

1 123

Universidad de Granada

Facultad de Ciencias



ESTUDIOS CARIOLOGICOS EN ESPECIES ESPAÑOLAS
DE LOS GENEROS CISTANCHE HOFFMANNS, & LINK, Y
OROBANCHE L. (OROBANCHACEAE).

Tesis doctoral, Granada 1979

Teresa Palomeque Messía

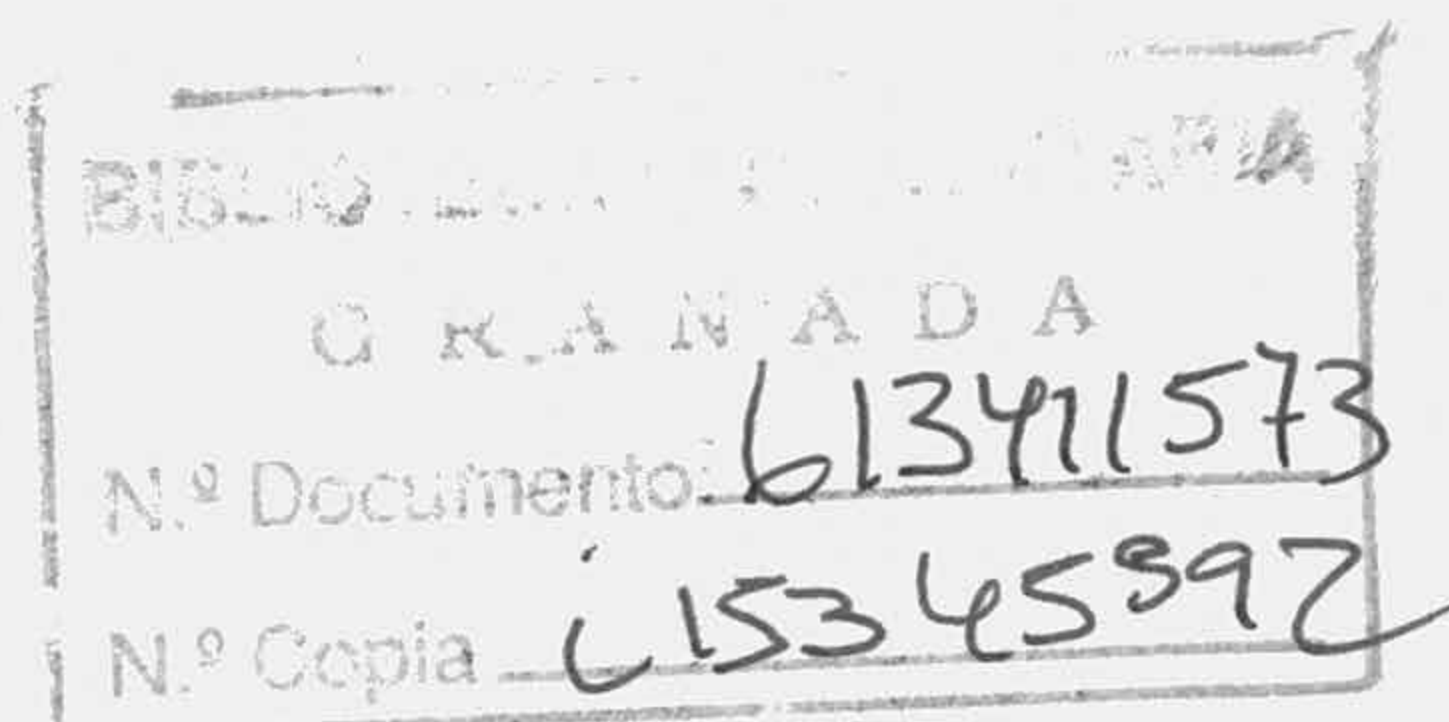
R.48.692

C

Universidad de Granada
Facultad de Ciencias
Departamento de Genética

ESTUDIOS CARIOLÓGICOS EN ESPECIES ESPA-
ÑOLAS DE LOS GENEROS CISTANCHE HOFFMANNS.
& LINK. Y OROBANCHE L. (OROBANCHACEAE).

por



Teresa Palomeque Messía

Granada. Noviembre. 1979

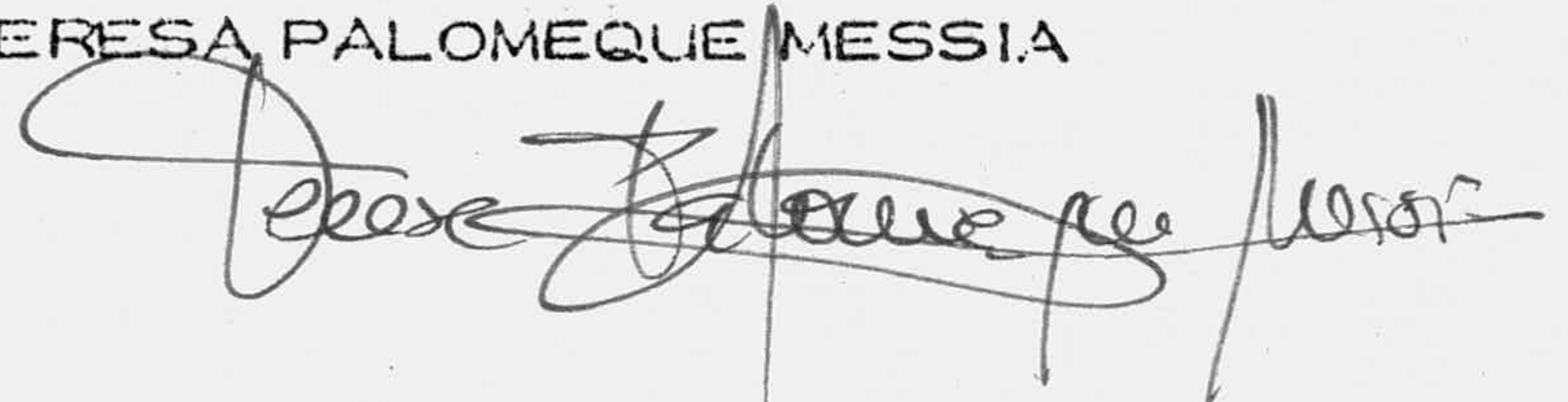


ESTUDIOS CARIOLÓGICOS EN ESPECIES ESPAÑOLAS DE LOS
GÉNEROS CISTANCHE HOFFMANNS, & LINK, Y OROBANCHE L.
(OROBANCHACEAE).

Memoria


presentada para aspirar al Grado de Doctor
en Ciencias por

TERESA PALOMEQUE MESSIA



Vº Bº

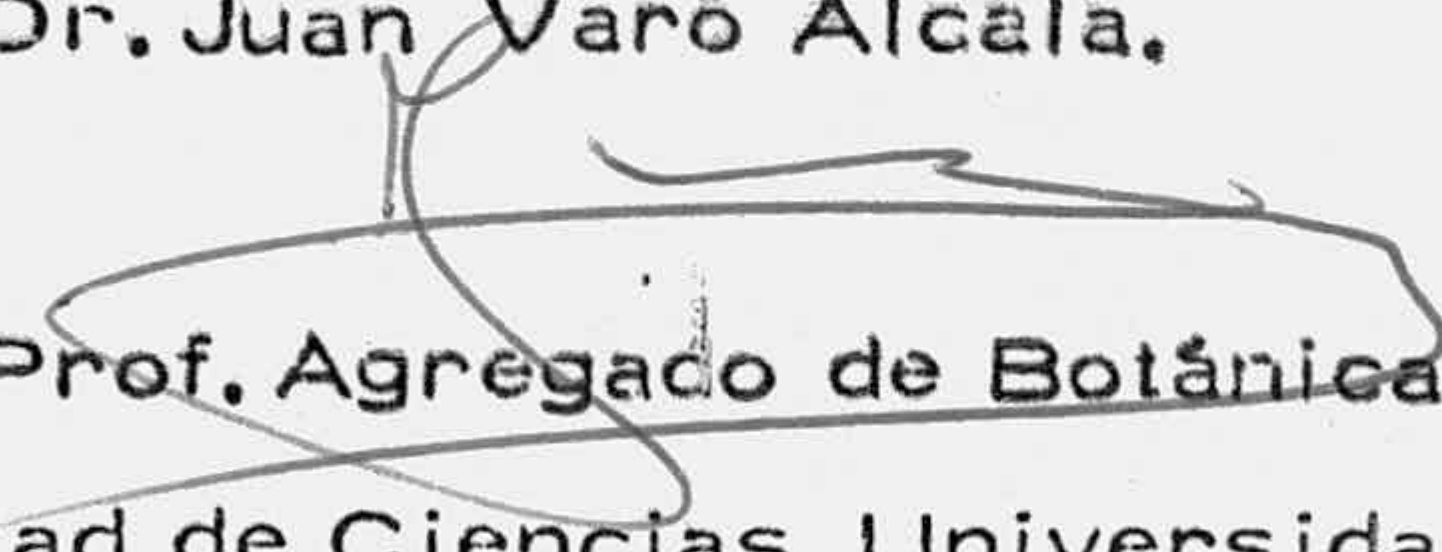
El director de la tesis



Dr. Amadeo Sañudo Pazuelos
Catedrático de Génética de la
Facultad de Ciencias, Universi-
dad Autónoma de Madrid.

Ponente:

Dr. Juan Varo Alcalá,



Prof. Agregado de Botánica. Facul-
tad de Ciencias, Universidad de
Granada.

A mi marido

A mis hijos

AGRADECIMIENTOS

Al Prof. Dr. D. A. Sañudo Palazuelos, Director del Departamento de Genética de la Universidad Autónoma de Madrid, bajo cuya dirección y gracias a su constante ayuda, estímulo y orientación, fue posible la realización de este trabajo.

Al Prof. B. E. Smythies y F. N. Hepper del Royal Botanical Garden de Kew (Inglaterra) por la determinación sistemática de los taxones estudiados.

A la Profesora Amparo Vila del Centro de Cálculo de la Universidad de Granada por su ayuda en los análisis estadísticos realizados.

A todos los profesores del Departamento en especial a M. Ruiz Rejon, por su constante ayuda y estímulo durante la realización de este trabajo.

INDICE

	Pag.
INTRODUCCION	1
REVISION BIBLIOGRAFICA.....	29
MATERIAL Y TECNICAS	
Material.....	49
Técnicas.....	60
RESULTADOS	
<u>Observaciones en meiosis</u>	72
Género Cistanche Hoffmanns. & Link.....	74
Género Orobanche L.	76
<u>Observaciones en mitosis</u>	99
Género Cistanche Hoffmanns. & Link.	105
Género Orobanche L.....	108
<u>Fertilidad y tamaño de los granos de polen</u>	
Fertilidad.....	119
Tamaño.....	125
DISCUSION	
<u>Número básico</u>	155
<u>Análisis de los cariotipos</u>	168
<u>Variabilidad cromosómica</u>	177
<u>Aneuploidía y aneusomatía</u>	178
<u>Poliploidía</u>	186
<u>Consideraciones sobre la evolución en el Género Orobanche L.</u>	218

RESUMEN Y CONCLUSIONES.....	Pag. 229
BIBLIOGRAFIA.....	235
BIBLIOGRAFIA(Apéndice).....	262

TABLAS

=====

Nº1:Localidades,hospedadores y números cromosómicos de los Géneros Cistanche Hoffmanns.&Link. y Orobanche L.	71 bis.
Nº2: Número y tipos de configuraciones cromosómicas en diaquinesis y metafase I en los Géneros Cistanche Hoffmanns.&Link. y Orobanche L.	98 bis.
Nº3:Frecuencia de anomalías en meiosis en los - Géneros Cistanche Hoffmanns.&Link. y OrobancheL.	98 bis.
Nº4:Fertilidad y tamaño de los granos de polen - en los Géneros Cistanche Hoffmanns.&Link. y - Orobanche L.	154 bis.
Nº5:Medidas e índices cromosómicos.,.....	119 bis.
Nº6:Análisis de varianza y test de diferencias de medias con respecto al tamaño de los granos de - polen en el Género Cistanche Hoffmanns.&Link... ..	126
Nº 7: Análisis de varianza y test de diferencias - de medias con respecto al tamaño de los granos de polen en O. ramosa L.	128
Nº8:Análisis de varianza y test de diferencias de medias con respecto al tamaño de los granos de - polen O. cernua Loefl.	129
Nº9 y Nº10:Análisis de varianza y test de diferen_ cias de medias con respecto al tamaño de los granos de polen O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genis- tae	130-131

Nº11:Análisis de varianza con respecto al tamaño de los granos de polen <i>O. rapum genistae</i> Thuill. ssp. - <i>benthamii</i> (Timb. -Lagr.).....	132
Nº12:Análisis de varianza y test de diferencias de medias con respecto al tamaño de los granos de polen en <i>O. rapum genistae</i> Thuill.	134
Nº13:Análisis de varianza y test de diferencias de medias con respecto al tamaño de los granos de polen en <i>O. crenata</i> Forskål.	135
Nº14:Análisis de varianza y test de diferencias de medias con respecto al tamaño de los granos de polen en la Sección <i>Orobanche</i> . Comparación entre especies con número gamético de $n=19$	136
Nº15:Análisis de varianza con respecto al tamaño de los granos de polen <i>O. ramosa</i> L. (Sect. <i>Trionychon</i>) y <i>O. cernua</i> Loefl. (Sect. <i>Orobanche</i>).....	139
Nº16:Análisis de varianza con respecto al tamaño de los granos de polen en <i>O. ramosa</i> L. (Sect. <i>Trionychon</i>) y <i>O. rapum genistae</i> Thuill. ssp. <i>rapum genistae</i> (Sect. <i>Orobanche</i>).....	141
Nº17:Análisis de varianza con respecto al tamaño de los granos de polen en <i>O. foetida</i> Poiret....	142
Nº18:Análisis de varianza con respecto al tamaño de los granos de polen en <i>O. foetida</i> Poiret. y <i>O. rapum genistae</i> Thuill.	143
Nº19 y Nº20:Análisis de varianza y test de diferencias de medias con respecto al tamaño de los granos de polen en <i>O. gracilis</i> Sm.	145 - 146
Nº21 y Nº22:Análisis de varianza y test de diferencias de medias con respecto al tamaño de los granos de polen en <i>O. latisquama</i> (F. W. Schultz.)	148 - 149

	Pag.
Nº 23: Análisis de varianza con respecto al tamaño de los granos de polen en <i>O. densiflora</i> Salzm. ex Reuter.	149
Nº 24: Análisis de varianza y test de diferencias de medias con respecto al tamaño de los granos de polen en en la Sect. <i>Orobanche</i> . Comparación entre especies de número gamético $n = 38$	151

CUADROS

Nº 1: Diagrama de los distintos tipos de bivalentes observados en los Géneros <i>Orobanche</i> L. y <i>Cistanche</i> Hoffmanns. & Link.	73 bis.
Nº 2: Clasificación de los diferentes cariotipos - analizados según el grado de asimetría.	118 bis.
Nº 3: Arbol genealógico del Género <i>Orobanche</i> L. basado en los trabajos de G. BECK; von MANNA-GETTA.	154 bis.

LAMINAS

Nº I - Nº XXI: Láminas de meiosis en los Géneros *Cistanche* Hoffmanns. & Link. y *Orobanche* L.

Nº XXII - Nº XXXVI: Láminas de mitosis y cariotipos en los Géneros *Cistanche* Hoffmanns. & Link. y *Orobanche* L.

Nº XXXVII - Nº XXXXII: cariogramas de los Géneros *Cistanche* Hoffmanns. & Link. y *Orobanche* L.

INTRODUCCION

El presente trabajo contiene los resultados de un detenido estudio citogenético de los Géneros Orobanche L. y Cistanche Hoffmanns & Link. , únicos Géneros pertenecientes a la Familia Orobanchaceae existentes en la flora española (RIX E.M. & WEBB D.A. en FLora Europea 1972).

Estos Géneros ofrecen un gran interes desde diferentes puntos de vista. Son plantas holo-parásitas, sin clorofila, que viven sobre la raíz de un amplio rango de hospedadores, incluyendo a plantas leñosas y, sobre todo, herbáceas, Gimnospermas y Angiospermas, dicotiledoneas y monocotiledoneas (THIERET 1971). Dentro de estos Géneros y, sobre todo en el Género Orobanche, la especificidad de huésped varía ampliamente. Así hay especies que son parásitas, casi con exclusividad, de un sólo hospedador, por ejemplo Orobanche hederæ Duby -

vive casi siempre sobre *Hedera helix* L., mientras - que otros viven sobre a una amplia variedad de géneros y especies, pertenecientes especialmente a las Familias Compuestas, Labiadas y Leguminosas. (THIERET 1971).

El Género *Orobanche* comprende numerosas especies que son parásitas de plantas cultivadas constituyendo en algunos casos verdaderas plagas - para ciertos cultivos. Así *O. cumana* es parásita del girasol (*Helianthus annuus*), *O. ramosa* ssp. *ramosa* del tabaco (*Nicotiana tabacum*), *O. minor* del trebol (*Trifolium* sp.) planta constituyente de muchos de nuestros pastos, *O. crenata* vive sobre diversas leguminosas entre ellas el haba (*Vicia faba*) la veza (*Vicia* sp.) etc. En nuestra región andaluza el perjuicio económico - causado por este último taxon supera los 250000 millones de pesetas anuales (PONCE DE LEON & ROYO A. & CUBERO J. I. 1974). Es comprensible, pues, que el interes en resolver este problema alcance cotas elevadas.

La genética de la interacción huésped parásito no está bien conocida en los numerosos casos de parasitismo de especies vegetales por organismos de diversa naturaleza (virus, hongos, plantas-parásitas, insectos etc.).

Hay que destacar, entre otros, los trabajos de HOOKER & SAXENA (1971) sobre la genética de la resistencia en el huésped, de BOONE (1971) sobre los mecanismos genéticos de virulencia en el patógeno, de FLOR (1954, 1956, 1960, 1971) sobre la genética de la interacción huésped-parásito, DAY (1974) etc.

Uno de los ejemplos más demostrativos y mejor conocidos de la genética de la interacción huésped-parásito lo constituye la interacción existente entre el lino (*Linum usitatissimum*), y *Melampsora lini*, organismo productor de la roya del lino, estudiados por FLOR. Este autor ha demostrado que la resistencia en el lino está regida por alelos múltiples situados en 5 loci diferentes. La resistencia se hereda como un carácter dominante, aunque en algunos alelos la dominancia no es completa. Sin embargo, la virulencia en el parásito, con una excepción, se debe a genes recesivos, y, además, no se ha encontrado ninguna indicación de la existencia de alelos múltiples en los numerosos loci que regulan la patogenicidad. No se conoce ninguna raza de *Melampsora lini* que sea virulenta frente a todos los genes que rigen la resistencia, presentes en las diversas variedades del lino. Sin embargo, parece ser que no existe ninguna relación alélica o de ligamiento, que impida la aparición de una raza de este tipo.

FLOR, en estudios que consideramos oportuno no discutir aquí en detalle, llega a la conclusión de que existen sistemas genéticos complementarios en el huésped y en el parásito, que controlan respectivamente la resistencia y virulencia. Este autor desarrolla el concepto de gen-por-gen, considerando que cada gen de resistencia en el huésped interacciona con un gen específico para la virulencia o no virulencia en el patógeno.

Este concepto de gen-por-gen y sus diversas aplicaciones se ha estudiado también por SLE_SINSKI & ELLINGBOE (1971), PERSON & MAYO (1974) etc. en diversos parásitos y sus huéspedes correspondientes.

Existen numerosos casos en que la resistencia en el huésped y la virulencia en el patógeno se deben a un sistema genético complejo. En estos casos la producción de líneas, controladas genéticamente - que puedan usarse con fines de investigación, es mucho más difícil y, por tanto, estos tipos de interacciones genéticas son, en general, menos conocidas.

En los taxones que nos ocupan, debido probablemente a la existencia de una relación huésped-parásito compleja y no determinada en su totalidad, los

los conocimientos sobre la genética de la interacción huésped-parásito son bastante escasos.

PETROV(1968) y SHARATOVA(1968) han descrito la existencia de razas fisiológicas con respecto al parasitismo en Orobanche cumana Wallr., (O. cernua Loefl.).

CUBERO(1973)considera que, bajo ciertas condiciones, existe una relación entre el peso de las semillas de Vicia faba y su resistencia a O. cre
nata Fors. Es posible que los poligenes que controlan la resistencia en el huésped, esten asociados con los poligenes que determinan el peso de la semilla. Por otra parte, los genes de Vicia faba que hacen posible la resistencia al parásito parecen, en general, mostrar una dominancia completa sobre los alelos correspondientes que determinan la susceptibilidad al parásito. Posiblemente existen tambien interacciones génicas en algunos casos, ya que la F_2 de cruces entre líneas susceptibles y resistentes, puede variar según el grupo de complementación a que pertenezcan estas líneas.

Por otra parte, hay numerosos estudios para este huésped que muestran una relación clara entre medio ambiente y susceptibilidad, referidos a tipo de suelo, clima época de siembra, características físicas del hospedador etc. (MORENO MARQUEZ 1947, FLORES REDONDO & CUBERO SALMERON 1969, etc.).

Todos estos estudios, junto con los realizados por los métodos generales de mejora, van encaminados a la identificación y obtención de variedades resistentes a los organismos patógenos que los parasitan, a la vez que intentan esclarecer los mecanismos teóricos que rigen esta interacción. En los procesos de selección de variedades resistentes hay que tener en cuenta, de acuerdo con COONS(1955) que "cuando el huésped y el parásito han estado asociados durante mucho tiempo en un territorio determinado, el proceso evolutivo por selección natural ha dado lugar, consecuentemente, al desarrollo de formas resistentes". En la historia de la agricultura hay numerosos ejemplos que confirman este principio.

Los mecanismos que determinan la resistencia o susceptibilidad en el huésped y la virulencia o no virulencia en el parásito, son, al menos en los casos estudiados, de índole génica. Ahora bien, hay que tener en cuenta que en la variación y evolución de los organismos también contribuyen las mutaciones cromosómicas y las variaciones genómicas, algunas de las cuales, como la poliploidía pueden abrir una nueva vía que posibilite la diferenciación génica.

Al decidirnos por este análisis citogénico hemos querido contribuir al estudio del sistema genético de estas plantas parásitas, empezando por conocer los fundamentos citológicos de la variación y evolución de las mismas.

Los datos aportados por el estudio citogenético pueden ser también de gran utilidad en la resolución de los problemas sistemáticos o de clasificación. Los caracteres morfológicos externos derivan de las interacciones entre el fenotipo y el medio ambiente durante la vida de la planta. Son pues, caracteres con un cierto margen de variabilidad. La constancia de los cariotipos de las diferentes especies es una característica que se utiliza desde hace varias décadas con propósitos de identificación y especialmente como base para el establecimiento de las relaciones filogenéticas, con resultados muy satisfactorios.

La especiación gradual es un proceso lento y complejo. Las situaciones intermedias y de difícil solución taxonómica, son, por tanto, muy numerosas. En muchas ocasiones resulta muy difícil trazar una línea de separación clara entre raza y especie, ya que tanto la diferenciación ecológica como la morfológica así como el aislamiento reproductor, pueden haberse desarrollado sólo de forma parcial. Las especies "socias" por ejemplo, han alcanzado el aislamiento reproductor, pero las diferencias morfológicas son tan pequeñas que pasan inadvertidas. En otros taxones se desarrollan características morfológicas y ecológicas suficientes como para poder clasificarlas como especies diferentes atendiendo a las características morfológicas, pero, sin embargo, son capaces de formar híbridos en un jardín experimental. Por otra parte no

siempre existe una correlación observable entre los procesos que hacen a las razas y especies diferentes morfológica y fisiológicamente y los mecanismos que producen esterilidad híbrida. Además, hay que considerar que el límite entre esterilidad interespecífica y aislamiento reproductor efectivo ofrece a menudo dificultades para definirlo. En algunos grupos cambios estructurales pequeños son suficientes para constituir una barrera efectiva al intercambio génico, mientras que en otros se toleran translocaciones e inversiones, incluso en gran número sin que lleguen a constituir una barrera de aislamiento reproductor efectiva. (LOVE A. 1964).

La especiación rápida o abrupta debida a cambios en el número cromosómico origina igualmente situaciones de difícil taxonomía. La poliploidía, por ejemplo, ha originado tipos crípticos en muchas familias de las plantas superiores. En algunas localidades pueden hallarse dos o más especies diploides conviviendo juntamente con especies poliploides derivadas de ellas por hibridación. Morfológicamente pueden ser indiferenciables, constituyendo entonces un complejo poliploide formado por especies "gemelas" con aislamiento reproductor entre ellas.

Vemos, pues, que el análisis citogenético es de una gran utilidad para poder precisar la separación y la definición de las especies o de otros grupos taxonómicos, y para poder comprender los mecanismos de evolución y los tipos de variación implicados.

La cita que ofrecemos a continuación - extraída de un trabajo del destacado citotaxónomo lusitano FERNANDES A. (1969) muestra de forma muy explícita de qué manera y en qué casos y circunstancias se pueden y deben aplicar los datos citológicos a la sistemática de las plantas y en qué reside su valor e importancia.

Dice Fernandez que "todos los botánicos se dan cuenta de la importancia de los datos cariológicos para esclarecer muchos problemas taxonómicos. La existencia por ejemplo, de dos o más números básicos dentro de una Familia, da base para la creación de Subfamilias o Tribus. La existencia de varios números básicos en un Género permite separar Subgéneros y Secciones. La aparición de Secciones en que los números sean distintos a los de los Subgéneros indican errores de clasificación debiendo suponer que dichas Secciones están erróneamente establecidas. Lo mismo ocurrirá con las Especies que puedan encontrarse situadas equivocadamente dentro de la misma Sección.

La existencia de varios números cromosómicos en un taxon que ha sido catalogado previamente como una Especie, podría indicar que en dicho taxon existe más de una Especie, que deben ser separadas, o bien, que hay taxones infraespecíficos que convendría distinguir."

Además del conocimiento del número cromosómico de la especie, existen otros aspectos citológicos de las mismas cuyo estudio es muy importante para nosotros por estar estrechamente relacionado con el tipo de trabajo realizado en la presente tesis. Entre estos aspectos hay que insistir sobre el fenómeno de poliploidía. Numerosos estudios citogenéticos han demostrado que es uno de los mecanismos principales en la evolución de las plantas superiores a pesar que su frecuencia e importancia varía considerablemente en los diferentes grupos.

El estudio de la poliploidía y de los poliploides ha alcanzado un gran desarrollo por sus posibilidades de aplicación, tanto en el campo de la biología teórica como aplicada.

Desde el punto de vista teórico, el conocimiento de los niveles de poliploidía y de su naturaleza nos proporciona unos datos necesarios para lle-

gar a establecer los fundamentos citológicos de la diversificación, relaciones filogenéticas y evolución de las plantas.

Con gran frecuencia los pequeños cambios numéricos en el complemento cromosómico (Evolución por Aneuploidía) ocasionan grandes perturbaciones en los procesos reproductores de las especies vegetales, mientras que la multiplicación completa del genomio por múltiplos enteros, (Evolución por Euploidía), conduce fácilmente al aislamiento del nuevo "pool génico". Ello se debe generalmente, a la aparición de una incompatibilidad reproductora entre el poliploide y los individuos diploides, a causa de dificultades en el apareamiento, separación y distribución de los cromosomas durante la meiosis. Estas circunstancias se manifiestan por un comportamiento cromosómico anómalo, fácilmente detectable mediante la observación microscópica.

La naturaleza Autoploide o Aloploide de las especies poliploides puede asimismo determinarse por consideraciones determinadas del estudio cariológico de las divisiones celulares.

La observación de la meiosis en un Autoploide nos revelará la existencia de configuraciones bivalentes, multivalentes y, en muchos casos la pre-

sencia de univalentes. La frecuencia media de configuraciones multivalentes está influida simultáneamente por tres factores: longitud de los cromosomas de forma que a mayor longitud corresponde una mayor probabilidad de que se asocien los homólogos, frecuencia de quiasmas que se encuentra en relación directa con el número de configuraciones multivalentes, número total de cromosomas de forma que cuanto mayor sea este número, mayor es la interferencia mutua que impide la asociación de los homólogos (DAWSON 1962). La interacción de estos factores da resultados distintos al variar la especie e incluso, indudablemente, el genotipo dentro de una misma especie, ya que como han demostrado numerosos autores, existe un control genético del apareamiento cromosómico.

En el estudio de las mitosis, la detección de grupos de cromosomas perfectamente emparejados por sus características de morfología y tamaño en las metafases mitóticas son también claros exponentes de la posible naturaleza autoploide de la especie estudiada, que nos permitirá, además, hacer estimaciones sobre el origen más o menos reciente de su poliploidía.

En los Aloploides están reunidos varios genomas por duplicado y su comportamiento meiótico vendrá influenciado notablemente por la homología

existente entre los genomios presentes. Si dichos genomios son totalmente extraños unos a otros, la meiosis del Aloploide sólo mostrará bivalentes y algún univalente producido por la interferencia de los cromosomas extraños sobre el apareamiento entre cromosomas homólogos, además de la posible acción del citoplasma de la planta usada como hembra en el cruzamiento original, aunque se ha visto que hay diferentes grados -- de interferencia según la especie. Así, LACADENA (1967) analizando el proceso citogenético de obtención de centeno aloplásmico (plasmón trigo-genomio centeno) encontró que los cromosomas del trigo interferían más que el plasmón "trigo" en el apareamiento entre cromosomas homólogos del centeno. Si los genomios que componen el aloploide son más o menos homólogos habrá una cierta posibilidad de que aparezcan asociaciones meióticas multivalentes, pero, además, dependerá también de lo avanzado que esté el proceso de diploidización del aloploide (RILEY 1960). Se ha comprobado que las especies aloploides sintetizadas artificialmente forman asociaciones multivalentes que no forman las especies aloploides naturales, y que en los polihaploides naturales la formación de bivalentes es menor que en los híbridos de las especies diploides, supuestos ancestrales de la especie aloploide. Existe pues, un proceso de diferenciación progresiva de los cromosomas homeólogos que conduce a la diploidización del aloploide.

Esta diferenciación podría ser atribuida, bien a una acumulación de modificaciones estructurales que produjeran una divergencia de los juegos cromosómicos de los genomios o bien a alguna alteración en la regulación genética de la meiosis. Las investigaciones llevadas a cabo han demostrado que esta segunda alternativa, el control genético, es responsable de la diploidización al menos en un gran número de las especies aloploides estudiadas (algodón, KIMBER 1961; tabaco, RYLEY & LAW 1962; avena sp. GAUTHIER & MCGINNIS 1968 etc.)

Otra característica de la meiosis de los Aloploides consiste en la formación de asociaciones secundarias de bivalentes, fenómeno por el cual los bivalentes metafásicos en los poliploides no se distribuyen al azar, sino que ocurren en grupos (DARLINGTON & MOFFET 1930, LAWRENCE 1931 etc.). Se ha demostrado que tal asociación secundaria ocurre entre los bivalentes formados por cromosomas con alguna relación genética o evolutiva (RILEY 1960, KEMPANNA & RILEY 1964, LACADENA & PUERTAS 1969).

Todos estos grados de complicación hacen que el discernir sobre la naturaleza de la poliploidía resulte muy difícil, especialmente si el po-

liploide no es de origen reciente.

Por esta razón, la elaboración de una hipótesis plausible sobre la naturaleza de la poliploidía de cualquier especie, exige, no sólo un análisis cariológico, sino también estudios minuciosos de morfología, del tipo de herencia, pruebas de índole bioquímico, particularmente las derivadas del análisis electroforético de algunas enzimas etc. La prueba definitiva se obtendría experimentalmente, realizando la síntesis artificial del poliploide a partir de sus progenitores, aunque el problema resulta muchas veces insoluble por la desaparición de los mencionados progenitores originarios.

Otro fenómeno importante en la evolución de las formas vegetales es la Aneuploidía o alteraciones aneuploides del número básico de cromosomas. Las anomalías meióticas de diferente índole -- (translocaciones recíprocas desiguales, fusiones céntricas etc.) se combinan para originar gametos y, por tanto, cigotos con nuevos números cromosómicos. La selección natural permitirá la supervivencia de aquellos individuos que tengan genotipos más equilibrados y con una eficiencia biológica mayor.

Merece destacarse también la significación geobotánica y ecológica de los conocimien-

tos citogenéticos en general y de la poliplodía en particular, así como su utilidad para comprender el origen y distribución de las especies sobre el globo terrestre.

Son numerosos los casos conocidos en los que diferentes razas cromosómicas de una misma especie están adaptadas a medios ambientales con diferentes características ecológicas. Ciertos taxones pueden crecer en una amplia variedad de habitats y esta diversidad puede ir acompañada de variabilidad cromosómica, particularmente de diferentes niveles de ploidía. LÖVE & LÖVE (1969), señalaron algunos ejemplos interesantes de estos fenómenos en la flora española. *Pteridium aquilinum* es una especie fenotípicamente uniforme dentro de la península. Sin embargo, en la Sierra de Cazorla esta especie muestra preferencia por las zonas calcáreas mientras que en el Norte de la península se manifiesta calcifoba. A pesar de la aparente identidad morfológica, las plantas de Cazorla corresponden a una raza cromosómica ($2n=52$) y las del Norte de España a otra distinta ($2n=104$). En otros taxones la diversidad ecológica va acompañada de variaciones estructurales debidas a la presencia de reordenaciones cromosómicas (inversiones o translocaciones; *Festuca pratensis* y *Lolium perenne*, DARLINGTON 1973).

SAÑUDO A. (1972) en su trabajo dedicado al estudio cariológico de las Genisteas de la flora española, observa un caso similar. La especie *Genista cinerea* ssp. *cinerascens* con $2n=24$, ocupa áreas silíceas de la parte centro occidental de la Meseta, mientras que las poblaciones de *G. cinerea* ssp. *especiosa* con $2n=48$, crecen típicamente en áreas calcáreas de Andalucía. FERNANDES A. (1969) señala igualmente que la existencia de varios ecotipos dentro de un taxon puede ser consecuencia de fenómenos de poliploidía. En estos casos, los ecotipos corresponden a razas cromosómicas o cariológicas que frecuentemente no se distinguen entre sí desde el punto de vista de su morfología externa.

En estas ocasiones el estudio citogenético puede darnos la clave sobre el tipo de variabilidad y fenómenos evolutivos que han intervenido en cada taxon. Sin embargo, hay que tener en cuenta que en la mayor parte de los casos conocidos, los diferentes ecotipos de una misma especie no corresponden a diferentes razas cromosómicas sino que los caracteres adaptativos son el resultado de la reacción de ciertas combinaciones genéticas a factores ambientales determinados.

Por todas estas razones al realizar el presente trabajo procuramos estudiar, siempre que nos fué posible, varias poblaciones distintas de la misma especie pertenecientes a diferentes ecotipos y procedentes de distintas localidades geográficas.

El estudio cariológico de la Flora de nuestra Península presenta un exiguo plantel de autores dedicados a este tipo de estudios.

Son dignas excepciones los trabajos de SANTOS (1944-45), CASTRO (1944-45), COUTHINO & LORENZO (1948) LORENZO-ANDREU & GARCIA SANZ (1950) GARDE A. (1951), FERNANDES A. (1969), LÖVE & LÖVE (1969), FERNANDES A. & SANTOS M. F. (1971) etc. que han realizado estudios cariológicos parciales de la flora española y portuguesa. FERNANDEZ CASAS J. ha llevado a cabo en los últimos años interesantes trabajos sobre determinaciones del número cromosómico en algunas especies crílicas de nuestra Flora. (FERNANDEZ CASAS 1976, 1978).

Merecen destacarse igualmente los trabajos de SAÑUDO A. dedicados al estudio citogené

tico de las Genisteas de la Flora española. Se trata de un vasto y exhaustivo estudio de un elevado número de taxones de esta tribu. (SAÑUDO A. 1963, 1970, 1971, 1972, 1973a, 1973b, 1973c, 1974a, 1974b.).

Son también dignos de mención los trabajos de RUIZ REJON (1974) FERNANDEZ MORALES (1974) PRETEL MARTINEZ (1974), FERNANDEZ PIQUERAS J. (1976) y GONZALEZ AGUILERA (1979), dedicados respectivamente al estudio cariológico de las Liliaceas, del Género Centaurea, del Género Astragalus, del Género Anthyllis, y de la Familia Resedaceae.

Los Géneros Orobanche L. y Cistanche Hoffmanns & Link.

Debido al carácter parasitario de estos taxones y a los perjuicios económicos causados por ciertas especies pertenecientes a estos Géneros, se han realizado numerosos estudios desde los más diversos puntos de vista. Intentaremos destacar brevemente los aspectos más importantes de subbiología y otras características peculiares en relación con nuestro trabajo.

En 1973 CEZARD en el IV Coloquio Internacional sobre las malas hierbas de Marsella (Francia), resume una serie de características referentes a la fitosociología, ecología y biología de numerosas especies de Orobanche (O. lutea Baumg., O. major L., O. picridis Schultz., O. rapum-genistae Thuill., O. teucrii Hollandre, O. caryophyllacea Sm., O. epithymun DC., O. gracilis Sm., O. purpurea Jacq.).

Se conocía desde antiguo el hecho de que el Orobanche crece en un lugar determinado, en una primavera - verano determinados, posteriormente en algunos casos, no volverán a aparecer durante años. Este hecho es lógico en el caso de Orobanches parásitas de plantas cultivadas que han dejado de cultivarse; ahora bien, el mismo hecho se observa en parásitos de plantas no cultivadas que desaparecen en un momento dado a pesar de que su huésped habitual continua existiendo y en muchos casos en proporción considerable. Esta circunstancia puede ser observada claramente en el caso de O. caryophyllacea Sm. - O. lutea Baumg., O. picridis Schultz., O. rapum-genistae Thuill y O. teucrii Hollandre. Indudablemente este hecho ha dificultado grandemente nuestro estudio en este Género ya que la localización de deter-

minadas especies ha resultado problemática en muchos casos.

Es frecuente, además, observar -- grandes extensiones ocupadas por los huéspedes habituales y, sin embargo, el Orobanche no está presente. Por otra parte, ciertas especies son particularmente abundantes en lugares donde la vegetación está formada casi exclusivamente por su huésped habitual. (O. caryophyllacea Sm., O. purpurea etc) mientras que otras lo son en lugares donde el número de especies presentes es mayor y su hospedador sólo relativamente abundante (O. picridis, O. mayor- etc). Estos Orobanches desaparecen cuando el número de especies aumenta, aunque sus huéspedes potenciales sean aún particularmente numerosos. (CEZARD 1973).

Teóricamente sería suficiente la presencia del hospedador para que el Orobanche pudiera existir. Sin embargo, se ha demostrado claramente que no es suficiente esta presencia.

Diversos autores piensan que en la naturaleza la abundancia de especies presentes pa-

rece tener una influencia clara sobre la aparición y desaparición del Orobanche. Esta influencia se puede situar a nivel de la microflora de la rizosfera, donde la composición cualitativa y cuantitativa depende de las características del suelo y de la naturaleza de los vegetales presentes. En el caso de ciertas especies, por ejemplo O. caryophyllacea, la microflora presente en su huésped habitual sería inhibida por la existencia de otras especies vegetales y su cortejo de microflora, mientras que, para otras especies, O. rapum genistae O. lutea etc., la existencia de una vegetación rica y variada con su microflora correspondiente, sería imprescindible.

Para la germinación del Orobanche son además, necesarias ciertas condiciones del suelo. Así, se ha podido demostrar que necesitan un suelo relativamente seco y bien aireado. Otro hecho conocido desde antiguo y en relación con lo anterior, es que después de una primavera lluviosa el número de Orobanches es nulo o muy reducido. Por supuesto es otra característica que ha dificultado nuestro estudio. Este hecho parece deberse (CEZARD 1973) a que cuando las lluvias son muy abundantes impregnan el terreno, llegando hasta los jóvenes tubérculos

de Orobanche que son entonces destruidos por microorganismos. Estos microorganismos parecen ser los mismos que son a su vez necesarios para la germinación de la semilla. La semilla es muy resistente debido a sus cubiertas y su protección está asegurada. Ahora bien, no ocurre así cuando comienza su desarrollo. Para solucionar este problema, el joven embrión sintetiza una sustancia que lo protege del ataque de estos microorganismos. Esta sustancia de naturaleza química aún no conocida, y que se puede detectar aproximadamente 30 horas después del comienzo de la germinación, protege durante toda la vida al joven Orobanche. Cuando las lluvias son abundantes este producto se oxida, dejándolo sin protección. CEZARD (1973, 1976) considera que esta protección está ligada con un complejo sistema en el que intervendrían fenoles presentes en la semilla, fenoloxidasas y diferentes inhibidores de naturaleza química aún desconocida.

Hoy día es una opinión normalmente aceptada que las plantas parásitas presentan una regresión de sus órganos vegetativos y, por el contrario, un desarrollo muy acentuado en su aparato reproductor que se traduce normalmente en la formación de un gran

número de semillas. Este es un hecho que puede observarse en las Orobanchaceas, Balanophoraceas, Lorantaceas y demás familias parásitas (OZENDA 1965). En el caso concreto de los Géneros que nos ocupan el número de semillas por planta es sumamente numeroso. Para O. crenata Forsk. se estima que este número es de 300.000 (MORENO MARQUEZ 1945), para O. speciosa 1.200.000 (BLANCHARD 1952) etc.

Las características y constitución de la semilla ha sido estudiada por numerosos autores (MORENO MARQUEZ 1945, PRIVAT 1960, BLANCHARD 1951, CEZARD 1976 etc.). Presenta como características principales su pequeño tamaño, su gran resistencia, pudiendo permanecer en el terreno sin germinar durante 10 o más años, y su embrión indiferenciado. En su superficie existen una serie de perforaciones y ornamentaciones debidas a la unión de los bordes celulares que en el Género Orobanche cambia de una especie a otra y que puede ser, en un futuro, una de las características principales para diferenciar las distintas especies de este Género de tan difícil taxonomía (PRIVAT 1960, HEPPER 1973).

Las semillas de Cistanche y Orobanche sólo germinan en presencia de las raíces del hospedador y en las condiciones antes citadas. Se han obser -

vado muy pocas germinaciones en su ausencia (IZARD-1954) y además, están limitadas a ciertas especies. Los resultados son muy poco significativos e incluso contradictorios, según los diferentes autores.

Son muy numerosos los estudios destinados a conseguir la germinación de la semilla de los Géneros Orobanche y Cistanche en presencia de raíces, extractos radiculares de diferentes plantas, huéspedes habituales o no de estos Géneros, o en presencia de diversas sustancias artificiales. Muchos de estos trabajos van dirigidos a conocer tanto el mecanismo de germinación de estas semillas, como la morfología y fisiología de la implantación del parásito sobre la raíz del hospedador (MORENO MARQUEZ 1945, 1947, BLANCHARD 1951, BROWN & GREENWOOD & JONSON & LONG 1951, DONINI 1959, SUNDERLAND 1959, PRIVAT 1960, WORSHAM & KLINGMAN 1962, WORSHAM 1961, WORSHAM & MORELAND & KLINGMAN 1963, RANGASWAMY & RAGAN 1966, EDWARDS 1970, CEZARD 1965, 1969, 1973a, 1973b, 1973c, 1974, 1976, etc.).

Sin embargo hoy día aún no se conoce la o las sustancias, emitidas por los pelos radiculares de la raíz del hospedador que permiten germinar a la semilla del parásito e implantarse sobre la raíz del hospedador.

Por esta razón en nuestro trabajo

no hemos podido usar para el estudio de las divisiones somáticas, la técnica habitual de estudio de mitosis - en el meristemo apical de la raíz.

En el Género Orobanche la conservación de la especie se realiza no solo por la vía sexual con producción de semillas, sino que cuentan también con reproducción asexual, hecho comprobado sólo en algunas especies.

GASTON LEVERGNE (1893) observó - que en algunas especies de Orobanche, después de arrancar todos los tallos exteriores, sin tocar la parte bajo tierra, aparecían, al cabo de algún tiempo, - nuevos individuos. Después de la muerte del Orobanche, la parte aún viviente bajo tierra se aísla por medio de un tejido formado activamente por numerosas células. Esta parte viviente dará lugar al crecimiento de nuevos tallos de Orobanche.

Jensen(1951) estudia la reproducción por partenogénesis en Orobanche uniflora L.

Cezard(1973) en O. rapum-genistae. observa que " la parte subterránea del Orobanche

puede persistir durante numerosos años, incluso algún tiempo después de la muerte del hospedador; cada meristema dará lugar al nacimiento de un tallo desprovisto de clorofila y cuya base está incluida en el tubérculo común. Se ha observado que pueden desarrollarse hasta 11 tallos a partir de la misma masa basal".

Ciertas anomalías cromosómicas - sólo pueden ocurrir gracias a la ayuda de la reproducción asexual. Por ejemplo los altos niveles de ploidía estudiados por nosotros en O. rapum-genistae ssp. rapum-genistae deban quizá su existencia a la presencia de la reproducción asexual.

Aunque los aspectos puramente sistemáticos no serán estudiados en este trabajo, nos parece oportuno hacer una breve referencia a la bibliografía botánica existente al respecto, referencia necesariamente breve e incompleta ya que el número de trabajos sistemáticos sobre estos taxones es muy amplio.

Quizá uno de los más importantes trabajos realizados en esta Familia lo constituyan las monografías y revisiones realizadas por BECK VON MANNAGETTA (1890, 1930), que se extienden a las especies

de todo el mundo, simplificando en parte las numerosas sinonimias existentes y estableciendo por primera vez las diferentes Secciones y Tribus.

Como trabajos anteriores podemos citar los de KOCH(1887), BAILLON(1889) etc.

Con respecto a los miembros de esta Familia existentes en Europa podemos destacar los trabajos de GUIMARES(1904) sobre las Orobanchaceas portuguesas, los de RIX E.M. & WEBB D.A. (Flora Europea 1972) sobre la sistemática de los miembros europeos - de esta Familia, de HEPPEL(1973), STRIVASTAVA(1939) GILLI A. (1974) etc.

Entre los trabajos más destacados sobre las Orobanchaceas americanas se pueden citar los de ACHEY(1933), THIERET(1971), HECKARD(1973) etc.

La posición y relaciones sistemáticas con otras familias, teniendo en consideración características morfológicas y embriológicas es también un capítulo que ha dado lugar a numerosos trabajos. (BOHESHORE 1920, TIAGI 1963, 1964, THIERET 1971 etc.).

REVISION BIBLIOGRAFICA

No obstante la importancia teórica práctica de esta familia, la bibliografía que hemos podido recoger, por lo que a estudios cariológicos se refiere, es bastante exigua.

Hemos examinado la bibliografía referente a las cuatro Secciones del Género Orobanche, es decir, a las Secciones Gymnocaulis Nutt. (Eunanoplon (Endl.) Thieret), Nothaphyllon (A. Gray) Heckard (Myzorrhiza (Phil.) Beck.), Orobanche (Osproleon Wallr.) Trionychon Wallr., aunque sólo estas dos últimas están presentes en Europa.

Evidentemente esta familia no ofrece facilidades para la investigación cariológica cuando lo que se pretende es obtener una buena definición de los cromosomas para un posterior estudio citogenético profundo, por las causas mencionadas en un capítulo posterior, y por la reducción cada día mayor de las poblaciones correspondientes a algunos -

taxones, por causa de las alteraciones del medio ambiente natural, tal como señala CHATER & WEBB (1972) y HECKARD (1975).

La mayor parte de la bibliografía consultada se refiere a recuentos cromosómicos, - realizados en meiosis, ya que, como señalamos también en un capítulo posterior, es difícil realizar un estudio satisfactorio de la mitosis en estas especies.

En 1928 KATHLEEN y CARTER realizan un estudio en material inglés sobre la citología del óvulo de Orobanche minor Sm. a la vez que establecen para esta especie un número de $n=19$.

SUGIURA (1931, 1936), en material japonés, y en meiosis, establece los números $n=20$, para Orobanche ammophila y Orobanche coerulescens var. tipicus.

MATSUURA (1935) observa el número $n=19$ para la especie anterior, es decir, para Orobanche coerulescens var. tipicus, en análisis meióticos.

En 1943 PALMGREN, en estudios realizados en material sueco, perteneciente a Orobanche lucorum observa el número $n=19$.

JENSEN (1951) realiza un estudio bastante completo sobre Orobanche uniflora L., analizando las formas normales de la especie y las formas partenogenéticas presentes en el Oeste de los Estados Unidos.

Según este autor, la especie presenta dos formas, una que habita en el Estado de Massachusetts y otra existente en el oeste de Carolina del Norte. El comportamiento citogenético de ambas es completamente diferente.

Con respecto a la primera variedad, los estudios citológicos y cariológicos del proceso de megasporogénesis revelan que en la meiosis de esta forma partenogenética no ocurre la primera división o división reductora. Los cromosomas, en número aproximado de $2n=70$, se alinean en la placa metafásica y emigran ordenadamente hacia los polos. Ocasionalmente pueden ser observados algunos rezagados que más tarde son englobados en los núcleos hijos. La segunda división es una mitosis esencialmente normal y de

la cual resultarán cuatro núcleos; uno de ellos dará lugar al tipo usual de saco embrionario, típico de las Angiospermas. Posteriormente, la célula huevo dará lugar al embrión.

La microsporogénesis tiene también algunos rasgos característicos. En primer lugar hay dos tipos de células madres de microsporas, unas de núcleo y tamaño celular pequeño, y otras de volumen y tamaño nuclear aproximadamente el doble que las anteriores. Estas células madres gigantes presentan 70 cromosomas, ó 72, como sugieren otras determinaciones, y darán lugar a microsporas que originarán granos de polen gigantes y, usualmente, perfectos morfológicamente. El proceso de formación de estas microsporas es un duplicado de los acontecimientos ocurridos en la célula madre de la megaspora. Según el autor, este grano de polen con un número diploide de cromosomas, o con una clara aproximación a este, no es el resultado de un intento de meiosis, sino que parece ser más bien el proceso normal para estas células que conviven en la misma antera, con otras células madres de historia citogenética diferente. A pesar de ser el grano de polen estructuralmente perfecto, la polinización no interviene en la formación de semillas. Esto no

excluye la posibilidad de una polinización ocasional, que daría lugar a nuevas formas con número cromosómico doble ($2n=140$).

El segundo tipo de células madre tiene uniformemente un tamaño menor, y su comportamiento meiótico es semejante al observado en la mayor parte de las formas - que tienden a una partenogénesis diploide por tener dificultada su reproducción sexual. Los cromosomas de estas células son más grandes que los observados en las anteriores células madres, pudiendo observarse en metafase un número haploide de $n=36$. La meiosis es irregular, con presencia de retrasados, extrusión de cromatina, formación de núcleos múltiples, y granos de polen abortivos. De hecho, las microsporas producidas no son capaces de vivir el tiempo necesario para producir granos de polen estructuralmente perfectos.

En el estudio citogenético de la variedad de Orobanche uniflora existente en - Carolina del Norte se observan, como hemos dicho, grandes variaciones con el comportamiento revelado por la anterior variedad. En este caso el estudio de la microsporogénesis

ha mostrado que el proceso meiótico es normal, que el número cromosómico haploide es de $n=18$, siendo el resultado de este proceso polen fértil, al menos en un 99%. Igualmente, la megasporogénesis es un proceso usual y su resultado es un saco embrionario típico. Por otra parte, los tejidos somáticos - presentan un número cromosómico de $2n=36$. En este caso no hay ninguna evidencia de que la partenogénesis diploide sea un proceso obligado.

Según este autor, es posible que la variedad de Nueva Inglaterra sea un tetraploide que ha surgido de un antecesor común con la variedad de Carolina del Norte.

Otra hipótesis alternativa del mismo autor considera que la forma de Carolina del Norte no es el tipo básico, sino que es, en sí misma, un tetraploide. Su regularidad en los procesos meióticos le hace suponer que es una forma alopoliploide, surgida de antecesoros con un número gamético de $n=9$. La raza de Nueva Inglaterra sería entonces una forma auto-octoploide. La reducción en la fertilidad debida a esta nueva duplicación sería soslayada con la consecución de la partenogénesis diploide presente en el actual taxon existente en Nue

va Inglaterra. Esta hipótesis vendría apoyada, según este mismo autor, por ciertas consideraciones geográficas y morfológicas que inclinan a considerar a Orobanche uniflora L. de Carolina del Norte como la especie más primitiva.

GARDE A. (1951) estudia nuevas especies de la Familia Orobanchaceae pertenecientes a Portugal. Establece un número cromosómico haploide de $n=19$ para Orobanche crenata Forsk., señalando como anomalías más frecuentes la presencia de univalentes, en general en número de dos, la existencia de un bivalente de comportamiento anómalo, que se traduce en una orientación diferente del resto de los bivalentes o en una separación precoz de sus cromosomas, la posible presencia de un trivalente y la existencia de asociaciones secundarias entre dos o más bivalentes. Estudia igualmente Orobanche ramosa L. con un número cromosómico de $n=12$, indicando la existencia de pseudopuentes en anafase y metafase. Analiza por último Cistanche Phelypaea (L.) P. Cout. a la que atribuye un número cromosómico de $n=20$ y un comportamiento meiótico regular. Este autor considera que el número básico para Orobanche es de $x=6$ siendo el número

$n=19$ de constitución heteroploide de $3x+1$.

HAMBLER(1954) analiza las siguientes especies del Género *Orobanche* en material inglés: *O. minor* Sm., *O. maritima* Pugsl., *O. elatior* Sutton, *O. reticulata* Wallr., *O. picridis* Schultz., *O. hederæ* Duby, *O. rapum genistæ* Thuill., *O. caryophyllacea* Sm., todas ellas pertenecientes a la Sección *Orobanche* y con un número gamético de $n=19$. Estudia también *O. purpurea* Jacq. con un número gamético de $n=12$, perteneciente a la Sección *Trionychon*.

En 1958 este mismo autor analiza *O. cerina* var. *desertorum* (Sect. *Orobanche*) de procedencia India asignándole un número gamético de $n=19$, *O. ramosa* (Sect. *Trionychon*) de origen alemán con $n=12$, y *C. tubulosa* de procedencia India con $2n=40$.

HAMBLER(1958 b) hace una recopilación de los números cromosómicos estudiados en esta Familia e intenta explicar su evolución. Una de las hipótesis propuestas es que $2n=38$, número cromosómico presentado por la mayor parte de los taxones pertenecientes a la Sección *Osproleon*, llamada pos-

teriormente Orobanche , deriva de $2n=40$. Este número está presente en el Género Cistanche y en algunos miembros de la Sección Osproleon, aunque estos recuentos necesitan una confirmación. Esta hipótesis supondría una serie de afinidades intergenéricas , pero serían necesarios nuevos estudios para confirmarlo.

Este mismo autor enjuicia también otras hipótesis propuestas anteriormente. STRIVASTAVA (1930), estudiando Orobanche aegyptiaca Pers. afirma que "el número haploide es 19". HAMBLER opina que lo anterior está en desacuerdo con el hipotético árbol genealógico construido sobre la base de caracteres morfológicos , propuesto por BECK VON MANNAGETTA (1930, Cuadro nº3), cuyas opiniones sobre la sistemática del Género son aún hoy las más aceptadas.

Con arreglo a este esquema , tendríamos que pensar que Orobanche ramosa y O. purpurea ($2n=24$) han tenido un origen independiente y corresponderían a ramas separadas de la Sección Tryonychon. Esta Sección estaría, por tanto, dicotomizada; en una rama se encontraría Orobanche

ramosa y en otra rama y pasando a través de una nueva dicotomización y de Orobanche aegyptiaca se hallaría por un lado Orobanche purpurea y por otro la Sección Osproleon Wallr. Así pues, Orobanche aegyptiaca enlazaría las Secciones Osproleon y Trionychon, pero esto es poco probable si la especie anterior presenta $2n=38$ como propone STRI VASTAVA(1939),(HAMBLER(1951)).

En otra hipótesis alternativa, propuesta también por HAMBLER, la Sección Osproleon habría surgido de un stock con número básico de $x=6$. Este último a su vez, en virtud de poliploidía daría el número $n=18$ que, por aneuploidía podría originar $n=19$ ó 20 según las características de la Sección.

En 1971 GREILHUBER, J. & WEBER, A. estudian Orobanche caesia en material austriaco, confirmando los recuentos de FEDEROV(1969) para esta misma especie.

THIERET(1971) realiza un estudio morfológico y sistemático del Género Orobanche en los Estados Unidos, a la vez que recopila los re-

cuentos cromosómicos realizados para los miembros de las 4 Secciones de Orobanche:

- Euanoplon, $2n=36, 72$, (1 especie)
- Myzorrhiza, $2n=24$, (1 especie)
- Orobanche, $2n=38$, (12 especies) 38, 40 (1 especie)
- Trionychon, $2n=24$, (3 especies).

MENHRA & VASUDEBAN (1972) dan los números cromosómicos de Orobanche epithymun (Dc.) y Orobanche Kakmirica Clarke como $n=19$, para material indio.

FERNANDEZ-CASAS, J. & RUIZ REJON, M. (1974) estudian Cistanche Phelypaea (L.) P.Cout. ssp. lutea (Desf.) FERNANDEZ-CASAS, J. & LAINZ y Cistanche violacea (Desf.) Beck-Mannagetta, procedentes ambas de Almería, y que presentan un número $n=20$ y un comportamiento regular en meiosis.

En 1975 GREILHUBER, J. & WEBER, A. estudian el fenómeno de aneusomatía existente en Orobanche gracilis Sm. El material analizado pertenece a diferentes poblaciones de Viena, Baja Austria, y Norte de Italia. Observan que Orobanche gracilis es un tetraploide ($n=38$) que en ciertas poblaciones convive con individuos hexaploides, y que el 64% de las plantas analizadas muestran una variación intraindividual en el número cromosómico esporofítico. En el nivel tetraploide los números

somáticos varían entre 73 y 91, aunque hay una clara acumulación de 76, 77, y 78. Números más bajos que 76 son infrecuentes. Las plantas del nivel hexaploide son también aneusomáticas, aunque la mayoría de las células son euhexaploides ($2n=114$). Las plantas virtualmente eusomáticas (36%) son parcialmente eutetraploides ($2n=76$, en un 24%) y parcialmente hipertetraploides (12%).

Con respecto al tipo de aneusomatía los autores piensan que hay evidencias de que obedece a anomalías mitóticas. Los individuos cromosómicamente estables presentan una mitosis completamente normal, mientras que las plantas aneusomáticas revelan mitosis con ciertas anomalías, por ejemplo, tendencia a eliminar cromosomas en uno de los polos anafásicos, anafases con retrasados y cromátidas hermanas unidas, una sola cromátida retrasada y no disyunción. Estos acontecimientos, aunque no frecuentes, son suficientes para procurar una considerable variación en el número cromosómico. Adicionalmente, la frecuencia baja de números hipoploides indica que puede haber algún fenómeno selectivo sobre la reducción genómica por debajo del nivel tetraploide. La causa genética de la aneusomatía puede ser la presencia de ciertos alelos que afecten al mecanismo de formación del huso, o quizá efectos génicos que acompañen a la condición polisómica.

Estudian también el proceso meiótico tanto a nivel de la microsporogénesis como de la macrosporogénesis, aunque en ambos casos no les ha sido posible realizar un conteo numérico válido. Las plantas eutetraploides revelan un apareamiento completo y una formación regular de bivalentes en metafase I. Por otra parte, son características, para las plantas aneuploides, la formación de configuraciones multivalentes, univalentes y anomalías anafásicas en forma de retrasados y puentes de cromatina. Los univalentes son fácilmente distinguibles porque no se alinean en la placa metafásica. Son frecuentes especialmente en la macrosporogénesis. Este hecho podría indicar un efecto de los cromosomas extra sobre el apareamiento cromosómico.

No existen suficientes datos, según los autores, para decidir si Orobanche gracilis Sm. es auto o aloploide. En los individuos eutetraploides estables, en que han estudiado la primera mitosis del núcleo del grano de polen, la meiosis, y la mitosis del saco embrionario, se observa un comportamiento correspondiente a $n=38$, como número gamético. Excepcionalmente, en algunas plantas se observa en el saco embrionario un número $n=40$. El nivel hexaploide tiene, ciertamente, un origen autoploide y puede ser consecuencia de la fecundación de gametos no reducidos ($4x$) por gametos reducidos ($2x$) o bien de la fecundación de gametos $3x$.

El complemento cromosómico de esta especie no se presta a un análisis morfológico exacto. Sus cromosomas son pequeños y a menudo no muestran diferencias considerables en longitud, aunque están presentes todos los grados, desde metacéntricos a acrocéntricos. Los abundantes puentes de cromatina presentes en anafase I, que pueden ser un índice de reordenaciones estructurales y una evidencia de la frecuente producción de fragmentos céntricos, podrían también explicar el origen de los cromosomas más pequeños presentes en el complemento cromosómico.

Morfológicamente existe una gran variación para esta especie, habiéndose reconocido hasta 16 taxones infraespecíficos para Europa Central. Posiblemente la variación morfológica sea causada por la variación genómica.

HECKARD, L. R. & CHUANG, T. I. (1975) realizan un estudio sobre números cromosómicos y poliploidía en el Género Orobanche utilizando material perteneciente al Oeste de Norte América.

El método utilizado es el usual de fijación en alcohol-acético y coloración en carmín acético. Los autores observan que la meiosis puede analizarse fijando las yemas 1-2 días después de la recolec-

ción de la planta ya que aparentemente, el tallo contiene agua y nutrientes suficientes para que la meiosis pueda ocurrir en el Orobanche separado de su hospedador.

Este trabajo comprende el estudio de una serie de especies pertenecientes a las Secciones Gymnocaulis Nutt. y Nothaphyllon(A. Gray) Heckard.

Dentro de la primera Sección estudian Orobanche fasciculata Nutt. y Orobanche uniflora L. ambas con $2n=48$. En esta última especie se analizan dos subespecies, Orobanche uniflora ssp. occidentalis (Greene) Ferris y ssp. uniflora que en conteos previos realizados por JENSEN (1951) se le atribuye un número cromosómico de $2n=36$ y formas partenogénéticas con $2n=72$. Estos autores consideran que esta subespecie presenta 24 bivalentes, existiendo parejas de tamaño grande y de tamaño muy pequeño. Lo anterior les induce a pensar que los recuentos realizados con anterioridad pueden atribuirse a la pérdida de los cromosomas más pequeños, dando por esta razón un número cromosómico inferior. Las formas partenogénéticas con $2n=70$ o 72 serían el resultado de la unión de gametos con $n=24$ y $n=48$, correspondientes estos últimos a plantas con un número cromosómico de $2n=96$, para dar formas partenogénéticas con $2n=72$. Aceptando $x=12$ como número básico para esta Sección, el número cromosómico $2n=48$ correspondería al nivel

tetraploide; $2n=72$ al hexaploide y $2n=36$ al triploide. Sin embargo, son necesarios nuevos recuentos en esta especie de difusión tan amplia para establecer su número cromosómico y determinar su comportamiento.

En la Sección Nothaphyllon (A. Gray) Heckard estudian las siguientes especies: Orobanche bulbosa Beck. con $2n=48$, Orobanche californica Cham. & Schlect. ssp. californica, ssp. condensa Heckard, ssp. feudgii (Munz) Heckard, ssp. grayana (Beck) Heckard, y ssp. jepsonii (Munz) Heckard, todas ellas con $2n=48$.

Realizan igualmente un análisis bastante amplio sobre Orobanche cooperi (Gray) Heller. Observan distintos citotipos de la misma especie que presentan respectivamente $2n=48$, $2n=72$, $2n=96$. Basándose en otros trabajos morfológicos el autor incluye en Orobanche cooperi los siguientes taxones: Orobanche ludoviciana var. cooperi (Gray) Beck. (Orobanche cooperi), Orobanche ludoviciana var. latiloba (Munz) y Orobanche multicaulis Brandege var. multicaulis. Los números cromosómicos expuestos apoyan la necesidad de una revisión taxonómica, a la vez que indican que la poliploidía es la responsable, al menos parcialmente, de las dificultades taxonómicas presentes en este grupo.

Esta especie ocupa terrenos áridos de California, Texas, Norte de Méjico y Baja California. No se puede establecer correlación entre el hospedador y el número cromosómico presentado.

Las características consideradas como "caracteres rey" no son siempre distinguibles entre los taxones incluidos en Orobanche cooperii, que además, presentan a veces más de un número cromosómico en sus distintas poblaciones. Así, Orobanche ludoviciana var. cooperi presenta normalmente $2n=96$ mientras que Orobanche ludoviciana var. latiloba presenta $2n=48$. Sin embargo, es de destacar que la primera en una localidad considerada como típica suya presenta $2n=48$. Además existen poblaciones con $2n=72$, número intermedio cuyo comportamiento sugiere que estas plantas hexaploides son producto de una hibridación interploide. Por otra parte, la ocurrencia de plantas dentro de estos complejos con $2n=48$ y $2n=96$, así como combinaciones entre ellos, pueden incrementar, ciertamente, la variabilidad de la población y a la vez aumentar las dificultades para formular la taxonomía de las variantes.

Los autores analizan además Orobanche corymbosa (Rydb.) Ferris, con $2n=48$ y $2n=96$, Orobanche parishii ssp. brachiloba Heckard con $2n=96$, y

la ssp. parishii, con $2n=48$, Orobanche pinorum Geyer ex Hooker, Orobanche valida Jeps. y Orobancha vallicola (Jeps.) Heckard, que presentan todas ellas $2n=48$.

Por último hacen un estudio sobre el origen y números básicos de las distintas Secciones de este Género. Analizan en primer lugar trabajos anteriores. La revisión realizada por THIERED (1971) sobre los números cromosómicos de este Género, según estos autores podría quedar así:

- Sección Gymnocaulis Nutt. (Euanoplon (Endl.) Thieret) (2 spp.): $2n=36(?)$ 72 (1 sp.). Se incrementa el sumario de THIERET: $2n=48$ (2 spp.)
- Sección Nothaphyllon (A. Gray) Heckard (Myzorrhiza (Phil.) Beck) 15 spp.); los autores añaden: $2n=48$ (5 spp.); $2n=48, 96$ (2 spp.); $2n=48, 72, 96$ (1 sp.). Consideran erróneo el número $2n=24$ dado con anterioridad para esta Sección (THIERET (1971))
- Sección Orobanche (65 spp.): $2n=38$ (16 spp.); $2n=38, 40(?)$ (1 sp.). Se aumenta el anterior sumario en $2n=24(?)$ (1 sp.)
- Sección Trionychon Wallr. (25 spp.): $2n=24$ (3 spp.) Se incrementa el sumario de THIERET (1971) en $2n=38(?)$ (1 sp.)

Revisan igualmente el trabajo e hipótesis de A. GARDE (1951). Asignan un número básico de $x=12$ para las Secciones Gymnocaulis, Nothaphyllon y Trionychon. Estas tres Secciones serían parte de series poliploides basadas en el número básico anterior y en las cuales estarían presentes diploides, tetraploides, y octoploides fértiles. El hecho de que los números hexaploides de las Secciones Gymnocaulis y Nothaphyllon estén presentes en las formas partenogenéticas indicaría que en las series poliploides de Norte América faltan los diploides necesarios para formar hexaploides amfidiploides fértiles. El origen del número $2n=38$, claramente es establecido para la Sección Orobanche, presenta diversos problemas para que quede clara la explicación anterior. Sería posible un incremento evolutivo en el número cromosómico, desde $2n=36$ a $2n=38$, pero, en este caso, $2n=36$ sería ya un triploide. Por otra parte hay diversos recuentos en esta Sección que necesitan una revisión.

WEBER, A. (1975a) realiza una serie de recuentos y revisión de números cromosómicos en Orobanche (Sección Orobanche) pertenecientes a Europa Central. Las especies estudiadas son las siguientes: Orobanche alsatica Kirschl., Orobanche laserpitii-sileris Reut. ex Jord., Orobanche loricata Rchb., Orobanche salviae F. W. Schultz & Koch., Orobanche

teucrisii Holandre, Orobanche alba Steph. & Willd., Orobanche amethystea Thuill., Orobanche caryophyllacea Sm., Orobanche coerulescens Steph., Orobanche elatior Sutton, Orobanche flava Mart., Orobanche hederarum Duby., Orobanche lutea Baumg., Orobanche minor Sm., Orobanche reticulata Wallr., subsp. reticulata. Todas estas especies presentan un número $n=19$.

WEBER A. (1976) estudia Orobanche variegata en material austriaco, que presenta $n=38$ en observaciones realizadas en divisiones mitóticas en polen. Es, por tanto, un nuevo tetraploide dentro de la Secc. Orobanche.

En 1978 TALAVERA S. realiza recuentos cromosómicos en la especie Cistanche phelypaea (L.) R. Cout. observando mitosis procedentes de pétalos jóvenes y en material recolectado en Cádiz. Sus recuentos somáticos de $2n=40$ confirman los datos anteriores de $n=20$ realizados en meiosis. (FERNANDEZ CASAS & RUIZ REJON M. 1974).

MATERIAL

De acuerdo principalmente con los datos de FLORA EUROPEA (1972), y otros trabajos (BECK VON MANNAGETTA 1890-1930) BAILLON 1889, GUIMARAES 1903, HEPPER 1973, FERNANDEZ CASAS & LAINZ 1973 etc.), la Familia Orobanchaceae estaría representada en la Flora española por los taxones que se citan a continuación :

Género OROBANCHE L.

Sect. TRIONYCHON Wallr.

- *Orobanche ramosa* L. (*Phelypaea ramosa* (L.) C. A. Meyer).
- a) Subsp. *ramosa*.
- b) Subsp. *nana* (Reuter) Coutinho (*O. nana* (Reuter) Noë ex G. Beck, *Phelypaea nana* (Reuter) Reichenb. fil.)
- c) Subsp. *mutelii* (F. W. Schultz.) Coutinho (*O. mutelii* F. W. Schultz, *Phelypaea mutelii* (F. W. Schultz) Reuter)
- *Orobanche lavandulacea* Reichenb. (*Phelypaea lavandulacea* (Reichenb.) Reuter).
- *Orobanche rosmarina* G. Beck.
- *Orobanche tricocalyx* (Webb & Berth.) G. Beck. (*Phelypaea trichocalyx* Webb. & Berth.)

- *Orobanche schultzii* Mutel. (*Phelypaea schultzii* (Mutel) Walpers).
- *Orobanche arenaria* Borkh. (*Phelypaea arenaria* (Borkh.) Walpers).
- *Orobanche purpurea* Jacq. (*Phelypaea caerulea* (Vill) C. A. Meyer).

Secc. OROBANCHE (Sect. OSPROLEON Wallr.)

- *Orobanche cernua* Loefl. (incl. *O. cumana* Wallr.)
- *Orobanche crenata* Forskål (incl. *O. speciosa* DC.)
- *Orobanche alba* Stephan ex Willd. (*O. epithymum* DC.)
- *Orobanche reticulata* Wallr. (incl. *O. padilliflora* Wimmer & Grab.)
- *Orobanche haenseleri* Reuter
- *Orobanche densiflora* Salzm. ex Reuter
- *Orobanche amethystea* Thuill.
- a) Subsp. *amethystea* (incl. *O. attica* Reuter)
- b) Subsp. *castellana* (Reuter) (*O. castellana* Reuter)
- *Orobanche calendulae* Pomel (*O. mauretanica* G. Beck.).
- *Orobanche loricata* Reichenb. (incl. *O. picridis* F. W. Schultz ex Koch.)
- *Orobanche minor* Sm.
- *Orobanche maritima* Pugsley (*O. amethystea* auct., non Thuill.)
- *Orobanche hederæ* Duby

(Rix E. M. & WEBB D. A. (Flora Europea 1972) consideran el grupo Minores que comprende desde *O. amethystea* a *O. maritima*, ambas incluidas, junto con otros taxones no existentes en España.)

- *Orobanche clausonis* Pomel.
- *Orobanche hederæ* Duby
- *Orobanche latisquama* (F.W.Schultz.)
(*O. macrolepis* G. Beck, non Turcz., *Boulardia latisquama* F.W.Schultz, *Ceratocalyx macrolepis* Cosson; incl. *C. fimbriatus* Lange).
- *Orobanche caryophyllacea* Sm. (*O. vulgaris* Poiret).
- *Orobanche teucrii* Holandre.
- *Orobanche lutea* Baumg. (*O. rubens* Wallr.).
- *Orobanche elatior* Sutton (*O. major* L. pro parte; incl. *O. krylowii* G. Beck).
- *Orobanche rapum-genistæ* Thuill. (*O. major* L. pro parte; *O. rapum auct.*).
- a) Subsp. *rapum-genistæ*
- b) Subsp. *benthamii* (Timb. - Lagr.) P. Fourn.
- *Orobanche gracilis* Sm. (*O. cruenta* Bertol).
- *Orobanche foetida* Poiret.
- *Orobanche sanguinea* C. Presl. (incl. *O. crinita* Viv.)
- *Orobanche variegata* Wallr.

Género CISTANCHE Hoffmanns. & Link

- *Cistanche phelypæa* (L.) Coutinho (*C. tinctoria* (Forskål) G. Beck, *Phelypæa lutea* Desf. *P. tinctoria* (Forskål) Brot.).
- a) Subsp. *phelypæa*
- b) Subsp. *lutea* (Desf.) Fernandez-Casas & Lainz
- *Cistanche violacea* (Desf.) Beck-Mannagetta

Para el análisis citogenético de los diferentes taxones hemos procurado estudiar, siempre que nos ha sido posible, distintas poblaciones de cada uno de ellos, intentando además que el hospedador, cuando no existe una especificidad absoluta, sea diferente.

En la exposición de los resultados de nuestro estudio hemos procurado seguir el orden que viene definido por el número de recolección tomado en el campo; lo anterior no ha sido siempre posible ya que hemos agrupado los resultados correspondientes a las diferentes muestras de cada una de las especies, cogidas en diferentes localidades y fechas, con el fin de conseguir una exposición más clara.

Para facilitar la lectura del trabajo hemos preferido referirnos a los distintos especímenes por su número de muestra con lo que evitamos una excesiva repetición de nombres y localidades. Bastaría entonces acudir a este apartado para descifrar el significado de dichos números.

El material fué recogido y analizado en las circunstancias y localidades que se indican a continuación :

Género CISTANCHE Hoffmanns. & Link

- M-1 *Cistanche phelypaea* (L.) P. Cout. subsp. *lutea*
(Desf.) Fernandez-Casas & Lainz.
Rioja (Almeria) 24-II-1975
Rufz Rejón M. & Palomeque T.
- M-2 *Cistanche violacea* (Desf.) Beck-Mannagetta.
Parasitando probablemente a *Salsola* sp.
Almeria 20-I-1975
Fernandez-Casas J., Rufz Rejón M. & Palomeque T.
- M-3 *Cistanche phelypaea* (L.) subsp. *lutea* (Desf.)
Fernandez-Casas & Lainz.
Huelva 25-II-1975
Fernandez Piqueras J. & Palomeque T.

Género OROBANCHE L.

- M-4 *Orobanche crenata* Forskål.
Parasitando a *Medicago* sp.
Pantano de Quental (Granada) 25-V-1975
Oliver Jimenez J. & Palomeque T.
- M-5 *Orobanche crenata* Forskål.
Parasitando a *Vicia sativa* L.
Agron (Granada) 24-VI-1975
Rufz Rejón M. & Palomeque T.

- M-6 *Orobanche cernua* Loefl.
Parasitando a *Artemisia* sp.
Larra (Jaén) 11-VI-1975
Rufz Rejón M. & Palomeque T.
- M-7 *Orobanche ramosa* L. subsp. *mutelii* (F.W. Schultz) Coutinho.
Parasitando a *Hedypnois polymorpha* D.C.
Motril (Granada) 20-V-1975
Sañudo Palazuelos A. & Palomeque T.
- M-8 *Orobanche gracilis* Sm.
Parasitando a *Erinacea anthyllis* Link.
Trevenque (Granada) 18-VI-1975
Fernandez Piqueras J. & Palomeque T.
- M-9 *Orobanche loricata* Reichenb.
Parasitando a *Santolina* sp.
Puerto de la Mora (Granada) 13-VI-1975
Palomeque T.
- M-10 *Orobanche rapum-genistae* Thuill. subsp.
rapum-genistae.
Puerto de la Mora (Granada) 13-VI-1975
Palomeque T.
- M-11 *Orobanche cernua* Loefl.
Parasitando a *Artemisia* sp.
(Jaén) 10-V-1975
Rufz Rejón M. & Palomeque T.

