caracteres siendo $b = 29'5753$ significativamente distinto de 0 ($t = 3'1225$, $0'001 < p < 0'01$).

Sólo se ha comparado con la fertilidad de la ovocélula ya que al tratarse de plantas alógamas no podemos saber las características de los gametos masculinos fecundantes.

Igualmente, se han comparado la fertilidad del polen y de la ovocélula con la frecuencia de multivalentes con configuración disyuncionales (figuras 20 y 21 respectivamente) observándose que no hay relación entre ellos.

6. - BERMINACION Y CRECIMIENTO IN VITRO DEL TUBO POLINICO

Posteriormente al estudio de los diversos componentes de la eficacia biológica citados antes, se procedió al análisis de un nuevo componente: crecimiento del tubo polínico.

Para ello se tomó una muestra de 33 plantas (15 homocigóticas y 18 heterocigóticas) descendientes todas ellas por polinización libre de las plantas heterocigóticas de la muestra F que se utilizaron en el análisis anterior.

En el caso de los heterocigotos, suponemos que están presentes 10 translocaciones distintas ya que las plantas son descendientes de 10 heterocigotos diferentes (cuadro 9).

En los cuadros 34 (homocigotos) y 35 (heterocigotos) se expresan los resultados obtenidos para la frecuencia de polen germinado, la longitud media de crecimiento del tubo polínico (expresada en μ) y la velocidad media (expresada en $\mu / \text{min.}$).

Para ver la germinación, se han contado un total de 2338 granos de polen en los homocigotos, y 2063 en los heterocigotos, obteniéndose unas frecuencias medias de germinación del 74'51% y 67'52% respectivamente.

La distribución para este carácter aparece en la figura 22.

Para ver si estas diferencias eran significativas se realizó un χ^2 de contingencia igual a los explicados anteriormente, y que nos indicó que si lo eran ($p < 0.001$).

También se aplicó una prueba t , cuyo resultado no coincidió con el anterior, ya que en este caso las diferencias no eran significativas (cuadro 36).

En cuanto a la longitud del tubo polínico se han contado un total de 1047 tubos en el caso de los homocigotos y 958 en el de los heterocigotos, obteniéndose unas longitudes medias globales de 69.94 y 62.35 respectivamente.

Realizada la correspondiente prueba t se observa que las diferencias no eran significativas ($t_{31g.l.} = 0.9089$, $0.3 < p < 0.4$).

En los casos en que se contaron 100 tubos polínicos por planta fue debido a que se tomaron dos muestras distintas para ver si había diferencias entre ellas; al no apreciarse se sumaron los valores.

Las velocidades medias obtenidas han sido 4.66 y 4.16 respectivamente, que tampoco son significativamente diferentes ($t_{31g.l.} = 0.9090$, $0.30 < p < 0.40$).

Con objeto de comprobar si en el caso de las plantas heterocigóticas, cuyos gametos llevarán ordenaciones cromosómicas normales o translocadas, aparece una distribución binomial para la longitud del tubo polínico frente a la normal que sería de esperar en las plantas homocigóticas cuyos gametos sólo llevan ordenaciones normales, se realizó una representación gráfica (cuadros 37 y 38, y figura 23) observándose que las dos subpoblaciones se comportan de manera similar para este carácter.

Por último se compararon la frecuencia de germinación y la frecuencia de cuadrivalentes alternados (figura 24), observándose que no existía relación entre ambos caracteres, como ocurrió anteriormente cuando se medía la germinación del polen por el porcentaje de granos teñidos.

Fig. 1

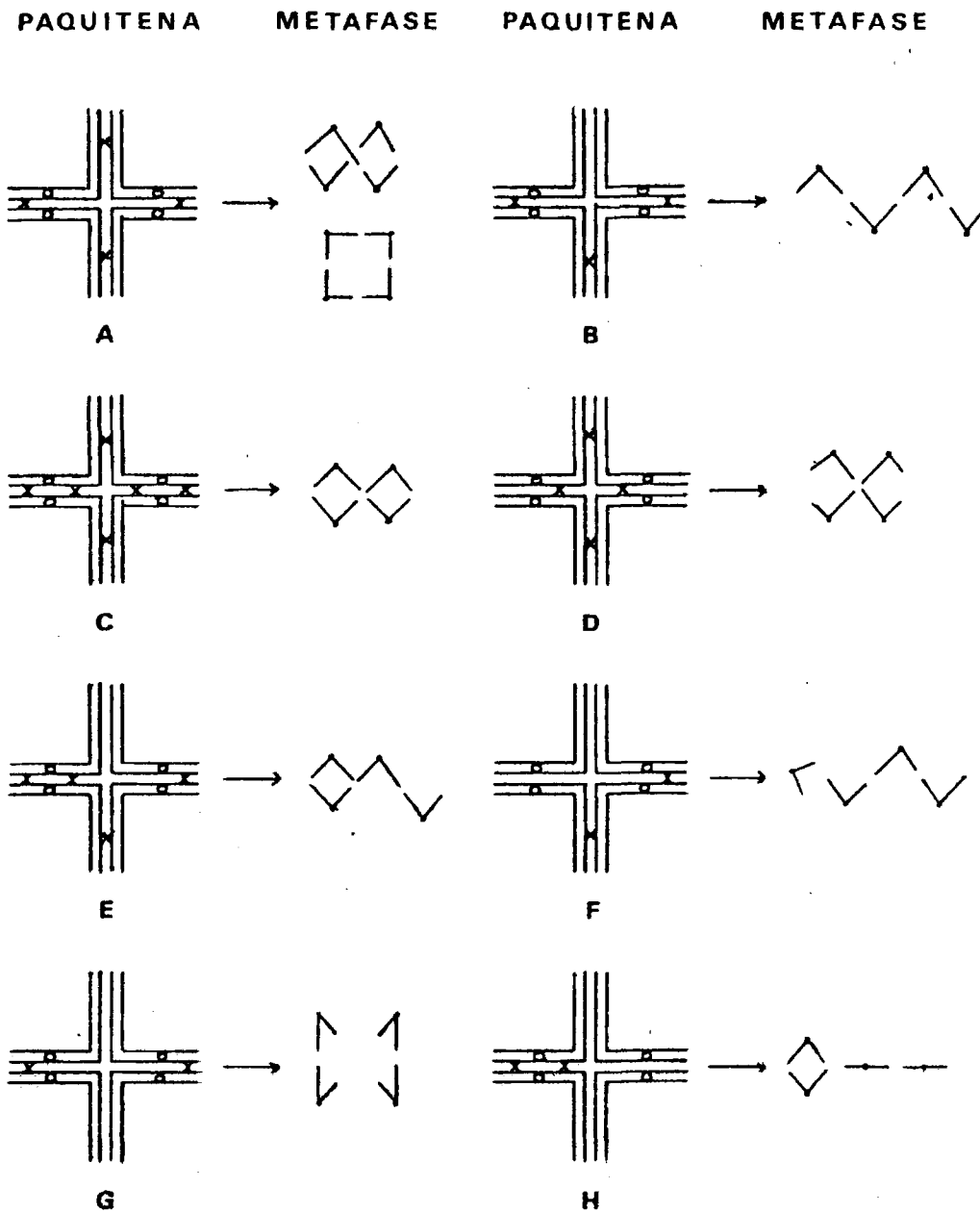
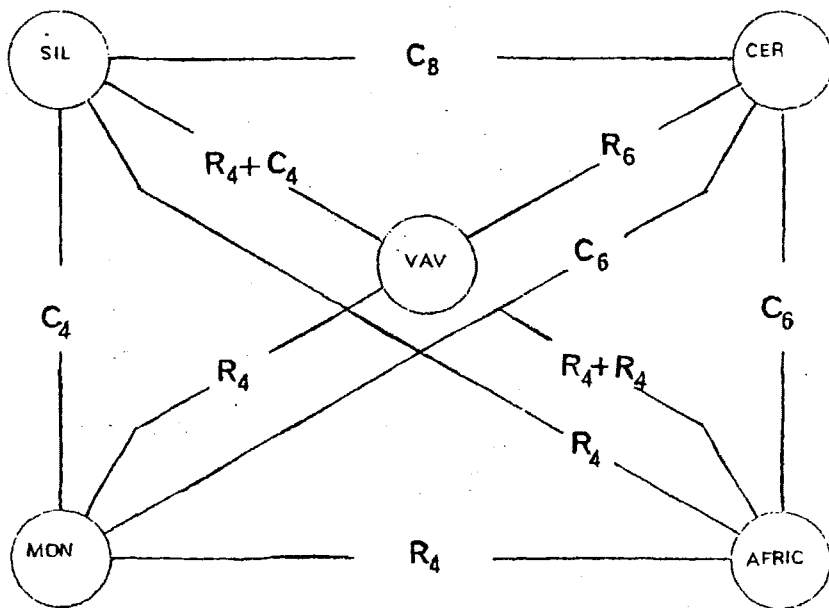


Fig. 2



C_8 — CADENA DE 8 CROMOSOMAS

C_6 — CADENA DE 6 CROMOSOMAS

C_4 — CADENA DE 4 CROMOSOMAS

R_4 — ANILLO DE 4 CROMOSOMAS

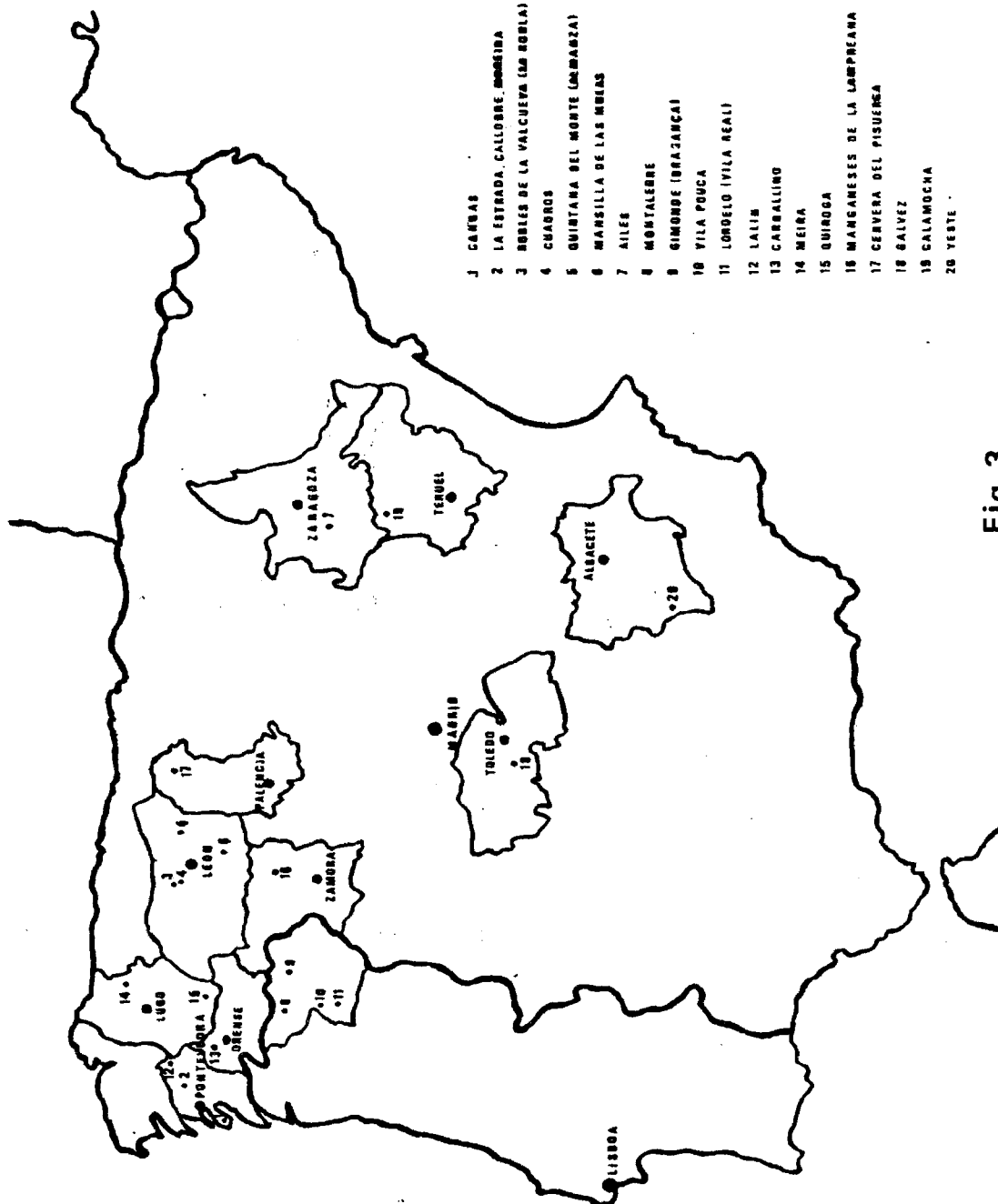
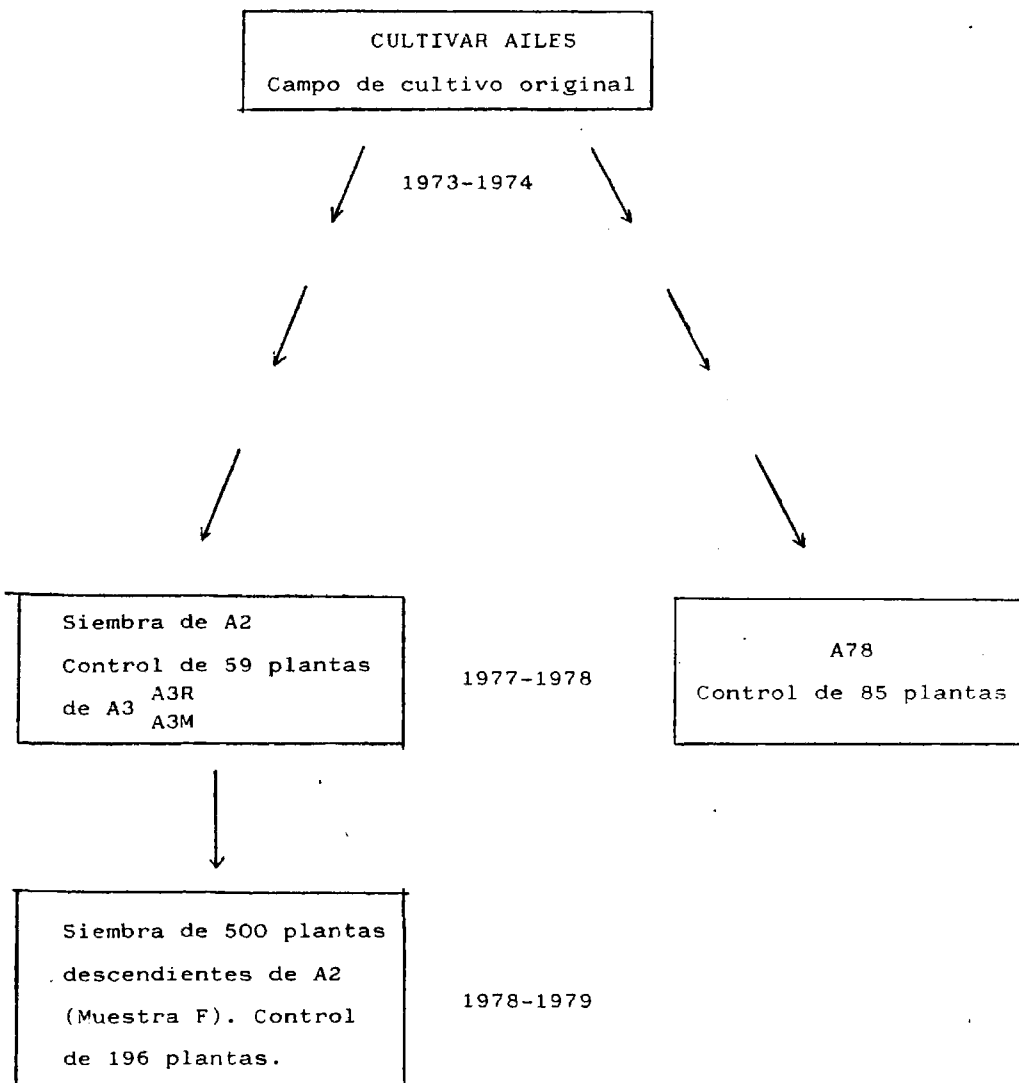


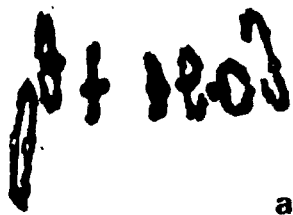
Fig. 3

Figura 4

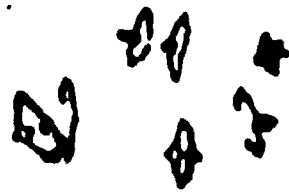


Muestras tomadas de la población mantenida en el laboratorio

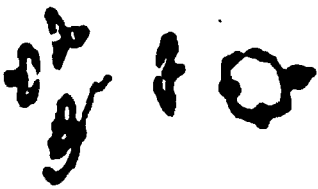
Muestras tomadas de la población original.



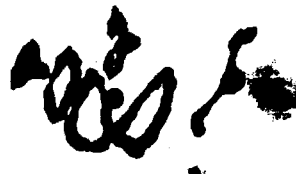
a



b



c



d

FIGURA 5

Distintas Metafases I. a: 7^{II}. b: 1^{IV} (anillo alternado) + 5^{II}.
 c: 1^{IV} (anillo adyacente) + 5^{II}. d: 1^{VI} en anillo + 4^{II}.



a



b



c



d

FIGURA 6

Distintas Metafasas I. a: 1^{VI} en cadena + 4^{II}. b: 1^{VI} en anillo + 1^{IV} en cadena + 2^{II}. c: 1^{VIII} en anillo + 3^{II}. d: 1^{VIII} en cadena + 3^{II}.

66

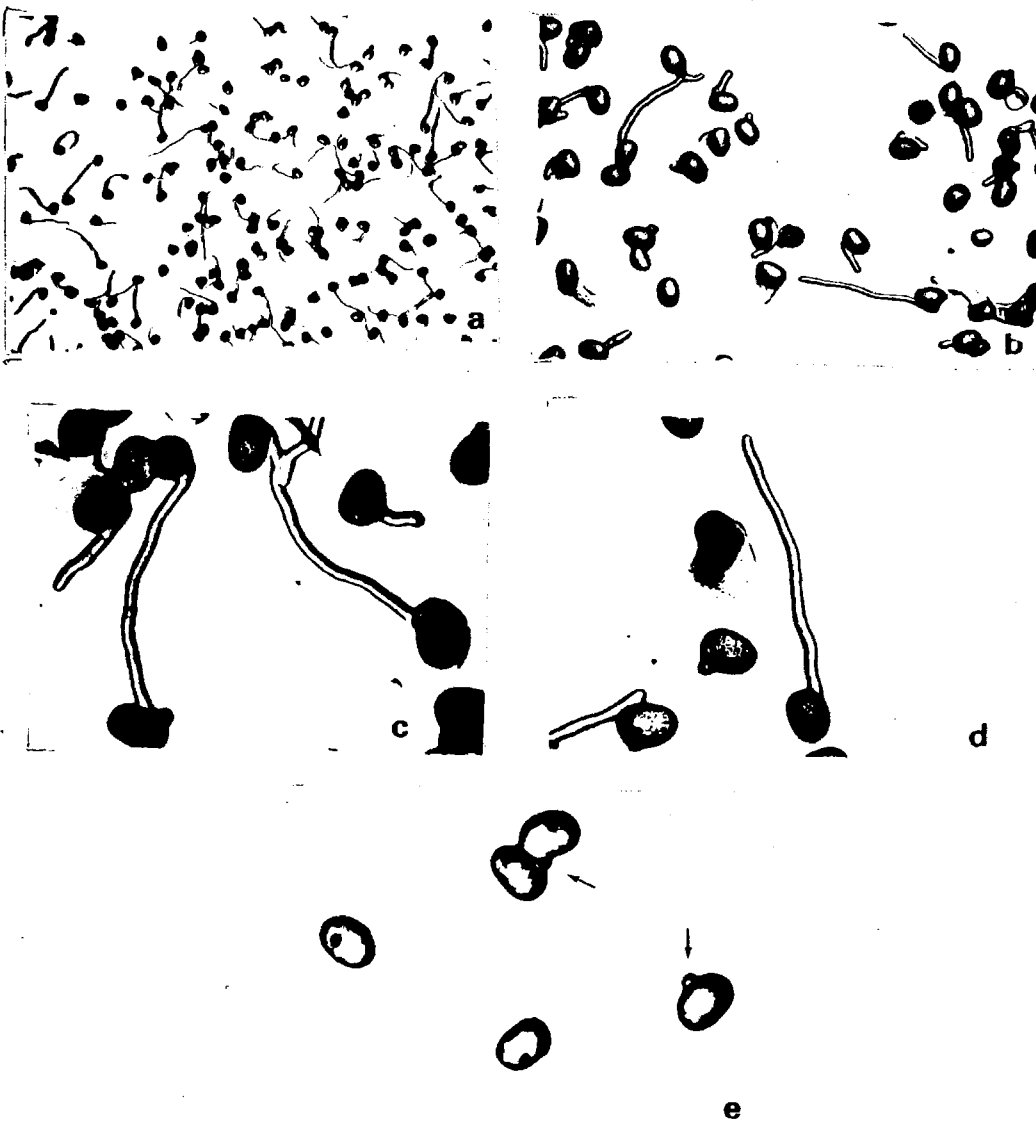


FIGURA 7

Microfotografías de granos de polen en el medio de cultivo. a: 55 aumentos. b: 111 aumentos. c y d: 222 aumentos. e: las flechas indican la iniciación del crecimiento del tubo polínico, 222 aumentos.

FIGURA 8

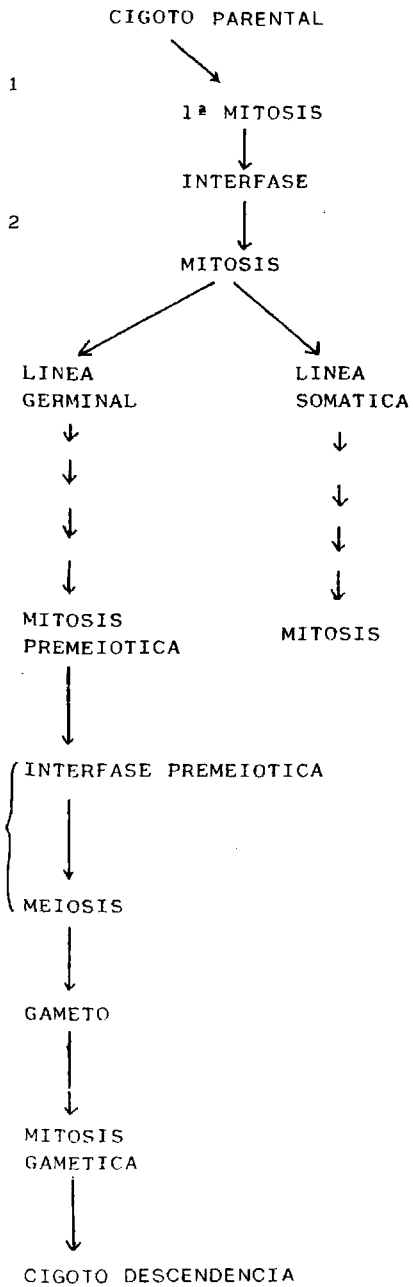
MUTACION en :

1) Todo el individuo heterocigoto
con $1^{IV} + 5^{II}$

2,3,4) Todas las células hijas de
la célula mutante serán
heterocigotas.

5) La célula mutante mostrará
 $1^{IV} + 5^{II}$

6) Mutación a nivel individual
en cada gameto, que llevaría
entonces la ordenación trans-
locada en sus cromatidios.



CICLO DE LA LINEA GERMINAL

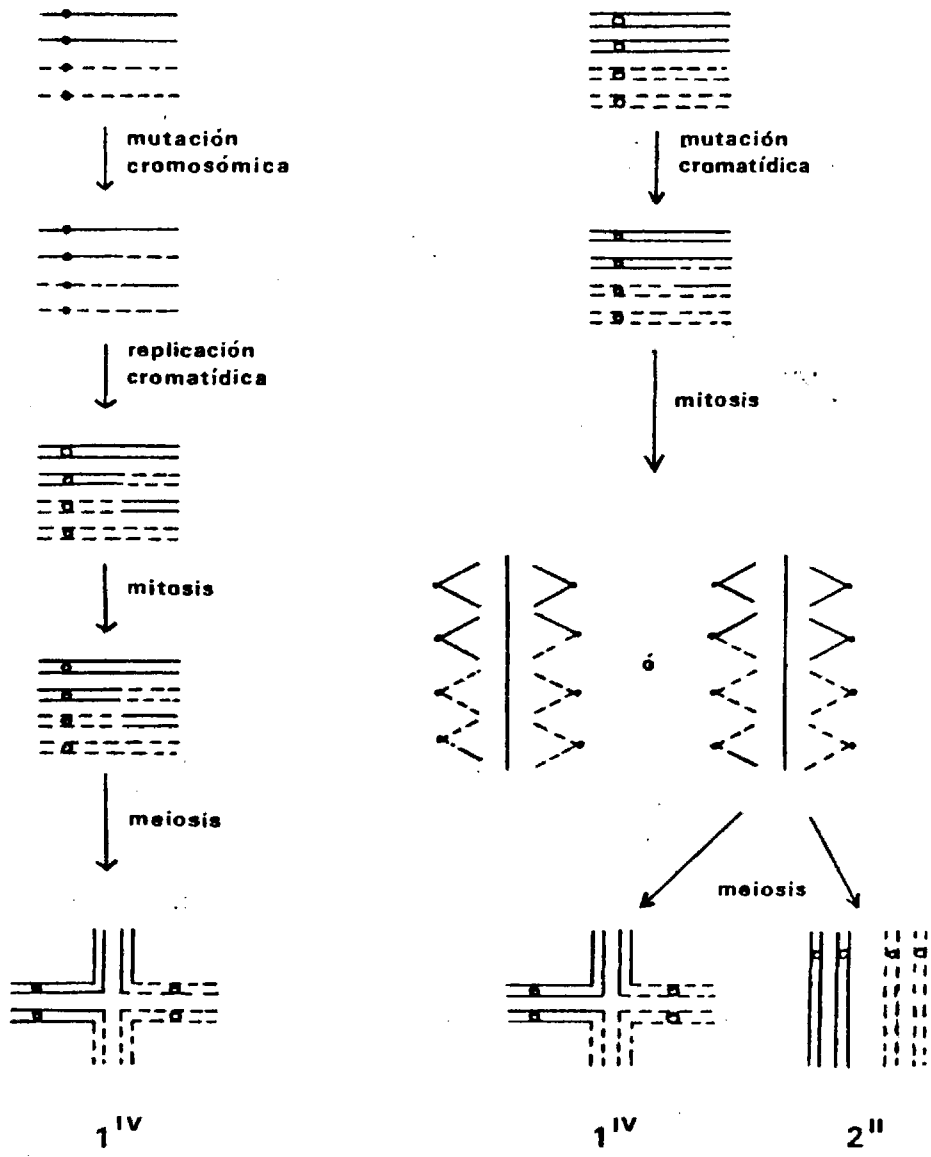


Fig. 9

69

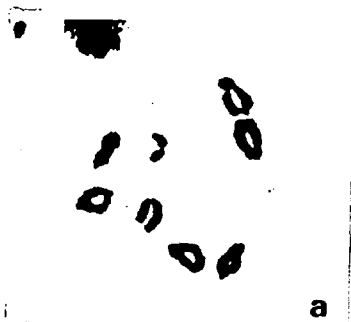
CUADRO 1

ANÁLISIS CITOGENÉTICO DE LOS CULTIVARES ESTUDIADOS EN 1978

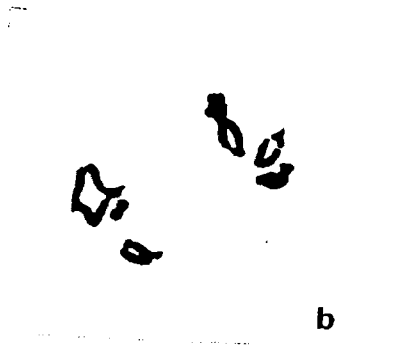
LOCALIDAD	TOTAL PLANTAS	NUMERO CRCOSOMICO			CONFIGURACION MEIOTICA		
		2n=14	2n=16	2n=28	7 II	1 IV + 5 II	8 II
CUADROS	39	16	1	22	14	2 *	1 *
				56,41%		12,5%	2,56%
MANSILLA	47	47	-	-	45	2	-
						4,25%	
QUINTANA	43	43	-	-	41	2	-
						4,65%	
ROBLES	33	33	-	-	33	-	-
CALLOBRE	51	51	-	-	51	-	-
CANGAS	52	52	-	-	52	-	-
LA ESTRADA	101	100	1	-	97	4	1
						3,96 %	0,99%
LALIN	37	37	-	-	37	-	-
MOREIRA	54	54	-	-	54	-	-
GIMONDE	23	22	1	-	22	-	1
							4,35%
LORDELO	22	22	-	-	22	-	-
MONTALEGRE	24	24	-	-	24	-	-
VILA POUCA	24	24	-	-	24	-	-

* ; % referido sólo al total de diploides.