- M-12 *Orobanche crenata* Forskål.
Parasitando a *Vicia faba* L.
Viznar (Granada) 13-V-1975
Rufz Rejón M. & Palomeque T.
- M-13 *Orobanche latisquama* (F.W.Schultz)

Parasitando a *Cistus* sp.
Sierra Morena (Jaen) 9-V-1975
Palomeque T.
- M-14 *Orobanche crenata* Forskål
Parasitando a *Geranium* sp.
(Jaen) 9-V-1975
Palomeque T.
- M-15 *Orobanche latisquama* (F.W.Schultz.)

Parasitando a *Rosmarinus* sp.
Cerrogordo (Granada) 5-IV-1976
Rufz Rejón M., Fernandez Piqueras J. &
Palomeque T.
- M-16 *Orobanche ramosa* L. subsp. *nana* (Reuter)
Coutinho.
Parasitando probablemente a *Hedypnois*
polymorpha D C.
Carboneras (Almeria) 27-IV-1976
Rufz Rejón M. & Palomeque T.



- M-17 *Orobanche minor* Sm.
Parasitando a *Trifolium* sp.
Carboneras (Almeria) 27-IV-1976
Ruíz Rejón & Palomeque T.
- M-18 *Orobanche cernua* Loefl.
Parasitando probablemente a *Helianthus* sp.
Motril (Granada) 19-IV-1976
Palomeque T.
- M-19 *Orobanche rapum-genistae* Thuill. subsp.
rapum-genistae.
Parasitando a *Anthyllis* sp.
Albacete 12-V-1976
Fernandez Piqueras J. & Palomeque T.
- M-20 *Orobanche latisquama* (F.W.Schultz.)
Parasitando a *Rosmarinus* sp.
Dílar (Granada) 10-V-1976
Palomeque T.
- M-21 *Orobanche latisquama* (F.W.Schultz)
Parasitando a *Thymus* sp.
Hornos (Jaén) 12-V-1976
Fernandez Piqueras J. & Palomeque T.
- M-22 *Orobanche foetida* Poiret
Parasitando a *Scorpiurus vermiculatus* L.
Marbella (Malaga) 23-V-1976
Palomeque T.

- M-23 *Orobanche foetida* Poiret.
Parasitando a *Scorpiurus vermiculatus* L.
S. Diego-Estepona (Málaga) 23-V-1976
Smythies B.E.
- M-24 *Orobanche hederæ* Duby
Parasitando a *Hedera helix* L.
Jabalruz (Jaén) 14-V-1976
Palomeque T.
- M-25 *Orobanche gracilis* Sm.
Parasitando probablemente a *Anthyllis* sp.
Reolid (Albacete) 25-V-1976
Fernandez Piqueras J. & Palomeque T.
- M-26 *Orobanche amethystea* Thuill. subsp.
amethystea.
Parasitando probablemente a *Eryngium* sp.
Reolid (Albacete) 25-V-1976
Fernandez Piqueras J. & Palomeque T.
- M-27 *Orobanche rapum-genistea* Thuill. subsp.
rapum-genistea.
Parasitando a *Sarothamnus* sp.
Elche de la Sierra (Jaén) 25-V-1975
Fernandez Piqueras J. & Palomeque T.
- M-28 *Orobanche hederæ* Duby
Parasitando a *Hedera Helix* L.
La Alfaguara (Granada) 16-VI-1976
Díaz de la Guardia & Palomeque T.

- M-29 *Orobanche ramosa* L. subsp. *ramosa*,
Parasitando a *Solanum tuberosum* L.
Mojaçar (Almería) 27-III-1976
Palomeque T.
- M-30 *Orobanche rapum-genistae* Thuill subsp.
rapum-genistae.
Parasitando a *Sarothamnus* sp.
Seo de Urgel (Lérida) 16-VI-1976
Fernandez-Casas J., Fernandez Piqueras J.,
Pueche J. & Palomeque T.
- M-31 *Orobanche rapum-genistae* Thuill subsp.
benthamii (Timb. Lagr.) P. Fourn.
Parasitando probablemente a *Genista* sp.
Jaca (Huesca) 27-VI-1976
Fernandez-Casas J., Fernandez Piqueras J.,
Pueche J. & Palomeque T.
- M-32 *Orobanche rapum-genistae* Thuill subsp.
benthamii (Timb. Lagr.) P. Fourn.
Parasitando probablemente a *Genista* sp.
Puerto de Bonaigua (Lérida) 29-VI-1976
Fernandez-Casas J., Fernandez Piqueras J.,
Pueche J. & Palomeque T.
- M-33 *Orobanche densiflora* Salzm. ex Reuter.
Parasitando a varias especies de Legu-
minosas
Puerto de Santa Maria (Cádiz) 9-IV-1977
Palomeque T.

- M-34 *Orobanche densiflora* Salzm. ex Reuter
Punta Paloma (Cadíz) 10-IV-1977
Palomeque T.
- M-35 *Orobanche purpurea* Jacq.
Parasitando a *Achillea odorata* L.
Aranjuez (Madrid) 10-V-1977
Palomeque T.
- M-36 *Orobanche cariophyllacea* Sm.
Martos (Jaén) 20-V-1978.
Palomeque T.
- M-37 *Orobanche elatior* Sutton
Parasitando a *Centaurea* sp.
Jaén 20-V-1978
Palomeque T.

La determinación sistemática de estos taxones ha sido realizada en el ROYAL BOTANICAL GARDEN de Kew (Inglaterra) por B.E. Smythies y Hepper F.N.

T E C N I C A S

Para el análisis meiótico, las técnicas empleadas son, en esencia, las descritas por Sañudo A. (1971) modificadas en los casos que posteriormente se citan.

Para el estudio del número y comportamiento de los cromosomas en meiosis, utilizamos siempre botones florales en un estado temprano de desarrollo obtenidos directamente de las plantas en sus poblaciones naturales. En estas condiciones, las yemas se sumergieron en fijador Carnoy (variante de TURNER (1956) compuesto de Acido acético glacial, Alcohol absoluto y Cloroformo (1:3:4) que se mezclan en el momento justo de la fijación. Se ha de tener la precaución de que la cantidad de fijador sea, al menos 12 veces mayor -- que el volumen de yemas fijadas. El material, tratado -- así, se pasa al frigorífico manteniéndose durante 24 -- 48 horas a temperaturas de 0-4°C. Pasado este periodo se procede a la decantación y sustitución del fijador por Alcohol etílico de 70%, en el cual las yemas -- se pueden conservar en buen estado durante 1-2 meses

aproximadamente. No obstante, los mejores resultados se obtienen dentro del primer mes.

Antes de proceder a la coloración, las yemas florales extraídas del Alcohol se someten al siguiente tratamiento:

1.- Inmersión en Acido acético glacial, saturado de Acetato férrico y Alcohol absoluto(1:3) durante 12-24 horas. Este tratamiento permite el endurecimiento de las células que han quedado reblandecidas por el Alcohol de 70% a la vez que asegura la acción mordiente del acetato.

2.- Inmersión rápida en Acido acético del 45%, con el fin de eliminar el exceso de mordiente. Este tiempo de aplicación no debe ser nunca inferior a 1-2 minutos.

3.- Disección de las yemas sobre un portaobjetos en el campo de un microscopio estereoscópico, separando las anteras y eliminando las envolturas florales. Para evitar la desecación que pueda producirse mientras dura esta operación, es conveniente depositar sobre el porta una gota de Acido acético del 45%.

4.- Aplastamiento de las anteras en una gota de carmín acético del 1%, seguido de eliminación de los restos de tejido.

5.- Aplastamiento bajo el cubreobjetos después de calentar suavemente a la llama de un mechero.

6º. - Bordear el cubreobjetos con parafina.

En algunos casos hemos tenido que introducir algunas modificaciones en la técnica descrita debidas a ciertas características de este material en particular.

El citoplasma, especialmente en el caso de algunas especies del Género Orobanche, tiene una gran tendencia a colorearse. Este problema trató de soslayarse actuando sobre diferentes pasos del tratamiento. Así, en algunos casos se redujo el tiempo de acción de las solución mordiente o se disminuyó su concentración; en otras ocasiones, prolongamos la acción del acético del 45%. En general el procedimiento más eficaz para solucionar este problema ha sido realizar el aplastamiento de las anteras en carmín acético al 1% más una gota de acético del 45%, con lo cual la acción decolorante del Acido acético se deja sentir sobre el citoplasma. En los casos en que la coloración del citoplasma era más acentuada completábamos la modificación anterior con la difusión bajo el cubreobjetos de una gota de Acido acético del 45% despues de realizar el 2º aplastamiento (paso 5º de la técnica descrita).

En algunos casos, el Acido acético del fijador se ha sustituido con ventaja por el Acido propiónico.

La coloración cromosómica y por tanto el contraste con el fondo citoplasmático, son mayores al día siguiente de hacer la preparación, siendo conveniente mantener las preparaciones en el frigorífico durante ese día.

Es igualmente conveniente la utilización de "neveras portátiles" para que los botones florales fijados directamente en el campo, lleguen al laboratorio en buen estado.

Según HECKARD & CHUANG (1975), la meiosis puede seguir realizándose aunque se haya separado al parásito de su hospedador. Los tallos florales de Orobanche y Cistanche contienen al parecer suficiente H₂O y materia nutritiva como para realizar y completar este proceso, pudiendo por tanto realizar la fijación 1-2 días después de la recogida del parásito. Sin embargo, nosotros hemos observado que la calidad de la fijación y de las preparaciones así obtenidas disminuye con respecto a las conseguidas fijando directamente en el campo. Por otra parte, con respecto a este punto hay una gran variación según los taxones de que trate.

El estudio de la mitosis ha constituido uno de los principales problemas del presente trabajo.

Las semillas de estas plantas parásitas, tal

como señalábamos en la introducción, sólo pueden germinar en presencia de su hospedador y en ciertas condiciones determinadas.

Por esta razón, no hemos podido utilizar la técnica de estudio de divisiones somáticas en meristemas apicales de raíz, técnica habitual en este tipo de estudios y descrita por TJIO & LEVAN(1950).

La dificultad de obtener buenas placas de metafases somáticas queda, quizá reflejada en el hecho de que, según creemos, no se ha realizado - aún ningún estudio del cariotipo en estos taxones.

HAMBLER(1951) realiza diversos recuentos cromosómicos observando la meiosis en diferentes especies del Género *Orobanche* y en *Cistanche tubulosa* ya citados en la Revisión bibliográfica. Este autor sólo estudia la mitosis de *O. purpurea* Jacq., estudio por otra parte, limitado a un recuento cromosómico. El método utilizado consiste en la fijación de ovarios jóvenes en Alcohol absoluto y Acido acético glacial(3:1) y coloración en carmín acético del material previamente tratado con mordiente; método, como vemos, muy semejante al usado en el estudio de las meiosis.

GREILHUBER J. & WEBER A.(1971) realizan un recuento cromosómico en *O. caesia* RCHB, es

pecie no existente en España, en el tallo de especímenes jóvenes, sin realizar el cariotipo.

Los autores anteriores en 1976 estudian *O. gracilis* Sm. El método utilizado es fijación de yemas jóvenes en Metanol-Acido acético, Etanol Acido acético o fijador Carnoy, aplicandole a continuación la técnica de aplastamiento en carmín acético al 1%. Para el estudio de las mitosis utilizan los ovarios jóvenes y para la observación de las meiosis y recuentos en polen, utilizan las anteras.

WEBER A(1976) usando el método anterior realiza un recuento cromosómico en *O. loricata*, pero igualmente se limita sólo a hacer el recuento.

TALAVERA S.(1978) realiza un recuento cromosómico en mitosis de células de pétalos en la Especie *Cistanche phelypaea*(L.) Cout.

Todos los trabajos anteriores han sido ya citados y comentados más ampliamente en la Revisión bibliográfica .

Nosotros hemos estudiado las divisiones somáticas en ovarios jóvenes y en polen, observando en este último la primera división del núcleo del grano de polen, método que nos pareció muy apropiado debido a los altos números cromosómicos presentados

por algunos taxones.

Para la observación y estudio de las divisiones somáticas en ovarios inmaduros, usamos en principio la técnica descrita por GREILHUBER J. & WEBER (1976) que como podemos observar, es muy semejante a la utilizada para el estudio de las meiosis y que con ligeras variantes, es casi la más usada por los demás autores que han trabajado en este tipo de material. Ahora bien, nosotros desde el principio nos encontramos con dos problemas; en primer lugar el número de células en metafase era muy escaso, en ocasiones casi nulo, y en segundo lugar la observación cromosómica era muy deficiente debido a la gran cantidad de inclusiones de tipo graso encontrados en los citoplasmas, que dificultaban grandemente el aplastamiento y separación cromosómica, aplastamiento por otra parte, difícil de realizar debido a la consistencia del material empleado.

Por las razones anteriormente expuestas modificamos la técnica de estudio de divisiones somáticas en ovarios jóvenes, introduciendo dos pasos diferentes que son: el uso de un agente antimitótico que en concreto es la hidroxiquinolefina, y la realización de una hidrólisis en CLH con el fin de soslayar las dificultades citadas.

Nosotros hemos usado la técnica siguiente:

1. - Tratamiento de los ovarios jóvenes en una solución de 8 hidroxiquinoleina 0,002 M. a tª de 0-5°C. y durante un mínimo de 4 horas. Antes de realizar este tratamiento los ovarios son limpiados cuidadosamente y separados por completo de las demás estructuras florales. Igualmente, es conveniente cortarlos por varias partes con una cuchilla fina para facilitar la penetración de los diferentes reactivos usados.

2. - Lavado en H₂O destilada durante 5 minutos.

3. - Fijación en Acido acético glacial, Alcohol absoluto, Cloroformo(1:3:4) durante un mínimo de 24 horas a Tª de 0-5°C.

4. - Lavado en H₂O destilada durante varios minutos.

5. - Hidrolisis en CLH 1N. a 60°C durante periodos de tiempo de 5-7 minutos según el material y tamaño del ovario.

6. - Coloración en orceina acética al 1% durante un mínimo de 60 minutos.

7. - Separación sobre el porta y en una gota de orceina acética al 1% de pequeñísimos trocitos de ovario -

que pasamos a una nueva gota de orcefina para eliminar restos de material innecesario.

8.- Aplastamiento directo de este material sobre el portaobjetos.

9.- Aplastamiento bajo el cubreobjetos, eliminando el exceso de colorante.

10.- Bordear el cubreobjetos con parafina.

Como podemos ver, esta técnica es en esencia la descrita por TJIO & LEVAN (1950) con algunas modificaciones, por ejemplo, el empleo de bajas temperaturas durante el tiempo de acción de la hidroxiquinolefina, sugerido por SHARMA & SHARMA (1972).

Para el estudio de la primera mitosis del núcleo del grano de polen hemos seguido la técnica descrita por SHARMA & SHARMA (1972) que recoge las modificaciones introducidas en este tipo de técnicas por BHADURI & MAJUNDAR (1955). Los pasos realizados son:

1.- Tratamiento de las anteras de un tamaño apropiado y previamente separadas del resto de las estructuras florales, con colchicina al 0,2% durante una hora

y a t^a de 18-20° C.

- 2.- Lavado en H₂O destilada durante varios minutos.
- 3.- Tratamiento de las anteras con hidroxiquinolefna - 0,002 M durante una hora y a t^a aproximadamente de 10-14° C.
- 4.- Lavado en H₂O destilada.
- 5.- Fijación en Carnoy durante un mínimo de 6 horas.
- 6.- Lavado en H₂O destilada .
- 7.- Hidrolisis en CLH 1N. a 60° C. durante un tiempo que varía según los taxones de que se trate(en general 4-5 minutos).
- 8.- Coloración en fuchsina leucobasica durante 2 horas.
- 9.- Aplastamiento y montaje de la preparación en carmín acético al 1% .

La observación de las preparaciones y obtención de microfotografías se han realizado con un microscopio normal Tiyoda Mod. R.21 Tr., dotado de equipo microfotográfico con Exposímetro Tiyoda y cámara fotográfica Mirax Laborec.

Las preparaciones obtenidas en el estudio de las meiosis y divisiones mitóticas se toman con objetivo de inmersión, 100x y ocular 10, e. d. con aumento de 1000x. En otros casos las fotografías se hicieron

con objetivo seco de 45 x y ocular de 10, e. d. con aumento de 450.

ANALISIS DEL TAMAÑO Y DE LA FERTILIDAD DEL POLEN. -

Para estudiar la fertilidad y el tamaño de los granos de polen en las distintas especies, se ha seguido el siguiente tratamiento:

1º. - Se han sumergido las yemas florales de las distintas especies, recogidas en sus poblaciones naturales, en un fijador compuesto de glicerol, y solución de carmín acético al 1% según la mezcla de MUNNTZING (SHARMA & SHARMA 1972). Las yemas fijadas eran más grandes que las utilizadas para el estudio de las meiosis, pero, en ningún caso estaban aún abiertas. Así mismo se ha procurado fijar siempre yemas de dos ó tres pies diferentes.

2º. - Se hace la disección de las yemas en el campo de un microscopio estereoscópico sobre un porta, separando las anteras y eliminando las envolturas florales, sobre una gota del fijador.

3º.- Ligeramente aplastamiento de las anteras en una gota de mezcla, seguido de la eliminación de los restos de tejidos.

4º.- Se coloca el cubreobjetos y, sin aplastar, se estudia la preparación al microscopio.

La fertilidad se ha estimado determinando el porcentaje de granos de polen coloreados y morfológicamente normales en dos muestras de 500 granos. Los granos de polen no coloreados o vacíos de contenido citoplasmático se consideran infértiles.

Para la determinación del tamaño de los granos de polen, se midieron los diámetros máximos de 50 de ellos, tomados al azar, calculando después su valor medio.

TABLA N° 1

LOCALIDADES, HOSPEDADORES Y NUMEROS CROMOSOMICOS DE LOS GENEROS CISTANCHE HOFFMANNS & LINK. Y OROBANCHE L. ((M=meiosis (P)= polen).

<u>Taxones</u>	<u>Nº de muestra</u>	<u>Localidad</u>	<u>Hospedador</u>	<u>n (M)</u>	<u>n (P)</u>	<u>2 n</u>
<u>Género Cistanche</u>						
Hoffmanns & Link.						
C. phelypaea (L.) P. Cout ssp. lutea (Desf.) Fdez. Casas & Lainz.	M-1	Rioja (Almeria)	-	20	20	-
	M-3	Huelva	-	20	20	-
C. violacea (Desf.) Beck- Mannagetta.	M-2	Almeria	Probablemente Salsola sp.	20	20	-
<u>Género Orobanche L.</u>						
Sect. Trionychon Wallr.						
O. ramosa L. ssp. mutelii (F. W. Schultz.) Cout.	M-7	Motril (Granada)	Hedypnois polymorpha	12	12	-
O. ramosa L. ssp. nana (Reuter) Cout.	M-16	Carboneras (Almeria)	Probablemente Hedyp- nois polymorpha	12	12	-
O. ramosa L. ssp. ramosa.	M-29	Mojacar (Almería)	Probablemente Solanum tuberosum	12	12	-
O. purpurea Jacq.	M-35	Martos (Jaén)	Centaurea sp.	12	12	-

TABLA Nº 1 (continuación)

<u>Taxones</u>	<u>Nº de muestra</u>	<u>Localidad</u>	<u>Hospedador</u>	<u>n (M)</u>	<u>n (P)</u>	<u>2 n</u>
Sect. Orobanche (Osproleon Wallr.)						
O. crenata Forskål	M-5	Agron (Granada)	Vicia sativa	19, 19+1, 19+2	-	-
	M-4	Quental(Granada)	Medicago sp.	19	-	-
	M-12	Viznar(Granada)	Vicia faba	19, 19+2	-	-
	M-14	Jaén	Geranium sp.	19	-	-
O. cernua Loefl.	M-6	Larra (Jaén)	Artemisa sp.	19	19	38
	M-11	Torres (Jaén)	Artemisia sp.	19	-	38
	M-18	Motril (Granada)	Probablemente Helianthus sp.	19	-	38
O. gracilis Sm.	M-8	Trevenque (Granada)	Erinacea anthy- llis	38, 38+1, 38+2, 40+1	38	-
				-	-	-
				-	50-60	-
O. loricata Reichenb.	M-25	Reolid(Albacete)	Probablemente Anthyllis sp.	38	38	-
	M-9	Puerto de la Mora (Granada)	Santolina sp.	19	-	-

TABLA Nº 1 (continuación)

<u>Taxones</u>	<u>Nº de muestra</u>	<u>Localidad</u>	<u>Hospedador</u>	<u>n (M)</u>	<u>n (P)</u>	<u>2 n</u>
O. rapum-genistae Thuill. ssp. rapum genistae.	M-10	Puerto de la Mora (Granada)	-	19	19	38
				-	100-120	-
	M-19	Albacete	Anthyllis sp.	19	-	38
	M-27	Elche de la Sierra (Jaén)	Sarothamnus sp.	19	-	38
	M-30	Seo de Urgel (Lérida)	Sarothamnus sp.	19	19	38
O. latisquama (F.W.Schultz.)	M-13	Sierra Morena(Jaén)	Cistus sp.	38	38	76
	M-15	Cerrogordo(Granada)	Rosmarinus sp.	38	38	-
				38	38	76
	M-20	Dílar (Granada)	Rosmarinus sp.	41, 39+3, 39+4	-	76-79
				-	19	-
				-	-	114
	M-21	Hornos (Jaén)	Thymus sp.	38	-	-
O. minor Sm.	M-17	Carboneras(Almería)	Trifolium sp.	19	19	-
O. foetida Poir.	M-22	Marbella(Málaga)	Scorpiurus vermiculatus	38	-	-
	M-23	Estepona(Málaga)	Scorpiurus vermiculatus	38	-	-

TABLA Nº 1 (continuación)

<u>Taxones</u>	<u>Nº de muestra</u>	<u>Localidad</u>	<u>Hospedador</u>	<u>n (N)</u>	<u>n (P)</u>	<u>2 n</u>
O. hederæ Duby.	M-24	Jabalruz (Jaén)	Hedera helix.	19	-	-
	M-28	La Alfaguara(Granada)	Hedera helix.	19	-	-
O. amethystea Thuill. ssp. amethystea.	M-26	Reolid (Albacete)	Probablemente Eryngium sp.	19	-	-
O. rapum-genistæ Thuill. ssp. bentamii(Timb. Lagr.)	M-31	Jaca (Huesca)	Probablemente Genista sp.	19	19	-
	M-32	Puerto de Bonaigua (Lérida).	Probablemente Genista sp.	19	-	-
O. densiflora Salzm. ex Reuter.	M-33	Puerto de Santa Maria (Cádiz)	Diversas legu- minosas.	38	-	-
	M-34	Punta Paloma (Cádiz)	Diversas legu- minosas.	38	-	-
O. caryophyllacea Sm.	M-36	Jaén	--	19	-	-
O. elatior Sutton.	M-37	Martos(Jaén)	Centaurea sp.	19	-	-

OBSERVACIONES EN MEIOSIS

Este análisis puede proporcionarnos datos - muy importantes que nos permiten hacer valoraciones sobre el equilibrio genotípico de las especies y sobre el grado de homocigosis o heterocigosis estructural de sus guarniciones cromosómicas.

Ciertas anomalías en el comportamiento meiótico, por ejemplo la formación de puentes cromosómicos anafásicos, diversos tipos de configuraciones cromosómicas etc. que pueden observarse directamente al microscopio nos descubren la existencia de diversos cambios estructurales como inversiones, translocaciones etc., que pueden ser responsables del desarrollo de mecanismos de aislamiento reproductor y desempeñar por tanto, un papel importante en la evolución de las especies.

La observación de diferentes tipos de configuraciones cromosómicas en Diáfnesis y Metafase I permite descubrir fenómenos de aneuploidía o poliploidía, tan importantes como veremos en los géneros estudiados en este trabajo, aparte de la estimación de los números cromosómicos.

Los datos así obtenidos, en unión de los derivados del análisis de los cariotipos, son contribuciones

muy útiles a la hora de interpretar los fundamentos citológicos de la evolución y la variación.

Los diferentes tipos de bivalentes quedan expuestos en el Cuadro nº 1. Nos referiremos a ellos con el número y letra que les corresponda en la representación idiogramática.

Esta interpretación de la morfología de los bivalentes en organismos diploides está basada en los estudios de DARLINGTON(1965) e incluye en su parte inferior las estructuraciones de las cromátidas para formar los quiasmas, a estas últimas interpretaciones nos referiremos con un número. Cada bivalente se designa, pues, con su número y letra correspondiente.

Los diferentes estudios realizados por otros autores ya se han comentado por nosotros en la Revisión Bibliográfica. Como podemos ver todos los trabajos realizados se refieren a material recolectado fuera de España, salvo los correspondientes a FERNANDEZ-CASAS J. & RUIZ REJON M. (1974) sobre C. Phelypaea(L.) P. Cout. ssp. lutea(Desf.) Fdez. Casas & Lainz y C. violacea(Desf.) Beck. Mannagetta y el realizado por TALAVERA S. (1975) sobre este último taxon, siendo este uno de los motivos para la realización del presente trabajo.

CUADRO N° 1

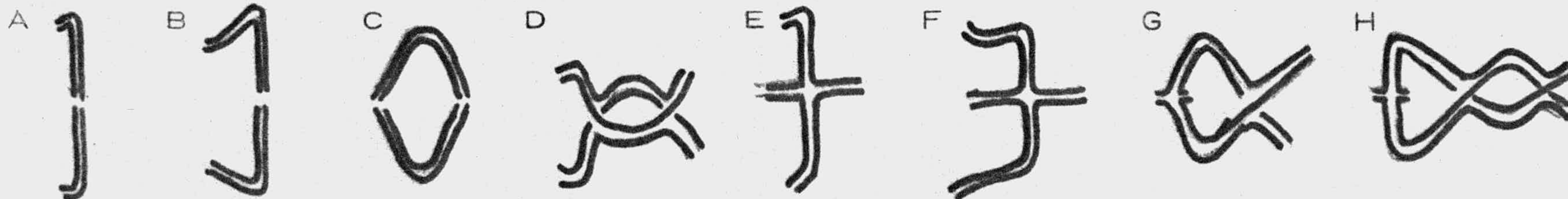
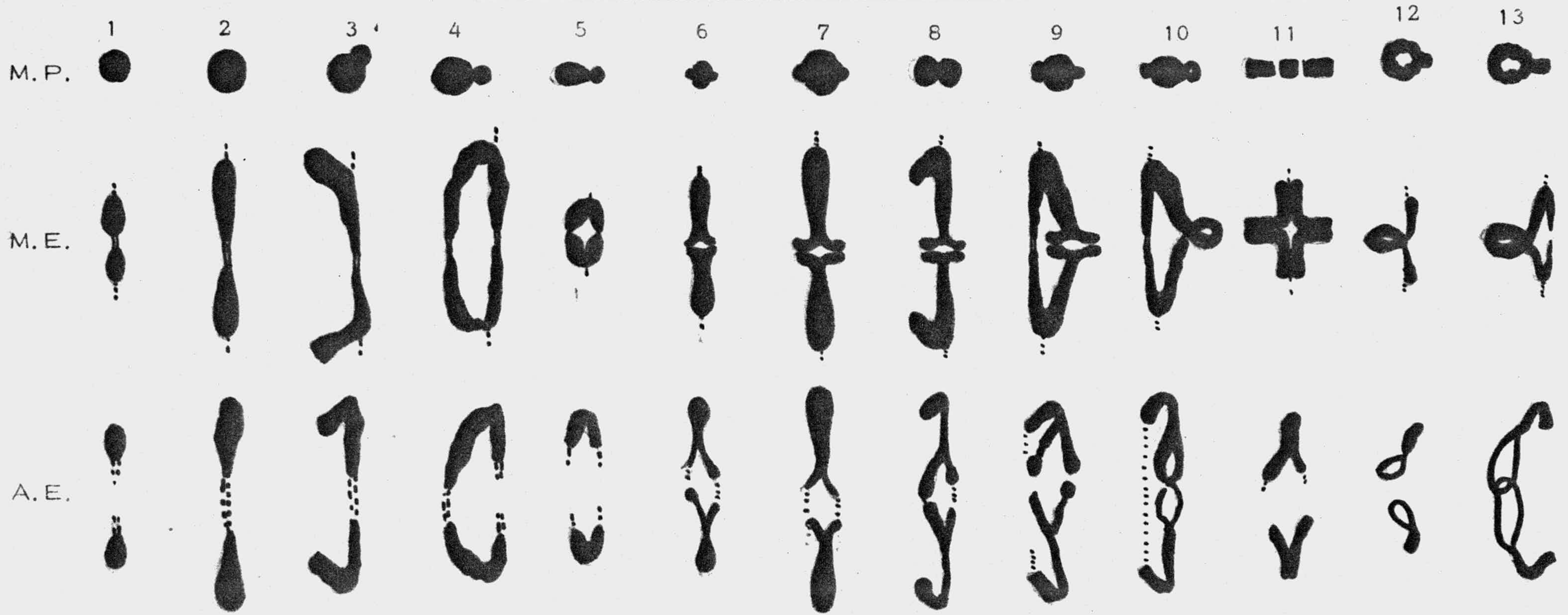


Diagrama que muestra los diferentes tipos de bivalentes encontrados para los géneros *Orobanche* L. y *Cistanche* Hoffmanns & Link en la primera metafase y anfase meióticas, basandonos en los esquemas generales de DARLINGTON (1965). M.P.: vista polar de la placa metafásica. M.E. vista ecuatorial. AE. vista ecuatorial de la anafase.

En la parte inferior, letras de la A a la H, diagramas explicativos de la estructura de las cromátidas de los bivalentes.

Género Cistanche Hoffmanns. & Link.
=====

Cistanche Phelypaea (L.) P. Cout. Subsp. lutea (Desf.)
Fdez. Casas. & Lainz. (M-1) y (M-3), n=20.

Los análisis meióticos confirman para esta especie un número n=20. (Lam. I Fig. 2) (tabla nº1).

El núcleo de los esporocitos contiene un sólo nucléolo que lleva asociado un bivalente (Lam. I Fig. 1).

En metafase I (Lam I. Fig. 2) los bivalentes están unidos por 1-2 y en, ocasiones, tres quiasmas, pudiendo encuadrarse en los tipos 2A, 3B, 4C, 8F, 13H, (Cuadro nº 1). En varias placas metafásicas de ambas poblaciones observamos 19II+2I o bien 18II + 4I, los univalentes se producen como consecuenu

cia de la segregación precoz de uno o dos bivalentes (Tabla nº2) (Tabla nº3). Observamos también una placa metafásica con $17II + 8I$, que creemos debida, dada su baja frecuencia, a un fallo ocasional y esporádico - en el reparto mitótico (Lam. 1 Fig. 3). Esta placa metafásica corresponde a la población M-3.

En varias Diaquínesis y Metafases I de la población M-1 observamos configuraciones del tipo - de $n=18II + 1IV$. En ocasiones este cuadrivalente está sustituido por un trivalente más un univalente. Cuando está presente el cuadrivalente presenta forma de 8, típica de un heterocigoto por translocación (Lam. 1 - Fig. 1). La frecuencia de configuraciones multivalentes de este tipo es de un 4%. Igualmente en principios de Anafase I se observa en ocasiones una segregación - típica de un heterocigoto por translocación (Lam. 2 - Fig. 1).

En las restantes fases meióticas observamos como anomalías la presencia de retardadarios en Anafase, cuyo número oscila de 2-4 con una frecuencia superior en la población M-1 que en la M-3 (Tabla nº3).

El análisis de los cariotipos junto con la reducción observada en la fertilidad del polen en la población M-1 (Tabla nº4), unida a estos datos meióticos nos hace pensar en la existencia de una heterocigosis por translocación.

Cistanche violacea (Desf.) Beck-Mannagetta (M-2)
n=20.

Las observaciones en diaquinesis y metafase I confirman la existencia de 20 bivalentes para esta especie. (Lam. II Fig. 2,3). (Tabla nº 1).

Presenta un único nucléolo que lleva asociado un bivalente.

En metafase I los bivalentes presentan configuraciones en su mayor parte en baston ó en anillo (Lam. II Fig. 2,3), debido a la presencia de 1-2 quiasmas. En algunas placas observamos algún bivalente unido por 3 quiasmas. Las configuraciones estudiadas pueden encuadrarse en los tipos 3B, 4C, - 8F, 13H. (Cuadro nº 1). En ocasiones aparecen 2 I debido a la segregación precoz de un bivalente (Tabla nº 2) (Tabla nº 3).

El comportamiento meiótico es regular en las restantes fases.

Género Orobanche L

=====

Orobanche crenata Forskål (M-5) n=19

Numerosas observaciones en metafase I y diaquinesis indican la existencia de 19 II (Tabla nº 1).

El núcleo de los esporocitos presenta un solo nucleólo que lleva asociados 2-3 bivalentes. (Lam. III Fig. 1). En varias ocasiones observamos $19\text{II} + 2\text{I}$ ó bien $19\text{II} + 1\text{I}$. (Lam. III Fig. 1). (Tabla nº 2).

En metafase I los bivalentes están unidos por 1-2 quiasmas, adoptando configuraciones en bastón o en anillo, pueden encuadrarse en los tipos 2A, 4C, 5C. (Cuadro nº 1). Aparecen asociaciones secundarias entre bivalentes. Uno de los bivalentes presenta segregación precoz, hecho que se traduce en la aparición de 2 univalentes (tablas nº 2 y 3).

En las restantes fases meióticas se observan como anomalías la presencia de retardatarios en Anafase I y Anafase II (tabla nº 3).

Orobanche crenata Forskål (M-4 y M-14) n= 19.

El estudio de metafase I y diaquinesis pone de manifiesto la existencia de 19 bivalentes (Lam. III Fig. 2) (Tabla nº 1).

El comportamiento meiótico es semejante al observado en la muestra anterior, aunque en el

estudio de estas nuevas muestras, las diaquinesis y metafases I observadas presentaban sólo 19II (Lam. III Fig. 2).

Orobanche crenata Forskål (M-12) n=19.

El núcleo de los esporocitos presenta un sólo nucléolo que lleva asociados 2-3 bivalentes.

En diaquinesis y metafase I observamos 19 bivalentes, si bien en varias de las placas estudiadas estaban presentes 19II + 2I (Lam. III Fig. 3 y Lam. IV Fig. 1). Se observan asociaciones secundarias entre bivalentes (Lam. III Fig. 3).

En anafase I hemos registrado la presencia de cromosomas retardatarios en número de 1-2, que en ocasiones se traducen en una segregación irregular, hecho que ocurre también en Anafase II. Se observan micronúcleos. (Tabla nº 3).

Orobanche cernua Loefl. (M-18) n=19

Se han estudiado numerosas Metafases I y diaquinesis que ponen de manifiesto la existencia de 19 bivalentes (Lam. IV Fig. 2 y 3) (Tabla nº 1).

En diaquinesis observamos un sólo nucléolo que lleva asociado 1-2 bivalentes (Lam. IV. Fig. 2),

aunque en ocasiones el número de bivalentes unidos al nucleolo es de 3. Son patentes las asociaciones secundarias entre bivalentes (Lam. IV. Fig. 2 y 3).

En metafase I, los bivalentes están unidos por 1-2 quiasmas (Lam. IV Fig. 3), presentando configuraciones en bastoncito o en anillo que permiten encuadrarlos en los tipos 1A, 2A, 3B, 5C (Cuadro nº 1). En varias placas metafásicas observamos 1811 + 21; uno de los bivalentes tiene segregación precoz, dando con gran frecuencia 2 univalentes. Son bastante frecuentes las asociaciones secundarias entre los bivalentes (Lam. IV Fig. 3). En tres placas metafásicas observamos solamente 17 bivalentes en las que un mínimo de tres parejas de bivalentes estaban claramente asociados secundariamente (Lam. IV Fig. 1).

En anafase I observamos cromosomas retardarios en número de 2-4 (Lam. V Fig. 2)(Tabla nº 3).

En las restantes fases, la única anomalía observada fué una célula en el estado de tetradas con un cromosoma fuera de los núcleos en formación.

Orobanche cernua Loefl. (M-6) n=19.

Los análisis meióticos ponen de manifiesto la presencia de 19 bivalentes. (Lam. V Fig. 3, Lam. VI. Fig. 1) (Tabla nº 1).

En esta muestra el número de bivalentes unido al único nucleolo es de 1-2 (Lam. V. Fig. 3).

En metafase I los bivalentes presentan - las mismas configuraciones que en la muestra pre_{cedente}, existiendo igualmente frecuentes asociaciones secundarias entre bivalentes (Lam. VI, Fig. 1). (Tabla nº 2).

Orobanche cernua Loefl. (M-11) n=19

Observamos igualmente 19 bivalentes que presentan en general configuraciones en bastón o en anillo.

Su comportamiento meiótico es similar al presentado por la muestra (M-16), observándose - gran número de asociaciones secundarias, univalentes, debidos a la separación precoz de algunos bivalentes, (Lam. VI. Fig. 2), y cromosomas retardatarios en anafase I (Tabla nº 2) (Tabla nº 3).

Orobanche ramosa L. ssp. nana (Reuter) Cout. - (M-16) n=12.

Se estudia por primera vez Orobanche ramosa L. ssp. nana como tal subespecie; los tra

bajos anteriores (GARDE 1951, / HAMBLER 1958 a) son referidos a Orobanche ramosa L., sin especificar subespecie.

Los análisis de numerosas metafases I y diaquinesis ponen de manifiesto la existencia de 12 bivalentes (Lam. VI. Fig. 3). (tabla nº 1).

El núcleo de los esporocitos contiene un sólo nucléolo y este lleva asociado un bivalente que puede identificarse como uno de los más grandes, presentando 3 quiasmas.

En metafase I (Lam. VI Fig. 3) los bivalentes están asociados por 1-2 ó 3 quiasmas perteneciendo a los tipos 2A, 3B, 4C, 7E, 10H. (Cuadro nº 1). El número de bivalentes que presentan 3 quiasmas es, generalmente, mayor en diaquinesis que en metafase I, lo cual nos indica que en esta última fase ya se han terminalizado gran parte de los quiasmas formados. En algunas placas metafásicas encontramos 1111 + 21; los univalentes se producen como consecuencia de la segregación precoz de un bivalente (Tabla nº 2).

La única anomalía registrada ha sido la presencia de 1-2 retardatarios en anafase I (tabla nº 2).

Observamos 3 células que por un proceso anterior de endomitosis presentaban $n=24$, en dos de -

ellas, formando dos grupos de 12 cromosomas cada uno (Lam. VII Fig. 3).

Orobanche ramosa L. ssp. mutelii (F.W.Schultz.)
Cout. (M-7) n=12.

Es la primera vez que se analiza Orobanche ramosa L. ssp. mutelii.

En metafase I y diaquinesis comprobamos para esta subespecie un número n=12 (Lam. VII Fig. 2) (Tabla nº 1).

En diaquinesis observamos un único nucleólo que generalmente lleva asociado un bivalente (Lam. VII Fig. 2) aunque en algunas placas el nucleólo estaba asociado a dos bivalentes.

El estudio de metafase I y demás fases meióticas revela un comportamiento y configuraciones - adoptadas por los bivalentes muy semejante al presentado por la subespecie anterior. (Tabla nº1) (Tabla nº2) (Tabla nº3).

Orobanche ramosa L. ssp. ramosa (M-29) n=12.

Se estudia por primera vez Orobanche ramosa L. ssp. ramosa como tal subespecie.

Presenta 12 bivalentes en metafase I y diaquinesis (Lam. VII Fig. 1) (Tabla nº1). Su comportamiento meiótico es regular y muy semejante al presentado por las subespecies anteriores (tabla nº3).

Orobanche gracilis Sm. (M-8) n= 38.

Se han estudiado 15 pies de planta pertenecientes a esta población, de las cuales 10 presentaban n=38, 3 números aneuploides cercanos a 38 ó 39, mientras que las dos restantes pertenecen a un nivel superior de ploidía, presentando un comportamiento meiótico diferente que expondremos por separado.

En las muestras con un número haploide n=38 observamos un nucleólo que se tiñe muy débilmente y que lleva asociados 2-4 bivalentes.

En el estudio de las diaquinesis se han observado 2 células con 4I + 36II, en otras 4 placas estaban presentes 37II + 2I. Su estudio ha estado muy dificultado por la escasa tinción presentada por los cromosomas en esta fase (Tabla nº2) (Tabla nº 3).

En metafase I los cromosomas están unidos por 1-2 y, en algunos casos, tres quiasmas, perteneciendo a los tipos 1A, 2A, 4C, 5C, 10H. (Cuadro

nº 1). Son frecuentes las asociaciones secundarias entre bivalentes.

Los tres pies de planta antes citados, presentan un comportamiento similar al analizado en la mayor parte de sus células esporofíticas. Sin embargo junto a esporocitos con $n=38$ (Lam. VIII, Fig. 1) observamos células meióticas con números cromosómicos diferentes, que presentan configuraciones de los tipos $n=38II + 1I$, $n=39 II + 1I$, $n=40 II$, etc., oscilando su número gamético entre $38-40 \pm 1$. En anafase I están presentes cromosomas retardatarios en número de 2-4, que en ocasiones se traducen en una distribución irregular (Tabla nº 2 y 3).

En los dos restantes pies de planta el comportamiento fué diferente. No pudimos determinar con exactitud el número cromosómico, debido a su pequeño tamaño, complicadas configuraciones multivalentes, y numerosos univalentes, que hacen muy difícil su recuento numérico exacto. Sin embargo, estimamos que presentan un número $n=50-60$ aproximadamente (Lam. VIII Fig. 2). (Tabla nº 2) (Tabla nº 3).

En anafase I y anafase II los cromosomas retardatarios son muy frecuentes (Lam. VIII Fig. 3), - existiendo igualmente pequeñas extrusiones de cromatina fuera de las placas anafásicas-telofásicas.

Orobanche gracilis Sm. (M-25) n=38.

Se han estudiado 5 pies de planta.

El análisis de las meiosis muestran la existencia de 38 bivalentes.

El comportamiento meiótico es semejante al observado en los individuos euploides de la muestra anterior.

Orobanche loricata Reichenb. (M-9) n=19.

Los análisis de numerosas metafases I y - diaquinesis ponen de manifiesto la presencia de 19 bivalentes (Lam. IX Fig. 1, 2, 3, 4) (Tabla nº 1).

Los núcleos de los esporocitos presentan un sólo nucléolo que lleva asociado un bivalente.

En metafase I (Lam. IX Fig. 1, 2, 3, 4), los cromosomas están unidos por 1-2 y, en algún caso, 3 quiasmas, siendo las configuraciones más frecuentes en bastoncito ó en anillo. Estas configuraciones pueden encuadrarse en los tipos 2A, 4C, 7E, 5C, - 10H, 9G (Cuadro nº 1). Están presentes asociaciones secundarias entre bivalentes.

No registramos ninguna anomalía en las restantes fases meióticas (Tabla nº 3) (Tabla nº 2).

Orobanche rapum-genistae Thuill. ssp rapum genistae
(M-10) n=19.

De esta población se han estudiado 15 pies de planta diferentes, tres de ellos pertenecientes - a un nivel poliploide superior, y cuyo comportamiento y resultados expondremos por separado.

La observación y estudio de numerosas metafases I y diaquinesis pone de manifiesto la existencia de n=19 para este taxon (Tabla nº1).

En diaquinesis está presente un sólo núcleo lo que lleva asociado 1-2 bivalentes (Lam. X Fig. 1). Se observan configuraciones multivalentes del tipo de cuadrivalentes y trivalentes, en número variable. Así hemos analizado esporocitos con n=12 II + 2IV + 1III + 3I (Lam. X Fig. 1, 2 y 3) y con n=17 II + 1III + 1I (Lam XI Fig 1). La frecuencia de configuraciones multivalentes es de un 10%. Son frecuentes las asociaciones secundarias entre bivalentes.

En anafase I se observan cromosomas retardatarios (Lam. XI Fig. 2). (Tabla nº2) (Tabla nº3).

Las tres muestras antes mencionadas pertenecen a un nivel poliploide muy superior.

En los estudios meióticos no hemos podido confirmar el número exacto de bivalentes debido a

su pequeño tamaño, presencia de univalentes y complicadas figuras multivalentes, pero creemos que se aproxima a 114, dato que está apoyado por los resultados obtenidos en el estudio de las mitosis.

El análisis de las configuraciones presentadas por los numerosos bivalentes, ha estado muy dificultado por las razones anteriormente expuestas. Sin embargo, hemos podido constatar la presencia de numerosos trivalentes, univalentes, hexavalentes (Lam. XI Fig. 3 y Lam. XII Fig. 1 y 2) (Tabla nº1) (Tabla nº2) (Tabla nº3).

En anafase I el número de cromosomas retardatarios es muy elevado, siendo incluso superior a 20 en algunas placas anafásicas (Lam. XII Fig. 3).

En anafase II son, igualmente, frecuentes los cromosomas retardatarios que implican una desigual distribución y dan lugar a numerosas extrusiones de cromatina en la fase de tétradas.

Orobanche rapum-genistae Thuill ssp. rapum-genistae (M-19, M-27, M-30) n=19.

Todos los pies de planta estudiados pertenecientes a estas muestras presentan 19 bivalentes

en metafase I y diaquinesis, donde se observan numerosas asociaciones secundarias y, en ocasiones, configuraciones multivalentes. (Lam. XIII Fig. 2).

El comportamiento meiótico en estas muestras es similar al descrito para los individuos con número cromosómico $n=19$ de la muestra precedente. (Tabla nº 2 y nº 3). Hay que destacar sin embargo que en la muestra M-19 uno de los bivalentes muestra, aunque con baja frecuencia, segregación precoz originando 2 univalentes, e igualmente que en la muestra M-30 se han observado segregaciones cromosómicas irregulares en Anafase I, aunque también con baja frecuencia. (Tabla nº 2 y 3).

Orobanche rapum-genistae Thuill ssp. bentamil --
(Timb. Lagr.) (M-31 y M-32) $n=19$.

Esta subespecie presenta igualmente 19 bivalentes en diaquinesis y metafase I (Lam. XIII Fig. 1, 3) (Tabla nº 1).

Los núcleos de los esporocitos presentan un sólo nucléolo que lleva asociado 1-2 bivalentes (Lam. XIII Fig. 1, 2).

Los estudios en estas muestras han sido -

bastante amplios. Sin embargo, no hemos hallado ningún individuo perteneciente a un nivel poliploide superior en esta subespecie.

El comportamiento meiótico es bastante similar al presentado por la subespecie anterior. La frecuencia de configuraciones multivalentes, y demás anomalías meióticas es, sin embargo, menor que en la subespecie citada (tabla nº 2 y 3).

Orobanche latisquama (F. W. Schultz.) (M-15) n=38

Esta especie se ha estudiado por primera vez en este trabajo. Los análisis de numerosas diacuñesis y metafase I revelan la existencia de 38 bivalentes (Lam. XIV Fig. 2) (Tabla nº 1).

El núcleo de los esporocitos presenta un sólo nucléolo que lleva asociado 3-4 bivalentes - (Lam. XIV Fig. 3). En 7 placas de las 33 estudiadas encontramos 2 ó 3 cuadrivalentes (Lam. XIV, Fig. 3) (Tabla nº 2 y 3), siendo su frecuencia de un 21%.

En metafase I (Lam. XIV Fig. 2) los bivalentes están asociados por 1-2 quiasmas, presentando configuraciones en bastoncito o en anillo, pudiendo

do encuadrarlos en los tipos 1A, 2A, 4C, 5C, 6E, - 7E (Cuadro nº 1). Son muy frecuentes las asociaciones secundarias entre bivalentes.

Se han estudiado 25 anafases I, de ellas 6 presentaban 1-2 cromosomas retardatarios. En anafase II se observan también cromosomas retardatarios (Tabla nº 2 y 3).

Orobanche latisquama (F. W. Schultz) (M-13 y M-21).

Los análisis de numerosas metafases I y - diaquinesis (Lam. XV Fig. 1) confirman para esta especie la existencia de 38 bivalentes (Tabla nº 1).

El comportamiento meiótico es similar al presentado por la muestra anterior, presentando una frecuencia de configuraciones multivalentes de 19% y 11,42% respectivamente. (Tabla nº 3).

Orobanche latisquama (F. W. Schultz.) (M-20)

En los análisis de metafase I y diaquinesis observamos la existencia de 38 bivalentes. (Tabla nº 1).

Son frecuentes las células endopoliploides en el tejido esporogénico. (Lam. XV Fig. 2).

El comportamiento meiótico es semejante al observado en las muestras anteriores. La frecuencia de configuraciones multivalentes es de -- 17,24% .

El 30% de los individuos de esta muestra presentan números gaméticos que oscilan entre $n=38$ y $n=41$. Observamos configuraciones de los tipos - $33II+2IV+3I$ (Lam. XVI Fig. 1 y 2), $39II+3I$ (Lam. XVII Fig. 1) o bien, $37II+1III+4I$ (Lam. XVI Fig. 3 y 4), junto a numerosos esporocitos con $n=38$ que, a su vez, presentan asociaciones secundarias entre bivalentes y, en ocasiones, configuraciones multivalentes (Tabla nº 2 y 3).

En 4 anafases de las 22 estudiadas se hallan presentes de 2-4 cromosomas retardatarios, - que, en ocasiones, se traducen en una distribución cromosómica irregular; así hemos observado 2 anafases I con 37 cromosomas en un polo y 39 cromosomas en el otro polo. (Lam. XV Fig. 3).

Se observan pequeñas extrusiones de cromatina en la fase de tétradas.

Analizamos un pie de planta cuyo número gamético no pudimos determinar con exactitud, aunque hemos podido constatar que es claramente infe-

rior a 38.

En el análisis de la primera mitosis del núcleo del grano de polen de este pie de planta, comprobamos la existencia de un número $n=19$, o muy próximo a este. (Lam. XXXIV Fig. 1).

Analizamos, igualmente un pie de planta que creemos que pertenece al nivel hexaploide, y, aunque su recuento cromosómico no ha podido ser realizado con exactitud, observamos claramente asociaciones secundarias, multivalentes y univalentes (Tabla nº3).

La existencia de un nivel hexaploide o cercano a este la comprobamos en los análisis mitóticos de este pie de planta. (Lam. XXXIV Fig. 2).

Orobanche foetida Poiret. (M-22 y M-23) $n=38$

El análisis de esta especie se realiza por primera vez en este trabajo. Se han estudiado numerosas diaquinesis y metafases I que muestran que el número gamético para este taxon es de $n=38$ (Tabla nº 1).

Los núcleos de los esporocitos presentan un sólo nucléolo que se tiñe muy debilmente, y que

lleva asociados 2-4 bivalentes. (Lam XVIII Fig. 3).

El estudio de esta especie ha estado muy dificultado por la acusada tendencia que presen-
tan sus cromosomas a la aglutinación, y por la di-
ficultad de conseguir una tinción adecuada.

En metafase I los cromosomas están unidos por 1-2 y, en algunos casos, 3 quiasmas, pudiendo encuadrarlos en los tipos 1A, 5C, 13 H. (Cuadro Nº 1). Son frecuentes las asociaciones secundarias entre bivalentes. En diversas metafases I detectamos la presencia de 3-4 tetravalentes (Lam. XVIII Fig. 2), con una frecuencia de 17,24% y 18,42% - respectivamente. Se observa en ocasiones la segregación precoz de uno de los bivalentes e igualmente cromosomas retardatarios en ambas anafases, que en ocasiones dan lugar a distribuciones irregulares (tabla nº 2 y 3).

Orobanche minor Sm (M-17) n=19.

Se han estudiado 18 metafases I, comprobando en todas ellas la existencia de n=19 (Lam. - XVIII Fig. 1) (Tabla nº 1).

En diaquinesis observamos 1-2 bivalentes asociados al nucléolo. Se han analizado 21 diaquinesis, de ellas 12 presentan un sólo nucleolo con un bivalente asociado; 6 muestran 2 nucléolos con

1-2 bivalentes asociados, y, por último, otras tres diaquinesis presentaban 3 nucléolos con un bivalente asociado. En general, cuando existe solamente un nucléolo, su tamaño es claramente mayor que el presentado cuando los nucléolos están en mayor número.

En metafase I (Lam. XVIII Fig. 1) los bivalentes están unidos por 1-2 y, con menor frecuencia, por tres quiasmas, pudiendo encuadrarlos en los tipos 2A, 3B, 4C, 10H (Cuadro nº 1). En algunas de las placas metafásicas analizadas observamos de 2 univalentes, debido a la segregación precoz de uno de los bivalentes. Se observan igualmente asociaciones secundarias entre bivalentes (tabla nº 2 y 3).

El comportamiento cromosómico en anafase I (Lam. XVII Fig. 3) y demás fases meióticas es bastante regular, salvo algunos cromosomas retardatarios en ambas anafases, aunque con baja frecuencia, (Tabla nº 3).

Orobanche hederæ Duby (M-24 y M-28) n=19

El análisis de metafase I y diaquinesis pone de manifiesto la existencia de 19 bivalentes (Lam. XIX Fig. 1, 2 y 3). (Tabla nº 1).

Determinar el número de bivalentes unidos al nucléolo ha sido muy problemático para esta especie, debido a su escasa tinción. No obstante, creemos que son 1-2 bivalentes los que se asocian con el nucléolo (Lam. XIX Fig. 1).

En metafase I, los bivalentes están unidos por 1-2 quiasmas, presentando configuraciones en bastón o en anillo que pueden encuadrarse en los tipos 1A, 2A, 4C (cuadro nº 1).

El comportamiento meiótico fué regular para las restantes fases de este proceso (Tabla nº 3).

Orobanche amethystea Thuill ssp. amethystea (M-26)
n=19.

Las observaciones en metafase I y diaquinesis ponen de manifiesto la existencia de 19II (Lam. XX Fig. 1 y 2) (Tabla nº 1).

El núcleo de los esporocitos presenta un sólo nucléolo que lleva asociados 1-2 bivalentes (Lam XX Fig. nº 1).

En metafase I (Lam. XX Fig. 2) los bivalentes están unidos por 1-2 quiasmas, presentando configuraciones en bastón o en anillo que pueden encua

drarse en los tipos 1A, 2A, 5C (Cuadro nº 1). Se observan asociaciones secundarias entre bivalentes. En varias de las placas observadas están presentes 2-4 univalentes debidos a la segregación precoz de 1-2 bivalentes (tabla nº 3).

En las restantes fases de la meiosis se registra un comportamiento bastante regular, registrando, como únicas anomalías, algunos cromosomas retardatarios en ambas anafases, aunque con baja frecuencia. (Tabla nº 3).

Orobanche densiflora Salzm. ex Reuter (M-33 y M-34) n=38.

Se han observado diversas diaquinesis y metafases I que ponen de manifiesto la existencia de 38 bivalentes (Lam. XXI Fig. 1) (Tabla nº 1).

El núcleo de los esporocitos presenta un sólo nucleolo que lleva 2-4 bivalentes asociados.

En metafase I, los bivalentes presentan en su mayoría configuraciones en bastoncito, con un sólo quiasma, pudiendo encuadrarse en los tipos 2A, 3B, 5C (Cuadro nº 1). Son frecuentes las asociaciones secundarias entre bivalentes (Lam. XXI Fig. 1). Se observan univalentes debidos a la segregación precoz de algunos bivalentes.

En anafase I son frecuentes los cromosomas retardatarios en número de 2-4 (Tabla nº 3).

Orobanche purpurea Jacq. (M-35) n=12

No hemos podido realizar un análisis completamente satisfactorio de la meiosis de esta especie debido a la gran tendencia a la aglutinación existente en sus cromosomas.

Sin embargo, podemos constatar la existencia de 12 bivalentes, dato, por otra parte, apoyado por los análisis mitóticos. (Lam. XXVI Fig. 1 y 2).

Orobanche caryophyllacea Sm. (M-36) n=19.

Se han observado numerosas diaquinesis y metafases I que ponen de manifiesto la existencia de 19 bivalentes (Lam. XXI Fig. 2) (Tabla nº 1).

Presenta un sólo nucléolo que lleva asociado 1-2 bivalentes.

En metafase I (Lam. XX Fig. 3) los bivalentes presentan configuraciones de bastón o ani-

llo, pudiendo encuadrarse en los tipos 2A, 4C, 5C. (Cuadro nº 1).

No se registran anomalías en las restantes fases meióticas (Tabla nº 3).

Orobanche elatior Sutton (M-37) n=19

El análisis de diaquinesis y metafase I - pone de manifiesto la existencia de 19 bivalentes (Lam. XXI Fig. 3) (Tabla nº 1).

En metafase I los bivalentes están unidos por 1-2 quiasmas, presentando configuraciones en bastón o en anillo que puede encuadrarse en los tipos 1A, 2A, 4C, 5C (Cuadro nº 1).

En diaquinesis se observa un único núcleo que lleva asociado 1-2 bivalentes.

Su estudio ha estado muy dificultado por la escasa tinción conseguida en sus cromosomas y por su gran tendencia a la aglutinación.

No se registran anomalías en las restantes fases meióticas (Tabla nº 3).

TABLA N° 2

NUMERO Y TIPOS DE CONFIGURACIONES CROMOSOMICAS EN DIAQUINESIS Y METAFASE I EN LOS GENEROS CISTANCHE HOFFMANNS. & LINK. Y OROBANCHE L.

<u>Taxones</u>	<u>N° de muestra</u>	<u>n</u>	<u>I</u>	<u>II</u>	<u>III</u>	<u>IV</u>	<u>V</u>	<u>VI</u>
<u>Género Cistanche</u>								
Hoffmanns.& Link.								
C. phelypaea (L.)	M-1	20	0-5	17-20	0-1	0-1	-	-
P. Cout. ssp. lutea (Desf.) Fdez. Casas&Lainz.	M-3	20	0-4	18-20	-	-	-	-
C. violacea(Desf.) Beck, Mannagetta.	M-2	20	0-2	19-20	-	-	-	-
<u>Género Orobanche L.</u>								
Sect. Trionychon Wallr.								
O. ramosa L. ssp. mutellii (F. W. Schultz.) Cout.	M-7	12	0-2	11-12	-	-	-	-
O. ramosa L. ssp. nana (Reuter) Cout.	M-16	12	0-2	11-12	-	-	-	-
O. ramosa L. ssp. ramosa.	M-29	12	0-2	11-12	-	-	-	-
O. purpurea Jacq.	M-35	12	-	12	-	-	-	-
Sect. Orobanche (Osproleon Wallr.)								
	M-4	19	0-2	18-19	-	-	-	-
		19						
O. crenata Forskål.	M-5	19+1 19+2	0-4	18-19	-	-	-	-
	M-12	19 19+2	0-4	18-19	-	-	-	-
	M-14	19	0-2	18-19	-	-	-	-

TABLA N° 2 (continuación)

<u>Taxones</u>	<u>N° de muestra</u>	<u>n</u>	<u>I</u>	<u>II</u>	<u>III</u>	<u>IV</u>	<u>V</u>	<u>VI</u>
O. cernua Loefl.	M-6	19	0-2	18-19	-	-	-	-
	M-11	19	0-2	18-19	-	-	-	-
	M-18	19	0-2	18-19	-	-	-	-
O. gracilis Sm.		38	0-4	36-38	-	-	-	-
		38						
	M-8	38+1 39+2 40	0-6	36-40	-	-	-	-
		50-60	2-8 variable	0-5	0-8	-	0-3	
O. loricata Reichenb.	M-25	38	0-4	36-38	-	-	-	-
	M-9	19	-	19	-	-	-	-
	M-10	19 100-114	0-3 0-15 variable	13-19 0-8	0-3 0-8	0-2 3-9	- 0-2	- 2-9
O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae.	M-19	19	0-4	15-19	0-2	0-2	-	-
	M-27	19	0-4	13-19	0-2	0-2	-	-
	M-30	19	0-2	15-19	0-2	0-1	-	-
O. rapum genistae Thuill. ssp. bentamii (Timb.Lagr.)	M-31	19	0-1	17-19	0-1	0-1	-	-
	M-32	19	0-1	17-19	0-1	0-1	-	-
O. latisquama (F.W. Schultz.).	M-15	38	0-2	32-38	-	0-3	-	-
	M-13	38	-	34-38	-	0-2	-	-
		38	0-2	32-38	-	0-3	-	-
		38						
	M-20	39+3 39+4 41 19	0-6	34-41	-	0-2	-	-
		50-60	-	-	3-6	4-5	2-3	-
M-21	38	0-2	34-38	-	0-2	-	-	

TABLA N°2 (continuación)

<u>Taxones</u>	<u>n° de muestra</u>	<u>n</u>	<u>I</u>	<u>II</u>	<u>III</u>	<u>IV</u>	<u>V</u>	<u>VI</u>
O. foetida Poiret.	M-22	38	0-4	30-38	-	0-4	-	-
	M-23	38	0-2	30-38	-	0-4	-	-
O. minor Sm.	M-17	19	0-2	18-19	-	-	-	-
O. hederæ Duby.	M-24	19	-	-	-	-	-	-
	M-28	19	-	-	-	-	-	-
O. amethystea Thuill ssp. amethystea.	M-26	19	0-4	17-19	-	-	-	-
	M-33	38	0-4	34-38	-	-	-	-
O. densiflora Salzm. ex Reuter.	M-34	38	0-2	36-38	-	-	-	-
	M-36	19	-	19	-	-	-	-
O. elatior Sutton.	M-37	19	-	19	-	-	-	-

TABLA N°3

FRECUENCIA DE ANOMALIAS EN MEIOSIS EN LOS GENEROS CISTANCHE HOFFMANNS&LINK Y OROBANCHE L.

Taxones	N° de muestra	n	<u>DIAQUINESIS-METAFASE I</u>						<u>ANAFASE-TELOFASE I</u>				<u>ANAFASE-TELOFASE II</u>				% de anomalías	
			Nor	Conf. multiv.	Asoc. secun.	Segr. precoz	Endo-pol.	Otras	Nor.	Retr.	Segr. irreg.	Otras	Nor.	Retr.	Segr. irreg.	Micron		Otras
<u>Género Cistanche</u>																		
C. phelypaea(L.)P.	M-1	20	66	3	-	6	-	-	28	16	-	-	10	7	-	-	-	23,50
Cout. ssp. lutea (Desf.)	M-3	20	33	-	-	2	-	1	30	4	-	-	20	2	-	-	-	9,89
Fdez. Casas&Lainz.																		
C. violacea(Desf.)	M-2	20	30	-	-	2	-	-	20	-	-	-	50	-	-	-	-	1,96
Beck-Mannagetta.																		
<u>Género Orobanche</u>																		
Sect. Trionychon Wallr.																		
O. ramosa L. ssp. nana (Reuter)Cout.	M-16	12	20	-	-	3	3	-	27	3	-	-	40	-	-	-	-	9,37
O. ramosa L. ssp. ramosa.	M-29	12	20	-	-	3	-	-	15	2	-	-	30	-	-	-	-	5,88

TABLA N°3(Continuación)

Taxones	N° de muestra	n	DIAQUINESIS-METAFASE I						ANAFASE-TELOFASE I				ANAFASE-TELOFASE II				% de anomalías	
			Nor.	Conf. multiv.	Asoc. secun.	Segr. precoz	Endo-pol.	Otras	Nor.	Retr. irreg.	Segr. irreg.	Otras	Nor.	Retr. irreg.	Segr. irreg.	Micron.		Otras
O. ramosa L. ssp. mutelii (F. W. Schultz.) Cout.	M-7	12	22	-	-	4	-	-	29	4	-	-	31	-	-	-	-	8,88
O. purpurea Jacq.	M-35	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sect. Orobanche (Osproleon Wallr.)	M-4	19	20	-	2	2	-	-	10	1	-	-	20	2	-	-	-	10,44
	M-5	19+1	40	-	1	1	-	2	30	7	-	-	20	5	-	-	-	15,09
	M-14	19+2	10	-	2	1	-	-	20	2	-	-	19	1	-	-	-	9,09
O. crenata Forskål.	M-12	19+2	50	-	3	10	-	2	40	7	6	-	10	2	4	2	-	26,47

TABLA N°3(Continuación)

Taxones	N° de muestra	DIAQUINESIS-METAFASE I						ANAFASE-TELOFASE I				ANAFASE-TELOFASE II				% de anomalias		
		n	Nor.	Conf. multiv.	Asoc. secun.	Segr. precoz	Endo-pol.	Nor.	Retr.	Segr. irreg.	Otras	Nor.	Retr.	Segr. irreg.	Micron.		Otras	
O. cernua Loefl.	M-18	19	25	-	10	7	-	1	15	4	-	-	17	-	-	-	1	28,75
	M-6	19	15	-	7	4	-	-	20	2	-	-	12	-	-	-	-	21,66
	M-11	19	17	-	5	6	-	-	19	5	-	-	15	-	-	-	-	19,55
O. gracilis Sm.	M-8	38	30	-	8	6	-	-	27	6	-	-	25	10	-	-	-	30,60
	M-8	38	38	-	9	10	-	5	22	7	7	-	20	15	1	-	-	41,50
	M-8	38+1	10	-	9	10	-	5	22	7	7	-	20	15	1	-	-	41,50
	M-8	39+2 40+1	10	-	9	10	-	5	22	7	7	-	20	15	1	-	-	41,50
O. loricata Reichenb.	M-8	50-60	-	7	12	-	-	-	-	10	5	-	3	6	-	4	-	94,44
	M-25	38	10	-	5	3	-	-	15	4	-	-	15	2	-	-	-	20,28
O. rapum genistae Thuill. ssp.	M-10	19	15	9	4	-	-	-	11	3	-	-	11	3	-	-	-	33,92
rapum genistae	M-10	114	-	9	-	-	-	-	-	2	2	-	-	3	2	4	-	100
rapum genistae	M-19	19	17	6	3	3	-	-	11	2	-	-	5	-	-	-	-	25,53

TABLA N° 3(Continuación)

Taxones	N° de muestra	DIAQUINESIS-METAFASE I						ANAFASE-TELOFASE I				ANAFASE-TELOFASE II				% de anomalías		
		n	Nor.	Conf. multiv.	Asoc. secun.	Segr. precoz	Endo-pol.	Otras	Nor.	Retr.	Segr. irreg.	Otras	Nor.	Retr.	Segr. irreg.		Micron.	Otras
<i>O. foetida</i>	M-22	38	10	5	12	2	-	-	10	4	2	-	5	2	-	-	-	31,03
<i>O. Poiret.</i>	M-23	38	15	7	15	1	-	-	20	2	2	-	4	1	-	-	-	41,79
<i>O. minor Sm.</i>	M-17	19	30	-	2	4	-	-	10	3	-	-	20	2	-	-	-	13,04
<i>O. hederæ</i>	M-24	19	10	-	-	-	-	-	4	-	-	-	5	-	-	-	-	-
<i>O. Duby.</i>	M-28	19	5	-	-	-	-	-	3	-	-	-	2	-	-	-	-	-
<i>O. amethystea Thuill. ssp. amethystea.</i>	M-26	19	15	-	4	3	-	-	10	3	-	-	15	1	-	-	-	7,28
<i>O. densiflora Salzm. ex Reuter.</i>	M-33	38	17	-	12	2	-	-	10	2	-	-	21	-	-	-	-	24,61
	M-34	38	19	-	10	1	-	-	15	1	-	-	17	2	-	-	-	17,50
<i>O. caryophyllacea Sm.</i>	M-36	19	10	-	-	-	-	-	2	-	-	-	3	-	-	-	-	-
<i>O. elatior Sutton</i>	M-37	19	3	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-	-	-	-	-

LAMINA I

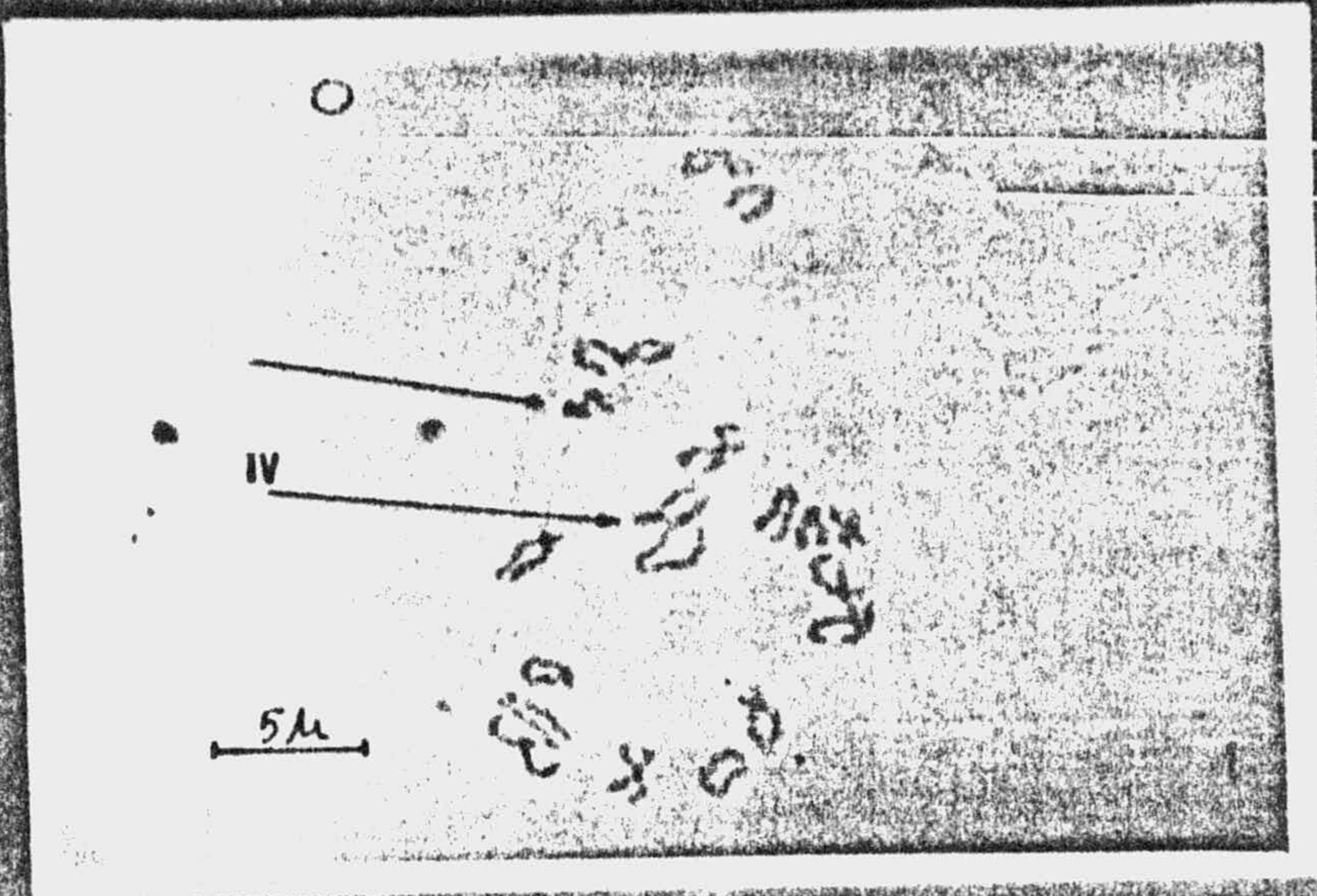


Fig. 1: *Cistanche phelypaea* (L.) P. Cout. ssp. *lutea* (Desf.) Fdez. Casas & Lainz. (M-1):
Diakinesis con 18 II + 1 IV.
Un bivalente asociado al -
núcleolo.

Fig. 2: *Cistanche phelypaea* (L.) P. Cout. ssp. *lutea* (Desf.) Fdez. Casas. & Lainz. (M-3):
M-I con 20 II.

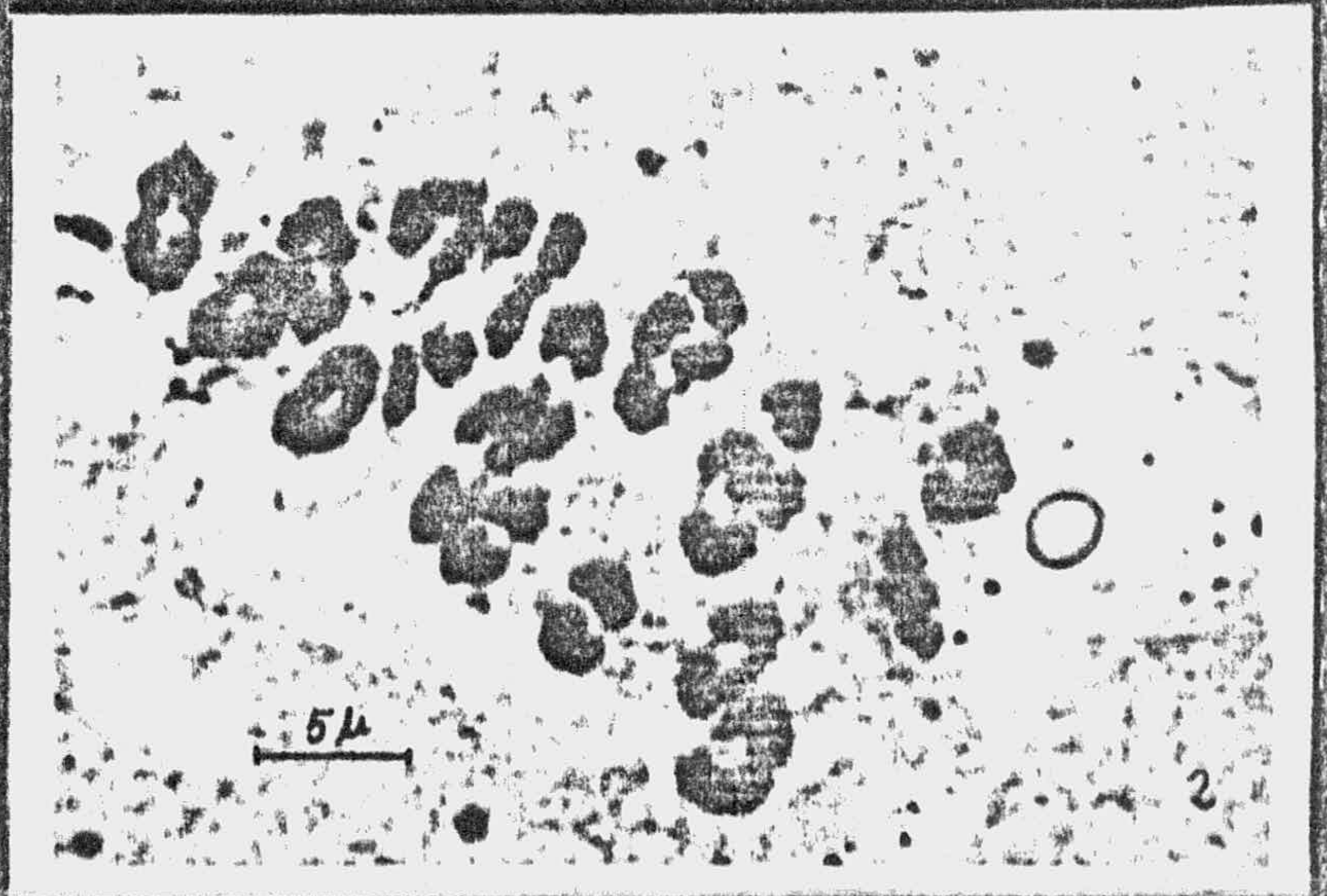
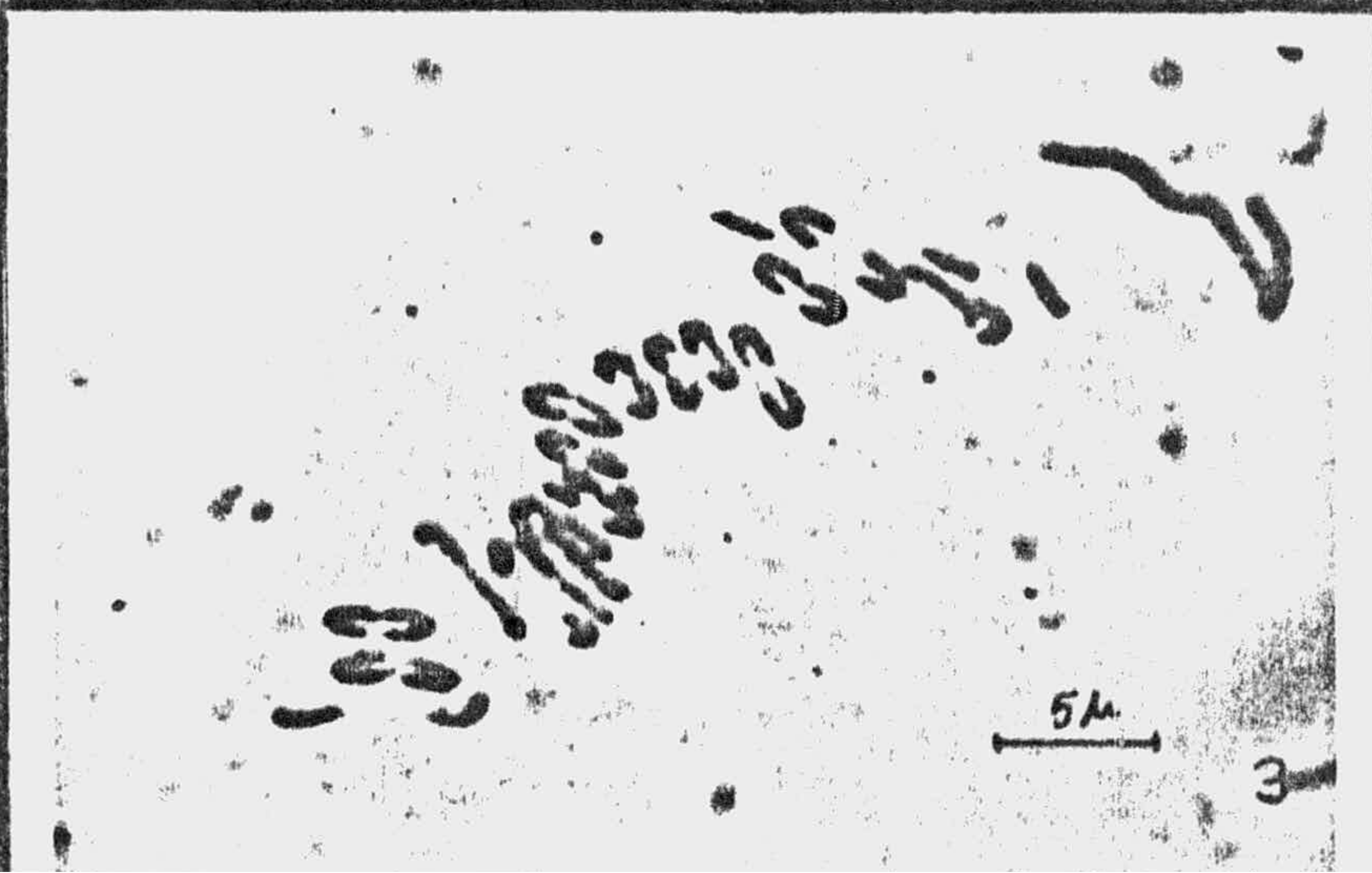


Fig. 3: *Cistanche phelypaea* (L.) P. Cout. ssp. *lutea* (Desf.) Fdez. Casas, & Lainz. (M-3):
M-I con 17 II + 8 I.



LAMINA II



Fig. 1: *Cistanche phelypaea* (L.) P. Cout. ssp. *lutea* (Desf.) Fdez. Casas. & Lainz. (M-1): Anafase I mostrando la segregación de un cuadrivalente.

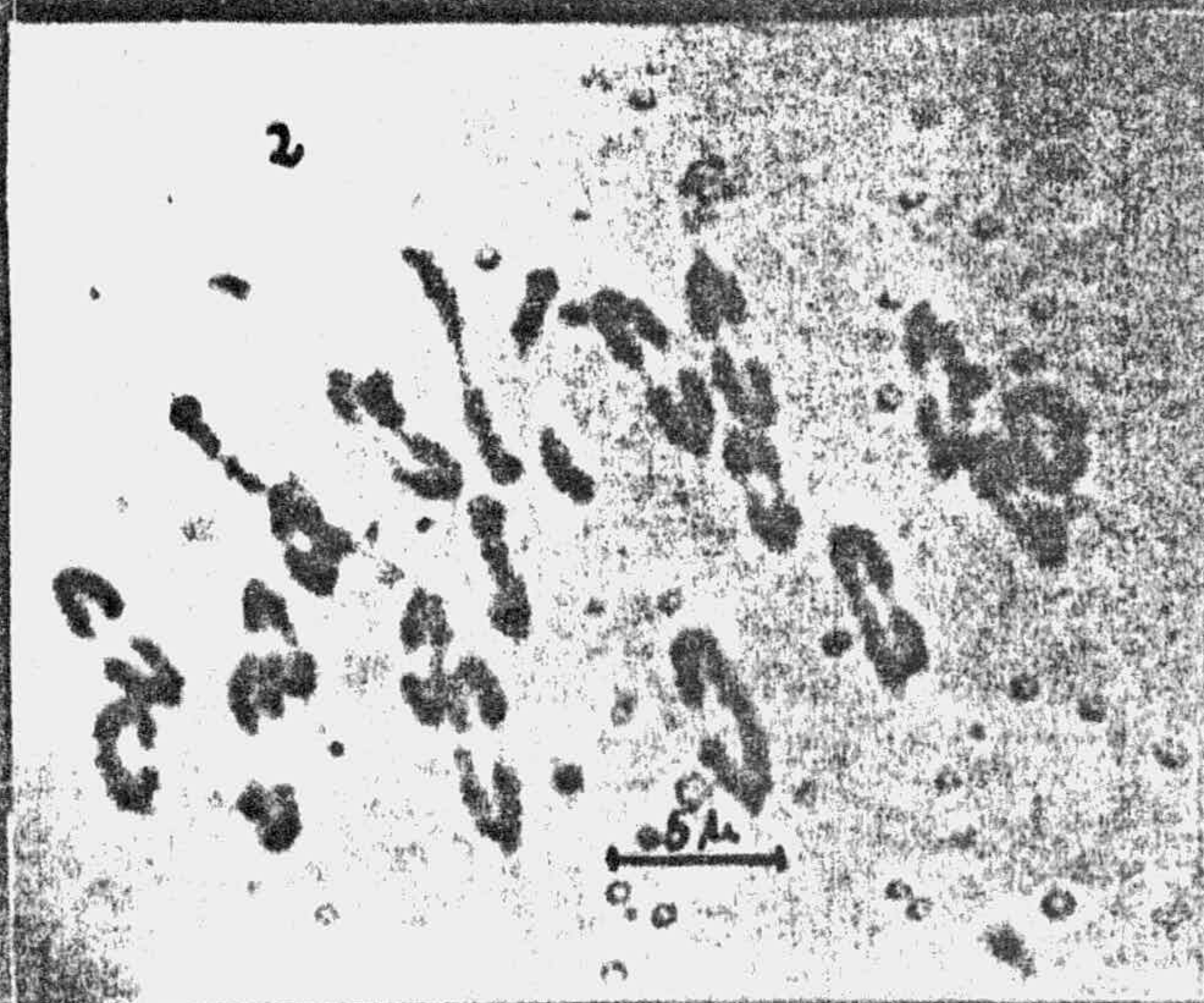


Fig. 2 y 3: *Cistanche violacea* (Desf.) Beck. - Mannagetta. - (M-2): M-I con 20 II.



LAMINA III

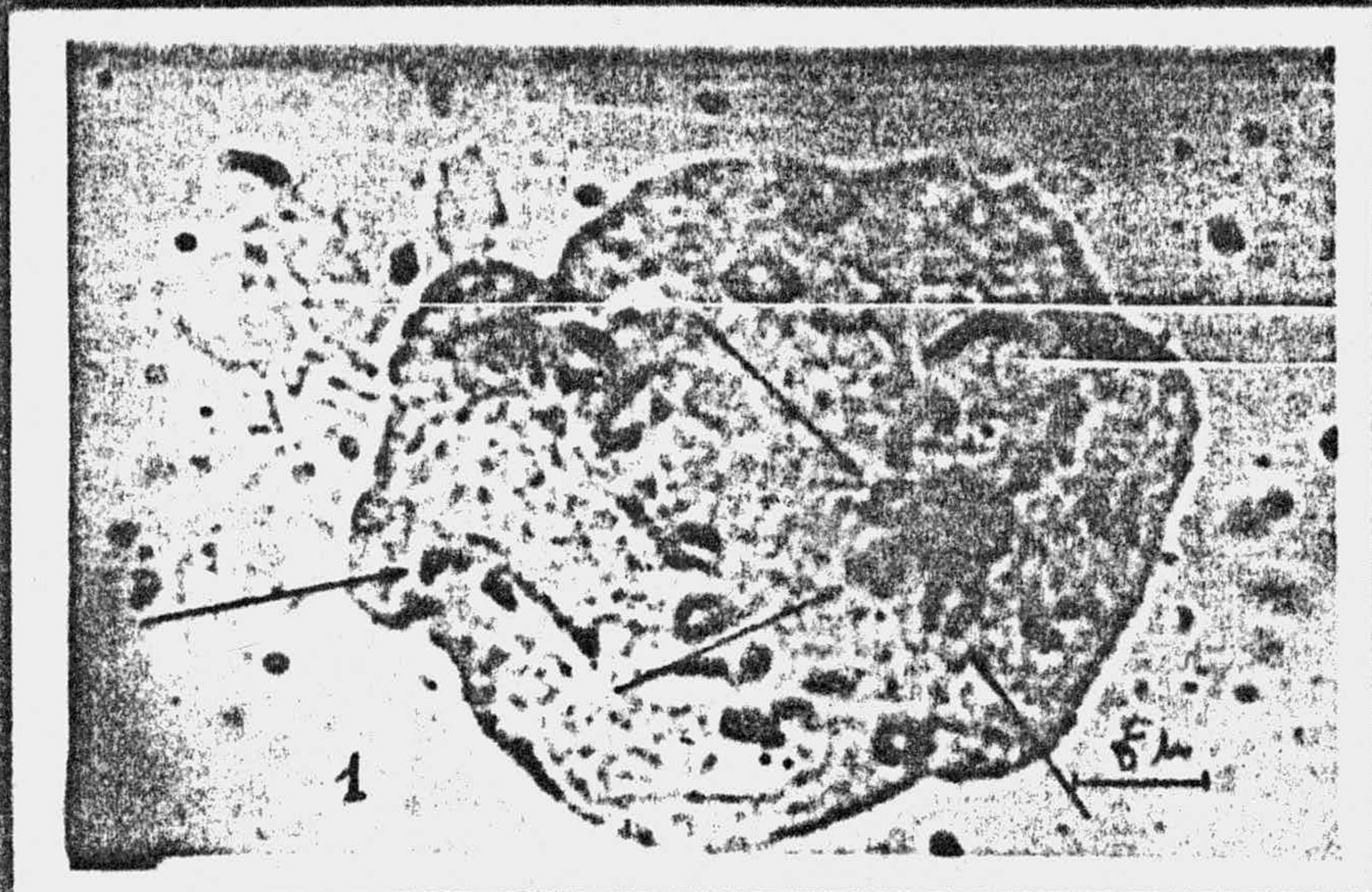
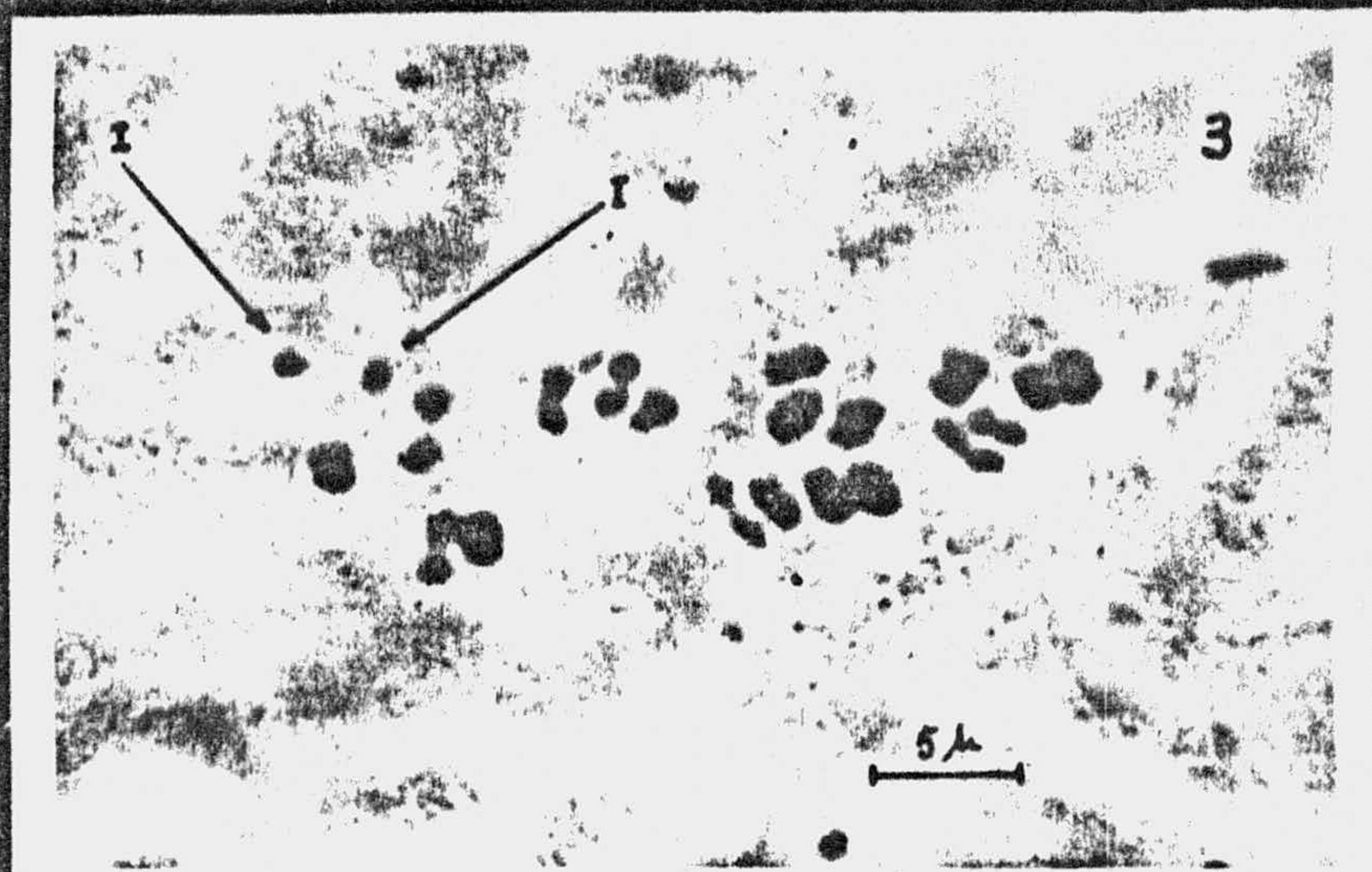


Fig. 1: *Orobanche crenata* Forskål (M-5): Diakinesis con 19 II + 1 I; 3 bivalentes asociados al nucléolo.

Fig. 2: *Orobanche crenata* Forskål (M-4): M-I con 19 II.



Fig. 3: *Orobanche crenata* Forskål (M-12): M-I con 19 II + 2 I. Asociaciones secundarias entre bivalentes.



LAMINA IV

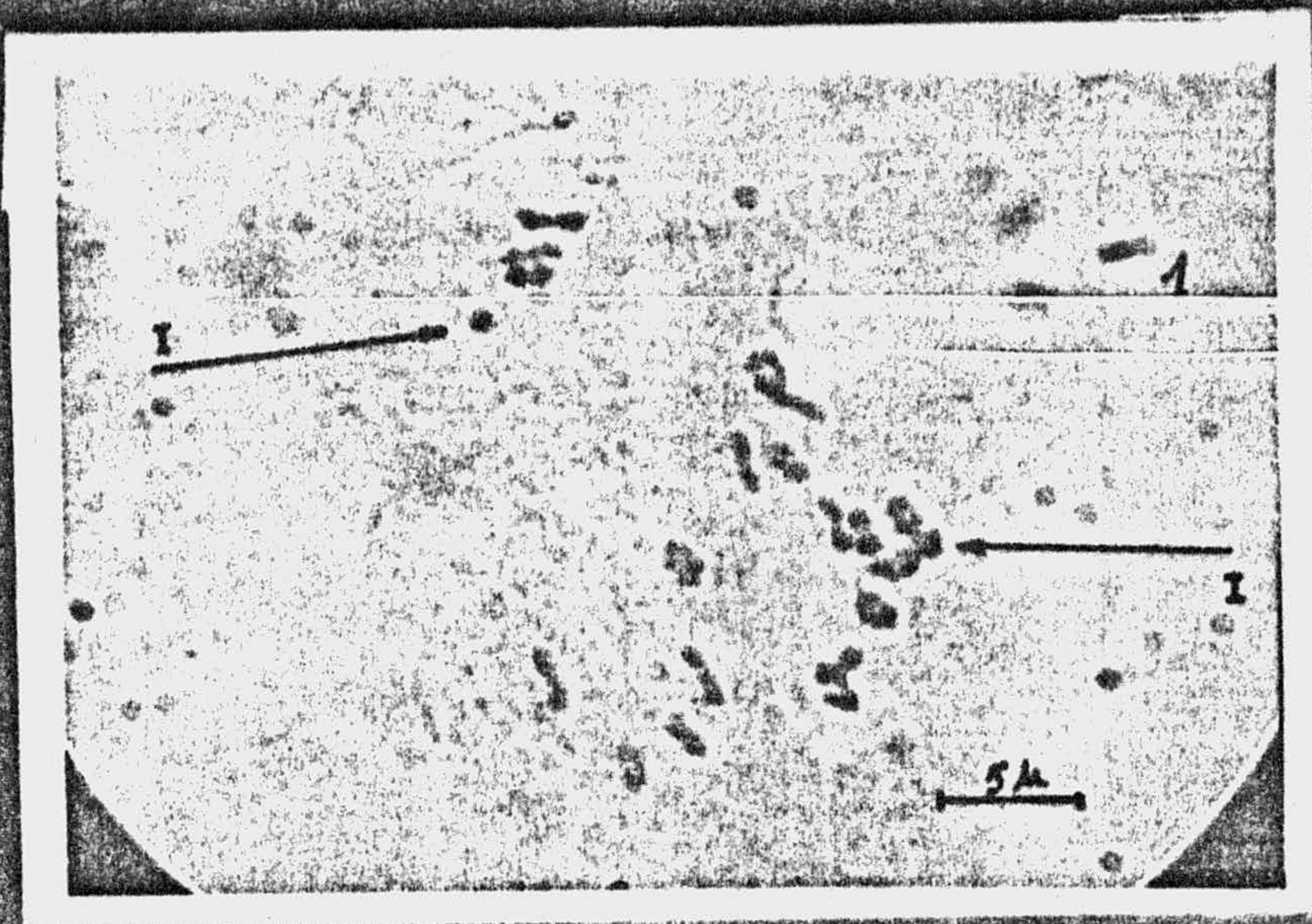


Fig. 1: *Orobanche crenata* Forskål. (M-12): M-I con - 19 II + 2 I.

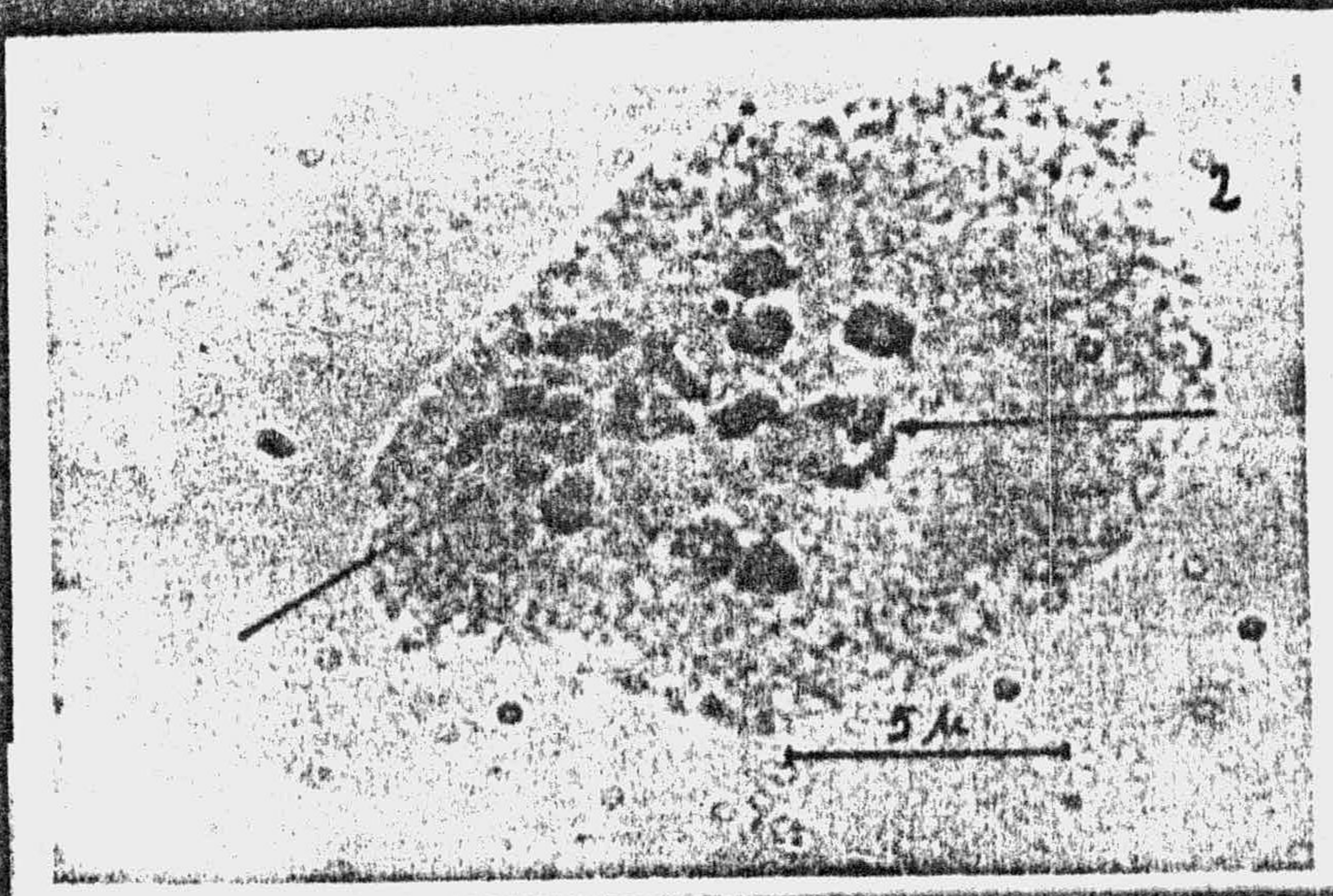


Fig. 2: *Orobanche cernua* Loeffl. (M-18): Diakinesis con 19 II ; 2 bivalentes - asociados al nucléolo. - Asociaciones secundarias entre bivalentes.



Fig. 3: *Orobanche cernua* Loeffl. (M-18): M-I con - 19 II. Asociaciones secundarias entre bivalentes.

LAMINA V

Fig. 1: *Orobanche cernua* Loeffl. (M-18): M-I con - 17 II; asociaciones secundarias entre bivalentes.

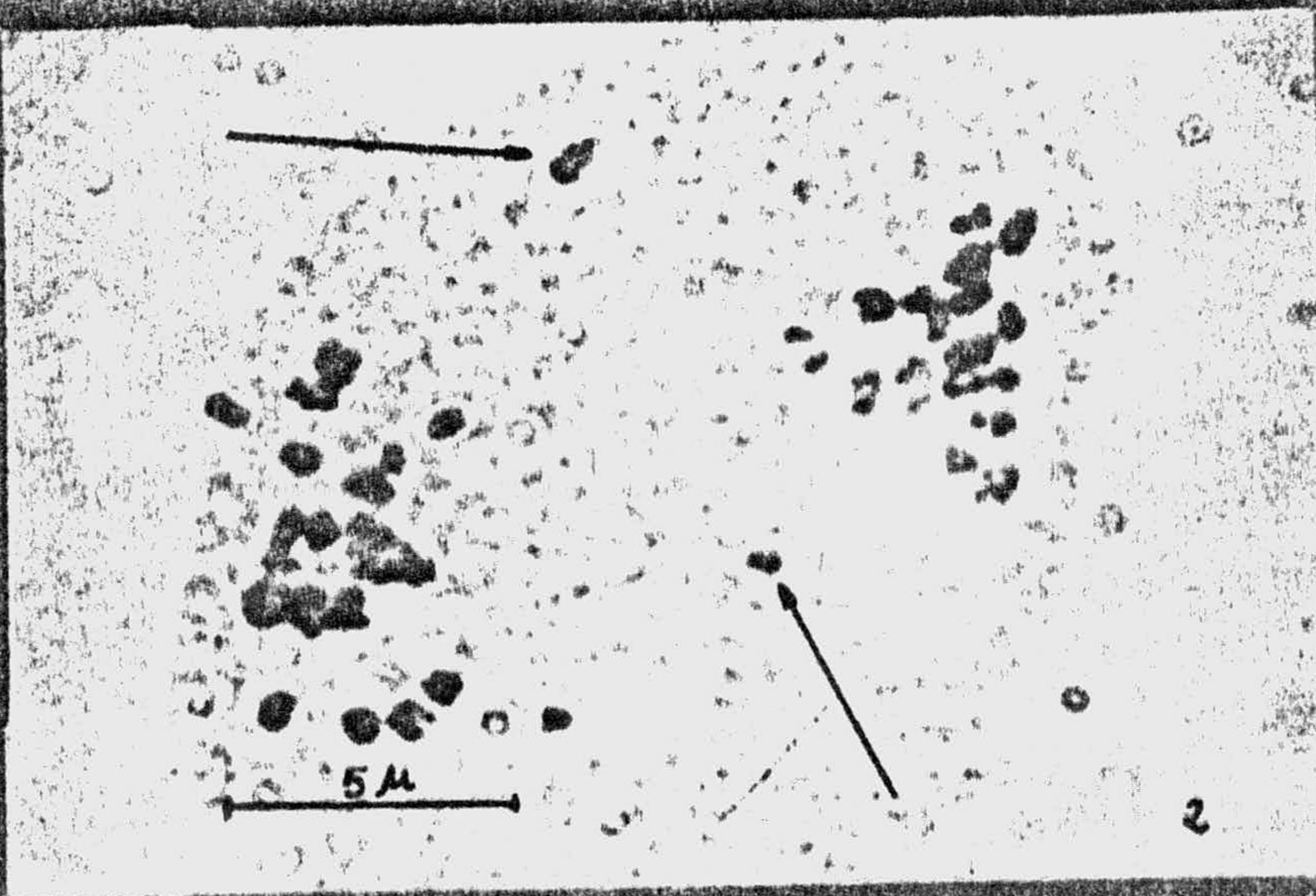
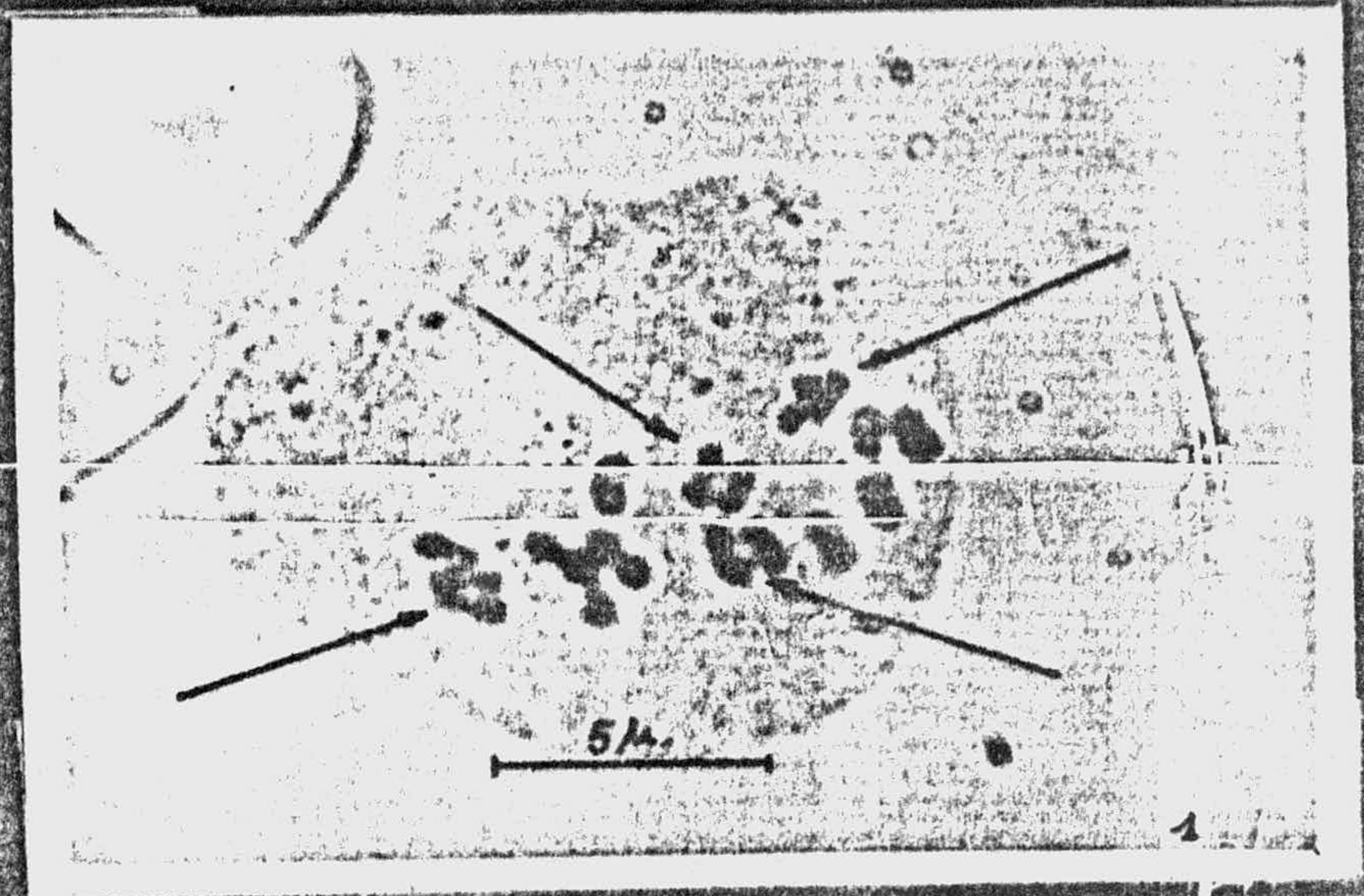
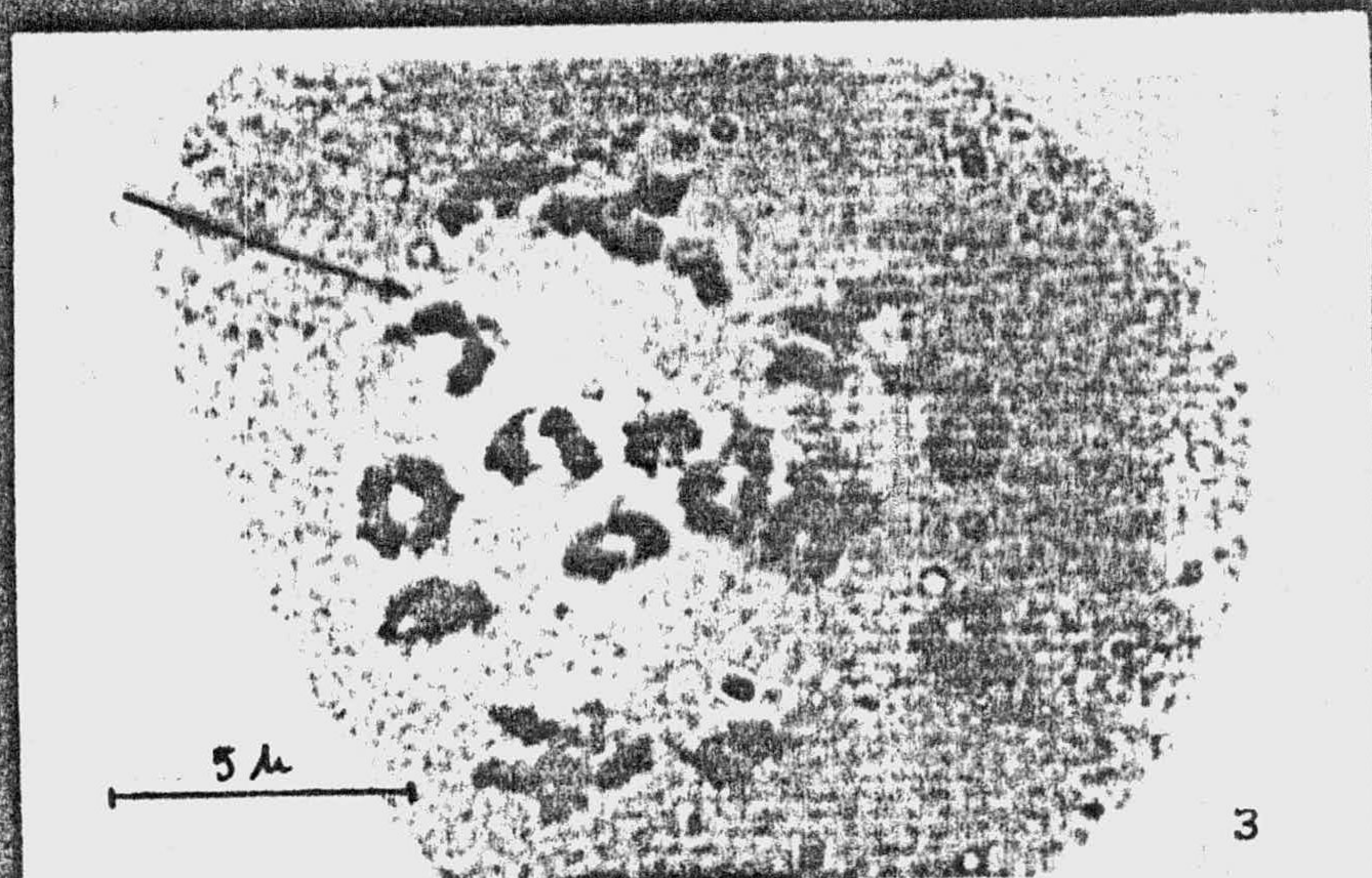


Fig. 2: *Orobanche cernua* Loeffl. (M-18): Anafase I con 2 cromosomas retardatarios.

Fig. 3: *Orobanche cernua* Loeffl. (M-6): Diaquinesis con 19 II; un bivalente asociado al nucléolo.



LAMINA VI

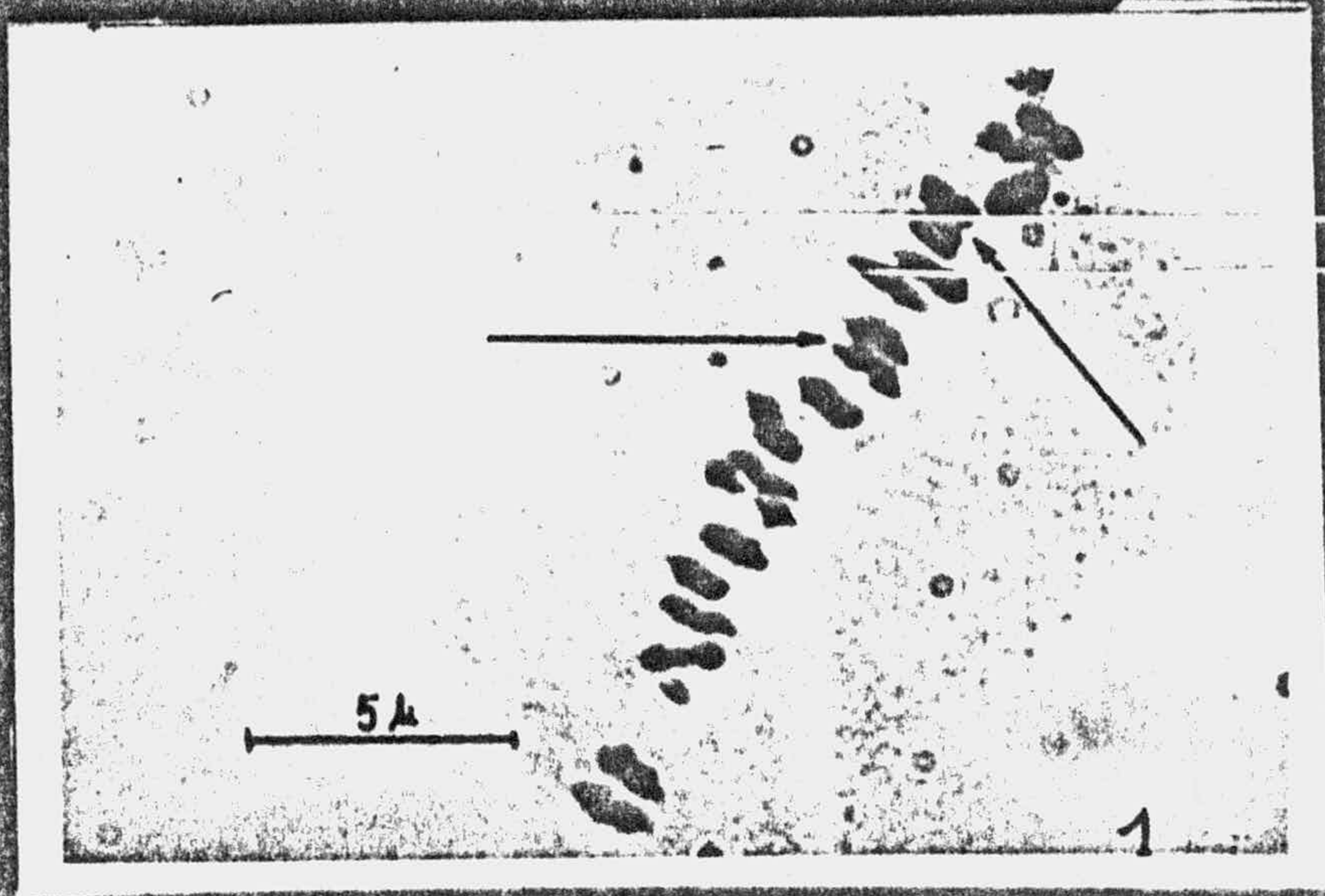


Fig. 1: *Orobanche cernua* Loeffl. (M-6); M-I con 19 II. Varios bivalentes con asociaciones secundarias entre ellos.

Fig. 2: *Orobanche cernua* Loeffl. (M-11); M-I con 18 II + 2 I. Asociaciones secundarias entre bivalentes.

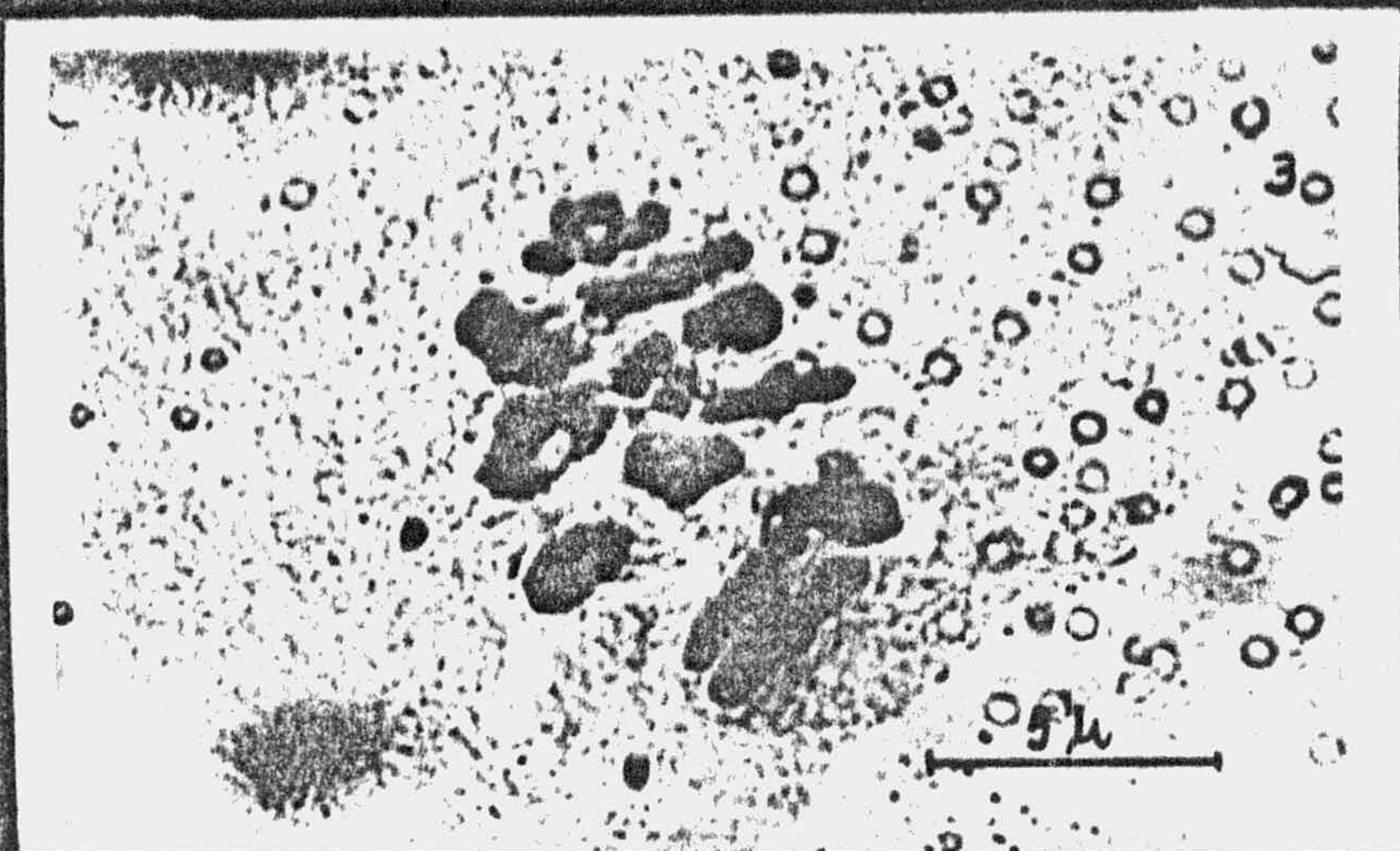
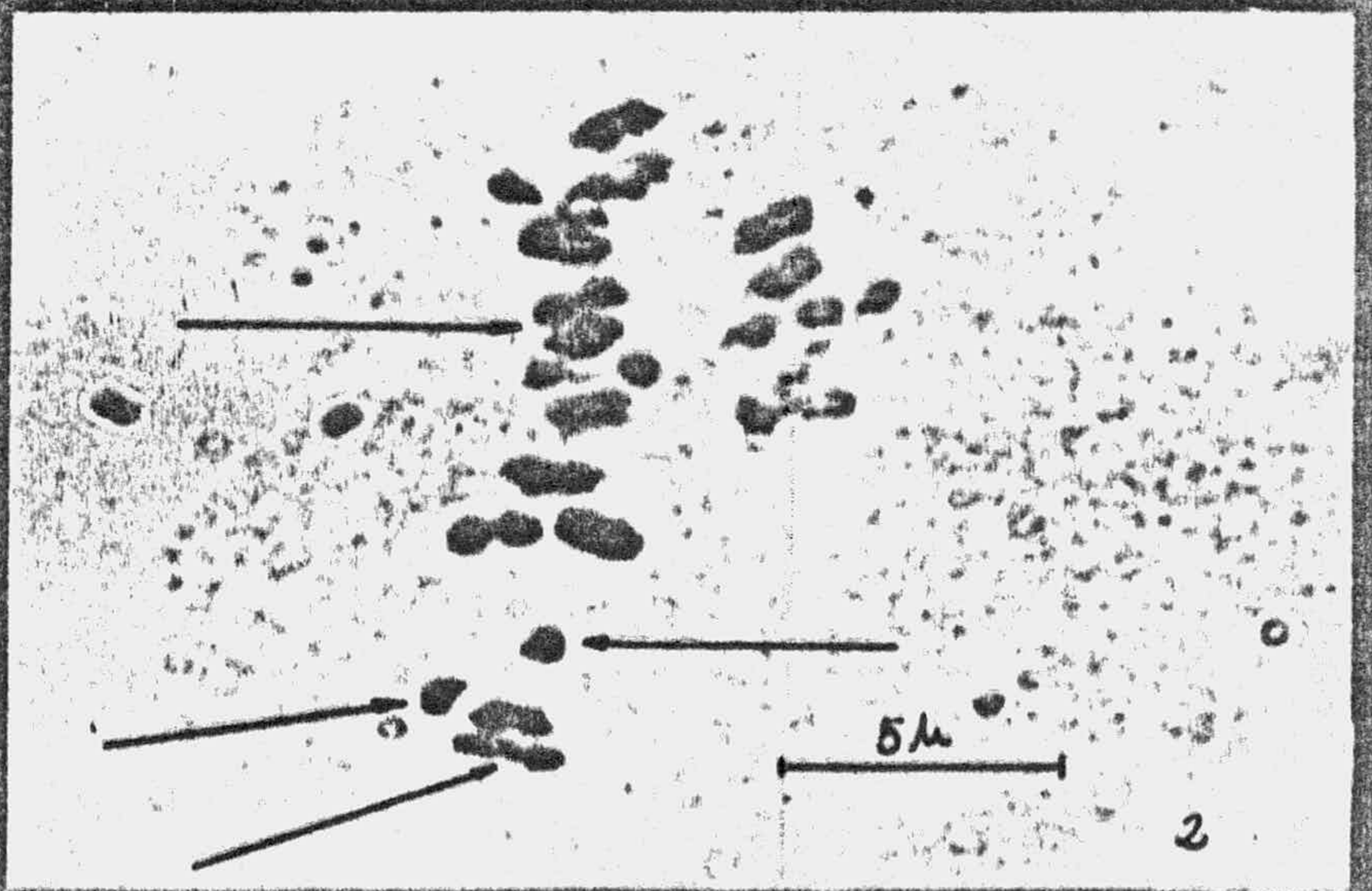


Fig. 3: *Orobanche ramosa* L. ssp. *nana* (Reuter) Cout. (M-16); M-I con 12 II.

LAMINA VII

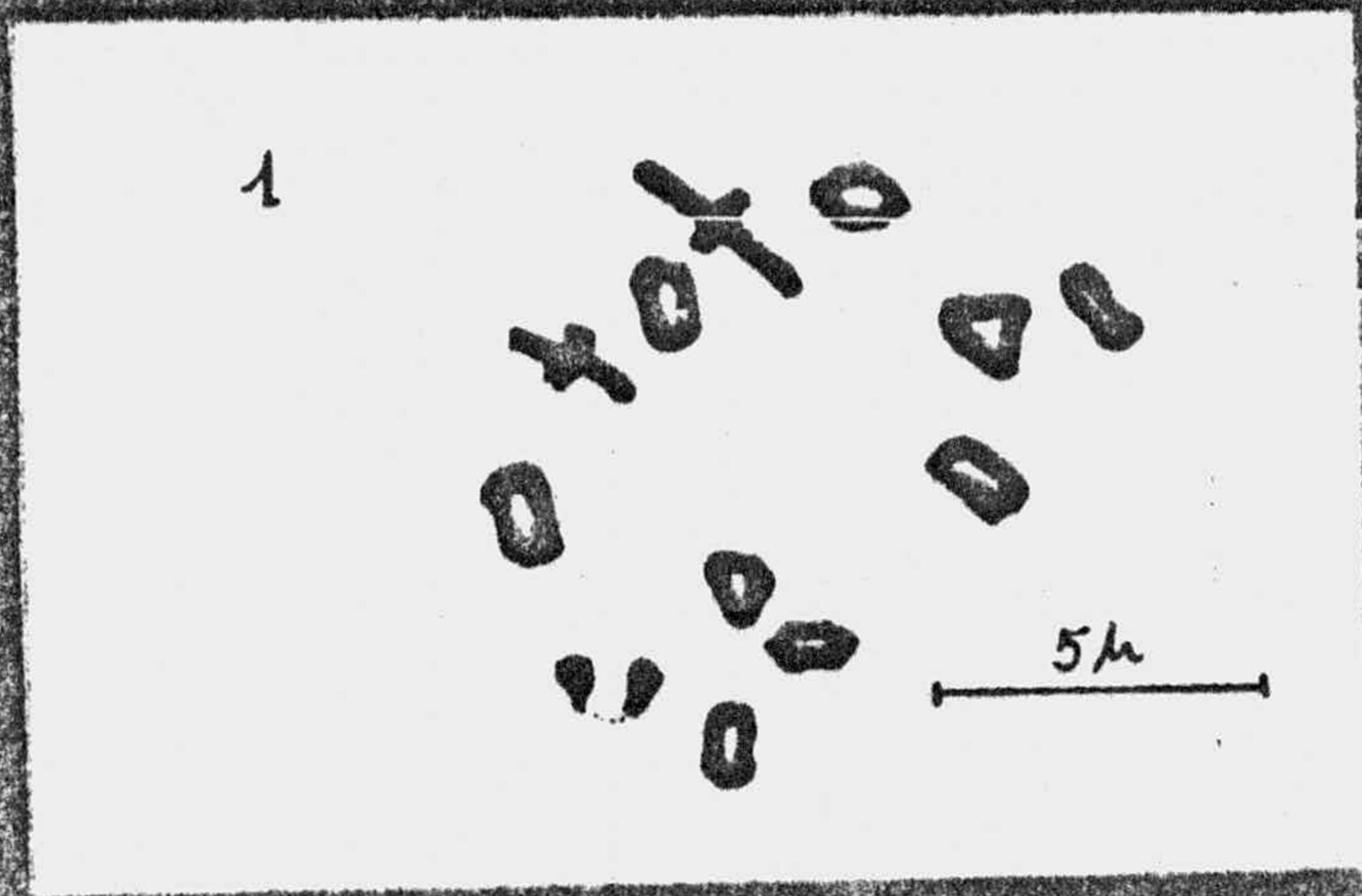


Fig. 1: *Orobanche ramosa* L. ssp. *ramosa*. (M-29): Interpretación de M-I con 12 II.

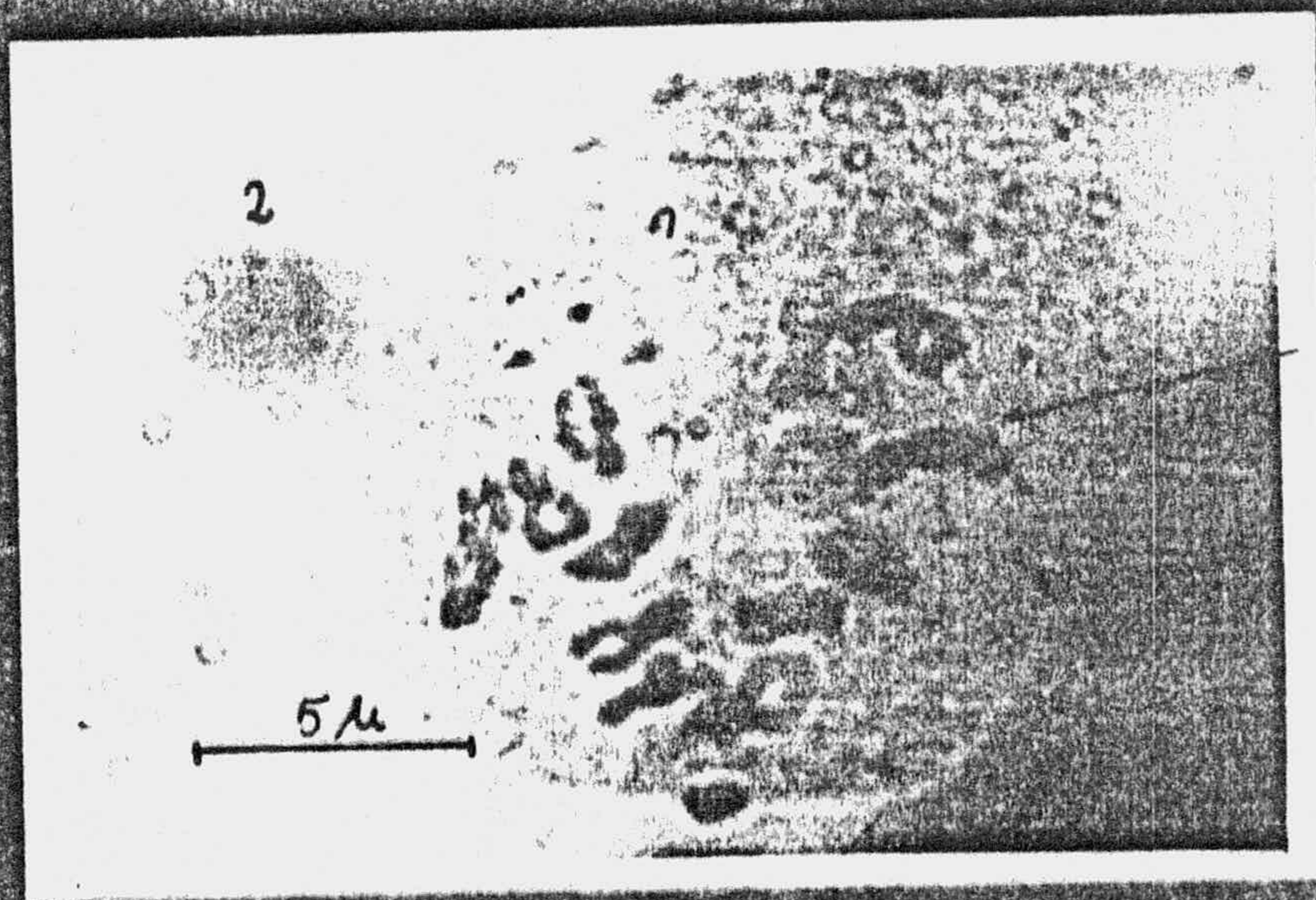
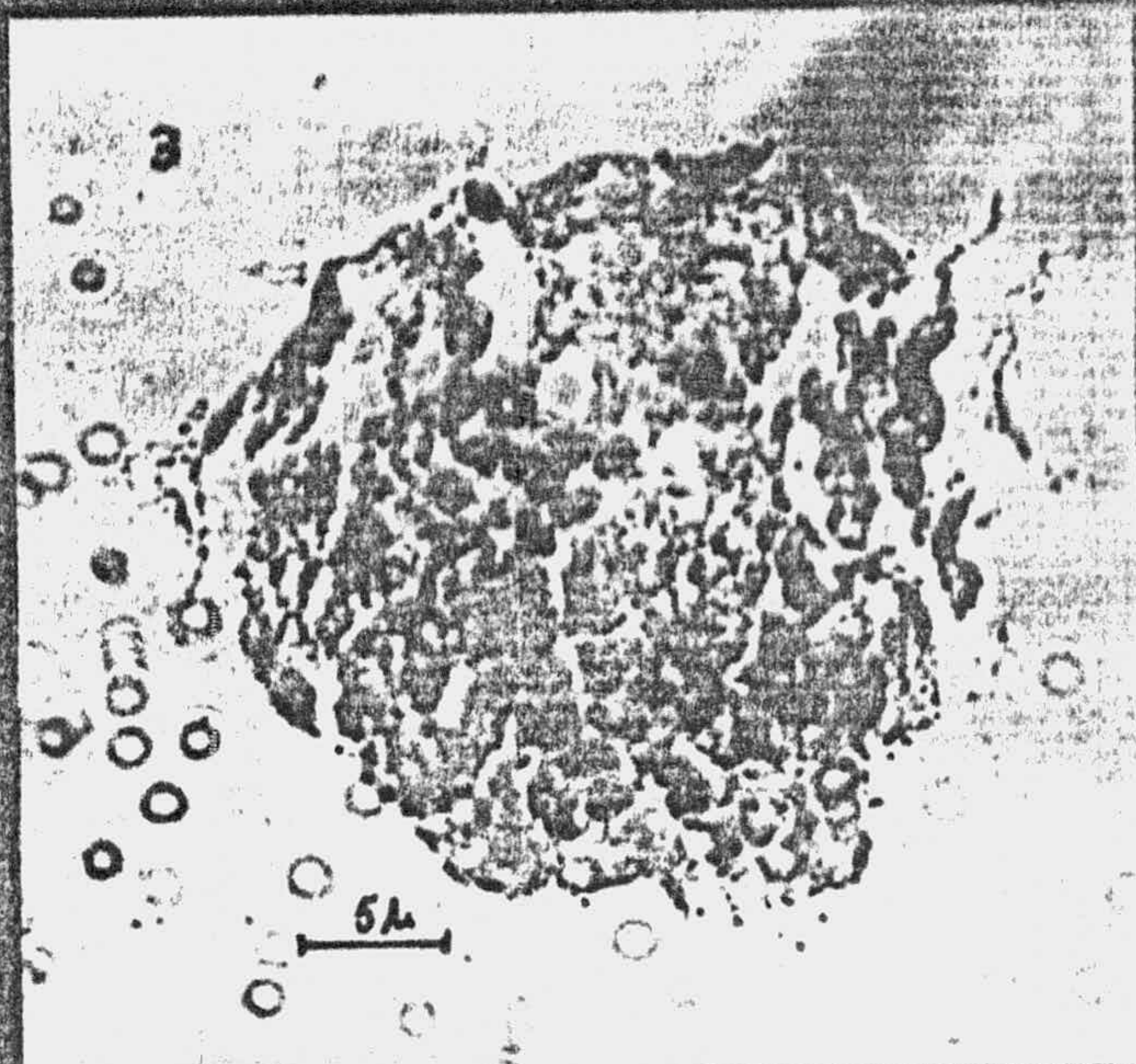


Fig. 2: *Orobanche ramosa* L. ssp. *mutelii* (F. W. Schultz) Cout. (M-7): Diakinesis con 12 II ; un bivalente asociado al nucléolo.

Fig. 3: *Orobanche ramosa* L. ssp. *nana* (Reuter) Cout. (M-16) : célula endopoliploide del tejido esporogénico, con 2 grupos de 12 II cada uno.



LAMINA VIII



Fig. 1: *Orobanche gracilis* Sm. (M-8): M-I con 30 II. Asociaciones secundarias entre bivalentes.

Fig. 2: *Orobanche gracilis* Sm. (M-8): M-I con un número haploide de 50-60 aproximadamente. Numerosas configuraciones multivalentes.

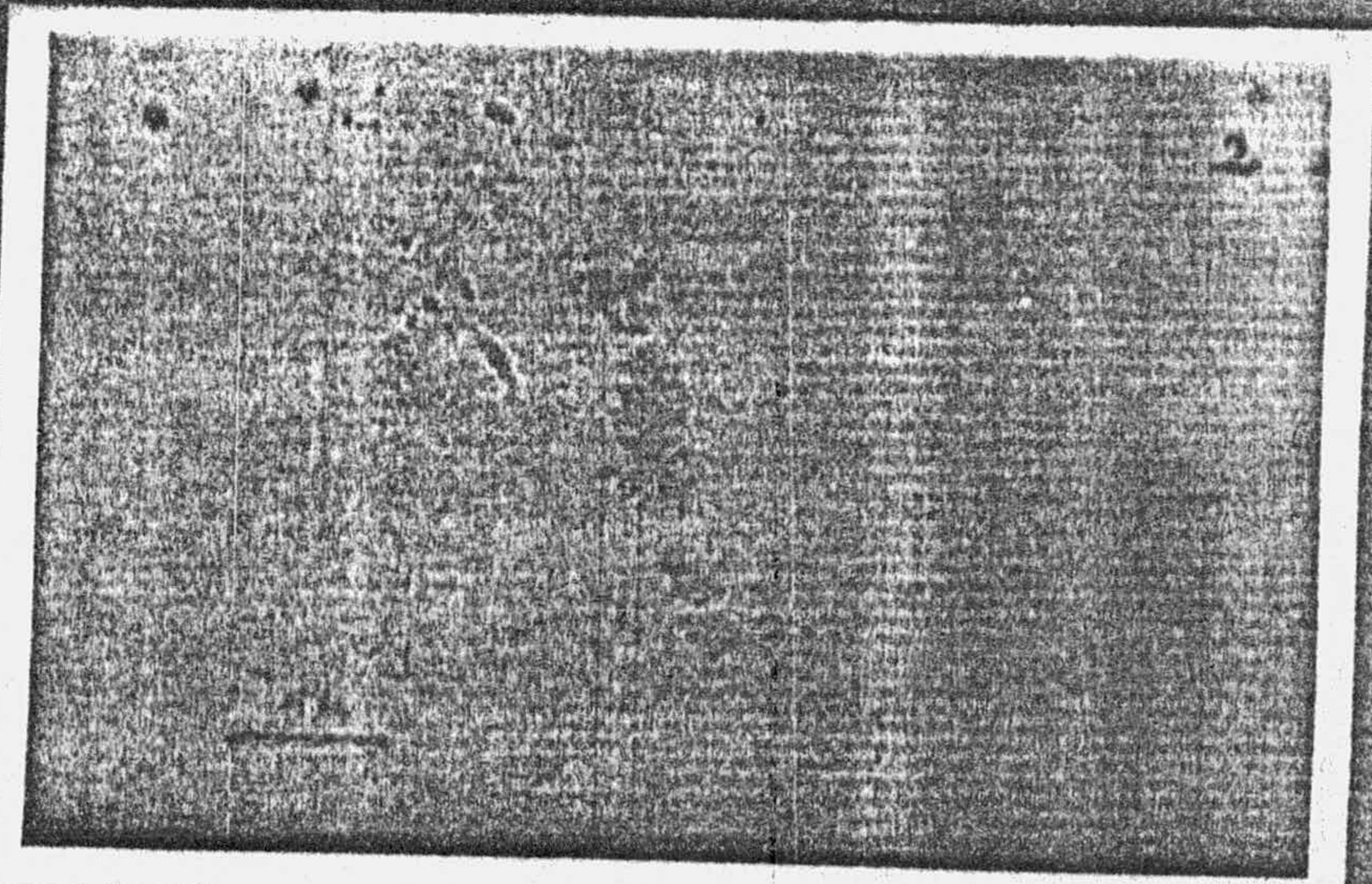


Fig. 3: *Orobanche gracilis* Sm. (M-8): Anafase I con numerosos cromosomas-



LAMINA IX

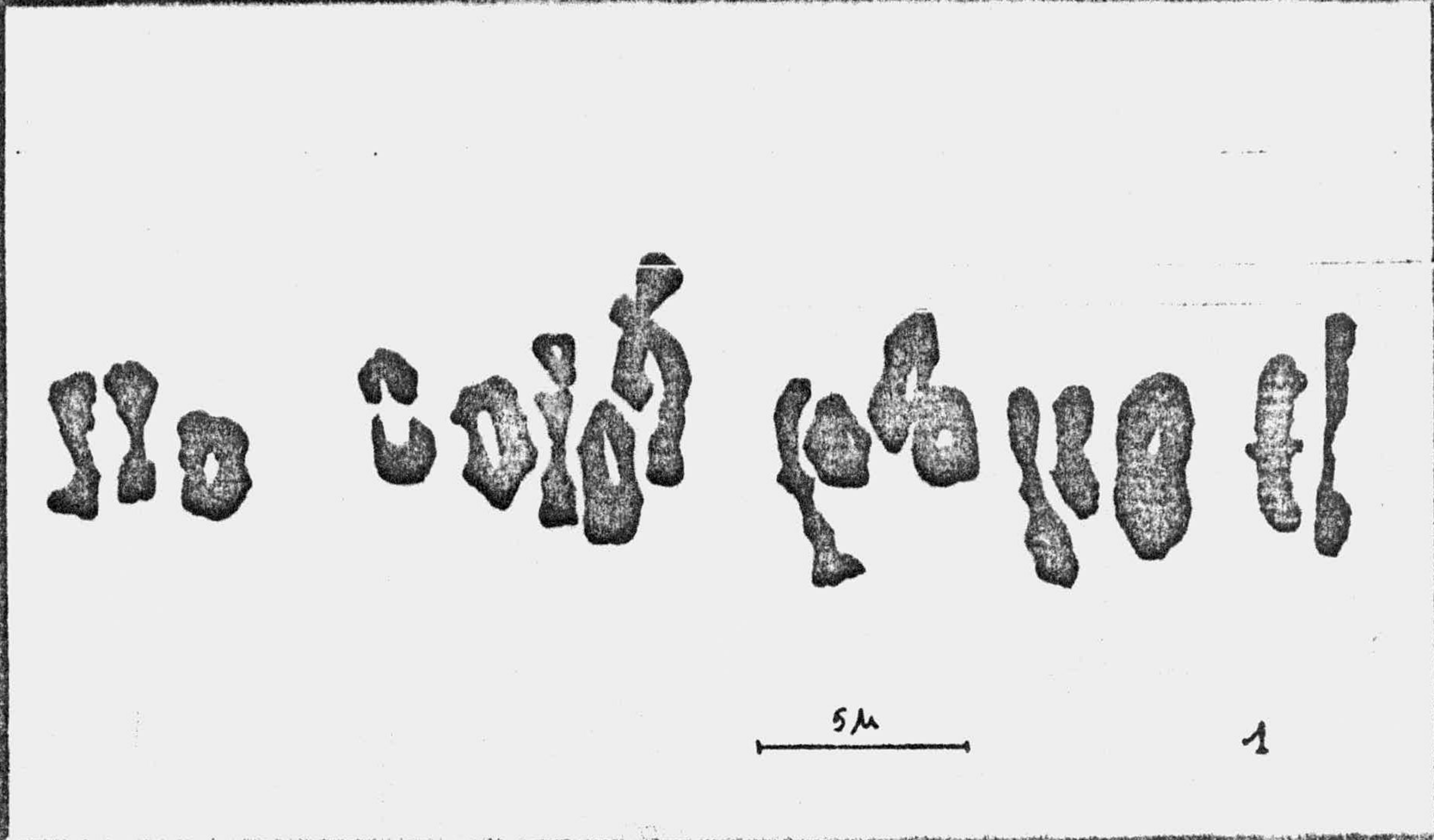
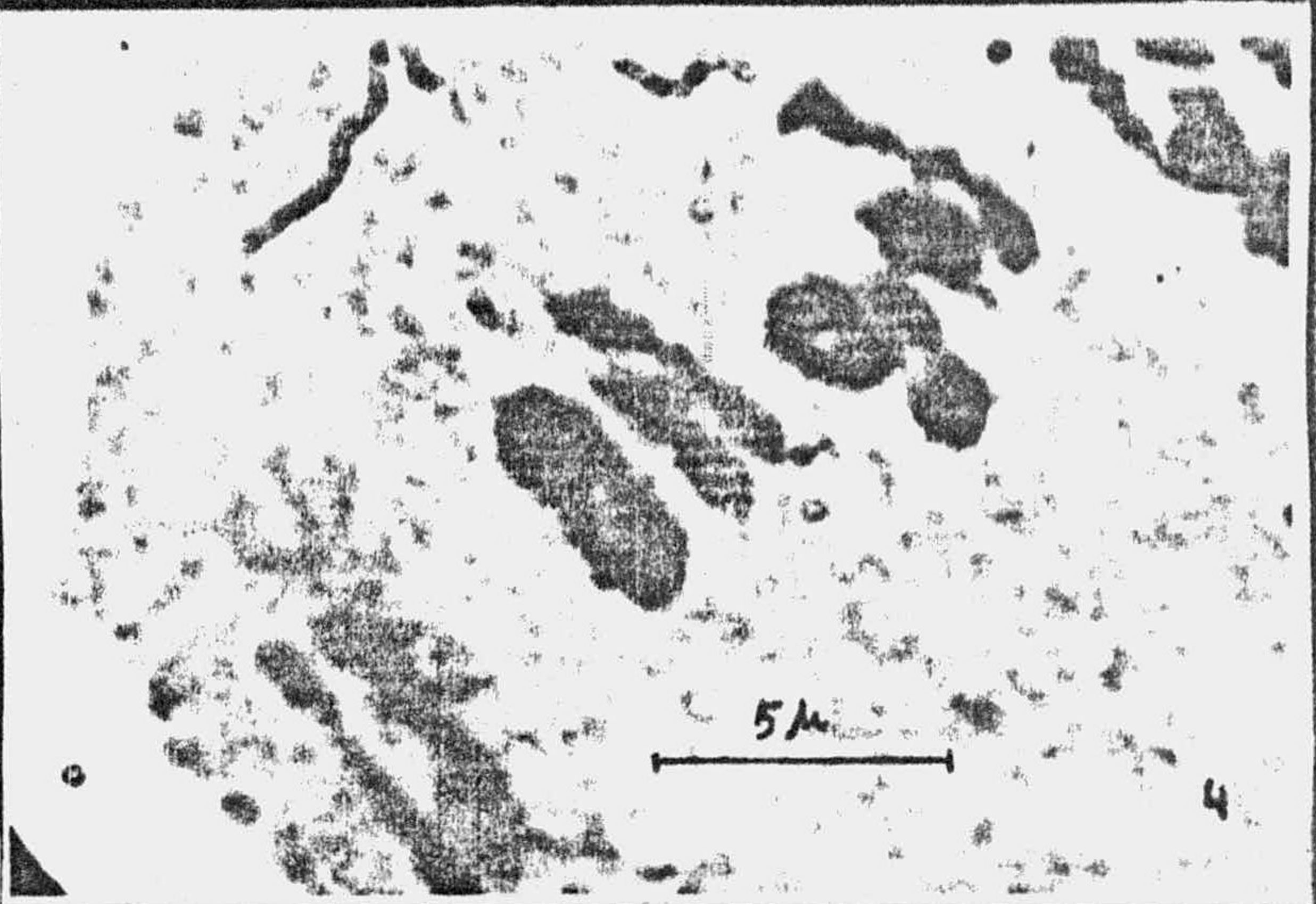
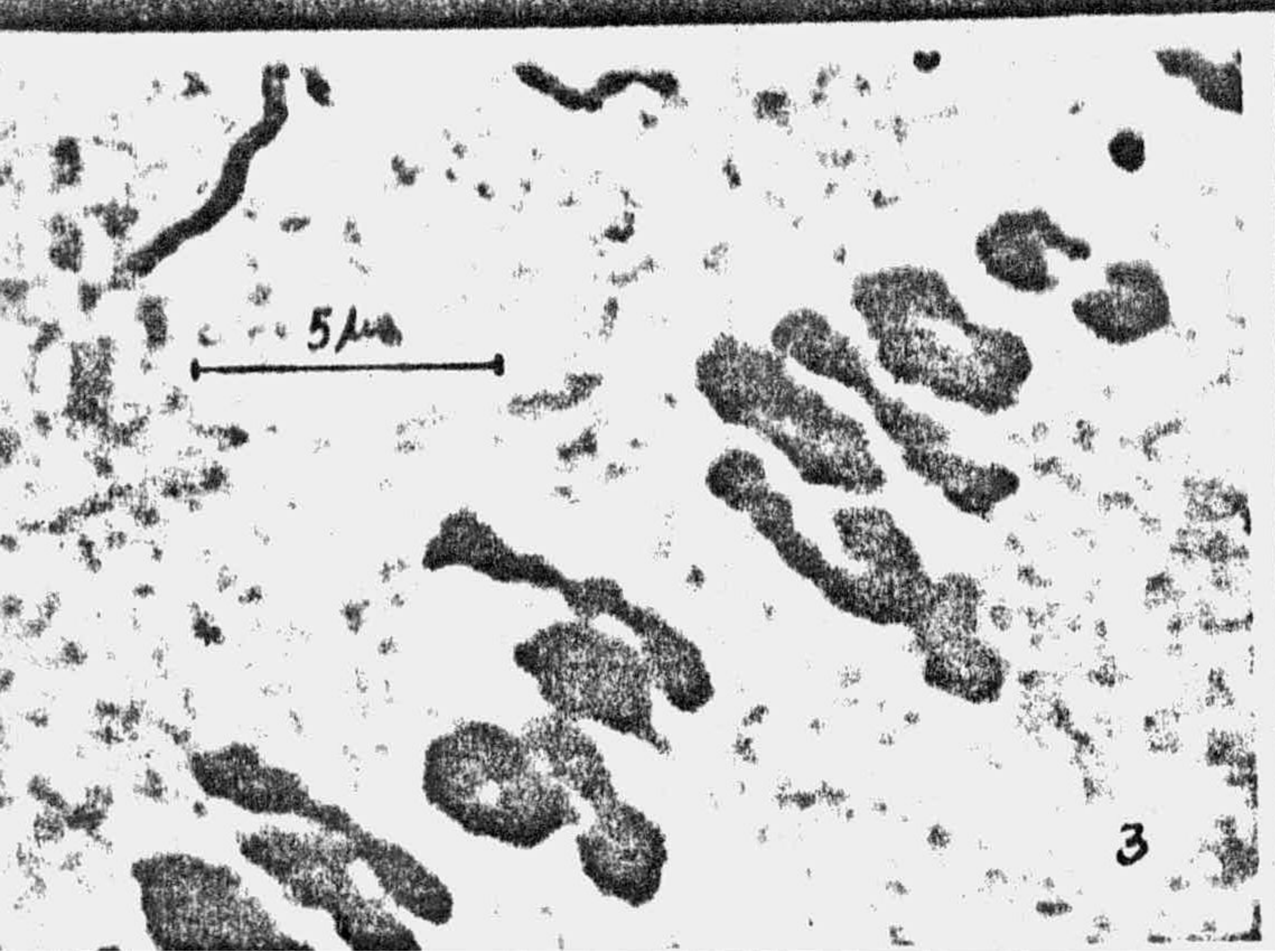
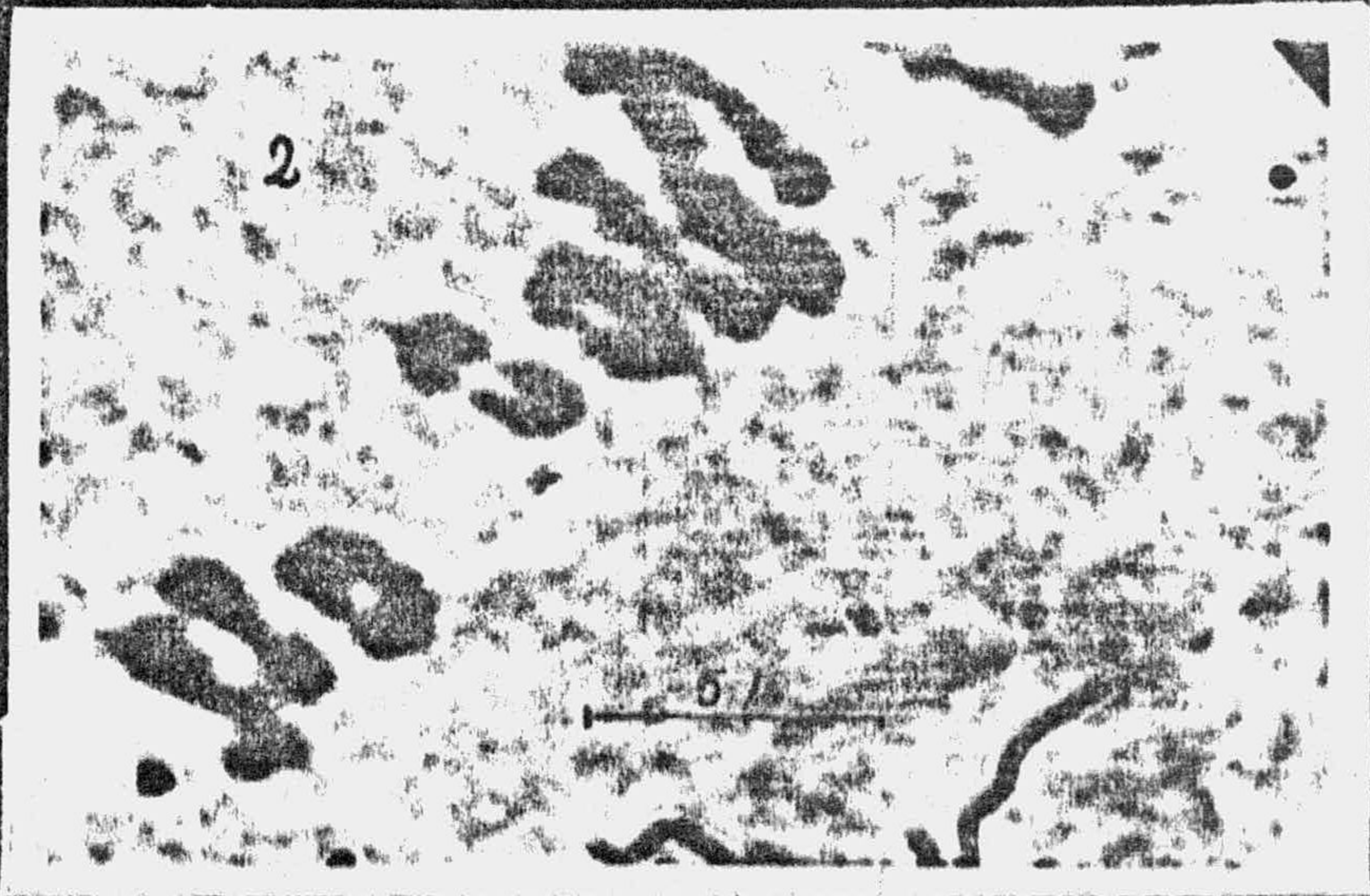


Fig. 1: Orobanche loricata Reichenb. (M-9): - Esquema reconstruido de M-1 con 19 II.