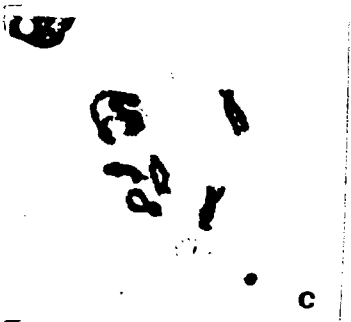
70'



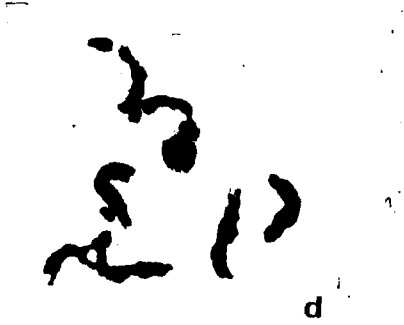
a



b



c



d

FIGURA 10

a: Diplotena, 7^{II} + 1^{II} extra. b: Diplotena, 1^{IV} + 5^{II} + 1^{II} extra.
c: Diplotena, 1^{IV} asociado al nucleolo + 5^{II}. d: Paquitena tardía,
7^{II} (uno de ellos asociado al nucleolo).

71

CUADRO 2

ANALISIS CITOGENETICO DE LOS CULTIVARES ESTUDIADOS EN 1980

LOCALIDAD	TOTAL PLANTAS	NUMERO CROMOSOMICO			CONFIGURACION MEIOTICA		
		2n=14	2n=16	2n=28	7 II	1 IV + 5 II	8 II
YESTE	22	20	2	-	20	-	2 9,09%
CUADROS	51	51	-	-	49	2	- 3,92%
MANSILLA	51	51	-	-	46	5	- 9,80%
QUINTANA	63	62	1	-	62		1 1,59%
MEIRA	64	63	-	1 1,56%	58	6	- 9,52%
QUIROGA	32	-	-	32	-	-	-
CARBALLINO	63	63	-	-	61	2	- 3,17%
CERVERA	50	50	-	-	50	-	-
LA ESTRADA	70	70	-	-	69	1	- 1,43%
CALAMOCHA	61	61	-	-	60	1	- 1,64%
GALVEZ	43	43	-	-	42	1	- 2,33%
MANGANESES	44	43	1	-	42	1	1 2,27% 2,27%

CUADRO 3

ANALISIS CITOGENETICO DEL CULTIVAR AILES

MUESTRA	TOTAL PLANTAS	Nº CROMOSOMICO		7 II	BIVALENTES Y UNIVALENTES	1 VIII II +3	1 VI +1 IV +2 II	1 VI +4 II	1 IV +5 II	% HETEROCIGOTOS
		2n=14	2n=16							
A3R	59	59	-	48	-	-	-	-	11	18,64
A78	85	85	-	70	-	-	-	-	15	17,65
F	196	195	1	165	1	1	1	1	27	15,38
			0,51%		0,51%	0,51%	0,51%	0,51%	13,78%	
TOTAL	340	339	1	283	1	1	1	1	53	16,52
			0,29%		0,29%	0,29%	0,29%	0,29%	15,63%	

At

73

CUADRO 4

MUESTRA		HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	TOTAL
A3R	Obs.	48	11	59
	Esp.	49,25	9,75	
A78	Obs.	70	15	85
	Esp.	70,56	14,04	
F	Obs.	165	30	195
	Esp.	162,79	32,21	
TOTAL	Obs.	283	56	339
	Esp.	283	56	

χ^2 heterogeneidad $_{2g.1.} = 0,443703$ $p \hat{=} 0,80$

CUADRO 5

MUESTRA		HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	TOTAL
A3R	Obs.	48	11	59
	Esp.	47,20	11,80	
A78	Obs.	70	15	85
	Esp.	68	17	
F	Obs.	165	30	195
	Esp.	156	39	
TCTAL	Obs.	283	56	339
	Esp.	271,20	67,80	

χ^2 heterogeneidad $_{2g.1.} = 0,390959$ $0,80 < p < 0,90$

CULTIVARES DE 1978.

PLANTAS	CELULAS CONFIGURA CION CRI- TICA	CUADRIVA LENTES EN ANILLO	ANILLOS ALTERNA DOS	CUADRIVA LENTES EN CADENA	CADENAS ALTERNA- DAS	TOTAL CUADRIVA LENTES- ALTERNA.	ASOCIA- CION AL NUCLEOLO	X Q/cel	TOTAL CELULAS
LCI-25	94 94%	82 87,23%	64 78,05%	12 12,77%	11 91,67%	75 79,79%	-	13,36	100
LCI-28	70 95,89%	55 78,57%	27 49,09%	15 21,43%	13 86,67%	40 57,14%	-	13,00	73
LMI-39	99 99%	97 97,98%	52 53,61%	2 2,02%	1 50%	53 53,54%	SI	13,84	100
LMI-43	-	-	-	-	-	-	NO	-	-
LQI-13	61 96,83%	54 88,52%	36 66,67%	7 11,48%	7 100%	43 70,46%	NO	13,38	63
LQI-15	100 100%	91 91%	85 93,41%	9 9%	9 100%	94 94%	NO	13,40	100
GEI-2	85 85%	55 64,71%	47 85,45%	30 35,29%	29 96,67%	76 89,41%	NO	13,46	100
GEI-10	195 97,50%	110 56,41%	59 53,64%	85 43,59%	67 78,82%	126 64,62%	-	13,50	200
GEI-27	100 100%	73 73%	41 56,16%	27 27%	20 74,07%	61 61%	-	13,66	100
GEI-93	-	-	-	-	-	-	NO	-	-
TOTAL	804 96,17%	617 76,74	411 66,61	187 23,26	157 83,96	568 70,65		13,45	836

nt

CUADRO 6

ANALISIS CITOGENETICO EN MEIOSIS DE LOS HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES PERTENECIENTES A LOS CULTIVARES DE 1980

PLANTA	CELULAS CONFIRMACION CRITICA		CUADRIVALENTES EN ANILLO		ANILLOS ALTERNADOS		CUADRIVALENTES EN CADENA		CADENAS ALTERNADAS		TOTAL CUADRIVALENTES		ASOCIACION AL NUCLEOLO	XQ/cel.
	Abs	%	Abs	%	Abs	%	Abs	%	Abs	%	Abs	%		
LCII-14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	NO	-
LCII-37	27	61,36	6	40	3	50	9	60	8	88,89	11	73,33	NO	12,52
LMII-6	41	82	19	46,34	13	68,42	22	53,66	22	100	35	85,37	NO	12,90
LMII-18	49	98	21	48,84	17	80,95	22	51,16	11	50	28	65,12	-	13,22
LM-19	49	98	20	40,82	13	65	29	59,18	25	86,21	38	77,55	SI	13,02
LMII-37	49	98	35	74,47	24	68,57	12	25,53	9	75	33	70,21	NO	13,46
LMII-46	43	86	35	81,40	22	62,86	8	18,60	8	100	30	69,77	NO	13,50
LUMI-8	50	100	49	98	44	89,80	1	2	1	100	45	90	NO	13,34
LUMI-18	47	94	47	100	39	82,98	-	-	-	-	39	82,98	NO	13,78
LUMI-19	47	94	39	82,98	26	66,67	8	17,02	8	100	34	72,34	NO	12,60
LUMI-35	49	98	45	91,84	33	73,33	4	8,16	4	100	37	75,51	NO	13,10
LUMI-36	49	98	47	95,92	42	89,36	2	4,08	1	50	43	87,76	NO	13,88
LUMI-41	48	96	39	81,25	24	61,54	9	18,75	8	88,89	32	66,67	NO	13,78
OI-34	49	98	45	91,84	43	95,56	4	8,16	4	100	47	95,92	NO	13,80
OI-64	50	100	49	98	29	59,18	1	2	-	-	29	58	NO	13,84
GEII-23	23	46	-	-	-	-	23	100	20	86,96	20	86,96	-	13,10
TI-22	44	88	12	40	8	66,67	18	60	14	77,78	22	73,33	NO	12,58
TOI-25	48	96	17	36,17	11	64,71	30	63,83	30	100	41	87,23	NO	12,90
ZI-37	49	98	48	97,96	41	85,42	1	2,04	1	100	42	85,71	NO	13,96
TOTAL	811	90,72	573	73,84	432	75,39	203	26,16	174	85,71	606	78,09		13,29

CUADRO 7

76

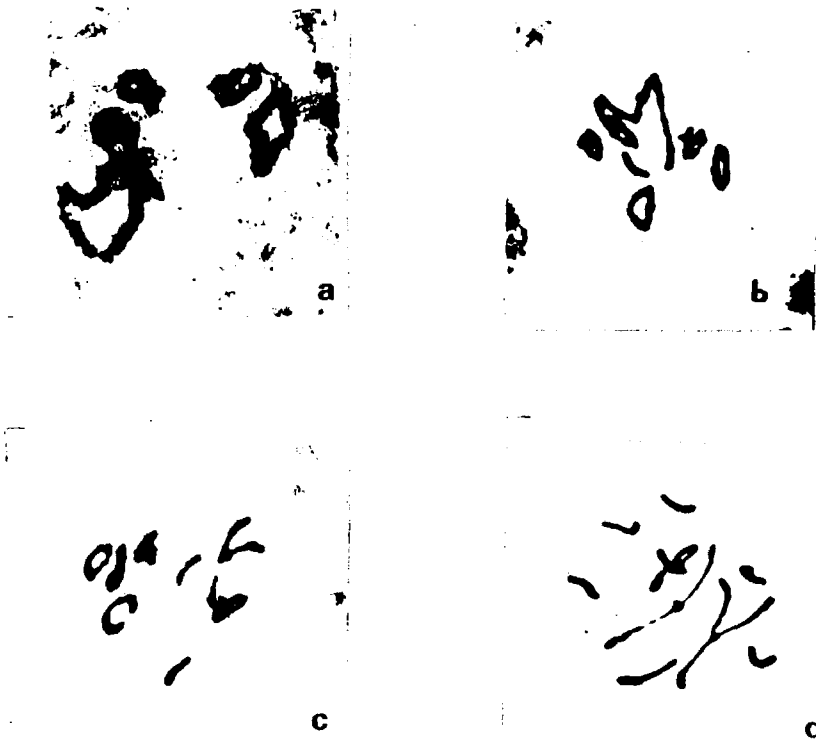


FIGURA 11

a: Diplotena, 1^{VI} asociado al nucleolo + 1^{IV} + 2^{II}. b: Metafase I, 1^V + 5^{II}. c: Metafase I, 1^{III} + 5^{II} + 2^I. d: Metafase I: 1^{II} cerrado + 3^{II} abiertos + 6^I.

77

CUADRO 6

ANÁLISIS CITOGÉNÉTICO EN MEIOSIS DE LOS HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES DE LA MUESTRA F. (50 cel/planta) CV. AILES.

PLANTAS	% cel. configu. crítica	% multiv. en anillo	% anillos alterna dos	% multiv. en cadena	% cadenas alterna das	% multiv. alterna dos	Asoc. al nú. cleolo	XQ/cel.
8	52	80,77	71,43	19,23	80,00	73,08	NO	13,42
10	43	62,96	32,35	37,04	40,00	35,16	el VI	13,12 *
23	96	83,33	75,00	16,67	62,50	72,92	-	13,48
38	98	89,80	56,82	10,20	60,00	57,14	NO	13,82
47	88	86,36	31,58	13,64	83,33	38,64	NO	13,38
59	92	91,30	38,10	8,70	75,00	41,30	NO	13,80
62	100	98,00	63,26	2,00	0,00	62,00	NO	13,56
68	98	93,88	84,78	6,12	66,67	83,67	-	13,60
92	82	90,24	81,08	9,76	100,00	82,93	SI	13,68
101	94	91,49	48,84	8,51	75,00	51,06	NO	13,34
112	96	93,75	75,56	6,25	66,67	75,00	NO	13,18
116	100	98,00	65,31	2,00	100,00	67,34	NO	13,88
130	96	100,00	62,50	0,00	0,00	62,50	SI	13,80
135	98	87,76	76,74	12,24	66,67	75,51	NO	13,30
146	96	93,75	60,00	6,25	100,00	62,50	NO	13,74
231	-	-	-	-	-	-	NO	-
237	98	97,96	47,92	2,04	100,00	48,98	NO	13,88
243	100	90,00	75,56	10,00	60,00	74,00	NO	13,66
245	100	80,00	27,50	20,00	30,00	28,00	SI	13,72
314	-	-	-	-	-	-	NO	-
331	100	68,00	88,23	32,00	93,75	90,00	NO	13,12
344	-	-	-	-	-	-	SI	-
385	94	91,49	34,88	8,51	100,00	40,42	NO	13,66
399	40	90,00	0,00	10,00	50,00	5,00	NO	12,04
415	90	84,44	73,68	15,56	85,71	75,55	NO	13,42
417	98	97,96	39,58	2,04	0,00	38,77	NO	13,82
435	72	74,65	5,66	23,35	16,67	8,45	NO	13,48 **
456	94	93,62	72,73	6,38	66,67	72,34	NO	13,86
\bar{X}	88,56	88,38	55,56	11,54	63,15	57,37		13,51

La configuración crítica es $1^{IV} + 5^{II}$ menos en:

*: Configuración crítica $1^{VI} + 1^{IV} + 2^{II}$. Se cuentan 100 cels./planta.

** : Configuración crítica $1^{VI} + 4^{II}$. Se cuentan 100 cels./planta.

* y **: Los datos que figuran corresponden al exavalente

ALISIS CITOGENETICO EN MI DE LOS HETEROCIGOTOS DEL CV. AILES USADOS PARA EL CRECIMIENTO DEL TUBO POLINICO(50cel./pl)

ANTA	CELULAS CONFIGURACION CRITICA		CUADRIVALENTES EN ANILLO		ANILLOS ALTERNADOS		CUADRIVALENTES EN CADENA		CADENAS ALTERNADAS		TOTAL CUADRIVALENTES ALTERNADOS		XQ/cel.
	Abs	%	Abs	%	Abs	%	Abs	%	Abs	%	Abs	%	
-1	25	50	15	60	10	66,67	10	40	10	100	20	80	13,28
-2	47	94	38	80,85	29	76,32	9	19,15	6	66,67	35	74,47	13,56
1-1	49	98	47	95,92	20	42,55	2	4,08	2	100	22	44,90	13,86
1-2	50	100	46	92	28	60,87	4	8	4	100	32	64	13,46
1	49	98	47	95,92	35	74,47	2	4,08	2	100	37	75,51	13,62
2-1	44	88	28	63,64	21	75	16	36,36	13	81,25	34	77,27	13,02
6-1	47	94	35	74,47	29	82,86	12	25,53	11	91,67	40	85,11	13,34
6-2	49	98	38	79,59	17	43,59	10	20,41	9	90	26	53,06	13,48
7-1	50	100	47	94	19	40,43	3	6	1	33,33	20	40	13,76
7-2	49	98	47	95,92	24	51,06	2	4,08	2	100	26	53,06	13,78
7-3	50	100	48	96	25	52,08	2	4	2	100	27	54	13,86
7-5	49	98	44	89,80	35	79,55	5	10,20	5	100	40	81,63	13,66
5-1	46	92	83	86,46	72	86,75	13	13,54	10	76,92	82	85,42	13,52
5-1	48	96	47	97,92	31	65,96	1	2,08	1	100	32	66,67	13,44
7-1	47	94	90	92,78	77	85,56	7	7,22	7	100	84	86,60	13,68
AL	699	93,2	701	87,73	472	67,33	98	12,27	85	86,73	557	69,71	13,55

st

CUADRO 10

CRUZAMIENTOS ♀ HETEROCIGOTOS AILES (1^{IV} + 5^{II}) × ♂ HOMOCIGOTOS ELBON (7^{II})

PLANTAS	PLANTAS CONTROLADAS	CON 1 ^{IV} + 5 ^{II}		TOTAL PLANTAS HETERO-CIGOTAS	☒ CON DESCENDEN- CIA		Nº GRANOS OBTENIDOS	X Gr/plantas
		Abs	%		Abs	%		
A3-13	7	5	71,43	5	1	20	2	0,4
A3-18	8	5	62,50	5	2	40	8	1,6
A3-20	12	7	58,33	6	3	50	11	1,83
A3-26	7	6	85,71	6	1	16,67	1	0,17
A3-27	3	1	33,33	-	-	-	-	-
A3-28	8	3	37,5	3	3	100	36	12
A3-30	3	3	100	2	2	100	10	5
A3-40	1	0	0	-	-	-	-	-
A3-51	10	4	40	3	3	100	3	1
A3-52	5	0	0	-	-	-	-	-
A3-54	17	7*	41,48	7	4	57,14	7	1
A3-58	3	2	66,67	2	2	100	10	5
TOTAL	84	43	51,19	39	21	53,85	88	2,26

Abs: Valores absolutos

☒: Autofecundados

*: Una planta con 1^{VIII} + 3^{II}

CUADRO 11

DESCENDENCIAS OBTENIDAS POR AUTOFECONDACION A PARTIR DE HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES

PLANTA PAREN-TAL	PLANTAS CONTRO-LADAS	Con 1		PLANTAS AUTOFECONDADAS		PLANTAS CON DESCENDENCIA		TOTAL GRANOS OBTENIDOS							
		Abs	%	HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTO						
E-13	2	-	-	2	100	-	-	1	50	-	-	1	100	-	-
E-18	5	2	40	3	60	2	40	2	66,67	1	50	6	60	4	40
E-20	9	4	44,44	5	55,56	4	44,44	3	60	1	25	196	90,74	20	9,26
E-26	1	1	100	-	-	1	100	-	-	-	-	-	-	-	-
E-28	26	17*	65,38	9	50	9	50	9	100	8	88,89	310	58,05	224	41,95
E-30	3	2	66,67	1	33,33	2	66,67	1	100	2	100	1	20	4	80
E-51	5	2	40	3	60	2	40	3	100	-	-	21	100	-	-
E-54	6	2	33,33	4	66,67	2	33,33	4	100	1	50	63	59,43	43	40,57
E-58	5	4	80	1	25	3	75	1	100	1	33,33	3	42,86	4	57,14
GEI-27	7	5	71,43	2	28,57	5	71,43	1	50	4	80	2	7,14	26	92,86
A3R-8	5	3	60	2	40	3	60	1	50	2	66,67	4	14,81	23	85,19
A3R-16	1	-	-	1	100	-	-	1	100	-	-	3	100	-	-
A3M-38	1	1	100	-	-	1	100	-	-	-	-	-	-	-	-
A3M-61	1	1	100	-	-	1	100	-	-	-	-	-	-	-	-
A78-4	3	2	66,67	1	33,33	2	66,67	1	100	1	50	1	50	1	50
A78-79	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TOTAL	81	45	55,56	34	47,89	37	52,11	28	82,35	21	56,76	611	63,65	49	36,35

Abs : Valores absolutos

* : Una planta con 1^V + 5^{II}

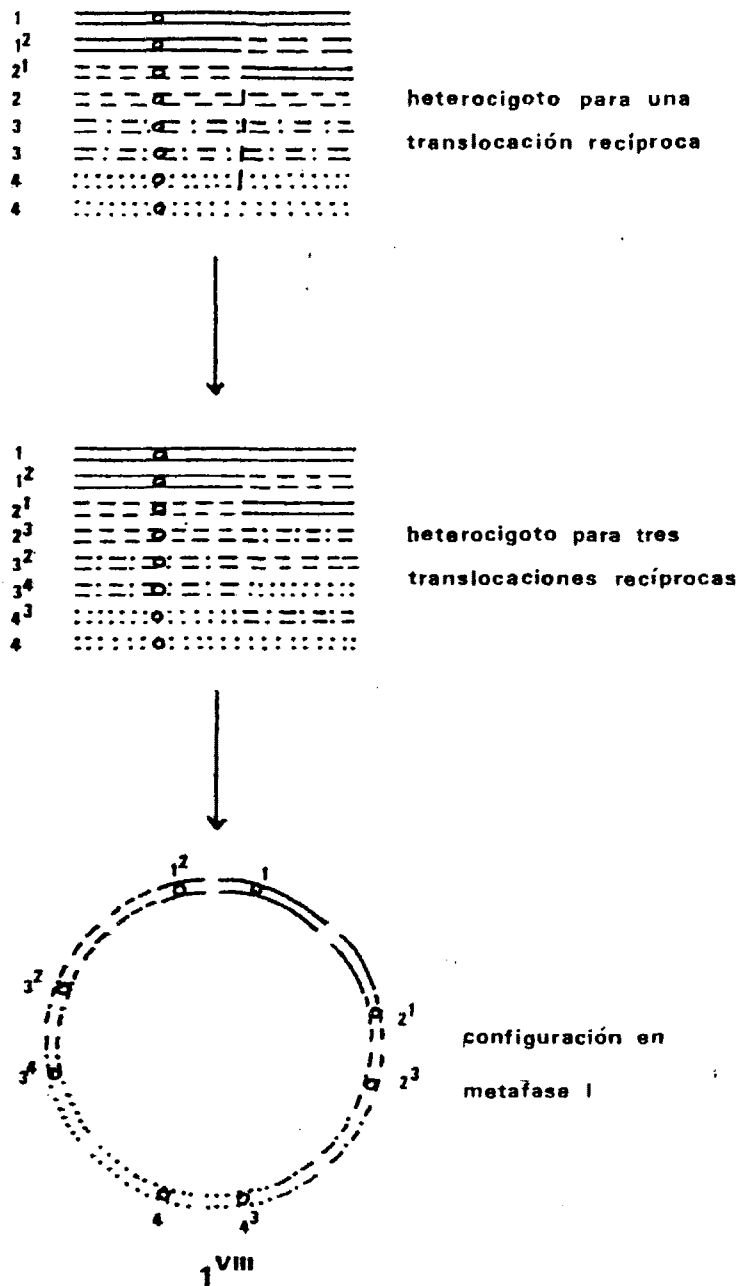
81

CUADRO 12

DESCENDENCIAS OBTENIDAS EN POLINIZACION LIBRE DE PLANTAS HETEROCIGOTICAS DEL CULTIVAR AILES

PLANTA MADRE	HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	% HETEROCIGOTOS	TOTAL PLANTAS
F-8	4	5	55,56	9
F-10	1	5	83,33	6
F-23	3	3	50	6
F-38	6	1	14,29	7
F-47	1	0	0	1
F-62	4	3	42,86	7
F-68	2	2	50	4
F-92	4	4	50	8
F-101	4	3	42,86	7
F-111	0	1	100	1
F-112	4	5	55,56	9
F-116	4	1	20	5
F-130	2	0	0	2
F-135	0	2	100	2
F-146	2	4	66,67	6
F-237	6	11	64,71	17
F-244	2	3	60	5
F-245	4	5	55,56	9
F-314	1	0	0	1
F-344	1	2	66,67	3
F-385	2	2	50	4
F-399	1	2	66,67	3
F-415	4	4	50	8
F-417	2	1	33,33	3
F-435	3	1	25	4
F-456	4	3	42,86	7
TOTAL	71	73	50,69	144

FORMACION DE UN HET. PARA 3 TRANS. RECIPROCAS A PARTIR DE UN HET. PARA 1 TRANS. RECIPROCA



CUADRO 13

ANALISIS CITOGENETICO EN METAFASE IGENERACION PARENTAL DE LAS PLANTAS ME.

<u>PLANTAS</u>	<u>XBC/cel.</u>	<u>XBA/cel.</u>	<u>XPUniv/cel.</u>	<u>XQ/cel.</u>
A3M-18	5,92	1,08	0	12,92
A3M-31	6,58	0,42	0	13,58
A3M-63	6,2	0,8	0	13,2
A3R-10	6,52	0,48	0	13,88
A3R-14	6,88	0,12	0	13,88
A3R-17	6,62	0,36	0,02	13,6
A3R-18	6,46	0,52	0,02	13,44
A3R-19	6,34	0,64	0,02	13,32
A3R-21	6,46	0,52	0,02	13,44
A78-25	6,64	0,36	0	13,36
A78-30	6,72	0,26	0,02	13,7
A78-32	6,2	0,8	0	13,2
A78-34	6,88	0,12	0	13,88
A78-47	6,78	0,22	0	13,78
A78-71	6,74	0,26	0	13,74
A78-75	6,48	0,52	0	13,48
A78-84	6,82	0,18	0	13,82
A78-87	6,82	0,18	0	13,82
A78-94	6,64	0,36	0	13,64
TOTAL	124,7	8,2	0,1	257,68
\bar{X}	6,563	0,432	0,005	13,56

* Se cuentan 50 células por planta

BC: Bivalentes cerrados

BA: Bivalentes abiertos

PUniv.: Pares de univalentes

CUADRO 14

ANALISIS CITOGENETICO EN METAFASE I

1ª GENERACION DE AUTOFECONDACION. PLANTAS ME

Planta	$\bar{X}_{BC}/\text{cel.}$	$\bar{X}_{BA}/\text{cel.}$	$\bar{X}_{PUniv.}/\text{cel.}$	$\bar{X}_Q/\text{cel.}$
13	2,40	2,94	1,66	7,84
14	6,58	0,42	0	13,58
15	4,78	2,14	0,08	11,70
28	6,74	0,26	0	13,74
31	5,54	1,46	0	12,54
33	5,48	1,52	0	12,48
34	6,22	0,78	0	13,22
40	6,28	0,72	0	13,28
43	6,02	0,98	0	13,02
44	2,44	3,60	0,96	8,48
46	6,22	0,78	0	13,22
48	6,48	0,50	0,02	13,46
49	6,60	0,40	0	13,60
50	5,18	1,72	0,10	12,08
51	5,26	1,62	0,12	12,14
53	5,38	1,24	0,38	12,00
56	5,94	0,96	0,10	12,48
57	5,68	1,40	0,02	12,56
62	5,14	1,38	0,48	11,66
69	5,24	1,26	0,50	11,74
70	4,92	1,48	0,60	11,32
78	4,40	2,42	0,18	11,22
84	2,76	3,10	1,14	8,62
88	5,94	1,04	0,02	12,88
91	0,80	3,12	3,08	4,72
93	4,92	2,00	0,08	11,84
111	5,30	1,50	0,20	12,10
116	4,52	2,00	0,48	11,04
119	4,12	2,48	0,40	10,72
131	6,18	0,76	0,06	13,21
TOTAL	153,46	45,93	10,66	352,49
\bar{X}	5,12	1,53	0,35	11,75

Se cuentan 50 células por planta

BC: Bivalentes cerrados

BA: Bivalentes abiertos

PUniv.: Pares de univalentes

CUADRO 15

ANALISIS CITOGENETICO EN METAFASE I
2ª GENERACION DE AUTOFECUNDACION. PLANTAS MIT.