Fig. 2, 3, 4: Orobanche loricata Reichenb. (M-9): - Fotos parciales de la M-1 anterior.



LAMINA X



Fig. 1: *Orobanche rapum genistae* Thuill. ssp. *rapum genistae* (M-10): Diakinesis con 12 II + 1 III + 2 IV + 3 I ; un bivalente asociado al núcleo.

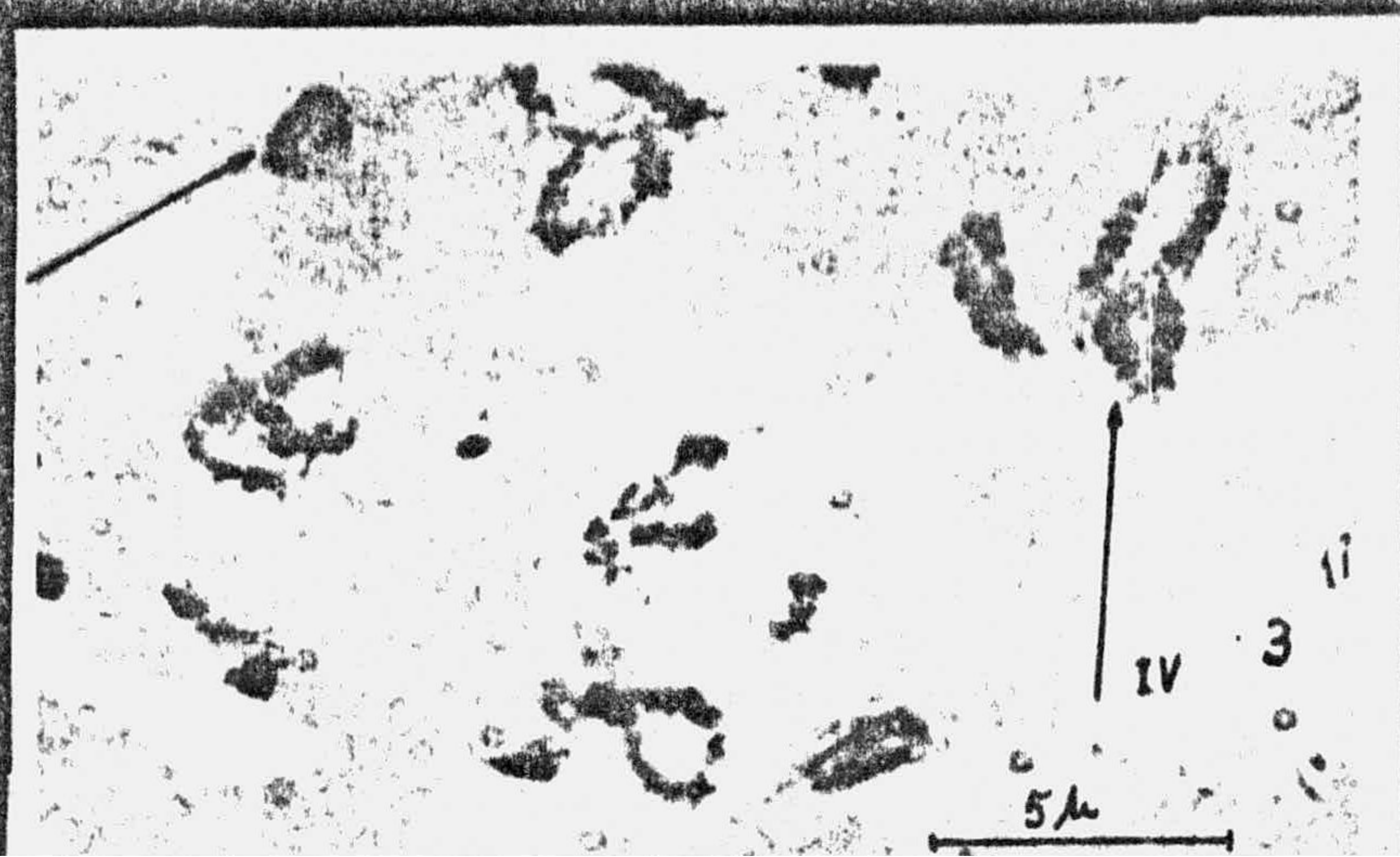
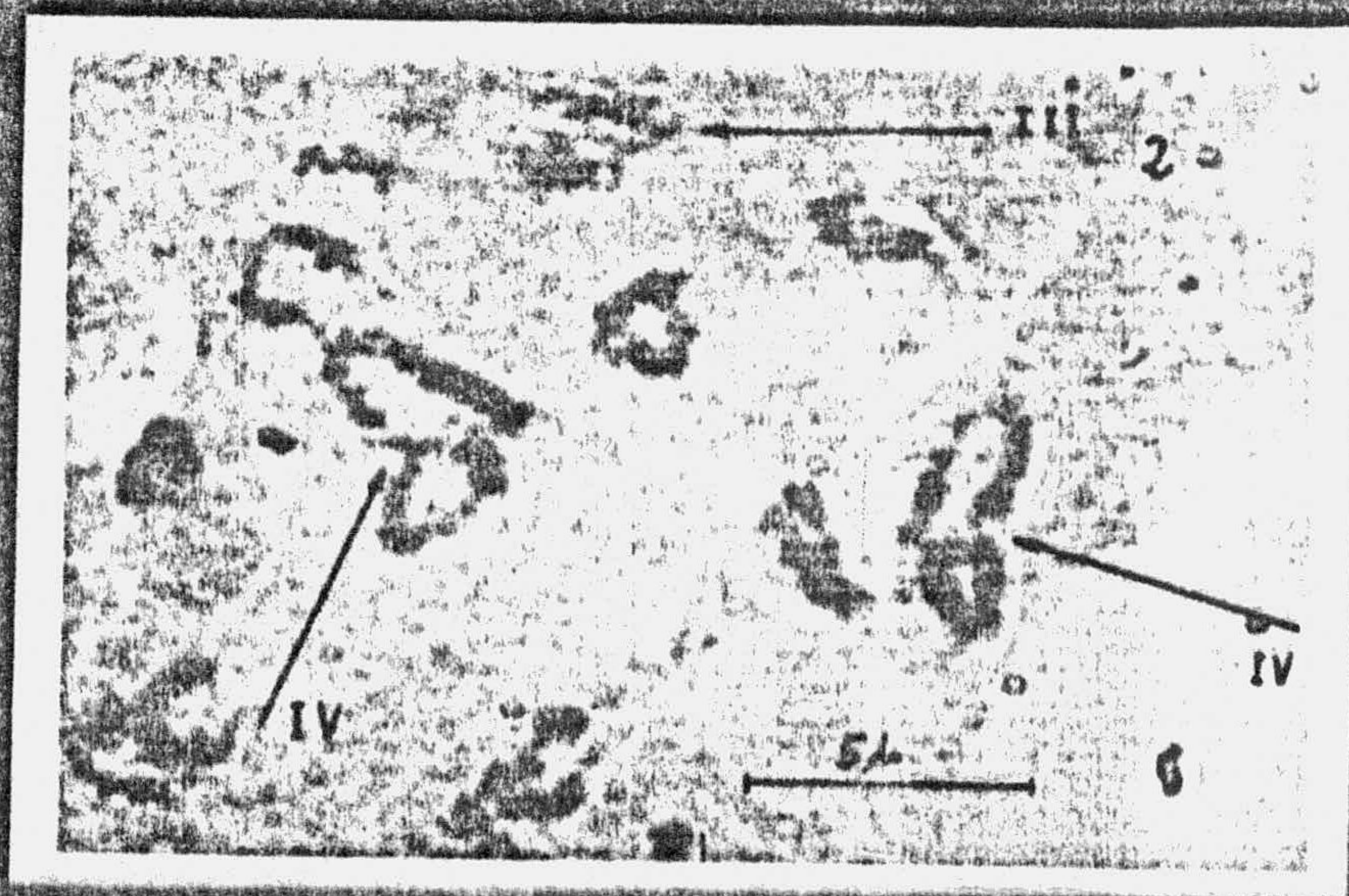


Fig. 2 y 3: *Orobanche rapum genistae* Thuill. ssp. *rapum genistae*. - (M-10): Fotos parciales de la diakinesis anterior. Detalle de las configuraciones presentes.

LAMINA XI

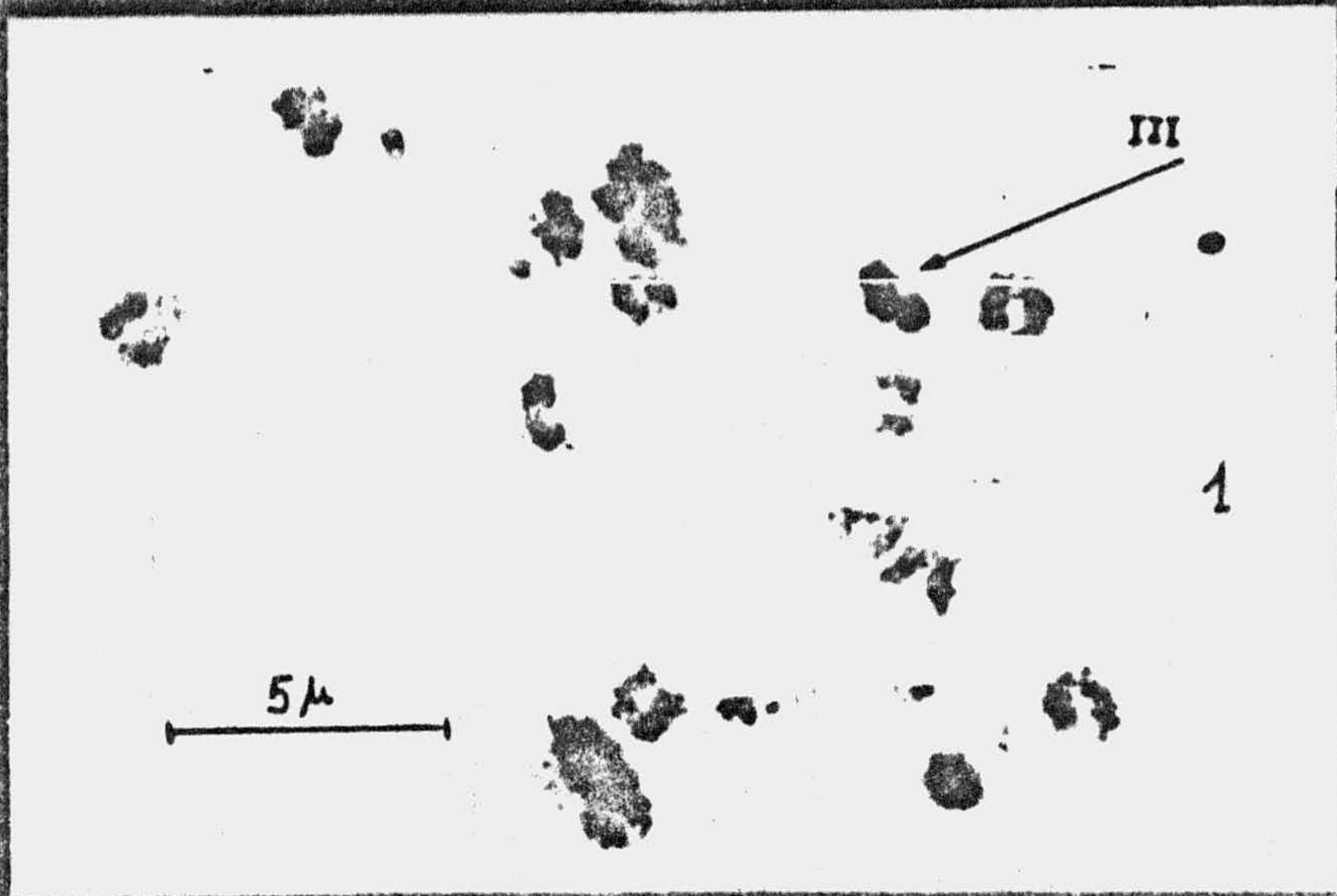


Fig. 1: *Orobanchae rapum genistae* Thullii, ssp. *rapum genistae* (M-10): Diakinesis con 17 II + 1 III + 1 I.

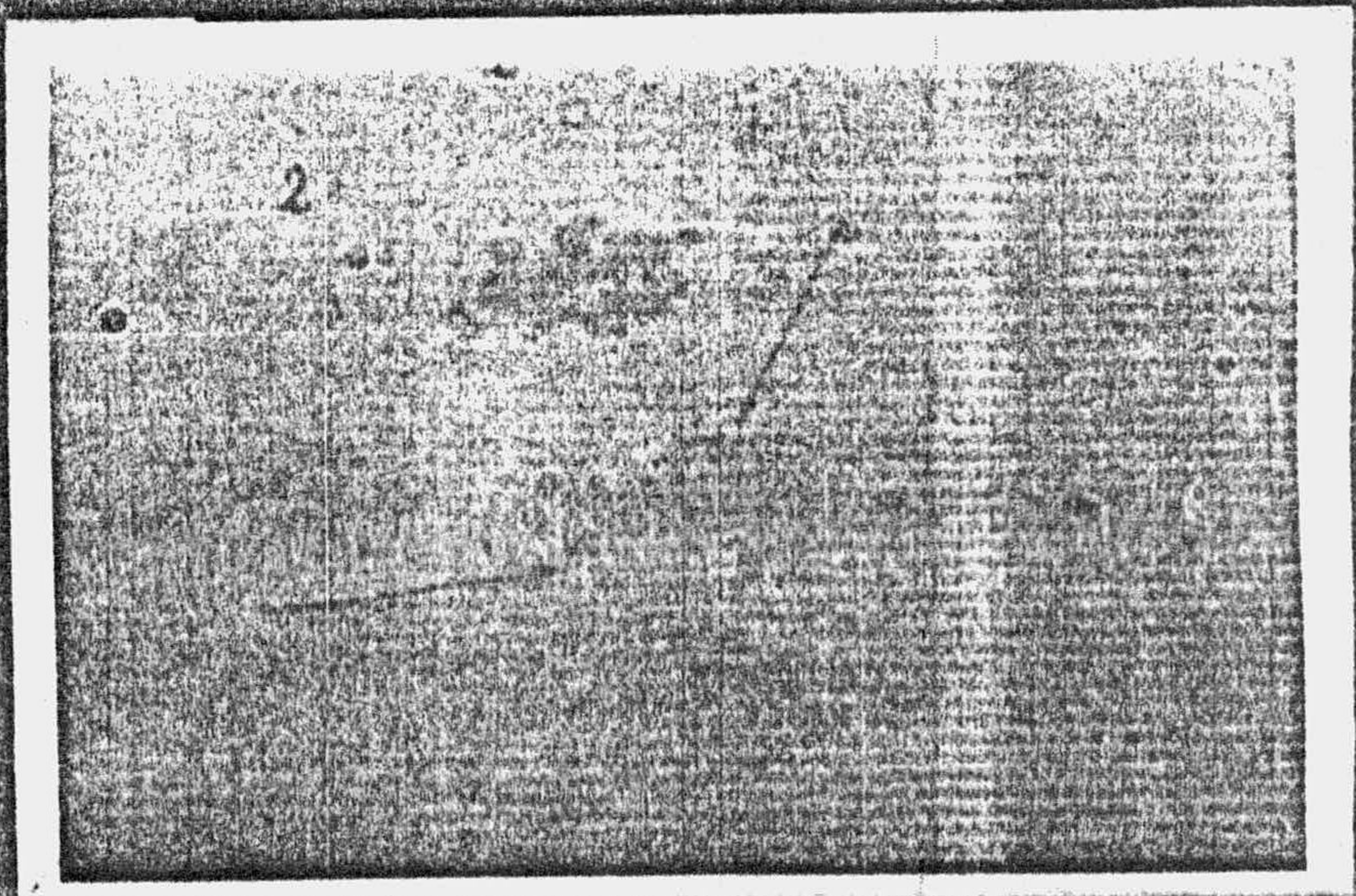


Fig. 2: *Orobanchae rapum genistae* Thullii, ssp. *rapum genistae*. (M-10): - Anafase I con retardatarios.

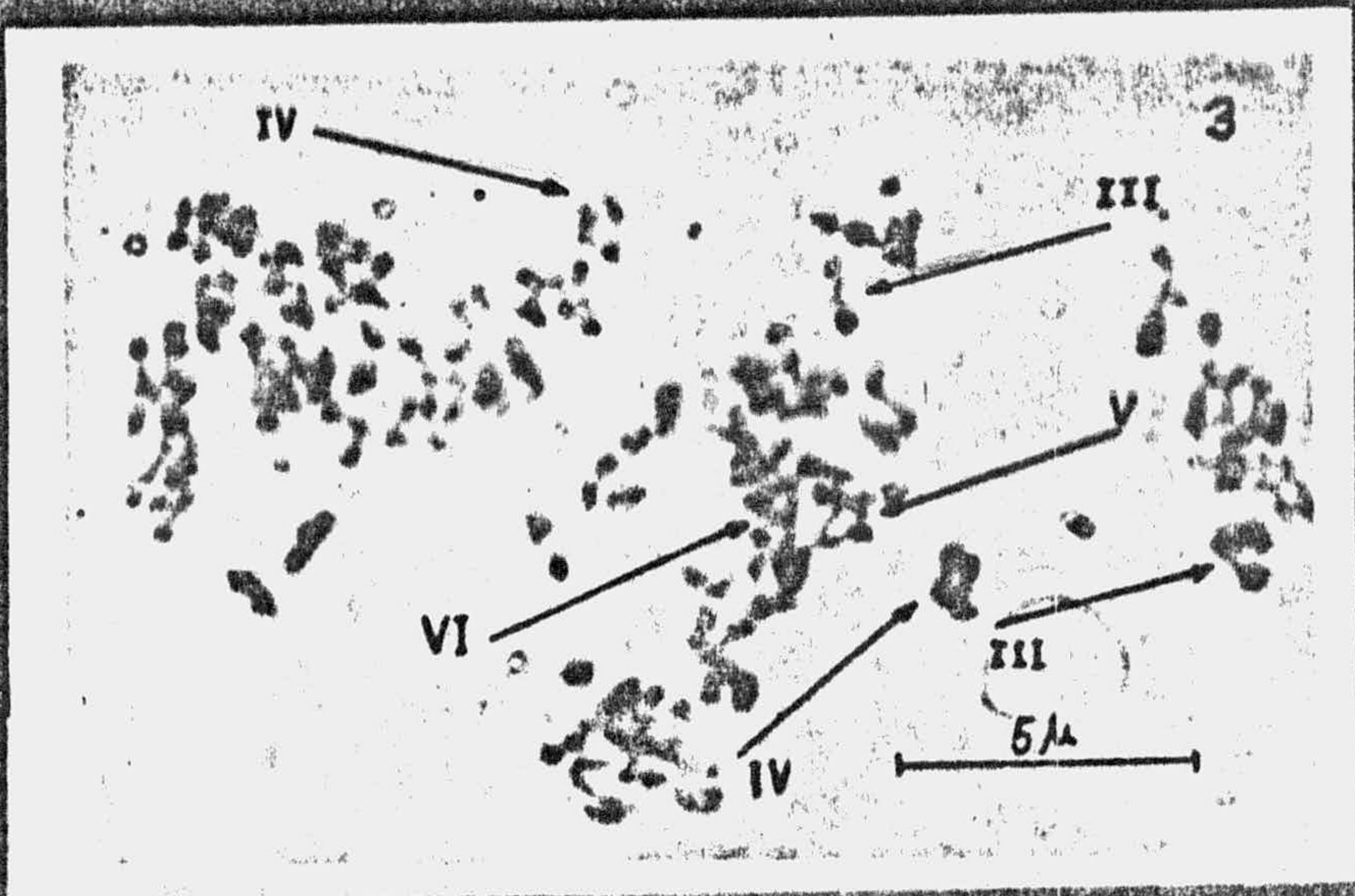


Fig. 3: *Orobanchae rapum genistae* Thullii, ssp. *rapum genistae*. (M-10): - M-I con un número cromosómico aproximado de 114.

LAMINA XII

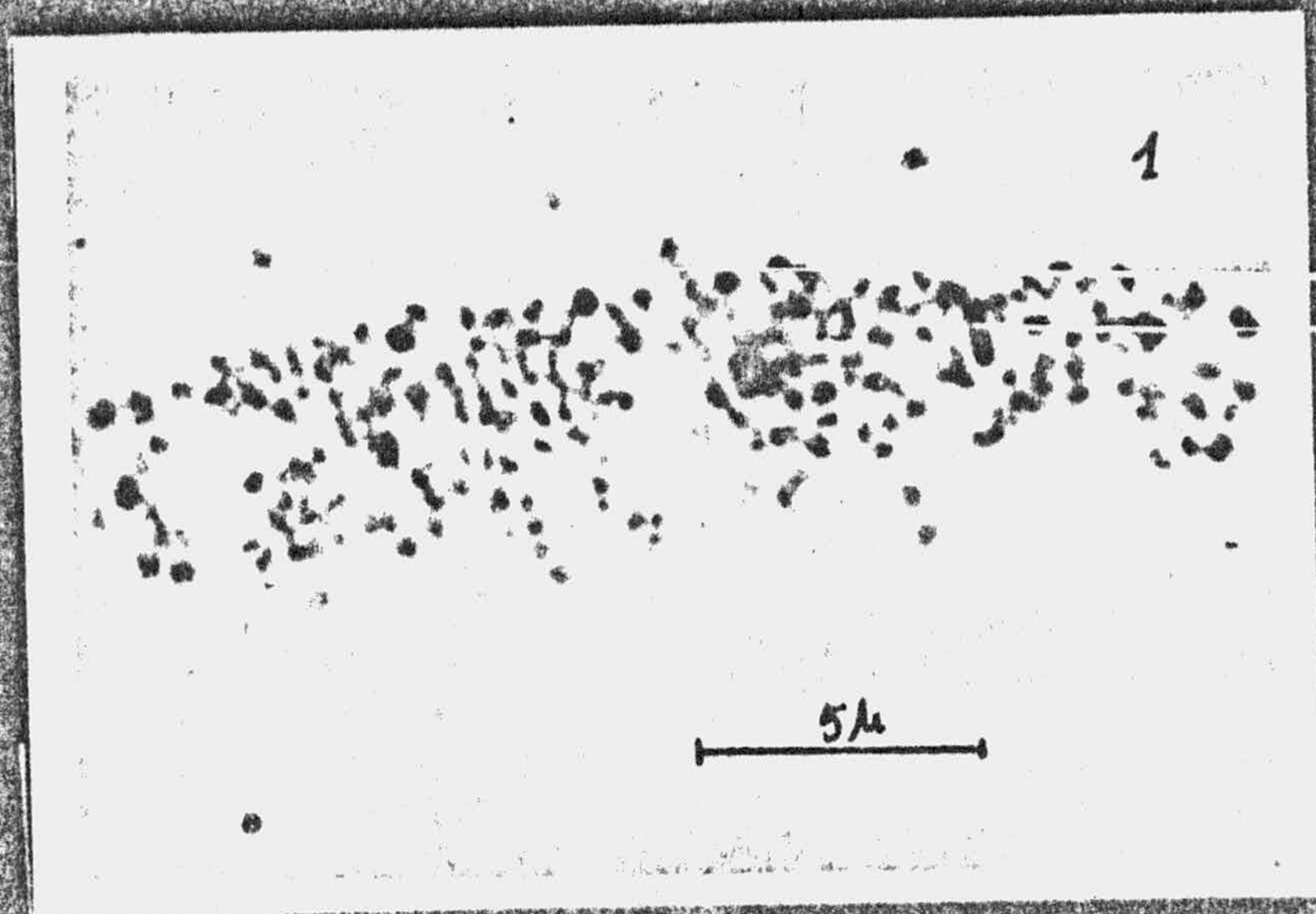


Fig. 1y2: *Orobanche rapum genistae* Thuill. ssp. *rapum genistae* (M-10): M-1 con un número cromosómico aproximado de 114. Univalentes y numerosas configuraciones multivalentes.

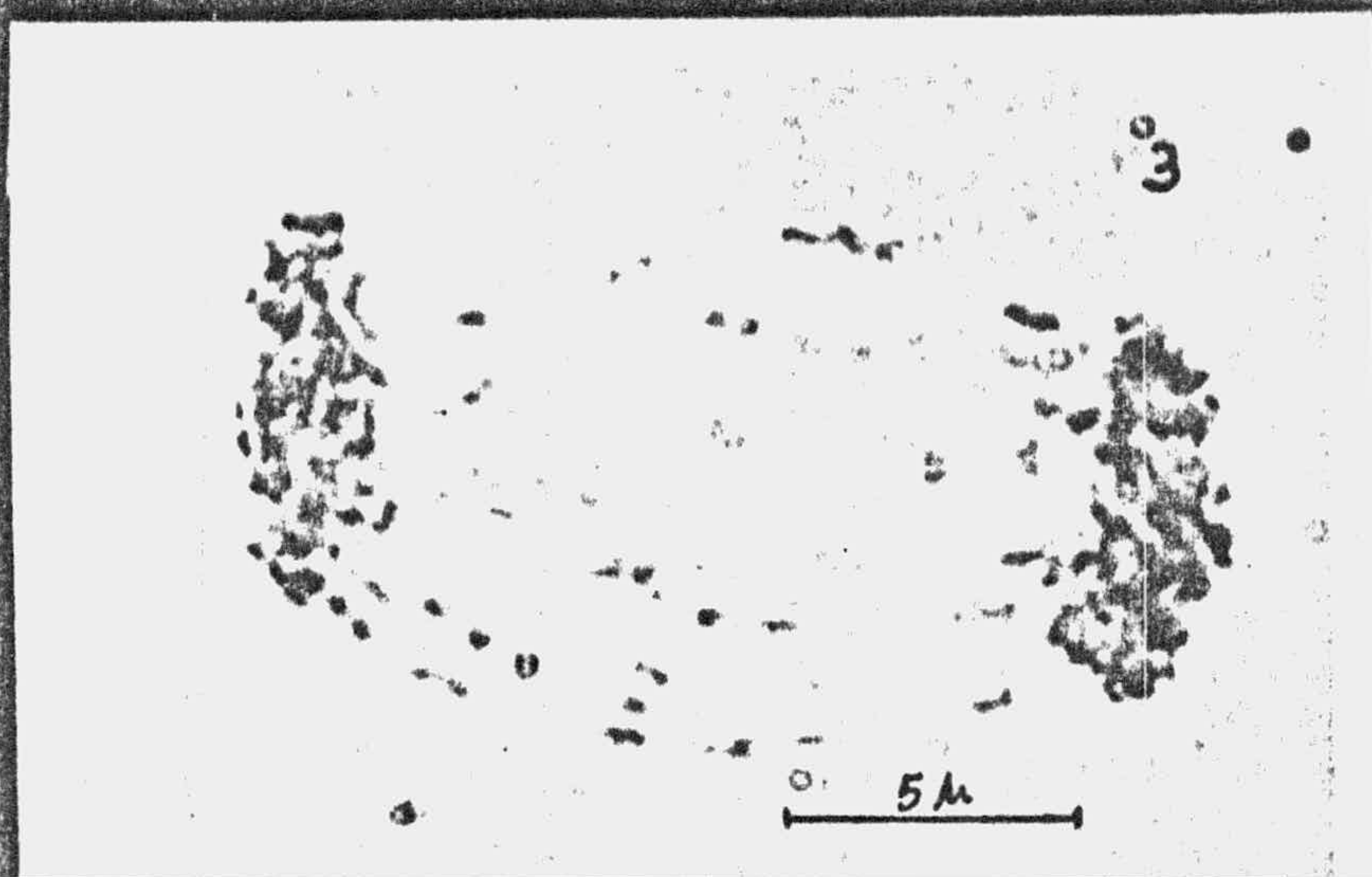


Fig. 3: *Orobanche rapum genistae* Thuill. ssp. *rapum genistae*. (M-10): Anafase I con numerosos retardatarios.

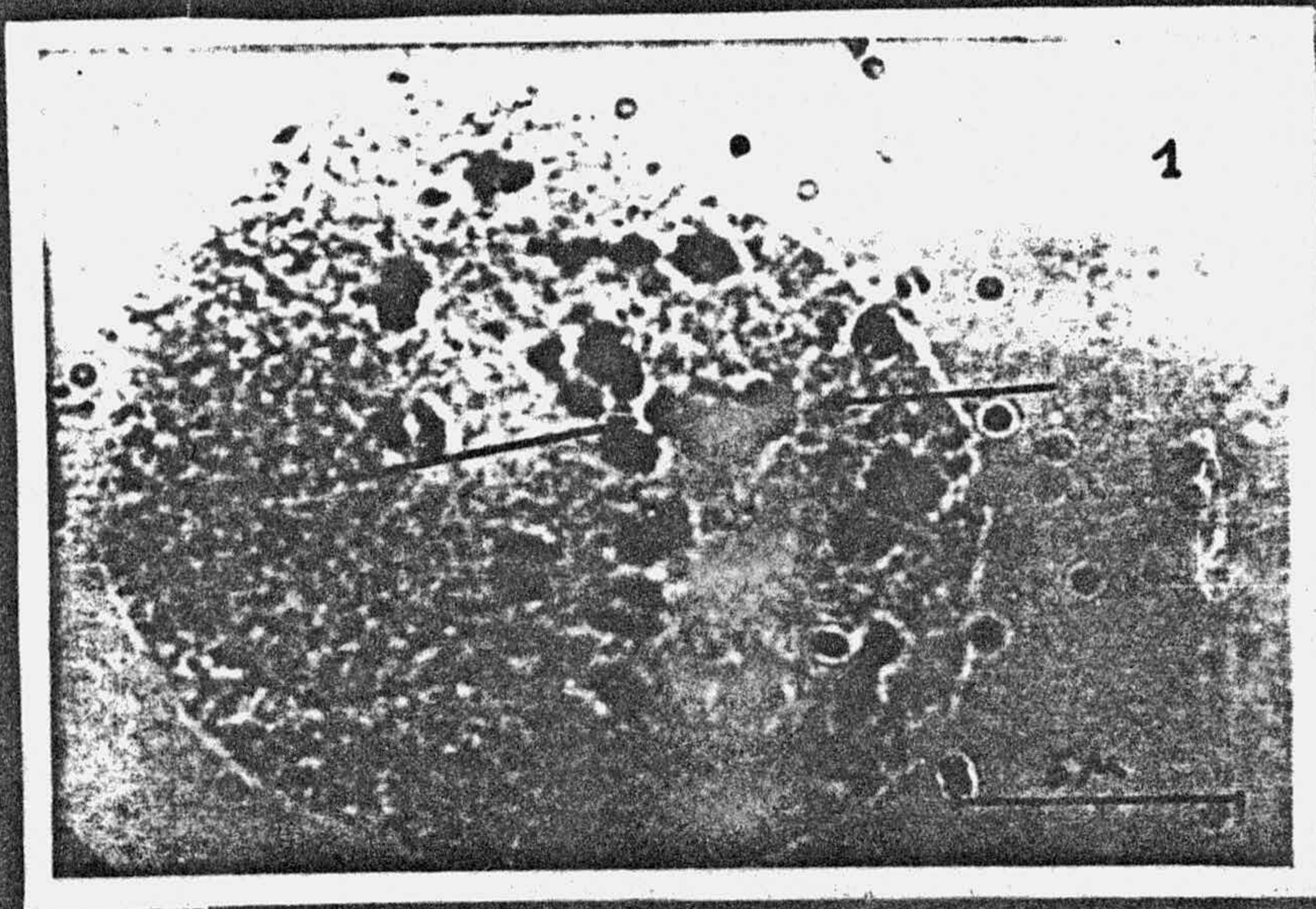


Fig. 1: *Orobanche rapumgenistae* Thuill. ssp. *ben-thamii* (Timb. Lagr.) (M-31) :Diacufnesis con 19 II; 2 bivalentes asociados al-nucléolo.

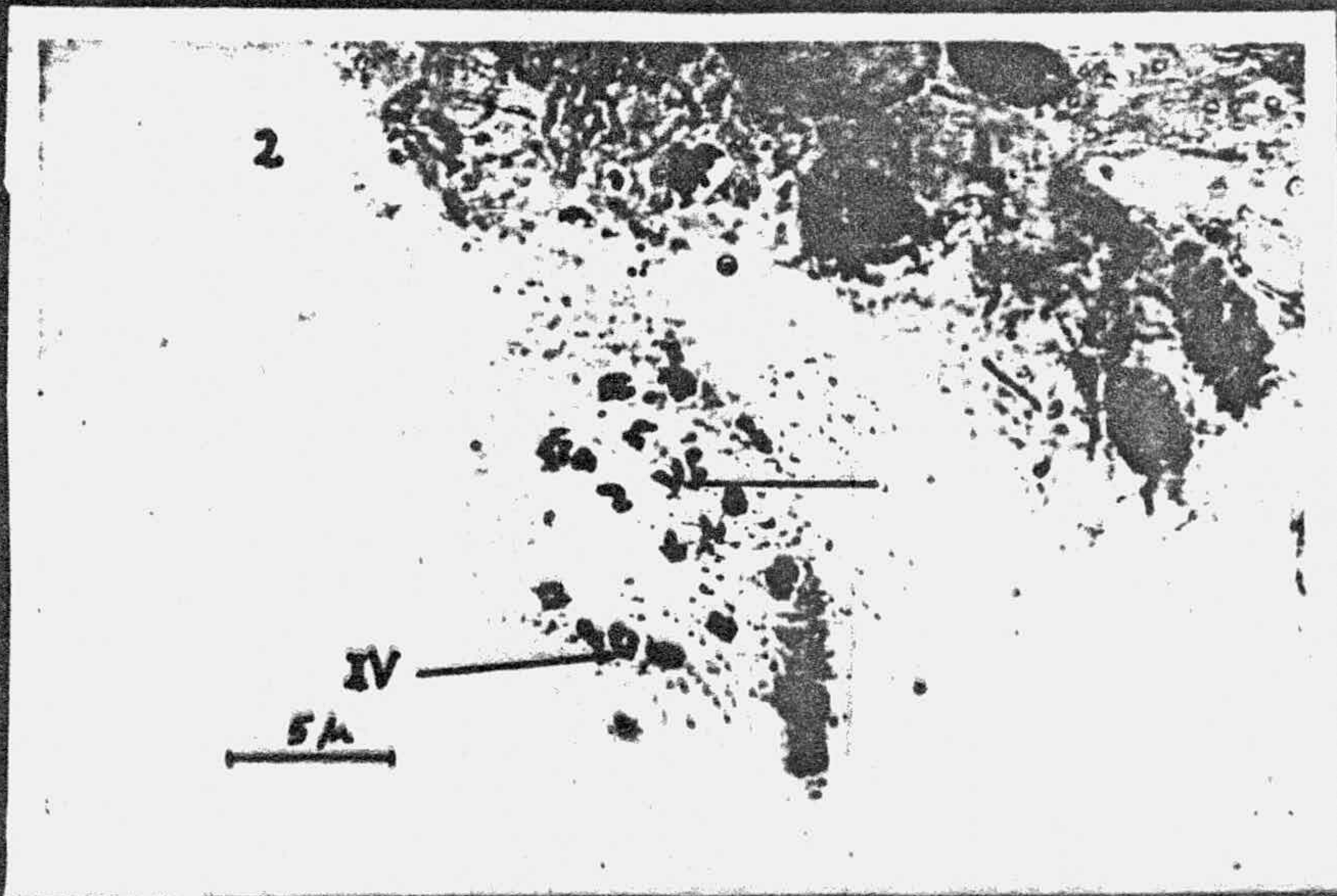


Fig. 2: *Orobanche rapumgenistae* Thuill. ssp. *ben-tamii* (Timb. Lagr.) (M-32) :Diacufnesis con 17 II + 1 IV; un bivalente asocia-do al nucléolo.

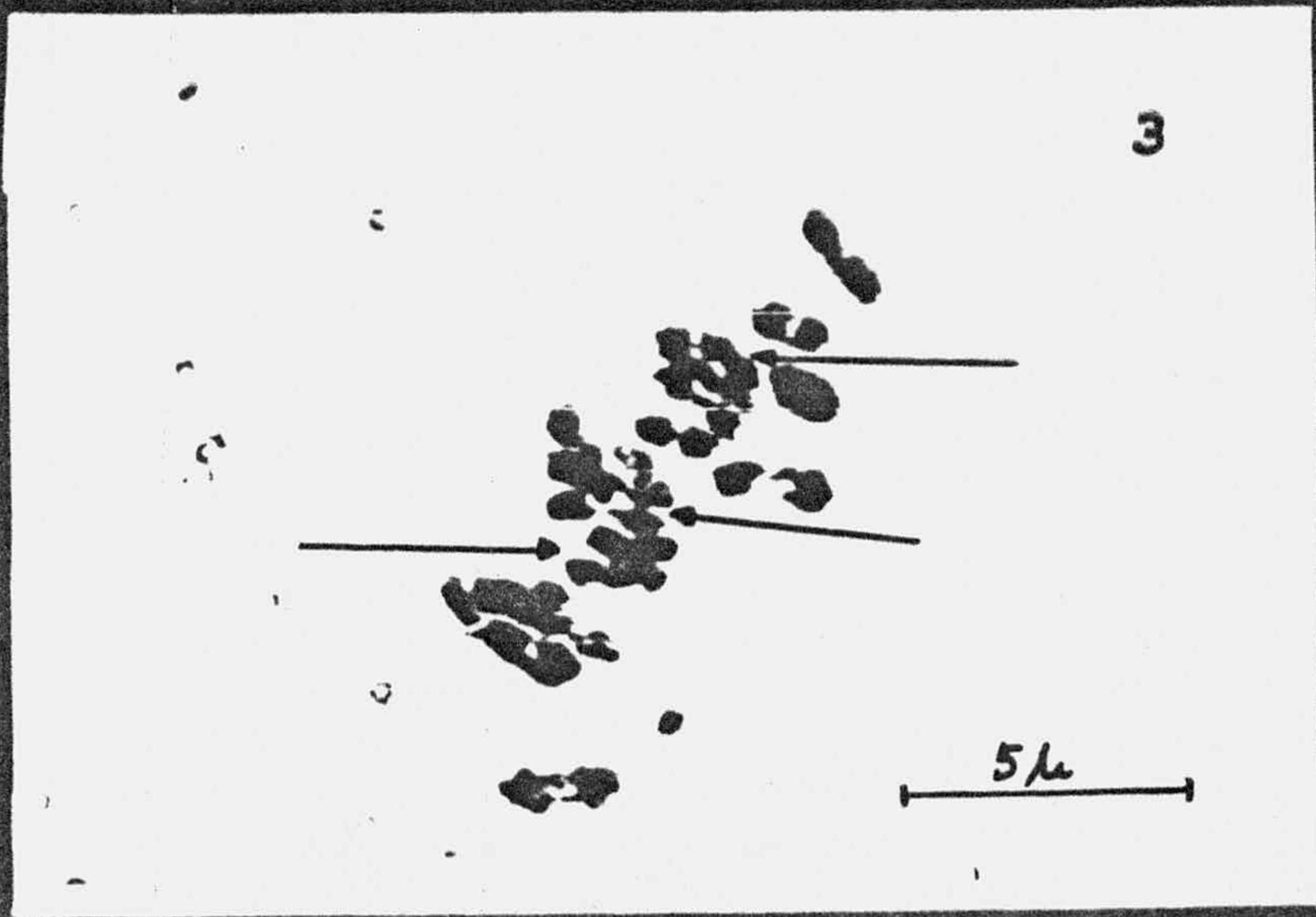


Fig. 3: *Orobanche rapumgenistae* Thuill. ssp. *ben-thamii*. (Timb. Lagr.) (M-32) :M-I con 19 II . Asociaciones secundarias entre bivalen-tes.

LAMINA XIV

Fig. 1: *Orobanche latisquama* (F. W. Schultz.). (M-15): Dibujo interpretativo de la Fig. 2

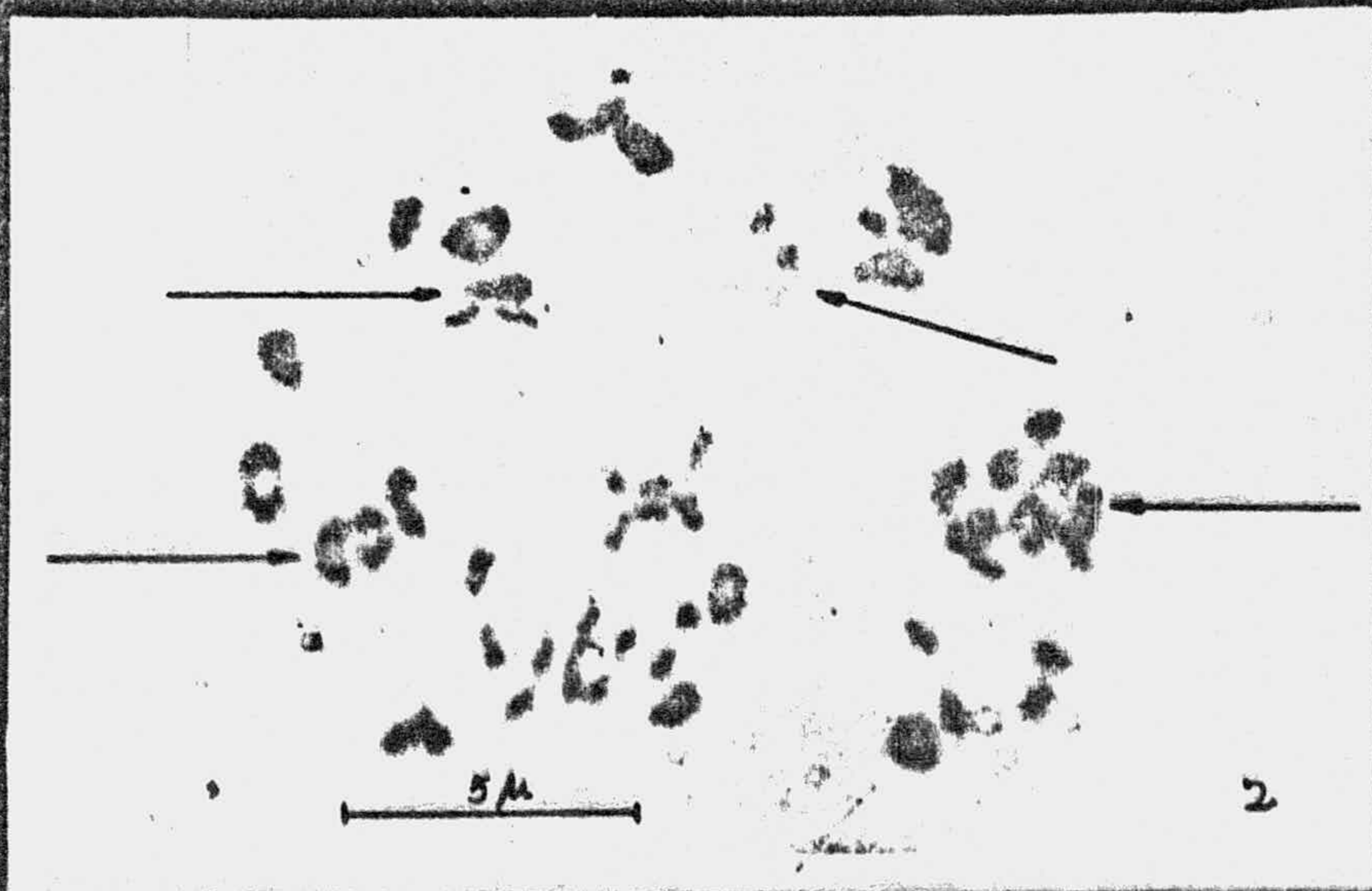
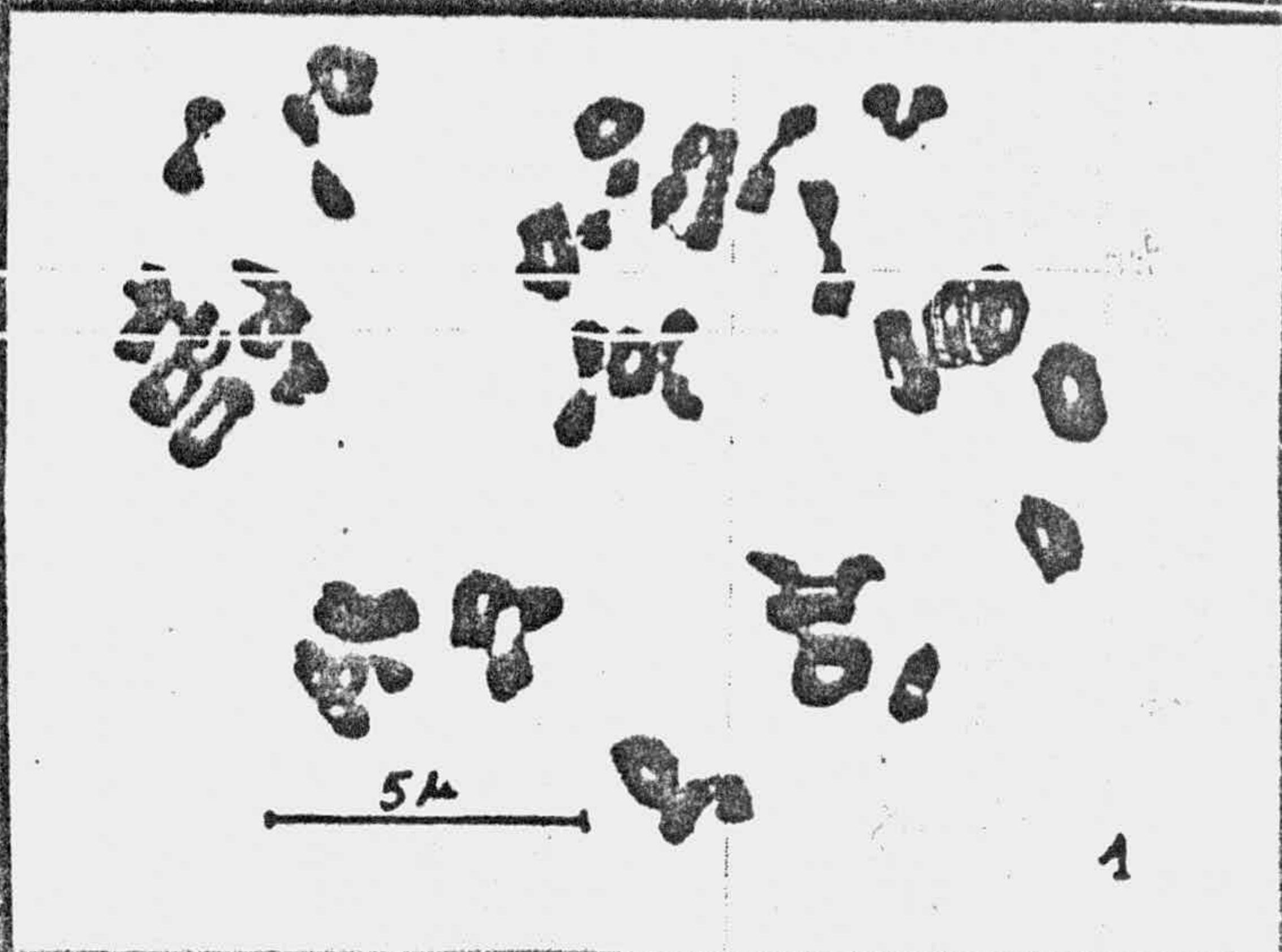


Fig. 2: *Orobanche latisquama* (F. W. Schultz.). (M-15): M-I con 38 II. - Asociaciones secundarias entre bivalentes.

Fig. 3: *Orobanche latisquama* (F. W. Schultz.). (M-15): Diaquinesis con 34 II' + 2 IV; cuatro bivalentes asociados al nucléolo.



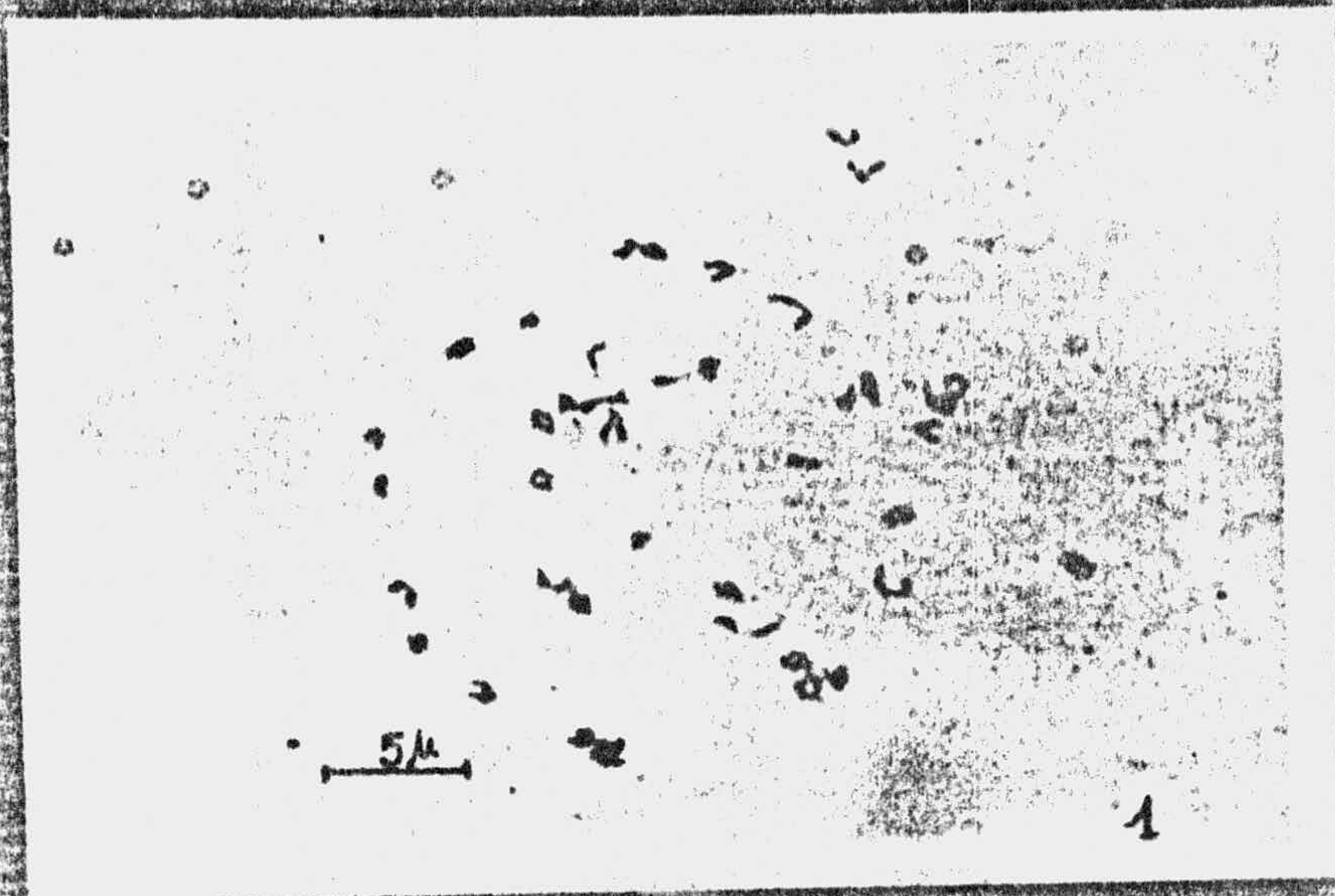


Fig. 1: *Orobanche latisquama* (F. W. Schultz.). (M-21): Diakinesis con 38 II.

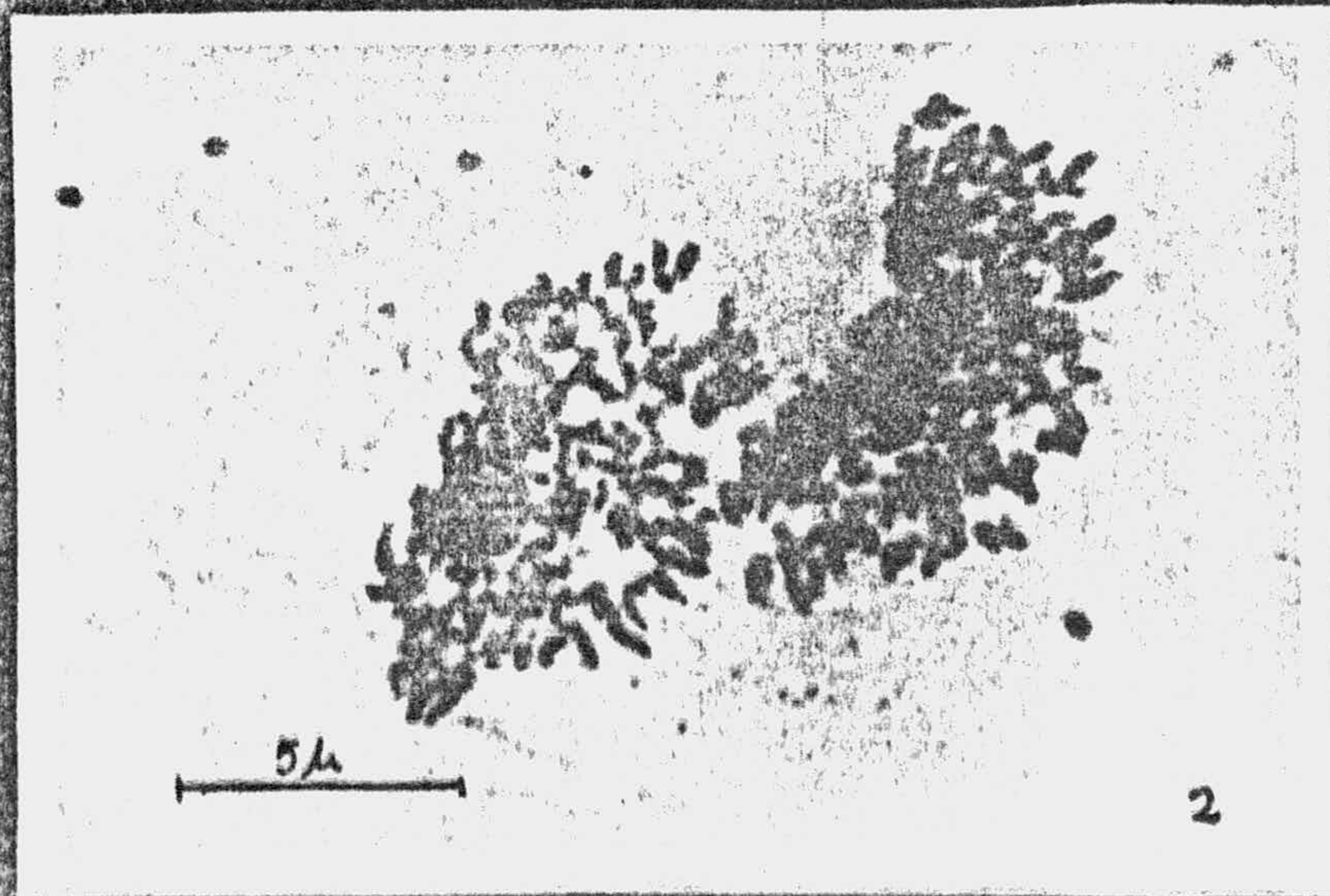


Fig. 2: *Orobanche latisquama* (F. W. Schultz.). (M-20): célula endoploide del tejido esporogénico.

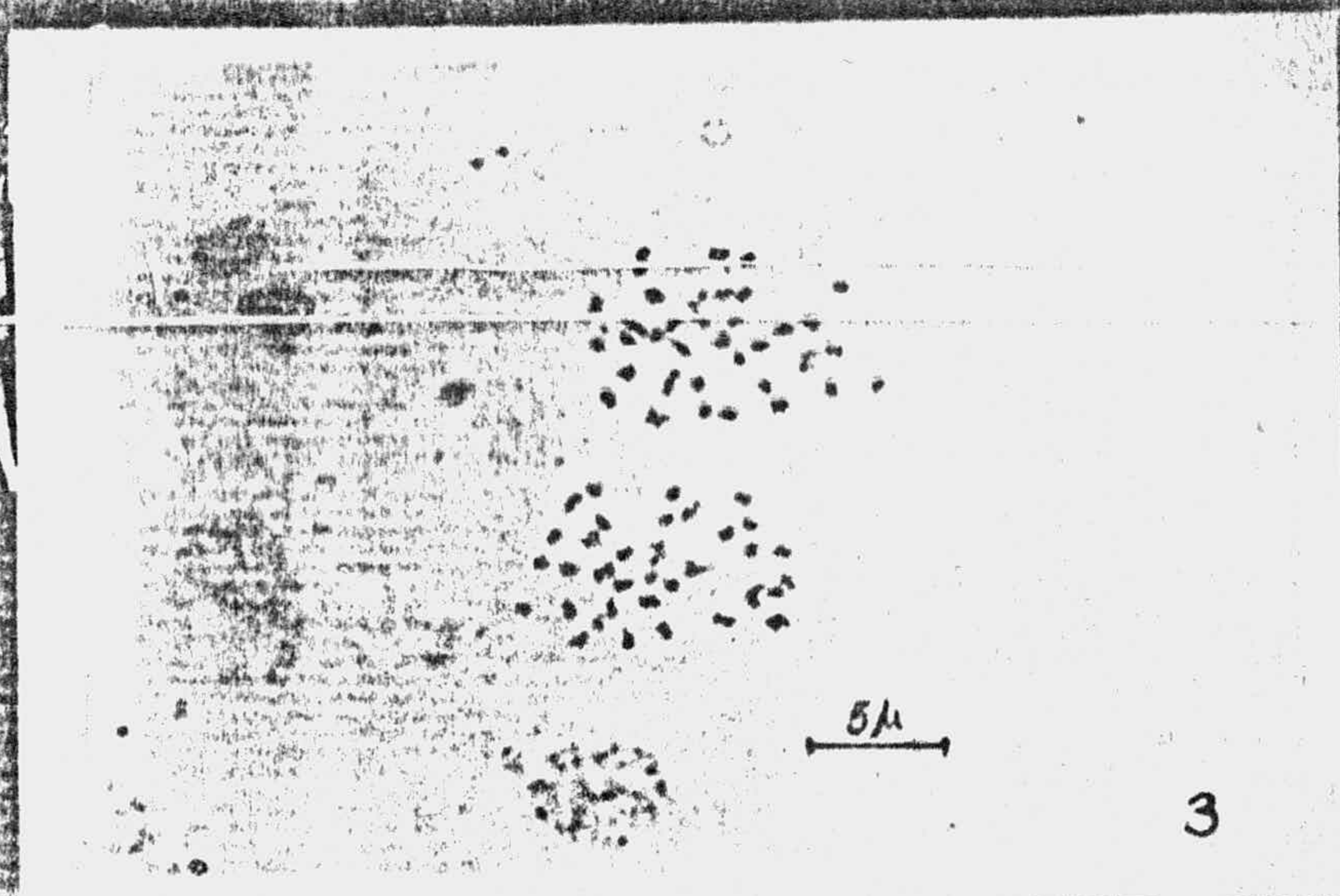


Fig. 3: *Orobanche latisquama* (F. W. Schultz.). (M-20): Anafase I con 37 cromosomas en un polo y 39 cromosomas en el otro polo.

LAMINA XVI

Fig. 1: Orobanche latisquama (F. W. Schultz.).
(M-20): M-I con 33 II +
2 IV + 3 I.

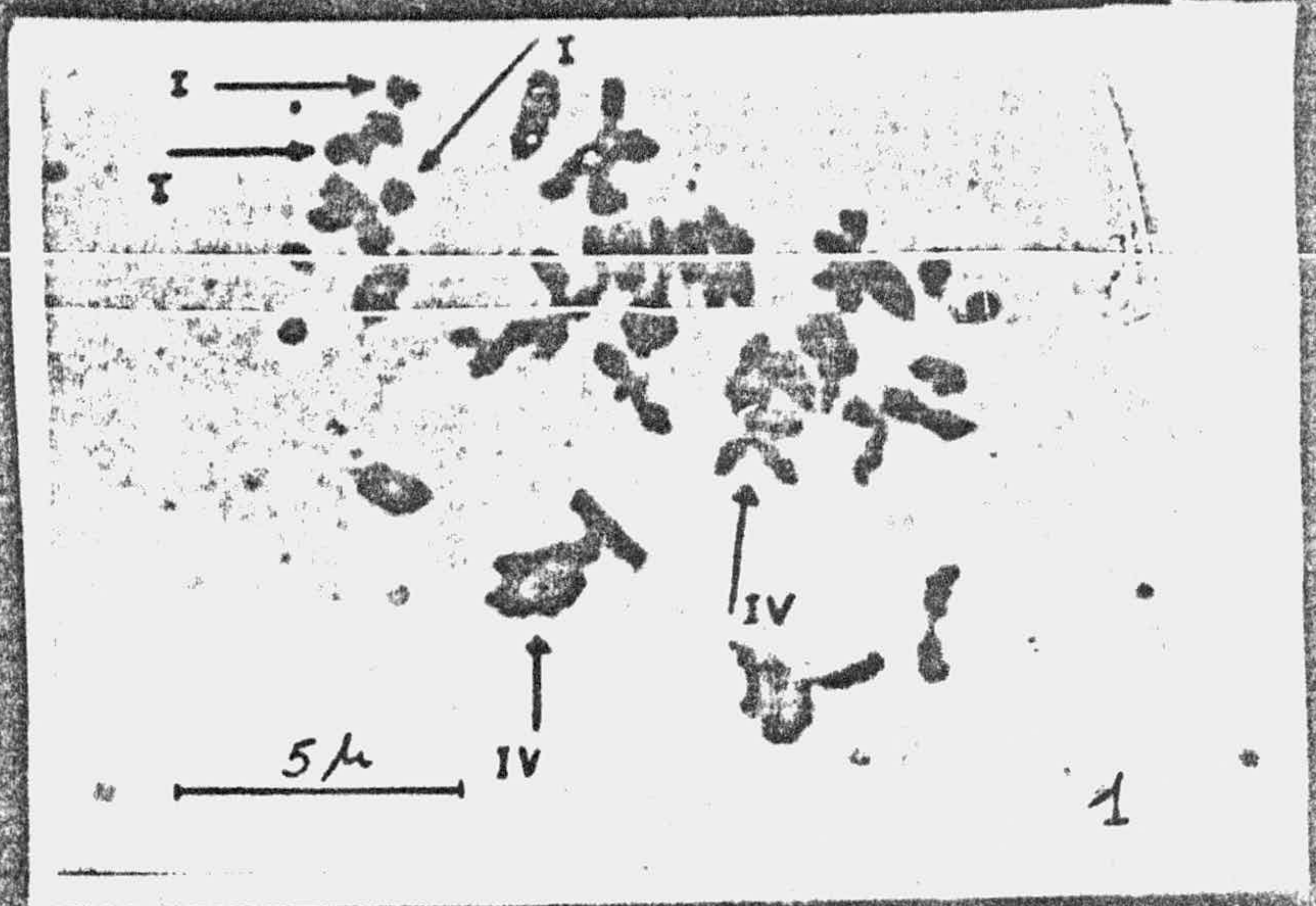


Fig. 2: Orobanche latisquama (F. W. Schultz.).
(M-20): Dibujo interpretativo de la Fig. 1.



Fig. 3: Orobanche latisquama (F. W. Schultz.).
(M-20): Dibujo interpretativo de la Fig. 4.

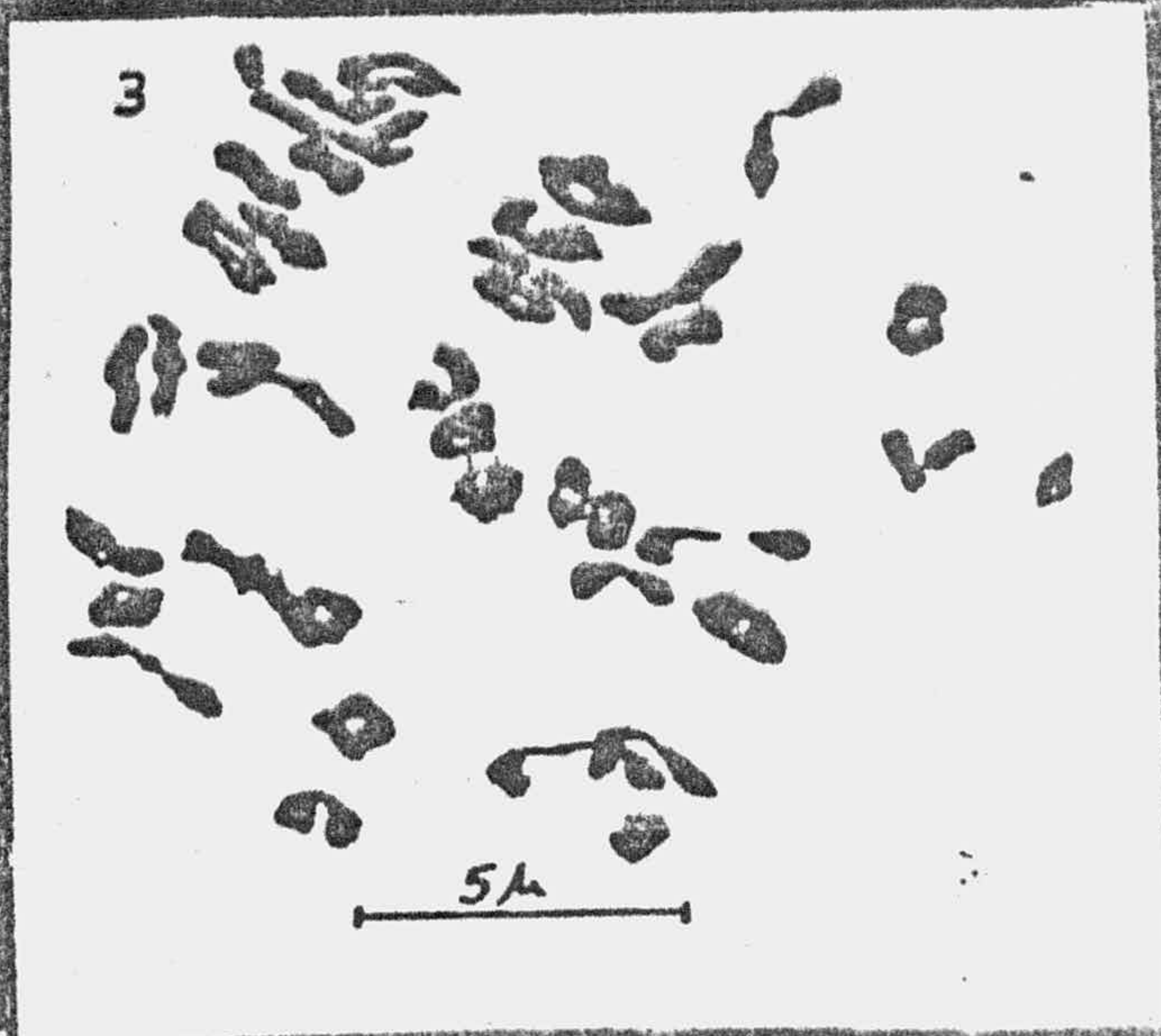


Fig. 4: Orobanche latisquama (F. W. Schultz.).
(M-20): M-I con 37 II +
1 III + 4 I.



LAMINA XVII

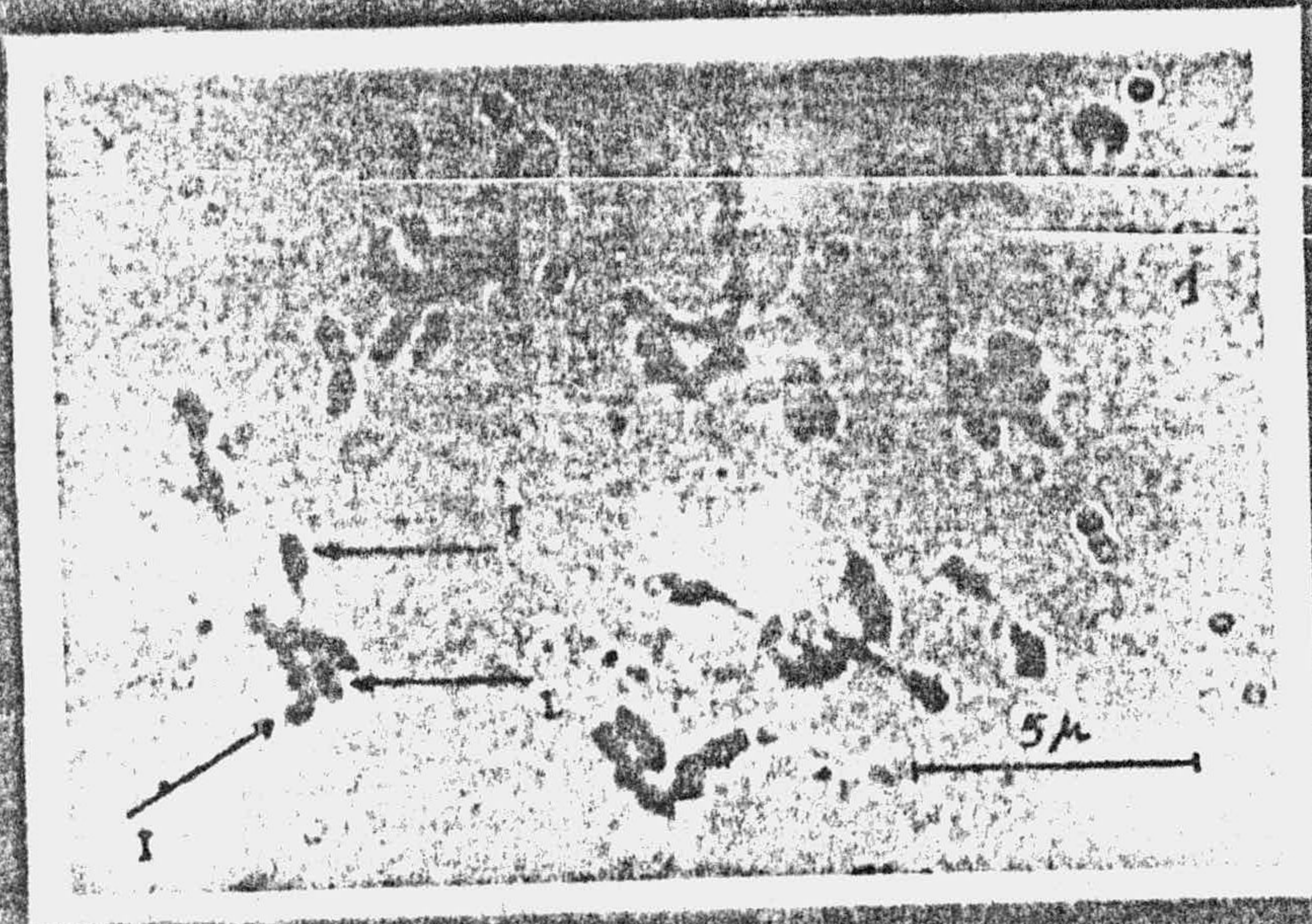


Fig. 1: Orobanche latisquama (F. W. Schultz.).
(M-20): M-I con 39 II + 3I.

Fig. 2: Orobanche latisquama (F. W. Schultz.).
(M-20): Dibujo interpretativo de la Fig. 1.



Fig. 3: Orobanche minor Sm. (M-17): Principios de Anafase I (n=19).

LAMINA XVIII

Fig. 1: *Orobanche minor*
Sm. (M-17): M-I con 19 II



Fig. 2: *Orobanche foetida*
Poiret. (M-23): M-I con -
32 II + 3 IV.

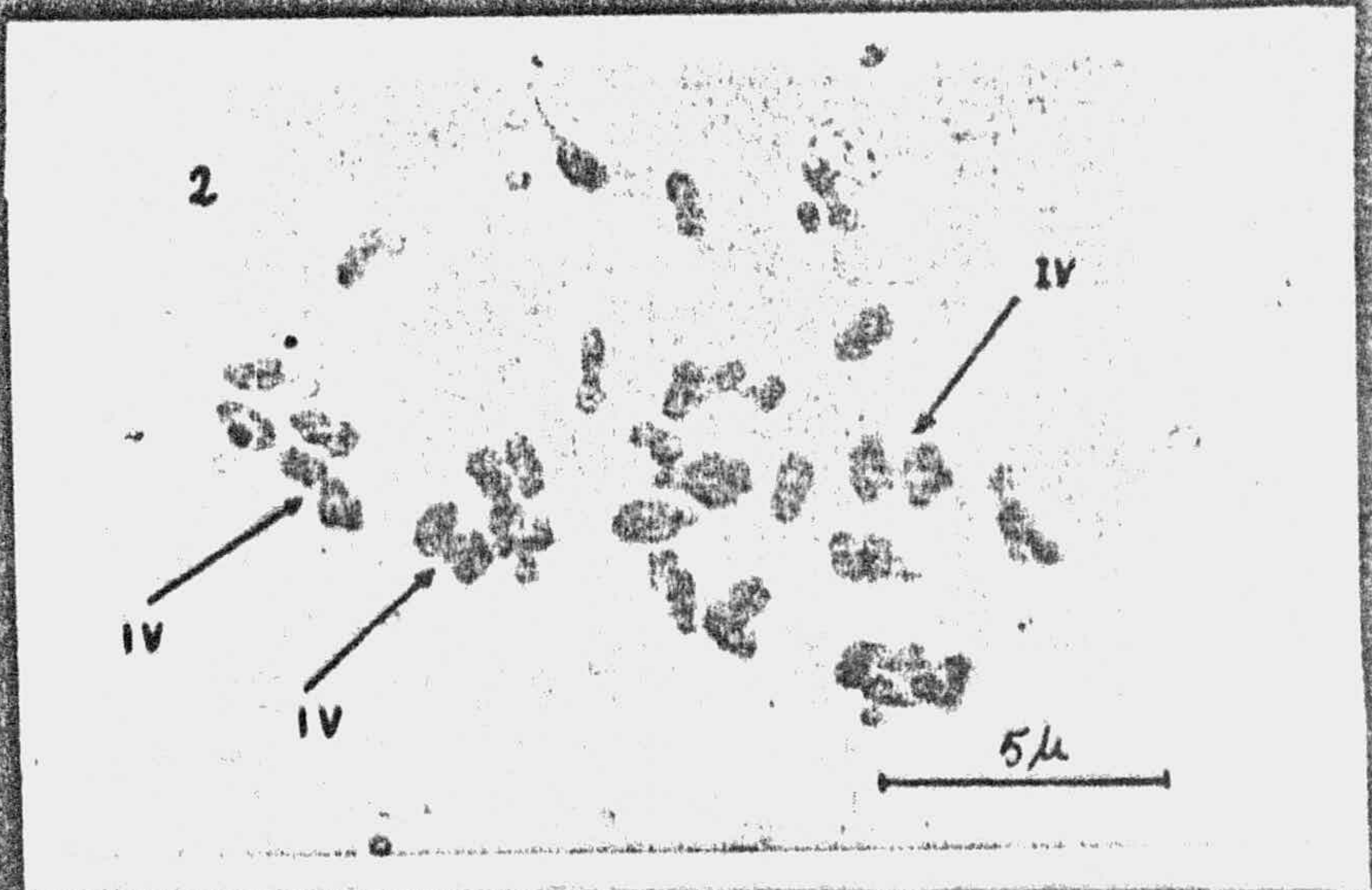
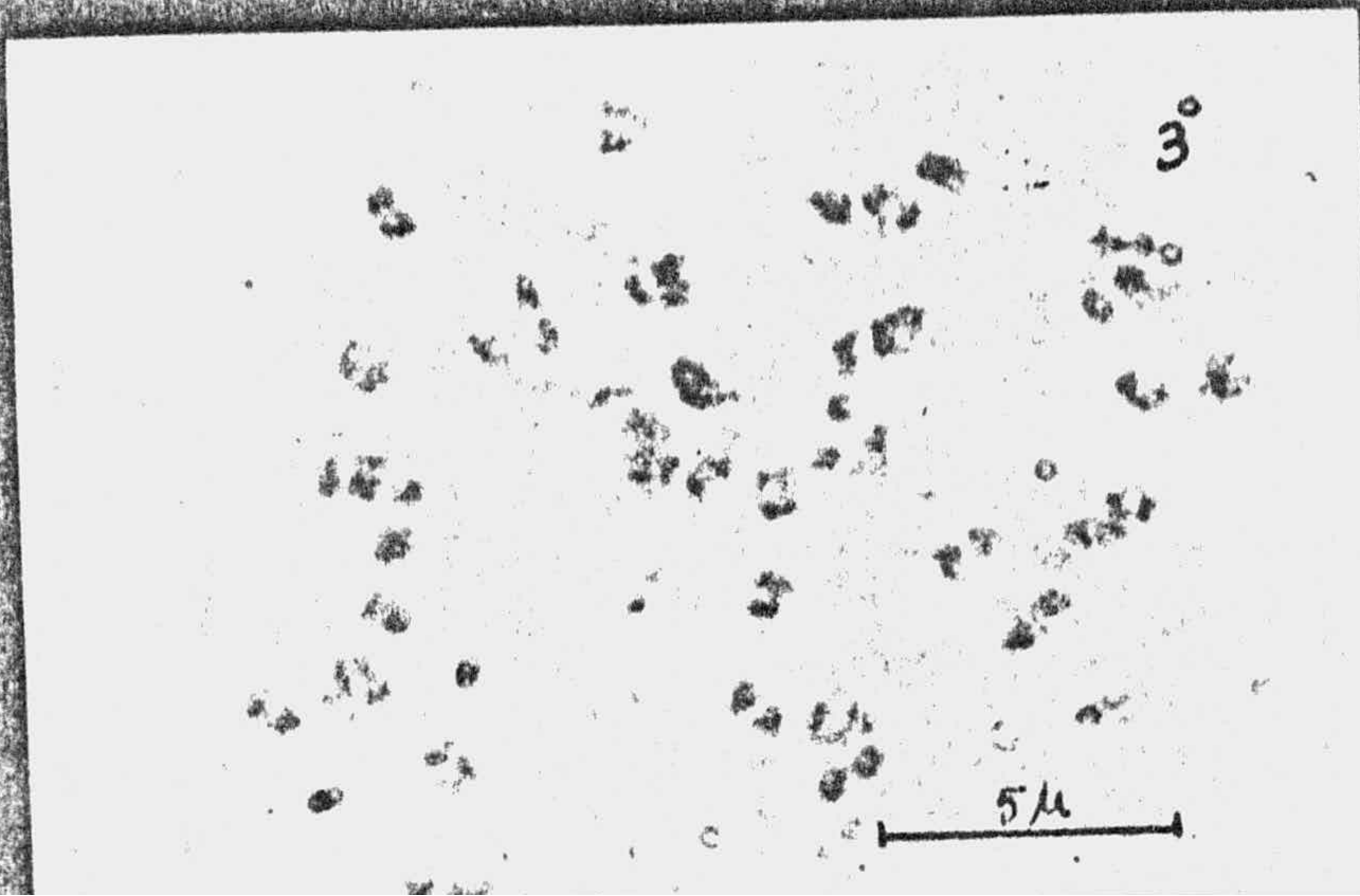


Fig. 3: *Orobanche foetida*
Poiret. (M-22): Diaquifnesis
con 38 II.



LAMINA XIX

Fig. 1: *Orobanche hederæ* Duby (M-24): Diaquinesis con un bivalente asociado al nucléolo. n=19.

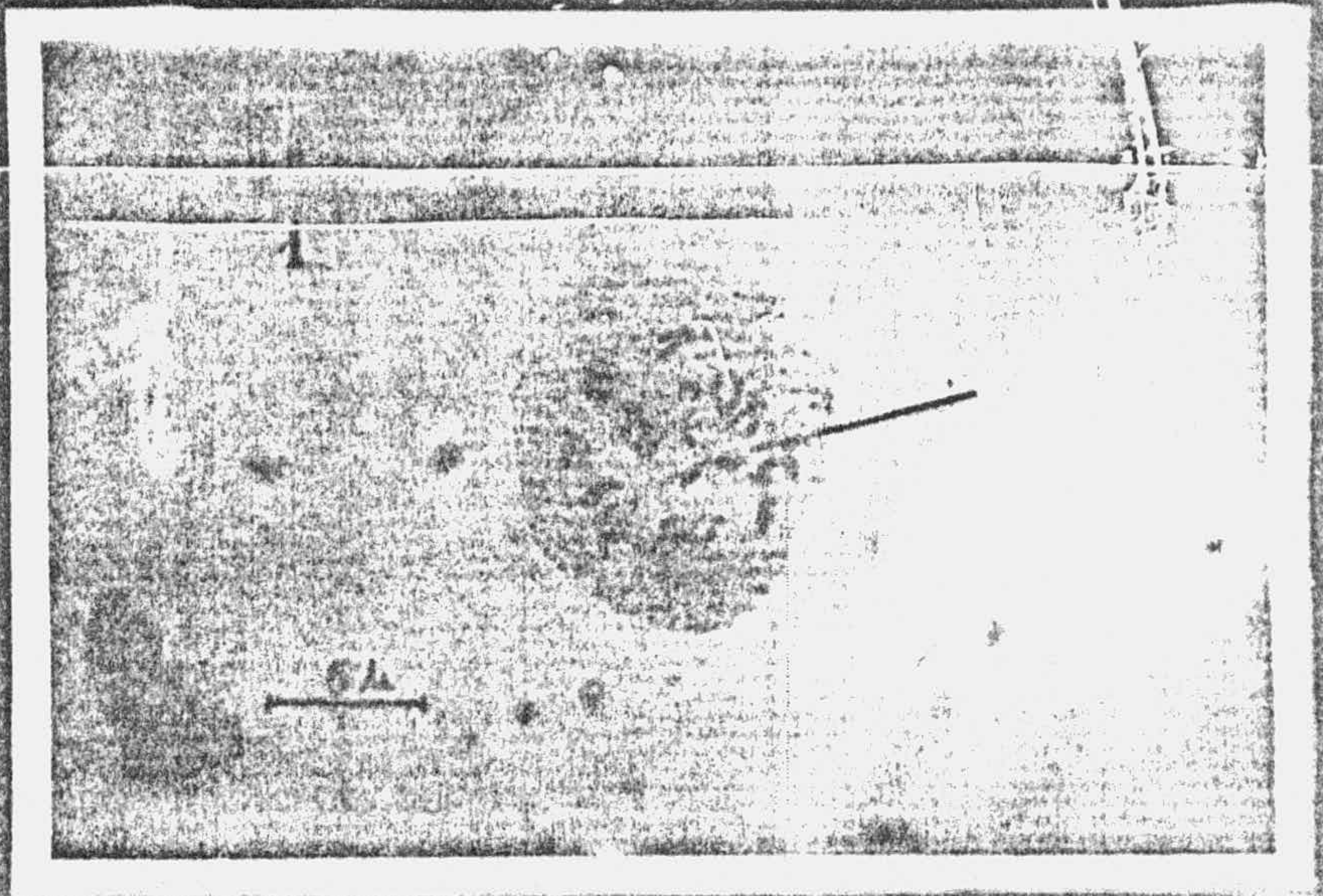
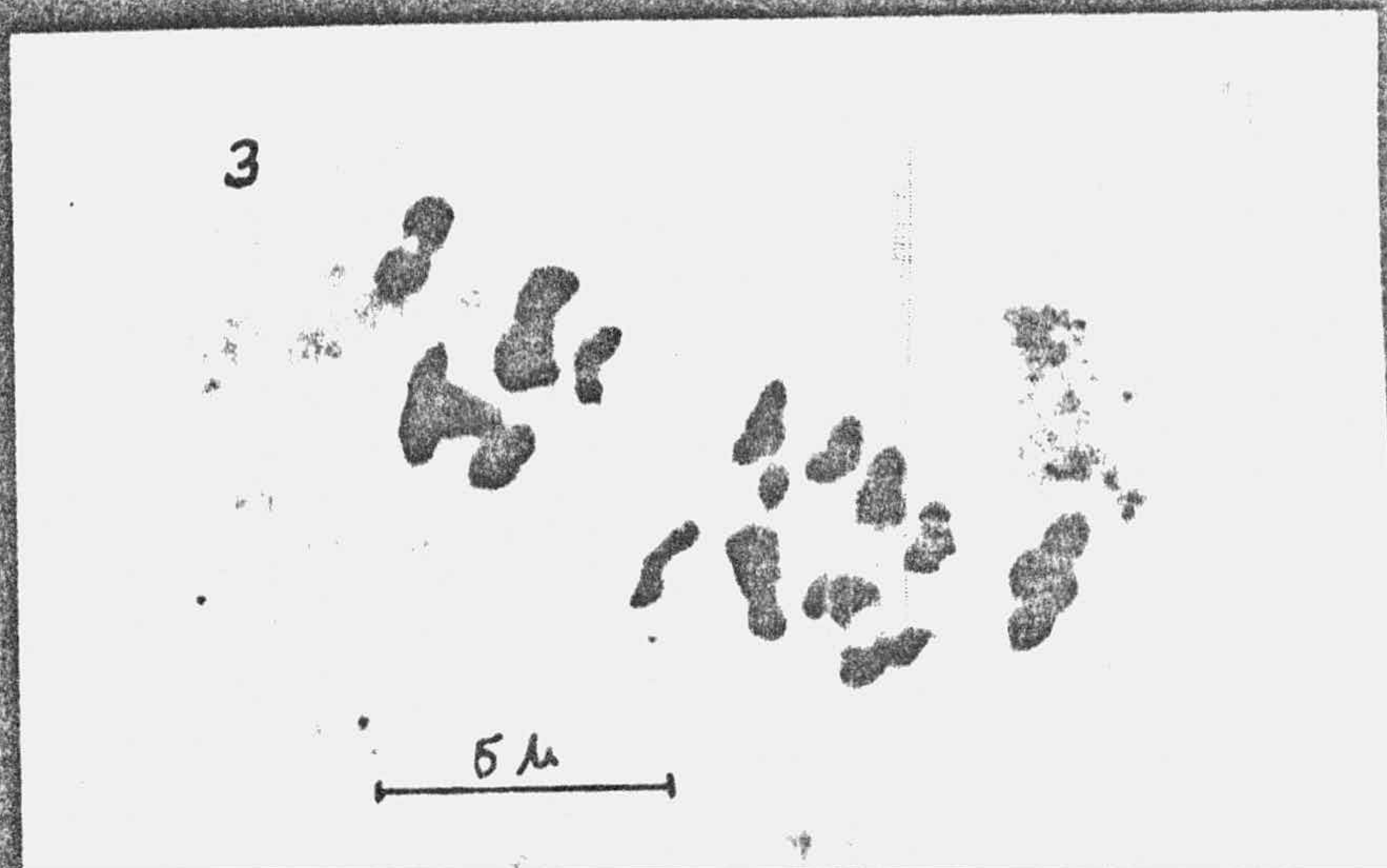


Fig. 2 y 3 : *Orobanche hederæ* Duby. (M-24): Diversas placas de M-I con 19 II.



LAMINA XX

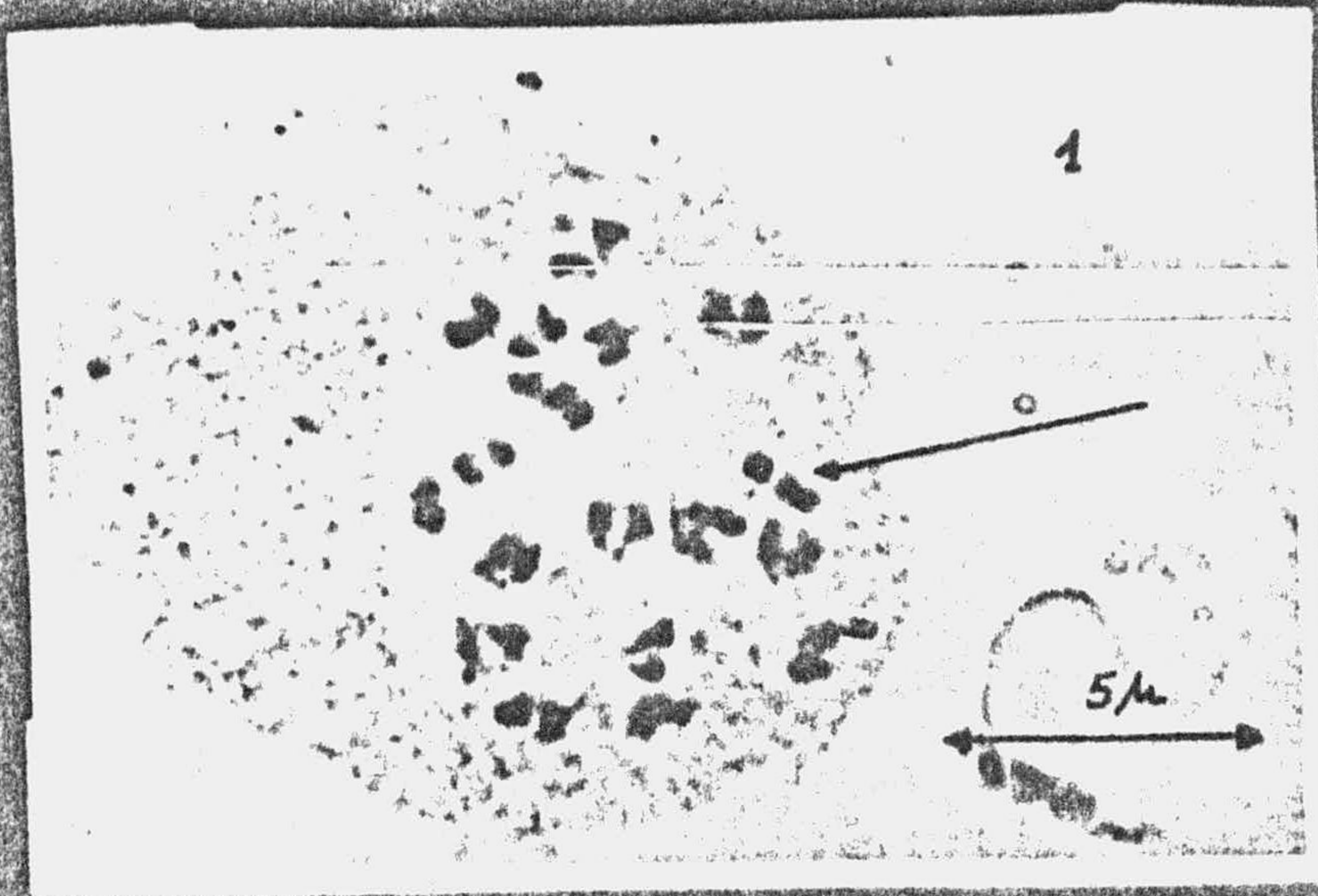
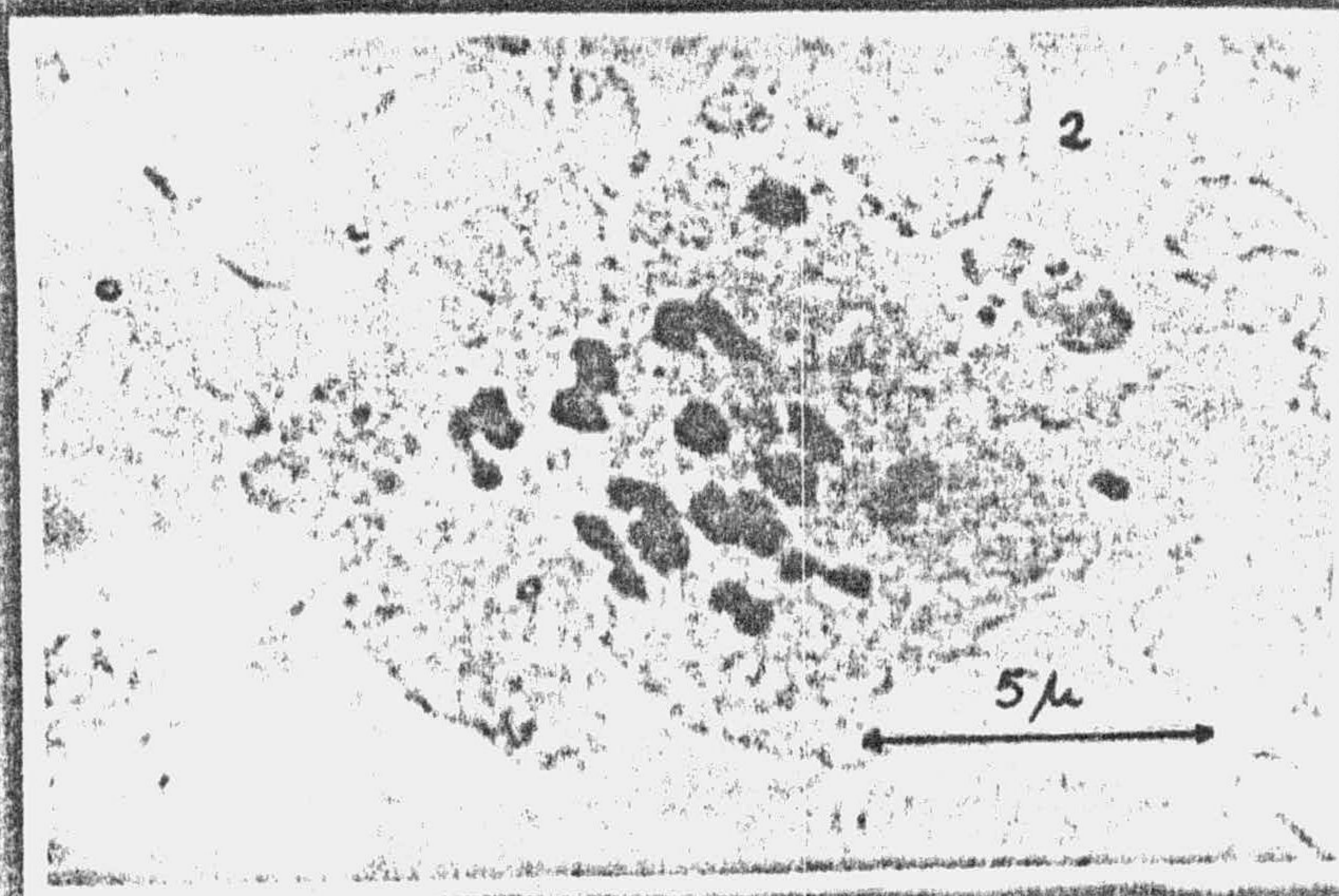


Fig. 1: *Orobanche amethystea* Thuill. ssp. *amethystea*. (M-26): Diakinesis con - 19 II; un bivalente asociado al núcleo.

Fig. 2: *Orobanche amethystea* Thuill. ssp. *amethystea*. (M-26): M-I con 19 II.



LAMINA XXI

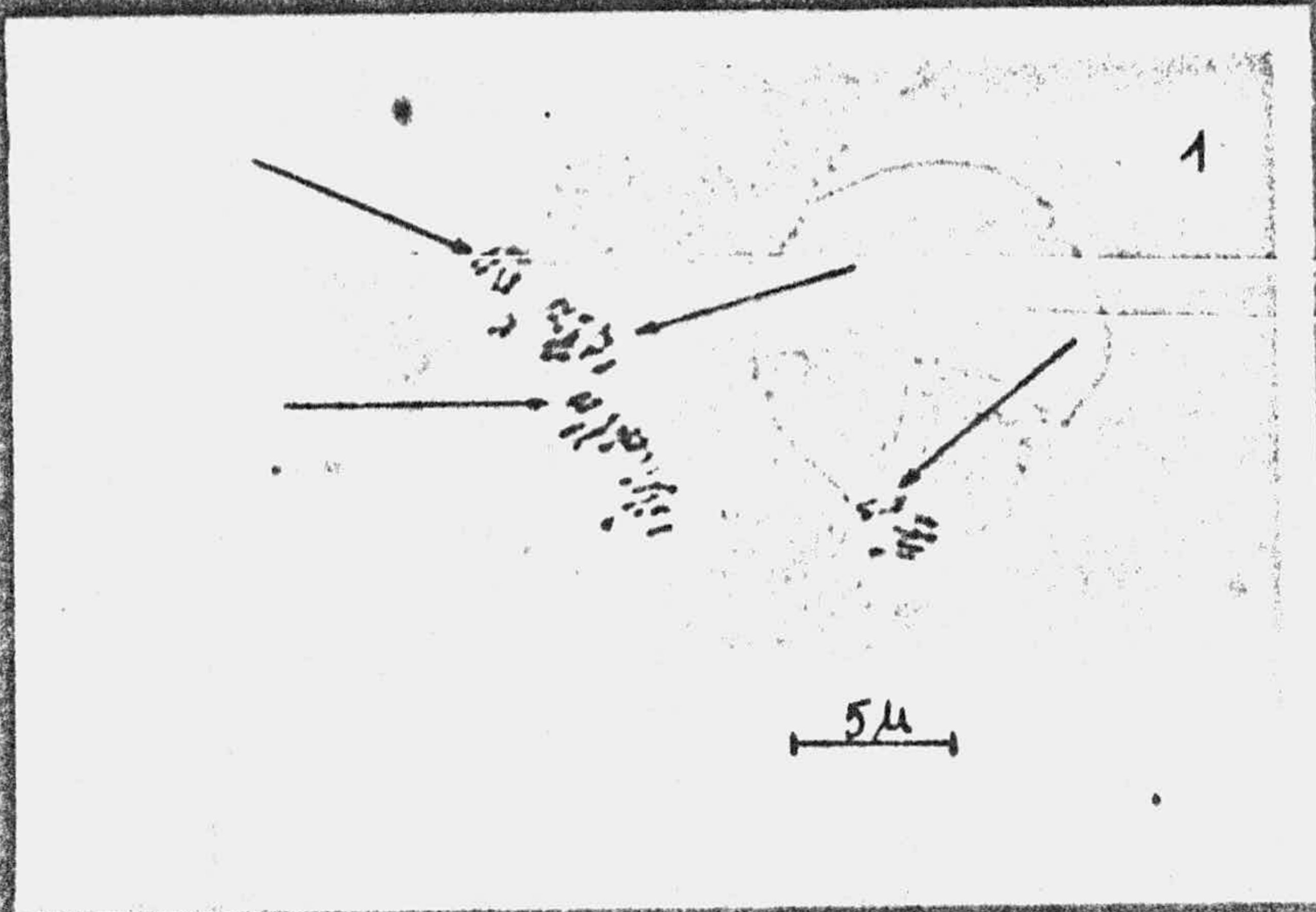


Fig. 1: *Orobanche densiflora* Salzm. ex Reuter. (M-33):M-I con 38 II. Asociaciones secundarias entre bivalentes.

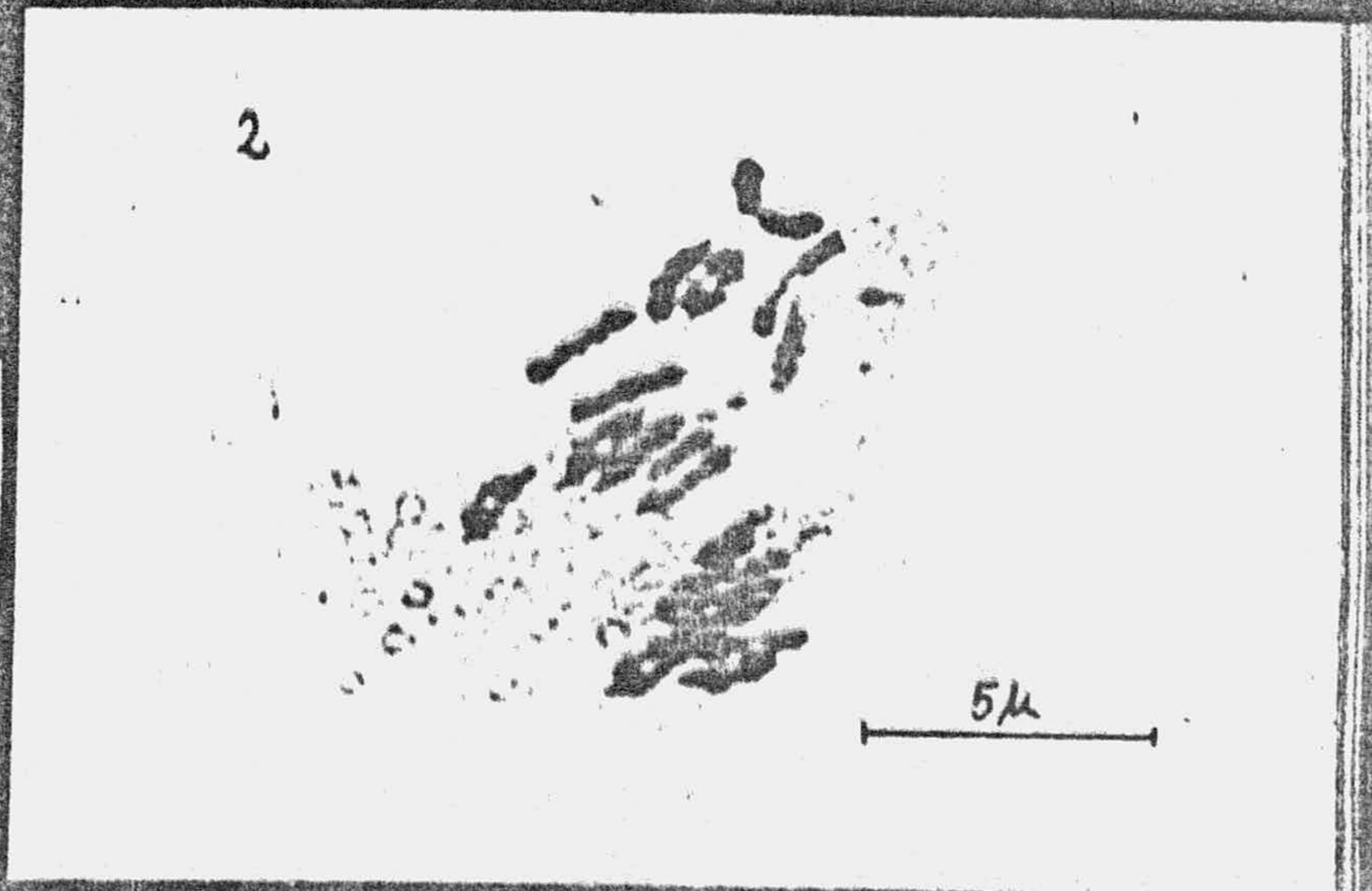


Fig. 2: *Orobanche caryophyllacea* Sm. (M-36):M-I con 19 II.



Fig. 3: *Orobanche elatior* Sutton (M-37): M-I con 19 II.

OBSERVACIONES EN MITOSIS

Ya mencionamos en un capítulo anterior, en concreto en el capítulo dedicado a la descripción de las técnicas usadas en nuestro estudio, las dificultades para conseguir realizar un análisis completo del cariotipo de estos taxones, dificultades que, en algunas ocasiones, han motivado que los resultados obtenidos no sean siempre todo lo completos que deseáramos, constituyendo sólo una idea bastante aproximada.

En la descripción de los cariotipos empleamos los tipos morfológicos descritos por LEVAN A. & KARL FREDGA & VANDBERG A. (1964).

Estos autores, después de un exhaustivo estudio sobre los distintos sistemas de clasificación empleados en la descripción de los cariotipos, indican la dificultad que supone el empleo de diversos sistemas para los distintos estudios citogénéticos, hecho que conduce a una indudable confusión. Proponen un sistema unificador donde rehusan la designación directa de los cromosomas y, según la posición de los centrómeros, o constricción primaria distinguen seis clases o categorías de cromosomas:

	<u>Cociente de brazos</u>
M cromosomas medianos	1,0
m cromosomas con centrómero en región mediana	1,0-1,7
sm cromosomas con centrómero en región submediana	1,7-3,0

st		cromosomas con centrómero en región subterminal	3,0-7,0
t	"	centrómero en región terminal	7,0-∞
T	"	Terminales	∞

En la descripción morfológica de los cromosomas empleamos sólo las siglas M, m, sm, etc.

Los valores obtenidos en las medidas de los cromosomas de los distintos taxones se expresan en μ . Nosotros presentamos cariotipos haploides, obtenidos a partir de la primera mitosis del núcleo del grano de polen, y cariotipos diploides, obtenidos de metafases mitóticas de ovarios jóvenes. En el segundo caso designamos los dos miembros de cada pareja por a y b respectivamente.

Los índices que se utilizan en estas tablas son:

- m= medida de cada uno de los brazos de los cromosomas
- S= longitud total del cromosoma.
- r= cociente entre el brazo largo y el corto de cada cromosoma. (L/C).

Recogemos también en estas tablas, el % correspondiente a cada cromosoma, o a cada pareja, en el caso de los cariotipos diploides, de la longitud total presentada por el cariotipo completo.

En los cariotipos diploides los dos últimos índices están calculados sobre medidas medias correspondien -

tes a los dos cromosomas de cada pareja.

Al efectuar la medición de los cromosomas hemos de tener en cuenta que, a la fluctuación estrictamente biológica o a la imprecisión inevitable de las medidas se añaden efectos de perspectiva o incurvación de los cromosomas (ESSAD et cols. 1966). Por ello, los mencionados autores propugnan como más significativo, tras un estudio muy detallado de la validez o el porcentaje de error de las diversas medidas, el empleo de los siguientes índices:

- Longitud media de los cromosomas
- Razon o cociente de brazos
- Presencia o ausencia de constricción secundaria
- Tamaño relativo de los cromosomas.

SYBENGA (1959) determina las posibles fuentes de error en la determinación del tamaño de los cromosomas y demuestra que índices como "la razón entre las longitudes de los dos brazos de cada cromosoma, son los que menos se ven afectados por las distintas causas que pueden inducir a error" (efecto del aplastamiento, del pretratamiento, de posición etc.).

Por todo ello, nosotros emplearemos este tipo de índices y procuraremos hacerlo siempre sobre el mayor número de placas posibles con el fin de eliminar errores. (El número de placas metafásicas apropiadas para la realización del cariotipo en cada uno de los -

los taxones estudiados, no ha sido siempre suficientemente elevado, por esta razón hemos preferido no hallar más parámetros estadísticos).

Incluimos también en nuestro estudio una representación idiogramática, basada en los trabajos de Stebbins(1971), que muestra las distintas especies de los Géneros Orobanche y Cistanche clasificados según el grado de asimetría de sus cariotipos.

Para este autor, la simetría del cariotipo viene definida según la proporción de cromosomas existentes en él, cuya razón entre sus brazos sea mayor que dos, y por la diferencia de tamaño entre el cromosoma mayor y menor de su complemento (medida como cociente entre ambos).

Según este criterio, Stebbins propone una tabla de doble entrada que permite establecer doce clases ó categorías de asimetría, desde la 1A (con cariotipos altamente simétricos), hasta la 4C (con los cariotipos más asimétricos).

Las clases 1B y 1C no han encontrado hasta ahora representantes entre las plantas superiores, ocurren en animales, particularmente en reptiles, en donde, si bien se dan grandes diferencias por lo que respecta al tamaño de sus cromosomas, en cambio, presentan cromosomas en su mayor parte con centrómeros

medianos o submedianos.

La elaboración de estas categorías o grados de asimetría de los cariotipos, continua Stebbins, permite que en un grupo determinado de especies se pueda comparar la asimetría de sus cariotipos con otras características, para intentar comprender así, el significado de la simetría o asimetría.

La confección de los cariogramas se ha realizado, en cada caso, midiendo los cromosomas de varias placas que tienen el mismo aumento que las empleadas para hacer el cariotipo. Posteriormente se han multiplicado por dos las medias de todas estas medidas, y con ellas se han elaborado los cariogramas.

Hasta ahora no se había realizado el estudio del cariotipo de ninguna de estos taxones, sólo se han realizado algunos recuentos en mitosis.

Concretamente estos recuentos son:

O. ramosa L. ($2n=24$) por GARDE A. (1951) en plantas portuguesas y estudiando la especie como tal, sin especificar la subespecie.

O. purpurea Jacq. por HAMBLER (1957) en material inglés.

O. caesia Rchb ($2n=24$) por GREILHUBERG J. & WEBER A. (1971) en material alemán, especie no existente en España (FLORA EUROPEA 1972).

O. loricata Rchb . (2n=38) por WEBER A. (1976) en material aleman.

C. phelypaea (L.) Cout (2n=40) por TALAVERA S. en material recogido en Chiclana de la Frontera (Cádiz).

Como vemos el número de recuentos realizados es muy exiguo y además , todos, salvo el referente a Cistanche, pertenecientes a plantas recogidas fuera de España. Es pues, otro de los motivos que han impulsado la realización del presente trabajo.

Género Cistanche Hoffmanns. & Link.
=====

Cistanche phelypaea (L.) P. Cout. subsp. lutea (Desf)
Fdez. Casas, & Lainz. (M-1).

Creemos que el estudio del cariotipo de este taxon se realiza por primera vez en este trabajo.

Las metafases mitóticas observadas y analizadas para la confección de este cariotipo corresponden a la primera mitosis del núcleo del grano de polen (Lam. XXII Fig. 1 y 2).

El tamaño cromosómico está comprendido entre 9,2 y 4,9 μ , observándose en todas las placas metafásicas un número $n=20$. (Tabla nº 5).

El cariotipo haploide comprende 11 cromosomas con centrómero en región mediana (m), (1, 2, 3, 5, 6, 7, 9, 10, 12, 15, 16), 2 cromosomas medianos (M), (8, 14), un cromosoma con centrómero en la región subterminal (st) (18), y 6 cromosomas en centrómero en región submediana (sm) (4, 11, 13, 17, 19, 20). Este cariotipo está formado por los siguientes cromosomas: 2M, 11m, 6sm, 1 st.

Según el grado de asimetría de su cariotipo podemos incluirlo en la clase 2B (Cuadro nº 2).

Cistanche phelypaea (L.) P. Cout. subsp. lutea (Desf.)
Fdez. Casas. & Lainz. (M-3).

El tamaño cromosómico está comprendido entre 12,42 y 6,30 μ , tamaño como vemos algo mayor que el presentado por la muestra precedente (Lam. XXIII, Fig. 1 y 2). (Tabla nº 5).

En todas las placas metafásicas analizadas observamos un número n=20. (Tabla nº 5) (Lam. XXIII, Fig. 1 y 2).

El cariotipo haploide comprende 7 cromosomas con centrómero en región submediana (4, 11, 12, 14, 18, 19, 20), 10 con centrómero en región mediana (m) (1, 2, 3, 5, 6, 8, 9, 10, 13, 16) y 3 cromosomas medianos (M) (7, 15, 17).

En varias placas, correspondientes a esta muestra, se ha puesto de manifiesto la presencia de un cromosoma satelitífero, que, concretamente, es el cromosoma 2 con centrómero en región mediana. (Lam. XXIII Fig. 1 y 2). Este cariotipo está formado por los siguientes cromosomas: 3M, 10m, 7 sm.

Como podemos observar, existen ciertas diferencias en el cariotipo de esta muestra y la precedente, diferencias que, teniendo en cuenta el comportamiento meiótico y demás características del taxon, creemos debidas a la existencia de una translocación, tal como -

analizaremos en la discusión del presente trabajo .

Según el grado de asimetría presentado podemos encuadrarlo, igualmente, en la clase 2B (Cuadro nº 2).

Cistanche violacea (Desf.) Beck-Mannagetta. (M-2).

El cariotipo de esta especie se estudia por primera vez en el presente trabajo.

Para la confección del cariotipo se han utilizado metafases mitóticas procedentes de la primera mitosis del núcleo del grano de polen, observándose en todas las placas metafásicas analizadas un número $n=20$ (Lam. XXIV Fig. 1 y 2).

El tamaño cromosómico está comprendido entre 10,66 y 5,5 μ . (tabla nº 5).

El cariotipo haploide comprende: 10 cromosomas con centrómero en región mediana (m) (1, 2, 3, 5, 6, 9, 12, 14, 16, 17), 3 cromosomas medianos (M) (7, 8, 15), y 7 cromosomas con centrómero en región submediana (sm) (4, 10, 11, 13, 18, 19, 20).

Según el grado de asimetría presentado -- por su cariotipo, podemos incluir este taxon en la clase 2B (Cuadro nº 2).

Género *Orobanche* L.

=====

Orobanche cernua Loefl. (M-6, M-11, M-18)

En este trabajo se realiza por primera vez el estudio del cariotipo de esta especie.

Este estudio se ha realizado en metafases somáticas procedentes de ovarios jóvenes (Lam. XXV Fig 1 y 2, Lam. XXXII Fig 3).

En todas las placas metafásicas analizadas se ha comprobado la existencia de $2n = 38$ cromosomas, cuyos tamaños oscilan entre $8,72 \mu$ y $3,96 \mu$ (tabla nº 5).

El cariotipo de esta especie comprende 9 parejas con centrómero en región mediana (m) (1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 11, 15), una pareja mediana (M) (10), 4 parejas con centrómero en región submediana (sm) (6, 9, 12, 13) y, por último, 5 parejas con centrómero en región subterminal (st) (14, 16, 17, 18, 19). Presenta una pareja con constricción secundaria que, en concreto, es la pareja nº 11 formada por cromosomas medianos.

La pareja nº 13 es heteromorfa, los centrómeros en ambos miembros de la pareja están en posición submediana, pero su longitud es diferente.

Según el grado de asimetría presentado por su cariotipo, este taxon quedaría incluido en la clase 2B (Cuadro nº 2).

O. ramosa L. subsp. nana (Reuter) Coutinho (M-16)
n=12.

En este trabajo se realiza por primera vez el estudio del cariotipo de esta subespecie.

El análisis citogenético se ha realizado mediante el estudio de los cromosomas metafásicos correspondientes a la primera mitosis del núcleo del grano de polen (Lam. XXVI Fig. 1 y 4).

En todas las metafases mitóticas observadas hallamos un número n=12 (tabla nº 5).

Los cromosomas de esta subespecie presentan tamaños cromosómicos comprendidos entre 5,09 y 2,41 μ (Lam. XXVI Fig. 1 y 2) (tabla nº 5).

Su cariotipo haploide comprende 7 cromosomas con centrómeros en región submediana (sm) (1, 2, 4, 6, 9, 10, 12), 3 cromosomas con centrómeros en región mediana (m) (5, 7, 11) y 2 cromosomas con centrómeros en región subterminal (st) (3 y 8). Se detecta la presencia de una constricción secundaria en el cromosoma 3 que tiene el centrómero en la región subterminal (st.) (Lam. XXVI, Fig. 1).

Según el grado de asimetría presentado por su cariotipo podemos encuadrarlo en la clase 3A (Cuadro nº 2).

O. ramosa L. subsp. mutelii (F. W. Schultz.) Coutinho.
(M-7)

Creemos que se realiza igualmente por primera vez el estudio del cariotipo de esta subespecie.

Las placas metafásicas pertenecen a la primera mitosis del núcleo del grano de polen (Lam. XXVII Fig. 2).

Los tamaños cromosómicos son más pequeños que los correspondientes a los de la subespecie anterior ya que sus cromosomas presentan tamaños comprendidos entre 3,89 y 2,51 μ (Lam. XXVII Fig 1 y 2), (tabla nº 5).

El número cromosómico registrado en todas las placas observadas fué de $n=12$ (Lam. XXVII Fig. 2).

Su cariotipo haploide consta de 7 cromosomas con centrómeros en región submediana (sm) (1, 2, 4, 6, 9, 10, 12), 3 cromosomas con centrómero en región mediana (m) (5, 7, 11), 2 cromosomas con centrómero en región subterminal (st) (3, 8). Presenta una constricción secundaria en el cromosoma tres de centrómero en región subterminal (st.).

Según el grado de asimetría presentado por su cariotipo podemos encuadrarlo igualmente en la clase 3A (cuadro nº 2.).

O. ramosa L. subsp. ramosa (M-29) n=12.

Creemos que se realiza también por primera vez el estudio del cariotipo de esta subespecie en este trabajo.

Las metafases estudiadas pertenecen a la primera mitosis del núcleo del grano de polen, presentando todas ellas un número n=12. (Lam. XXVIII, Fig. 1, y 2), (tabla nº 5).

El cariotipo de esta subespecie es bastante semejante al de las subespecies anteriores presentando 7 cromosomas con centrómero en región submediana (sm) (1, 2, 4, 6, 9, 10, 12), 2 cromosomas con centrómero en región subterminal (st) (3, 8) y 3 cromosomas con centrómero en región mediana (m) (5, 7, 11). En este caso, en ninguna de las placas metafásicas estudiadas hemos detectado la presencia de cromosomas satelitíferos.

Presenta un tamaño cromosómico comprendido entre $3,9 \mu$ y $2,48 \mu$. Según el grado de asimetría presentado por su cariotipo podemos encuadrarlo en la clase 3A (Cuadro nº 2).

O. gracilis Sm (M-8)(M-25)

No hemos podido elaborar el cariotipo de esta especie, debido al pequeño tamaño de los cro

mosomas, número y dificultad para su separación.

Podemos constatar, sin embargo, que en la primera mitosis del núcleo del grano de polen, estaban presentes 38 cromosomas o un número muy próximo a este.

Igualmente hemos podido observar que en los ovarios muy jóvenes de algunas plantas aneusomáticas la mitosis transcurre con algunas anomalías, tales como retrasados en anafase (Fig 1 Lam. XXXI) y no disyunción de cromátidas hermanas (Fig. 2 Lam. XXXI). Estas anomalías ocurren con baja frecuencia pero quizá, sean suficientes - para originar la variación numérica constatada.

O. rapum genistae Thuill. subsp. rapum genistae.
(M-10, M-19, M-27, M-32).

Creemos que se realiza por primera vez el análisis del cariotipo de esta subespecie.

Para su estudio se han analizado metafases somáticas procedentes de ovarios jóvenes y metafases mitóticas correspondientes a la primera división del núcleo del grano de polen (Lam. XXX Fig. 1 y 2, Lam. XXXI Fig. 3, Lam. XXXII Fig 1 y 2).

Igual que hicimos en el capítulo correspondiente a la meiosis, hemos de separar aquí los resultados obtenidos en los individuos que presentan un número $n=19$ correspondientes a las muestras M-10, M-19, M-27, M-30, y los resultados correspondientes a su vez a los individuos de un nivel poliploide superior presentes en la muestra M-10.

Con respecto a los primeros hemos observado un número $2n=38$ en las metafases somáticas (Lam. XXX, Fig. 1) (tabla nº 5), y un número $n=19$ en la primera división mitótica del núcleo del grano de polen.

Sus cromosomas presentan un tamaño comprendido entre $5,44 \mu$ y $1,93 \mu$.

Su cariotipo presenta 9 parejas con centrómero en región submediana (sm) (1, 4, 7, 8, 9, 14, 15, 17, 19), 9 parejas con centrómero en región mediana (m) (2, 3, 5, 6, 11, 12, 13, 16, 18) y una pareja con centrómero en región subterminal (st) (10).

Según el grado de asimetría de su cariotipo, podemos encuadrarla en la clase 3B (cuadro nº 2).

Con respecto a los individuos poliploides de la muestra M-10, hemos podido observar la mitosis en la primera división del núcleo del grano de polen (Lam. XXXI Fig. 3, Lam. XXXII Fig. 1 y 2).

Los resultados obtenidos están de acuerdo con lo esperado, según las observaciones realizadas en el proceso meiótico. En el proceso anterior, vemos que los cromosomas retardatarios eran un fenómeno sumamente frecuente en anafase I y además, que el número de estos retardatarios era muy abundante. Parece, lógico, por tanto que los recuentos cromosómicos realizados en la primera mitosis del polen den resultados variables.

Además, hay que añadir las normales dificultades de conteo debidas al alto número cromosómico y a su pequeño tamaño, lo cual hace que los recuentos puedan ser sólo aproximados.

Hemos realizado diferentes recuentos cromosómicos tanto en anafase como en metafase mitóticas, hallando una clara acumulación de números cromosómicos comprendidos entre 100-114 (Lam. XXXI, Fig 3). Observamos también numerosas placas metafásicas cuyos números cromosómicos eran aproximadamente 120 (Lam. XXXII Fig. 1).

Con respecto a la morfología no nos ha sido posible realizar una descripción exacta por las razones anteriormente expuestas. Sin embargo, hemos podido observar la presencia de cromosomas metacéntricos y sobre todo submetacéntricos y acrocéntricos.

El tamaño cromosómico es muy pequeño, aunque hay claras diferencias de tamaño entre los dife

rentes cromosomas. Los distintos tamaños que hemos podido medir oscilan entre $1,0 \mu$ u $0,3 \mu$.

O. latisquama (F.W. Schultz). (M-13, M-15, M-20 y M-21).

Creemos que el estudio cariológico de esta especie se realiza por primera vez.

La observación y análisis de la mitosis se ha realizado en ovarios jóvenes y en la primera mitosis del núcleo del grano de polen.

La mayor parte de las metafases observadas presentaban un número $n=38$, (Lam. XXXIII, Fig. 1 y 2) (tabla nº 5), en el caso de los análisis realizados en polen, ó bien $2n=76$ cuando los conteos provienen de metafases somáticas de ovarios jóvenes.

El cariotipo haploide ($n=38$), comprende 22 cromosomas con centrómero en región mediana (m), (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 25), 12 cromosomas con centrómero en región submediana (sm) (16, 23, 24, 26, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 36) y, por último 4 cromosomas con centrómero en región subterminal (st) (27, 35, 37, 38) (Lam. XXXIII, Fig. 1 y 2).

El tamaño cromosómico está comprendido entre $5,94 \mu$ y $1,41 \mu$. Según el grado de asimetría presentado por su cariotipo, podemos encuadrarlo en la clase 2 C (Cuadro nº 2).

En los pies de planta cuyo análisis meiótico nos había revelado ya la existencia de números cromosómicos aneusomáticos, observamos en mitosis números de $2n=76, 78,$ y $79,$ siendo el primero mucho más frecuente.

Hay que señalar también que el polen de uno de los pies de planta analizados presentaba $n=19$ o números muy próximos en todas las placas observadas. (Lam. XXIV Fig. 3).

Igualmente, en otro pie de planta hemos realizado recuentos en ovarios jóvenes que nos dan un número de $2n=114$ o números muy próximos en todas las placas observadas (Lam. XXXIV Fig. 2).

Estos números anómalos corresponden ambos a recuentos en la muestra M-20.

O. minor Sm. (M-17).

Creemos que el estudio del cariotipo de esta especie se realiza por primera vez.

El análisis de la primera división mitótica del núcleo del grano de polen revela la presencia de un número $n=19$ en todas las placas metafásicas observadas. (Lam. XXXV Fig. 1 y 2), (Tabla nº5).

El tamaño cromosómico está comprendido entre $4,78$ y $1,79 \mu$. (Tabla nº5).

El análisis del cariotipo haploide de este taxon pone de manifiesto la presencia de 8 cromosomas con centrómero en región mediana (m) (1, 3, 4, 5, 6, 7, 11, 15), un cromosoma mediano (M) (2), 8 cromosomas con centrómeros en región submediana (sm) (8, 9, 10, 12, 16, 17, 18, 19) y por último 2 cromosomas con centrómero en región subterminal (st) (13 y 14). El cromosoma número 2, con centrómero en región mediana (M), presenta constricción secundaria con presencia de satélite.

Este cariotipo podemos encuadrarlo en la clase 3B (Cuadro nº 2) según el grado de asimetría presentada.

O. purpurea Jacq. (M-35)

Se realiza por primera vez la confección y análisis del cariotipo de esta especie.

El estudio de sus cromosomas se ha realizado utilizando la primera mitosis del núcleo del grano de polen, observándose en todas las metafases mitóticas analizadas la presencia de 12 cromosomas, cuyos tamaños están comprendidos entre 3,42 y 1,86 μ (Lam. XXVI Fig. 1 y 2) (tabla nº 5).

Su cariotipo haploide consta de 7 cromosomas con centrómero en región submediana (sm) - (1, 2, 3, 4, 6, 9, 11), 3 cromosomas con centrómero en región mediana (m) (5, 8, 12) y 2 cromosomas con centrómero en región subterminal (st) (7 y 10).

Según el grado de asimetría presentado por su cariotipo podemos incluirlo en la clase 3 A (Cuadro nº 2).

mayor menor	PROPORCION DE CROMOSOMAS CON RAZON DE BRAZOS < 2:1			
	0,0	0,01-0,05	0,51-0,99	1,0
< 2:1	1 A	2 A	O. ramosa ssp. nana n=12 O. ramosa ssp. mutelii. n=12 O. ramosa ssp. ramosa. n=12 O. purpurea Jacq. n=12 3 A	4 A
2:1- 4:1	1 B	O. caesia Rchb. n=12 O. cernua n=19 C. violacea. n=20 C. phelypaea ssp. lu- tea. n=20 2 B	O. rapum genistae ssp. rapum genistae. n=19 O. minor. n=19 3 B	4 B
> 4:1	1 C	O. latisquama n=38 2 C	3 C	4 C

Clasificación de las distintas especies de los Géneros Cistanche Hoffmanns. & Link.
y Orobanche L. según el grado de asimetría de sus cariotipos.

TABLA Nº 5

	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10	
m	4,40	5,10	3,97	5,25	3,59	4,84	2,40	5,90	3,57	3,99	3,57	3,99	3,34	4,20	3,46	3,67	2,97	3,87	2,85	3,60
S	9,60		9,22		8,43		8,30		7,56		7,56		7,54		7,13		6,84		6,45	
r	1,15		1,32		1,34		2,45		1,11		1,11		1,25		1,06		1,30		1,26	
%	7,16		6,88		6,29		6,19		5,64		5,64		5,62		5,32		5,10		4,81	

	11		12		13		14		15		16		17		18		19		20	
m	2,36	4,08	2,85	3,51	1,79	4,08	2,71	2,83	2,22	3,32	2,54	2,99	1,79	3,38	1,12	3,96	1,39	3,69	1,69	3,10
S	6,44		6,36		5,87		5,54		5,54		5,53		5,17		5,08		5,08		4,79	
r	1,72		1,23		2,27		1,04		1,49		1,17		1,88		3,53		2,65		1,80	
%	4,80		4,75		4,38		4,13		4,13		4,12		3,86		3,79		3,79		3,57	

Cistanche Phelypaea (L.) P. Cout. ssp. *lutea* (Desf.) Fdez-Casas & Lainz
(M-1), n=20.

TABLA Nº 5 (continuación)

	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10	
m	5,99	6,99	5,82	7,14	4,95	6,23	3,62	7,45	5,21	5,81	4,60	5,14	4,58	5,01	4,38	5,18	3,59	5,67	3,80	4,23
S	12,98		12,96		11,18		11,07		11,02		9,74		9,59		9,56		9,26		8,03	
r	1,16		1,22		1,25		2,05		1,11		1,11		1,05		1,18		1,57		1,11	
%	7,27		7,26		6,26		6,20		6,17		5,46		5,37		5,35		5,19		4,50	

	11		12		13		14		15		16		17		18		19		20	
m	2,63	5,40	2,86	5,17	3,59	4,40	2,64	4,97	3,62	3,99	3,00	4,51	3,47	3,99	1,83	4,57	2,13	4,17	2,30	4,00
S	8,03		8,03		7,99		7,61		7,61		7,51		7,46		6,30		6,30		6,30	
r	2,05		1,80		1,22		1,88		1,04		1,50		1,08		2,49		1,96		1,74	
%	4,50		4,50		4,47		4,26		4,26		4,21		4,18		3,53		3,53		3,53	

Cistanche Phelypaea (L.) P. Cout. ssp. *lutea* (Desf.) Fdez. - Casas & Lainz (M-3), n=20

TABLA Nº 5 (continuación)

	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10	
m	4,30	4,90	3,46	4,48	3,26	4,59	2,24	5,51	3,38	3,79	3,38	3,79	3,32	3,63	3,38	3,38	2,85	3,73	2,00	4,32
S	9,20		7,94		7,85		7,75		7,17		7,17		6,85		6,76		6,58		6,32	
r	1,14		1,29		1,40		2,45		1,12		1,12		1,09		1,00		1,31		2,16	
%	7,21		6,23		6,16		6,08		5,63		5,62		5,38		5,30		5,16		4,96	

	11		12		13		14		15		16		17		18		19		20	
m	2,32	4,00	2,90	3,24	1,63	4,08	2,36	3,02	2,54	2,75	2,44	2,85	1,97	3,22	1,49	3,68	1,76	3,09	1,71	2,90
S	6,32		6,14		5,71		5,38		5,29		5,29		5,19		5,17		4,85		4,60	
r	1,72		1,11		2,5		1,27		1,08		1,17		1,63		2,46		1,75		1,70	
%	4,96		4,81		4,48		4,22		4,18		4,19		4,07		4,05		3,80		3,61	

Cistanche violacea (Desf.) Beck-Mannagetta-(M-2), n=20

TABLA Nº 5 (continuación)

	1		2		3		4		5		6		7	
m	1,30	3,60	1,00	2,42	0,70	2,33	0,80	2,21	1,35	1,55	0,94	1,88	1,20	1,60
S	3,90		3,40		3,03		3,01		2,90		2,82		2,80	
r	2,76		2,42		3,33		2,76		1,15		2,94		1,33	
%	11,09		9,67		8,62		8,56		8,25		8,02		7,96	

	8		9		10		11		12	
m	0,64	2,14	0,92	1,84	0,94	1,80	0,95	1,60	0,90	1,58
S	2,78		2,76		2,74		2,55		2,48	
r	3,34		2,00		1,91		1,68		1,75	
%	7,90		7,85		7,79		7,25		7,05	

Orobanche ramosa L. ssp. *ramosa*. M-29, n=12

TABLA Nº 5 (continuación)

	1		2		3		4		5		6		7	
m	0,98	2,91	1,06	2,36	0,81	2,60	0,87	2,35	1,10	1,76	0,87	2,00	1,19	1,67
S	3,89		3,42		3,41		3,22		2,86		2,87		2,86	
r	2,98		2,23		3,21		2,72		1,60		2,29		1,40	
%	10,85		9,56		9,53		8,28		8,00		8,02		8,01	

	8		9		10		11		12	
m	0,57	2,28	0,89	1,86	0,76	1,86	0,93	1,59	0,78	1,73
S	2,85		2,75		2,62		2,52		2,51	
r	4,04		2,09		2,45		1,70		2,22	
%	7,95		7,69		7,32		7,05		7,02	

Orobanche ramosa L. ssp. *mutelii* (F.W. Schultz) Coutinho. -
M-7, n=12.

TABLA Nº 5 (continuación)

	1		2		3		4		5		6		7	
m	1,65	3,44	1,16	3,30	1,00	3,00	1,26	2,54	1,80	2,00	1,03	2,44	1,40	2,00
S	5,09		4,46		4,00		3,80		3,80		3,47		3,40	
r	2,08		2,85		3,00		2,02		1,11		2,37		1,43	
%	12,31		10,74		9,64		9,16		9,16		8,36		8,19	

	8		9		10		11		12	
m	0,68	2,56	0,98	1,90	1,00	1,77	1,08	1,60	0,66	1,75
S	3,24		2,88		2,77		2,68		2,41	
r	3,76		1,94		1,77		1,48		2,68	
%	7,81		6,94		6,68		6,46		5,76	

Orobanche ramosa L. ssp. *nana* (Reuter) Coutinho.

M-16, n=12.

TABLA Nº 5 (continuación)

	1		2		3		4		5		6		7	
m	1,06	2,36	0,80	2,32	1,10	1,95	0,80	2,20	1,14	1,40	0,72	1,83	0,49	2,02
S	3,42		3,12		3,05		3,00		2,84		2,55		2,51	
r	2,22		2,95		1,77		2,75		1,22		2,54		4,12	
%	11,05		10,08		9,85		9,69		9,17		8,23		8,11	

	8		9		10		11		12	
m	1,10	1,40	0,75	1,55	0,44	1,46	0,64	1,26	0,86	1,00
S	2,50		2,30		1,90		1,90		1,86	
r	1,27		2,06		3,31		1,96		1,16	
%	8,07		7,43		6,13		6,13		6,01	

Orobanche purpurea Jacq. (M-35)n=12

TABLA Nº 5 (Continuación)

	1		2		3		4		5		6													
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b												
m	1,94	3,50	1,92	3,50	2,50	2,72	2,30	2,60	1,69	2,83	1,56	2,64	1,30	2,32	1,20	2,26	1,40	1,87	1,24	2,00	1,34	1,89	1,36	1,82
S	5,44		5,42		5,22		4,90		4,52		4,20		3,62		3,46		3,27		3,24		3,23		3,18	
r	1,81		1,11		1,68		1,83		1,47		1,37													
%	9,16		8,54		7,36		5,98		5,49		5,41													

	7		8		9		10									
	a	b	a	b	a	b	a	b								
m	1,20	1,98	1,10	2,08	1,10	1,92	1,00	2,00	1,00	1,97	1,00	1,90	0,70	2,20	0,65	2,07
S	3,18		3,18		3,02		3,00		2,97		2,90		2,90		2,72	
r	1,77		1,87		1,94		3,16									
%	5,37		5,08		4,95		4,76									

Orobanche rapum genistae Thuill ssp. *rapum-genistae*

(M-7), 2n=38

TABLA Nº 5 (continuación)

	11		12		13		14		15											
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b										
m	1,21	1,53	1,03	1,71	1,20	1,54	1,20	1,54	1,32	1,36	1,31	1,37	0,99	1,69	0,99	1,69	0,99	1,69	0,98	1,70
S	2,74		2,74		2,74		2,74		2,68		2,68		2,68		2,68		2,68		2,68	
r	1,45		1,28		1,17		1,71		1,87											
%	4,62		4,62		4,52		4,52		4,52		4,52		4,52		4,52		4,52		4,52	

	16		17		18		19									
	a	b	a	b	a	b	a	b								
m	1,10	1,44	1,06	1,40	0,80	1,60	0,80	1,50	0,90	1,32	0,80	1,20	0,68	1,32	0,67	1,26
S	2,54		2,46		2,40		2,30		2,22		2,00		2,00		1,93	
r	1,31		1,94		1,48		1,91									
%	4,22		3,97		3,56		3,32									

Orobanche rapum-genistae Thuill subsp. *rapum-genistae*
(M-7), $2n = 38$.

TABLA Nº 5 (continuación)

	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10	
m	1,86	2,92	2,20	2,22	1,82	2,53	1,62	2,55	1,84	2,28	1,44	2,38	1,72	2,03	1,20	2,44	0,93	2,13	0,85	2,10
S	4,78		4,42		4,35		4,17		4,12		3,82		3,75		3,64		3,06		2,95	
r	1,57		1,00		1,39		1,57		1,24		1,65		1,18		2,03		2,29		2,49	
%	7,69		7,11		7,00		6,70		6,62		6,14		6,02		5,85		4,92		4,74	

	11		12		13		14		15		16		17		18		19	
m	1,30	1,62	0,82	2,04	0,64	2,16	0,63	2,15	1,22	1,55	0,82	1,66	0,72	1,75	0,70	1,57	0,65	1,14
S	2,92		2,86		2,80		2,78		2,77		2,48		2,47		2,27		1,79	
r	1,25		2,49		3,38		3,41		1,27		2,01		2,43		2,24		1,75	
%	4,70		4,60		4,50		4,47		4,45		3,99		3,97		3,65		2,89	

O. minor Sm. (M-17), n= 19.

TABLA Nº 5 (Continuación)

	1		2		3		4		5											
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b										
m	4,00	4,72	3,88	4,28	3,55	3,99	3,44	3,98	3,38	4,02	3,33	3,88	3,20	3,74	3,05	3,8	2,91	3,77	3,05	3,61
S	8,72		8,16		7,54		7,42		7,40		7,21		6,94		6,85		6,68		6,66	
r	1,14		1,14		1,16		1,21		1,24		1,24		1,24		1,24		1,24		1,24	
%	7,43		6,59		6,44		6,07		5,88		5,88		5,88		5,88		5,88		5,88	

	6		7		8		9									
	a	b	a	b	a	b	a	b								
m	2,14	4,51	2,30	4,35	2,67	3,98	2,99	3,66	3,10	3,55	2,70	3,63	2,00	4,24	1,90	4,09
S	6,65		6,65		6,65		6,65		6,65		6,33		6,24		5,99	
r	2,00		1,34		1,24		2,14		2,14		2,14		2,14		2,14	
%	5,86		5,86		5,72		5,39		5,39		5,39		5,39		5,39	

O. cernua Loefl. M-6

TABLA Nº 5 (continuación)

	10				11				12				13				14				15			
	a		b		a		b		a		b		a		b		a		b		a		b	
m	2,90	3,05	2,77	2,86	2,46	3,05	2,50	2,95	1,66	3,78	1,74	3,61	1,90	4,00	1,45	3,55	1,11	4,16	1,28	3,97	2,20	3,05	2,70	2,32
S	5,95		5,53		5,51		5,45		5,44		5,35		5,90		5,00		5,27		5,25		5,25		5,02	
r	1,04				1,30				2,17				2,25				3,40				1,27			
%	5,06				4,83				4,75				4,61				4,63				4,57			

	16				17				18				19			
	a		b		a		b		a		b		a		b	
m	1,00	4,02	0,92	4,10	1,20	3,73	0,97	3,80	1,17	3,60	1,11	3,33	1,00	3,16	0,99	2,99
S	5,02		5,02		4,93		4,77		4,77		4,44		4,16		3,98	
r	4,23				3,47				3,04				3,09			
%	4,42				4,27				4,06				3,59			

O. cernua Loefl. M-6 , 2n=38

TABLA Nº 5 (continuación)

	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10	
m	2,64	3,30	2,64	2,99	2,46	2,90	2,39	2,66	2,35	2,7	2,05	3,00	2,10	2,83	2,10	2,80	1,94	2,41	1,67	2,10
S	5,94		5,63		5,46		5,05		5,05		5,05		4,93		4,90		4,35		3,77	
r	1,25		1,14		1,17		1,11		1,15		1,46		1,35		1,33		1,24		1,26	
σ ₀	4,63		4,39		4,26		3,94		3,90		3,94		3,84		3,82		3,40		2,94	

	11		12		13		14		15		16		17		18		19		20	
m	1,72	2,05	1,62	2,15	1,56	2,21	1,55	1,94	1,55	1,94	1,26	2,21	1,35	2,08	1,28	1,85	1,40	1,61	1,30	1,71
S	3,77		3,77		3,77		3,49		3,49		3,47		3,43		3,13		3,01		3,01	
r	1,19		1,29		1,48		1,25		1,25		1,76		1,53		1,44		1,15		1,31	
σ ₀	2,94		2,94		2,94		2,72		2,72		2,71		2,68		2,44		2,35		2,37	

Orobanche latisquama (F.W. Schultz). (M-20), n=38.

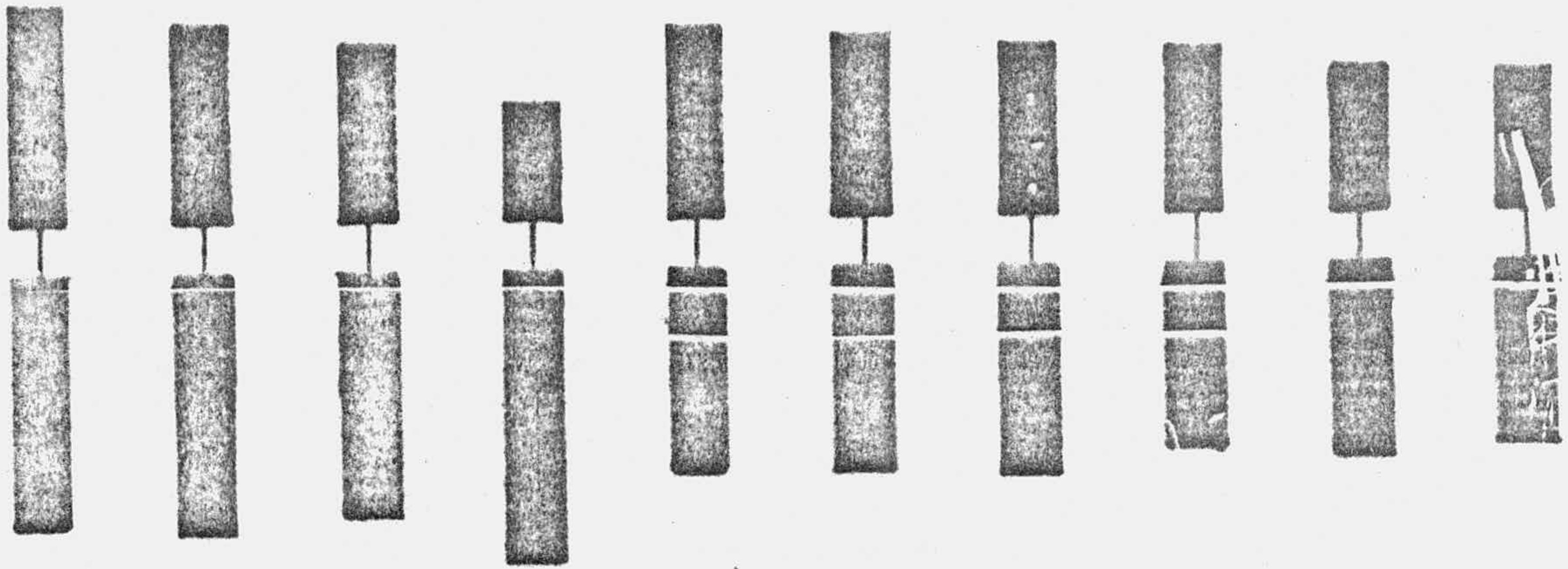
TABLA Nº 5 (continuación)

	21		22		23		24		25		26		27		28		29		30	
m	1,21	1,80	1,32	1,67	0,85	2,06	0,85	2,06	1,36	1,55	0,90	2,01	0,60	2,14	1,00	1,74	0,89	1,56	0,75	1,59
S	3,01		2,99		2,91		2,91		2,91		2,91		2,74		2,74		2,45		2,34	
r	1,48		1,26		2,41		2,41		1,14		2,23		3,57		1,74		1,73		2,12	
%	2,35		2,33		2,27		2,27		2,27		2,27		2,14		2,13		1,91		1,82	

	31		32		33		34		35		36		37		38	
m	0,77	1,56	0,77	1,36	0,77	1,36	0,67	1,46	0,38	1,36	0,42	1,08	0,28	1,15	0,27	1,14
S	2,33		2,13		2,13		2,13		1,740		1,50		1,43		1,41	
r	2,00		1,76		1,75		2,15		3,50		2,54		3,97		4,10	
%	1,81		1,67		1,66		1,66		1,36		1,18		1,12		1,10	

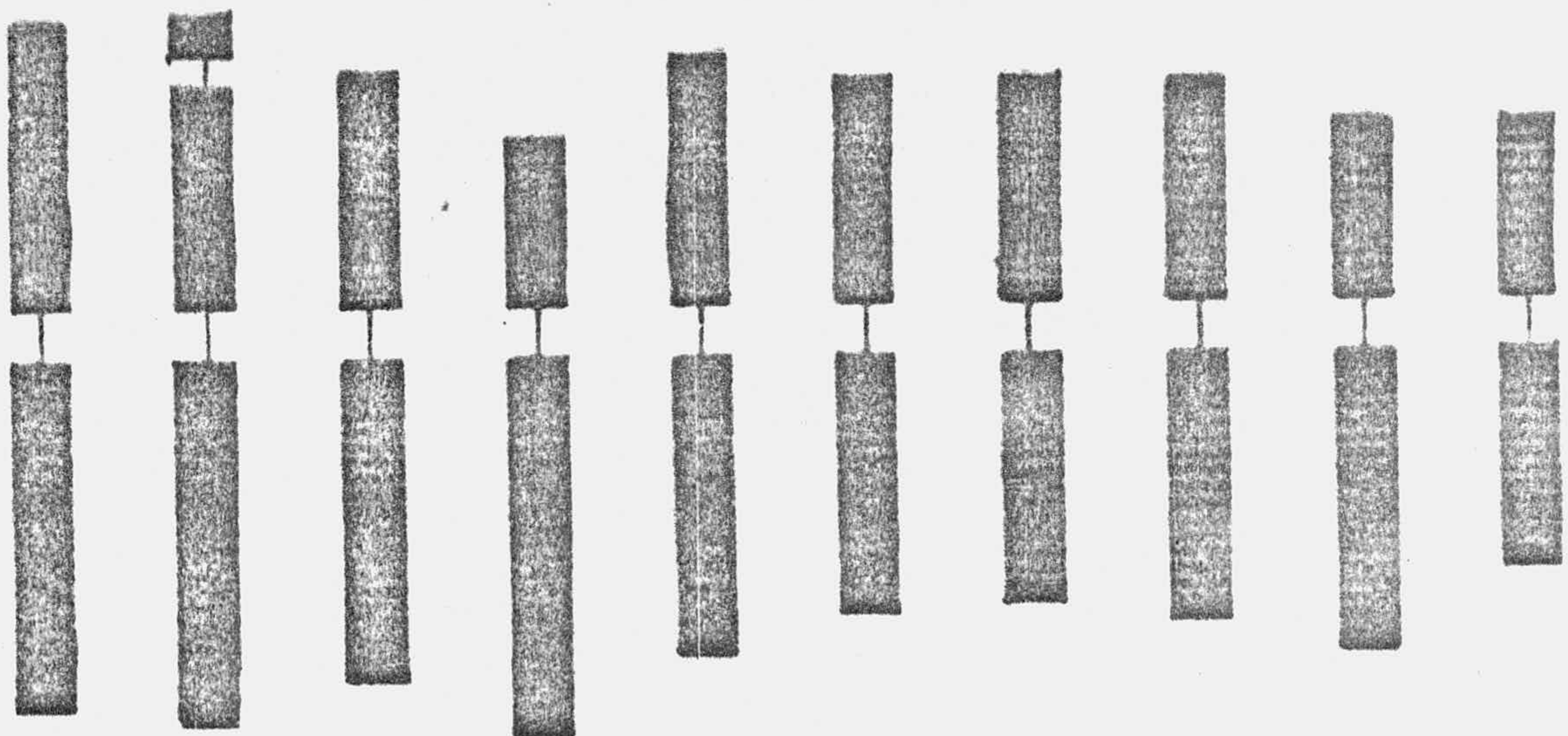
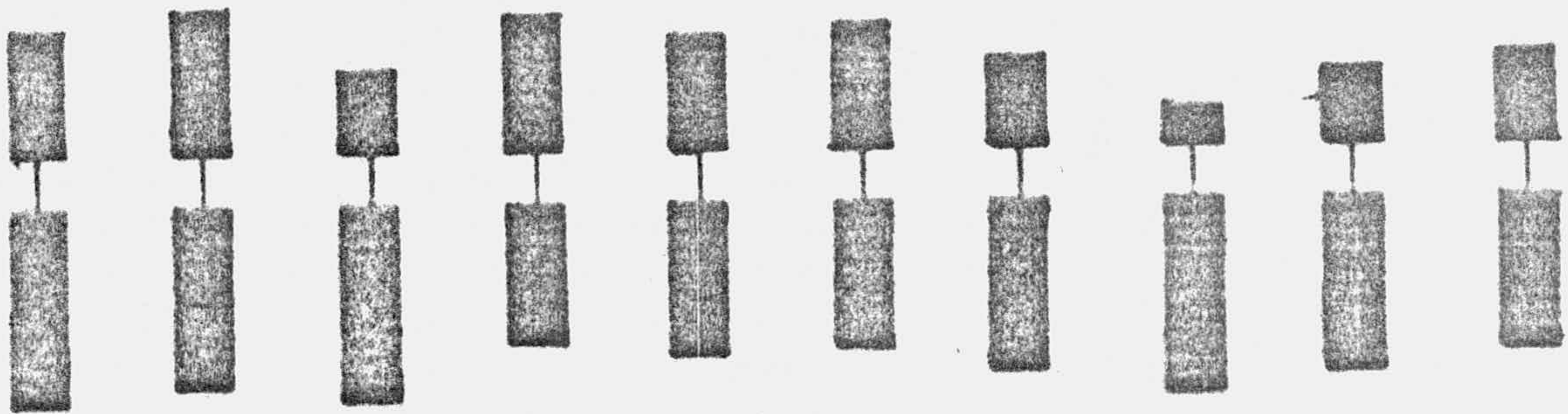
Orobanche latisquama (F.W. Schultz) (M-20), n= 38

LAMINA XXXVII



Cistanche Phelypaea (L.) P. Cout. ssp. *lutea* (Desf.) Fdez. Casas & Lainz.

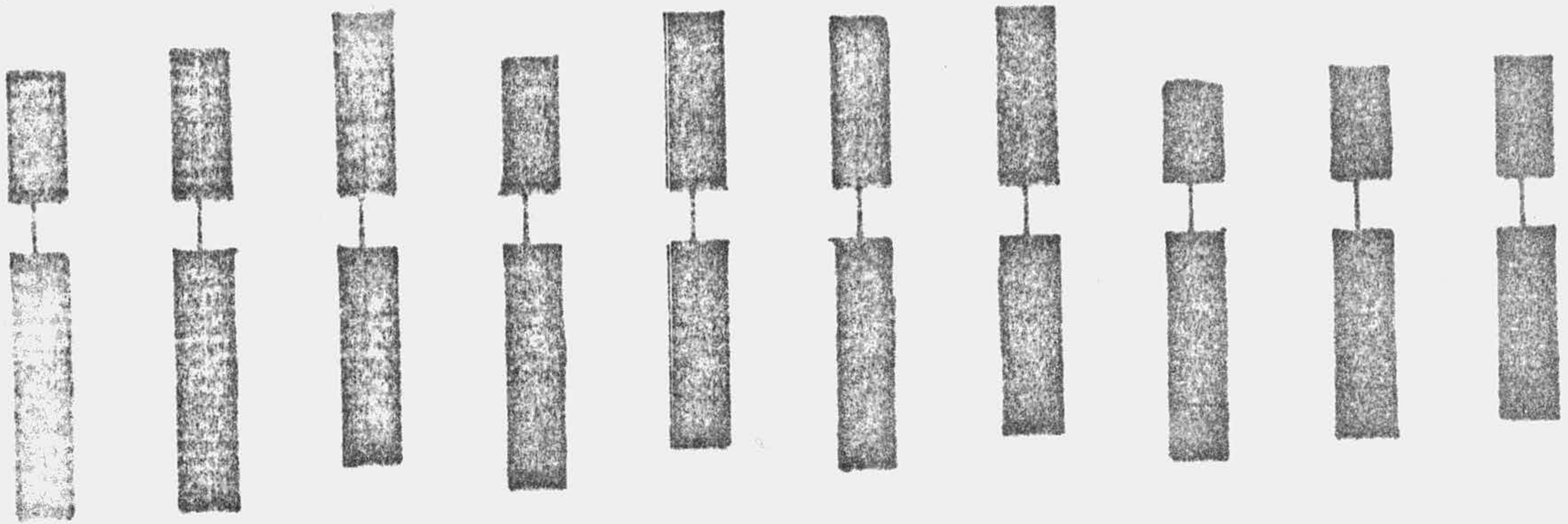
M-1. n=20



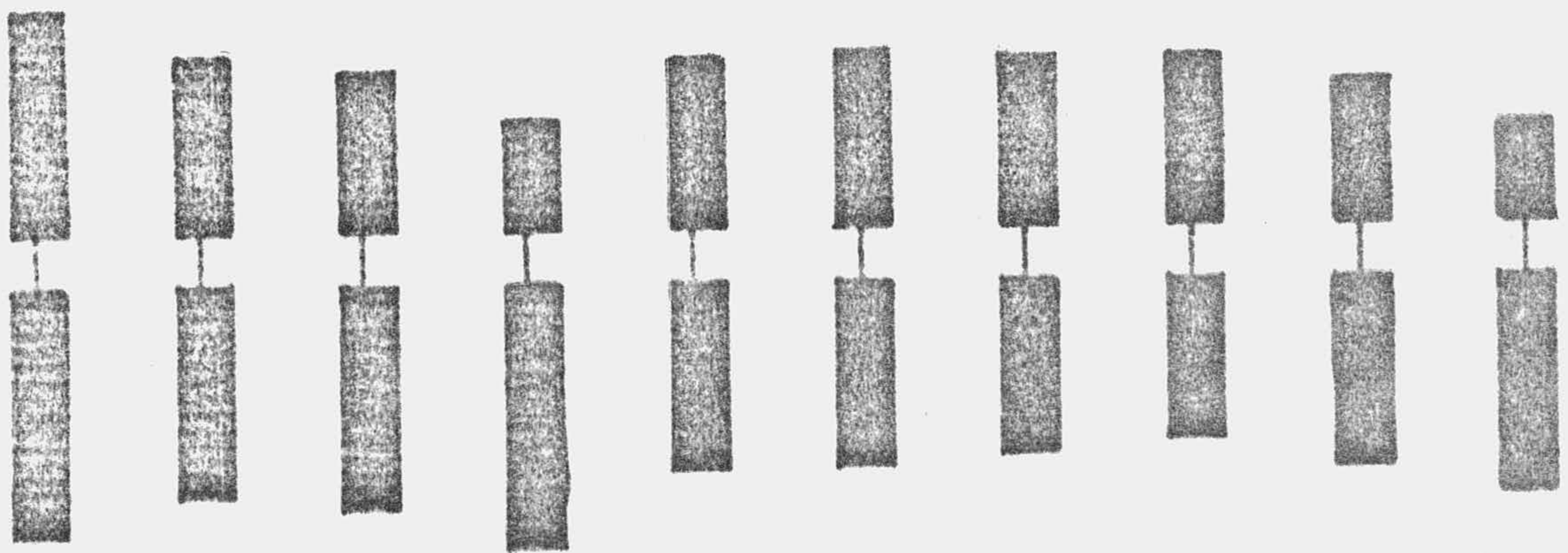
Cistanche Phelypaea (L.) P. Cout. ssp. *lutea* (Desf.) Fdez. Casas & Lainz.