PLANTA	\bar{X} BC/cel.	\bar{X} BA/cel.	\bar{X} PUniv./cel.	\bar{X} Q/cel.
2	5,46	1,52	0,02	12,44
5	6,04	0,94	0,02	13,02
9	1,60	3,46	1,94	6,66
12	5,78	1,14	0,08	12,70
16	0,56	2,94	3,50	4,06
19	5,60	1,40	0	12,60
22	6,62	0,38	0	13,62
26	6,22	0,76	0,02	13,20
81	6,10	0,90	0	13,10
93	5,02	1,76	0,22	11,82
97	5,98	0,94	0,08	12,90
99	5,78	1,08	0,14	12,64
102	5,26	1,62	0,12	12,14
106	5,42	1,46	0,12	12,30
111	5,16	1,50	0,34	11,84
130	0,20	2,20	4,60	2,60
135	5,90	0,78	0,32	12,58
136	5,86	1,06	0,08	12,78
137	5,88	1,12	0	12,88
139	4,46	2,08	0,46	11,00
143	5,60	1,30	0,10	12,50
144	3,76	3,08	0,16	10,74
TOTAL	108,26	33,42	12,32	250,12
\bar{X}	4,92	1,52	0,56	11,37

BC= Bivalentes cerrados

BA= Bivalentes abiertos

P Univ.= Pares de univalentes

Se cuentan 50 cels./planta

CUACRO 16

ANALISIS CITOGENETICO EN METAFASE IPLANTAS HOMOCIGOTICAS DE LA MUESTRA F

<u>Planta</u>	<u>XBC/cel</u>	<u>XBA/cel</u>	<u>XRUniv/cel</u>	<u>XQ/cel</u>
2	6,34	0,64	0,02	13,32
5	6,66	0,34	-	13,66
15	6,18	0,82	-	13,18
26	6,56	0,44	-	13,56
33	6,26	0,74	-	13,26
40	6,26	0,74	-	13,26
80	6,6	0,38	0,02	13,58
104	6,6	0,4	-	13,6
118	6,62	0,38	-	13,62
154	6,26	0,7	0,04	13,22
165	6,48	0,52	-	13,48
190	6,22	0,78	-	13,22
200	6,58	0,42	-	13,58
207	6,6	0,4	-	13,6
215	6,5	0,5	-	13,5
313	6,74	0,26	-	13,74
330	6,52	0,48	-	13,52
350	6,34	0,66	-	13,34
356	6,46	0,54	-	13,46
368	6,54	0,46	-	13,54
369	6,4	0,6	-	13,4
373	5,34	1,58	0,08	12,26
433	6	0,98	0,02	12,98
441	6,84	0,16	-	13,84
465	6,7	0,3	-	13,7
480	6,84	0,16	-	13,84
<hr/>				
TOTAL	167,44	14,38	0,18	349,26
\bar{x}	6,440	0,553	0,007	13,43

* Se cuentan 50 células por planta

BC: Bivalentes cerrados

BA: Bivalentes abiertos

PUniv.: Pares de univalentes

AUOFECUNDACION DE HOMOCIGOTOS Y HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES DEL CULTIVAR AILES

MUESTRA	PLANTAS AUOFECUNDADAS				PLANTAS CONDESCENDENCIA				TOTAL GRANOS OBTENIDOS			
	HOMOCIGOTOS		HETEROCIGOTOS		HOMOCIGOTOS		HETEROCIGOTOS		HOMOCIGOTOS		HETEROCIGOTOS	
	Abs	%	Abs	%	Abs	%	Abs	%	Abs	%	Abs	%
A3M	18	78,26	5	21,74	7	38,89	2	40	21	91,30	2	8,7
A3R	27	87,10	4	12,90	23	85,19	4	100	200	93,90	13	6,1
A78	60	81,08	14	18,92	24	40	5	35,71	81	92,05	7	7,95
MT	29	87,88	4	12,12	6	20,69	1	16,67	16	94,12	1	5,88
ME	22	91,67	2	8,33	9	40,91	2	100	129	60	86	40
F	21	100	-	-	11	52,38	-	-	21	100	-	-
MI I	26	96,30	1	3,7	16	61,54	-	-	233	100	-	-
FI	10	100	-	-	4	40	-	-	11	100	-	-
TOTAL	213	87,67	30	12,33	100	46,95	14	46,67	712	86,72	109	13,28

18

CUADRO 17

CUADRO 18

DESCENDENCIAS OBTENIDAS POR AUTOFECONDACION DE HOMOCIGOTOS DEL CV. AILESPlantas de la
generación
parental.Plantas de la 1ª
generación de autofecundación.

HOMOCIGOTAS	HOMOCIGOTAS	HETEROCIGOTAS
A3M-18	2	-
A3M-31	1	-
A3M-46	-	1
A3M-62	2	-
A3M-63	1	-
A3M-66	4	-
A3R-10	3	1
A3R-14	2	1
A3R-15	6	-
A3R-17	4	-
A3R-18	2	-
A3R-19	1	-
A3R-20	1	-
A3R-21	12	-
A78-3	5	-
A78-20	1	-
A78-25	2	-
A78-30	13	2
A78-32	2	-
A78-33	-	1
A78-34	2	-
A78-42	1	-
A78-43	1	-
A78-47	3	-
A78-52	3	-
A78-62	1	-
A78-69	1	-
A78-71	4	-
A78-75	1	2
A78-84	1	-
A78-85	2	-
A78-87	5	-
A78-94	1	-

CUADRO 19

COMPONENTES DE LA EFICACIA BIOLÓGICA: AHIJAMIENTO EFICAZ; TOTAL FLORES/PL.
X FLORES/ESPIGA.

HOMOCIGOTOS

PLANTA	TOTAL HIJUELOS	AHIJAMIENTO EFICAZ		NUMERO DE FLORES	
		Abs.	%	TOTAL	X FLORES/ESPIGA
F-2	22	22	100	1400	63,64
F-5	24	19	79,17	1028	54,10
F-15	43	42	97,68	2532	60,28
F-26	51	39	76,47	2780	71,28
F-33	10	10	100	572	57,20
F-40	15	14	93,33	740	58,86
F-63	15	15	100	892	59,47
F-80	40	40	100	2952	73,80
F-104	12	12	100	844	70,33
F-118	44	42	95,45	2806	66,81
F-119	11	11	100	796	72,36
F-154	10	10	100	676	67,60
F-165	9	9	100	576	64,00
F-188	10	10	100	564	56,40
F-190	24	24	100	1664	69,33
F-200	17	16	94,12	1024	64,00
F-207	9	9	100	572	63,55
F-215	32	32	100	1860	58,12
F-232	8	8	100	492	61,50
F-313	18	18	100	1148	63,78
F-330	29	28	96,55	1716	61,28
F-350	30	30	100	2024	67,47
-356	31	31	100	2048	66,06
-368	6	6	100	476	79,33
-369	8	7	87,50	440	62,86
-373	48	48	100	3248	67,67
-433	22	22	100	1368	62,18
-441	51	51	100	3412	66,90
-465	27	23	85,18	1404	61,04
-480	25	24	96,00	1328	55,33
TOTAL	701	672		43382	
X	23,37	22,40	95,86	1446,07	64,56

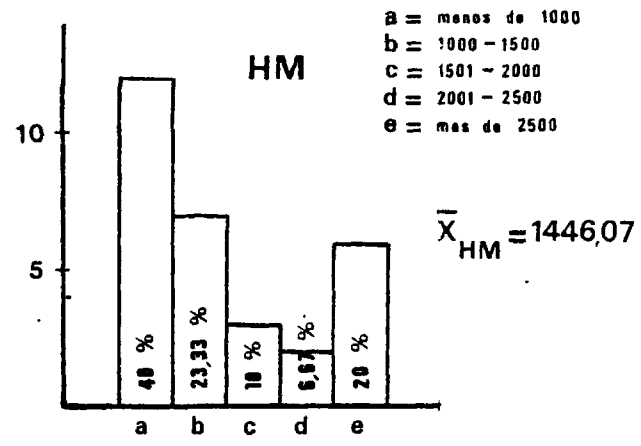
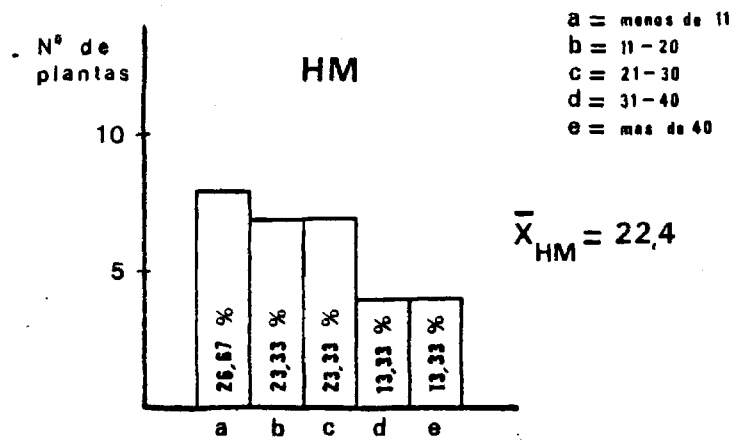
90

CUADRO 20

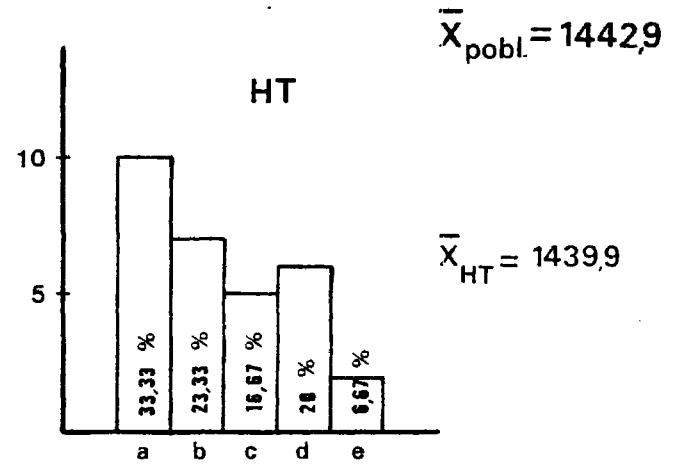
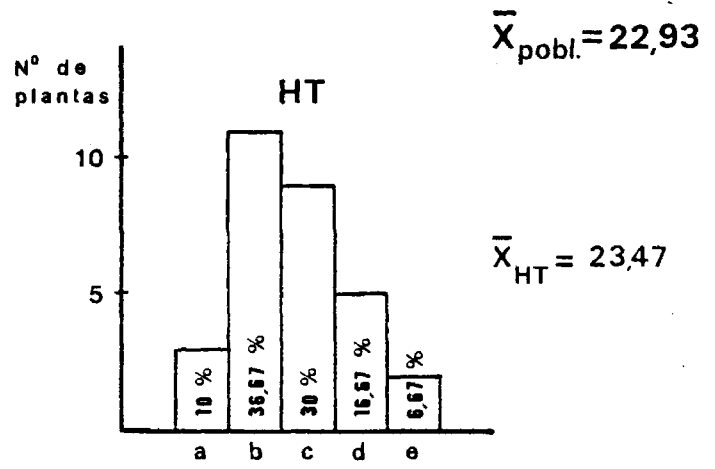
COMPONENTES DE LA EFICACIA BIOLÓGICA: AHIJAMIENTO EFICAZ; TOTAL FL./PL.
X FLORES/ESPIGA.

HETEROCIGOTOS

PLANTA	TOTAL HIJUELOS	AHIJAMIENTO EFICAZ		NUMERO DE FLORES	
		Abs.	%	TOTAL	X FLORES/ESPIGA
F-8	15	14	93,33	800	57,14
F-10	19	16	84,21	891	55,69
F-23	16	16	100	980	61,25
F-38	53	49	92,45	2708	55,26
F-47	24	24	100	1300	54,17
F-59	18	17	94,44	842	49,53
F-62	30	30	100	1696	56,53
F-68	19	19	100	1080	56,84
F-92	41	41	100	2444	59,61
F-101	30	30	100	1664	55,47
F-111	8	8	100	512	64,00
F-112	14	13	92,86	684	52,61
F-116	20	20	100	1688	84,40
F-130	8	7	87,50	460	65,71
F-135	19	19	100	1040	54,74
F-146	24	23	95,83	1540	66,96
F-231	13	12	92,31	704	58,67
F-237	22	21	95,45	1116	53,14
F-243	36	35	97,22	2384	68,11
F-244	37	37	100	2816	76,11
F-245	10	10	100	456	45,60
F-314	24	22	91,67	1320	60,00
F-331	29	28	96,55	2372	84,71
F-344	36	34	94,44	1924	56,59
F-385	42	40	95,24	2196	54,90
F-399	16	16	100	1044	65,25
F-415	11	11	100	808	73,45
F-417	37	36	97,30	2196	61,00
F-435	26	26	100	1436	55,23
F-456	30	30	100	2096	69,87
TOTAL	727	704		43197	
\bar{x}	24,23	23,47	96,84	1439,90	61,36



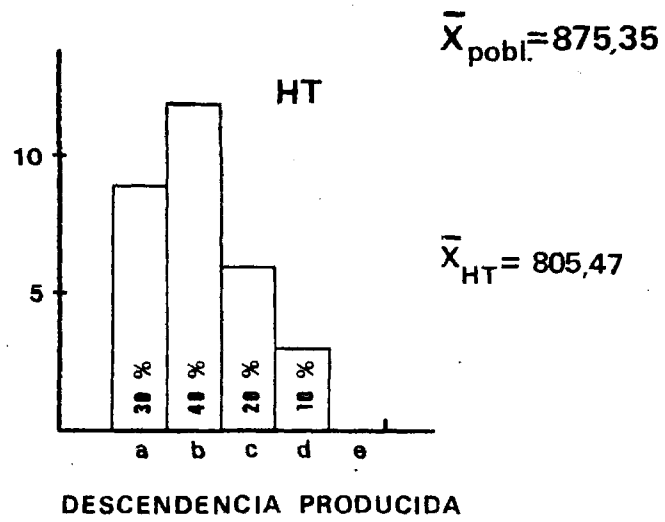
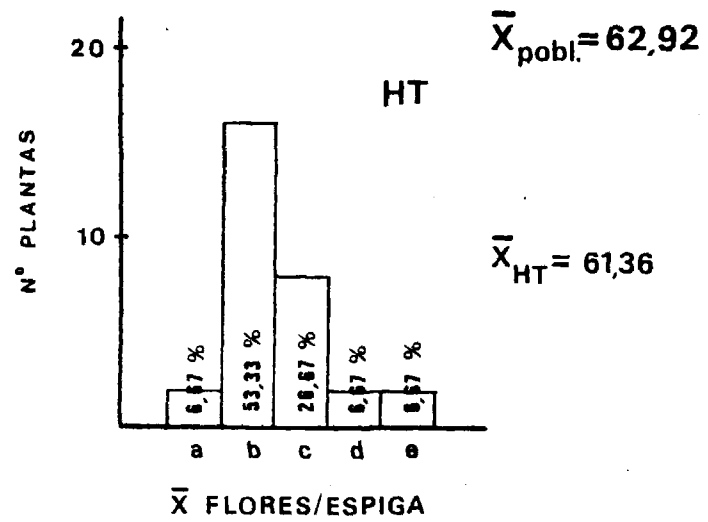
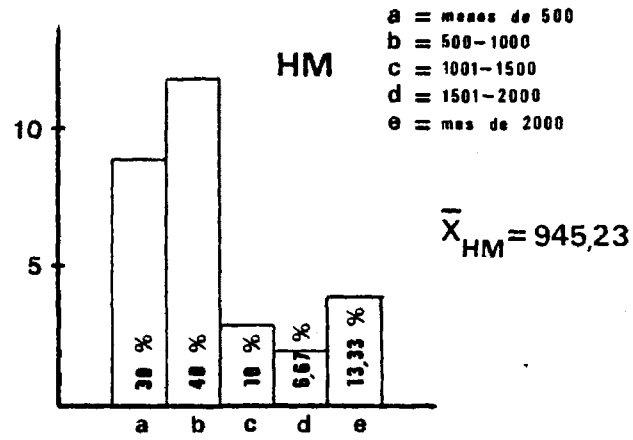
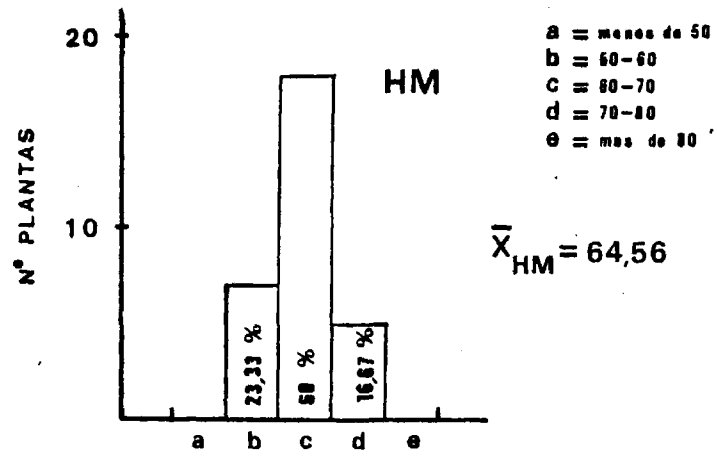
10



AHIJAMIENTO EFICAZ

TOTAL FLORES/PLANTA

Fig 13



106

CUADRO 21

AHIJAMIENTO EFICAZ

\bar{X} población = 22,93; $\bar{X}_{HM} = 22,4$; $\bar{X}_{HT} = 23,47$

CLASES	HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	TOTAL
Hasta 23			
Obs	18	17	35
Esp	17,499	17,499	
Mas de 23			
Obs	12	13	25
Esp.	12,501	12,501	
TOTAL	30	30	60

χ^2 (n-1) (r-1) g. de l. = 0.0685
 $0,70 < p < 0,80$

94

CUADRO 22

TOTAL DE FLORES POR PLANTA

\bar{x} población = 1442,98; \bar{x}_{HM} = 1446,07; \bar{x}_{HT} = 1439,9

CLASES	HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	TOTAL
Obs. Hasta 1443	19	17	36
Esp.	18	18	
Obs. Mas de 1443	11	13	24
Esp.	12	12	
TOTAL	30	30	60

χ^2 1 g.l. = 0,2777 0.50 < p < 0.70

95

CUADRO 23

\bar{X} DE FLORES POR ESPIGA

\bar{X} población = 62,92; \bar{X}_{HM} = 64,56; \bar{X}_{HT} = 61,36

CLASES		HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	TOTAL
Hasta 63	Obs.	13	20	33
	Esp.	16,5	16,5	
Mas de 63	Obs.	17	10	27
	Esp.	13,5	13,5	
TOTAL		30	30	60

χ^2 1 g.l. = 3,2996 0,05 < p < 0,10

PRUEBA t

$t_{5\% \text{ g.l.}}$ = 1,558 0,10 < p < 0,30

CUADRO 24

COMPONENTES DE LA EFICACIA BIOLÓGICA: DESCENDENCIA PRODUCIDA; \bar{X} GR./ESP.
VIABILIDAD DE LA DESCENDENCIA

HOMOCIGOTOS

PLANTA	DESCENDENCIA PRODUCIDA	\bar{X} GRANOS POR ESPIGA	VIABILIDAD DESCENDENCIA (Sobre 100)	DESCENDENCIA VIABLE
F-2	930	42,27	100	930
F-5	542	28,53	98	531,16
F-15	1528	36,38	99	1512,72
F-26	1419	36,38	100	1419
F-33	385	38,5	99	381,15
F-40	433	30,93	100	433
F-63	726	48,4	100	726
F-80	2147	53,67	98	2104,06
F-104	577	48,08	100	577
F-118	2203	52,45	98	2158,94
F-119	607	55,18	100	607
F-154	446	44,6	99	441,54
F-165	392	43,55	99	388,08
F-188	360	36,0	99	356,4
F-190	920	38,33	97	892,4
F-200	650	40,62	98	637
F-207	426	47,33	100	426
F-215	1232	38,5	99	1219,68
F-232	328	41,0	100	328
F-313	910	50,55	100	910
F-330	510	17,89	100	501
F-350	1908	63,6	100	1908
F-356	1163	37,52	100	1163
F-368	430	71,67	99	425,7
F-369	303	43,28	100	303
F-373	2413	50,27	100	2413
F-433	661	30,04	100	661
F-441	2388	46,82	98	2340,24
F-465	753	32,74	100	753
F-480	676	28,17	97	655,72
TOTAL	28357		2977	28102,79
\bar{X}	945,23	42,20	99,23	936,76

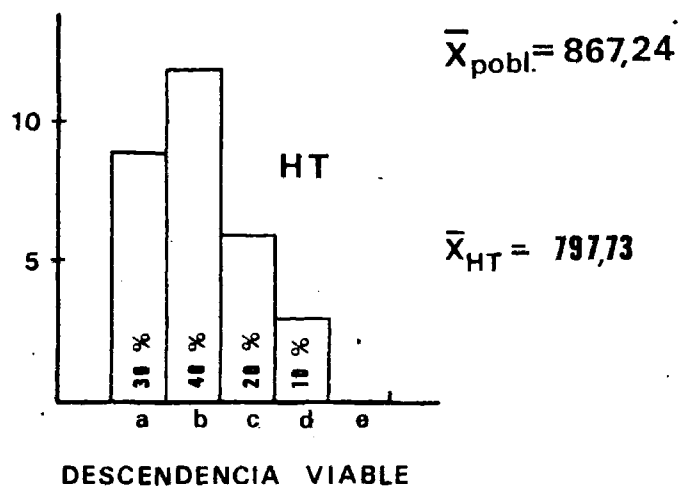
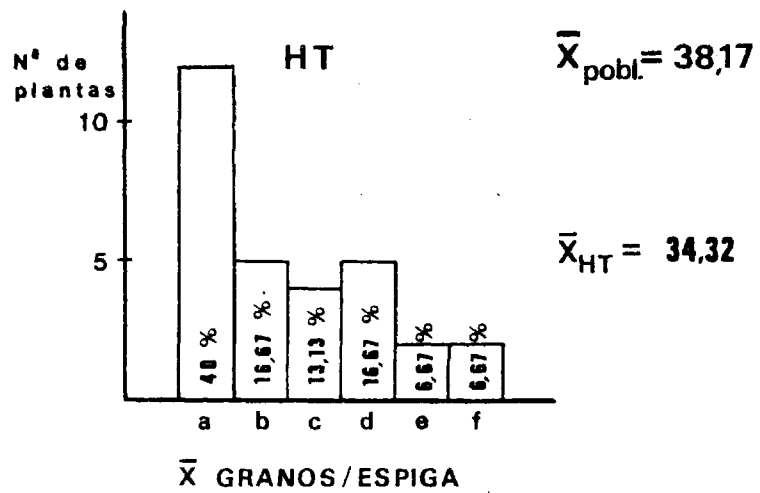
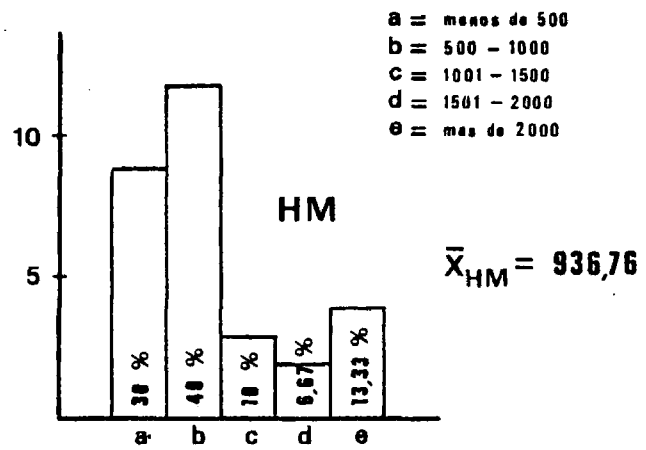
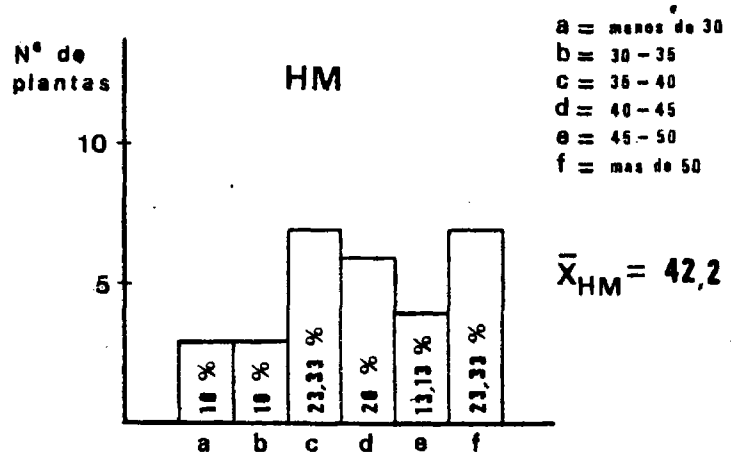
97

CUADRO 25

COMPONENTES DE LA EFICACIA BIOLÓGICA: DESCENDENCIA PRODUCIDA; \bar{X} GR./ESP
VIABILIDAD DE LA DESCENDENCIA

HETEROCIGOTOS

PLANTA	DESCENDENCIA PRODUCIDA	\bar{X} GRANOS POR ESPIGA	VIABILIDAD DESCENDENCIA (Sobre 100)	DESCENDENCIA VIABLE
F-8	425	30,37	98	416,5
F-10	452	28,25	96	433,92
F-23	738	46,12	100	738
F-38	979	19,98	98	959,42
F-47	883	36,79	99	874,17
F-59	450	26,47	99	445,5
F-62	673	22,43	97	652,81
F-68	643	33,84	99	636,57
F-92	832	20,29	100	832
F-101	1131	37,7	100	1131
F-111	208	26,0	97	201,76
F-112	386	29,69	98	378,28
F-116	1140	57,0	100	1140
F-130	191	27,28	99	189,09
F-135	602	31,68	100	602
F-146	1015	44,13	100	1015
F-231	386	32,17	100	386
F-237	512	24,38	100	512
F-243	1126	32,17	96	1080,96
F-244	1556	42,05	99	1540,44
F-245	242	24,2	100	242
F-314	937	42,59	99	927,63
F-331	1640	58,57	99	1623,6
F-344	1478	43,47	99	1463,22
F-385	1559	38,97	99	1543,41
F-399	573	35,81	99	567,27
F-415	491	44,64	100	491
F-417	771	21,42	99	763,29
F-435	669	25,73	100	669
F-456	1476	49,2	100	1476
TOTAL	24164		2969	23931,84
\bar{X}	805,47	34,32	98,97	797,73