M-3. n=20

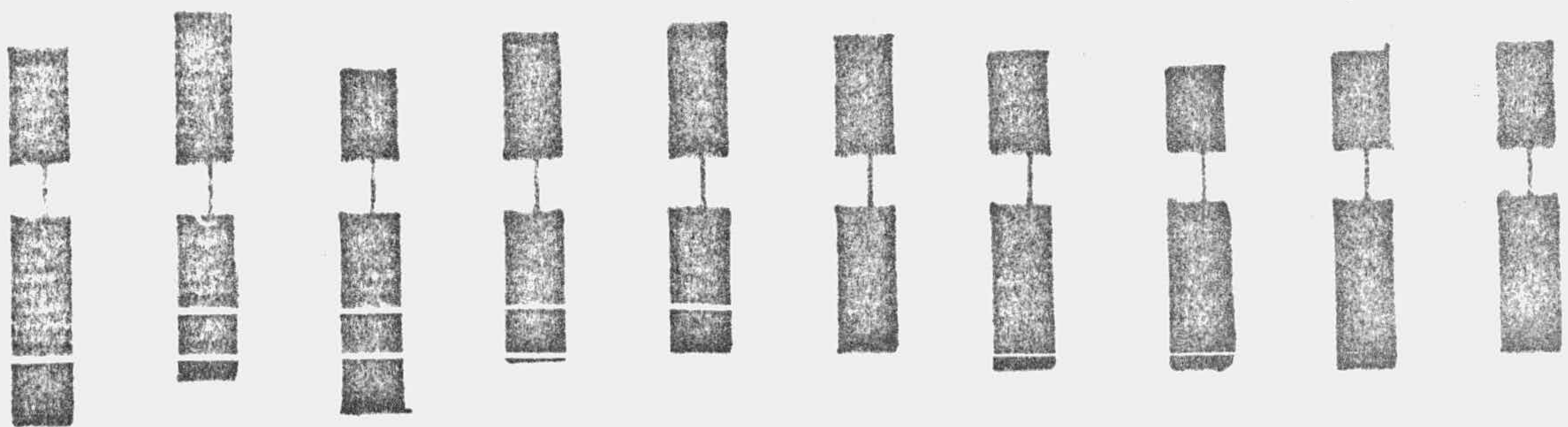
LAMINA XXXVIII



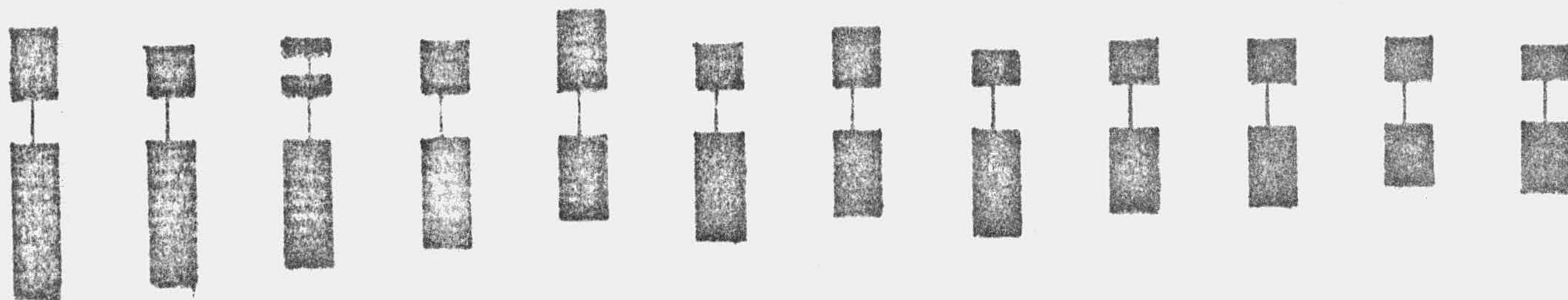
Cistanche Phelypaea (L.) P. Cout. ssp. *lutea* (Desf.) Fdez. Casas & Lainz.
M-3. n=20 (Continuación).



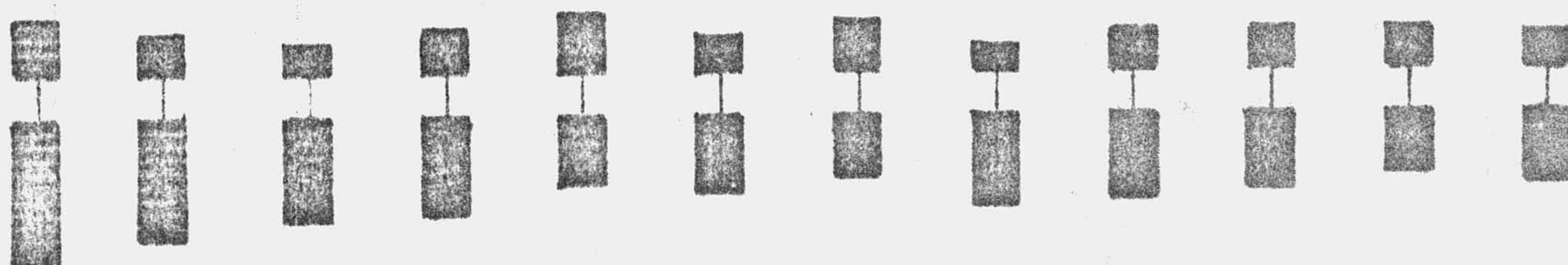
Cistanche violacea (Desf.) Beck. - Mannagetta. M-3. n=20



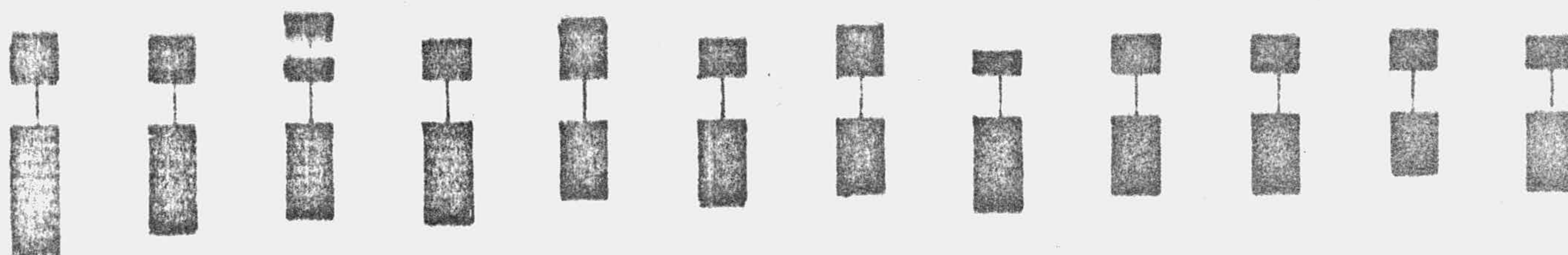
LAMINA XXXIX



Orobanche ramosa L. ssp. *nana* (Reuter) Couthino. n=12



Orobanche ramosa L. ssp. *ramosa*. n=12

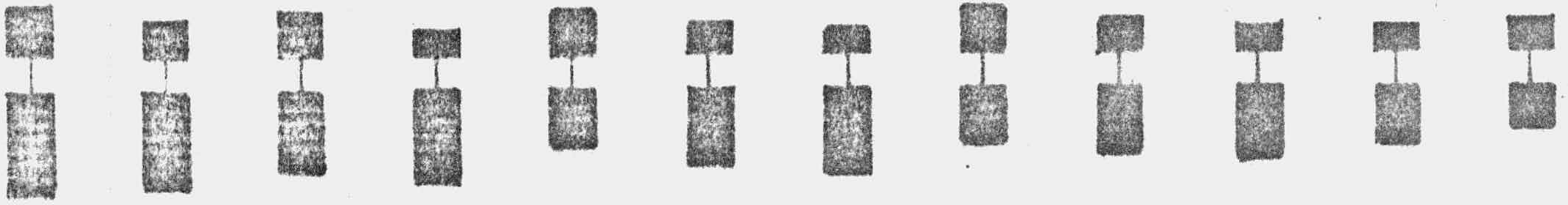


Orobanche ramosa L. ssp. *mutelii* (F. W. Schultz.) Couthino. n=12

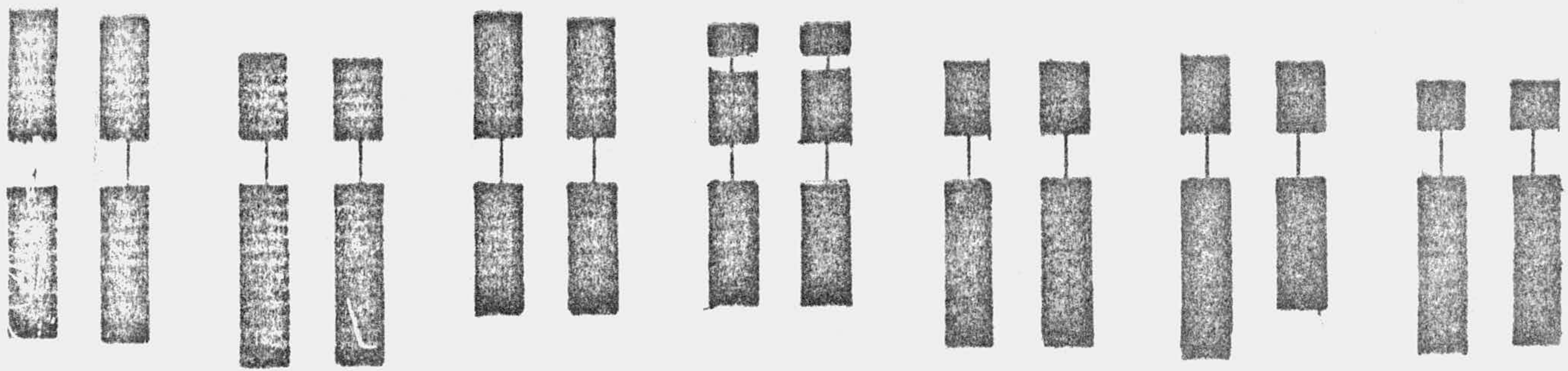
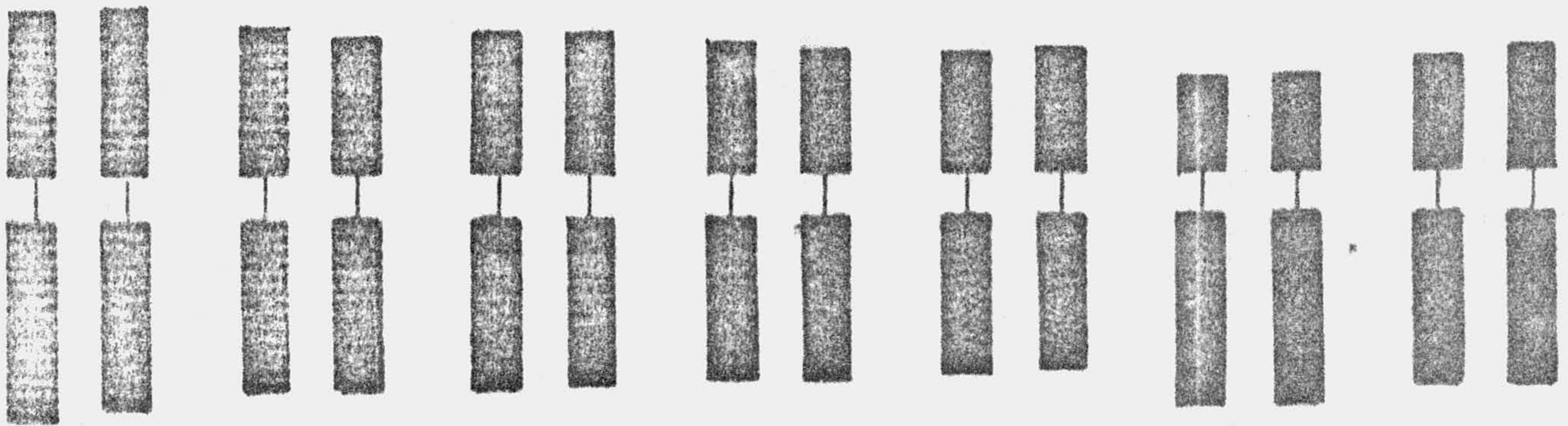
SECT: TRIONYCHON

LAMINA XXXX

SECT. TRIONYCHON



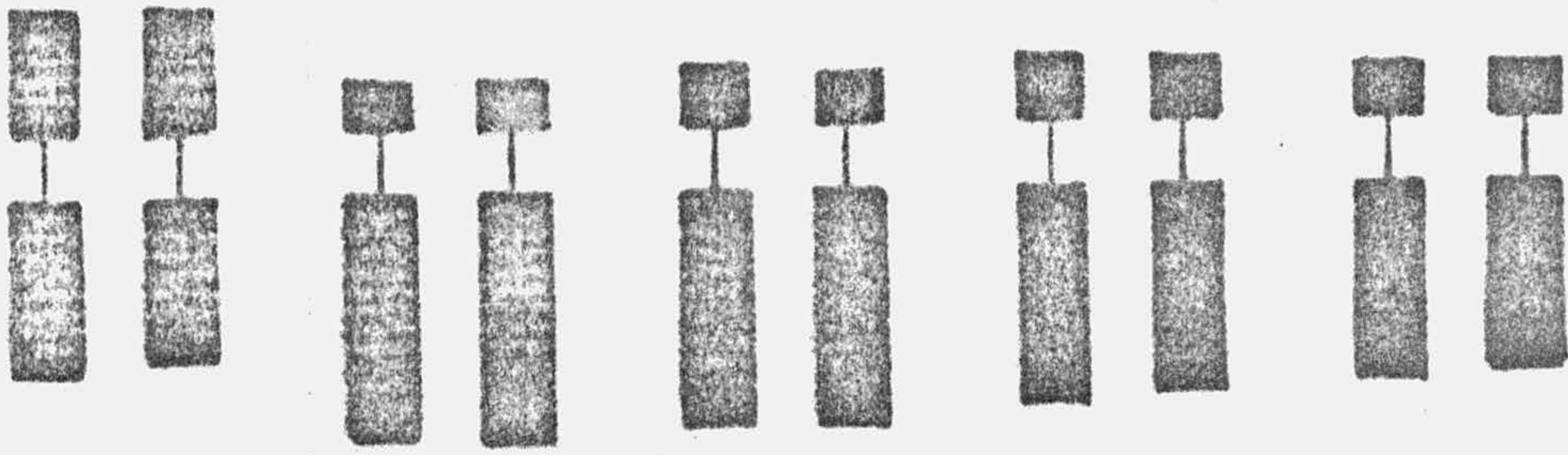
Orobanche purpurea Jacq. $n=12$.



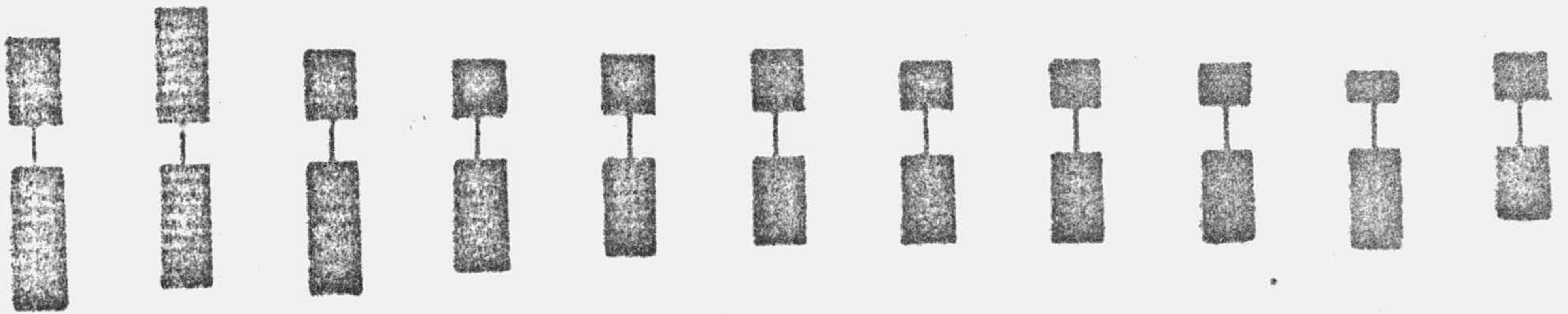
O. cernua Loeffl. $2n=38$

SECT. OROBANCHE

LAMINA XXXXI



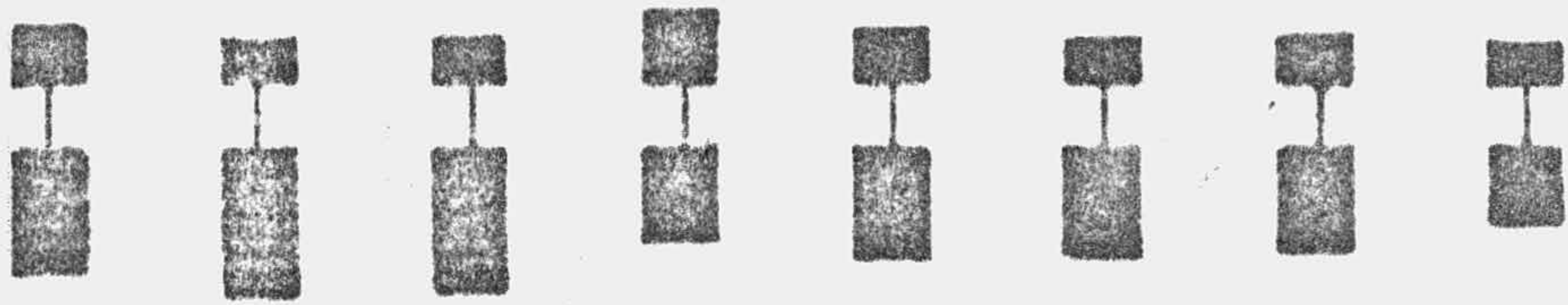
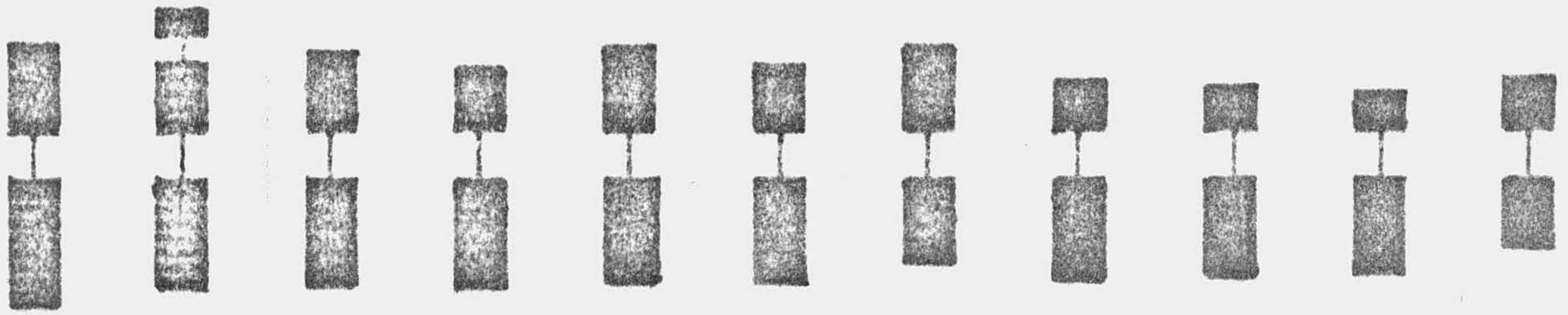
Orobanche cernua Loeffl. (Continuación).



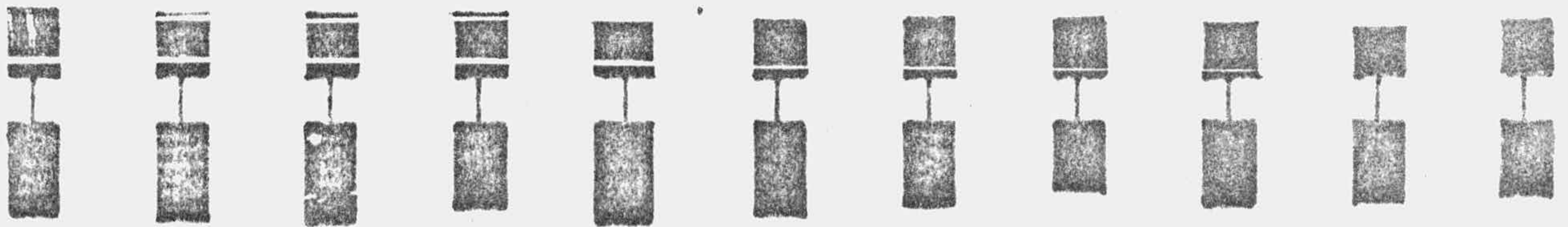
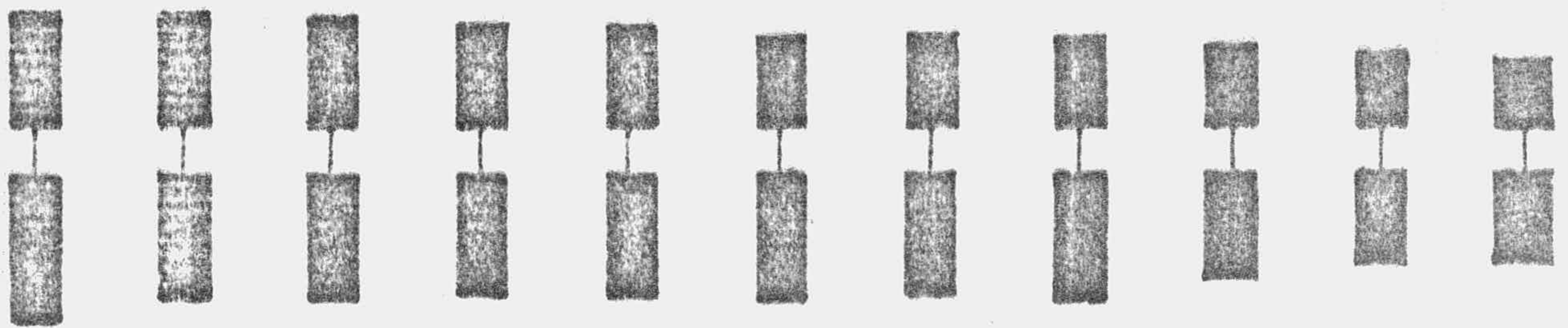
Orobanche rapum genistae Thuill. ssp. *rapum genistae*, n=19.

SECT. OROBANCHE

LAMINA XXXXII

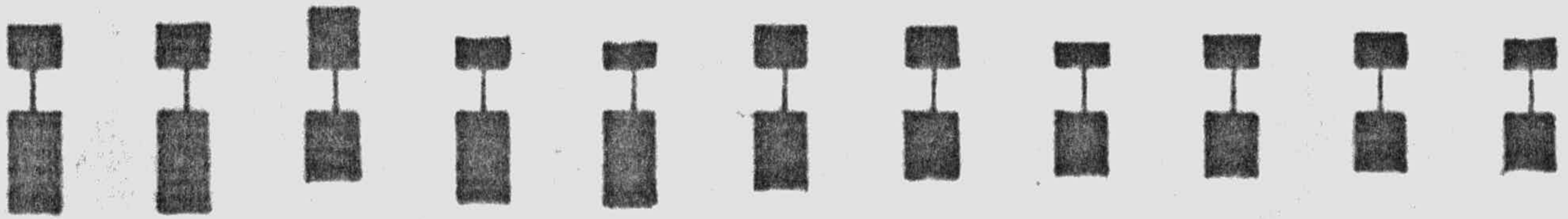


Orobanche minor Sm. n=19



Orobanche latisquama (F. W. Schultz.) n=38.

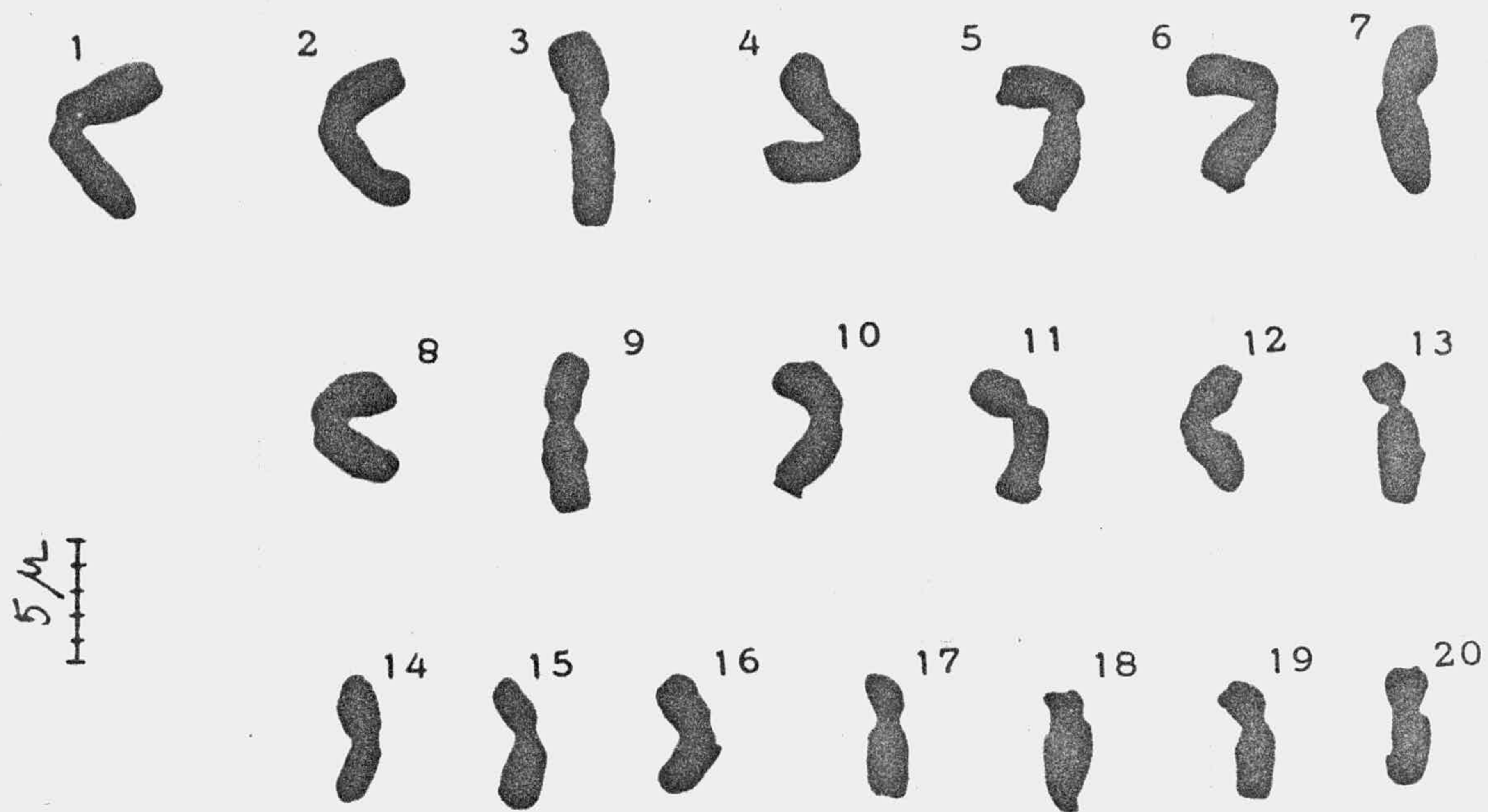
LAMINA XXXXIII



Orobanche latisquama(F. W. Schultz.). n=38(Continuación).

SECT. OROBANCHE

LAMINA XXII



1 Cistanche Phelypaea(L.) P. Cout. subsp. lutea(Desf.)
Fdez. Casas & Lainz. n=20

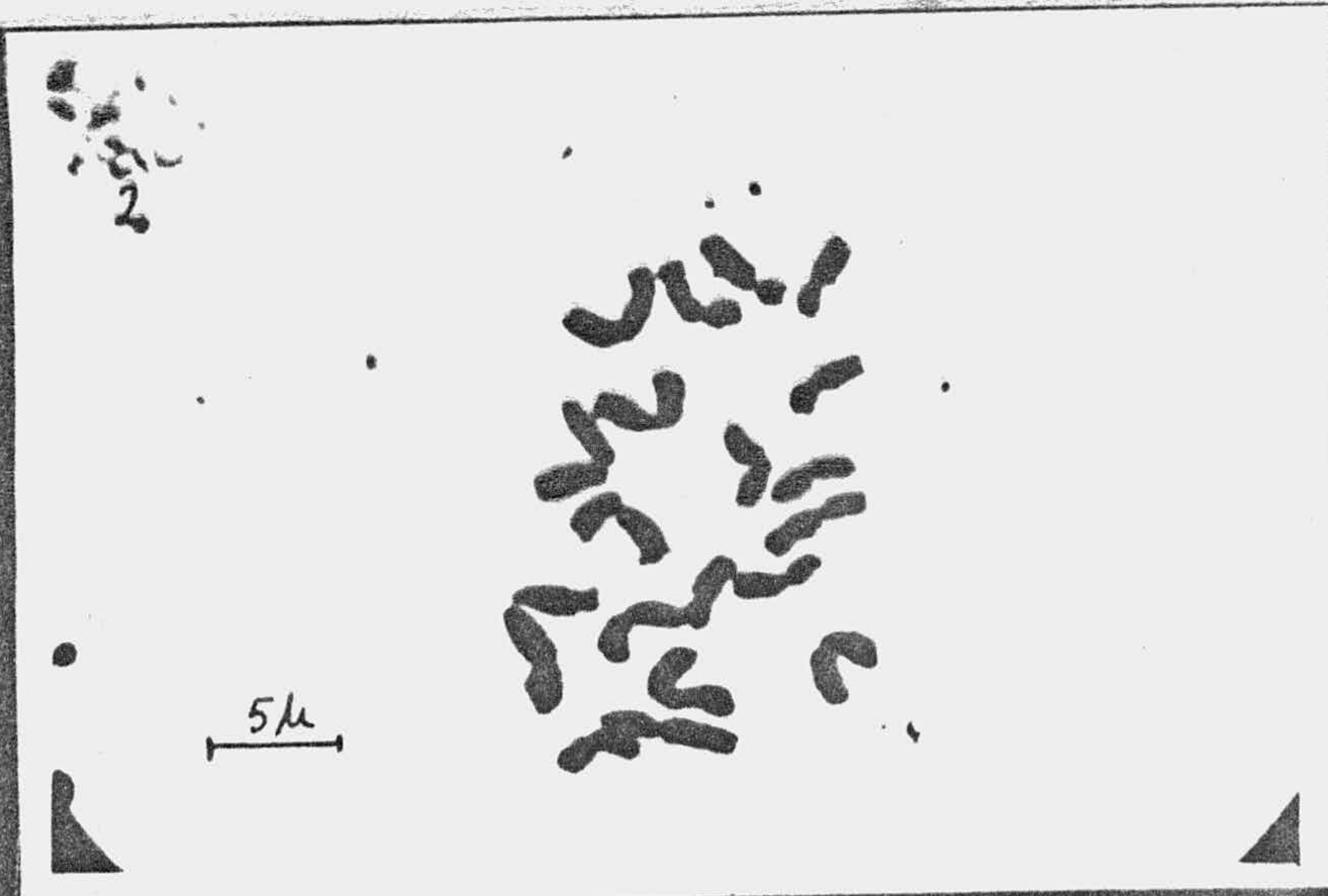
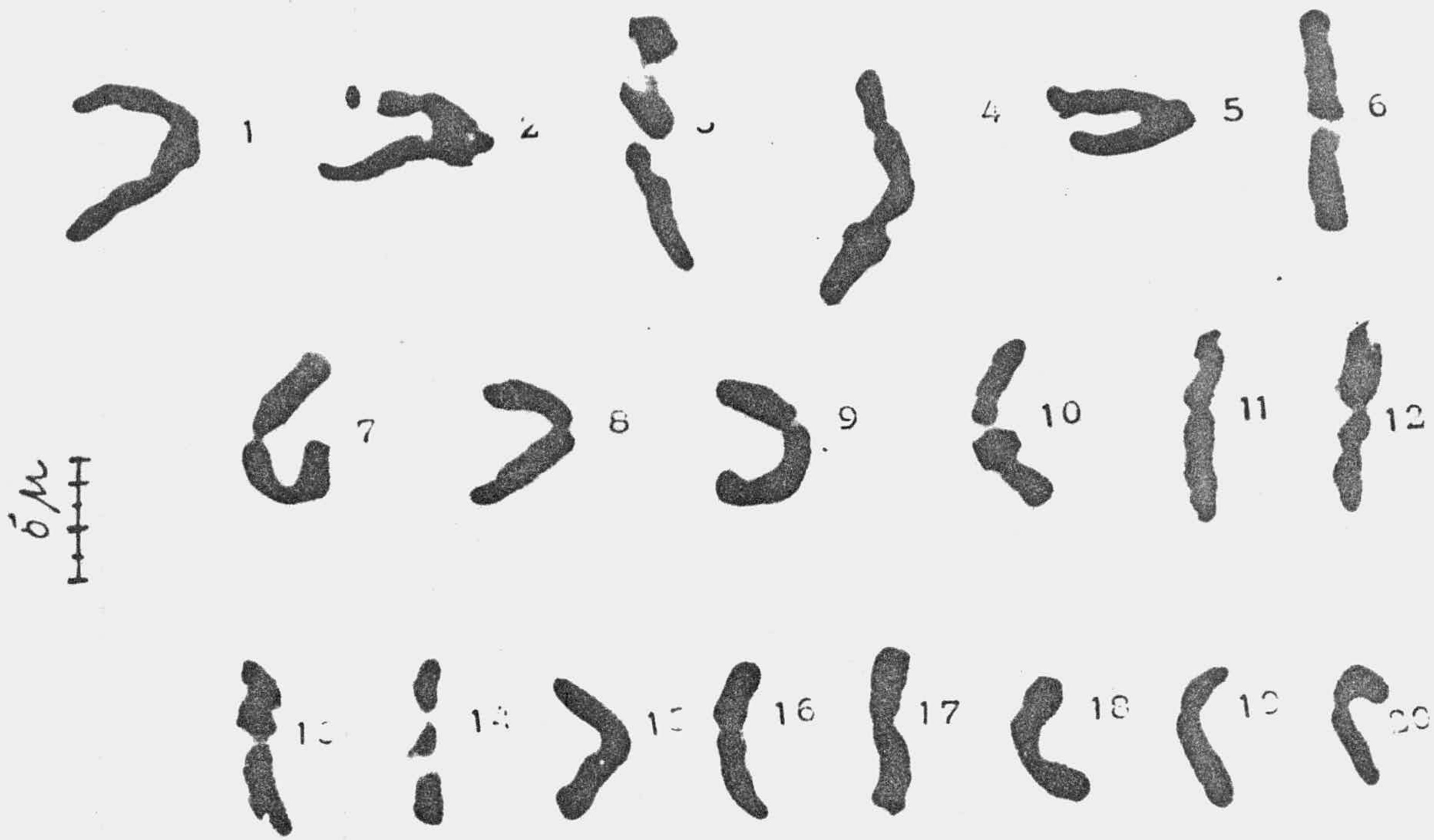
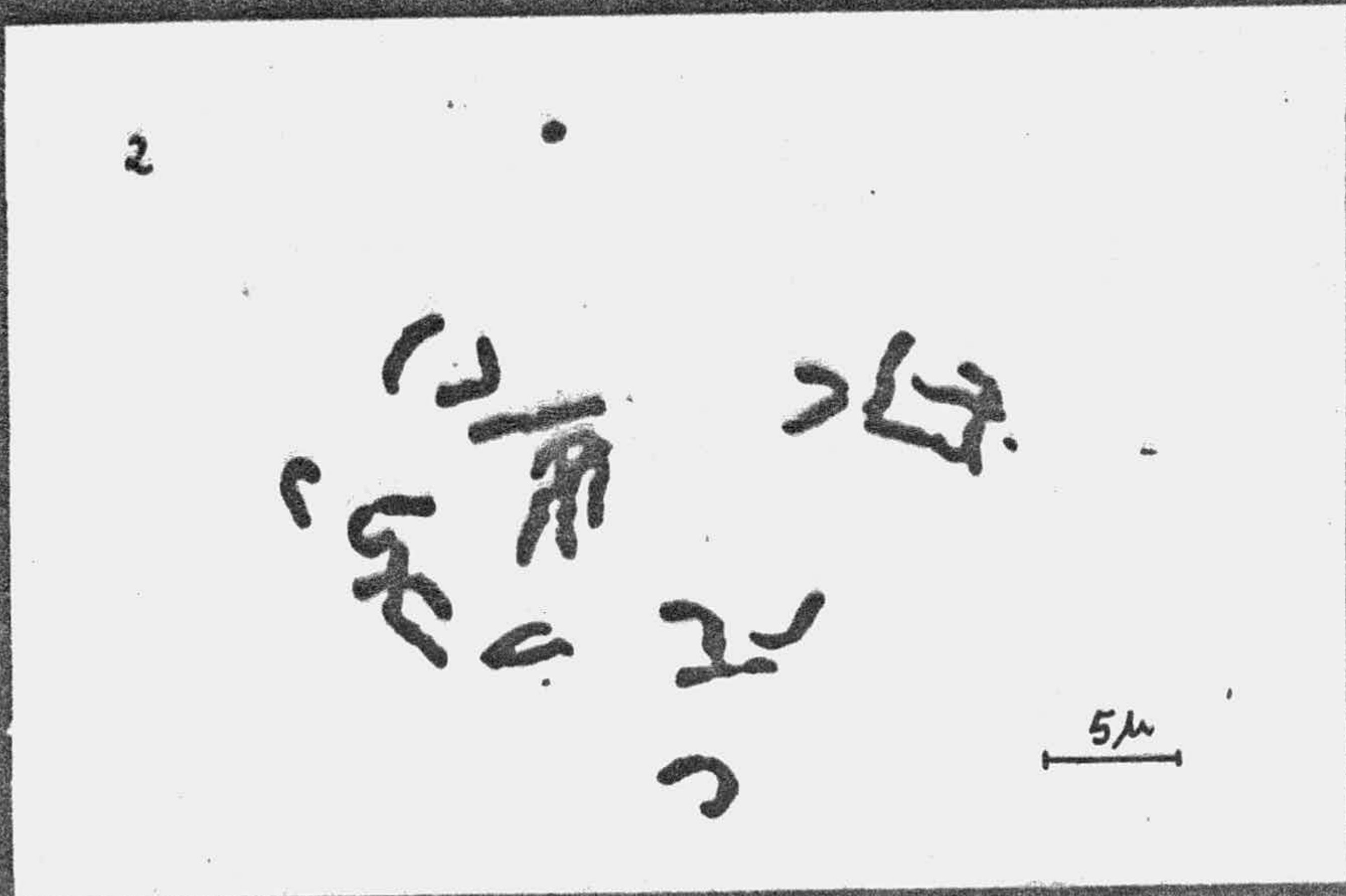


Fig. 1: Cariotipo haploide de C. Phelypaea(L.) P. Cout. ssp. lutea (Desf.) Fdez. Casas & Lainz. (M-1).

Fig. 2: Metafase mitótica de C. Phelypaea(L.) P. Cout. ssp. lutea(Desf.) Fdez. Casas & Lainz. obtenida en granos de polen.



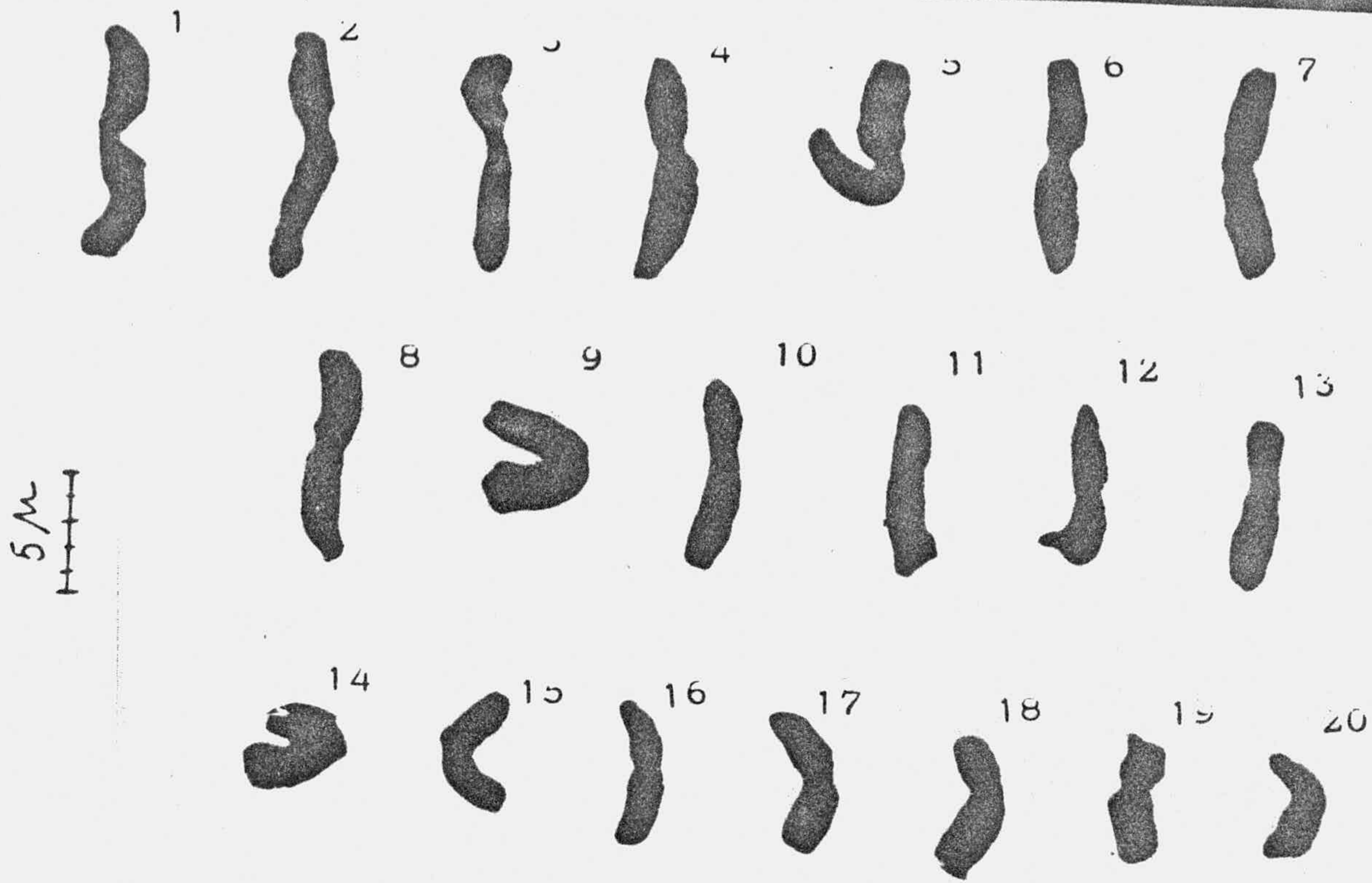
1 Cistanche phelypaea(L.) P. Cout. subsp. lutea(Desf.)
Fdez. Casas&Lainz. n=20.



2 Fig. 1: Cariotipo haploide de C. phelypaea(L.)P. Cout. ssp. lutea(Desf.)Fdez. Casas&Lainz. (M-3).

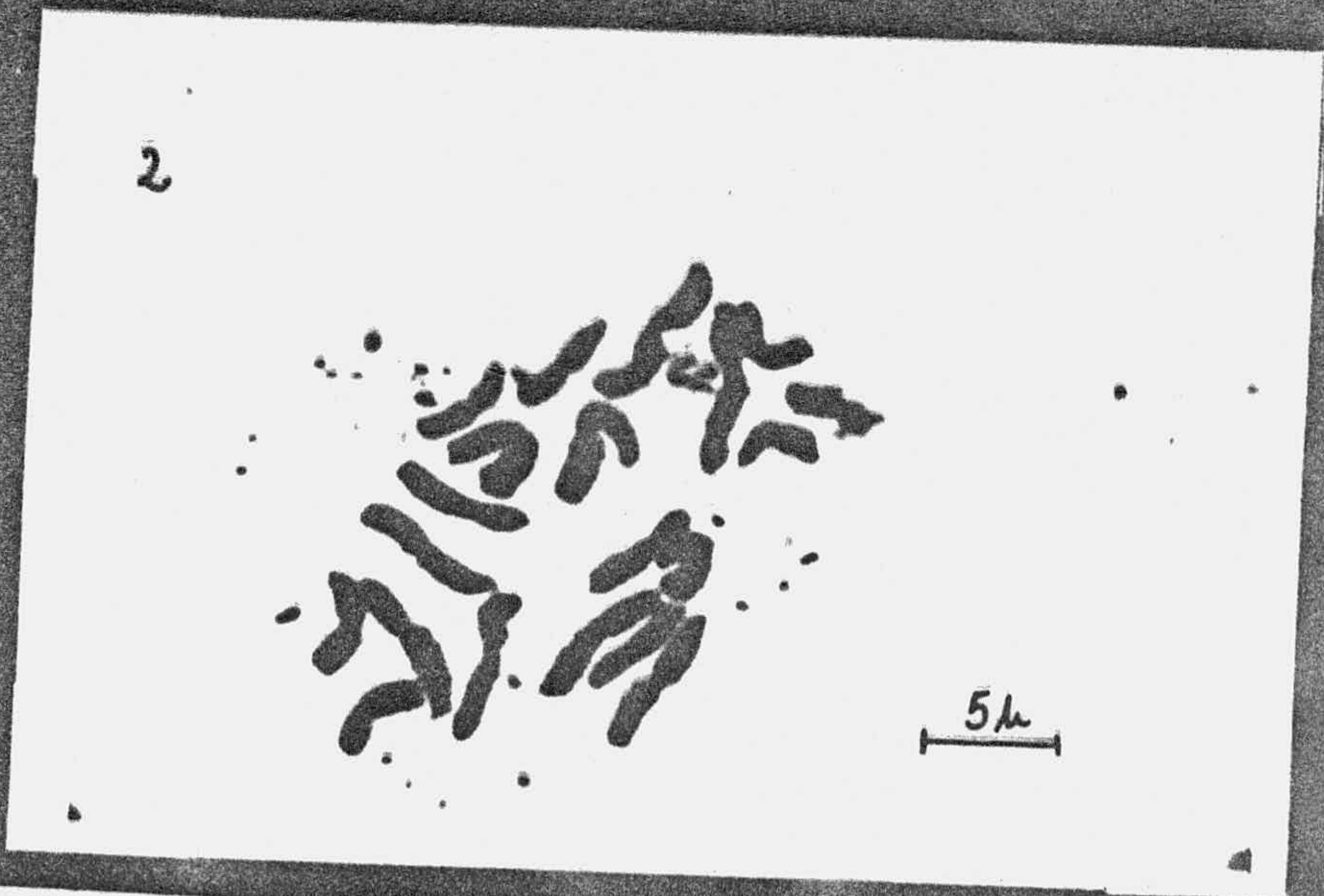
Fig. 2: Metafase mitótica de C. phelypaea(L.)P. Cout. ssp. lutea(Desf.) Fdez. Casas&Lainz. obtenida en - granos de polen.

LAMINA XXIV



1

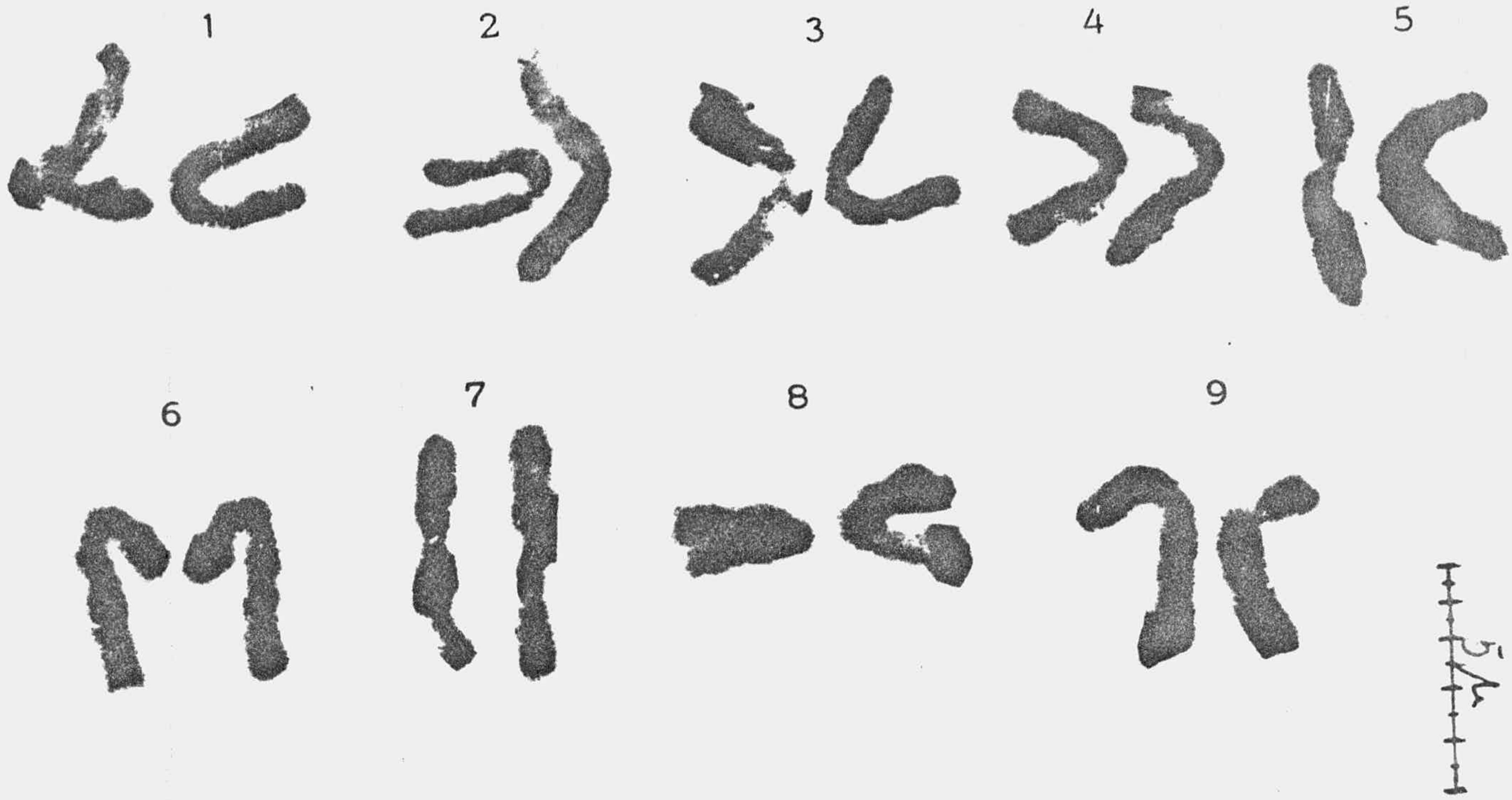
Cistanche violacea(Desf.) Beck-Mannagetta . n=20



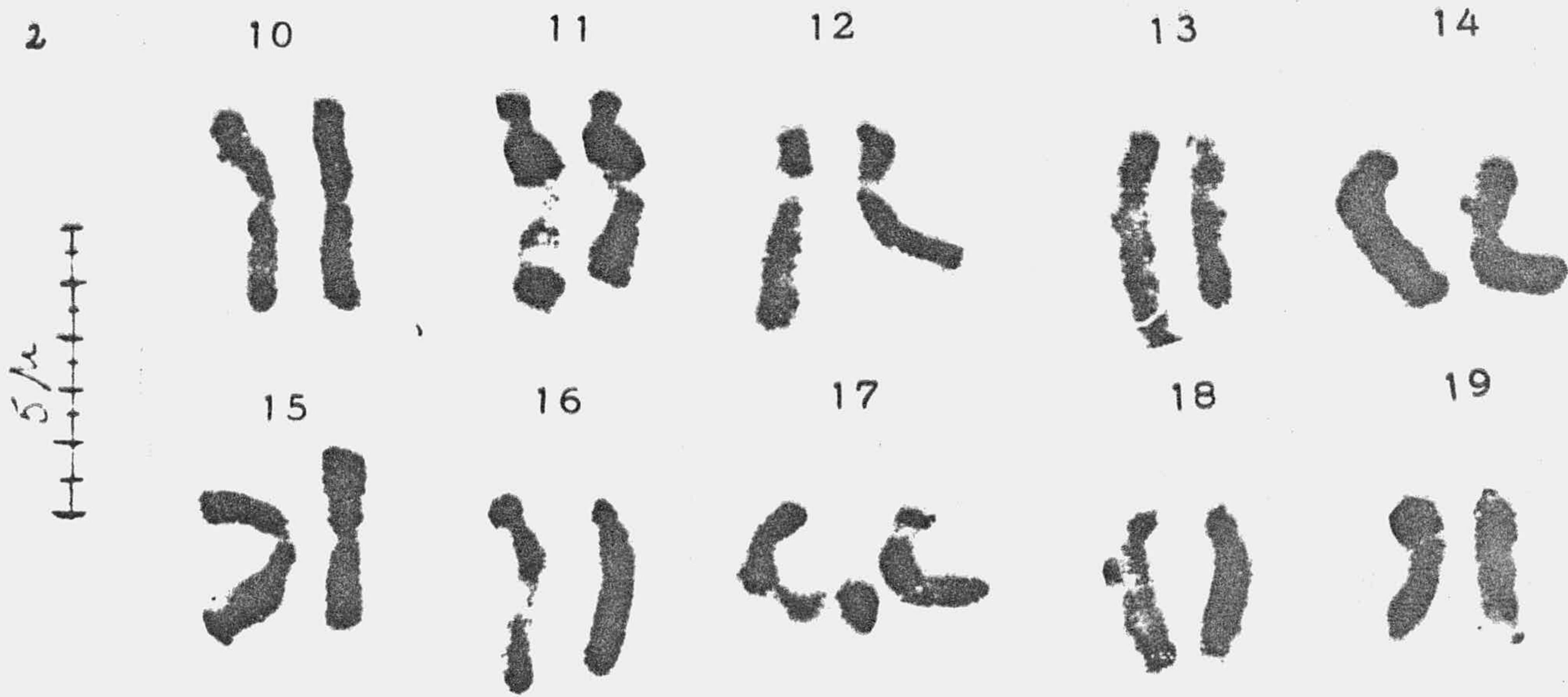
2

Fig. 1: Cariotipo haploide de *C. violacea*(Desf.) Beck-Mannagetta

Fig. 2: Metafase mitótica de *C. violacea*(Desf.) Beck-Mannagetta obtenida en granos de polen.



4 *Orobanche cernua* Loefl. $2n=38$



Orobanche cernua Loefl. $2n=38$ (Continuación)

Fig. 1 y 2 :Cariotipo de *O. cernua* Loefl.

LAMINA XXXVI



4

Orobanche purpurea Jacq. n=12

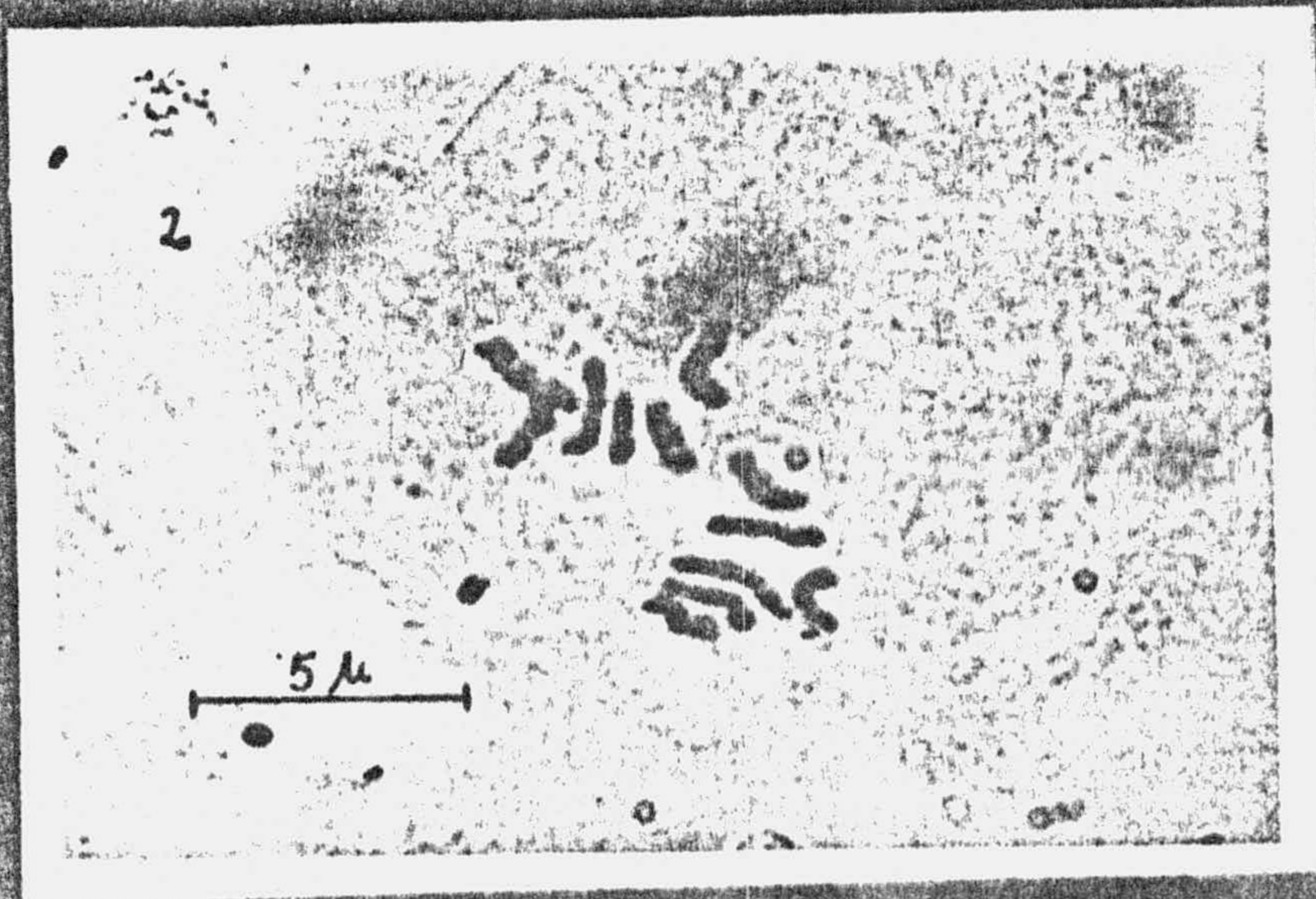
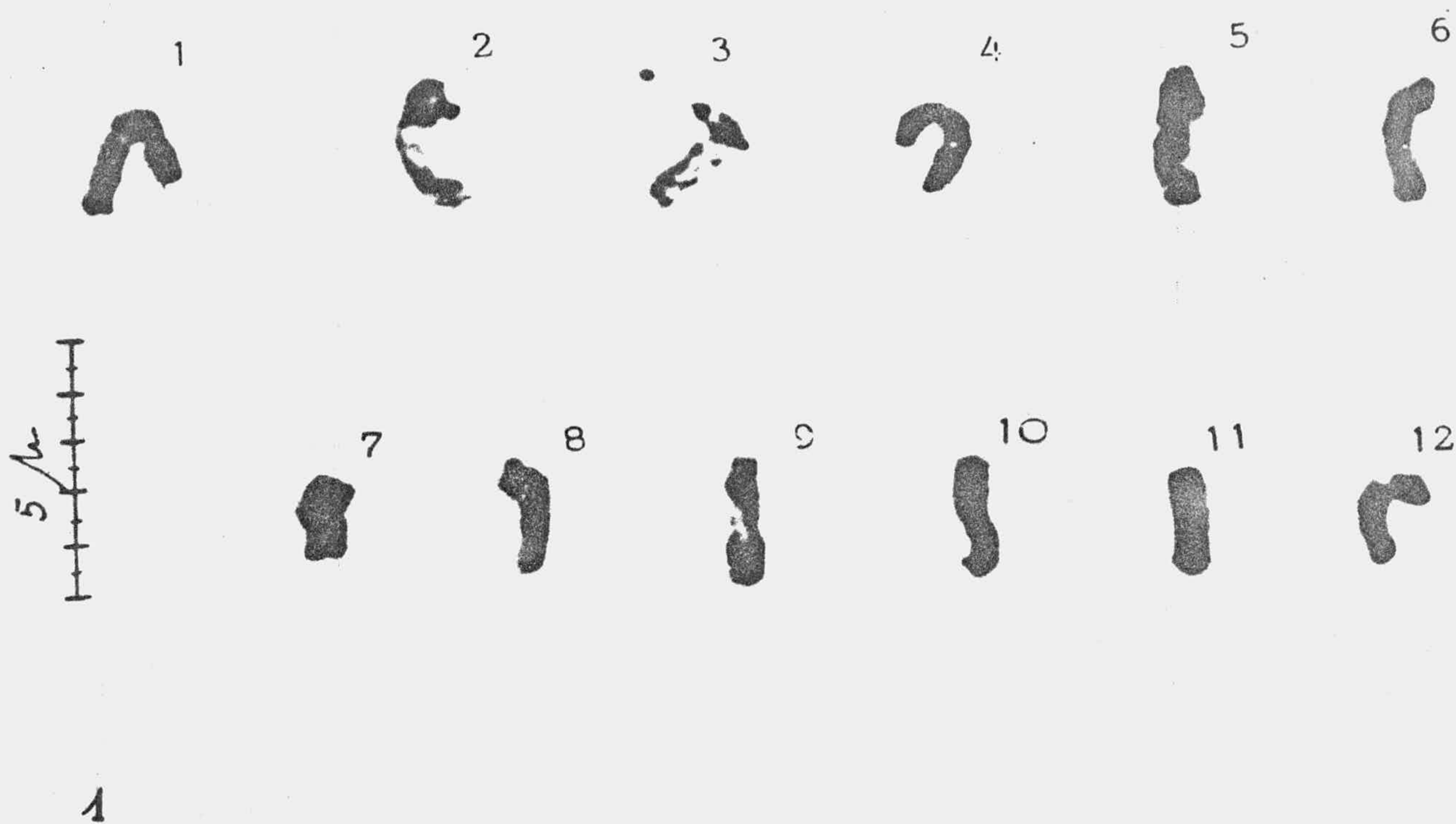


Fig. 1: Cariotipo haploide de *O. purpurea* Jacq.

Fig. 2: Metafase mitótica de *O. purpurea* Jacq. obtenida

LAMINA XXVII



Orobanche ramosa L. subsp. mutelii (F. W. Schultz) Coutinho. n=12

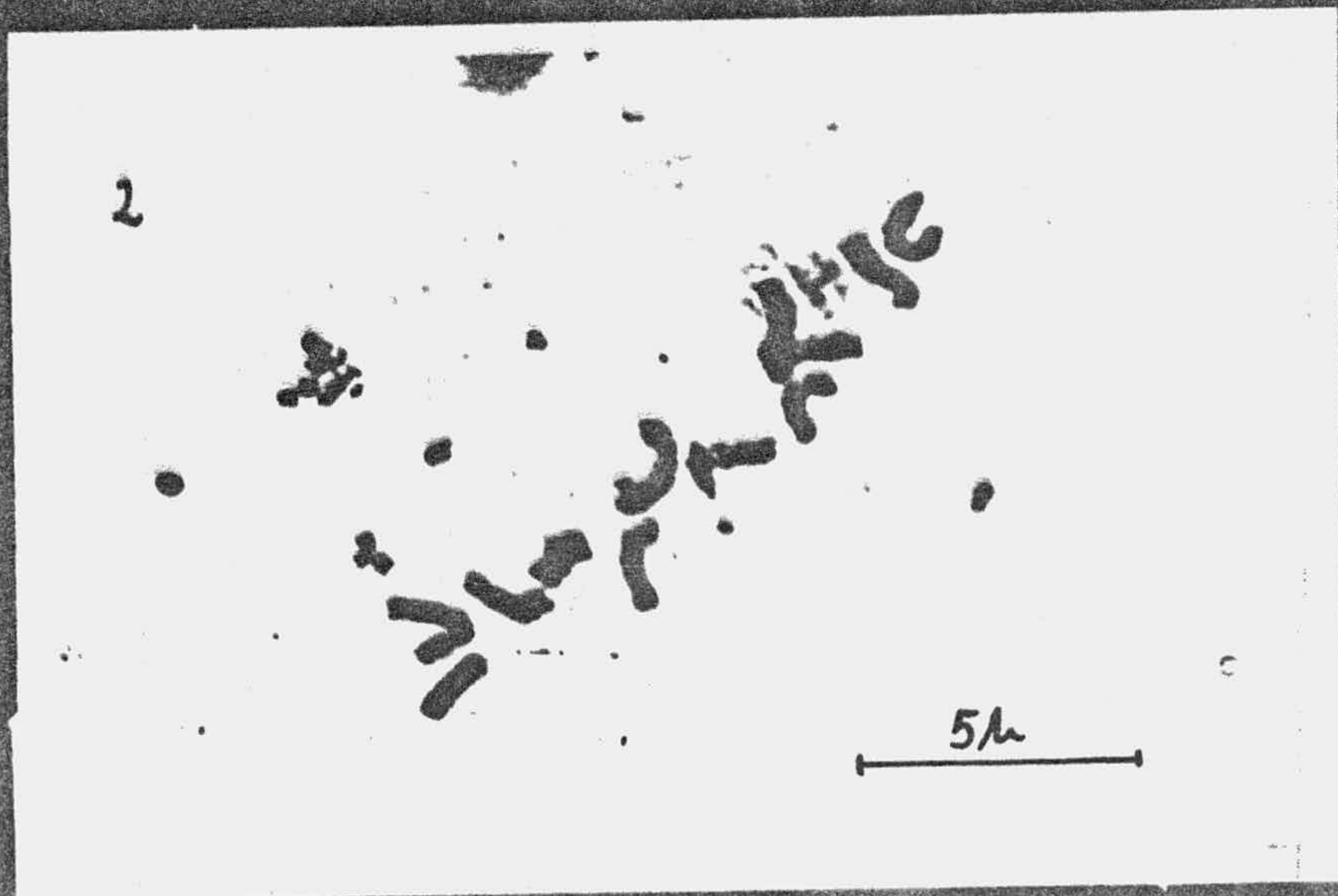
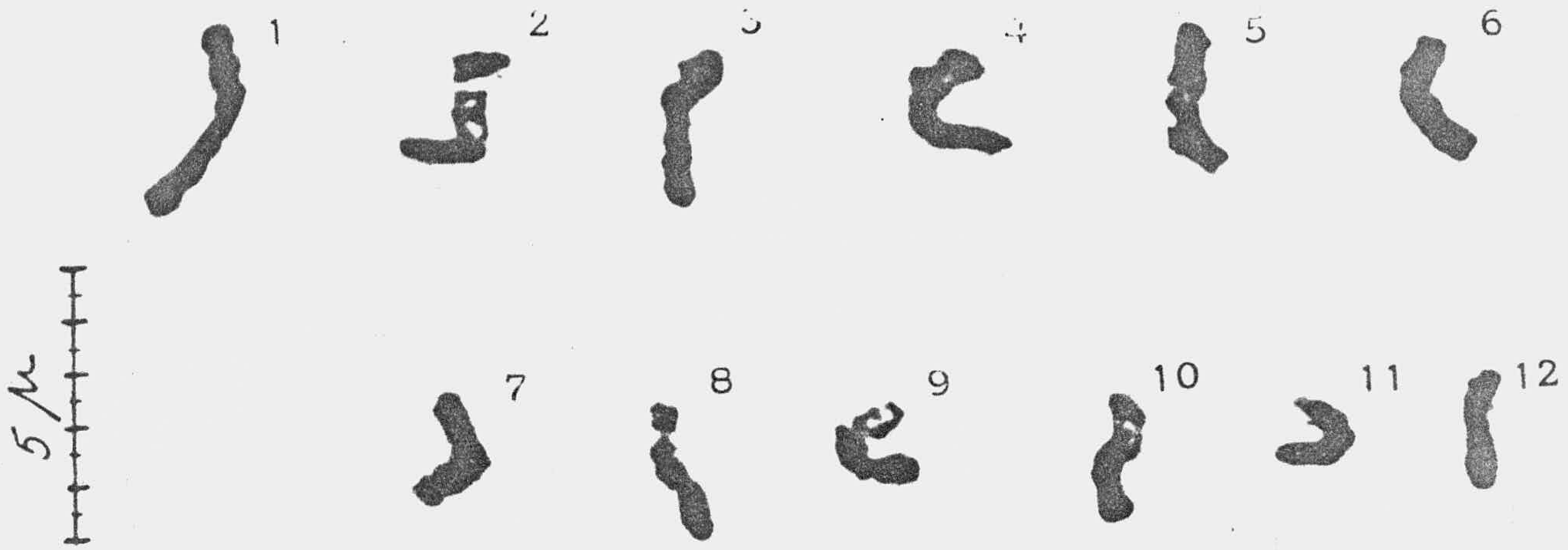


Fig 1: Cariotipo haploide de *O. ramosa* L. ssp. *mutelii* (F. W. Schultz.) Coutinho.

Fig. 2: Metafase mitótica de *O. ramosa* L. ssp. *mutelii* (F. W. Schultz.) Coutinho. obtenida en granos de polen.

LAMINA XXVIII



Orobanche ramosa L. ssp. ramosa . n=12

1

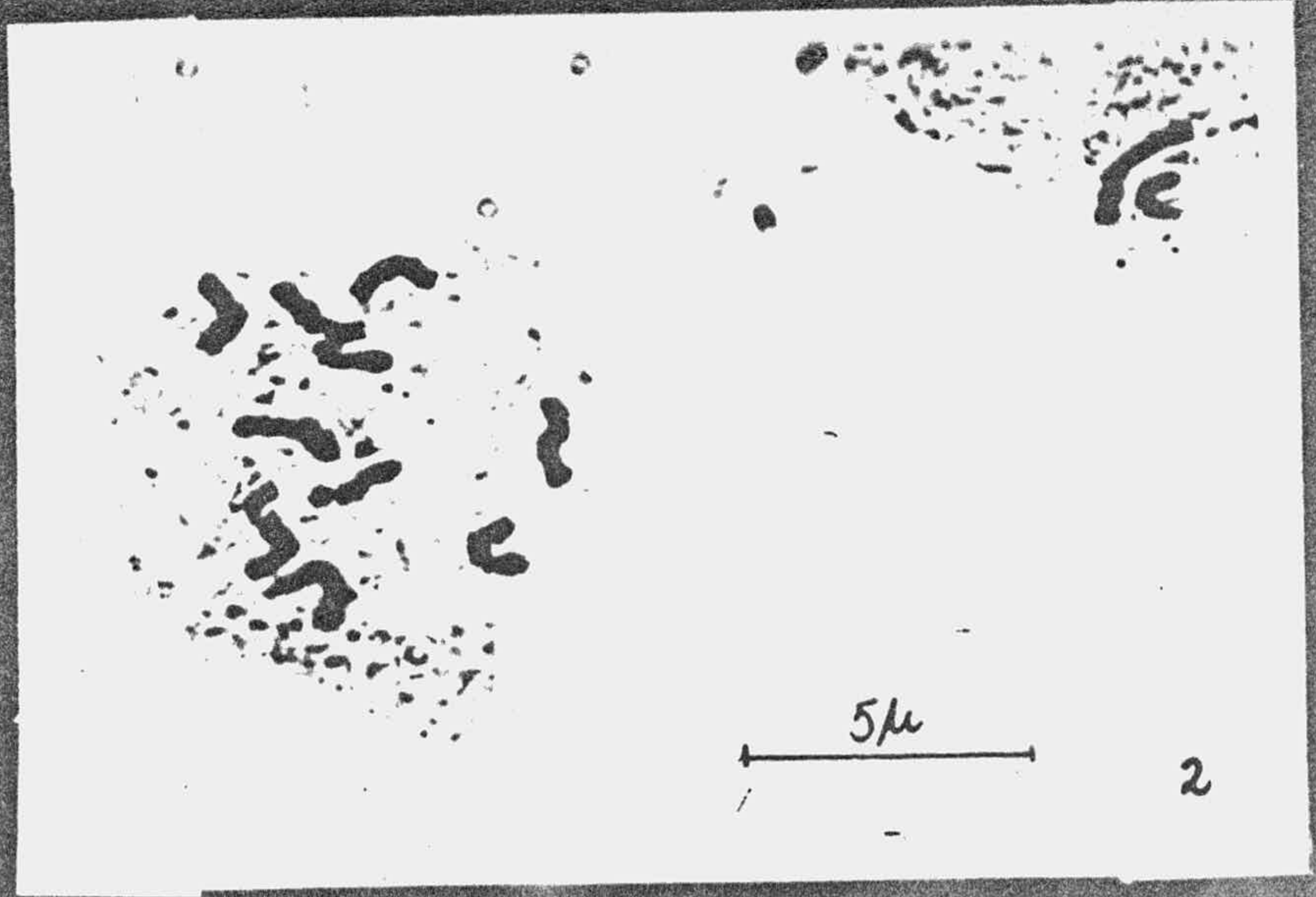
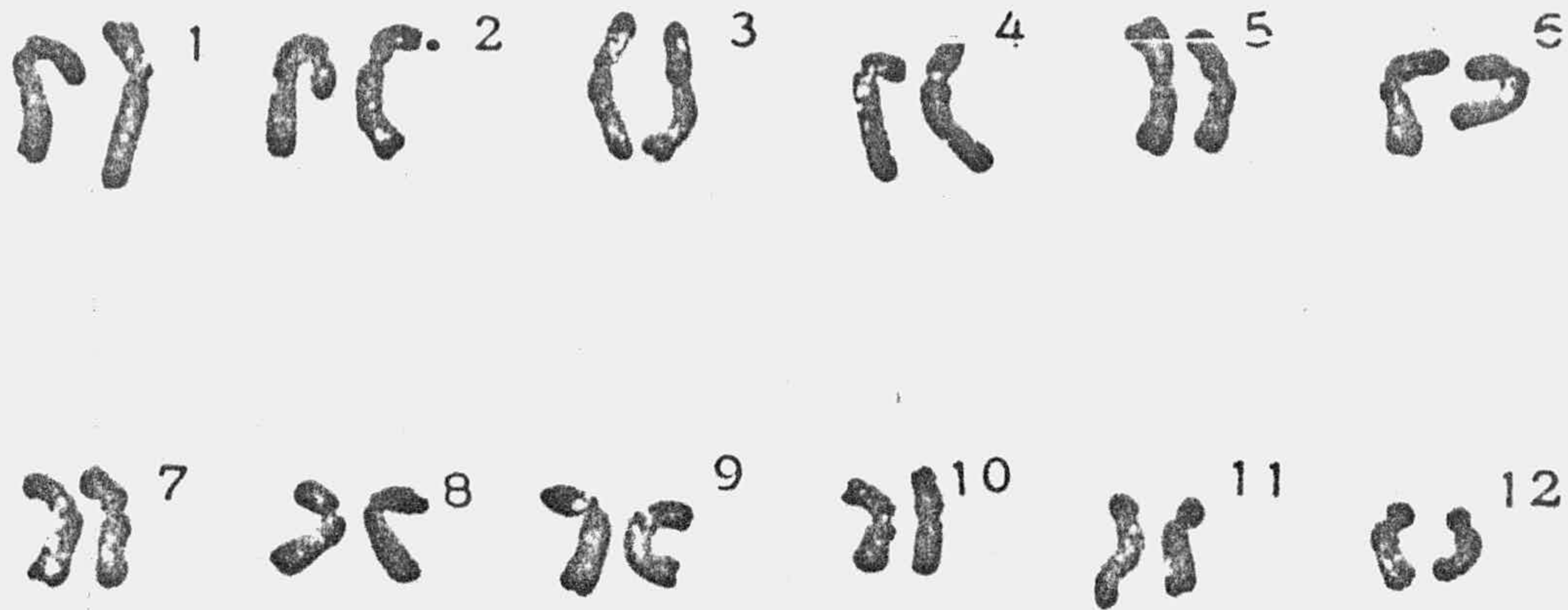


Fig. 1: Cariotipo haploide de *O. ramosa* L. ssp. *ramosa* .

Fig. 2: Metafase mitótica de *O. ramosa* L. ssp. *ramosa* obtenida en granos de polen.

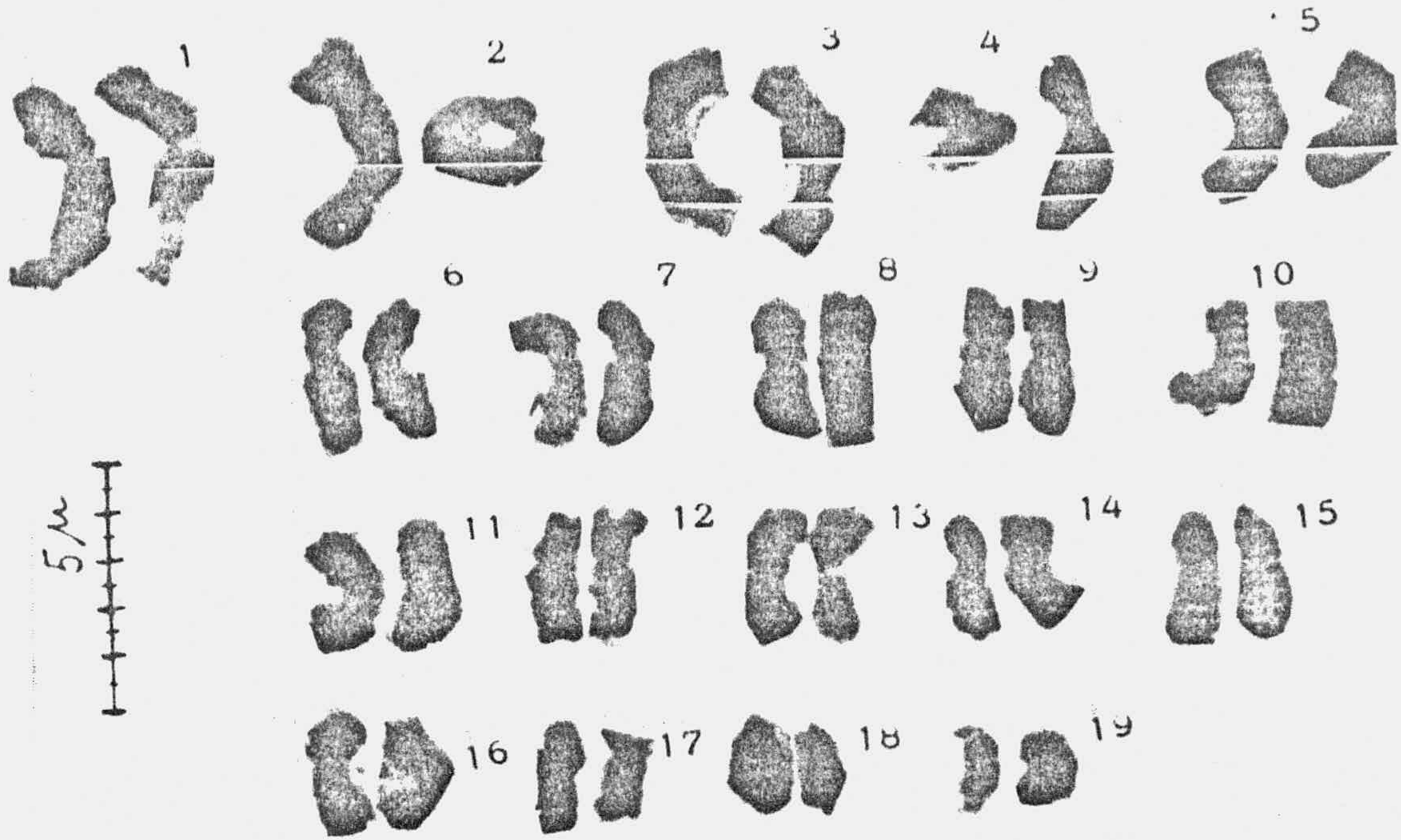
LAMINA XXIX



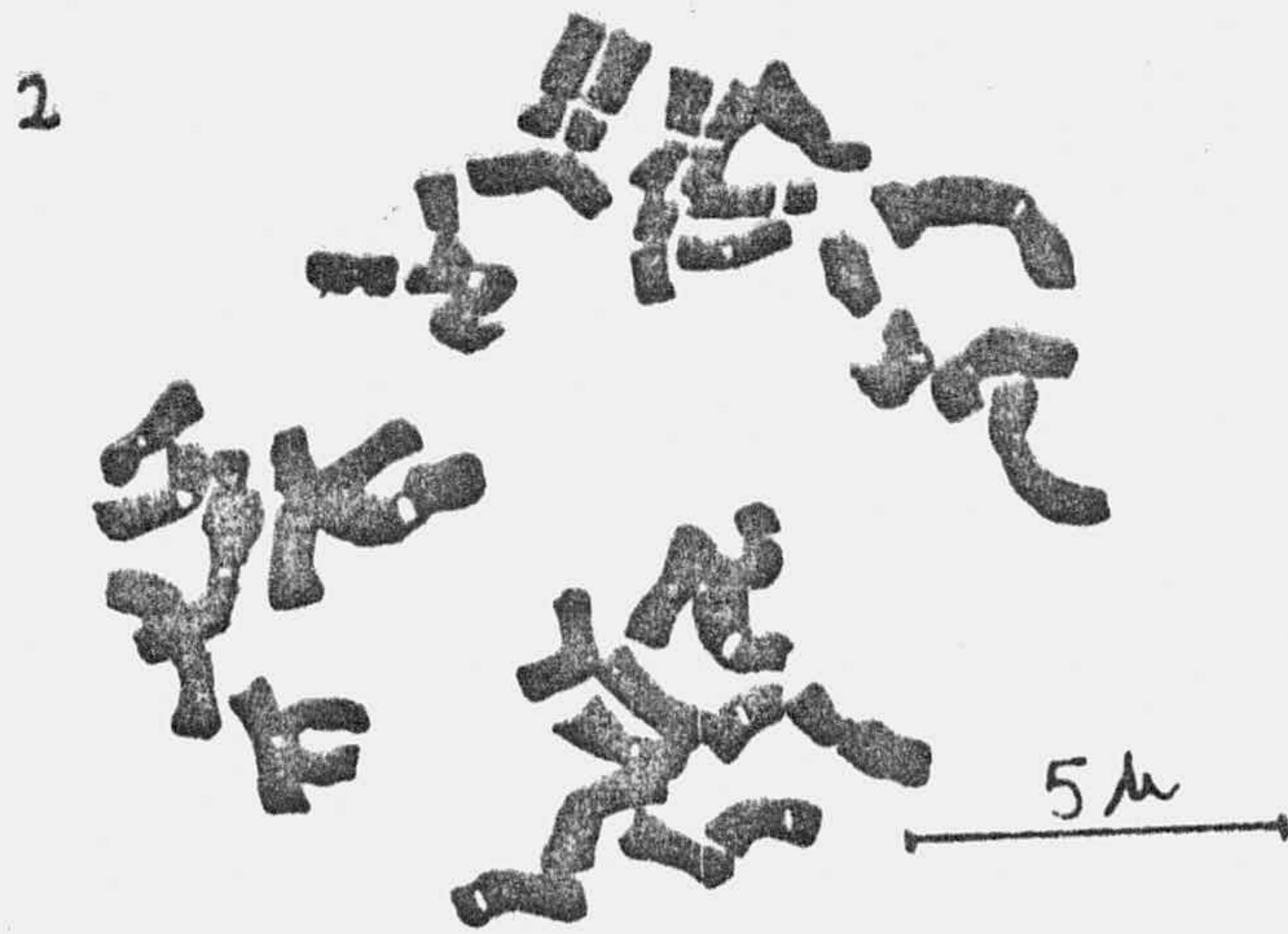
Orobanche caesia Rchb. $2n=24$

1

Fig.1: Cariotipo de *O. caesia* Rchb. realizado sobre una placa metafásica obtenida por GREILHUBER J. & WEBER A. (1976).



1
Orobanche rapum-genistae Thuill. subsp. *rapum-genistae* $2n=38$



2
Fig. 1: Cariotipo de *O. rapum-genistae* Thuill. ssp. *rapum-genistae*.

Fig. 2: Interpretación de metafase mitótica de -
O. rapum-genistae Thuill. ssp. *rapum-genistae*.

LAMINA XXXI

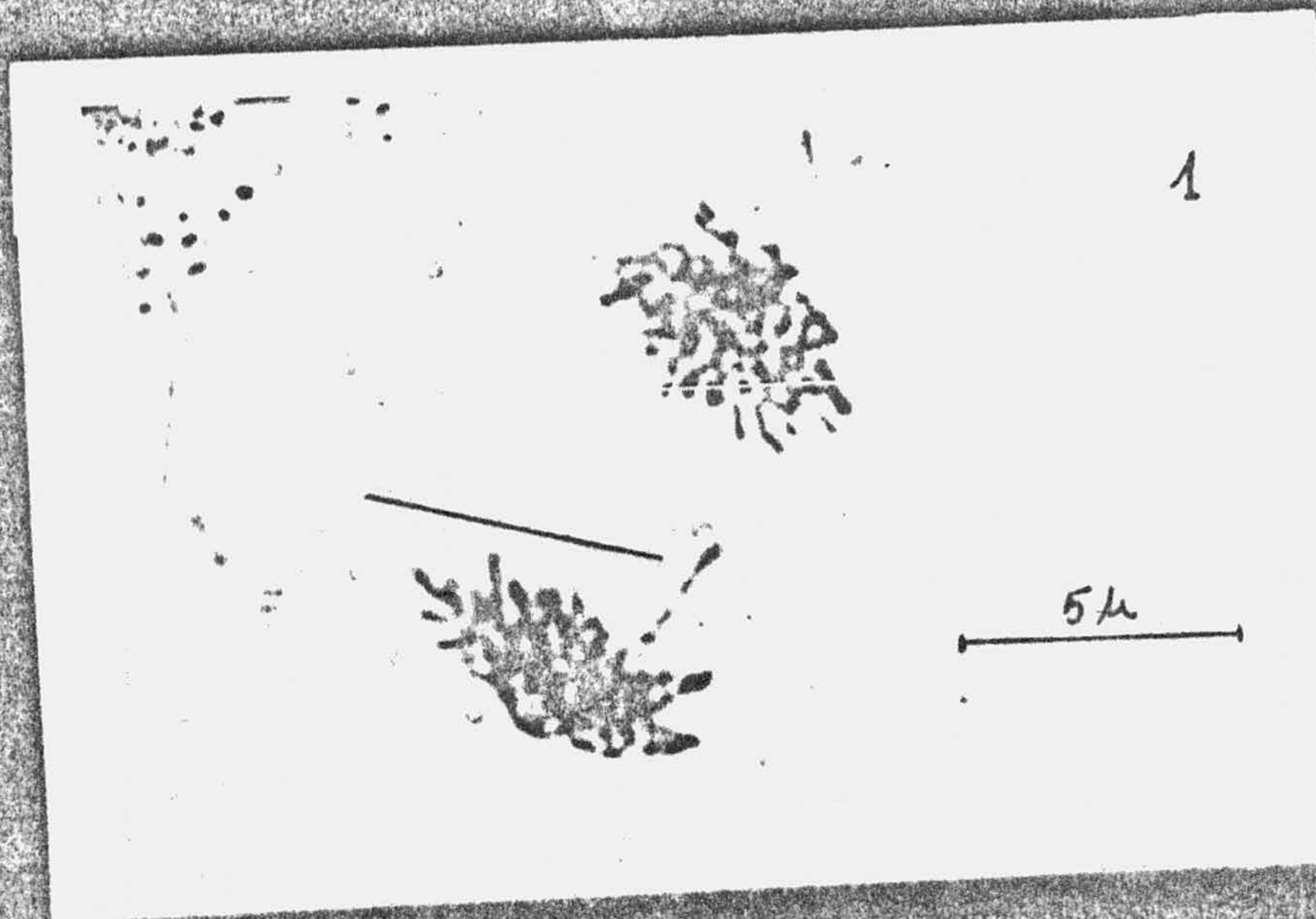


Fig. 1: Anafase mitótica en ovarios jóvenes de *O. gracilis* Sm. mostrando no-disyunción de cromátidas hermanas.

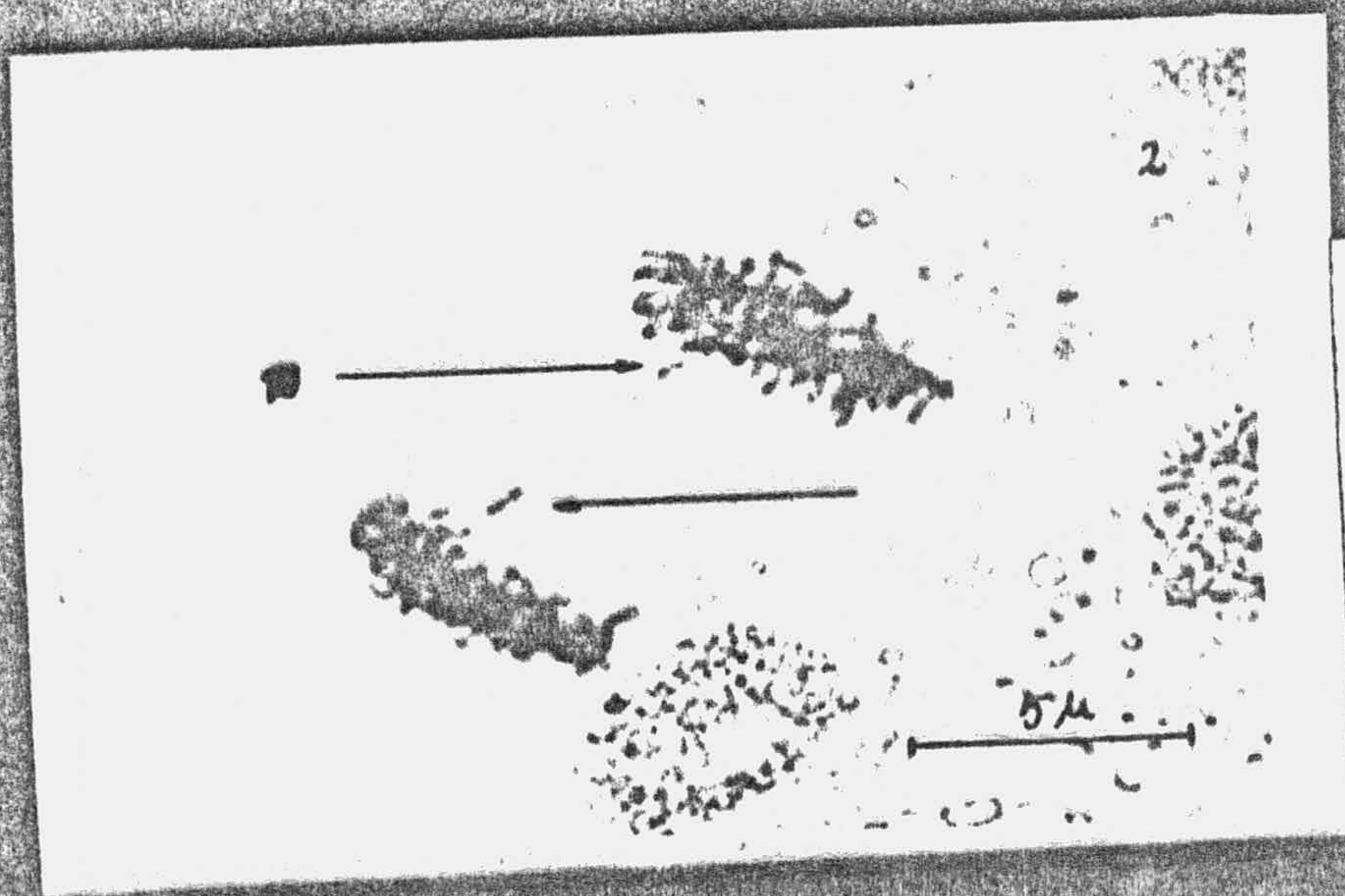


Fig. 2: Anafase mitótica en ovarios jóvenes de *C. gracilis* Sm. mostrando cromosomas retardatarios.

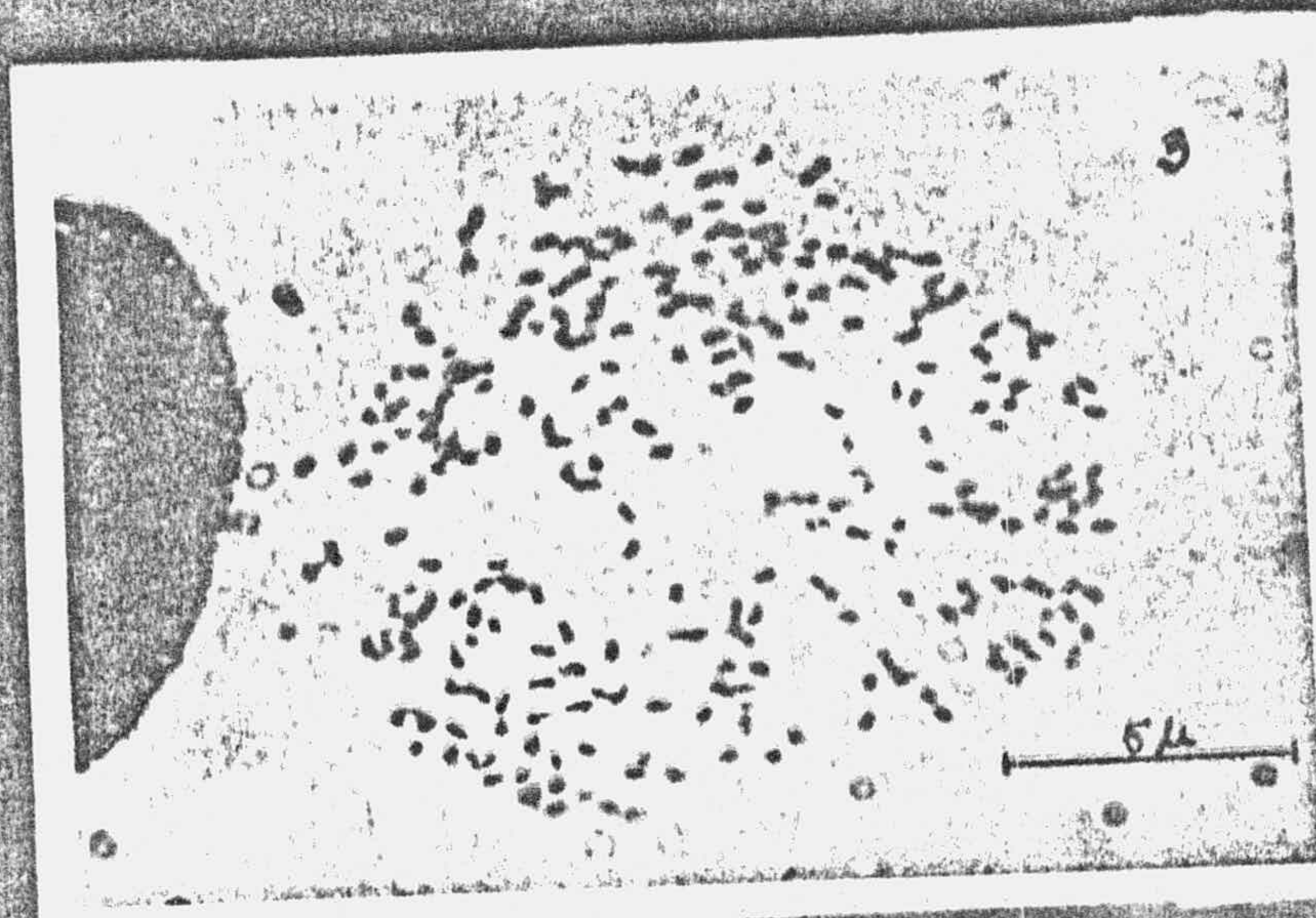


Fig. 3: Mitosis en granos de polen en *O. rapum genistae* - Thuill. ssp. *rapum genistae* con 114 cromosomas aproximadamente.

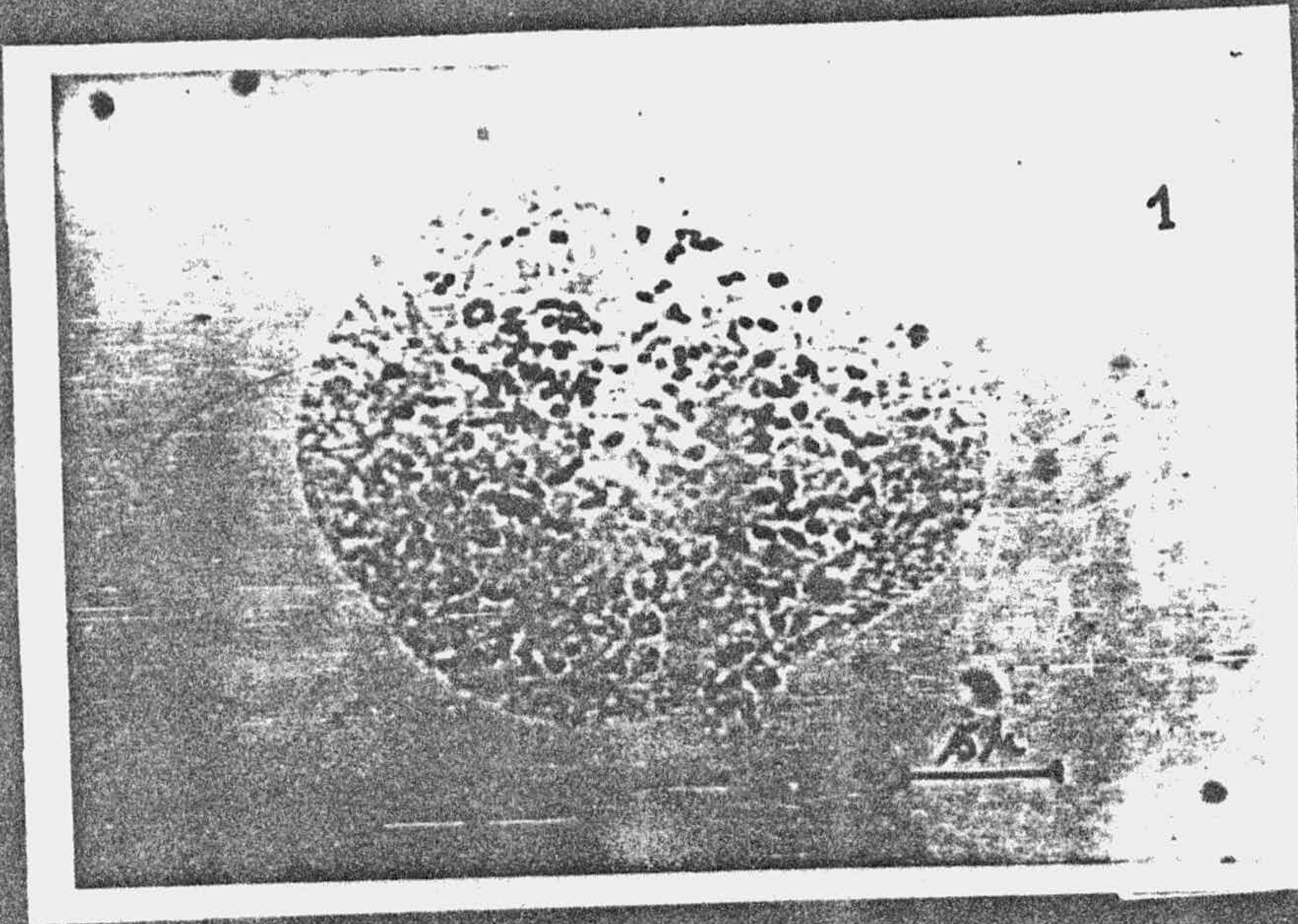


Fig. 1y2: Mitosis en granos de polen de *O. rapum genistae* - Thuill. con aproximadamente 120 y 100 cromosomas respectivamente.

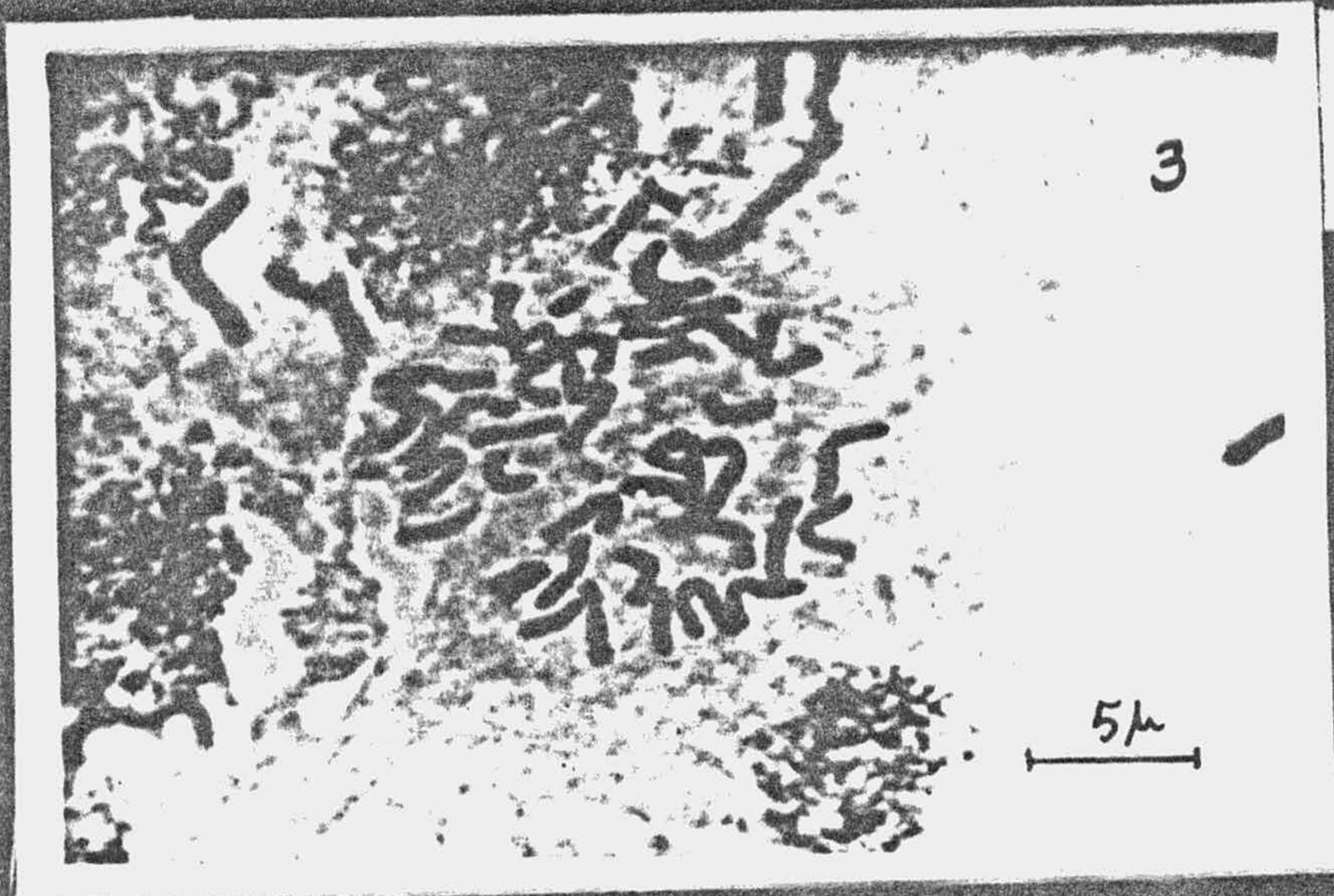
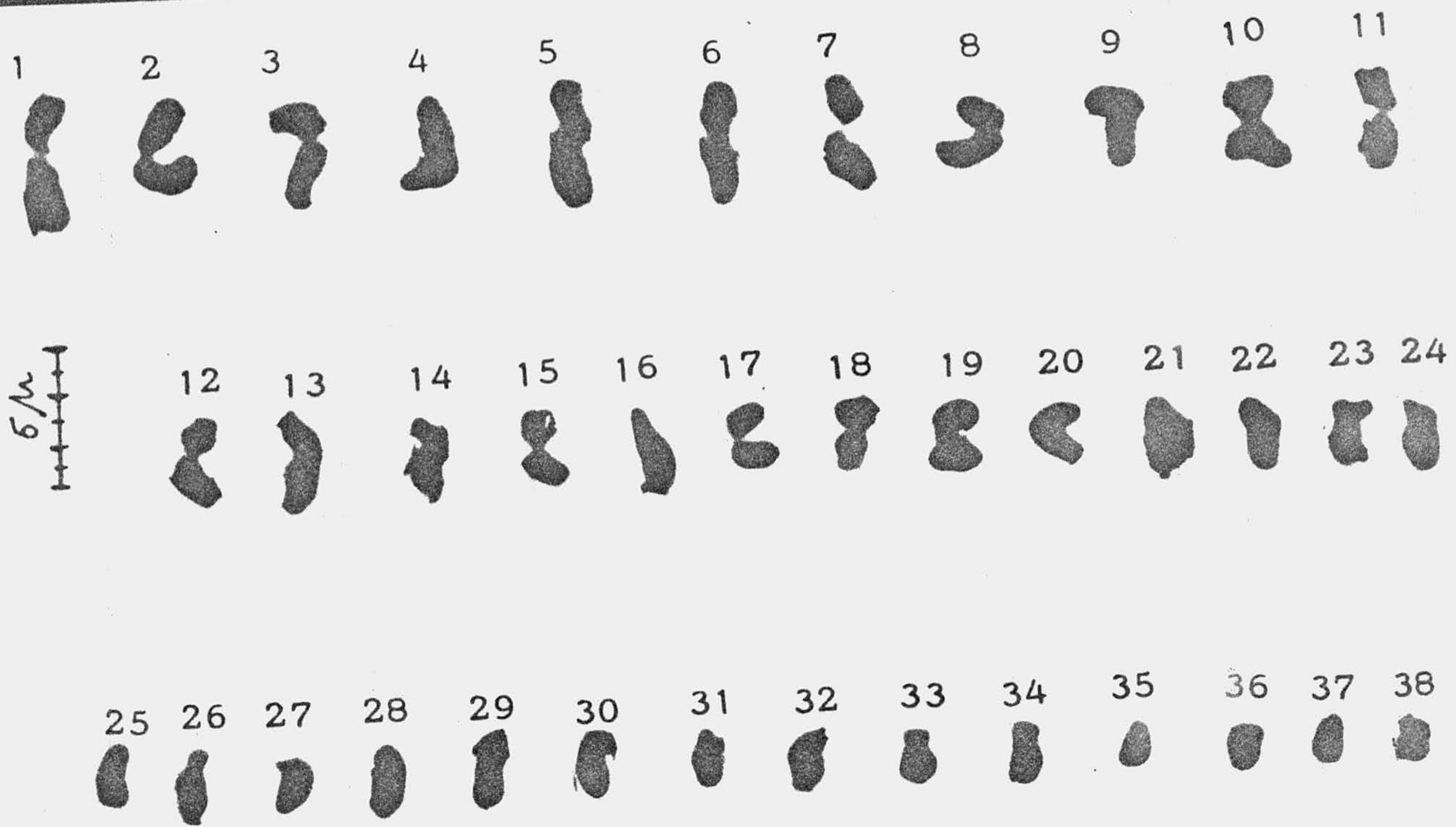


Fig. 3: Metafase mitótica de *O. cernua* Loeffl.



Orobanche latisquama(F. W. Schultz). n=38

1

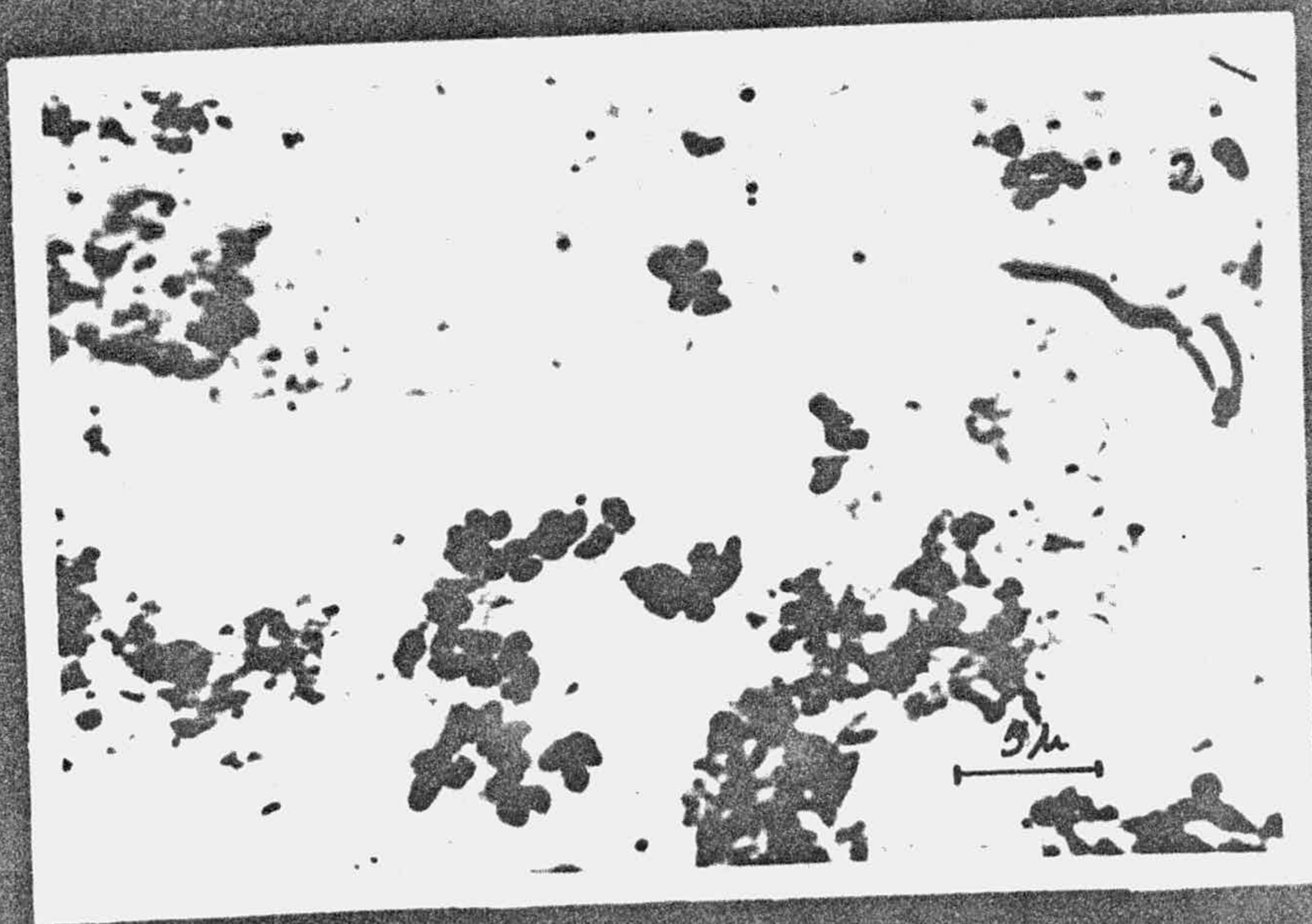


Fig. 1: Cariotipo haploide de *O. latisquama*(F. W. Schultz.)

Fig. 2: Metafase mitótica de *O. latisquama*(F. W. Schultz.)
obtenida en granos de polen.

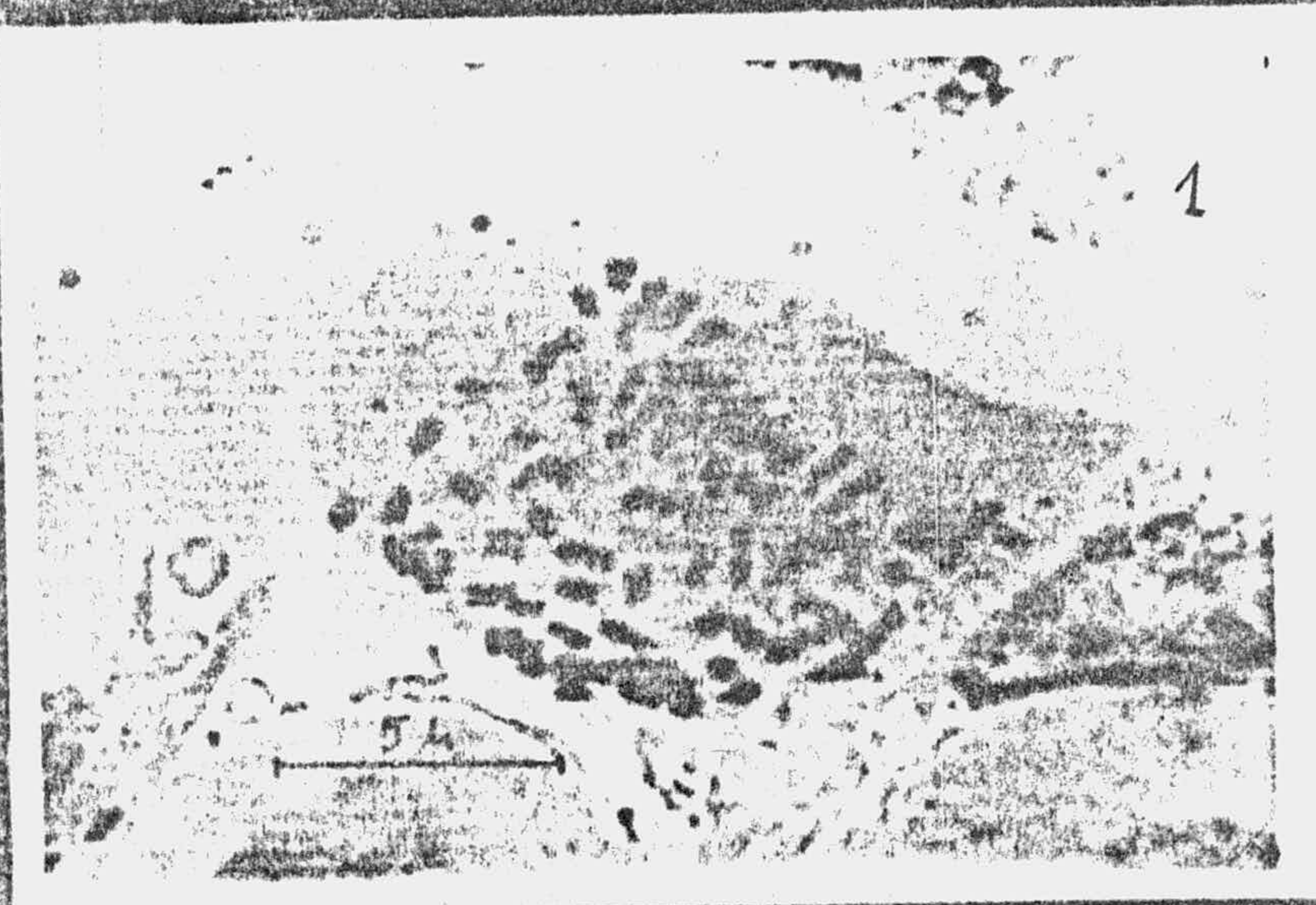


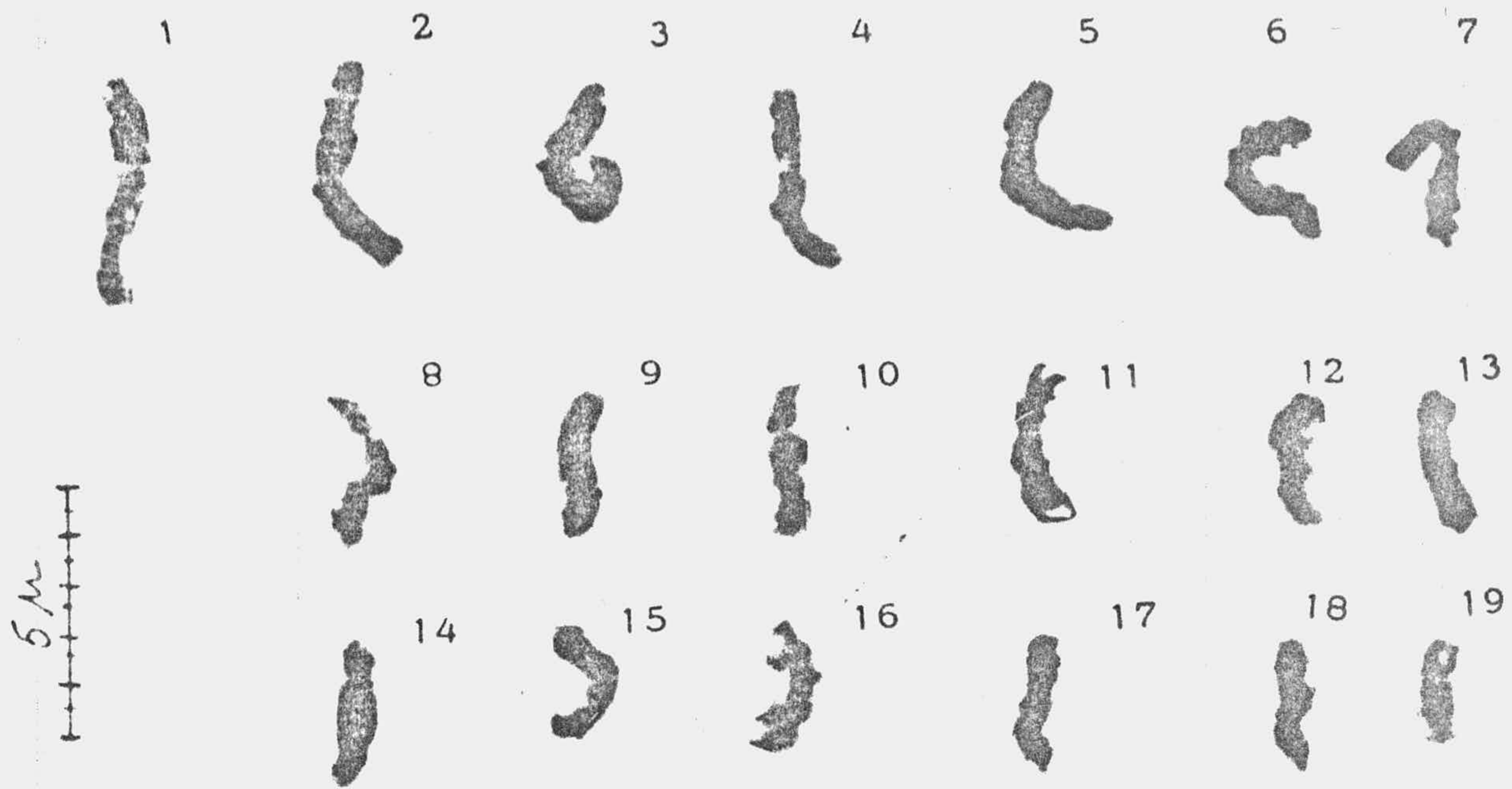
Fig. 1: Metafase mitótica de *O. latisquama* (F. W. Schultz.) con $2n=79$ cromosomas aproximadamente.



Fig. 2: Metafase mitótica de *O. latisquama* (F. W. Schultz.) con $2n=114$ cromosomas aproximadamente.



Fig. 3: Premetafase en granos de polen de *O. latisquama* (F. W. Schultz.) con $n=19$ cromosomas aproximadamente.



1

Orobanche minor Sm. n=19

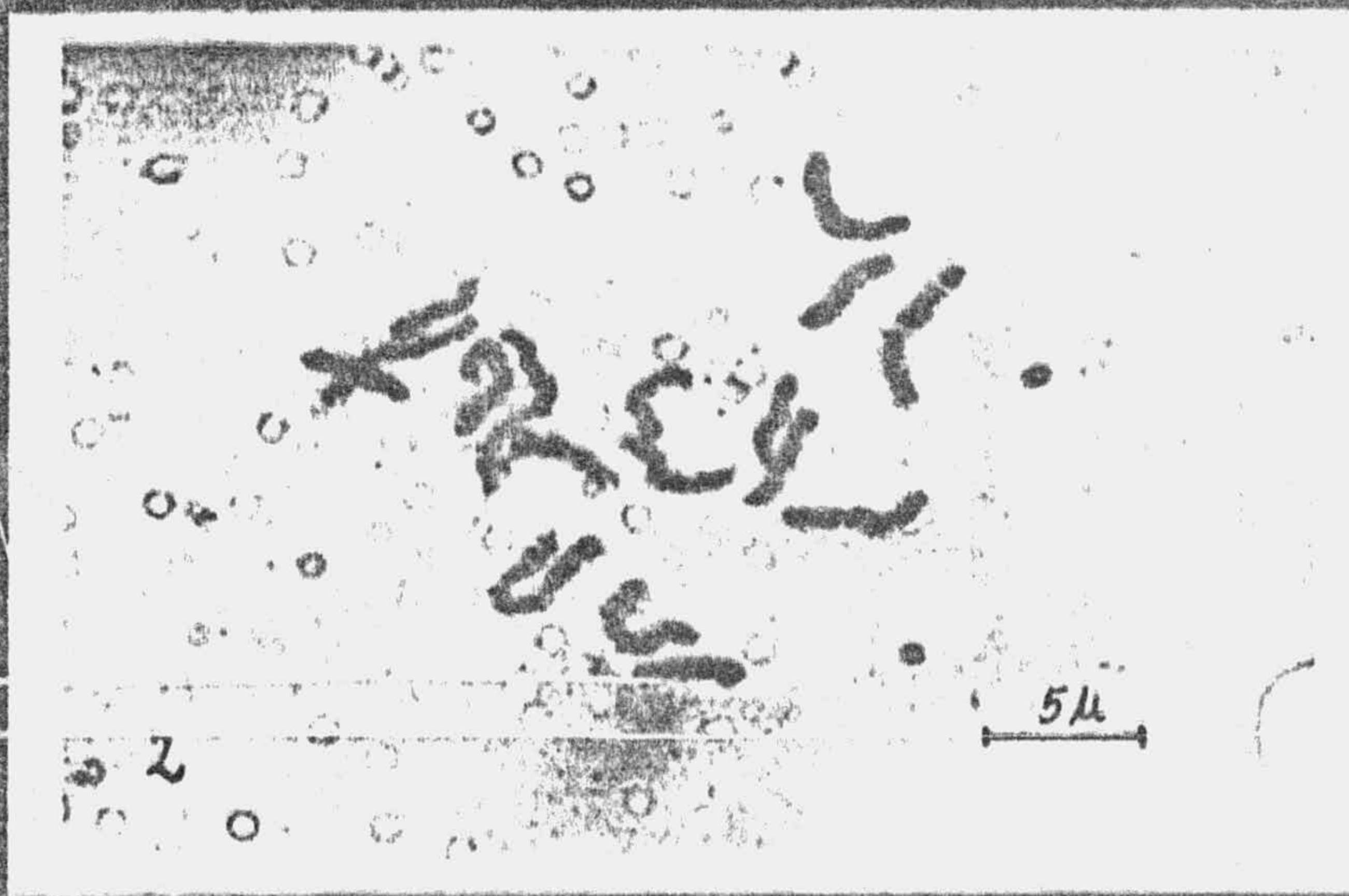
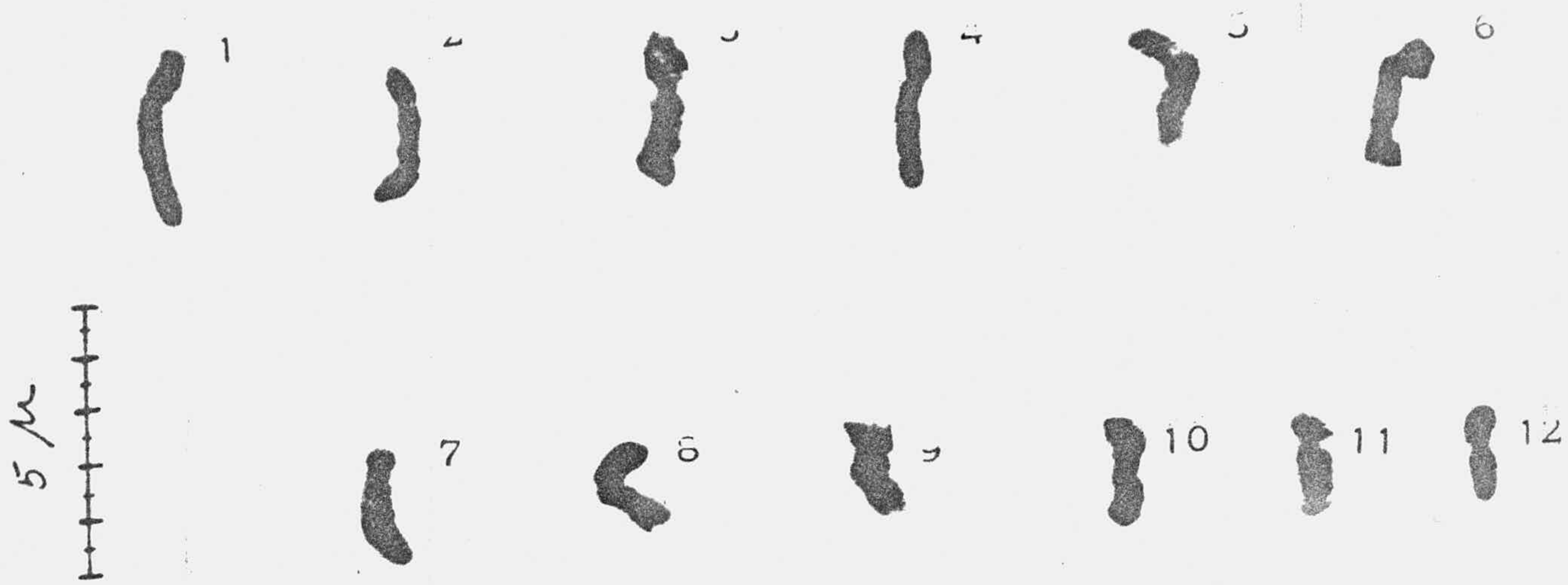


Fig. 1: Cariotipo haploide de *O. minor* Sm.

Fig. 2: Metafase mitótica de *O. minor* Sm. obtenida en granos de polen.



Orobanche purpurea Jacq. n=12

1



Fig. 1: Cariotipo haploide de *O. purpurea* Jacq.

Fig. 2: Metafase mitótica de *O. purpurea* Jacq. obtenida en granos de polen.

FERTILIDAD Y TAMAÑO DE LOS GRANOS DE POLÉN

Fertilidad

En la estimación de la fertilidad del polen mediante el recuento de los granos coloreables y de apariencia morfológica normal, es necesario hacer algunas consideraciones sobre ciertas circunstancias que pueden ser causa de error en la interpretación de los resultados obtenidos. Entre ellas hay que destacar:

1º. - Errores de muestreo: los esporocitos y los granos de polen muertos, privados de su contenido citoplasmático y reducidos a sus membranas, no se liberan al triturar las anteras con la misma facilidad que los granos con contenido citoplasmático. Por esta razón, al realizar el recuento hay una desviación a favor de los granos de polen con apariencia morfológica normal.

2º. - Desequilibrios genotípicos que no alteran la morfología del grano de polen. Los granos de polen pueden tener una apariencia morfológica normal y, sin embargo, poseer una constitución genotípica desequilibrada que los haga infértiles.

3º. - La dosis génica de los poliploides. Los poliploides dotados de más de dos genes por locus, toleran ciertos desequilibrios genotípicos que podrían ser causa de ineficacia funcional pero sin provocar su muerte, como ocurriría en organismos diploides.

A pesar de estas inevitables fuentes de error, la estimación de la fertilidad de los granos de polen por tinción por mezcla de MÜNTZING es reconocida como válida por numerosos autores.

Por otra parte, en la interpretación de estos resultados hay que tener en cuenta que la esterilidad no puede atribuirse exclusivamente al efecto producido por las anomalías cromosómicas. Hay claras evidencias de que la esterilidad está controlada por genes o combinaciones génicas determinadas, que originan en ocasiones una esterilidad fisiológica.

Los resultados con respecto a la esterilidad del polen se resumen en la tabla nº 4, en la -

que puede observarse que no siempre hay una correlación evidente entre la frecuencia de anomalías cromosómicas (Tabla nº 3), y el porcentaje de esterilidad, debiendo interpretarse estas diferencias como consecuencia de las consideraciones expuestas.

Con respecto al Género Cistanche Hoffmanns. & Link., se observa que uno de los taxones estudiados presenta diferente fertilidad en cada una de las poblaciones analizadas. Este taxon, que concretamente es C. phelypaea (L.) P. Cout. ssp. lutea, presenta en la población M-1 una esterilidad de un 40% mientras que la población M-3 presenta un 18% de esterilidad. Estos datos, junto con los resultados del análisis citogenético, nos inducen a pensar que esta reducción en la fertilidad se debe a la existencia de heterocigosis por translocación.

La especie C. violacea (Desf.) Beck-Mannagetta presenta una esterilidad menor que el taxon anterior, dato que está de acuerdo con su comportamiento citogenético.

En la Sect. Trionychon del Género Orobanche se observa con respecto a O. ramosa L. ssp. nana y ssp. ramosa un porcentaje de esterilidad que concuerda con la frecuencia de anomalías observadas (Tabla nº 3). Sin embargo no ocurre así en O. ramosa L. ssp. mutelii cuya esterilidad es mayor que en las anteriores, mientras que su comportamiento citogenético es bastante semejante. Habría pues, que atribuir parte de

esta esterilidad a la existencia de diferencias g \acute{e} -
nicas.

Con respecto a O. purpurea Jacq. no podemos comparar el porcentaje de esterilidad con la frecuencia de anomalías en meiosis, ya que este proceso no ha podido estudiarse en profundidad. Por otra parte, el número de medidas y recuentos en polen ha sido bastante inferior que en los restantes taxones. Por esta razón no lo hemos incluido en los análisis estadísticos realizados, y, a su vez, el porcentaje de esterilidad dado puede considerarse sólo como aproximado.

En la Sección Orobanche existen, igualmente, taxones en los cuales hay una correlación clara entre frecuencia de anomalías en meiosis y porcentaje de esterilidad y otros en los que no existe una correlación tan clara.

En O. crenata Forskål se observa que las poblaciones con menor frecuencia de anomalías meióticas (tabla nº 3), presentan a su vez una mayor fertilidad (Tabla nº 4). La población que tiene un porcentaje mayor de esterilidad es la población M-12 -- que es, a su vez, la que presenta una mayor frecuencia de anomalías en meiosis. Estas diferencias entre las diferentes poblaciones podrían ser debidas a diferentes constituciones g \acute{e} nicas, o bien a la existencia en la población considerada de hibridaciones entre dis-

tintas razas de la misma especie. En favor de esta última posibilidad esta la comunicación de MARTIN A. & MORENO M. & CUBERO J. I. presentada en las XV Jornadas de Genética Luso-Españolas - (1979), cuyos autores consideran también la posibilidad de cruzamientos interespecíficos.

En O. cernua Loefl. se observan ciertas diferencias con respecto al porcentaje de esterilidad en cada una de las poblaciones estudiadas, diferencias que, a su vez, están de acuerdo con la frecuencia de anomalías en meiosis.

Con respecto a O. gracilis Sm. no se observan apenas diferencias en la fertilidad correspondiente a los individuos tetraploides aneusomáticos y a los individuos eutetraploides. Por otra parte, las diferencias entre los porcentajes de esterilidad -- del nivel hexaploide y del nivel tetraploide son relativamente bajas, a pesar de que el nivel hexaploide presenta una mayor frecuencia de anomalías en meiosis. Creemos que, probablemente, la esterilidad medida como ineficacia funcional de los granos de polen, debe ser mayor que la considerada en los pies de plantas aneusomáticos y hexaploides pero que, debido a la existencia de más de dos genes por locus, consecuencia de la aneuploidía y poliploidía respectivamente, esta esterilidad no se manifiesta en la muerte de los granos de polen.

En O. loricata se observa un porcentaje de esterilidad mayor del que cabría esperar según su frecuencia de anomalías en meiosis (Tabla nº3), por lo que debe existir en este taxon una cierta esterilidad fisiológica.

En O. rapum genistae ssp. rapum genistae la esterilidad es, en general, relativamente alta, dato que está de acuerdo con la frecuencia de anomalías en meiosis (Tabla nº3). Sin embargo, hay que destacar que en el citotipo poliploide ($n=100-120$), la esterilidad observada, aunque alta, es bastante más baja que su frecuencia de anomalías en meiosis (Tabla nº3). Quizá, algunos de los granos de polen de este citotipo con apariencia morfológica normal, sean sin embargo, ineficaces funcionalmente.

Dentro del nivel eutetraploide de O. latisquama se observa una esterilidad alta, dato que está de acuerdo con su comportamiento meiótico. La presencia de aneusomatía dentro de este mismo nivel, no parece sin embargo, influir demasiado en la fertilidad de los granos de polen. El nivel hexaploide de este mismo taxon, presenta una mayor esterilidad que la correspondiente al nivel tetraploide, hecho que está de acuerdo con las observaciones en meiosis.

En O. foetida los porcentajes de esterilidad elevados, están de acuerdo con la frecuencia de anomalías meióticas observadas. (Tabla nº3).

En O. minor se observa una esterilidad baja, dato que está de acuerdo igualmente con su comportamiento en meiosis.

No ocurre así en O. hederæ que presenta una esterilidad superior a su frecuencia de anomalías en meiosis, hecho que ocurre también en O. amethystea Thuill. ssp. amethystea.

Por el contrario, O. densiflora Salzm. ex Reuter, presenta una esterilidad menor que su frecuencia de anomalías en meiosis (Tabla nº 3).

Por último, O. caryophyllacea Sm. y O. elatior Sutton, presentan un porcentaje bajo de esterilidad, hecho que está de acuerdo con su comportamiento meiótico (Tabla nº 3).

Tamaño

En cada una de las poblaciones analizadas se ha medido el tamaño de los granos de polen.

Esta medida puede proporcionarnos datos importantes, especialmente en el caso de diferentes citotipos poliploides de una misma especie. La correlación entre tamaño celular y, concretamente, tamaño de los granos de polen, y poliploidía es admitida por numerosos autores (WINKER 1916, MÜNTZING 1935, SCHIFRIS 1942, STEBBINS 1950, 1971 etc.).

Hemos comparado igualmente mediante aná-

lisis de varianza y test de diferencias de medias, las medidas correspondientes a las diferentes poblaciones de cada uno de los taxones estudiados. Esta comparación puede apoyar la existencia de diferentes números cromosómicos o bien, en los casos en que este número sea semejante, proporcionar datos sobre la existencia o no de identidad génica en las diferentes poblaciones de un mismo taxon, con respecto a los genes que determinan este tamaño celular.

Género Cistanche Hoffmanns Link

TABLA No 6

Análisis de varianza y test de diferencias de medias en el Género Cistanche. Comparación entre poblaciones y especies.

Gr <u>u</u> po	Elementos de cada grupo	X	σ	Análisis varianza	α	test de dif. de medias	α
1	C. phelypaea (L.) P. Cout. ssp. lutea (Desf.) Fdez. Casas & Lainz. (M-1).	18.744	1.371			1-2: n. s.	0.06
						1-3: -(8107)	0.05
2	C. phelypaea (L.) ssp. lutea (Desf.) Fdez. Casas & Lainz. (M-3)	18.708	3.274	n. s.	0.05	2-3: n. s.	0.06
3	C. violacea (Desf.) Beck. Mannagetta. (M-2)	18.667	1.426				

En esta Tabla se observa, según el análisis de varianza global, que no existen diferencias significativas entre los tres elementos considerados. Ahora bien, el test de diferencias de medias nos dice que las diferencias no son significativas entre las dos poblaciones de C. phelypaea ssp. lutea, y a su vez, que la población M-2 de este taxon, tampoco presenta diferencias significativas con respecto a C. violacea, aunque en ambos casos, a un nivel de 0,06.

En relación con la población M-1 de C. phelypaea ssp. lutea y C. violacea el test de diferencias de medias, no nos permite afirmar ni negar la hipótesis de igualdad de medias, ya que el nivel de confianza es excesivamente bajo.

Así pues, la única conclusión que podemos sacar de este análisis con respecto al Género Cistanche, es que las diferencias entre las distintas poblaciones analizadas de C. phelypaea ssp. lutea no son significativas a un nivel de 0,06.

Género Orobanche L.

TABLA Nº 7

Análisis de varianza y test de diferencias de medias en O. ramosa L. Comparación entre las di -

versas subespecies.

Grupo	Elementos de cada grupo	\bar{X}	σ	Análisis de varianza	test de dif. de medias	α
1	O. ramosa L. ssp. ramosa.	15.485	1.735		1-2:n. s	0.0133
2	O. ramosa L. ssp. nana(Reuter)Cout.	15.490	1.704	n. s	0.0035	1-3:n. s 0.0494
3.	O. ramosa L. ssp. mutelii(F. W. Schultz) Cout.	15.463	1.738		2-3:n. s	0.0634

Como podemos observar, las diferencias entre las medidas medias del tamaño de polen de estas tres subespecies de O. ramosa L., no muestran diferencias significativas (Tabla nº 7). Ahora bien, según los resultados del test de diferencias de medias, no se puede afirmar que haya una igualdad de medias entre los grupos numerados como 2 y 3. (Tabla nº 7). En este caso, los resultados no son significativos al nivel dado, pero no fiables al nivel 0,05, normalmente aceptado como límite en los experimentos biológicos.

Esta igualdad global de tamaños en los granos de polen, está de acuerdo con su carácter de subespecies de una misma especie.

TABLA N° 8

Análisis de varianza y test de diferencias de medias en O. cernua Loefl. Comparación entre diversas poblaciones.

Gru	Elementos de	\bar{X}	σ	Análisis	α	test de dif.	α
po	cada grupo			varianza		de medias	
1	O. cernua Loefl. M-18	19.166	2.366			1-2:-(6022)	0.3978
2	O. cernua Loefl. M-6	19.412	2.356	-(8697)	0.1303	1-3:-(7323)	0.2677
3	O. cernua Loefl. M-11	19.312	2.413			2-3:-(8629)	0.1371

En este caso, el análisis de varianza y el test de diferencias de medias, no nos permite ni aceptar la hipótesis de igualdad de medias de tamaños de polen, ni rechazarla, pues, como se puede observar, los niveles de confianza son, en todos los casos, muy bajos. El comportamiento meiótico de estas muestras es, sin embargo, muy semejante.

TABLA Nº 9

Análisis de varianza y test de diferencias de medias en O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae. Comparación entre diversas poblaciones del mismo nivel de ploidía.

Gru pos	Elementos de cada grupo	\bar{X}	σ	Análisis varianza α	test de dif. de medias	α
1	O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae.M-30	22.220	1.910		1-2=-(8781)	0.1219
2	O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae.M-19	22.160	1.981		1-3=-(5695) 1-4=-(9033)	0.4305 0.967
3	O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae.M-27	21.990	2.118	n. s	0.0545 2-3=-(6789) 2-4= n. s	0,3211 0.0233
4	O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae.M-10 (considerando sólo los individuos con n=19)	22.172	2.037		3-4=-(6623)	0.3377

TABLA N° 10

Análisis de varianza en O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae. Comparación entre diversos niveles de ploidía.

Grupo	Elementos de cada grupo	\bar{X}	α	Análisis varianza	α
	O. rapum genistae Thuill. ssp. genistae, M-10.(individuos - con n=19).	22.172	2.037	Sign.	0.9999
	O. rapum genistae. Thuill. ssp. rapum genistae. M-10 (citotipos de superior nivel de ploidía)	28.717	1.920		

Con respecto a O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae (Tabla n° 9) y dentro del nivel diploide, el análisis de varianza con respecto al tamaño de los granos de polen, nos dice que las diferencias entre las medias correspondientes a las diversas poblaciones, no muestran diferencias significativas a un nivel de 0.0545, nivel ligera-

mente superior a 0.05 , admitido como límite en las experiencias biológicas. El test de diferencias de medias tampoco puede darnos nuevos datos, ya que en la mayor parte de los casos, los niveles de confianza son excesivamente bajos - para poder decidir, con excepción del correspondiente a las poblaciones 2 y 4 en las que se puede afirmar que existe igualdad de medias.

Ahora bien, los análisis de varianza - entre diferentes niveles de ploidía nos muestra claramente que existen diferencias significativas entre los tamaños medios de los diversos niveles (Tabla nº 10), confirmando, pues, también en este caso la correlación general existente entre poliploidía y tamaño celular, concretamente tamaño del polen, tal como postulan numerosos autores (WINKER , 1916, SCHIFRIS, 1942, STEBBINS 1971, etc.).

TABLA Nº 11

Análisis de varianza en O. rapum genis-
tae Thuill. ssp. benthamii (Timb. Lagr.). Comparación entre poblaciones.

Gru pos	Elementos cada grupo	\bar{x}	σ	Análisis varianza	α
1	O. rapum genistae Thuill.ssp. benthami. (Timb.Lagr.) M-31	22.195	1.993	- (7534)	0.2466
2	O. rapum genistae Thuill.ssp. benthami. (Timb.Lagr.) M-32	22.318	1.903		

El análisis de varianza, realizado entre las diversas poblaciones de O. rapum genistae ssp. benthami, no nos permite rechazar ni admitir la hipótesis de igualdad de medias con respecto al tamaño del polen ya que, como se puede observar en la tabla nº 11, los niveles de confianza son excesivamente bajos. El análisis meiótico sin embargo, no muestra diferencias con respecto a estas poblaciones.

Una situación similar ocurre en nuestra comparación entre O. rapum genistae ssp. rapum genistae y O. rapum genistae ssp. benthami (Tabla nº 12) aunque, en este caso sí existen ciertas

diferencias con respecto a su comportamiento meiótico.

TABLA N° 12

Análisis de varianza y test de diferencias de medias en O. rapum genistae Thuill. Comparación entre subespecies.

Gru pos	Elementos de cada grupo	- X	σ	Análisis varianza	α	Test de difer. de medias	α
1	O. rapum genistae Thuill. ssp. benthā mii (Timb. Lagr.). M-31	22. 257	1. 939				
	O. rapum genistae Thuill. ssp. benthā mii (Timb. Lagr.). M-32.						
	O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae.M-19			- (6172)	0. 3828	- (6172)	0. 3828
2	O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae.M-27	22. 135	2. 000				
	O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae.M-10 (con siderando solo los individuos con n=19)						
	O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae.M-30						

TABLA N° 13

Análisis de varianza y test de diferencias en O. crenata Forskål. Comparación entre poblaciones.

Gru	Elementos	-	Análisis	test de dif.	
pos	cada grupo	X	σ ² varianza	α	de medias
					α
1	O. crenata Forskål. M-5	15.628	3.112		1-2:-(1268) 0.8732
2	O. crenata Forskål. M-4	15.928	2.213		1-3: sig 0.0540 1-4: sig 0.0500
3	O. crenata Forskål. M-14	15.502	1.002	sig. 0.0500	2-3: n.s 0.0050 2-4: sig 0.0500
4	O. crenata Forskål. M-12	15.923	3.800		3-4=-(9001) 0.999

Como podemos observar, las diferencias entre las diversas poblaciones de O. crenata (Tabla n°13) son significativas. En este caso exis-

ten igualmente ciertas diferencias en el comportamiento meiótico (Tabla nº 3).

TABLA Nº 14

Análisis de varianza y test de diferencias de medias en la Sección Orobanche. Comparación entre especies con número gamético de n=19.

Gru	Elementos	-	Análisis	test dif.		
pos	cada grupo	X	σ	varianza	α	
					de medias	α
	O. cernua				1-2: sign.	0.9999
	Loefl.M-18				1-3: sign.	0.9999
1	O. cernua	19.302	2.365		1-4: sign.	0.9999
	Loefl.M-6				1-5: sign.	0.9999
	O. cernua				1-6: sign.	0.9999
	Loefl.M-11				1-7: -(7001)	0.2999
	O. rapum ge				1-8: sign.	0.9837
	nistae Thuill.				1-9: sign.	0.9999
	ssp. benthamii				2-3: sign.	0.9999
	(Timb.Lagr.),				2-4: sign.	0.9999
	M-31				2-4: sign.	0.9999
2	O. rapum ge				2-5: sign.	0.9999
	nistae Thuill.				2-6: sign.	0.9999
	ssp. benthamii				2-7: sign.	0.9999
	(Timb.Lagr.),				2-8: sign.	0.9999
	M-32					
	O. rapum ge					
	nistae Thuill.	22.176	1.977			
	ssp. rapum					
	genistae.M-30					

.. / ...

TABLA N° 14 (continuación)

Grupos	Elementos cada grupo	\bar{X}	σ^2	Análisis varianza	α	Test dif. de medias	α
2	O. rapum <u>g</u> e nistae Thuill. ssp. rapum - genistae M-19			sign.	0.9999	2-9: sign.	0.9999
	O. rapum <u>g</u> e nistae Thuill. ssp. rapum <u>g</u> e nistae M-27					3-4: sign.	0.9999
	O. rapum <u>g</u> e- nistae M-10 (considerando sólo los indivi- duos con n=19)					3-5: sign.	0.9999
3	O. minor Sm.	21.290	3.567			3-6: sign.	0.9999
						3-7: sign.	0.9999
4	O. amethystea Thuill. ssp. amethystea.	17.454	2.195			3-8: sign.	0.9999
						3-9: sign.	0.9999
5	O. loricata Reichenb.	17.499	2.218			4-5: n.s.	0.0815
						4-6: -(1268)	0.8732
6	O. caryophy- llacea Sm.	16.661	2.910			4-7: sign.	0.9998
						4-8: sign.	0.945
7	O. elatior Sutton.	19.155	2.140			4-9: sign.	0.9960
						5-6: sign.	0.9005

.. / ...

TABLA Nº 14 (continuación)

Gru pos	Elementos cada grupo	- X	σ	Análisis varianza	α	test dif. de medias	α
8	O. hederæ Duby.M-24	18.466	3.093	sign.	0.9999	5-7: sign.	0.9998
	O. hederæ Duby.M-28					5-8: sign.	0.9545
	O. crenata Forskål, M-5					5-9: sign	0.9998
9	O. crenata Forskål, M-4	15.728	3.213	sign.	0.9999	6-7: sign.	0.9999
	O. crenata Forskål, M-14					6-8: sign.	0.9993

se observa que las diferencias son significativas en la mayor parte de los casos. Las únicas excepciones son con respecto a los taxones 1-7 y 4-6, en los cuales el nivel de confianza es excesivamente bajo para poder decidir, y, con respecto a los taxones 4-5 cuyas diferencias no son significativas a un nivel de 0.0815, (nivel de confianza 9185), nivel superior al establecido como límite en los experimentos biológicos. Estas dos especies, quizá las más próximas con respecto a estos datos analizados, pertenecen ambas al llamado grupo Minores.

TABLA Nº 15

Análisis de varianza en O. ramosa L. --
(Sect. Trionychon.) y O. cernua Loefl. (Sect. Orobanche). Comparación entre especies de diferente Sección y nivel de ploidía.

TABLA Nº 15

Grupos	Elementos cada grupo	- X	σ	Análisis varianza	α
1	O. ramosa L. ssp. ramosa.				
	O. ramosa L. ssp nana (Reuter)Cout.	15.479	1.714		
	O. ramosa L. ssp. mutelii (F.W. Schultz.)Cout.			sign.	0.9999
2	O. cernua Loefl. M-18				
	O. cernua Loefl. M-6	19.302	2.365		
	O. cernua Loefl. M-11				

TABLA Nº 16.

Análisis de varianza en O. ramosa L.
(Sect. trionychon) y O. rapum genistae Thuill.
ssp. rapum genistae

Grupos	Elementos cada grupo	\bar{X}	σ^2	Análisis varianza	α
1	O. ramosa L. ssp. ramosa.				
	O. ramosa L. ssp. nana(Reuter)Cout.	15.479	1.714		
	O. ramosa L. ssp. mutelii.(F. W. Schultz.)Cout.	-			
2	O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae.M-32			sign.	0.9999
	O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae.M-19	22.135	2.000		
	O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae.M-27				
	O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae.M-10(con siderando sólo los individuos con n=19)				

En las tablas nº 15 y nº 16 hemos comparado los tamaños de los granos de polen de tres subespecies de O. ramosa L. de la Sección Trionychon con dos especies diferentes de la Sección Orobanche. Hemos elegido estas dos especies concretas de esta última Sección debido a que son, dentro de las estudiadas por nosotros, las más antiguas de esta Sección.

Como puede observarse en las referidas tablas, las diferencias entre las medias correspondientes son significativas, cumpliéndose también, en este caso la correlación general entre tamaño celular y nivel de ploidía, aunque hay que tener en cuenta que esta regla sólo se cumple con bastante amplitud cuando se trata de citotipos de diferente nivel de ploidía de una misma especie.

TABLA Nº 17

Análisis de varianza en O. foetida Poiret.
Comparación entre poblaciones

Grupos	Elementos cada grupo	\bar{X}	σ	Análisis varianza	α
2	O. foetida Poiret. M-22	20.118	1.808	n. s.	0,0551
	O. foetida Poiret. M-23	20.079	2.890		

TABLA Nº 18

Análisis de varianza en O. foetida -
 Poiret. y O. rapum genistae Thuill. Compara-
 ción entre especies pertenecientes a diferen-
 te nivel de ploidía.

Gru pos	Elementos cada grupo	- X	σ	Análisis varianza	α
1	O. foetida Poiret.M-22	20.098	2.837		
	O. foetida Poiret.M-23				
2	O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae.- M-32	22.135	2.000	sign.	0.9999
	O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum/genistae.M-19				
	O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae.M-10 (considerando sólo los <u>in</u> dividuos con n=19)				

Al comparar las medias de los tamaños de los granos de polen de las dos poblaciones estudiadas de O. foetida Poiret (Tabla nº 17), se observa que las diferencias no son significativas, aunque a un nivel de 0,051, nivel de significación ligeramente superior al nivel 0,05, normalmente establecido como límite en los experimentos biológicos.

En la tabla nº 18 hemos comparado - O. foetida Poiret y O. rapum genistae Thuill, ya que, ciertos autores, basándose en consideraciones morfológicas, estiman que O. foetida deriva de este taxon por poliploidía. El análisis citogenético de O. foetida proporciona ciertos datos que apoyan su origen por poliploidía y, probablemente, por procesos de auto poliploidía, aunque no es posible, con los datos conocidos hasta el momento, determinar si su origen es concretamente a partir de O. rapum genistae. Los resultados del análisis de varianza, determinan que las medias de los tamaños de los granos de polen pertenecientes a estos dos taxones, son significativamente diferentes presentando un tamaño mayor los correspondientes a O. rapum genistae Thuill.