86

CUADRO 26

DESCENDENCIA PRODUCIDA

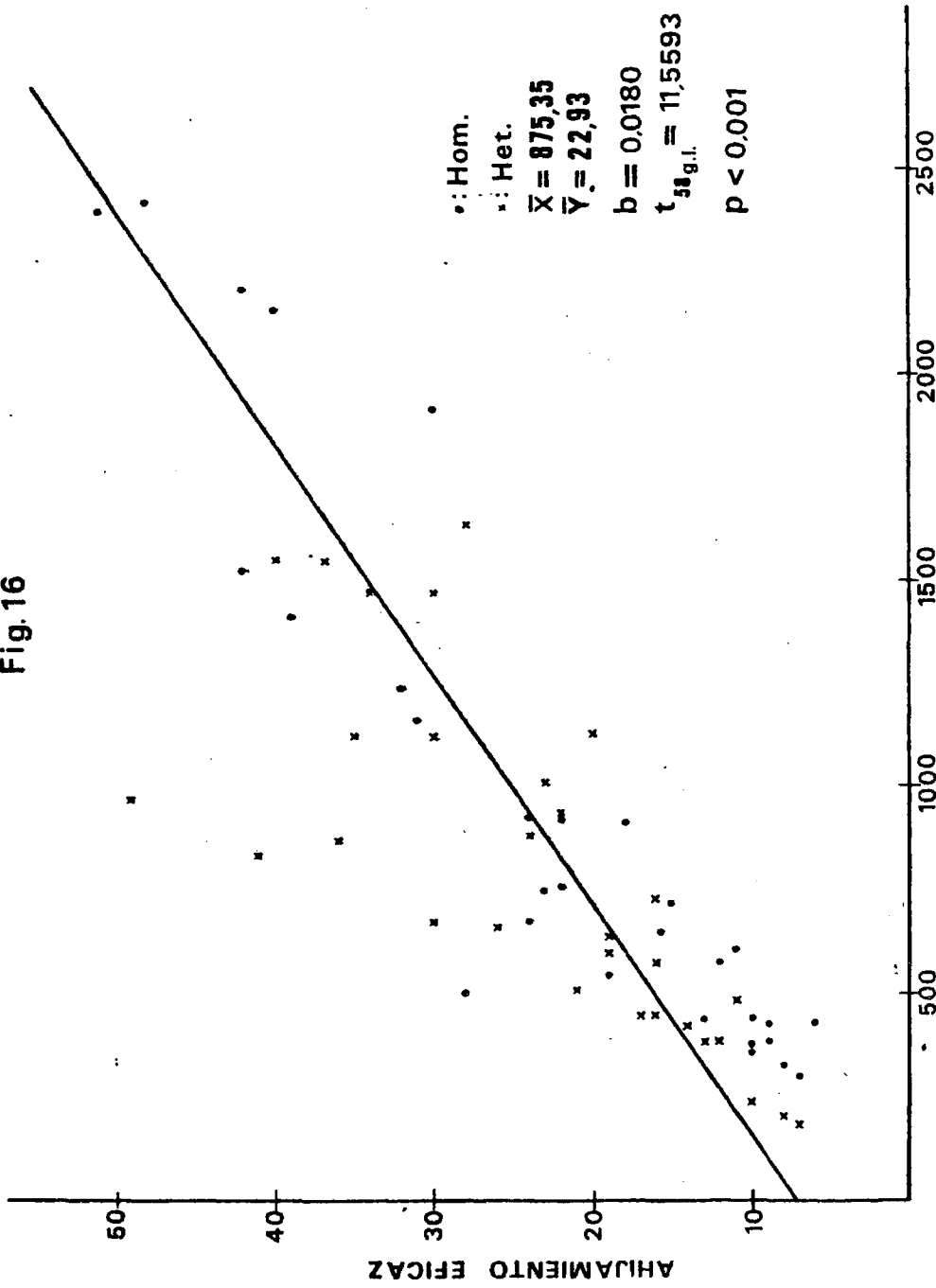
\bar{X} población = 875,35; \bar{X}_{HM} = 945,23; \bar{X}_{HT} = 805,47

CLASES		HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	TOTAL
Hasta 875	Obs.	18	18	36
	Esp.	18	18	
Mas de 875	Obs.	12	12	24
	Esp.	12	12	
TOTAL		30	30	60

χ^2 1 g.l. = 0; $p=1$

Prueba t
t 58 g.l. = 0,973; $0,30 < p < 0,50$

Fig.16



101

CUADRO 27

X GRANOS POR ESPIGA

\bar{x} población=38,17; \bar{x}_{HM} = 42,2; \bar{x}_{HT} = 34,32

CLASES		HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	TOTAL
Hasta 38	Obs.	10	20	30
	Esp.	15	15	
Mas de 38	Obs.	20	10	30
	Esp.	15	15	
TOTAL		30	30	60

χ^2 1 g.l. = 6,6666; $0,001 < p < 0,01$

104)

CUADRO 28

VIABILIDAD DE LA DESCENDENCIA

\bar{X} población = 99,1; \bar{X}_{HM} = 99,23; \bar{X}_{HT} = 98,97

DESCENDENCIA		HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	TOTAL
VIABLES	Obs.	2977	2969	5946
	Esp.	2973	2973	
NO VIABLES	Obs.	23	31	54
	Esp.	27	27	
TOTAL		3000	3000	6000

χ^2 1 g.l. = 1,1959; 0,20 < p < 0,30

Prueba t

t 58 g.l. = 0,951; 0,30 < p < 0,50

104

CUADRO 30

COMPONENTES DE LA EFICACIA BIOLÓGICA: FERTILIDAD DE LOS GAMETOS ♂ Y ♀HOMOCIGOTOS

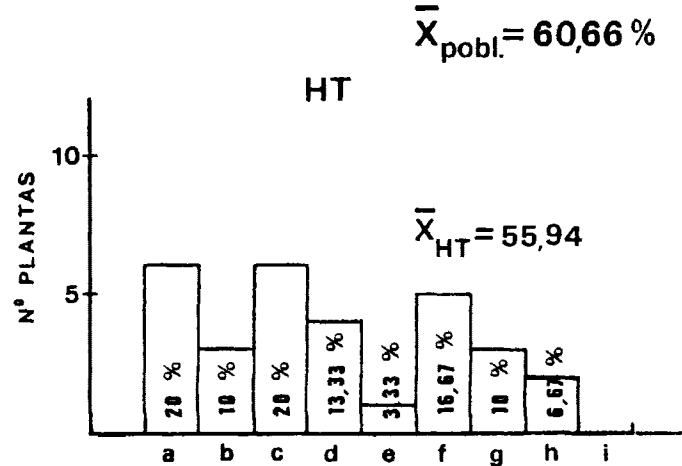
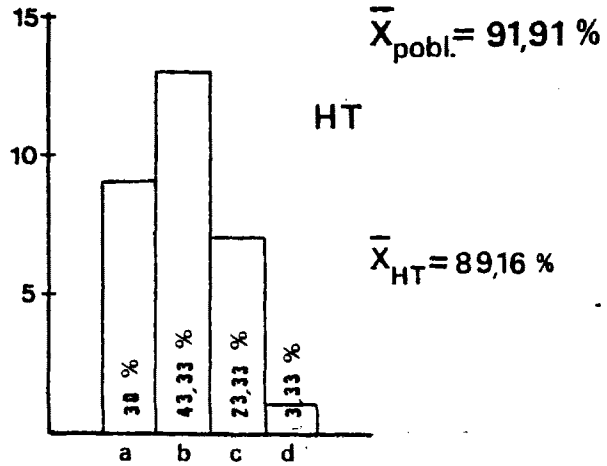
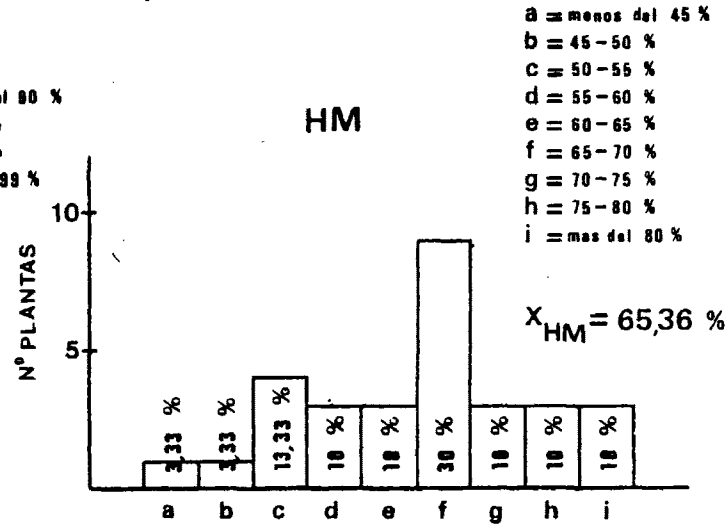
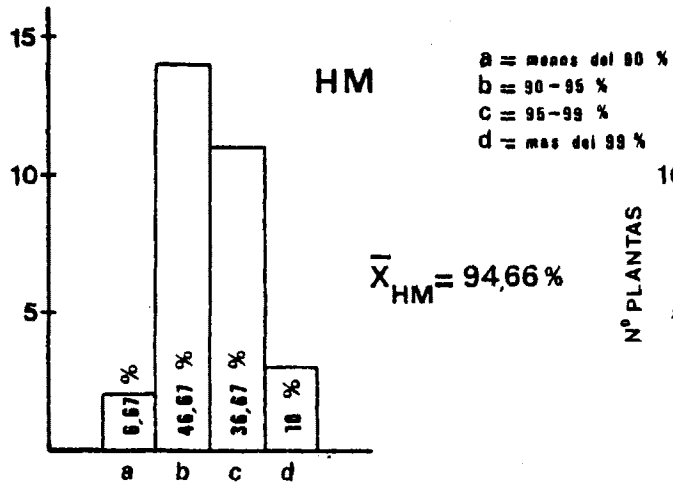
PLANTA	FERTILIDAD GAMETO ♂		FERTILIDAD GAMETO ♀
	Abs.	%	%
F-2	462	92,4	66,43
F-5	464	92,8	52,72
F-15	466	93,2	60,35
F-26	494	98,8	51,04
F-33	435	87,0	67,31
F-40	462	92,4	58,51
F-63	492	98,4	81,39
F-80	491	98,2	72,73
F-104	457	91,4	68,36
F-118	460	92,0	78,51
F-119	499	99,8	76,26
F-154	472	94,4	65,98
F-165	498	99,6	68,05
F-188	493	98,6	63,83
F-190	489	97,8	55,29
F-200	473	94,6	63,48
F-207	493	98,6	74,47
F-215	492	98,4	66,24
F-232	482	96,4	66,67
F-313	460	92,0	79,27
F-330	452	90,4	29,19
F-350	466	93,2	94,27
F-356	473	94,6	56,79
F-368	478	95,6	90,34
F-369	496	99,2	68,86
F-373	466	93,2	74,29
F-433	485	97,0	48,32
F-441	395	79,0	69,99
F-465	474	94,8	53,63
F-480	480	96,0	50,90
TOTAL	14199		
\bar{X}	473,3	94,66	65,36

CUADRO 31

COMPONENTES DE LA EFICACIA BIOLÓGICA: FERTILIDAD DE LOS GAMETOS ♂ Y ♀

HIETEROGIGOTOS

PLANTA	FERTILIDAD GAMETO ♂			FERTILIDAD GAMETO ♀		
	Abs	%	V.A.	%	V.A.	
F-8	469	93,8	75,58	53,12	46,79	
F-10	250	50,0	45	50,73	45,42	
F-23	477	95,4	77,61	75,31	60,20	
F-38	488	97,6	81,09	36,15	36,96	
F-47	487	97,4	80,72	67,92	55,50	
F-59	458	91,6	73,15	53,44	46,97	
F-62	348	69,6	56,54	39,68	30,04	
F-68	473	94,6	76,56	59,54	50,50	
F-92	456	91,2	72,74	34,04	35,69	
F-101	494	98,8	83,71	67,97	55,53	
F-111	311	62,2	52,06	40,62	39,59	
F-112	456	91,2	72,74	56,43	48,69	
F-116	477	95,4	77,61	67,53	55,26	
F-130	424	84,8	67,05	41,52	40,12	
F-135	472	94,4	76,31	57,88	49,53	
F-146	465	93,0	74,66	65,91	54,28	
F-231	475	95,0	77,08	54,83	47,78	
F-237	462	92,4	74	45,88	42,64	
F-243	446	89,2	70,81	47,23	43,41	
F-244	467	93,4	75,11	55,25	48,01	
F-245	450	90,0	71,56	53,07	46,76	
F-314	465	93,0	74,66	70,98	57,40	
F-331	464	92,8	74,43	69,14	56,25	
F-344	491	98,2	82,29	76,82	61,22	
F-385	497	99,4	85,56	70,10	56,85	
F-399	443	88,6	70,27	54,88	47,80	
F-415	488	97,6	81,09	60,77	51,22	
F-417	421	84,2	66,58	35,11	36,34	
F-435	356	71,2	57,54	46,59	43,04	
F-456	444	88,8	70,45	70,42	57,05	
TOTAL	13374					
\bar{X}	445,8	89,16		55,94		



FERTILIDAD GAMETO

901

107

CUADRO 32

FERTILIDAD DEL GAMETO MASCULINO

\bar{X} población = 91,91; $\bar{X}_{HM} = 94,66$; $\bar{X}_{HT} = 89,16$

POLEN		HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	TOTAL
FERTIL	Obs	14199	13374	27573 ¹
	Esp	13786,5	13786,5	
ESTERIL	Obs	801	1626	2427
	Esp	1213,5	1213,5	
TOTAL		15000	15000	30000

χ^2 1 g.l. = 305,1332

$p < < 0,001$

Prueba t

$t_{58 \text{ g.l.}} = 2,4669.$

$0,01 < p < 0,05$

108

CUADRO 33

FERTILIDAD DEL GAMETO FEMENINO

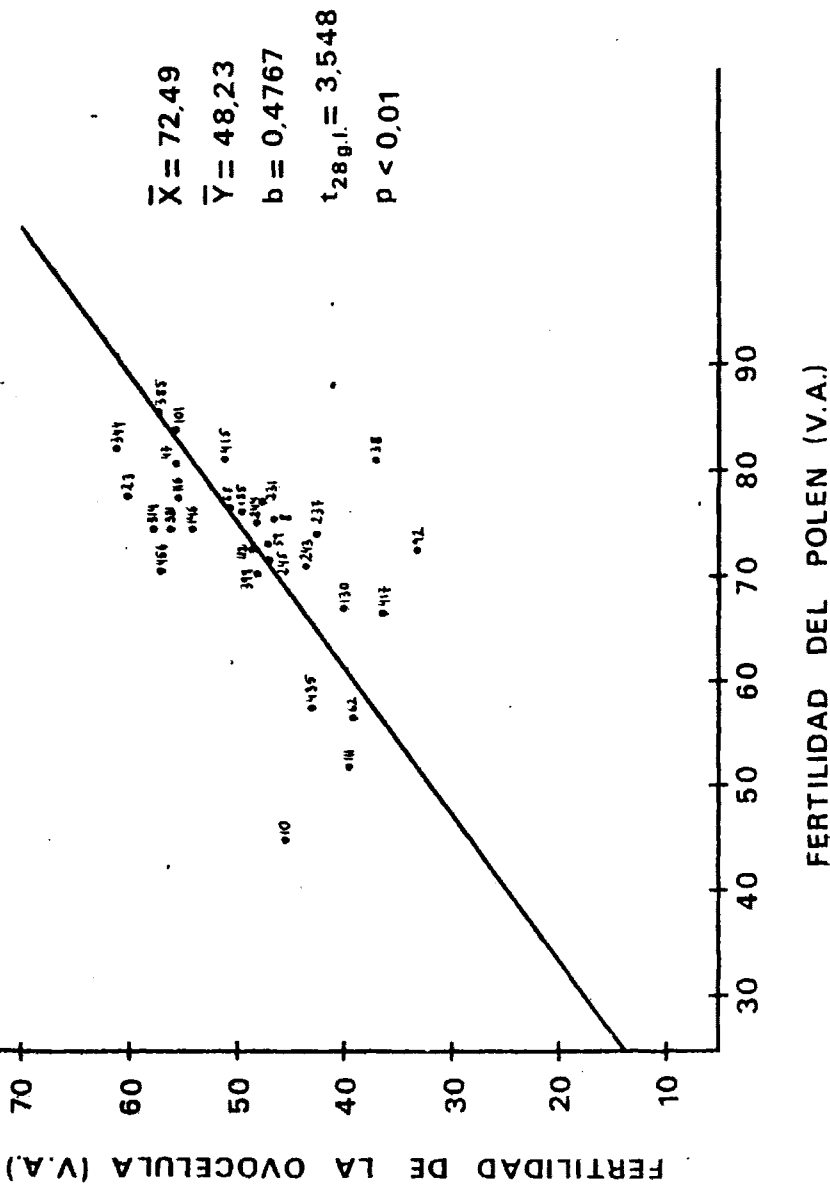
\bar{X} población=60,66; \bar{X}_{HM} = 65,36; \bar{X}_{HT} = 55,94

OVOCELULAS	HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	TOTAL
FERTILES			
Obs	28357	24164	52521
Esp	26317,18	26201,64	
ESTERIL			
Obs	15025	19033	34058
Esp	17067,56	16992,62	
TOTAL	43382	43197	86579

χ^2 1 g.l. = 806,0079

$p < < 0,001$

HETEROCIGOTOS



HETEROCIGOTOS

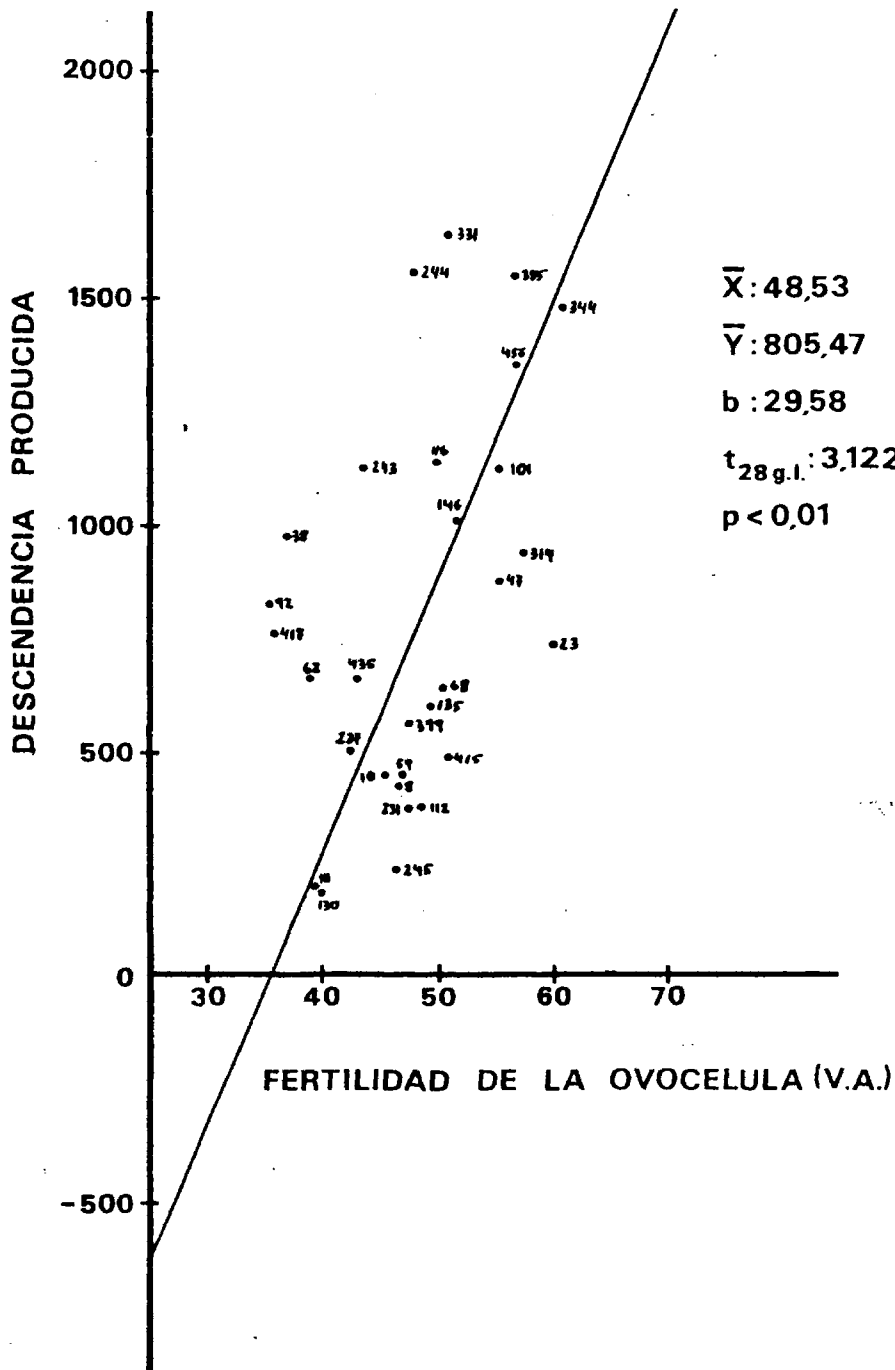


Fig. 20

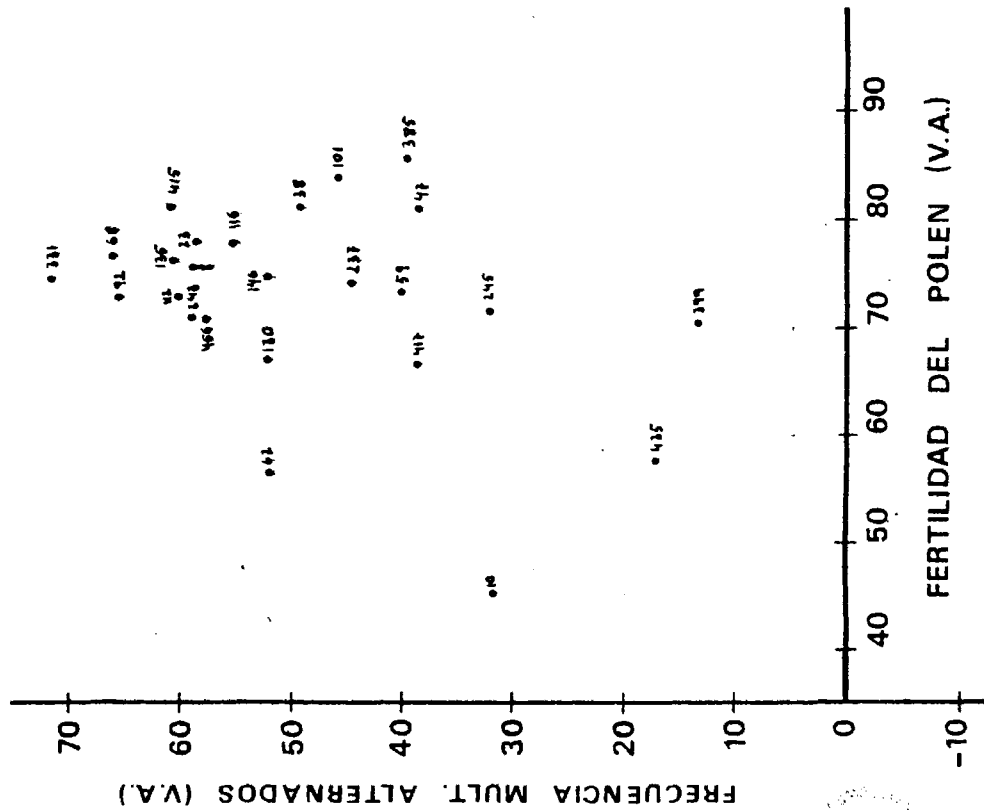
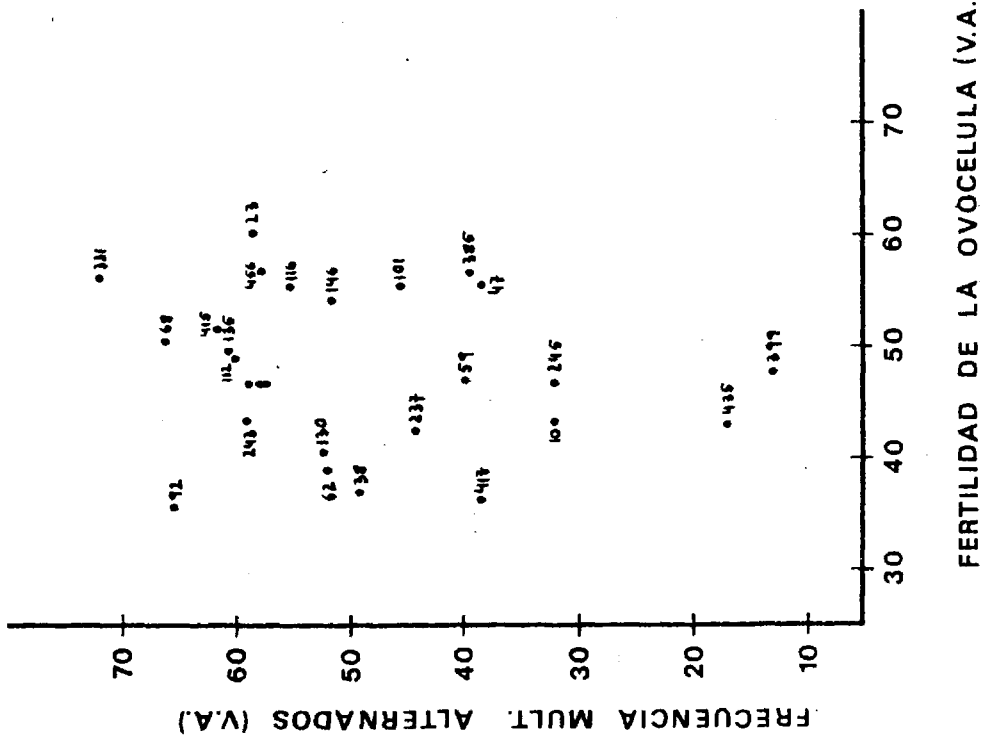


Fig. 21



CUADRO 34

CRECIMIENTO DEL TUBO POLINICO IN VITRO: FRECUENCIA DE GERMINACION;
LONGITUD Y VELOCIDAD MEDIAS DE CRECIMIENTO

HOMOCIGOTOS

PLANTA	GERMINACION		CRECIMIENTO TUBO POLINICO			
	TOTAL GRANOS	GERMINADOS Abs %	Nº TUBOS CONTADOS	\bar{X} (μ)	$\sigma \times$	\bar{V} (u/min)
F8-3	230	136 59,13	100	56,23 \pm 2,91	28,98	3,75
F8-4	100	35 35	44	50,30 \pm 5,03	33,00	3,55
F23-3	102	89 87,25	50	107,46 \pm 5,97	41,82	7,16
F112-2	100	48 48	51	56,35 \pm 6,09	43,08	3,76
F130	100	56 56	50	48,02 \pm 2,46	17,19	3,20
F146-3	231	175 75,76	100	64,17 \pm 2,31	23,01	4,28
F146-4	224	184 82,14	100	94,25 \pm 3,65	36,36	6,28
F237-6	228	207 90,79	100	97,73 \pm 6,59	65,55	6,52
F244	108	84 77,78	52	91,48 \pm 3,24	23,17	6,10
F314	109	92 84,40	50	46,41 \pm 3,04	21,26	3,09
F385-2	100	84 84	50	48,02 \pm 2,66	18,64	3,20
F399	124	116 93,55	50	82,65 \pm 4,46	31,22	5,51
F415-2	218	153 70,18	100	48,38 \pm 2,10	20,93	3,23
F417-2	147	101 68,71	50	87,64 \pm 2,89	20,22	5,84
F456-3	217	182 83,87	100	70,06 \pm 2,51	25,00	4,67
TOTAL	2338	1742	1047			
\bar{X}		74,51		69,94 \pm 5,75	21,52	4,66

CUADRO 35

CRECIMIENTO DEL TUBO POLINICO IN VITRO: FRECUENCIA DE GERMINACION;
LONGITUD Y VELOCIDAD MEDIAS DE CRECIMIENTO

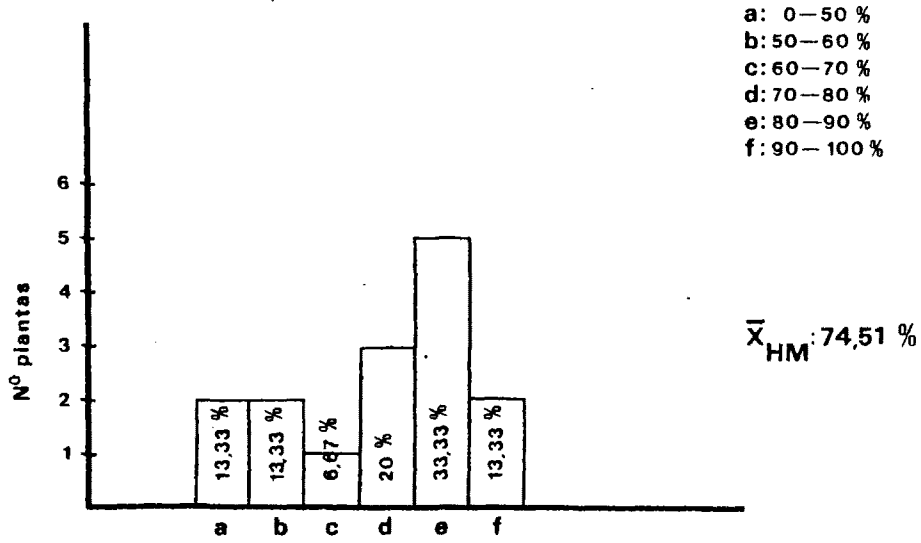
HETEROCIGOTOS

PLANTA	GERMINACION		Nº TUBOS CONTADOS	CRECIMIENTO TUBO POLINICO		
	TOTAL GRANOS	GERMINADOS Abs %		\bar{X} (μ)	σ_x	\bar{V} (μ/min)
F8-1	100	78 78	50	61,05 \pm 3,98	27,84	4,07
F8-2	100	66 66	50	47,48 \pm 2,52	17,62	3,17
F23-1	114	84 73,68	50	46,95 \pm 1,84	12,85	3,13
F23-2	144	44 30,56	50	69,79 \pm 4,95	34,62	4,65
F68	100	44 44	50	42,30 \pm 1,98	13,83	2,82
F112-1	100	78 78	55	86,33 \pm 6,03	44,30	5,76
F146-1	100	84 84	50	51,77 \pm 2,01	14,08	3,45
F146-2	126	71 56,35	52	37,24 \pm 3,21	22,89	2,48
F237-1	100	89 89	50	147,53 \pm 7,77	54,42	9,84
F237-2	100	81 81	51	67,90 \pm 5,48	38,74	4,53
F237-3	100	81 81	50	40,52 \pm 2,20	15,43	2,70
F237-4	233	170 72,96	100	80,51 \pm 4,01	39,89	5,37
F237-5	100	46 46	50	51,77 \pm 3,03	21,18	3,45
F385-1	100	70 70	50	42,66 \pm 3,03	21,20	2,84
F415-1	126	86 68,25	50	40,34 \pm 3,67	25,71	2,69
F417-1	100	66 66	50	83,90 \pm 5,99	41,94	5,59
F456-1	120	89 74,17	50	70,33 \pm 3,58	25,09	4,69
F456-2	100	66 66	50	53,91 \pm 4,39	30,70	3,59
TOTAL	2063	1393	958			
\bar{X}		67,52		62,35 \pm 6,42	26,47	4,16

115

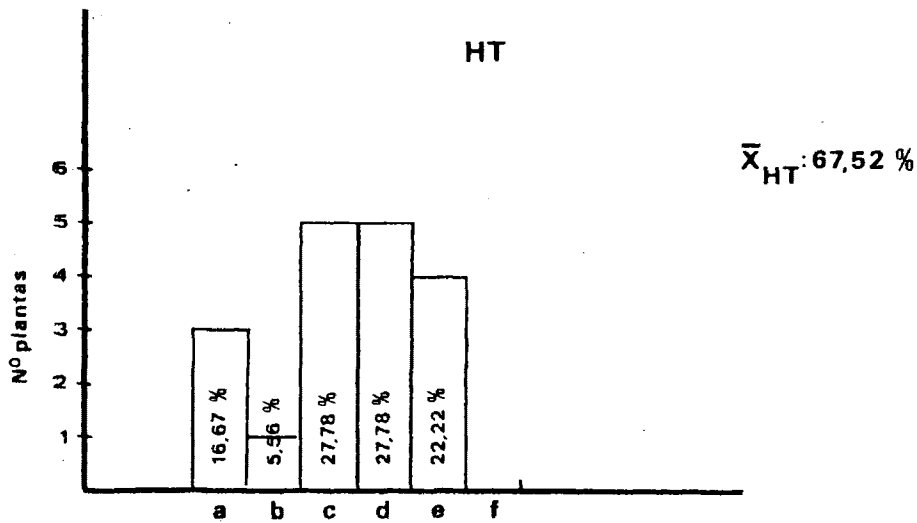
Fig. 22

HM



$\bar{X}_{pobl.} = 71.23 \%$

HT



FERTILIDAD DEL POLEN (%)

CUADRO 36

FERTILIDAD DEL GAMETO MASCULINO

\bar{X} población=71,23; \bar{X}_{HM} =74,51; \bar{X}_{HT} =67,52

POLEN		HOMOCIGOTOS	HETEROCIGOTOS	TOTAL
FERTIL	Obs.	1742	1393	3135
	Esp.	1665,22	1469,61	
ESTERIL	Obs.	596	670	1266
	Esp.	672,59	593,58	
TOTAL		2338	2063.	4401

$\chi^2_{1g.l.} = 26,09.$

$p \ll 0,001$

Prueba t

$t_{31 g.l.} = 0,8938.$

$0,3 < p < 0,4$

117

LONGITUD DE CRECIMIENTO DEL TUBO POLINICO IN VITRO

PLANTA	HOMOCIGOTOS							TOTAL
	$\frac{1}{4}$ - 1C	$1\frac{1}{4}$ - 2C	$2\frac{1}{4}$ - 3C	$3\frac{1}{4}$ - 4C	$4\frac{1}{4}$ - 5C	$5\frac{1}{4}$ - 6C	$6\frac{1}{4}$ - 7C	
F8-3	36 36%	45 45%	12 12%	5 5%	2 2%			100
F8-4	21 47,73%	16 36,36%	5 11,36%	2 4,55%				44
F23-3	2 4%	14 28%	13 26%	11 22%	10 20%			50
F112-2	23 45,10%	18 35,29%	7 13,73%	1 1,96%	1 1,96%		1 1,96%	51
F130	19 38%	30 60%	1 2%					50
F146-3	16 16%	66 66%	13 13%	3 3%	2 2%			100
F146-4	4 4%	31 31%	38 38%	19 19%	8 8%			100
F237-6	20 20%	33 33%	17 17%	8 8%	7 7%	10 10%	5 5%	100
F244		18 34,62%	28 53,85%	5 9,61%	1 1,92%			52
F314	25 50%	23 46%	2 4%					50
F385-2	22 44%	25 50%	3 6%					50
F399	3 6%	22 44%	18 36%	5 10%	2 4%			50
F415-2	43 43%	47 47%	10 10%					100
F417-2		19 38%	29 58%	2 4%				50
F456-3	11 11%	51 61%	20 20%	5 5%	2 2%	1 1%		100
TOTAL	245 23,40%	468 44,70%	216 20,63%	66 6,30%	35 3,34%	11 1,05%	6 0,58%	1047

1 Cuadrícula = 35,7 μ . Mínimo valor apreciado $\frac{1}{4}$ de cuadrícula.

CUADRO 37

118

LONGITUD DE CRECIMIENTO DEL TUBO POLINICO IN VITRO

PLANTA	HETEROCIGOTOS								TOTAL
	$\frac{1}{4} - 1 C$	$1\frac{1}{4} - 2 C$	$2\frac{1}{4} - 3 C$	$3\frac{1}{4} - 4 C$	$4\frac{1}{4} - 5 C$	$5\frac{1}{4} - 6 C$	$6\frac{1}{4} - 7 C$	$7\frac{1}{4} - 8 C$	
F8-1	14 28%	23 46%	11 22%	2 4%					50
F8-2	24 48%	24 48%	1 2%	1 2%					50
F23-1	16 32%	34 68%							50
F23-2	12 24%	22 44%	10 20%	4 8%	2 4%				50
F68	24 48%	26 52%							50
F-112-1	10 18,18%	20 36,36%	11 20%	10 18,18%	3 5,46%	1 1,82%			55
F-146-1	14 28%	33 66%	3 6%						50
F-146-2	32 61,54%	17 32,69%	3 5,77%						52
F237-1	1 2%	5 10%	7 14%	13 26%	11 22%	8 16%	3 6%	2 4%	50
F237-2	18 35,29%	20 39,22%	6 11,76%	5 9,8%	2 3,92%				51
F237-3	34 68%	16 32%							50
F237-4	13 13%	44 44%	23 23%	14 14%	6 6%				100
F237-5	17 34%	30 60%	3 6%						50
F385-1	32 64%	16 32%	2 4%						50
F415-1	35 70%	12 24%	2 4%	1 2%					50
F417-1	7 14%	21 42%	13 26%	4 8%	4 8%	1 2%			50
F456-1	4 8%	31 62%	12 24%	3 6%					50
F456-2	20 40%	23 46%	5 10%	1 2%	1 2%				50
TOTAL	527 34,13%	417 49,53%	112 11,69%	58 6,05%	29 3,03%	10 1,04%	3 0,31%	2 0,22%	956

1 Cuadrícula = 35,7v. Mínimo valor apreciado $\frac{1}{4}$ de cuadrícula.

119

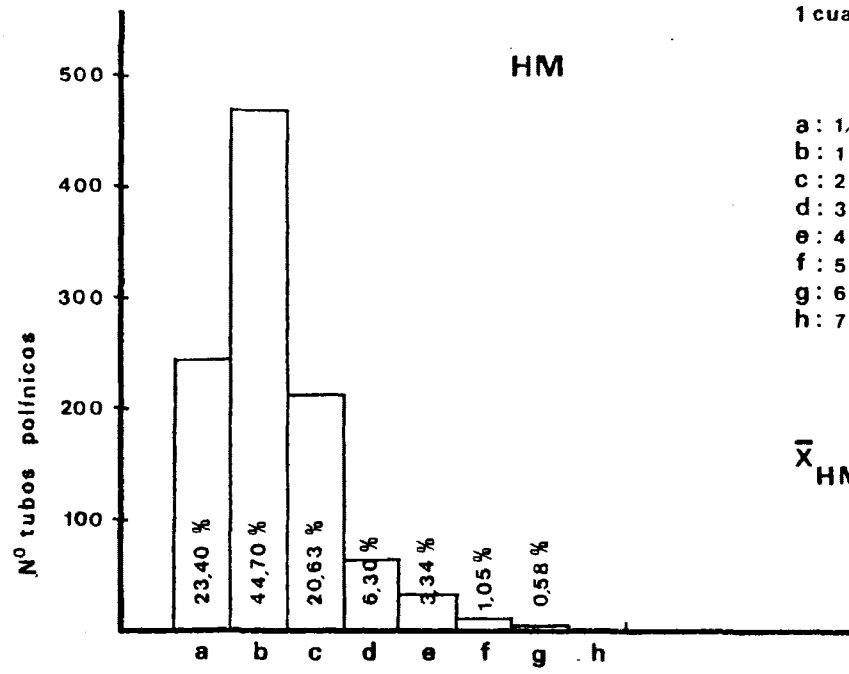
Fig. 23

HM

1 cuadro: 35,7 μ

- a: 1/4 - 1
- b: 1 1/4 - 2
- c: 2 1/4 - 3
- d: 3 1/4 - 4
- e: 4 1/4 - 5
- f: 5 1/4 - 6
- g: 6 1/4 - 7
- h: 7 1/4 - 8

$\bar{X}_{HM} = 69,94 \mu$



$\bar{X}_{pobl.} = 66,145 \mu$

HT

$\bar{X}_{HT} = 62,35 \mu$

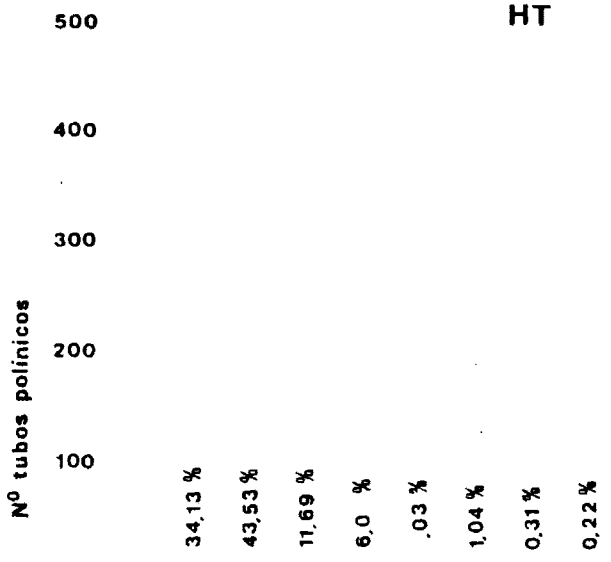
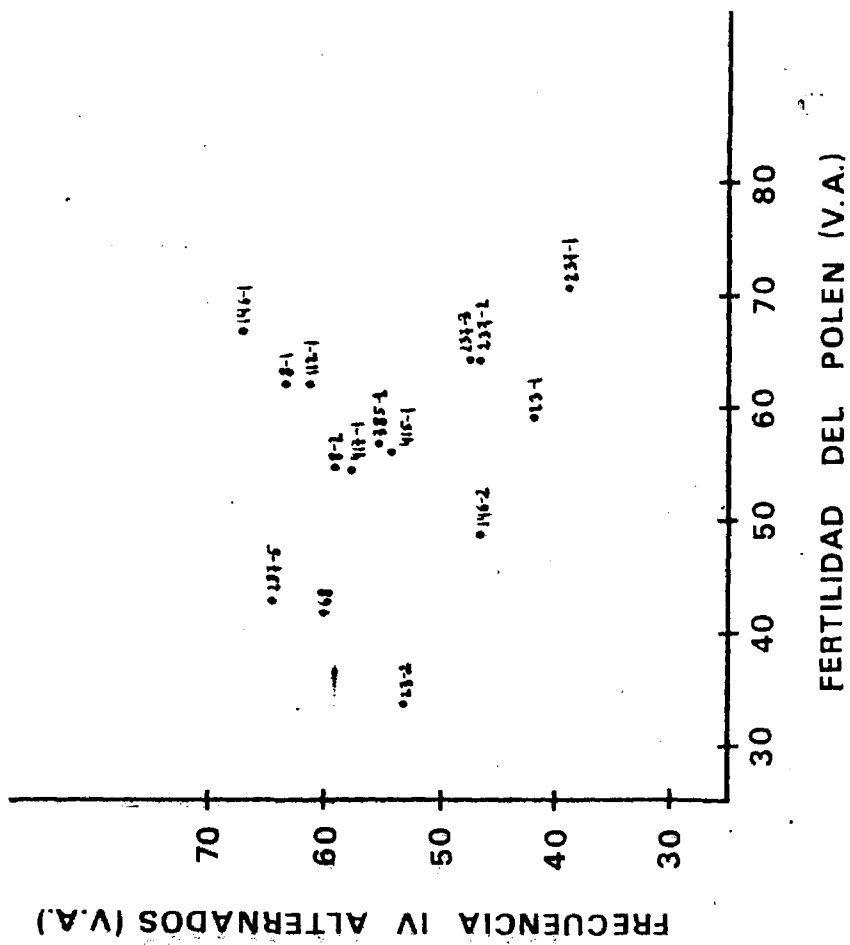


Fig. 24



120

MUESTRA A3 (1976)

<u>NN + TT</u>	<u>NT</u>
79,03%	20,97%
$p^2 + q^2$	2pq

p=0,88
q=0,12

$\frac{1775,6}{1775,6}=1$	$\frac{1070,36}{1775,60}=0,6$	<u>Valor selectivo</u>
---------------------------	-------------------------------	------------------------

S=0	<table border="1"><tr><td>S=0,4</td></tr></table>	S=0,4	<u>Coef. de selección</u>
S=0,4			

u=0,0298

$$u(1-q) = \frac{qS(2q^2 - 3q + 1)}{1 + 2qS(q-1)}$$

MUESTRA F (1979)

<u>NN + TT</u>	<u>NT</u>
84,62%	15,38%
$p^2 + q^2$	2pq

p=0,92
q=0,08

$\frac{936,76}{936,76}=1$	$\frac{797,73}{936,76}=0,85$	<u>Valor selectivo</u>
---------------------------	------------------------------	------------------------

S=0	<table border="1"><tr><td>S=0,15</td></tr></table>	S=0,15	<u>Coef. de selección</u>
S=0,15			

u=0,0103

191

Cuadro 39.

DISCUSION1.- POLIMORFISMO CROMOSOMICO POR TRANSLOCACIONES RECIPROCAS EN VARIOS CULTIVARES DE CENTENO.

A la vista de los resultados obtenidos en el análisis de los distintos cultivares, podemos concluir que la existencia de heterocigotos para translocaciones recíprocas en poblaciones naturales de centeno cultivado no es un fenómeno tan raro como se creía a priori ya que casi en la mitad de los cultivares analizados se detectó su presencia, si bien es verdad que salvo en algunos casos su frecuencia es muy baja. El cultivar Ailés sigue siendo el caso que presenta el polimorfismo más elevado aunque con alguna fluctuación.

Las traslocaciones recíprocas son una variación cromosómica observada en gran número de especies vegetales. Así, Burnham (1956) cita 49 géneros en las dicotiledoneas, 47 en monocotiledoneas, 2 en gimnospermas y 3 en hongos en que hay intercambios, si bien en la mayoría de los casos se trata de un fenómeno esporádico, o al menos no analizado en detalle.

Además de los ejemplos citados anteriormente en Chrysanthemum, Canna etc. se ha descrito la presencia de heterocigotos estructurales a nivel intraespecífico en los trabajos de Darlington y La Cour (1950) en Campanula persicifolia; Müller (1976) en Pisum; Zen (1961) en Allium fistulosum; Endrizzi (1974) en Gossypium; Pantulu (1967) y Burton y Powell (1966) en Pennisetum typhoides; Chinnappa (1976) en Tradescantia; Venkateswarlu y Rao (1963), Sharma (1955) y Simonds (1954) en Zebrina pendula; Sarbhoy (1977) en Pongamia pinnata; Koul (1964) y Venkateswarlu (1958) en Coix aquatica y Whittingham y Stebbins (1969) en Plan-

tago.

Hay otros trabajos en que se ha realizado un estudio más profundo sobre el polimorfismo cromosómico por translocaciones. Así por ejemplo podemos citar a Noda en Lilium (1960) donde encuentra el 1% de heterocigosis. Jones (1962) en 96 plantas te traploides de Dactylis encuentra 9 intercambios (9,37%).

En la tribu Aloineae de la familia Liliaceae se han realizado varios trabajos. Brandham (1969b) en 220 plantas encontró 3 intercambios (1,3%). Posteriormente (1973) en 408 plantas pertenecientes a 330 taxa encontró 8 intercambios (2%). En un trabajo sobre el género Haworthia Brandham (1974) encontró en un taxón una frecuencia de translocaciones entre los individuos tetraploides del 99% y entre los triploides del 34%, teniendo los individuos tetraploides normalmente uno, dos e incluso tres intercambios. Para este autor la explicación más probable es que dicho taxón haya perdido la capacidad de reproducirse sexualmente, ya que en taxones intimamente relacionados el valor encontrado es mucho menor.

Más tarde (1977) en 2234 plantas controladas encontró 54 intercambios diferentes (2,42%), correspondiendo la menor frecuencia a Aloe y Gasteria y la mayor a Haworthia y dentro de este último género a los individuos poliploides de la sección Coarctatae. En esta sección se analizaron 1046 plantas, apareciendo 198 intercambios (18,93%), siendo diferentes 46 de ellos (4,40%). Para Brandham el alto porcentaje de intercambios encontrados en algunos grupos es engañoso ya que las poblaciones de Haworthia habían sido muestreadas anteriormente por lo que la muestra total del género no es al azar. Por esta razón se comparan las frecuencias de heterocigosis considerando únicamente los valores de translocaciones distintas de cada género.

En general los valores de polimorfismo cromosómico detectado en todas estas poblaciones naturales son bastante bajos, estando alrededor del 2% salvo en los casos con reproducción asexual.

Refiriendonos concretamente al género Secale como ya se reseñó anteriormente, Müntzing y Prakken (1941) encuentran una frecuencia de heterocigosis menor del 4% en los cultivares suecos Stålråg y Ostgöta Gráråg. Posteriormente Akdik y Müntzing (1949) encuentran que dos de las 4 plantas analizadas pertenecientes a la línea Ecuador eran heterocigotas para una translocación.

En el centeno silvestre S. kuprijanovii, Hrishy y Müntzing (1960) encuentran entre 13 plantas analizadas 11 con un cuadrivalente y 5 bivalentes y posteriormente (1969) en la descendencia por polinización libre de estas plantas aparecen 31 homocigotos y 29 heterocigotos.

Comparando todos estos datos con los resultados presentados por nosotros se observa que el polimorfismo cromosómico por translocaciones recíprocas es un fenómeno bastante extendido dentro de las poblaciones del centeno cultivado y que en general los valores de este polimorfismo están por encima de lo encontrado en otras especies vegetales. Únicamente en el caso de S. kuprijanovii se da una mayor frecuencia de polimorfismo, pero esta frecuencia disminuye grandemente en la siguiente generación.

Los heterocigotos encontrados con frecuencias bajas pueden ser el resultado de mutaciones cromosómicas espontáneas que quizá sean eliminadas de la población pero que pueden suponer de algún modo una fuente de variación para la misma.

Los resultados obtenidos, que confirman y amplían los obtenidos por Candela et al. (1979) pueden considerarse como una evidencia del corolario de la ortoselección cariotípica en el gé

nero Secale puesto que ponen de manifiesto la existencia de polimorfismo cromosómico intraespecífico en este género, confiriendo a las poblaciones una variabilidad genética cuyo valor inmediato o potencial puede servir de materia prima al subsiguiente proceso evolutivo.

2. 1-CARACTERISTICAS CITOGENETICAS DE LOS HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES

Todos los heterocigotos estructurales encontrados son heterocigotos simples con una sola translocación recíproca puesto que en Metafase I presentan unicamente una asociación de 4 cromosomas, lo cual no quiere decir que en la población no puedan existir translocaciones recíprocas diferentes. De hecho en el cv. Ailés se han encontrado individuos con mas de una translocación (Candela et al, 1979).

Los segmentos translocados en todos los casos deben ser de tamaño relativamente grande ya que la frecuencia con que aparecen las configuraciones críticas es, como media, bastante elevada, no siendo en ningún caso menor del 46%.

En todos los casos los cuadrivalentes presentan segregación preferencial ya que la frecuencia de los mismos con coorientación alternada, que permite la formación de gametos genéticamente equilibrados, es alta, estando en todos los casos por encima del 50% teórico esperado por azar. Debido a ello la heterocigosis estructural en estos casos no lleva consigo una pérdida de fertilidad muy drástica para los individuos.

En las poblaciones de centeno se han encontrado siempre heterocigotos para translocaciones recíprocas con frecuencias de coorientaciones alternadas altas. Así, Müntzing y Prakken (1941) en los 2 cultivares suecos encuentran configuraciones alternadas entre el 59 y el 82,57%. En el cultivar de Ecuador, Akdik y Müntzing (1949) entre el 43,2 y el 87,1%. En S. kuprijanovii Hrishy y Müntzing (1960) entre el 56,5 y el 92,8%, y posteriormente, (1969) encuentran una media de 70,2%. Thompson (1956) en S. cereale entre el 50 y el 90%, Lawrence (1963) entre el 68 y 82% y Sybenga (1968) entre el 53 y 95%.

Este predominio de la coorientación alternada puede

verse favorecido por el hecho de que el centeno cumple los requisitos propuestos por diversos autores y ya citados anteriormente como necesarios para alcanzar una alta frecuencia de disyunción: cromosomas de tamaño similar, meta o submetacéntricos con quiasmas localizados distalmente.

Lawrence (1963) para explicar la alta frecuencia de disyunción en heterocigotos estructurales obtenidos por radiaciones y partiendo del control ejercido por el genotipo sobre el carácter, propone dos explicaciones:

1.- La influencia en la orientación puede ser un efecto secundario de factores genéticamente controlados cuyo efecto primario sea de importancia selectiva en los individuos normales. Entonces las frecuencias elevadas se deberian a una ocurrencia fortuita.

2.- Las poblaciones de centeno pueden haber adquirido un sistema genético para alta frecuencia de disyunción si durante largos períodos de tiempo las translocaciones hubiesen ocurrido comúnmente, de tal manera que aunque cada una de ellas hubiese sido eliminada rápidamente de la población, su continua ocurrencia podría haber producido una pequeña pero persistente presión de selección tendente a incrementar la frecuencia de disyunción.

En nuestro caso podemos pensar que como un predominio de la coorientación alternada se traduce en un mayor número de gametos viables, es decir en una mayor fertilidad; al ser estos centenos cultivados se ha hecho una selección para el carácter producción que tendría una respuesta correlacionada para el carácter coorientación alternada.

También encontramos que los cuadrivalentes en cadena son mas frecuentemente alternados que los anillos en todos los

individuos salvo en 3 casos.

Sobre la influencia del número y posición de los quiasmas en la frecuencia de coorientación alternada hay distintas opiniones.

Para Lawrence (1958,1963) la frecuencia de quiasmas no afecta a la frecuencia de disyunción y los anillos tienen la misma probabilidad de ser alternados que las cadenas.

Según Lewis y John (1963) los multivalentes en cadena deberían coorientar de manera alternada con mayor frecuencia que los anillos debido a su mayor flexibilidad.

Rees y Sun (1965) encuentran una clara tendencia a alcanzar mayor frecuencia de disyunción en los cuadrivalentes con menor número de quiasmas en centeno.

Khoshoo y Mukherjee (1966) en Canra encuentran mayor frecuencia de cadenas alternadas.

Sin embargo Gairdner y Darlington (1931) observan en Campanula persicifolia mayor frecuencia de anillos alternados, así como Müntzing y Prakken en centeno.(1941).

Sybenga (1968) encuentra mayor frecuencia de alternados en anillos que en cadenas, aunque en Metafase I avanzada aumenta la frecuencia de estas últimas, achacándolo a un fenómeno de reorientación de centrómeros que se produciría mas fácilmente en las cadenas que en los anillos adyacentes.

Simonsen (1975) en diferentes clanes de Festuca pratensis observa mayor frecuencia de anillos alternados en unos clanes y en otros mayor frecuencia de cadenas alternadas.

En nuestro caso parece que los datos obtenidos están de acuerdo con que a menor número de quiasmas en el multivalente ma

por frecuencia de configuraciones alternadas.

Lo mas probable es que la frecuencia de quiasmas influya en la frecuencia de disyunción, pero su efecto variará en función de otros factores genotípicos que ejerzan un control directo o indirecto sobre el fenómeno de la coorientación, enmascarando, en algunos casos el efecto producido por la frecuencia de quiasmas.

2.2-CULTIVAR AILES

En las muestras de las 2 generaciones sucesivas analizadas encontramos que las medias de quiasmas son muy similares (13,51 y 13,55), bastante elevadas y por encima de las obtenidas en estudios anteriores donde fueron de 13,07 (Candela 1977).

En todos los casos las translocaciones afectan a segmentos cromosómicos relativamente largos, como lo demuestra el alto porcentaje de células que presentaban la configuración crítica.

La frecuencia media de multivalentes alternados fue del 57,37 y 69,71%, que aunque superior al 50% esperado teóricamente no fue muy elevada, estando por debajo del 75% encontrado anteriormente por Lacadena y Candela, (1977) y por Naranjo y Lacadena (1979) en derivados trigo-centeno del cultivar Ailés.

En trabajos anteriores (Figueiras, 1977; Candela, 1977) realizados también en heterocigotos del cv. Ailés, se encontró relación entre el incremento de la media de quiasmas y el incremento de la frecuencia de multivalentes en anillo. Igualmente se observó que las cadenas eran más disyuncionales que los anillos aunque no de una forma concluyente.

De acuerdo con estos datos, una posible explicación al hecho de haber obtenido una menor frecuencia de disyunción podría ser que al haber aumentado la media de quiasmas en ambas muestras con respecto a la anterior, se haya incrementado el número de multivalentes en anillo, con el consiguiente descenso en el de las cadenas. Esto llevaría aparejada una disminución en la frecuencia de configuraciones alternadas, lo cual estaría de acuerdo con los resultados obtenidos por Lamm (1936), Rees y Sun (1965) y Sun y Rees (1966).

De todas formas, aunque en ambas muestras las cadenas

son mas disyuncionales que los anillos los datos no son concluyen
tes ya que en muchos casos los anillos son mas frecuentemente al-
ternados.

3:- TRANSMISION DE LAS TRANSLCCACIONES

Se puede poner de manifiesto que en todos los casos analizados los resultados encontrados no difieren de lo esperado por azar ya que siempre se observan frecuencias muy próximas al 50% de homocigotos y heterocigotos (Cuadros 10, 11 y 12), por lo que no parecen existir diferencias en cuanto a la transmisión del gameto translocado tanto por el lado masculino como por el femenino; aunque existen algunos casos particulares en que las frecuencias se desvían de las esperadas.

En los cruzamientos por Elbon (Cuadro 10) hay 2 casos con 7 plantas estudiadas en cada uno de ellos en que las frecuencias de heterocigotos son del 71,43 y 85,71% respectivamente siendo la diferencia significativa solo en el segundo caso. Aún cuando el número de plantas analizado no es muy elevado, parece indicar que hay una preferencia en la transmisión del gameto portador de la ordenación translocada por el lado femenino.

Entre estos mismos cruzamientos hay otro caso de signo contrario en que analizándose 8 plantas sólo 3 son heterocigóticas (37,5%) no siendo esta diferencia significativa.

La descendencia obtenida por autofecundación de dichos heterocigotos no aporta ninguna aclaración ya que en los 2 primeros casos solamente se obtuvieron 2 y 1 plantas respectivamente. En el otro caso se obtuvieron 26, encontrándose una frecuencia de heterocigosis del 65,38% que no difiere significativamente de la esperada por azar.

En cualquier caso aunque esto pudiera ser un indicio de que ocurra una transmisión diferencial de los gametos N y T ésta

tendría que ser de signo contrario para cada lado (masculino y femenino) ya que si no, no aparecerían los individuos NT en mayor proporción que los homocigotos (NN y TT).

Por los datos obtenidos en el cruzamiento anterior por el lado femenino se tendría que transmitir preferencialmente el gameto normal y por el lado masculino el gameto translocado pero esto no coincide con lo encontrado en otros materiales.

Así por ejemplo en Pennisetum typhoides Sidhu et al (1977) cuando autofecundan los heterocigotos obtienen segregaciones de 1 homocigoto: 1 heterocigoto. También cruzaron los heterocigotos por la línea normal (7 bivalentes) en las dos direcciones para ver la transmisión de los gametos translocados por el lado masculino y femenino, observándose una mayor frecuencia de transmisión de los cromosomas translocados cuando el heterocigoto se usó como hembra. Estos autores lo atribuyen más bien a una certificación a favor del polen normal frente al translocado. Los cromosomas intercambiados podrían llevar deleciones en los puntos de rotura que pueden ser perjudiciales para el crecimiento y desarrollo del grano de polen, por lo que habría una ventaja selectiva del polen normal.

En el gameto femenino, la nutrición la proporcionan los tejidos maternos por los que la probabilidad de fertilización es igual para óvulos con N o con T.

En nuestro caso por datos obtenidos en el crecimiento del tubo polínico *in vitro* (Cuadros 34 y 35) no se han encontrado diferencias en cuanto a este carácter en individuos homocigóticos y heterocigóticos, aunque no sabemos si en contacto con el tejido estilar se comportarían de forma distinta y se establecería una certificación a favor de uno de los gametos N o T; hecho que no se ha observado en las plantas heterocigóticas en que ya existe

una mezcla de dichos gametos no pareciendo que haya diferencias entre ellos.

Los resultados disponibles hasta ahora en la obtención de líneas de translocación sólo permiten tener una primera idea de que la formación de individuos homocigóticos TT presenta una cierta dificultad ya que de 6 homocigotos probados, sólo 1 (16,67%) es homocigoto translocado.

Las alteraciones que quizá lleve consigo una translocación puede reducir grandemente la viabilidad de los homocigotos para dicha translocación e incluso hacerlos totalmente inviables. Esto podría ser la causa de la baja frecuencia de dichos individuos.

Se conocen varios ejemplos que confirman esta hipótesis: Bailey et al (1978) en centeno, en cruzamientos y autofecundaciones de heterocigotos estructurales encuentran individuos TT con frecuencias muy bajas.

En Campanula persicifolia Darlington y La Cour (1950) encuentran que los homocigotos para el intercambio nunca eran viables, fuera por autofecundación o cruzamiento.

También Gottschalk en Pisum (1978) encuentra que los homocigotos TT tenían en general menos viabilidad.

Sin embargo, Gale y Rees (1971) y Gustaffsson et al (1971) en cebada y Sjodin (1971) en Vicia faba sólo encuentran una ligera depresión en los individuos heterocigóticos pero no en los homocigóticos. Resultados similares fueron encontrados por Roberts (1942) en Zea mays.

Hay que resaltar que se encontraron bastantes diferencias entre los distintos intercambios, lo que puede deberse a efectos de posición y a deleciones en el punto de rotura o a ge

nes que estén fuertemente ligados a dichos puntos (Catcheside, 1939; Gustafsson et al, 1971).

4.1 CONSECUENCIAS MEIOTICAS DE LA CONSANGUINIDAD

Se ha observado un descenso significativo en la $\bar{X} Q/cel.$ en las plantas de la primera generación de autofecundación respecto a las parentales (Cuadros 13 y 14) que se traducen en un incremento en la media de pares de univalentes y en la media de bivalentes abiertos. Este descenso en el apareamiento no se puede achacar a condiciones ambientales ya que comparando los datos de las plantas parentales de ME con otras plantas situadas en las mismas condiciones ambientales que dichas ME (F, Cuadro 16) y de características similares a las plantas parentales, observamos que no hay diferencias significativas entre ellas. El descenso en el apareamiento tiene que ser debido a efectos de consanguinidad.

La influencia de la consanguinidad sobre la frecuencia de apareamiento en plantas alógamas ya fue estudiada por Lamm (1936) detectando un descenso en la frecuencia de quiasmas en centeno. Este efecto se comprobó posteriormente en otras especies como maíz (Blanco, 1948) y Schistocerca (Shaw, 1972).

En centeno el efecto de la consanguinidad ha sido ampliamente estudiado y el trabajo de Lamm fue confirmado y ampliado por Müntzing y Akdik (1948); Rees (1955, 1957); Rees y Thompson (1955, 1956, 1958); Sybenga (1958); Lawrence (1958); Jones y Rees (1964); Jones (1967, 1968) y Giraldez y Lacadena (1976, 1978), encontrando todos ellos una marcada reducción en el número de quiasmas que presentaban las células.

La formación de quiasmas es un fenómeno en el que al parecer intervienen un gran número de factores (Stern y Hotta, 1973) y para el que hacen falta una serie de prerequisites como apareamiento, formación de complejos sinaptinémicos etc, siendo lógico suponer que todos estos fenómenos están regulados por

un gran número de genes que deben actuar de manera coordinada. Si esto es cierto, la ruptura de este control podría producirse por mutación de uno de estos genes o bien por desequilibrio producido por el exceso de heterocigosis (hibridación) o por exceso de homocigosis (consanguinidad).

En el caso del centeno se sabe que las frecuencias de quiasmas están sujetas a control genotípico poligénico y que los genotipos, al menos en parte, son heterocigotos (Rees, 1955). Por tanto en este caso el descenso de la frecuencia de quiasmas lo podemos atribuir al aumento de la homocigosis debido a la autofecundación.

En una segunda generación de autofecundación (Cuadro 15) se encontró también disminución en la frecuencia de quiasmas aunque la diferencia no era significativa respecto a las plantas de la primera autofecundación, pero aparecen algunos individuos cuyas medias de quiasmas son menores que ninguna de las estimadas en la primera muestra.

El que el nivel de apareamiento se haya mantenido similar en ambas generaciones puede deberse a que las plantas con frecuencia de quiasmas bajas al dar origen a gran número de gametos inviábiles, no producen descendientes por autofecundación, reproduciéndose únicamente aquellas cuyas medias de quiasmas eran más elevadas y eliminándose por consiguiente las otras en cada generación.

En cualquier caso parece ser que existen dos situaciones distintas: por una parte se observa un descenso de la media de quiasmas en casi todas las plantas pertenecientes a la primera y segunda generación de autofecundación, pero este descenso no es muy drástico salvo en cuatro plantas pertenecientes a la primera autofecundación (media de quiasmas/célula: 7,84; 8,48;

8,62 y 4,72) y en 3 de la segunda (medias de 6,66; 4,06 y 2,6).

Estas dos situaciones pueden deberse por una parte al efecto de factores polímeros que causarían la disminución menos drástica de la frecuencia de quiasmas y por otra al efecto de genes mayores que se encontrarán presentes en la población y que en las plantas con frecuencias de quiasmas muy bajas estarían en homocigosis causando la desinapsis, pero por el momento esto no se puede comprobar.

4.2- AUTOINCOMPATIBILIDAD

La capacidad de autofecundación de las diferentes plantas embolsadas varía enormemente: desde plantas que no dan ningún descendiente, plantas que forman uno ó unos pocos granos hasta plantas que dan un número de semillas semejante al que se obtiene por polinización libre.

Sin embargo se observan ciertas regularidades:

- Los resultados de la autofecundación son similares en las plantas del cultivar Ailés y en la primera autofecundación de los híbridos Ailés x Elbon (Cuadros 12 y 10 respectivamente).

- La mayor cantidad de semillas recogidas corresponde a la segunda generación de autofecundación de los híbridos Ailés x Elbon (Cuadro 11).

- Dentro de esta 2ª generación de autofecundación, con un número aproximadamente igual de plantas homocigóticas y heterocigóticas autofecundadas, las primeras dieron doble número de descendientes que las segundas (Cuadro 11), no habiendo sucedido esto en las autofecundaciones de heterocigotos del cv. Ailés (Cuadro 12) donde los resultados fueron iguales a los obtenidos para homocigotos.

Por datos obtenidos en anteriores estudios realizados en el Cultivar Ailés ya se conocían los fuertes sistemas de auto incompatibilidad existentes en la población. Por ello, no es de extrañar que en general las plantas de Ailés den menos descendencia que los híbridos, donde se han introducido nuevos genes procedentes de Elbon que pueden alterar el sistema de autoincompatibilidad ya existente.

En cuanto al hecho de que se haya obtenido el doble número de semillas de los homocigotos que de los heterocigotos, esto podría poner de manifiesto algún tipo de relación entre la he-

terocigosis estructural y el determinismo genético de la autoincompatibilidad.

En cualquier caso las descendencias obtenidas son bastante grandes para proceder de plantas alógamas con fuertes sistemas de autoincompatibilidad. Este sistema es de tipo gametofítico (Lundqvist, 1954) y se debe a dos series multialélicas. Aunque no se sabe el número de términos de la serie se cree que debe de ser muy elevado.

En condiciones de consanguinidad forzada, en las primeras generaciones aparece una ligera autocompatibilidad que puede hacerse mayor cuando se continua con la consanguinidad hasta un nivel que caracteriza a cada línea.

Lundqvist explica el fenómeno de autocompatibilidad

a) Por una mutación en uno de los genes de autoincompatibilidad (S ó Z) que cambia la reacción específica de los granos de polen, no afectando al pistilo (Lundqvist, 1958).

b) Por recombinación dentro del locus de autoincompatibilidad (Lundqvist, 1960).

c) Por acción de algún gen diferente que muestra herencia independiente de los genes mayores de autoincompatibilidad (Lundqvist, 1968).

En nuestro caso carecemos de datos suficientes para inclinarnos por alguna de las tres hipótesis.

5. - ESTIMACION DE LA FRECUENCIA ESPONTANEA DE MUTACION EN EL CULTIVAR AILES.

En el análisis realizado sobre CMP procedentes de plantas clasificadas como homocigóticas estructurales se encontró que de un total de 20.500 células contadas 4 presentaban una asociación de 4 cromosomas. La tasa espontánea de mutación por célula y por generación es por tanto $1,95 \times 10^{-4}$ ó de $9,75 \times 10^{-5}$ por gameto por generación.

Este valor está dentro de los límites normales encontrados en otros organismos, como ya se reseñó anteriormente, y que estaban comprendidos entre 10^{-4} y 10^{-3} por gameto y por generación (Lande, 1979).

Brandham (1977) en gametos producidos por plantas normales encuentra que entre 1398 gametos haploides observados no aparece ningún gameto portador de un intercambio. En cambio en gametos diploides, de 666 aparecen 3 ($4,5 \times 10^{-3}$), siendo esto lógico ya que se trata de gametos diploides y las aberraciones pueden sobrevivir en mucha mayor medida debido al efecto de los cromosomas normales presentes. Este autor detecta únicamente cambios que afecten lo suficiente a la morfología cromosómica como para ser apreciables fácilmente. Para Brandham, los datos obtenidos son muy conservativos ya que la incidencia de los cambios estructurales es mucho mayor en las poblaciones salvajes que las cifras obtenidas en la descendencia de plantas normales.

Cuando en nuestro material se analizó la descendencia obtenida mediante autofecundación de plantas clasificadas previamente como homocigotas estructurales con 7^{II} , se encontró que de 147 plantas obtenidas por autofecundación 9 eran heterocigóticas con $1^{IV} + 5^{II}$ (6,12%). Esta frecuencia es muy elevada y no concuerda

da con la obtenida mediante el análisis de las CMP de las plantas parentales. En ningún caso de los reseñados en la literatura existente al respecto se ha obtenido una frecuencia tan elevada.

Así, White (1965) en Moraba scurra encuentra un individuo mutante entre 750; en Keyacris scurra (1973) este valor es de 1/1.000 y para individuos como lirios, saltamontes y hombre 1/500 (1978). John y Lewis (1968) en poblaciones naturales de saltamontes 1/200 ó 300 y Staiger (1954) en Purpura lapillus 11/933 siendo este el caso en que los individuos heterocigotos aparecen con la mayor frecuencia (1,18%), muy por debajo de la obtenida por nosotros.

Se da la circunstancia de que en 4 de las 6 translocaciones aparecidas de novo en que se analizó su asociación al nucleolo interviene el cromosoma organizador nucleolar. Aunque lo lógico sería esperar que sólo hubiera intervenido una vez, estos datos concuerdan con los obtenidos con otros autores en diversos organismos en el sentido de que los cromosomas satelizados intervienen en mayor proporción de la esperada en las aberraciones cromosómicas. Por ejemplo Konvička y Levan (1972) citan varias especies de Allium (sativum, ampelophrasum y carinatum) en que los cromosomas satélite fueron afectados por desviaciones estructurales más que los otros, comprobándose estas diferencias estadísticamente.

Heneen (1962) en centeno encuentra que el cromosoma 7 está sometido a un mayor número de roturas y translocaciones que el resto en las tres líneas consanguíneas utilizadas.

Hay que añadir que en la población normal de Ailés la frecuencia de translocaciones en que intervienen el cromosoma 7 está dentro de la esperada normalmente, lo que puede indicar una eliminación de estas translocaciones o un simple error de mues-

treo.

Mediante el primer método de análisis (observación de CMP) sólo podemos detectar las mutaciones que se den en fases no muy anteriores a la meiosis o en las mitosis premeióticas de las CMP, ya que si se dan en estadios muy anteriores el número de células con el multivalente sería muy elevado y la planta se clasificaría como heterocigota estructural aunque fuera mutante (fig. 5). Si la mutación se produce en la última mitosis premeiótica sólo aparecerá una célula mutante en la primera división meiótica siendo este nuestro caso ya que las 4 células mutantes encontradas pertenecían a 4 plantas distintas.

El valor obtenido en este caso es independiente de la transmisión de la mutación a la descendencia y sólo se refiere a las mutaciones que puedan ocurrir en la línea germinal masculina, aunque no hay ninguna razón para pensar que la frecuencia de mutación no sea igual por el lado femenino.

Mediante el segundo método de análisis se detectaría la suma de las mutaciones que ocurrieran desde las últimas mitosis premeióticas hasta la formación de los gametos (masculino y femenino) de la planta parental y de las que se produzcan en los periodos 1, 2 y 3 de las plantas de la descendencia (fig. 5). Si la mutación aparece en la planta parental, también está incluida su transmisión a la descendencia.

A la vista de los resultados obtenidos es necesario pensar que las mutaciones ocurren en fases posteriores a la diacinesis meiótica ó en estadios primarios del desarrollo del individuo, lo cual parece estar confirmado por el hecho de la aparición de individuos mutantes en otras descendencias por autofecundación o por cruzamiento (casos reseñados anteriormente) y en trabajos previos (Figueiras, 1977; Candela, 1977) y también por el

hecho de haber encontrado individuos con anteras de dos tipos, homocigotas con 7^{II} y heterocigotas con $1^{IV} + 5^{II}$. Esto último podría indicar que la mutación se ha producido en una fase no muy avanzada de la línea germinal de dichas plantas. Parece ser que los cromosomas de la población de Ailés son muy susceptibles a las roturas cromosómicas.

En cualquier caso no se puede descartar que la consanguinidad al crear un cierto desequilibrio genético no pueda haber influido de alguna forma aumentando, al menos en parte, la tasa de mutación en el segundo análisis, siendo ésta menor en condiciones normales.

Los datos obtenidos podrían ser una explicación a la elevada frecuencia de heterocigotos estructurales observados en la población de Ailés. Es decir que estos aparecieran por mutación espontánea aunque luego en algunos o todos los casos fueran eliminados por selección natural.

Esto se comentará más ampliamente en el apartado siguiente.

6. - ANÁLISIS DE DIVERSOS COMPONENTES DE LA EFICACIA BIOLÓGICA EN HOMOCIGOTOS Y HETEROCIGOTOS ESTRUCTURALES PERTENECIENTES AL CULTIVAR AILES.

Tras el análisis de los resultados obtenidos al medir diversos componentes de la eficacia biológica en 30 individuos homocigóticos y 30 heterocigóticos pertenecientes al cultivar Ailés encontramos que no hay ventaja selectiva de unas plantas sobre otras en cuanto al carácter eficacia biológica medido como descendencia producida viable (Cuadros 24, 25 y 29).

Descomponiendo la eficacia biológica en algunos de sus componentes se ha observado:

- Que el ahijamiento eficaz es prácticamente igual en homocigotos y heterocigotos (Cuadro 21), encontrándose una correlación positiva entre este carácter y el número de semillas producidas (fig. 16).

- El número total de flores por planta y la media de flores por espiga es aproximadamente igual en homocigotos y heterocigotos, no encontrándose diferencia significativa (Cuadros 22 y 23).

- Como media los homocigotos producen 140 granos más que los heterocigotos pero estas diferencias no son significativas (Cuadro 26).

Si lo es en cambio la media de granos por espiga (Cuadro 27), teniendo una mayor media los homocigotos (42,2 y 34,32 respectivamente).

- Respecto a la viabilidad de la descendencia las diferencias tampoco son significativas (Cuadro 28).

- También se han encontrado diferencias significativas en la fertilidad de los gametos masculino y femenino (Cuadros 32 y 33).

Así el número de granos de polen fértiles en el caso de los homocigotos es de 94,66% y en el de los heterocigotos de

89,16%. Igualmente son fértiles el 65,36% de las ovocélulas pertenecientes a plantas homocigóticas y el 55,94% en las heterocigóticas.

Probablemente debido a que el centeno es alógamo no tenga mucha importancia la deficiencia en la fertilidad del grano de polen ya que la cantidad de ellos que pueden llegar al estigma es muy elevada, teniendo mayor importancia la fertilidad de la ovocélula.

Se ha comprobado que existe correlación positiva entre la fertilidad de los gametos masculino y femenino y que también existe correlación entre la fertilidad del gameto femenino y la descendencia producida (fig. 18 y 19), es decir a mayor fertilidad de dicho gameto mayor número de semillas tendrá la planta.

La esterilidad relativa de los heterocigotos es achacable a la presencia del multivalente en la primera división meiótica con la consiguiente producción de gametos inviables con duplicaciones y deleciones debido a las coorientaciones adyacentes que se producen.

Para comprobar si esto era cierto se analizó la posible relación entre la fertilidad de los gametos masculino y femenino con la frecuencia de multivalentes con configuración disyuncional encontrándose que en el caso del grano de polen aunque no existía regresión el valor obtenido estaba muy cercano al límite de significación, pero en el caso de la ovocélula no existía ninguna relación (figs. 20 y 21).

Como explicación a estos hechos podemos decir que:

a) No se encuentra correlación entre la frecuencia de cuadrivalentes alternados y la de ovocélulas fértiles porque el primer carácter se ha medido en CMP y el comportamiento de los multivalen-

tes en la meiosis femenina puede ser diferente aunque en principio no hay ninguna razón para pensar que esto ocurra así sobre todo teniendo en cuenta que se ha encontrado correlación entre la fertilidad de ambos gametos.

b) Aunque la heterocigosis estructural produce un cierto porcentaje de polen estéril, éste también se forma por causas ambientales y genéticas puesto que en poblaciones naturales de centeno se encuentra un cierto grado de infertilidad.

Khush y Stebbins (1961) en centeno cultivado encuentran unos valores medios de polen fértil del 92,9 y 89,9% y en general en las especies del género Secale está alrededor del 90% (Khush y Stebbins, 1961; Khush, 1962).

Pero esta fertilidad del polen medida por capacidad de tinción puede no ser un reflejo fiel de la viabilidad y fertilidad (Heslop-Harrison y Heslop-Harrison, 1970) y aunque el método sea válido para comparar homocigotos y heterocigotos, en las medidas de plantas individuales pueden quedar enmascarados unos efectos por otros. Además es muy probable que los gametos deficientes se tiñan también enmascarando los resultados.

Hay que señalar que en el experimento realizado para medir la velocidad de crecimiento del tubo polínico in vitro, se hizo un estudio de la posible regresión entre la frecuencia de granos de polen germinados y su correspondiente frecuencia de cuadrivalentes alternados, encontrándose que tampoco existía relación entre ambos parámetros (fig. 24).

c) Una tercera explicación sería que el descenso de la fertilidad en los heterocigotos no se deba sólo a la formación de gametos desequilibrados como consecuencia de las coorientaciones adyacentes sino que también influya de una manera importante el conte

d) Puede ser también que los gametos procedentes de segregaciones no disyuncionales sean inviables y no lleguen a la mitosis de polen. Brandham (1973) en Haworthia browniana analiza 43 células en Anafase I en que debido a la morfología especial del intercambio se distinguen los cromosomas procedentes de coorientaciones disyuncionales de las no disyuncionales. De estas 43 son disyuncionales 17, no disyuncionales 15 y en las 11 restantes había ocurrido un sobrecruzamiento. En observaciones de 100 metafases de la mitosis de polen se encontraron 45 con 2 cromosomas normales, 53 con 2 translocados y 2 procedentes de no disyunción. Parece ser que las células con cromosomas desequilibrados serían inviables y abortarían antes de la mitosis de polen.

En otros casos, en cambio, se ha encontrado que gametos provenientes de coorientaciones adyacentes son viables, pueden fecundar y dar lugar a individuos adultos, como lo demuestran los trabajos de Shalev y Ladizinsky (1976) en Avena y de Menzel y Brown (1978) en Gossypium. Pero esto no parece ser una situación generalizada sino más bien acontecimientos esporádicos que normalmente no tienen ninguna incidencia en el resultado final.

Hay varios autores que han encontrado relación entre la fertilidad de los gametos y la frecuencia de multivalentes alternados:

Por ejemplo Hrishy y Müntzing (1960) en S. kuprijanovii estudian el comportamiento meiótico de 11 heterocigotos estructurales para una translocación recíproca que presenta una frecuencia de cuadrivalentes alternados entre el 56,5 y 92,8% con una media de 75%. La fertilidad del polen medida por tinción está entre el 68 y el 92% con una media del 80%. A la vista de los resultados parece que existe una relación entre ambos caracteres pero no realizaron el análisis estadístico.

La fertilidad de la ovocélula como en nuestro caso es bastante mas baja que la del polen estando entre el 13,8 y el 41,4%.

En Chrysanthemum carinatum Rana y Jain (1965) analizan 10 plantas heterocigóticas para una misma translocación recíproca observando una frecuencia de cuadrivalentes alternados que oscila entre el 85 y el 92,25% con un valor medio de 87,68, una frecuencia de polen fértil entre 87,8 y 95,6% con una media de 91,93% y una frecuencia de ovocélulas fértiles comprendida entre el 69,4 el 81,7% con un valor medio de 76,59% (valores ligeramente inferiores a los obtenidos para homocigotos). Encuentran una correlación positiva entre la frecuencia de disyunción y la fertilidad del polen y la ovocélula respectivamente.

En Pennisetum typhoides Sidhu et al (1977) también encuentran relación entre la frecuencia de alternados y la fertilidad del polen. (Estudia 5 intercambios).

Nishimura (1961) encuentra resultados análogos en cebada al igual que Bozzini y Martini (1966) en T. durum.

También Müller (1976) en Pisum observando 4 translocaciones distintas encuentra relación entre la frecuencia de configuraciones desyuncionales y la fertilidad del polen, aunque hay que destacar que sólo analiza 4 plantas.

Un factor que podría ayudar a explicar por qué se mantiene en la población una alta frecuencia de heterocigotos sería la transmisión preferencial de los gametos portadores de la ordenación translocada. Si esto fuese así el descenso en la frecuencia de heterocigotos debido a su menor eficacia biológica en relación con los homocigotos podría ser compensado por un aumento en la frecuencia de heterocigotos debido a su formación por des-

cendencia.

Aunque ya por datos anteriores (Candela, 1977) y por lo encontrado a lo largo de este estudio en diversas autofecundaciones y cruzamientos no parecía ser este el caso, se realizó un estudio sobre el crecimiento del tubo polínico en un medio artificial. Como se observa en los cuadros 34 y 35 la frecuencia de germinación aunque ha decrecido con respecto a los valores obtenidos cuando se observaba el polen teñido conserva la diferencia a favor de los homocigotos. Estos son más fértiles, pero las diferencias con los heterocigotos son o no estadísticamente significativas dependiendo de la prueba estadística que se aplique, (Cuadro 36). Hay que señalar que se encuentra un porcentaje de germinación mayor que en anteriores estudios realizados en centeno (Pfalher, 1965; Puertas y Carmona, 1976). En cuanto a la longitud y velocidad de crecimiento del tubo polínico se observa que son muy similares en las 2 clases de individuos, no siendo las diferencias significativas. La velocidad de crecimiento es bastante inferior a la encontrada por Pfalher (1965) y aproximadamente igual a la encontrada por Puertas y Carmona (1976).

La longitud alcanzada por los tubos polínicos es bastante pequeña y es dudoso que sea suficiente para efectuar la fertilización de la ovocélula en condiciones naturales, pero ya Brewbaker y Kwack (1964) indican que el crecimiento del tubo polínico in vitro raramente excede el 10% del observado en los estilos, aunque Sari Gorla et al (1975) encuentran una buena correspondencia entre ambas técnicas, mientras que Pfalher y Linskens (1972) y Kumar y Sarkar (1975) llegan a diferentes conclusiones.

En los heterocigotos estructurales, que forman gametos N y T, si estos se comportaran de manera diferente para el carácter crecimiento del tubo polínico se esperaría una distribución

bimodal o al menos una desviación típica mayor que entre los individuos homocigotos. Pero ésto no ha sido así (fig.23 y Cuadros 37 y 38) por lo que podemos concluir que no existen diferencias en cuanto al comportamiento para este carácter entre los individuos homocigóticos y heterocigóticos. No se observa una transmisión preferencial del gameto T y en concordancia tampoco se encuentra una velocidad diferencial.

Sin embargo existen referencias de transmisión diferencial por el lado masculino cuando están presentes anomalías tales como duplicaciones, deleciones y reordenamientos (Ghidoni, 1968; Rhoades, 1950, 1954, 1955 y Stadler y Roman, 1948; citados por Pfahler, 1975).

Teniendo en cuenta que entre los individuos heterocigóticos usados existían varios de ellos que eran descendientes de la misma planta madre (F8, F23, F146, F237 y F456) cabe esperar que todos lleven la misma translocación que dicha planta parental y por lo tanto se comporten de manera similar si dicha translocación lleva aparejada alguna ventaja o desventaja.

Si nos fijamos en los heterocigotos descendientes de F237 de los que se han estudiado 5 plantas, podemos observar que los valores de longitud media del tubo polínico oscilan entre 40 y 147 μ siendo sus velocidades medias 2,70 y 9,84 μ /min. que son respectivamente la más alta y la tercera más baja de toda la muestra de heterocigotos. Al mismo tiempo hay que destacar que en las 18 plantas heterocigóticas se encuentran también la velocidad más alta y más baja de crecimiento del tubo de toda la muestra de homocigotos y heterocigotos. Esto parece indicar que con respecto a este carácter lo que parece influir es el genotipo de la planta o del grano de polen pero no de la translocación que lleve asociada.

En cuanto a si lo que influye en el crecimiento del tubo polínico es la constitución genética del esporofito, la del gametofito o ninguna de las 2 e influyen solamente factores ambientales, hay varias opiniones al respecto.

Para algunos autores la capacidad de los granos de polen para fertilizar es independiente de su constitución genética. La validez de este supuesto está reforzada por el hecho de que la mayoría de los loci estudiados presentan proporciones mendelianas. Por otra parte para un número de loci relativamente pequeño se han encontrado proporciones aberrantes que proceden aparentemente de la transmisión diferencial del polen (Brink y Macgillivrai, 1924; Cameron y Noav, 1957; Gutierrez y Sprague, 1959; Jones, 1920, 1922, 1924; Loegering y Sears, 1963; Rick, 1966; Sprague y McKinney, 1966; citados por Pfaller, 1967).

Para Pfaller (1965) la capacidad de fertilización de los granos de polen de maiz estaba asociada con su constitución genética. Este mismo autor en 1967, también en maiz, encuentra que en poblaciones naturales de plantas alógamas hay desviaciones substanciales de lo esperado por azar debido a la transmisión diferencial del polen. Estas diferencias en la transmisión se asociaron no solo con el genotipo del polen sino también con la constitución genética del esporofito femenino, influyendo también factores ambientales.

A conclusiones similares llega también Johnson en maiz (citado por Mulcahy, 1974).

Los datos encontrados en este experimento parecen concordar con el resto de los resultados del análisis de otros componentes de la eficacia biológica ya que aparecen individuos translocados que se comportan mejor que los homocigotos y otros cuyo valor estaba por debajo de dichos homocigotos para casi to-

dos los caracteres muestreados.

Hay que resaltar que generalmente los homocigotos tienen un valor superior como media para estos caracteres aunque las diferencias no sean significativas en casi ningún caso.

En general los datos obtenidos coinciden con los encontrados para los diversos componentes de la eficacia biológica analizados en otra muestra réplica de la F utilizada en nuestro análisis (Candela, 1977) sobre 49 individuos homocigotos y 13 heterocigotos.

Los resultados obtenidos en este caso fueron:

- Un mayor ahijamiento eficaz de homocigotos aunque las diferencias no fueron significativas. El ahijamiento fue muy superior al encontrado por nosotros (\bar{X} pobl. = 37,65 y 22,93 respectivamente).

Encontró también correlación positiva entre el número de descendientes y el ahijamiento eficaz.

- El número total de flores y la media de flores por espiga es similar en homocigotos y heterocigotos no habiendo diferencias significativas.

Estos valores también fueron mas elevados que en nuestro caso (total flores, \bar{X} pobl = 2781 y 1442,4; \bar{X} flores/espiga = 74 y 62,92 respectivamente).

- Se encontraron diferencias significativas a favor de los homocigotos en los caracteres descendencia producida y viabilidad de la descendencia, y por tanto también en el carácter descendencia viable siendo las medias superiores en la descendencia producida y viable pero muy similares en cuanto a la viabilidad de la descendencia.

- También encuentran diferencias significativas en cuanto a la fertilidad de la ovocélula y del grano de polen e igualmente que

no existe relación entre la frecuencia de multivalentes alternados y dichas fertilidades.

Por tanto podemos concluir que el elevado porcentaje de polimorfismo cromosómico detectado en el cultivar Ailés no puede ser debido a una mayor ventaja selectiva de los heterocigotos frente a los homocigotos puesto que en ninguno de los componentes de la eficacia biológica analizados hemos encontrado dicha ventaja.

Desde que se detectó la presencia de individuos heterocigotos estructurales en el cultivar Ailés y se observó que su frecuencia era muy elevada (21% en un primer análisis; Candela y Lacadena, 1975), se planteó estudiar más a fondo este polimorfismo. Para ello se analizaron un total de 5 muestras de dicho cultivar, unas procedentes de la localidad original y otras de los campos experimentales de Madrid, estimándose una frecuencia de heterocigosis estructural por translocaciones recíprocas del 20% (Candela et al, 1979). El mantenimiento de esta frecuencia en el 20% durante varias generaciones sugirió la existencia de un equilibrio en dicha población.

La hipótesis que parecía más probable para explicar el mantenimiento de dicho polimorfismo era la existencia de sobredominancia es decir, selección favorable a los heterocigotos estructurales que pudiera compensar la pérdida de fertilidad debida a la presencia de multivalentes en la meiosis de dichos individuos. Esta hipótesis se veía apoyada por el hecho de que en estudios realizados en especies animales y vegetales se había observado un valor selectivo superior de los heterocigotos frente a los homocigotos. Así, por ejemplo; Darlington y La Cour (1950) demuestran en

Campanula que los heterocigotos estructurales en condiciones de consanguinidad forzada adquieren una ventaja selectiva frente a los homocigotos ya que dicha heterocigosis estructural, suponen, ayudaría a mantener la heterocigosis génica. Pero los heterocigotos son artificiales y los resultados dudosos. Un caso similar al anterior está descrito en Paeonia californica (Walters, 1942).

La misma explicación ha sido sugerida por John y Lewis (1958) para justificar la presencia de heterocigosis estructural para al menos una translocación recíproca en cada individuo, en dos pequeñas poblaciones de Periplaneta americana donde la consanguinidad está impuesta por aislamiento geográfico.

En Oenothera las poblaciones alógamas no tienen heterocigosis estructural pero sí las autógamias (Cleland, 1972).

Rees (1961) analizó plantas de centeno derivadas por autofecundación de otras con $2^{IV} + 3^{II}$ en que una de las translocaciones llevaba implicado el cromosoma organizador nucleolar. En las descendencias encuentra que para uno de los intercambios se aprecia una gran ventaja de los individuos heterocigotos translocados que atribuye un equilibrio génico en combinación heterocigótica, preservado por el cambio estructural. La relación homocigotos-heterocigotos no era la misma en todas las líneas lo que podría explicarse por la interacción génica entre los cromosomas del intercambio y el fondo genotípico de cada línea. También se ha observado que la proporción de heterocigotos estructurales se incrementa a medida que aumenta la homocigosis génica. Sin embargo, para el otro intercambio, los heterocigotos no mostraron ventajas sobre los homocigotos por lo que concluye que la ventaja conferida por el cambio estructural depende de una combinación genética particular asociada a ella. Igualmente comprobó que los intercambios eran independientes uno del otro tanto estructural como genéticamente.

En cambio White (1957) en Moraba scurra si que encontró interacción. Probablemente el que interaccionen o no sea debido a la constitución génica particular.

Posteriormente, Bailey et al (1976) utilizaron estas mismas líneas consanguíneas de centeno con 10 generaciones de autofecundación cultivandolas en condiciones de alta densidad de siembra. Encontraron que a mayor densidad de siembra correspondía mayor mortalidad y que entre los supervivientes había un exceso de heterocigotos (simples o dobles) sobre homocigotos, incrementándose su proporción a expensas de los homocigotos cuando se incrementa la mortalidad. El incremento se debía a los heterocigotos simples, los dobles permanecían constantes a cualquier densidad de siembra.

Para estos autores, la eficacia biológica superior de los heterocigotos podría deberse a una combinación génica heterocigótica altamente adaptativa localizada y mantenida por los intercambios, desapareciendo esta ventaja cuando ambos intercambios están juntos. La ventaja dependería en gran medida de la acción e interacción de secuencias particulares de genes en combinación heterocigótica.

Más tarde, en un experimento similar, Bailey et al (1978) encuentran que los homocigotos para las translocaciones son casi completamente inviables sobre todo a altas densidades de siembra, observandose un incremento de la frecuencia de heterocigotos cuando aumenta dicha densidad.

En Chrysanthemum carinatum Rana y Jain (1965) encuentran al hacer cruzamientos entre plantas simples heterocigotas pertenecientes a tres poblaciones distintas procedentes de lugares muy alejados entre sí (Inglaterra, Hungría e India) que los dos mismos pares de cromosomas están implicados en los intercam-

bios. Para los autores, la translocación tiene una ventaja selectiva que se debe a una combinación heterocigótica conseguida mediante la heterocigosis estructural, basándose también en el hecho de que la misma translocación esté presente en sitios tan alejados.

Posteriormente Rana (1966) encuentra que estos heterocigotos son más grandes y más fecundos que los homocigotos y piensa que ciertos complejos de genes coadaptados se mantienen por las translocaciones.

Bloom (1977) en Clarkia speciosa, encuentra una ventaja selectiva de los heterocigotos sobre los homocigotos en condiciones de consanguinidad. Utilizó 4 heterocigotos distintos encontrando que en las progenies de tres de ellos, los heterocigotos estaban claramente en exceso, teniendo además mayor peso vegetativo en seco y mayor supervivencia en condiciones de gran humedad. En la otra translocación no había diferencias entre ambos tipos pero se encontró un exceso de heterocigotos en la tercera generación.

Para este autor, la superioridad de los heterocigotos es debida a un nivel de heterocigosis génica muy elevado, existiendo una relación entre heterocigosis génica y cromosómica. Parece ser que los grupos de ligamiento intracromosómicos estudiados son debidos a la localización distal del sobrecruzamiento, no a la existencia de regiones proximales estructuralmente diferentes (Bloom, 1974).

En Haworthia reinwardtii var. chalumnensis Brandham (1974) encuentra que en un taxón hay una fuerte selección a favor de los heterocigotos, estando prácticamente ausentes los dos homocigotos, situación que aparentemente no ocurre en las Aloineae. Parece ser que se está aproximando hacia una completa hibridación

por translocaciones como ocurre en Oenothera.

Un caso similar ha sido detectado en Gaura villosa y G. lindheimeri por Raven y Gregory (1972) donde todas las plantas recolectadas eran heterocigóticas para varios intercambios y los homocigotos producidos experimentalmente eran mas pequeños y peores lo que también indica una selección en contra de los homocigotos en la naturaleza.

Sin embargo en nuestro caso, en el primer análisis realizado en Ailés para medir diversos componentes de la eficacia biológica se encontró que como media los homocigotos presentaban un mayor valor selectivo que los heterocigotos con un valor del coeficiente de selección en contra de los heterocigotos muy elevado ($S = 0,4$) (Candela, 1977; Cuadro 39).

Debido a que en este análisis sólo se muestrearon 13 heterocigotos, se planteó realizar un nuevo estudio con una muestra de 30 homocigotos y 30 heterocigotos tomados al azar.

En este nuevo análisis hemos encontrado que no había diferencias significativas en el valor de la eficacia biológica entre ambos tipos de individuos aunque para los caracteres analizados los heterocigotos siempre fueron un poco inferiores ($S=0,15$; Cuadro 39).

A la vista de los resultados obtenidos en los dos estudios debemos rechazar la hipótesis de sobredominancia.

Por otra parte, puesto que ya se sabía que en la población existen muchas translocaciones reciprocas distintas (de 11 heterocigotos analizados al menos 7 llevaban intercambios distintos; Candela et al, 1979), se postuló que debía existir una frecuencia de mutación cromosómica espontánea elevada.

Mediante el análisis realizado en este trabajo se encontró una frecuencia de mutación espontánea alrededor del 6%, lo que parecía estar de acuerdo con lo esperado.

Los resultados obtenidos en cuanto al valor selectivo de los heterocigotos y la existencia de una frecuencia espontánea de mutación elevada nos sugirieron que el mantenimiento de la heterocigosis estructural podría deberse a un equilibrio mutación-selección en el que la selección en contra de los heterocigotos sea compensada por una continua producción de nuevos reordenamientos.

Siendo p la frecuencia gamética de la ordenación cromosómica normal (N) y q la de las diferentes ordenaciones translocadas (T_i), si suponemos que la población está en equilibrio, que los individuos homocigotos sean normales o translocados tienen un valor selectivo de 1 y consideramos que los heterocigotos translocados se comportan todos ellos de manera similar por lo que no importaría la frecuencia relativa de cada reordenamiento en la población, podemos calcular el Δq debido a selección cuya expresión es:

$$\Delta q_s = - \frac{qS(2q^2 - 3q + 1)}{1 + 2qS(q-1)}$$

Por otra parte, considerando que la mutación es de tipo recurrente no recíproco, es decir que únicamente se da el paso de la ordenación normal a la translocada, el Δq debido a mutación es $\Delta q_m = u(1-q)$.

En el equilibrio ambos incrementos tendrían que ser iguales, $\Delta q_s + \Delta q_m = 0$ ó lo que es lo mismo:

$$u(1-q) = \frac{qS(2q^2 - 3q + 1)}{1 + 2qS(q-1)}$$

Si realmente en la población está operando un equilibrio mutación-selección cuando la expresión anterior se sustitu-

yan por ejemplo S y q por los valores estimados en los análisis realizados, podríamos hallar el valor de u y compararlo con el obtenido por nosotros. Si ambos valores son similares la hipótesis se aceptaría, pero si no coinciden en gran medida, o bien la hipótesis ha de ser rechazada o alguno de los supuestos teóricos en que nos hemos basado para el cálculo de las fórmulas eran erróneos.

En el presente trabajo el valor estimado de q en la muestra F es de 0,08, siendo el valor de $S = 0,15$ y el de $u=0,0612$ (Cuadro 39).

Sustituyendo los valores de q y S en la fórmula anterior obtenemos un valor de u de 0,0103 inferior al estimado, 0,0612.

Haciendo el mismo tipo de análisis con los datos obtenidos en el estudio anterior (Candela, 1977) $q=0,12$ y $S=0,4$ el valor de u obtenido es de 0,0398 (Cuadro 39), más aproximado al obtenido por nosotros.

Las dos frecuencias de mutación obtenidas son del mismo orden de magnitud, 10^{-2} , de la estimada por nosotros por lo que en principio parece ser que la hipótesis del equilibrio mutación-selección es aceptable ya que todos los datos obtenidos por nosotros concuerdan con lo esperado.

RESUMEN

Para comprobar si el polimorfismo cromosómico intraespecífico era un fenómeno esporádico en las poblaciones de centeno cultivado, se analizaron 22 cultivares procedentes de distintas regiones de la Península Ibérica, encontrándose heterocigosis estructural por translocaciones recíprocas en 10 de ellos, con valores que oscilan entre el 1,64% de Calamocha y el 16,52% de Ailés. En general los valores son bastante bajos salvo en los cultivares de Meira y Mansilla, en que es de aproximadamente del 10%. El cultivar Ailés sigue siendo el que presenta la mayor frecuencia de polimorfismo cromosómico, aunque su valor puede sufrir ciertas fluctuaciones.

Los resultados obtenidos vienen a confirmar el corolario de la ortoselección cariotípica ya que se encuentra el mismo tipo de variación estructural tanto a nivel inter como intraespecífico. Este polimorfismo puede significar una fuente de variación genética potencial para el proceso evolutivo.

El comportamiento citogenético de los heterocigotos muestreados es bastante similar: los segmentos translocados son relativamente grandes en todos los casos; las medias de quiasmas por célula son bastante parecidas y están dentro de los valores obtenidos en anteriores estudios aunque son, en general, un poco superiores.

Todos los heterocigotos muestran segregación preferencial, alcanzando la coorientación alternada en muchos casos valores superiores al 80%, por lo que en principio la pérdida de fertilidad causada por la translocación se verá parcialmente compensada.

En muchos casos las cadenas son más frecuentemente alteradas que los anillos aunque en el cultivar Ailés aproximadamente en la mitad de las plantas analizadas ocurre lo contrario, siendo más disyuncionales los anillos.

Se estudió la transmisión de las translocaciones desde varios puntos de vista: cruzamiento, autofecundación y polinización libre. No parece existir evidencia en una transmisión preferencial de la ordenación translocada por el lado masculino ni femenino ya que en todos los casos las descendencias globales obtenidas se ajustaban a la esperada teóricamente por azar (50% de homocigotos y heterocigotos).

Parece ser que existe una cierta dificultad para la formación de individuos homocigotos translocados ya que únicamente uno de los 6 homocigotos muestreados era homocigoto para la ordenación translocada.

Se han analizado las consecuencias de la consanguinidad a nivel meiótico y de producción de semillas, encontrándose que: aparece un descenso significativo en el número de quiasmas por célula en Metafase I en las plantas observadas, siendo en algunos casos muy drástico, lo que nos lleva a postular que quizá existan en la población dos tipos de efectos: por una parte el efecto de unos factores poliméricos que causarían el pequeño descenso y por otra el de unos genes mayores de carácter recesivo que se encontrarían en la población y que al reunirse en homocigosis en ciertas plantas causarían la desinapsis.

No se encontraron diferencias significativas entre los individuos pertenecientes a la primera y segunda generación de autofecundación, pudiendo deberse a que sólo se obtienen descendientes por autofecundación en los casos en que las plantas tenían

medias de quiasmas normales. Esto llevará consigo la eliminación progresiva de los genes mayores causantes de la desinapsis.

Las plantas muestran diferentes grados de autocompatibilidad, apareciendo plantas sin ningún descendiente, plantas con una o unas pocas semillas y otras con un número de granos similares a los obtenidos por polinización libre.

En general los resultados obtenidos por autofecundación en cuanto al número de semillas son buenos teniendo en cuenta que el centeno es alógamo y dispone de un fuerte sistema de autoincompatibilidad. El mayor porcentaje de semillas se obtiene a partir de la segunda autofecundación de los híbridos Ailés-Elbon, lo que puede deberse al mayor nivel de heterocigosis alcanzado por estas plantas al proceder de un cruzamiento por Elbon. Dentro de estos híbridos se ha observado que los homocigotos se autofecundan mejor que los heterocigotos lo que quizá se deba a algún tipo de relación entre las translocaciones y el sistema de autoincompatibilidad. La supervivencia de las semillas es bastante buena, siendo aproximadamente del 70%.

Se ha procedido al estudio de la frecuencia espontánea de mutación a dos niveles:

- a.- En diplotena y diacinesis de CMP de plantas homocigóticas.
- b.- En las descendencias por autofecundación de dichas plantas.

En el primer caso, la frecuencia de mutación estimada por gameto y por generación es de $9,75 \times 10^{-5}$.

En el segundo la frecuencia fue de 0,0612 por planta por generación.

Los dos valores no son coincidentes, lo que indicaría que la mutación tiene que darse en fases posteriores a la diacinesis en la planta parental y luego transmitirse a la descenden-

cia, o bien debe producirse en los primeros estadios del desarrollo de la planta hija. Puede existir algún efecto de la consanguinidad que haya aumentado al menos en parte la frecuencia de mutación en el segundo caso.

Por último se analizaron diversos componentes de la eficacia biológica en sendas muestras de 30 individuos homocigóticos y heterocigóticos estructurales encontrándose que ambos tipos de individuos no presentaban diferencias significativas en ninguno de los componentes analizados salvo en la media de granos por planta y la fertilidad de los gametos masculino y femenino, siendo en estos casos las diferencias a favor de los homocigotos. Por ello concluimos que no hay diferencias significativas en cuanto a la eficacia biológica para ambos tipos de individuos. A pesar de todo se estima un coeficiente de selección de 0,15 en contra de los heterocigotos.

La hipótesis mas probable que explicaria el mantenimiento del polimorfismo cromosómico detectado en el cultivar Ailés es un equilibrio mutación- selección. En este caso el Δq debido a selección debe de ser igual y de signo contrario al Δq debido a mutación.

Suponiendo que las translocaciones se comportan como un locus único y que los heterocigotos translocados tienen todos el mismo valor selectivo, y siendo q la frecuencia gamética de la ordenación translocada, la expresión obtenida es:

$$u(1-q) = \frac{qS(2q^2 - 3q + 1)}{1 + 2qS(q-1)}$$

Si sustituimos dos de los valores obtenidos u , S ó q en la fórmula podemos hallar el tercero y comprobar si este se ajusta al estimado previamente. Sustituyendo q y S por sus valores 0,08

y 0,15 respectivamente obtenemos un valor $u = 0,0103$. Utilizando los datos disponibles de un estudio anterior (Candela, 1977) $q = 0,12$ y $S = 0,4$ obtenemos $u = 0,0398$.

El valor obtenido por nosotros para u es de 0,0612. La frecuencia de mutación obtenida en todos los casos es del mismo orden de magnitud (10^{-2}) por lo que podría ser aceptada la hipótesis del equilibrio mutación-selección como la más probable para explicar el mantenimiento del polimorfismo cromosómico detectado en el cultivar Ailés.

CONCLUSIONES

- 1.- El polimorfismo cromosómico por translocaciones recíprocas parece ser una situación frecuente dentro de las poblaciones naturales de centeno cultivado ya que se detectó en 10 de los 22 cultivos muestreados, siendo una confirmación del corolario del principio de ortoselección cariotípica: cuando las especies de un género difieren por translocaciones recíprocas cabe esperar el mismo tipo de polimorfismo cromosómico a nivel intraespecífico.
- 2.- Los heterocigotos encontrados muestran segregación preferencial por lo que su fertilidad no se veía muy afectada en principio.
- 3.- No se encuentran diferencias en cuanto a la transmisión gamética de las ordenaciones translocadas en relación con la estándar por el lado masculino ni femenino tanto en cruzamientos, como autofecundaciones y polinización libre.
- 4.- Existe una cierta dificultad en la formación de los individuos homocigotos translocados.
- 5.- La consanguinidad causa un decrecimiento en el número de quiasmas por célula de las plantas sometidas a 1 y 2 generaciones de autofecundación. Parece que existen dos efectos diferentes debidos a poligenes y genes mayores.
- 6.- Se ha comprobado que las plantas autofecundadas muestran grados de autocompatibilidad variables y que en ciertos casos parece haber alguna relación entre las ordenaciones translocadas y el sistema de autoincompatibilidad.
- 7.- La frecuencia espontánea de mutación cromosómica estimada tiene un valor de $9,75 \times 10^{-5}$ por gameto y generación y de 0,0612 por planta y generación. Parece ser que se da mas frecuen

temente en las fases posteriores a la diacinesis en el parental o en los primeros estadios del desarrollo de la descendencia, aunque no se puede descartar una cierta influencia de la consanguinidad.

8.- No se detectan diferencias significativas en cuanto al caracter eficacia biológica para homocigotos y heterocigotos estructurales, aunque existe un coeficiente de selección de 0,15 en contra de los heterocigotos.

9.- Proponemos que el mantenimiento del polimorfismo cromosómico en el cultivar Ailés es debido a un equilibrio mutación-selección como lo prueba el hecho de que los valores estimados para q y S se ajustan bastante bien con el estimado para u .

BIBLIOGRAFIA

- AKDIK, S.; MÜNTZING, A. 1949. New cases of segmental interchange and some other meiotic irregularities in rye. *Hereditas*, 35: 67-76.
- ALEXANDER, M.L. 1952. Detection and separation of spontaneous and induced translocations in mature and immature germ cells of Drosophila. *Amer. Natur.*, 96: 309-315.
- ANDERSON, A.G.; KRAMER, H.H.; LONGLY, A.E. 1955 a. Translocations in maize involving chromosome 4. *Genetics*, 40: 500-510.
- ANDERSON, A.G.; KRAMER, H.H.; LONGLY, A.L. 1955 b. Translocations in maize involving chromosome 6. *Genetics*, 40: 531-538.
- BAHN, E. 1971. Position-effect variegation for an isoamilase in Drosophila melanogaster. *Hereditas*, 67: 79-82.
- BAILEY, R.J.; REES, H.; ADENA, M.A. 1978. Interchange heterozygosity and selection in rye. *Heredity*, 41: 1-12.
- BAILEY, R.J.; REES, H.; JONES, L.M. 1976. Interchange heterozygotes versus homozygotes. *Heredity*, 37: 109-112.
- BERG, R. 1941. Genetical analysis of two wild populations of Drosophila melanogaster. *J. General Biol.*, 2: 143-158.
- BLAKESLEE, A.F. 1927. Nubbin, a compound chromosomal type in Datura. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 30 (1).
- BLANCO, J.L. 1948. Anormalidades meióticas en relación con la consanguinidad en Zea mays. *Cons. Sup. Inv. Cient. Misión Biol. Galicia*. Madrid.
- BLOOM, W.L. 1974. Origin of reciprocal translocations and their effect in Clarkia speciosa. *Chromosoma*, 49: 61-76.
- BLOOM, W.L. 1977. Translocation heterozygosity and inbreeding in Clarkia speciosa. *Evolution*, 31: 256-264.
- BOZZINI, A.; MARTINI, C. 1966. Fertility of interchange heterozygous in Triticum durum. *Caryologia*, 19: 192-217.
- BRANDHAM, P.E. 1969 b. Chromosome behaviour in the Aloineae. II. The frequency of interchange heterozygosity. *Chromosoma*, 27: 216-

225.

- BRANDHAM, P.E. 1973. The chromosomes of the Liliaceae. III. New cases of interchange hybridity in the Aloineae. Kew Bull., 28: 341-348.
- BRANDHAM, P.E. 1974. Interchange and inversion polymorphism among populations of Haworthia reinwardtii var. chalumnensis. Chromosoma, 47: 85-108.
- BRANDHAM, P.E. 1977. The frequency of spontaneous structural change. Current Chromosoma Res. K. Jones & P.E. Brandham eds. Elsevier (The Netherlands).
- BREWBAKER, J.L.; KWACK, B.H. 1964. The calcium ion and substances influencing pollen growth. In Pollen Physiology and Fertilization, 143-151. H.F. Linskens.
- BURNHAM, C.R. 1956. Chromosomal interchange in plants. Bot. Rev., 22: 419-522.
- BURNHAM, C.R. 1962. Discussions in Cytogenetics. Burgess/Minneapolis
- BURTON, G.W.; POWELL, J.B. 1966. Morphological and cytological response of pearl-millet, Pennisetum typhoides, to thermal neutrons and ethyl methane sulphonate seed treatments. Crop Sci., 6: 180-182.
- CANDELA, M. 1972. Análisis comparativo de translocaciones en poblaciones de centeno, Secale cereale L. Tesina de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Complutense. Madrid.
- CANDELA, M. 1977. Polimorfismo cromosómico en poblaciones naturales de centeno cultivado, Secale cereale L. Tesis Doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
- CANDELA, M.; FIGUEIRAS, A.M.; LACADENA, J.R. 1979. Maintenance of interchange heterozygosity in cultivated rye, Secale cereale. Heredity, 42: 283-289.
- CANDELA, M.; LACADENA, J.R. 1975. Chromosomal polymorphism by reciprocal translocations in a natural population of cultivated rye Secale cereale L.: A preliminary note. Anal. Inst. Bot. Cavanilles, 32: 649-657.
- CARSON, H.L.; CLAYTON, F.; STALKER, H.D. 1967. Karyotypic stability

- and speciation in Hawaiian Drosophila. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S., 57: 1280-1285.
- CATCHESIDE, D.G. 1939. A position effect in Oenothera. J. Genet., 38: 345-352.
- CATTANACH, B.M. 1974. Position effect variegation in the mouse. Genet. Research, 23: 291-306.
- CLELAND, R.E. 1962. The cytogenetics of Oenothera. Advanc. Genet., 11: 147.
- CLELAND, R.E. 1972. Oenothera, Cytogenetics and Evolution. Academic Press, New York, 1ª edición.
- CHINNAPPA, C.C. 1976. Cytology of Tradescantia sillamontana. Cytologia, 29: 363-367..
- DARLINGTON, C.D. 1937. Recent Advances in Cytology. 2nd Ed. P. Blakiston's Son & Co., Phila., Pa.
- DARLINGTON, C.D. 1939. The evolution of genetic systems. 151 pp. Cambridge, Univ. Press.
- DARLINGTON, C.D. 1958. The evolution of Genetic Systems. 2nd Ed. Oliver and Boyd, Ltd. Edimburgh, Scotland.
- DARLINGTON, C.D.; GAIRDNER, A.E. 1937. The variation system in Campanula. J. Genet., 35: 97-128.
- DARLINGTON, C.D.; LA COUR, L.F. 1950. Hybridity selection in Campanula. Heredity, 4: 217-248.
- DARLINGTON, C.D.; MATHER, K. 1949. The elements of Genetics. Allen & Unwin, London.
- EKBERG, I. 1969. Different types of sterility induced in barley by ionizing radiations and chemical mutagens. Hereditas, 63: 257-278.
- ENDRIZZI, J.E. 1974. Alternate I and alternate II disjunctions in heterozygous reciprocal translocations. Genetics, 77: 55-60.
- EPHRSSI, B.; SUTTON, E. 1944. A consideration of the mechanism of position effect. Proc. Nat. Acad. Sci., 30: 183-197.

- FIGUEIRAS, A.M. 1977. Comparación de heterocigotos estructurales de una población natural de Secale cereale L. y análisis de su comportamiento meiótico. Tesina de Licenciatura, Febrero 1977. Universidad Complutense.
- FORD, C.E. 1970. The population cytogenetics of other mammalian species. In P.A. Jacobs et al. eds, Human Population Cytogenetics. Edinburgh Univ. Press, Edinburgh; pp 221-240.
- FORD, E.B. 1940. Polymorphism and taxonomy. In New Systematics (ed. by J.S. Huxley), Clarendon Press, Oxford, 493 pp.
- FREIRE-MAIA, N. 1961. Peculiar gene arrangements in Brazilian natural populations of Drosophila ananassae. Evolution, 15: 486-495
- GAIRDNER, A.E.; DARLINGTON, C.D. 1931. Ring-formation in diploid and polyploid Campanula persicifolia. Genetica, 13: 113-150.
- GALE, M.D.; REES, H. 1971. The production and assay of segmental substitution lines in barley. Genet. Res., 17: 245-256.
- GARBER, E.D. 1948. A reciprocal translocation in Sorghum versicolor Anderss. Amer. J. Bot., 35: 295-297.
- GIRALDEZ, R.; LACADENA, J.R. 1976. Univalent behaviour at Anaphase I in desynaptic rye. Chromosoma, 59: 63-72.
- GIRALDEZ, R.; LACADENA, J.R. 1978. Relationships between frequency, localization and errors in chiasma formation in desynaptic rye Chromosoma, 66: 193-204.
- GOTTCHALK, W. 1978. The performance of translocation-homozygous Pisum lines in comparison with translocation-heterozygous plants. The Nucleus, 21: 29-34.
- GRANT, V. 1964 b. The architecture of the Germ Plasm. New York: Wiley.
- GUSTAFSSON, A.; HAGBERG, A.; PERSSON, G.; WIKLUND, K. 1971. Induced mutations and barley improvement. T.A.G., 41: 239-248.
- HÅKANSSON, A. 1931 b. Über Chromosomenverketung in Pisum. Hereditas 15: 17-61.
- HENEEN, W. K. 1962. Chromosome morphology in inbred rye. Hereditas, 48: 182-200.

- HESLOP-HARRISON, J.; HESLOP-HARRISON, Y. 1970. Evaluation of pollen viability by enzymatically induced fluorescence; intracellular hydrolysis of fluorescein diacetate. *Stain Techn.*, 45: 115-120.
- HRISHI, N.; MÜNTZING, A. 1960. Structural heterozygosity in Secale kuprijanovii. *Hereditas*, 46: 745-752.
- HRISHI, N.; MÜNTZING, A.; RAMULU, K.S. 1969. Further data on structural heterozygosity in a strain of Secale kuprijanovii. *Hereditas*, 61: 339-347.
- HUGHES-SCHRADER, S. 1943 a. Polarization, kinetochore movement and bivalent structure in the meiotic of male mantids. *Biol. Bull.* 85: 265-300.
- HUGHES-SCHRADER, S. 1950. The chromosomes of mantids (Orthoptera-Mantidae) in relation to taxonomy. *Chromosoma*, 4: 1-55.
- IGLESIAS, A. 1971. Comunicación presentada a las VIII Jornadas de Genética Luso-Españolas, Oeiras. Portugal.
- JACOBS, P.A. 1977. Structural rearrangements in the chromosomes of man. In E.B. Hook and I.H. Porter (eds.) *Population Cytogenetics: Studies in Humans*. Academic Press, New York. pp 81-97.
- JAIN, S.K. 1960. Cytogenetics of rye (Secale spp.). *Bibl. Genetica*, 29: 1-86.
- JAMES, S.H. 1965. Complex hybridity of Isotoma petrea. I. The occurrence of interchange heterozygosity, autogamy and a balanced lethal system. *Heredity*, 20: 341-353.
- JOHN, B.; LEWIS, K.R. 1957. Studies on Periplaneta americana. I. Experimental analysis of male meiosis. *Heredity*, 11: 1-9.
- JOHN, B.; LEWIS, K.R. 1958. Studies on Periplaneta americana. III. Selection for heterozygosity. *Heredity*, 12: 97-185.
- JOHN, B.; LEWIS, K.R. 1959. Selection for interchange heterozygosity in a inbred culture of Blaberus discoloralis (Serville). *Genetics*, 44: 251-267.
- JOHN, B.; LEWIS, K.R. 1965. *Protoplasmatologia* 1. The Meiotic System. Springer-Verlag. Wien-New York.
- JOHN, B.; LEWIS, K.R. 1968. *Protoplasmatologia* VI. The chromosome complement. Ed. Springer-Verlag. Wien-New York.
- JOHN, B.; LEWIS, K.R. 1975. *Chromosome Hierarchy*. Oxford University

Fress. London.

- JOHN, B.; WEISSMAN, D.B. 1977. Cytogenetic components of reproductive isolation in Trimerotropis thalassica and T. occidentalis. *Chromosoma*, 60: 187-203.
- JONES, G.H. 1967. The control of chiasma distribution in rye. *Chromosoma*, 22: 69-90.
- JONES, G.H. 1968. Meiotic errors in rye related to chiasma formation. *Mutation Res.*, 5: 385-395.
- JONES, G.H.; REES, H. 1964. Genotypic control of chromosoma behaviour in rye. VIII. The distribution of chiasmata within pollen mother cells. *Heredity*, 19: 719-730.
- JONES, K. 1962. Chromosomal status, gene exchange and evolution in Dactylis: 2. The chromosomal analysis of diploid, tetraploid and hexaploid species and hybrids. *Genetica*, 32: 272-295.
- KHOSHOO, T.N.; MUKHERJEE, I. 1966. A translocation heterozygote in garden Canna. *Genetics*, 37: 255-258.
- KHUSH, G.S. 1962. Cytogenetic and evolutionary studies in Secale. II. Interrelationships of wild species. *Evolution*, 16: 484-496.
- KHUSH, G.S. 1963 a. Cytogenetic and evolutionary studies in Secale. III. Cytogenetics of weedy ryes and origin of cultivated rye. *Econ. Bot.*, 17: 60-71.
- KHUSH, G.S. 1963 b. Cytogenetic and evolutionary studies in Secale. IV. S. vavilovii and its biosystematic status. *Z. Pflanzenzüch.*, 50: 34-43.
- KHUSH, G.S.; STEBBINS, G.L. 1961. Cytogenetic and evolutionary studies in Secale. I. Some new data on the ancestry of S. cereale. *Amer. J. Bot.*, 48: 723-730.
- KONVIČKA, O.; LEVAN, A. 1972. Chromosome studies in Allium sativum. *Hereditas*, 72: 129-148.
- KOUL, A.K. 1964. Heterochromatin and non-homologous chromosome association in Coix aquatica. *Chromosoma*, 15: 243-245.
- KRANZ, A.R. 1961. Cytologische Untersuchungen und genetische Beobachtungen an den Bastarden zwischen Secale cereale L. un S. vavilovii. *Grossh. Züchter*, 31: 219-225.

- KUMAR, D.; SARKAR, K.R. 1975. M.G.C. Newsletter, 49: 53.
- LACADENA, J.R.; CANDELA, M. 1977. Centromere co-orientation at Metaphase I in interchange heterozygotes of rye, Secale cereale. Chromosoma, 64: 175-189.
- LADIZINSKY, G. 1973. The cytogenetic position of Avena prostrata among the diploid oats. Can. J. Genet. Cytol., 15: 443-450.
- LADIZINSKY, G.; ZOHARY, D. 1971. Notes on species delimitation, relationships and polyploidy in Avena L. Euphytica, 20: 380-395.
- LAMM, R. 1936. Cytological studies on inbred rye. Hereditas, 22: 217-240.
- LANDE, R. 1979. Effective deme sizes during long-term evolution estimated from rates of chromosomal rearrangement. Evolution, 33: 234-251.
- LARSEN, J. 1973. The role of chromosomal interchanges in the evolution of hexaploid wheat Triticum aestivum. Proc. 4th Int. Wheat Genet. Symp., 87-93.
- LAWRENCE, C.W. 1958. Genotypic control of chromosome behaviour in rye.VI. Selection for disjunction frequency. Heredity, 12: 127-131.
- LAWRENCE, C.W. 1963. The orientation of multiple associations resulting from interchange heterozygosity. Genetics, 48: 347-350
- LEVAN, A. 1939. Amphibalent formation in Allium cernuum and its consequences in the pollen. Bot. Not., 256-260.
- LEWIS, K.R.; JOHN, B. 1957. Studies on Periplaneta americana II. Interchange heterozygosity in isolated populations. Heredity, 11: 11-22.
- LEWIS, K.R.; JOHN, B. 1963. Chromosome marker. J. & A. Churchill Ltd. London.
- LUNDQVIST, A. 1954. Hereditas, 40: 278-294.
- LUNDQVIST, A. 1958. Hereditas, 44: 193-256.
- LUNDQVIST, A. 1960. Hereditas, 46: 1-19.
- LUNDQVIST, A. 1968. Hereditas, 59: 413-426.

- LYON, M.F.; SEARLE, A.G.; FORD, C.E.; OHNO, S. 1964. A mouse translocation suppressing sex-linked variegation. *Cytogenetics*, 3: 306-323.
- MC. CLINTOCK, B. 1945. *Neurospora* I. Preliminary observations of the chromosomes of *Neurospora crassa*. *Amer. J. Bot.*, 32: 671-678.
- MENZEL, M.Y.; BROWN, M.S. 1978. Reciprocal chromosome translocations in *Gossypium hirsutum*. Arm locations of breakpoints and recovery of duplication-deficiencies. *J. Heredity*, 69: 383-390.
- MULCAHY, D.L. 1974. Adaptative significance of gametic competition. In *Fertilization in Higher Plants*, ed. H.F. Linskens, pp: 27-30. North Holland Pub. Comp. Amsterdam, The Netherlands.
- MÜLLER, D. 1976. Microsporogenesis and seed production of different reciprocal translocations in *Pisum*. *Egypt. J. Genet. Cytol.*, 5: 207-219.
- MÜLLER, H.J. 1930. Types of visible variations induced by X-rays in *Drosophila*. *J. Genet.*, 22: 299.
- MÜLLER, H.J. 1954. The nature of the genetics effects produced by radiation. *Radiation Biol.* vol. 1 part I, pp: 351-473. Mc. Graw Hill Book Comp. N.Y.
- MÜNTZING, A.; AKDIK, S. 1948. Cytological disturbances in the first inbred generations of rye. *Hereditas*, 34: 485-509.
- MÜNTZING, A.; PRAKKEN, R. 1941. Chromosomal aberrations in rye populations. *Hereditas*, 27: 273-308.
- NAITHANI, S.P.; RAGHUVANSHI, S.S. 1958 a. Cytogenetical studies in the genus *Citrus*. *Nature*, 181: 1406-1407.
- NAITHANI, S.P.; RAGHUVANSHI, S.S. 1958 b. A preliminary meiotic study in *Citrus assamensis* - a structural hybrid. *Naturwiss.* 95: 45.
- NAKAJIMA, G. 1958. Cytogenetical studies on the interspecific hybrids among genus *Secale*. III. Results of hybridization of 17 combinations; external characteristics and meiosis of P.M.C.'s of F₁ plants. *La Kromosomo*, 34-36: 1171-1182.
- NARANJO, T.; LACADENA, J.R. 1979. Analysis of centromere co-orientation in a rye-wheat derivative by means of C-banding. *Chro-*

mosoma 73: 227-235.

- NISHIMURA, Y. 1961. Studies on reciprocal translocations in rice and barley. Bull. Nat. Agr. Sci. (U), 9: 171-235.
- NODA, S. 1960. Chiasma studies in structural hybrids. II. Reciprocal translocations in Lilium maximowiczii. Cytologia, 25: 456-460.
- NÜRBERG-KRÜGER, U. 1953. Untersuchungen an S. africanum Stapf und seine Bastarde mit S. montanum Guss und S. cereale L. Ber. Otsch. Bot. Ges., 66: 30-32.
- NÜRBERG-KRÜGER, U. 1960 a. Cytogenetische Untersuchungen an S. silvestre Host. I. Der Bastard mit Secale cereale L. Der Züchter, 30: 147-150.
- NÜRBERG-KRÜGER, U. 1960 b. Cytogenetische Untersuchungen der Gattung Secale L. Zeitschr. Pflanzenzucht., 44: 63-72.
- OHNO, S. 1974. Protocordata, Cyclostomata and Pisces. Animal Cytogenetics 4, Chordata 1. Stuttgart: Gebrüder Borntraeger.
- PANTULU, J.V. 1967. Chromosomal alterations in pearl-millet induced by X-rays. Nature, 213: 101-102.
- PFAHLER, P.L. 1965. Fertilization ability of maize pollen grains. I. Pollen sources. Genetics, 52: 513-520.
- PFAHLER, P. L. 1965. In vitro germination of rye (S. cereale) pollen. Crop Science, 5: 597-598.
- PFAHLER, P.L. 1967. Fertilization ability of maize pollen grains. II. Pollen genotype, female sporophyte and pollen storage interactions. Genetics, 57: 513-521.
- PFAHLER, P.L. 1975. Factors affecting male transmission in maize. (Zea mays L.). In Gamete Competition in Plants and Animals, ed. D.L. Mulcahy, pp:115-124. North Holland Pub. Comp. Amsterdam, The Netherlands.
- PFAHLER, P.L.; LINSKENS, H.F. 1972. T.A.G., 42: 136.
- PIZA DE TOLEDO, S. 1943. Meiosis in the male of the Brazil scorpion Tityus bahiensis. Rev. Agric. S. Paulo, 18: 247-276.
- PIZA DE TOLEDO, S. 1947. Interessante comportamento dos cromossomos na espermatogenese do escorpio Isometrus maculatus de Geer. An.

Esc. Sup. Agric. L. de Queiroz, 4: 177-182.

- PLOUGH, H.H. 1941. Spontaneous mutability in Drosophila. Cold Spr. Hart. Symp. Quant. Biol., 9: 127-137.
- PRICE, S. 1955. Irradiation and interspecific hybridization in Secale. Genetics, 40: 651-666.
- PUERTAS, M.J.; CARMONA, R. 1976. Greater ability of pollen tube growth in rye plants with 2B chromosomes. T.A.G., 47: 41-43.
- RAGHUVANSHI, S.S. 1962 a. Cytogenetical studies in Citrus, C. assamensis. Caryologia, 15: 143-149.
- RAGHUVANSHI, S.S. 1962 b. Cytogenetical studies in genus Citrus. IV. Evolution in genus Citrus. Cytologia, 27: 179-188.
- RAJASEKARASTTY, M.R.; RAMANAMURTHY, C.V. 1964. Analysis of male meiosis in Periplaneta sp. La Cellule, 65: 83-91.
- RANA, R.S. 1966. Physiological characteristics associated with chromosomal structure in Chrysanthemum carinatum. Cytologia, 31: 160-165.
- RANA, R.S.; JAIN, H.K. 1965. Adaptive role of interchange heterozygosity in the annual Chrysanthemum. Heredity, 20:
- RAVEN, P.H.; GREGORY, D.P. 1972. Observations of meiotic chromosomes in Gaura (Onagraceae). Brittonia (New York Bot. Garden), 24: 71-86.
- REES, H. 1955. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. I. Inbred lines. Heredity, 9: 93-116.
- REES, H. 1957. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. IV. The origin of new variation. Heredity, 11: 185-193.
- REES, H. 1961. The consequences of interchange. Evolution, 15: 145-152.
- REES, H.; SUN, S. 1965. Chiasma frequency and the disjunction of interchange association in rye. Chromosoma, 16: 500-516.
- REES, H.; THOMPSON, J.B. 1955. Localisation of chromosome breakage at meiosis. Heredity, 9: 399-407.
- REES, H.; THOMPSON, J.B. 1956. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. III. Chiasma frequency in homozygotes and he-

- terozygotes. *Heredity*, 10: 409-424.
- REES, H.; THOMPSON, J.B. 1958. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. V. The distribution pattern of chiasmata between pollen mother cells. *Heredity*, 12: 101-111.
- RILEY, R. 1955. The cytogenetics of the differences between some Secale species. *J. Agric. Sci.*, 46: 377-383.
- ROBERTS, L.M. 1942. The effect of translocation on growth in Zea mays. *Genetics*, 27: 584-603.
- RUSSELL, L.B. 1963. Mammalian X-chromosome action: inactivation limited in spread and in region of origin. *Science*, 140: 976-978.
- RUSSELL, W.L. 1954. Genetic effects of radiation in mammals. In A. Hollaender (ed.) *Radiation Biology*. Vol I. High Energy Radiation. Part II. Mc Graw-Hill Book Co., London pp. 825-860.
- SARBOY, R.K. 1977. Cytogenetical studies in Pongamia pinnata L. Pierre. *Cytologia*, 42: 415-423.
- SARI GORLA, M.; OTTAVIANO, E.; FAINI, D. 1975. Genetic variability of gametophyte growth rate in maize. *T.A.G.*, 46: 289-294.
- SAX, K. 1931. Chromosome ring formation in Rhoeo discolor. *Cytologia*, 3: 36-53.
- SAX, K.; ANDERSON, E. 1933. Segmental interchange in chromosomes of Tradescantia. *Genetics*, 18: 51-67.
- SHALEV, A.; LADIZINSKY, G. 1976. The segregation pattern of a translocation quadrivalent. *Chromosoma*, 57: 297-308.
- SHARMA, A.K. 1955. Cytology of some of the members of the Commelinaceae and its bearing on the interpretation of phylogeny. *Genetics*, 27: 232-362.
- SHARMA, G.P.; PARSHAD, R.; JONEJA, M.G. 1959. Chromosome mechanism in the males of three species of scorpions (Scorpions, Buthidae). *Res. Bull. (N.S.) Panjab Univ.*, 10: 197-207.
- SHAW, D.D. 1972. Genetic and environmental components of chiasma control II. The response to selection in Schistocerca. *Chromosoma*, 37: 297-308.

- SIDHU, J.S.; MINOCHA, J.L.; GILL, B.S. 1977. Cytological studies of some chromosomal interchanges in pearl-millet. *Crop Improv.*, 4: 28-34.
- SIMONDS, N.W. 1954. Chromosome behaviour in some tropical plants. *Heredity*, 8: 139-156.
- SIMONSEN, Ø. 1975. Cytogenetic investigations in diploid and autotetraploid populations of Festuca pratensis. *Hereditas*, 79: 73-108.
- SISODIA, K.P.S. 1970 a. Cytology of Thelepogon elegans Roth ex Roen et Schult. *Cytologia*, 35: 203-212.
- SISODIA, K.P.S. 1970 b. An interchange heterocigote in Thelepogon elegans Roth ex Roen et Schult. *Genetica*, 41: 198-202.
- SJÖDIN, J. 1971. Induced translocations in Vicia faba L. *Hereditas*, 68: 1-34.
- SMITH, L. 1941. An inversion, a reciprocal translocations, trisomics, and tetraploids in barley. *J. Agr. Res.*, 63: 741-750.
- SNOWN, R. 1969. Permanent translocation heterocigosity associated with an inversion system in Paeonia brownii. *J.Hered.*, 60: 103-106.
- STAIGER, H. 1954. Der Chromosomendimorphismus beim prosobranchier Purpura lapillus in Beziehung zur Ökologie der Art. *Chromosoma*, 6: 419-478.
- STERN, H.; HOTTA, Y. 1973. Biochemical controls of meiosis. *Ann. Rev. Genet.*, 7: 37-66.
- STUTZ, H.C. 1957. A cytogenetic analysis of the hybrid Secale cereale L. x Secale montanum Guss and its progeny. *Genetics*, 42: 199-221.
- SUN, S.; REES, H. 1966. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. IX. The effect of selection on the disjunction frequency of interchange associations. *Heredity*, 22: 249-252.
- SYBENGA, J. 1958. Inbreeding effects in rye. *Zeits. Vererbungslehre Bol.*, 89: 338-354.
- SYBENGA, J. 1968. Orientation of interchange multiples in Secale

- cereale. *Heredity*, 23: 73-79.
- SYBENGA; J. 1972. *General Cytogenetics*. Amsterdam-London-New York: North-Holland/American Elsevier.
- TEMIN, R.G.; MEYER, H.U.; DAWSON, P.S.; CROW, J.F. 1969. The influence of epistasis on homozygous viability depression in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 61: 497-519.
- THOMPSON, J.B. 1956. Genotypic control of chromosome behaviour in rye II. Disjunction at meiosis in interchange heterozygotes. *Heredity*, 10: 99-108.
- VENKATESWARLU, J. 1958. Cytological observations on spontaneously occurring ring and chain formation in *Coix aquatica*. *J. Ind. Bot. Soc.*, 37: 329-333.
- VENKATESWARLU, J.; RAO, P.N. 1963. Meiosis in diploid and colchicine induced tetraploid *Zebrina pendula* Schnizl., a structural hybrid. *Cytologia*, 28: 305-320.
- WALTERS, J.L. 1942. Distribution of structural hybrids in *Paeonia californica*. *Amer. J. Bot.*, 29: 270-275.
- WALLACE, B.; KASS, T.L. 1974. On the structure of gene control regions. *Genetics*, 77: 541-558.
- WASSERMAN, M. 1962. Cytological studies of the repleta group of the genus *Drosophila*. V. The mulleri subgroup. *Univ. Texas Publ.*, 6205: 85-117.
- WHITE, M.J.D. 1951 a. Cytogenetics of orthopteroid insects. *Advances in Genetics*, 4: 267-330.
- WHITE, M.J.D. 1951 b. Structural heterozygosity in natural population of the grasshopper *Trimerotropis sparsa*. *Evolution*, 5: 376-394.
- WHITE, M.J.D. 1957. Cytogenetics of the grasshopper *Moraba scurra*. II. Heterotic systems and their interaction. *Austr. J. Zool.*, 5: 305-337.
- WHITE, M.J.D. 1965. Principles of karyotype evolution in animals. *Genetics Today (Proc. XI Int Cong. Genet. The Hague, 1963, 2: 391-397)*.
- WHITE; M.J.D. 1968. Models of speciation. *Science*, 159: 1065-1070.

- WHITE, M.J.D. 1970. Cytogenetics of speciation. *J. Aust. Ent. Soc.*, 9: 1-6.
- WHITE, M.J.D. 1973. *Animal cytology and evolution*. William Clowes and Sons, London.
- WHITE, M.J.D. 1975. Chromosomal reparttnering. Regularities and restrictions. (Proc. XIII Inter. Cong. Genet., California, 1973), *Genetics*, 79: 63-72.
- WHITE, M.J.D. 1978. *Modes of speciation*. Ed. C. I. Darven. W.H. Freeman & Company. San Francisco.
- WHITTINGHAM, A.D.; STEBBINS, G.L. 1969. Chromosomal rearrangements in Plantago insularis Eastw. *Chromosoma*, 26: 449-468.
- WILSON, A.C. 1976. Gene regulation in evolution. In *Molecular Evolution*. Ed by F.J. Ayala, 225-234.
- WRIGHT, S. 1941. On the probability of fixation of reciprocal translocations. *Amer. Nat.*, 75: 513-522.
- ZEN, S. 1961. Chiasma studies in structural hybrids VI. Heteromorphic bivalent and reciprocal translocation in Allium fistulosum. *Cytologia*, 26: 67-73.