Los resultados anteriores no están en contradicción con la hipótesis que, según datos morfológicos, hace derivar a O. foetida de O. rapumgenis. tae, ya que el aumento en el tamaño celular debido a la poliploidía no es un efecto general y, además, depende del nivel óptimo de ploidía para cada especie en particular (STEBBINS 1971). Hay que considerar igualmente, que son especies diferentes y que, en estos casos, no siempre se cumple la correlación entre poliploidía y tamaño celular.

TABLA Nº 19

Análisis de varianza en O. gracilis Sm. Comparación entre poblaciones con un mismo número cromosómico

Gru po	Elementos cada grupo	- X	σ	Análisis varianza	α
1	O. gracilis Sm. M-25	18.744	2.830		
2	O. gracilis Sm. M-8 (conside- rando sólo los individuos con n=38)	18.862	2.690	- (8207)	0.1793

TABLA Nº 20

Análisis de varianza y test de diferencias de medias en O. gracilis Sm. Comparación entre pies de planta con números gaméticos de n=38, de números aneusomáticos y de números cromosómicos pertenecientes a un nivel superior de ploidía.

Gru pos	Elementos cada grupo	\bar{X}	σ	Análisis varianza	α	test dif. de medias	α
1	O. gracilis Sm. M-8 (individuos euploides)	18.862	2.690			1-2:sign.	0.9999
2	O. gracilis Sm. M-8 (individuos hexaploides)	20.535	2.721	sign.	0.9999	1-3:n. s.	0.05
3	O. gracilis Sm. M-8 (individuos aneusomáticos)	18.810	2.704			2-3:sign.	0.9999

En el análisis de varianza de las distintas poblaciones de número gamético n=38 estudiadas en O. gracilis Sm. (Tabla nº 19), los niveles de confianza son demasiado bajos como

para poder afirmar o rechazar, la hipótesis de igualdad de medias en el tamaño del polen.

Sin embargo, el análisis de varianza con respecto a los individuos euploides, hexaploides y aneusomáticos (Tabla nº 20), nos revela la existencia de diferencias significativas con respecto a las medidas de los granos de polen. En el test de diferencias de medias, se observa que las medidas correspondientes al nivel hexaploide o cercano a él, difieren significativamente de las correspondientes al nivel eutetraploide y tetraploide con aneusomatía. A su vez, no hay diferencias significativas entre los tamaños de los granos de polen de los individuos eutetraploides y de los individuos aneusomáticos tetraploides.

Se cumple pues, la regla general de correlación entre poliploidía y tamaño celular. Igualmente, al parecer, las diferencias aneusomáticas con respecto al número cromosómico no influyen con respecto al tamaño de los granos de polen dentro del nivel tetraploide.

TABLA Nº 21

Análisis de varianza y test de diferencias de medias en O. latisquama (F.W. Schultz) . Comparación entre poblaciones con igual número cromosómico.

Gru pos	Elementos cada grupo	- X	σ	Análisis varianza α	test dif. de medias α
1	O. latisquama (F.W. Schultz). M-15	23.682	1.822		1-2:n. s. 0.0257 1-3:n. s. 0.0489
2	O. latisquama (F.W. Schultz). M-13	23.671	1.743		1-4:n. s. 0.0492
3	O. latisquama (F.W. Schultz). M-21	23.704	1.769	n. s. 0.006	2-3:(9236) 0.0764 2-4:n. s. 0.0247 3-4:(9508) 0,0992
4	O. latisquama (F.W. Schultz). M-20	23.660	1.796		

TABLA N° 22

Análisis de varianza y test de diferencias de medias en O. latisquama (F.W. Schultz). Comparación entre individuos eutetraploides, tetraploidesaneusomáticos y hexaploides.

Gru pos	Elementos cada grupo	- X	σ	Análisis varianza	α	test dif. de medias	α
1	O. latisquama (F.W. Schultz). M-20 (eutetraploides).	23.660	1.796			- 1-2:(8161)	0.1839
2	O. latisquama (F.W. Schultz). M-20 (tetraploidesaneusomáticos)	23.739	1.603	sign.	0.9999	1-3:sign.	0.9999
3	O. latisquama (F.W. Schultz). (hexaploides)	25.881	3.145			2-3:sign.	0,9999

TABLA N° 23

Gru pos	Elementos cada grupo	- X	σ	Análisis varianza	α
1	O. densiflora Salzm. ex - Reuter. M-33	22.394	2.349		
2	O. densiflora Salzm. ex Reuter. M-34	21.112	1.498	sign.	0.0500

Análisis de varianza en O. densiflora Salzm. ex Reuter. Comparación entre poblaciones.

Como podemos observar, el análisis de varianza realizado con respecto a las diversas poblaciones estudiadas de O. latisquama (F.W. Schultz.) (Tabla nº 21), todas ellas con números gaméticos de $n=38$, nos dá como resultado que no existen diferencias significativas con respecto a los tamaños de los granos de polen. Ahora bien, el test de diferencias de medias nos indica que, aunque esta igualdad es global, particularmente no puede afirmarse que exista una igualdad de medias al nivel de significación de 0,05, entre algunas de las poblaciones consideradas. En concreto, la situación expuesta ocurre entre las poblaciones M-13 y M-21, y entre las poblaciones M-21 y M-20.

Con respecto a la Tabla nº 22, se observa que, globalmente, las diferencias entre los tamaños de los granos de polen son significativamente diferentes. Con respecto al test de diferencias de medias, los resultados de estos análisis indican la existencia de diferencias significativas entre las medidas correspondientes a individuos eutetraploides y tetraploides aneusomáticos con respecto a los individuos pertenecientes al nivel hexaploide, cumpliéndose por tanto, la correlación general existente entre tamaño celular y nivel

de ploidía. Este mismo test realizado con respecto a los individuos eutetraploides y tetraploides aneusomáticos, no nos permite afirmar ni negar la hipótesis de igualdad de medias ya que, presenta un nivel de confianza excesivamente bajo.

En el análisis de varianza realizado en O. densiflora Salzm. ex Reuter. (Tabla nº 23), se observa que existen diferencias significativas entre las medidas correspondientes a los granos de polen, lo cual indicaría la existencia de diferencias génicas entre ambas poblaciones.

TABLA Nº 24

Análisis de varianza y test de diferencias de medias en especies de la Sección Orobanche. Comparación entre especies de número gamético n=38

Grupos	Elementos (cada grupo)	\bar{X}	$\sqrt{S^2}$	Análisis de varianza	α	test dif. de medias	α
1	O. foetida Poiret, M-22	20.098	2.837			1-2:sign.	0.9960
	O. foetida Poiret, M-23					1-3:sign.	0.9999

.. / ...

TABLA N° 24 (continuación)

Gru pos	Elementos cada grupo	- X	σ	Análisis varianza	α	test dif. de medias	α
	O. gracilis Sm. M-25						
2	O. gracilis Sm. M-8 (conside- rando sólo los indivi- duos eute- traploides)	18.799	2.754			1-4:sign.	0.9979
	O. latisquama (F. W. Schultz). M-15					2-3:sign.	0.9979
	O. latisquama (F. W. Schultz). M-13			sign.	0.9910		
3	O. latisquama (F. W. Schultz). M-21	23.679	1.769				
	O. latisquama (F. W. Schultz). M-20(conside- rando solo los individuos eu- tetraploides)					2-4:sign.	0.9998
4	O. densiflora Salzm. ex Reu- ter. M-33	21.394	2.059			2-3:sign.	0.9999
	O. densiflora Salzm. ex Reu- ter. M-34						

Como puede observarse en la tabla nº24 las diferencias entre las medidas correspondientes a los granos de polen son significativas. Este resultado es lógico, ya que son especies diferentes y, por tanto, pueden diferir con respecto a la constitución génica que determina el tamaño de los granos de polen. Estas diferencias son también significativas con respecto a ciertas especies que, según consideraciones morfológicas de diversos autores, han tenido un origen semejante. Este dato nos indicaría, si lo anterior se cumple, que en su proceso de separación y especiación han divergido, entre otros caracteres, en la constitución génica que determina el carácter analizado.

Como resultado de este análisis dentro del Género Orobanche, se pueden hacer las siguientes conclusiones:

1ª. - En el taxon O. ramosa L. (Sect. Trionychon), no existen diferencias significativas con respecto al tamaño de los granos de polen, entre las subespecies O. ramosa L. ssp. ramosa, O. ramosa L. ssp. mutelii (F. W. Schultz.) Cout. y O. ramosa L. ssp. nana (Reuter) Cout.

2ª. - Dentro de la Sect. Orobanche, no existen diferencias significativas, entre las diversas poblaciones analizadas de los taxones O. rapum genistae Thuill. ssp.

rapum genistae, O. foetida Poiret y O. latisquama (F. W. Schultz.). Existen, sin embargo, diferencias significativas con respecto al mismo carácter analizado, en las poblaciones de los taxones O. crenata Forskål. y O. densiflora Salzm. ex Reuter. En todos estos casos, el análisis estadístico se ha realizado entre poblaciones que presentan un mismo número cromosómico. Por otra parte, según el test de diferencias de medias, no puede afirmarse en todos los taxones en los que no existen diferencias significativas con respecto al carácter analizado, que, entre cada una de las poblaciones particulares de cada taxon, exista una igualdad de medias fiable al nivel 0,05, considerado normalmente como nivel límite en los experimentos biológicos. En las restantes especies analizadas, los niveles de confianza son excesivamente bajos para permitir afirmar ni negar la hipótesis de igualdad de medias.

3º. -En el Género Orobánche se cumple la correlación general existente entre tamaño celular y nivel de ploidía.

4º. -Entre las distintas especies de la Sección Orobánche, existen diferencias significativas entre los correspondientes tamaños de los granos de polen.

5º. -El proceso de aneusomatía no influye significativamente en el tamaño de los granos de polen. (Esta conclusión está referida sólo a O. gracilis Sm., ya que en O. latisquama (F. W. Schultz.) el nivel de confianza es excesivamente bajo para poder afirmar o negar la hipótesis de igualdad de medias).

TABLA N° 4

Fertilidad y tamaño de los granos de polen en los Géneros Cistanche Hoffmanns. & Link y Orobanche L.

TAXONES

=====

<u>Género Cistanche</u>	<u>n</u>	<u>% esterilidad</u>	<u>Diametro (μ)</u>	
			<u>medio</u>	<u>extremos</u>
C. phelypaea (L.) P. Cout. ssp. lutea M-1 Fdez. Casas & Lainz	20	35%	18,744 ± 1,371	22,216-16,662
C. phelypaea (L.) P. Cout. ssp. lutea M-3 Fdez. Casas & Lainz.	20	18%	18,708 ± 3,274	22,216-16,662
C. violacea (Desf.) Beck-Mannagetta	20	15%	18,667 ± 1,425	22,432-16,662
<u>Género Orobanche L.</u>				
Sect. Trionychon Wallr.				
O. ramosa L. ssp. nana (Reuter) Cout. M-16	12	7,18%	15,485 ± 1,704	19,439-13,885
O. ramosa L. ssp. ramosa M-29	12	8,12%	15,485 ± 1,735	19,439-13,885
O. ramosa L. ssp. mutelii (F.W. Schultz) Cout. M-7	12	16,18%	15,463 ± 1,738	19,000-13,885
O. purpurea Jacq.	12	10%	-	-

.. / ...

TABLA N° 4 (continuación)

TAXONES

	n	% esterilidad	Diámetro (μ)	
			medio	extremos
Sect. Orobanche (Osproleon Wallr.)				
O. crenata Forskål M-5	19 19+1 19+2	15%	15,628±3,112	19,439-11,108
O. crenata Forskål M-4	19	10%	15,928±2,213	19,439-11,108
O. crenata Forskål M-14	19	12%	15,502±1,002	19,556-11,109
O. crenata Forskål M-12	19 19+2	20%	15,923±3,800	19,439-11,122
O. cernua Loefl. M-18	19	20%	19,166±2,366	22,216-16,662
O. cernua Loefl. M-6	19	18%	19,412±2,356	22,326-16,662
O. cernua Loefl. M-11	19	18%	19,329±2,413	22,216-16,662
O. gracilis Sm M-25	38	21,42%	18,744±2,830	22,216-13,885
O. gracilis Sm M-8(individuos eutetraploides)	38	22,5%	18,862±2,690	22,216-13,885
O. gracilis Sm M-8 (individuos hexaploides)	50- 60	25%	20,535±2,721	30,547-22,100

.. / ...

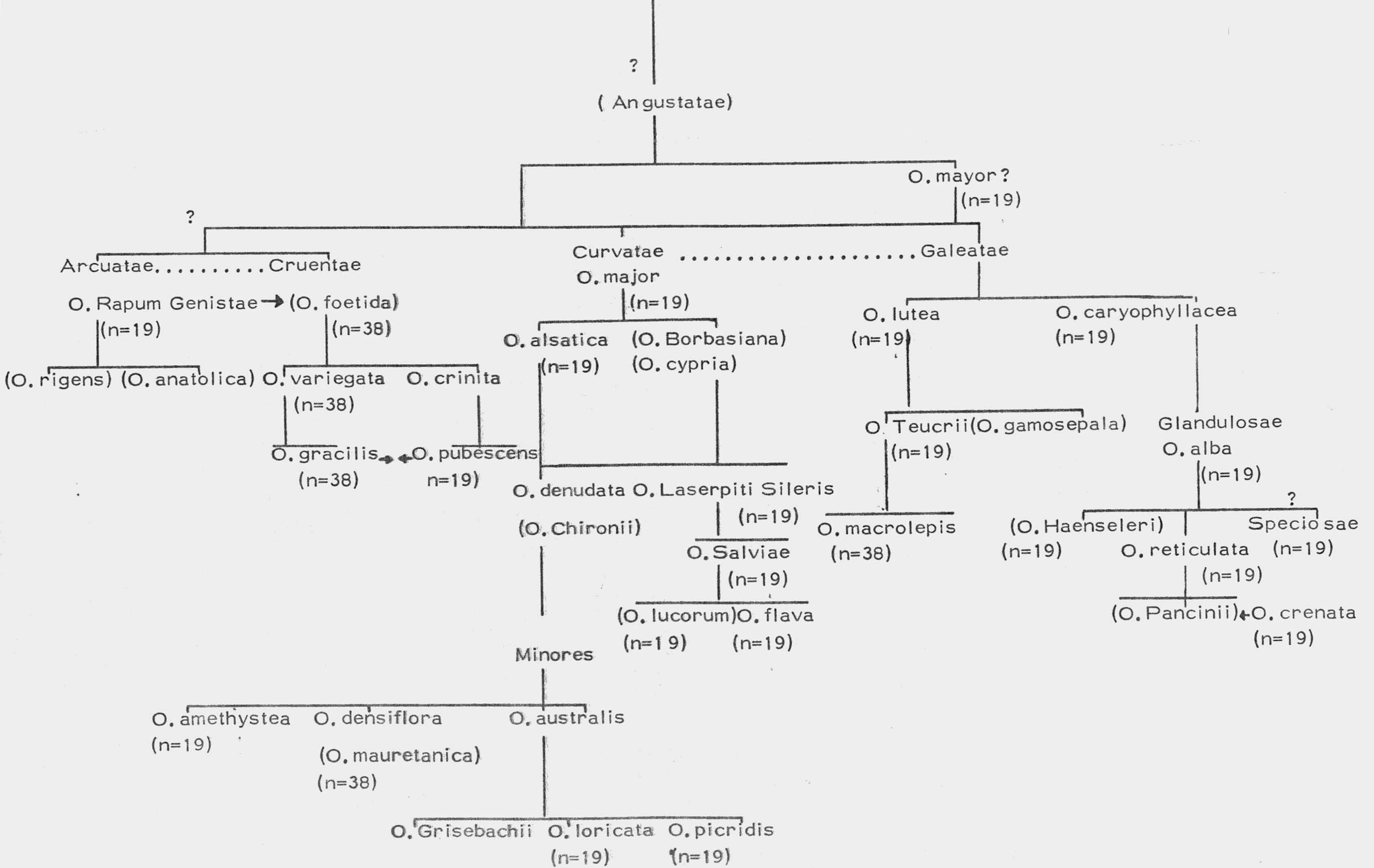
TABLA N° 4 (continuación)

TAXONES =====	n	% esterilidad	Diametro (µ)	
			medio	extremos
O. gracilis Sm M-8 (individuos aneusomáticos)	38 38+1 38+2 40	22,9%	18,810±2,704	22,326-13,626
O. loricata Reichenb. M-9	19	15%	17,499±2,218	19,439-13,885
O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae M-10	19	20%	22,172±2,037	24,993-19,439
O. rapum genistae Thuill. ssp. M-10	100- 120	60%	28,717±1,920	30,547-24,553
O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae M-19	19	23,9%	22,220±1,910	24,990-19,439
O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae M-32	19	25,8%	22,160±1,981	24,993-19,236
O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae M-27	19	20,99%	21,990±2,118	24,993-19,327
O. latisquama (F. W. Schultz), M-15	38	25,5%	23,682±1,822	24,993-19,439
O. latisquama (F. W. Schultz), M-13	38	23,5%	23,671±1,743	24,626-19,439
O. latisquama (F. W. Schultz), M-21	38	24,5%	23,704±1,769	25,000-19,439

.. / ...

TABLA N° 4 (continuación)

TAXONES =====	n	% esterilidad	Diametro (μ)	
			medio	extremos
O. latisquama (F. W. Schultz). M-20	38	25.5%	23.660 \pm 1.797	24.993-19.439
	38			
O. latisquama (F. W. Schultz). M-20	38+3 39+4 41	24.9%	23.739 \pm 1.603	24.999-19.439
O. latisquama (F. W. Schultz) M-20	50- 60	50%	25.881 \pm 3.145	30.547-22.216
O. foetida Poiret. M-22	38	27.5%	20.118 \pm 1.808	24.993-16.662
O. foetida Poiret. M-23	38	26.5%	20.079 \pm 2.890	24.993-16.662
O. minor Sm. M-22	19	9.13%	21.290 \pm 3.567	22.216-16.662
O. hederæ Duby. M-22	19	15%	18.466 \pm 2.093	22.216-16.662
O. hederæ Duby. M-28	19	16%	18.399 \pm 3.093	22.226-16.369
O. amethystea Thuill. ssp. amethystea.	19	14%	17.454 \pm 2.195	19.439-13.885
O. densiflora Salzm. ex Reuter. M-33	38	15%	22.394 \pm 1.498	24.993-19.439
O. densiflora Salzm. ex Reuter. M-34	38	15.5%	21.112 \pm 998	24.993-19.439
O. caryophyllacea Sm. M-36	19	5%	16.661 \pm 2.910	19.439-11.108
O. elatior Sutton M-37	19	8%	19.155 \pm 2.140	22.216-16.662



Arbol genealógico del Género Orobanche L. (G. BECK, von MANNAGETTA 1930), completado con respecto a los números cromosómicos conocidos de las especies europeas del Género.

DISCUSION

1º Número básico:

La primera hipótesis sobre el número básico del Género Orobanche fué dada por JENSEN(1951). Esta hipótesis está referida al origen de la especie - O. uniflora L. (Sección Gymnocaulis Nutt. [(Euanoplon (Endl.) (Thieret)]). La especie citada, que no existe en Europa, presenta en el continente americano dos formas, una partenogenética ($2n=70, 72$), en Nueva Inglaterra, y otra en Carolina del Norte, que presenta un comportamiento regular de diploide con $2n=36$.

Este autor considera en primer lugar, que la variedad de Nueva Inglaterra puede ser una forma tetraploide ($n=18, 4n=72$), que ha surgido de un antecesor común con la existente en Carolina del Norte ($2n=36$) que sería el diploide.



En otra hipótesis alternativa de este mismo autor, se considera que la forma de Carolina del Norte con un número de $2n=36$ no es el tipo básico, sino que debe ser, en sí misma tetraploide. Su comportamiento meiótico regular le hace suponer que es una forma alo_t tetraploide surgida de antecesores con un número gamé_tico de $n=9$. Asimismo considera que el origen de la variedad de Nueva Inglaterra, cuya reproducción por partenogénesis se ha observado repetidamente, puede trazarse a partir del estado auto-octoploide y de formas no conocidas o no existentes en la actualidad. En los antecesores de la forma de Carolina del Norte la intervención de la hibridación ocasionó dificultades en la meiosis del primitivo diploide. La duplicación del híbrido y su selección posterior, originó la variedad de Carolina del Norte. Una nueva duplicación del alo_t tetraploide podría dar lugar a la variedad de Nueva Inglaterra. En un principio, este stock llevaría consigo una gran reducción en su fertilidad debido al estado auto-octoploide, dificultad que sería soslayada posteriormente con la formación y selección de formas con parte_nogénesis diploide.

THIERET J. W. (1971), dentro de un estudio morfológico y sistemático de los diferentes Orobanches americanos, recopila los números cromosómicos conocidos hasta el momento para las cuatro Secciones del Género Orobanche:

- Sección Euanoplon [(Endl. ex Walp.) Thieret (Aphyllon) (Torr. & Gray) G. Beck and Gymnocaulis Nutt.)]: $2n=36$, 72 (una sp.)

- Sección Myzorrhiza: $2n=24$ (una sp.)

- Sección Orobanche (Osproleon Wallr.): $2n=38$ (12 sps); 38, 40 (una sp.)

- Sección Trionychon Wallr.: $2n=24$ (3 sps.).

HECKARD L. R. & CHUANG T. I. (1975), estudian las diversas especies de las Secciones americanas del Género (Sect. Euanoplon y Sect. Myzorrhiza).

Realizan igualmente una recopilación de los números cromosómicos conocidos del Género Orobanche, modificando parcialmente el sumario anterior:

- Sección Gymnocaulis Nutt. [(Euanoplon (Endl.) Thieret)] (2 sps.): $2n=36$ (?), 72 (1 sp. incrementan el sumario de Thieret con $2n=48$ (2 sps.)).

- Sección Nothaphyllon [(A. Gray) Heckard (Myzorrhiza (Phil.) Beck.) (15 sps.)]. Añaden al sumario de Thieret: $2n=48$ (5 sps); $2n=48, 96$ (2 sps.) $2n=48, 72, 96$, (1 sps) Consideran como erróneo el número $2n=24$.

- Sección Orobanche (65 sps.): $2n=38$ (16 sps), $2n=38$,

40, (?)(1 sp.). Incrementan el sumario anterior con -
 $2n=24(?)$ (1 sp.).

-Sección Trionychon Wallr. (25 sps.) : $2n=24(3$ sps).
Incrementan el sumario anterior con $2n=38(?)$ (1 sp.).

Estos autores consideran que $n=12$ es el número básico para las Secciones Gymnocaulis, Nothaphyllon y Trionychon. Estas tres Secciones serían parte de series poliploides basadas en $n=12$ y en las cuales estarían presentes diploides, tetraploides y octoploides fértiles. El hecho de que los números hexaploides de las Secciones Gymnocaulis Nutt. y Nothaphyllon (A. Gray) estén presentes en las formas partenogénéticas, podría sugerir que en las series poliploides de América del Norte faltan los diploides necesarios para formar hexaploides anfidiplóides fértiles (HECKARD L. R. & CHUANG 1975). El origen del número $2n=38$, claramente establecido para la Sección Orobanche, presenta diversos problemas para que la explicación anterior quede clara. Sería posible un incremento evolutivo en el número cromosómico desde $2n=36$ a $2n=38$, pero en este caso, $2n=36$ sería ya un triploide, si se acepta $n=12$ como número básico.

Por otra parte, son numerosos los recuentos que necesitan una confirmación.

Entre ellos tenemos a O. uniflora L. con $2n=36$ (JENSEN 1951) o con $2n=48$ según HECKARD & CHUANG (1975). Estos autores estudian dos subespecies: O. uniflora L. ssp. uniflora, y O. uniflora ssp. occidentalis, ambas con $2n=48$. Considerando $n=12$ como número básico, las especies americanas estudiadas por JENSEN (1951), serían triploides.

Los recuentos de $2n=40$ para la Sección Orobanche también son cuestionables, y, según parece, están basados en el recuento de una sola especie, aunque DARLINGTON & WYLIE (1955) y BOLKHOVSKIKH (1969) recogen este dato como perteneciente a dos especies diferentes. La confusión surge porque SUGIURA (1931, 1936) considera que O. coerulescens Steph. y O. amphi Meyer presentan $2n=40$, ahora bien, esta última está considerada por BECK von MANNAGETTA (1930) como una sinonimia de la primera. Por otra parte, en los trabajos de SUGIURA ciertos bivalentes superpuestos podrían interpretarse como uno sólo, reduciendo entonces este número a $n=19$ (HECKARD L. R. & CHUANG T. I. 1975). Por otra parte, MATSUURA (1935) en estudios realizados en material japonés, considera que $n=19$ es el número gamético de esta especie.

Otros recuentos que necesitan también una confirmación son los de $2n=38$ para O. aegyptiaca Pers. (STRIVASTABA 1939), que está en desacuerdo con el número

ro $2n=24$ dado por ZHUKOV (BOLKHOVSKIKH 1969), y el de $2n=24$ para O. cernua (CHATER & WEBB 1972). Al parecer este recuento está basado en datos de ZHUKOV (1939) para O. cumana como sinonimia. HAMBLER (1956, 1958) considera que el número cromosómico de esta especie es de $2n=38$, dato confirmado en el presente trabajo.

A la vista de los diferentes datos bibliográficos aceptamos $n=12$ como número básico actual, para las dos Secciones americanas, dato que se ajusta perfectamente a los números cromosómicos conocidos hasta ahora para estas Secciones.

Ahora bien, hay que tener en cuenta que $n=12$ tal como señala STEBBINS (1971), es un número relativamente alto para ser un número básico primitivo. Este inconveniente puede soslayarse admitiendo que, a nivel de antecesores desconocidos, pudo ocurrir algún proceso de poliploidía para dar finalmente $n=12$ como número básico para estas Secciones.

Con respecto a las Secciones europeas del Género Orobanche los números básicos propuestos por los diferentes autores son en resumen, los siguientes: $x=6$ (GARDE 1951, HAMBLER 1958), $x=12$ (HECKARD & CHUANG 1975) y $x=20$ (HAMBLER 1958).

Teniendo en cuenta todos los datos carioló-

gicos conocidos actualmente, consideramos que sólo pueden ajustarse a los números cromosómicos presentes en este taxon, los números básicos de $x=6$ o $x=12$.

Considerando que $x=12$ es un número relativamente alto para ser un número básico primitivo, tal como anteriormente señalábamos, podemos aceptar $x=6$ como número básico para estas Secciones. Se puede aducir que no se han encontrado números cromosómicos inferiores a $2n=24$ en ninguna de las Secciones pertenecientes al Género. Ahora bien, lo anterior puede ser debido a que aún no hayan sido estudiados, o, más probablemente, porque hayan desaparecido en la actualidad.

Así pues, la Sección Trionychon habría surgido de antecesoros con un número gamético de $x=6$, pasando posteriormente por procesos de poliploidía y diploidización para dar lugar a las especies actuales con un número gamético de $n=12$, más o menos avanzadas en su proceso de diploidización.

En los estudios citogenéticos realizados dentro de esta Sección por otros autores (GARDE 1951, HAMBLER 1958, GREILHUBER & WEBER 1971), junto con los realizados por nosotros sobre el comportamiento citogenético, tanto meiótico como mitótico en especies de esta Sección (O. ramosa L. ssp. ramosa, O. ramosa L. ssp. mutelii (F.W. Schultz.) Cout., O. ramosa

ssp. nana(Reuter) Cout. y O. purpurea Jacq.), se observa un comportamiento cromosómico regular, lo cual indicaría un origen aloploidioide, o bien autoploidioide, pero con el proceso de diploidización bastante completado. Este hecho viene apoyado por la observación de esporocitos con un número gamético de $n=24$, resultado de una endomitosis anterior al proceso meiótico, y que, sin embargo, forman 24 bivalentes, en ocasiones situados en dos grupos diferentes de 12 bivalentes cada uno. (Lam. VII Fig. 3).

Lo anterior no está en contradicción con la existencia de $x=6$ como número básico primitivo, ya que en plantas, la diploidización a nivel cromosómico, y, por tanto un comportamiento meiótico típico de diploide se puede conseguir en pocas generaciones (WAINES 1976). Igualmente, como antes apuntábamos, el hecho de que no existan taxones con números cromosómicos inferiores a $2n=24$ en este Género, puede deberse a que no hayan sido estudiados o, más probablemente, a que hayan desaparecido en la actualidad, al igual que ha ocurrido en numerosos taxones vegetales.

La diploidización a nivel génico es generalmente más lenta, pudiendo en ocasiones detectar este origen poliploide por métodos electroforéticos. Así, RUIZ REJON M. & OLIVER J. L. (1979) después de realizar diversos estudios citogenéticos y electroforéticos en el Género Asphodelus ($2n=24$), perteneciente a la Familia Liliaceae, consideran que el número

cromosómico $n=14$, normalmente aceptado como número básico de este taxon, es, realmente, un número básico derivado de $n=7$ a través de procesos de poliploidía. Así pues, el número gamético $n=14$ correspondería al nivel tetraploide, más o menos avanzado en su evolución hacia la diploidización.

Sobre el comportamiento citogenético de los taxones - considerados como diploides, estos autores observan como características más sobresalientes, la formación de asociaciones secundarias entre bivalentes y el hecho de poder agrupar los miembros del complemento cromosómico en grupos de cuatro cromosomas, como se puede hacer concretamente en A. cerasiferus ($2n=28$), en vez de grupos de dos cromosomas, o sea agrupados por parejas, como es típico de un diploide.

En nuestro caso, no hemos observado estas asociaciones secundarias en el análisis de los taxones pertenecientes a la Sección Trionychon Wallr. ($n=12$, $2n=24$), que corresponderían al nivel considerado como diploide. Sin embargo, en el análisis meiótico de ciertas especies de número gamético $n=19$ (Sección Orobanche) considerada derivada de la Sección anterior, hemos hallado ciertos datos citogenéticos que, como analizaremos posteriormente, podrían indicar la existencia de homología en el nivel $2n=24$ considerado como nivel diploide. En el análisis de los cariotipos estudiados en este trabajo, pertenecientes a taxones con $2n=24$, solamente se pueden considerar como semejantes ciertas -

parejas cromosómicas. Ahora bien, lo anterior puede ser debido a la existencia de un estado de diploidización avanzado, como creemos que sucede en los taxones estudiados, y a las razones anteriormente expuestas. Por otra parte hay que tener en cuenta que los estudios realizados en profundidad tanto sobre el comportamiento meiótico como mitótico en esta Sección, son muy escasos.

La Sección Orobanche derivaría de la Sección Trionychon quizá a través de O. aegyptiaca Pers. ($2n=24$), tal como postula Beck von Mannagetta (1930) o quizá, más probablemente, a partir de antecesores comunes con este taxon.

Si se considera que el número básico es $x=6$, el paso de $n=12$ (Sección Trionychon) a $n=19$ (Sección Orobanche) pudo realizarse a través de la unión de un gameto de $n=12$ con un gameto de $n=6$ perteneciente a los miembros más antiguos y antecesores de estos taxones, para dar, por una posterior duplicación, el hexaploide $2n=36$, que por un proceso de aneuploidía, originaría el número cromosómico $2n=38$, número presentado por gran parte de los miembros de esta Sección.

Según la hipótesis de HECKARD L.R. & CHUANG T.I. (1975), que propone $x=12$ como número básico para el Género, el paso anterior se realizaría a través de la unión de un gameto con $n=24$, originado por no-disyun

ción en un taxon de $2n=24$ como número cromosómico, con un gameto de $n=12$, perteneciente al mismo taxon, o a otro estrechamente relacionado, seguido posteriormente por procesos de aneuploidía. El citado gameto de $n=24$, podría también ser consecuencia de un proceso de endomitosis en las células precursoras de las células madre, tal como hemos observado que ocurre, aunque con baja frecuencia, en O. ramosa L. ssp. nana (Reuter) Cout. (Lam. VII Fig. 3)

Ahora bien, según esta hipótesis, el resultado del proceso anterior sería un triploide y, por tanto, con bastantes dificultades para su perpetuación y posterior establecimiento de una Sección, y más aún como ocurre en este caso, estable, numerosa y de amplia difusión geográfica. Hay además que tener en cuenta, que, en el caso de que esta hipótesis fuera cierta, el resultado del proceso citado sería, en todo caso, un autotriploide, ya que, si fuera un alotriploide la situación sería aún más compleja. Este autotriploide debería sufrir un proceso de aneuploidía, para originar el número cromosómico de $2n=38$. Este proceso de aneuploidía sí sería factible, ya que la descendencia de un triploide es uno de los mecanismos más comunes de producción de aneuploides en la naturaleza.

Sin embargo, como podemos observar, sería bastante difícil y complejo que, por este camino, se originara una Sección con las características presentes en la actual Sección Orobanche. Por otra parte,

sería un caso bastante extraño en la naturaleza.

Por el contrario, si se admite $x=6$ como número básico, los taxones de número gamético $n=19$ pertenecientes a la Sección Orobanche tendrían un origen heteroploide, concretamente a partir de un hexaploide más procesos de aneuploidía, tal como hemos visto anteriormente. Las posibilidades de sobrevivir y perpetuarse estarían entonces mucho más aumentadas, especialmente si el antecesor poliploide es una forma alohexaploide, camino, por otra parte mucho más común en la naturaleza.

Para dilucidar exactamente cual de estas dos hipótesis se ajusta a la evolución de estos taxones, habría que encontrar alguno de los presuntos antecesoros con $n=6$, o bien encontrar algún taxon antecesor con un comportamiento típico de triploide, o por último, como camino más factible, estudios electroforéticos que podrían determinar la existencia de genes duplicados.

En nuestro estudio sobre especies de la Sección Orobanche, hallamos pruebas convincentes que apoyan la intervención de la poliploidía en el establecimiento del número gamético $n=19$ presente en la Sección Orobanche.

Entre los datos cariológicos analizados que apoyan la intervención de la poliploidía podemos señalar la existencia de asociaciones secundarias entre bivalentes

tes en taxones como O. cernua Loefl, la presencia de 1-2 bivalentes asociados al nucléolo en diversas especies, etc.

En otro de los taxones analizados, concretamente en O. rapum genistae Thuill ssp. rapum genistae - creemos aportar datos que apoyan de una manera bastante clara la existencia de un número básico primitivo de $x=6$. Este taxon presenta $n=19$ que según las hipótesis consideradas podría originarse a través del hexaploide $6x=36$ ($x=6$) o del autotriploide $3x=36$ ($x=12$), más procesos de aneuploidía en ambos casos, para dar finalmente $2n=38$. Ahora bien, este taxon presenta configuraciones cuadrivalentes, trivalentes etc. existiendo esporocitos con $n=12II+2IV+1III+3I$ (Lam. X Fig. 1, 2, 3). La presencia de más de un cuadrivalente podría explicarse por una u otra hipótesis, pero siempre que se admita que $x=12$ es un número básico derivado por poliploidía de taxones con $x=6$.

Por todas las razones expuestas, consideramos que el Género Orobanche ha derivado de antecesores con $x=6$ como número básico primitivo, aunque, posteriormente se hayan fijado $n=12$ y $n=19$ como números básicos de probable origen tetraploide e hiperhexaploide, respectivamente, en las actuales Secciones Trionychon y Orobanche.

Con respecto al Género Cistanche Hoffmanns. & Link. las especies conocidas hasta el momento presentan $2n=40$, lo cual indicaría un número básico de $n=20$,

número excesivamente elevado para ser un número básico primitivo, y que ha debido tener un origen poliploide.

La única hipótesis propuesta sobre la evolución de este Género es la de HAMBLER(1958), que lo considera como probable antecesor de la Sección Orobanche. Podría ser también un Género derivado de esta Sección. Ahora bien, ambos casos suponen una serie de afinidades intergenéricas, siendo necesarios nuevos estudios para establecer este posible origen.

2º. - ANÁLISIS DE LOS CARIOTIPOS

Todos los cariotipos presentados en este trabajo pertenecientes a los Géneros Orobanche L. y Cistanche Hoffmanns. & Link, se realizan por primera vez.

Incluimos también el cariotipo de O. caesia Rchb. realizado por nosotros sobre una placa mitótica obtenida por GREILHUBER J. & WEBER (1976) en tallo floral, con el fin de disponer de un número máximo de datos cariológicos para el estudio y discusión de los caminos evolutivos seguidos por los taxones que nos ocupan.

La escuela rusa de G. LEVITZKY (1931, 1935) dedicó mucha atención al estudio de la morfología comparada de los cariotipos, desarrollando el concepto de simetría y asimetría de los mismos. Un cariotipo simétrico sería aquel en que prevalecen los cromosomas con centrómero mediano o submediano, siendo todos los cromosomas del complemento aproximadamente del mismo tamaño.

STEBBINS (1971) clasificó los cariotipos en 12 clases o grupos según su grado de simetría, para poder así estudiar mejor el significado de la asimetría, es decir, analizar las posibles relaciones existentes entre la tendencia al aumento de la asimetría de los cariotipos y otras características morfológicas o ecológicas de las plantas. Los estudios realizados en el Género Crepis (Tribu Cichorieae de las Compuestas) y otros taxones, permitieron ver la existencia de una relación significativa entre la tendencia al aumento de la asimetría y la disminución del número básico, como un proceso bastante generalizado en la evolución vegetal.

Las posibles tendencias evolutivas son recogidas por STEBBINS (1971) en cuatro patrones de variación diferentes:

1. - El aumento de la simetría de los cariotipos, acompañado de una disminución del número básico de cromosomas.

mas y la aparición de características morfológicas de especiación. Esta tendencia está bien comprobada en la Tribu Cichorieae de las Compuestas.

2. - Una tendencia menos común supone que, el incremento de la asimetría de los cariotipos se acompaña de un aumento del número básico de cromosomas y de la aparición de algunos caracteres de especialización. Esto ha sido comprobado en los Géneros Clarkia, Brodiaea, otras Liliaceas relacionadas, y ciertos géneros de Dipsacaceae.

3. - El que dos números básicos distintos se asocien a pequeñas diferencias en cuanto a la simetría de sus cariotipos. Este patrón de variación ha sido observado en los Géneros Anemone, Ranunculus, y Allium.

4. - Finalmente, un grupo reducido de géneros presentan un número cromosómico constante, pero existe variación entre sus especies por lo que respecta a la simetría de sus cariotipos. El mejor ejemplo conocido es el de Aegilops.

Estos cuatro patrones de evolución pueden ser resumidos de acuerdo con LEVITZKY (1935) en el sentido de que hay una tendencia predominante hacia el aumento de la asimetría de los cariotipos en las plantas superiores, tendencia que no sería necesariamente irreversible, pudiendo formarse cromosomas metacéntricos me

diante fusiones céntricas de dos cromosómas acro o telocéntricos. (No obstante, estos procesos, frecuentes en animales, resultan menos comunes en las plantas). Esta tendencia no es por supuesto universal, aunque sí la más común, existiendo numerosos taxones vegetales cuyo patron evolutivo presenta una dirección diferente (JONES, K. 1970).

Los distintos taxones de esta Familia, cuyos cariotipos se han estudiado en este trabajo, quedan constituidos a estos efectos como sigue:

<i>O. ramosa</i> L. ssp, <i>nana</i> (Reuter) Cout.....	n=12	Clase	3A	de asimetría
<i>O. ramosa</i> L. ssp, <i>mutelii</i> (F.W.Schultz.)....	n=12	"	3A	"
<i>O. ramosa</i> L. ssp, <i>ramosa</i>	n=12	"	3A	"
<i>O. purpurea</i> Jacq.....	n=12	"	3A	"
<i>O. caesia</i> Reichenb.....	n=12	"	2B	"
<i>O. rapum genistae</i> Thuill ssp., <i>rapum genistae</i> ..	n=19	"	3B	"
<i>O. latisquama</i> (F. W. Schultz).....	n=38	"	2C	"
<i>O. minor</i> Sm.....	n=19	"	3B	"
<i>O. cernua</i> Loefl.....	n=19	"	2B	"
<i>C. violacea</i> (Desf.) Beck-Mannagetta.....	n=20	"	2B	
<i>C. Phelypaea</i> (L.)P. Cout ssp, <i>lutea</i> (Desf.)				
Fdez. - Casas & Lainz.....	n=20	"	2B	"

El Género Orobanche se incluiría , pues, en el segundo patron de evolución citado, es decir, el aumento del número básico va acompañado de un incremento en la asimetría del cariotipo. Por otra parte la carenu

cia casi absoluta de cromosomas acro o telocéntricos, hace que sean las diferencias de tamaño entre los cromosomas mayor y menor del complemento y la proporción de cromosomas con centrómero en posición subterminal, las que decidan especialmente el grado de simetría de los cariotipos.

Vamos ahora a realizar algunas consideraciones sobre los cariotipos estudiados.

El cariotipo de Cistanche phelypaea (L.) P. Cout. ssp. lutea (Desf.) Fdez. Casas & Lainz, presenta ciertas diferencias con respecto a las diversas poblaciones analizadas. En la población M-1 de este taxon, los cariotipos haploides estudiados están formados por los siguientes cromosomas: 2M, 11m, 6sm, 1st. Sin embargo, en la población M-3 los cariotipos analizados presentan los siguientes cromosomas: 3M, 10m, 7sm. En ambos casos, hemos usado los tipos morfológicos descritos por LEVAN A. & KARL. FREDGA & A. VANDBERG (1964), comentados en capítulos anteriores. Creemos que estas diferencias en ambos cariotipos, pueden deberse a una translocación recíproca entre un cromosoma M y un cromosoma sm, originando así un cromosoma st y otro sm, tal como aparece en la población M-1. Los estudios meióticos en esta población nos muestran la existencia de un cuadrivalente típico de un heterocigoto por translocación (Lam. I, Fig. 1, Lam. II Fig. 1), lo cual apoyaría la existencia de la translocación citada. De todas formas, consideramos que la determinación exacta de este proceso requiere un mayor número de estudios y, sobre todo experiencias de bandeo cromosómico. Por-

otra parte este taxon presenta una esterilidad superior a la correspondiente a otras especies próximas, lo cual apoyaría la existencia de una heterocigosis por translocación. El hecho de que no se hayan encontrado números aneuploides en este taxon, indicaría que los gametos con número cromosómico anormal son inviábiles.

Dentro del Género Orobanche, hemos realizado el cariotipo de O. caesia Rchb., perteneciente a la Sección Trionychon y con un número cromosómico de $2n=24$, sobre una placa metafásica obtenida por GREILHUBER J. & WEBER A. (1971), en mitosis del tallo floral. Este cariotipo, con todas las reservas que lleva el hecho de ser realizado en una placa metafásica de otro autor, que aumenta las posibilidades de error, consideramos que consta de 6 cromosomas con centrómeros en región mediana (2, 3, 5, 6, 7, 10), 4 parejas cromosómicas con centrómero en región submediana (1, 4, 8, 9) y dos parejas con centrómero en región subterminal (11, 12). La pareja número 2 es heteromorfa mostrando un satélite de diferente tamaño en ambos miembros cromosómicos.

En el análisis del cariotipo de O. ramosa, con las subespecies ramosa, nana y mutellii, observamos un sólo cromosoma satelitífero que, en concreto, es el número 3, dato que corrobora el número de bivalentes asociados al nucleólo observados en meiosis. En O. ramosa ssp. nana y ssp. mutellii, observamos que el bivalente asociado al nucleólo era uno de los más grandes, dato también -

apoyado por el estudio de su cariotipo. En los cariotipos estudiados pertenecientes a taxones con $2n=24$, considerados como diploides, observamos algunas parejas semejantes según la posición del centrómero y tamaño cromosómico. Aunque estas observaciones sólo son válidas con respecto a ciertas parejas, teniendo además en cuenta los restantes datos considerados y analizados en el apartado correspondiente a la discusión del número básico, apoyan la existencia de un número básico primitivo de $x=6$ para el Género Orobanche.

Analizaremos a continuación algunos datos significativos pertenecientes a los cariotipos de ciertos taxones de la Sección Orobanche, cuya descripción completa, junto con la correspondiente a los restantes cariotipos presentados en este trabajo, la hicimos ya en el apartado de resultados experimentales.

En O. cernua observamos una pareja heteromorfa, que, concretamente, es la pareja nº 13, hecho que debe ser debido a algún tipo de reordenaciones estructurales. Creemos que su origen debe ser poliploide, tal como analizaremos en nuestro estudio sobre poliploidía. Sin embargo, a nivel de morfología cromosómica ha debido alcanzar un estado bastante avanzado de diploidización.

En el cariotipo de O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae, perteneciente al citotipo diploide ($n=19$), no podemos distinguir genomas repetidos en su ca

riotipo. Sin embargo, algunas parejas presentan características morfológicas bastante semejantes, lo cual vendría apoyado por la existencia de configuraciones cuadrivalentes o trivalentes, que indicarían que en esta especie el proceso de diploidización cromosómica está menos avanzado.

En esta subespecie, observamos también la primera mitosis del núcleo del grano de polen en individuos pertenecientes a un nivel hiperploide, con un número cromosómico de $n=110-114$. Aunque en estos niveles no hemos podido realizar el cariotipo, hemos observado la presencia de metacéntricos y, sobre todo, submetacéntricos y terminales.

En el cariotipo de O. latisquama eutetraploide, se pueden distinguir dos grupos, bastantes semejantes, de 19 cromosomas. En una de las poblaciones estudiadas estaban presentes, aunque con muy baja frecuencia, el nivel diploide ($n=19$) y el nivel hexaploide ($n=50-60$).

Vamos a continuación a realizar algunas consideraciones sobre el tamaño cromosómico observado en los diferentes taxones estudiados (Tabla nº4).

Numerosos autores (DARLINGTON 1929, 1958 - SVESHNIKOVA 1929, SOUTHERN 1976, GRANT (1969 etc), estiman que en los poliploides se manifiesta una reducción en el tamaño de los cromosomas que parece ser de-

bida a la existencia de un control genotípico que regula este tamaño, permitiendo su adaptación al volumen nuclear. En el establecimiento de la filogenia de un determinado poliploide son pues, importantes este tipo de consideraciones que, para mayor certeza deben ir acompañadas de estimaciones sobre la cantidad de ADN. Aunque, hay que tener en cuenta que no siempre hay una relación clara entre la cantidad de ADN de los supuestos diploides ancestrales y los poliploides derivados, hecho que puede ser motivado por diferentes mecanismos. GRANT 1969, PROBST 1972).

Los tamaños cromosómicos pertenecientes a los taxones con $n=19$ estudiados en el presente trabajo, no muestran reducción con respecto a los tamaños cromosómicos observados en los taxones de $n=12$. Las mismas observaciones podemos realizarlas con respecto a O. latisquama. ($n=38$), y los taxones con $n=19$ estudiados en este trabajo, lo cual indicaría que pertenecen a diferentes ramas evolutivas dentro del Género, hecho que está de acuerdo con lo postulado por BECK VON MANNAGETTA (1930). De todas formas, los cariotipos conocidos hasta el momento son insuficientes para establecer comparaciones amplias y exactas.

Esta reducción en el tamaño cromosómico, sin embargo, se observa claramente en las especies que presentan diversos niveles de ploidía. Así, por ejemplo, en O. rapum genistae ssp. rapum genistae con un número

ro gamético de $n=19$ sus cromosomas presentan tamaños comprendidos entre $5,44$ y $1,93\mu$; mientras que en el citotipo poliploide de este mismo taxon, los tamaños cromosómicos no superan a 1μ .

Esta reducción de tamaño cromosómico esta también presente en el citotipo hexaploide de O. latisquama (F.W. Schultz.) con respecto al tamaño cromosómico - presentado por el citotipo tetraploide de este taxon.

3. - VARIABILIDAD CROMOSOMICA

Los diferentes taxones del Género Orobanche L. presentan los siguientes números cromosómicos:

- Secciones americanas:

Sección Gymnocaulis Nutt. (Euanoplon (Endl.) Thieret):
 $2n=36, 48, 72.$

Sección Nothaphyllon (A. Gray) Heckard (Myzorrhiza (Phil. Beck.) : $2n=48, 72, 96.$

- Secciones europeas:

Sección Orobanche (Sección Osproleon Wallr.) $2n=38, 76, 114.$

Sección Trionychon Wallr. : $2n=24.$

Dentro de la Sección Orobanche hay que destacar también números cromosómicos que oscilan entre $2n=76$ a $2n=91$, existentes en ciertos taxones que presentan aneusomatía, y números cromosómicos del orden de $n=114$ presentes en el citotipo poliploide de O. rapum-genistae ssp. rapum genistae.

El Género Cistanche Hoffmanns & Link, presenta $2n=40$ en las especies estudiadas.

4. - ANEUPLOIDIA Y ANEUSOMATIA

El proceso de aneuploidía ha intervenido en la evolución del Género Orobanche en el establecimiento del número $n=19$, presente en la Sección Orobanche, a partir de $n=12$, existente en la Sección Trionychon, de la cual creemos que deriva la Sección anterior.

Los restantes números aneuploides presentes en el Género, pertenecen a plantas que, a su vez, son aneusomáticas.

En general, los tejidos mitóticamente activos conservan constante el número cromosómico típico de cada organismo. Este número, puede sufrir una variación por el fenómeno de endopoliploidía que es un acontecimiento frecuente en el curso de la ontogénesis de las Angiospermas y en ciertos tejidos especializados. Así el tapete de las anteras muestra con frecuencia números poliploides en muchas especies (TSCHERMAK-WOESS 1971).

Son conocidas, igualmente, las variaciones numéricas de algunos taxones ocasionadas por la presencia de los llamados B-cromosomas, cromosomas que presentan algunas propiedades singulares. En contraste con lo anterior, " la aneusomatfa es la ocurrencia variable e intraindividual de adicionales, pero, sin embargo, normales cromosomas "(GREILHUBERG J. &WEBER A. 1975).

Este fenómeno, raro en Angiospermas, está ampliamente representado en Claytonia virginica (Portulacaceae). Son numerosos los estudios realizados sobre la presencia de este fenómeno en el citado taxon. Entre ellos destacan los realizados por LEWIS W.H. (1970) y LEWIS W.H. & OLIVER R.L. & LUIKART T.J. (1971 a 1971 b).

Los autores anteriores observan la existencia de una extrema inestabilidad en el número cromosómico de Claytonia virginica, tanto en plantas cultivadas como en plantas recogidas en el campo. La meiosis de estos taxones es regular, constatándose la presencia de cromosomas extra que se aparean normalmente. En mitosis, estos cromosomas aparecen similares e indistinguibles de los restantes cromosomas del complemento. Su frecuencia y número varfa ampliamente, siendo ambos más elevados en los microsporocitos y en las raíces adventicias surgidas de callos del sistema floral, que en las raíces del bulbo. Consideran, igualmente, que la cualidad de mantener esta variabilidad intraindividual, incluso en la línea germinal, sugiere una ventaja selectiva, que debe estar controlada genéticamente, ya que la presencia de números variables es tan co

mún en las plantas cultivadas como en las recolectadas en el campo. Su presencia no puede ser atribuida a signos de ruptura de control celular al final de su fase reproductora, en los casos en que la selección no es severa, ya que la línea germinal del macho posee mayor número de cromosomas en exceso que las células examinadas en otros lugares de la planta. Los factores que promueven este fenómeno son altamente especulativos, así como su origen y la naturaleza extrínseca o intrínseca de este proceso.

GREILHUBER J. & EHRENDORF F. (1975) consideran que este fenómeno de aneusomatía está presente en Ophrys (Orchidaceae). GREILHUBER J. & WEBER A. (1975), estudian igualmente este proceso en O. gracilis Sm. Este taxon es un tetraploide ($2n=76$), que presenta la particularidad de que individuos hexaploides ($2n=114$) conviven, en ciertas poblaciones, con los tetraploides. Por otra parte, el 64% de las plantas estudiadas muestran una variación intraindividual en el número cromosómico esporofítico. En el nivel tetraploide ($n=38, 2n=76$), los números cromosómicos varían entre 76 y 91, pero hay una clara acumulación de 76, 77 y 78. Las diversas plantas muestran diferentes grados de inestabilidad cromosómica. Así, se observan plantas estables, menos estables, e inestables con una variabilidad en el número cromosómico superior a 15 cromosomas. Las plantas virtualmente eusomáticas (36%) son parcialmente eutetraploides ($2n=76, 24%$) y parcial

mente hipertetraploides (12%) .

Los autores consideran que la constitución aneuploide de las células esporogénicas dará lugar a esporas y, por último, gametos con diferente número cromosómico, si no hay un mecanismo regulador que elimine los cromosomas extra. Los recuentos gametofiticos muestran que las plantas aneuploides, sean aneusomáticas o no - producen esporas con diferentes números cromosómicos. Puede suponerse que la aneusomatía es también frecuente en los esporocitos dando lugar a una fuente de variación en las esporas, aunque esto aún no está confirmado. Sin embargo, observan que el polen de las plantas aneuploides se comporta normalmente en las experiencias de coloración. Este hecho ocurre también en el saco embrionario. Puede por tanto, suponerse que se producen cigotos aneuploides.

Estos autores también estudian la meiosis, aunque no realizan recuentos numéricos válidos. Observan que las plantas eutetraploides revelan un apareamiento regular y una formación normal de bivalentes en metafase I. Por otra parte, los univalentes, multivalentes, y diversas anomalías en anafase I son características de las plantas aneuploides. Los univalentes son más frecuentes de lo que cabría esperar, especialmente en los macrosporocitos, lo cual puede indicar un efecto de los cromosomas extra sobre el apareamiento cromosómico.

Analizan igualmente un interesante fenómeno en la macrosporogénesis de las plantas hexaploides. Junto a una gran frecuencia de univalentes y multivalentes, - ocurren procesos de eliminación de cromosomas o fragmentos cromosómicos, fuera y entre ambas placas anafásicas. Igualmente, en telofase I se observa material cromático de diferente tamaño fuera de los núcleos reconstituidos. En anafase II esta eliminación de cromosomas sólo ocurre en el núcleo degenerativo. Por otra parte, los recuentos mitóticos en polen revelan números cromosómicos inferiores en su mayor parte, al nivel 3x.

Los autores consideran que la aneusomatía se debe a procesos mitóticos anormales, que, aunque ocurren con baja frecuencia, son suficientes para originar la variación numérica constatada.

En nuestro estudio de poblaciones españolas de O. gracilis Sm. confirmamos que este taxon es un tetraploide ($n=38$), que en ciertas poblaciones convive con individuos hexaploides o de un nivel muy próximo, ($n=50-60$).

Dentro de los individuos tetraploides observamos tres pies de planta que presentaban esporocitos cuyos números cromosómicos oscilan entre $n=38$ y $n=41$, junto con esporocitos, mucho más frecuentes con $n=38$. Estos individuos presentan una mitosis con ciertas irre-

gularidades como no-disyunción de cromátidas hermanas (Lam. XXXII Fig. 1) que, aunque ocurren con baja frecuencia pueden ser causa de la variación numérica constatada.

Los pies de planta pertenecientes al nivel hexaploide presentan una meiosis irregular y en ocasiones - anomalías en mitosis, tales como retrasados en anafase (Lam. XXXII Fig. 2), y no-disyunción de cromátidas hermanas. Estos datos apoyan la existencia de aneusomatía en las poblaciones españolas de O. gracilis. Ahora bien, nuestro estudio no ha sido lo suficientemente amplio como para poder exponer unas conclusiones numéricas válidas sobre la extensión de este fenómeno en las poblaciones españolas.

En Orobanche latisquama (F. W. Schultz.), creemos que existe también este proceso de aneusomatía. Esta especie se estudia por primera vez en este trabajo.

Este taxon es un tetraploide ($n=38$). En una de sus poblaciones analizadas por nosotros encontramos que el 30% de los individuos observados presentan una variación intraindividual en el número cromosómico esporofítico.

Estos individuos presentan números cromosómicos de $n=38, 39$ o 40 , presentando, entre otras, configuraciones

nes de $n=37II+1III+4I$ (Lam. XVI Fig. 3 y 4), $n=33II+2IV+3I$ (Lam. XVI Fig. 1 y 2) ó $n=39II+3I$ (Lam. XVII Fig. 1 y 2) junto a esporocitos con $n=38$, que a su vez, pueden formar asociaciones secundarias o configuraciones multivalentes. La meiosis de estos individuos revela otras anomalías como retardarios y distribuciones irregulares en anafase I (Lam. XV Fig. 3), junto con extrusiones de cromatina en la fase de tétradas.

En las preparaciones mitóticas de estos pies de planta observamos números cromosómicos de $2n=77, 78, 79$, junto a números de $2n=76$ que son los más frecuentes.

Discernir sobre la naturaleza de estos cromosomas extra es sumamente problemático. Consideramos, sin embargo, que no son cromosomas supernumerarios o B-cromosomas, ya que no presentan las características típicas de estos cromosomas, siendo sus características más sobresalientes la formación de bivalentes y sobre todo el ser indistinguibles del resto del complemento.

El comportamiento de los granos de polen en experiencias de coloración es semejante al observado en las plantas eutetraploides, mostrando prácticamente el mismo porcentaje de esterilidad (Tabla nº4). Es posible que se produzcan cigotos aneuploides, ya que aunque la macrosporogénesis no ha sido observada, hemos comprobado, sin embargo, la existencia de células aneuploides

en el tejido esporogénico del ovario joven.

Otras variaciones numéricas intraindividuales existentes en los taxones estudiados en el presente trabajo son las siguientes:

- Cistanche Phelypaea (L.) P. Cout. subsp. lutea Fdez Casas & Lainz, observamos esporocitos con $n=17 II+8I$ (Lam. I Fig. 3) junto a esporocitos que en su casi -totalidad presentan $n=20$.

- Orobanche cernua Loefl. hemos observado esporocitos de $n=17II$, junto con esporocitos de $n=19$ con una frecuencia ampliamente superior a la presentada por las células aneuploides citadas.

La escasa frecuencia de estos números cromosómicos, al menos en las poblaciones estudiadas por nosotros, nos hacen pensar que se debe a anomalías mitóticas infrecuentes ocurridas en estos individuos particulares.

Otra especie que presenta igualmente una variación numérica intraindividual es O. crenata Forskål que presenta esporocitos con $n=19II+2I$ (Lam. III Fig. 3) y $n=19II+1I$ (Lam: III Fig. 1), junto a esporocitos con $n=19II$, mucho más frecuentes que los anteriores. En este caso su comportamiento meiótico y pequeño tamaño

nos inclinan a considerarlos como B-cromosomas aunque, dada su baja frecuencia en las poblaciones estudiadas por nosotros, necesita una confirmación. En esta especie no hemos observado ningún bivalente con comportamiento anómalo, tal como sugiere GARDE A. (1951). Según este autor, este comportamiento anómalo se traduce en una orientación diferente del resto de los bivalentes presentes o en una separación precoz de sus cromosomas. Sugiere igualmente, que en algunas ocasiones está presente un trivalente. Pensamos que este bivalente o trivalente puede estar quizá, formado por estos cromosomas extra. En favor de esta hipótesis está el hecho de la baja frecuencia del trivalente en los análisis del autor anterior, así como el hecho de que estos cromosomas extra formen en ocasiones, aunque igualmente con muy baja frecuencia, un bivalente.

5. - POLIPLOIDIA.

STEBBINS (1971), considera que el proceso citogenético de más amplia difusión en la evolución de las plantas superiores ha sido la poliploidía, e igualmente, que todos los géneros y familias que presentan un número básico superior a $x=12$, tal como ya señalamos en el apartado correspondiente al número básico, han debido originarse por poliploidía a partir de grupos con números básicos más bajos, y que, incluso nú

meros básicos del orden de $x=10$ y $x=11$, deben ser de origen poliploide.

Según esto, todas las especies modernas pertenecientes a familias representativas tales como Magnoliaceas, Winteraceas, Lauraceas, Monimiaceas, Fagaceas, Juglandaceas, Salicaceas, Meliaceas, Ericaceas y Oleaceas, derivan de líneas evolutivas que en algún momento de su historia han sufrido procesos de poliploidía. (STEBBINS 1971).

La poliploidía ha jugado también un papel importante en la familia que nos ocupa y sobre todo en el Género Orobanche L.

HECKARD L. R. & CHUANG T. I. (1975) analizan la importancia de este fenómeno en relación con las Orobanchaceas del Oeste de Norte América.

Dentro de la Sección Gymnocaulis Nutt. estudian O. fasciculata Nutt., que presenta $2n=48$, O. uniflora L. con las subespecies O. uniflora occidentalis (Greene) Ferris y O. uniflora ssp. uniflora, ambas con $2n=48$. Esta última subespecie presenta formas partenogenéticas de $2n=72$ que serían el resultado de la unión de gametos con $n=24$ y $n=48$; estos últimos serían gametos reducidos procedentes de plantas con $2n=96$. Así pues, considerando $n=12$ como número básico, las formas de $2n=48$ serían tetraploides y las formas $2n=72$ hexaploides, mientr

tras que las formas con $2n=36$ (JENSEN 1951) serían triploides, aunque es un recuento que necesita confirmación.

En la Sección Nothaphyllon (A. Gray) Heckard estudian las especies tetraploides O. bulbosa Beck., O. californica Cham. & Schlect. ssp. condesa Heckard, O. californica ssp. grayana (Beck.) Heckard, O. californica ssp. jepsonii (Munz.) Heckard, y O. californica ssp. feudgei (Munz.) Heckard, todas con $2n = 48$, número presentado igualmente por O. californica Cham. & Schlect. ssp. californica que corresponde al taxon erróneamente citado por THIERET (1971) con $2n=24$. Analizan igualmente O. cooperi (Gray) Heller que presenta $2n=48, 72, 96$. El autor incluye en esta especie los siguientes taxones: O. ludoviciana var. cooperi (Gray) Beck. (O. cooperi), O. ludoviciana var. latiloba Munz. y O. multicaulis Brandegees var. multicaulis. La presencia de los números citados y de números intermedios indican que la poliploidía es, al menos parcialmente, responsable de las dificultades taxonómicas presentes en este grupo. Otras especies analizadas son O. corymbosa (Rydb.) Ferris con los números cromosómicos de $2n=48$ y $2n=96$ presentes en diversas poblaciones, - el hexaploide ($2n=96$), O. parishii (Jeps.) Heckard ssp. brachiloba Heckard, y los tetraploides O. parishii ssp. parishii, O. pinorum Geyer ex Hooker, O. vallicola - (Jeps.) Heckard y O. valida Jeps.

El autor considera que las Secciones Trionychon, Gymnocaulis, y Nothaphyllon son parte de una serie poliploide basada en $n=12$ con diploides, tetraploides y octoploides fértiles.

En nuestro trabajo hemos observado diferentes datos cariológicos que apoyan la intervención de la poliploidía en la evolución del Género Orobanche.

En primer lugar, tal como postulamos en el apartado correspondiente al número básico, consideramos que $n=12$, número básico para las actuales Secciones Gymnocaulis, Nothaphyllon y Trionychon ha debido tener un origen poliploide, a partir de taxones con $x=6$.

En la Sección Trionychon todas las especies estudiadas en este trabajo junto con los datos aportados por otros autores para esta misma Sección, apoyan un comportamiento regular de diploide, tanto mitóticamente como meióticamente, lo cual nos lleva a pensar que son tetraploides diploidizados, admitiendo por tanto $n=12$ como número básico actual. Consideramos que este comportamiento regular de diploide, apoya más bien un origen alopoliploide que autopoliploide. Aunque, ya que el proceso de diploidización está bastante avanzado, al menos en las especies analizadas, esta segunda posibilidad no puede desecharse.

Con respecto a la Sección Orobanche, consideramos que el origen poliploide del número $n=19$, número presentado por la mayor parte de los miembros de esta Sección, viene apoyado por numerosos datos observados en nuestro trabajo. Ahora bien, como ya apuntamos en el capítulo correspondiente al número básico, no es posible determinar si su origen tiene lugar a partir del hexaploide $6x=36$, ($x=6$), seguido de procesos de aneuploidía, tal como postulan GARDE A. (1951) y HAMBLER (1958), o a partir del triploide $3x=36$ ($x=12$) más procesos de aneuploidía, tal como postulan HECKARD L. R. & CHUANG (1975).

Ambas hipótesis tienen numerosos puntos en común, pudiendo incluso considerarse como dos variantes de la misma hipótesis, siempre que se admita que el número cromosómico $n=12$ ha derivado por poliploidía de taxones con $n=6$ como número gamético.

Así, en O. cernua Loefl., uno de los taxones más antiguos de la Sección, según el árbol genealógico de Beck von Mannagetta (1930) (Cuadro nº 3), observamos, con gran frecuencia, asociaciones secundarias entre bivalentes (Lam. IV. Fig. 2, 3 Lam. V. Fig. 1, 3 Lam. VI. Fig. 1, 2), univalentes en M-I y retrasados en A-I. Como vemos, estos datos apoyan el origen poliploide, pero pueden ajustarse a ambas hipótesis anunciadas anteriormente. O. minor Sm. pre

senta un comportamiento meiótico bastante regular, - pero, sin embargo, el número de nucleólos varía de 1-3 dentro de las células de un mismo individuo. En general, cuando existe un solo nucleólo su tamaño es claramente superior al presentado cuando los nucleólos están en mayor número, observación por otra parte general y ya comprobada en el comportamiento de las plantas superiores con origen poliploide.

El hecho de que las formas poliploides presenten con gran frecuencia un sólo nucleólo es, como hemos señalado, un fenómeno común. Por un lado, hay una tendencia de los nucleólos a fusionarse una vez formados, lo cual explicaría a su vez que dentro de la misma especie, diversas células presenten diferente número de nucleólos. Por otra parte, la aptitud del organizador nucleolar para formar nucleólos está controlada genéticamente, tal como se ha demostrado en el Género *Crepis* (NAVASHIM 1934).

Hay también que tener en cuenta que cuando por efecto de la hibridación se mezclan diversos organizadores nucleolares en un mismo núcleo, su actividad de síntesis se modifica, estableciéndose una competencia que puede llevar a la inactivación completa de uno de ellos.

En nuestro caso la presencia de un número variable de nucleólos podría atribuirse a una de las

causas expuestas anteriormente, a la vez que apoyaría la hipótesis de la intervención de la poliploidía en el establecimiento del número $n=19$, para la Sección Orobanche.

El hecho de que en el cariotipo de O. minor observemos sólo un cromosoma satelitífero, no está en contradicción con lo anterior, ya que hay que tener en cuenta que la constricción secundaria en ocasiones no se manifiesta claramente en el estudio del cariotipo.

Por último, hay también que considerar que el complemento cromosómico de O. minor puede ser heterocigoto con respecto a algunas de las parejas que llevan el organizador nucleolar. BROWN D. - / GURDON J. B. (1964), señalan que individuos de Xenopus laevis con una delección en uno de los cromosomas con organizador nucleolar, y que afecta concretamente a esta región son capaces de sobrevivir, observándose en sus células un nucléolo.

Esta posibilidad viene apoyada por la circunstancia de que los cariotipos estudiados en O. minor Sm. son haploides, ya que se han realizado analizando la primera mitosis del núcleo del grano de polen. Por otra parte, el hecho de que los taxones pertenecientes a esta Sección tengan mayor propor-

ción de cromosomas asimétricos que los correspondientes a la Sección Trionychon, de la cual creemos que derivan, hace posible admitir que entre los procesos que han llevado a la diferenciación de los cariotipos, hayan intervenido translocaciones, inversiones o deleciones, que dificulten la localización óptica de la constricción secundaria.

En otros taxones de esta Sección, como O. hederæ, O. elatior, O. caryophyllacea, O. loricata - - etc., observamos, junto a un comportamiento regular de diploide, 1-2 bivalentes asociados al nucléolo. En otras ocasiones están presentes asociaciones secundarias y 2-3 bivalentes asociados al nucléolo, como en O. crenata, o un sólo bivalente asociado al nucléolo junto con un comportamiento regular de diploide, como ocurre en algunos de los taxones analizados.

En O. rapum genistæ Thuill ssp. rapum genistæ observamos configuraciones multivalentes del tipo de cuadrivalentes, y trivalentes más univalentes (Lam. X. Fig. 1, 2, 3) (Lam. X. Fig. 1). Hay que destacar que esta especie, más moderna y derivada pasando a través de O. cernua, según el árbol genealógico de Beck von Mannagetta (Cuadro nº 3), presenta configuraciones multivalentes, hecho que no ocurre en la especie antes citada. Ahora bien, lo anterior podría explicarse debido a la mayor antigüedad de O. cernua, lo cual supondría para este taxon -

un mayor período de tiempo para avanzar más en su proceso de diploidización, a partir de los antecesores comunes. Por otra parte, la existencia comprobada de reproducción asexual en O. rapum genistae (CEZARD 1973) le permitiría perpetuar su descendencia a pesar de no haber alcanzado la diploidización completa, con las perturbaciones meióticas que ello supone. Así, observamos con cierta frecuencia (tabla nº 3) la presencia de retardatarios en Anafase I, univalentes y configuraciones multivalentes en Metafase I etc. Este comportamiento meiótico irregular se manifiesta en una reducción de la fertilidad del polen con respecto a otros taxones próximos.

Además de las consideraciones morfológicas de diferentes autores que tienden a considerar a O. cernua Loefl. más antigua que O. rapum genistae, existen otros datos cariológicos basados en nuestro estudio sobre sus respectivos cariotipos que apoyan esta mayor antigüedad. Concretamente, el cariotipo de O. rapum genistae presenta una mayor proporción de cromosomas asimétricos que el correspondiente a O. cernua, pudiendo encuadrar estos cariotipos en las clases de asimetría 3B y 2B respectivamente.

Dentro de la Sección Orobanche están también presentes taxones con $2n=76$, pertenecientes al nivel tetraploide, considerando ya $n=19$ como número básico actual para la Sección, y con $2n=114$, nivel

hexaploide existente en algunos citotipos de especies del nivel tetraploide, e incluso, como posteriormente analizaremos, citotipos con superiores niveles de ploidía.

La intervención de la poliploidía en la evolución de estos taxones es, pues, evidente. Ahora -- bien, un problema diferente es considerar si los cambios de tipo poliploide son de naturaleza autoploide o de origen híbrido (Alopoliploides).

La existencia de taxones de naturaleza estrictamente autopoliploide (panautoploides de LÖVE 1971), es decir poliploides no híbridos derivados de un simple biotipo diploide, se ha venido considerando como un fenómeno extraordinariamente raro en la Naturaleza (STEBBINS 1950, 1971).

Se pensaba hasta hace muy poco tiempo, que los autopoliploides debían presentar en meiosis frecuencias relativamente altas de configuraciones cromosómicas multivalentes, y manifestar además un tipo de herencia polisómica.

Sin embargo, en las últimas décadas, varios investigadores (STANFORD 1951 RILEY 1960, WERMAN y cols. 1964, GRANT 1971, SAÑUDO & RUIZ REJON 1975, etc.). han obtenido evidencias demostrati

vas de que la frecuencia de multivalentes observada en algunas plantas autopoliploides, puede ser mucho más baja que la esperada, debido a la influencia de genes que ejercen un control del apareamiento cromosómico. Hay que considerar igualmente que la frecuencia de configuraciones cromosómicas multivalentes está limitada por la frecuencia de quiasmas, la cual está afectada a su vez por el tamaño cromosómico y la condición genética. Por estas razones, casi nunca se alcanza a formar el máximo posible de tetravalentes (GRANT 1971).

DARLINGTON (1964) considera que no es sorprendente la aparición de formas autopoliploides, a pesar de su fertilidad escasa y su eficiencia biológica reducida. La meiosis irregular, con formación de cuadrivalentes, constituye en realidad una fuente de variabilidad que debe ayudarles en la colonización de nuevos territorios.

De otro lado, la producción de semillas puede ser suficiente, no obstante la reducción de su fertilidad, para las necesidades de la población, particularmente cuando se trate de plantas leñosas. Las desventajas adaptativas de estos autoploides pueden llegar a compensarse así por otros procesos genéticos evolutivos, tales como la modificación gradual de los genotipos por mutación génica o cromosómica,

recombinación génica , etc, hasta alcanzar un comportamiento similar al de los organismos diploides.

Son demostrativas en este sentido, las experiencias de GILLES & RANDOLF (1951) que comparan la frecuencia de configuraciones multivalentes - que se forman en una línea autotetraploide de maíz - (Zea mays, $x=10$) al principio y al final de una experiencia de selección llevada a cabo a lo largo de 10 años, encontrando que los autotetraploides de formación reciente muestran entre 8 y 10 tetravalentes en el 89% de las células madres del polen. En los descendientes de estos, después de 10 generaciones, se observa entre 8 y 10 tetravalentes tan sólo en el 52% de las células madres del polen. Así pues, la frecuencia de bivalentes, se ha incrementado mientras que la de tetravalentes va disminuyendo. En esta experiencia, la selección artificial para conseguir plantas de alta fertilidad ha ido acompañada, probablemente, de selección para un factor génico que influye en el modo de apareamiento cromosómico.

Hay también que considerar, que la etapa más o menos larga de esterilidad de los autoploides, ofrece menos dificultades cuando se trata de plantas perennes o plantas que puedan defenderse mediante reproducción axesual, como es el caso de algunos de los taxones que nos ocupan.

Después del análisis que se extiende aproximadamente a 100 taxones de plantas silvestres, pertenecientes a la Tribu Genisteas de las Papilionaceas, y a diferentes familias de Orden Liliales, SAÑUDO A. & RUIZ REJON M. (1975) consideraron haber encontrado datos demostrativos de que la autopoliploidía es más frecuente de lo que se ha venido considerando hasta ahora y que, por consiguiente, debe haber desempeñado un papel más importante del que se le atribuye generalmente. Los citados autores consideran además que la cifra dada por MORRISON & RAJHATHY (1960 a y b) de 2/3 de cuadrivalentes en los autoploides como base de diagnóstico de estos, no se alcanza en todos los casos, observación que han realizado igualmente otros autores (MÜNTZING & PRAKKEN (1941), JAIN (1960) MOSQUIN (1966), etc.

Oliver J. & Rejon M. & Sañudo A. (1977) analizan, mediante métodos electroforéticos, los niveles tetraploide, pentaploide y hexaploide de Muscari atlanticum, completando así los análisis citogenéticos realizados en estos mismos taxones. Los anteriores autores, analizando todo este conjunto de datos, llegan a la conclusión de que estos tres niveles son autoploides.

El papel evolutivo desempeñado por la alopoliploidía es en cambio ampliamente reconocido en

la evolución de las plantas superiores, siendo mayor su eficacia cuanto más alejadas taxonómicamente esten las especies que se hibridan (STEBBINS, 1971).

En nuestro trabajo sobre estos taxones del Género Orobanche, creemos aportar datos que apoyan la intervención de la poliploidía en la evolución del Género Orobanche, tanto a nivel infraespecífico (O. gracilis $2n=38, 76$, O. latisquama $n=19, 38, 76$, O. rapum genistae ssp. rapumgenistae $n=19, 114$ y probablemente niveles intermedios) como a nivel interespecífico (O. densiflora, O. foetida, O. gracilis, O. latisquama).

Ahora bien, en un trabajo del tipo del que nos ocupa, más que exactas y certeras teorías sobre la naturaleza autoploide o aloploide de un determinado taxon, sólo se pueden aportar algunos hechos de observación que pueden estar a favor de una u otra hipótesis. Por otra parte, hay que considerar que para determinar el tipo de poliploidía que ha intervenido en la evolución de un determinado taxon, no son suficientes las pruebas cariológicas, tal como señala, entre otros, STEBBINS (1971), sino que es necesario completarlas con pruebas bioquímicas sobre todo electroforéticas, morfológi-

cas, etc., teniendo en cuenta la imposibilidad práctica de realizar la síntesis de estos poliploides a partir de sus presuntos progenitores, prueba que sería la más definitiva entre todas.

Además hay que tener también en cuenta los pocos datos bibliográficos existentes al respecto - sobre este Género, y, más concretamente sobre las especies poliploides de esta Sección.

Los taxones reconocidos como tetraploides en la Sección Orobanche son: O. densiflora (DELAY & PETIT 1971), O. variegata (WEBER A. 1976), - O. gracilis (GREILHUBER J. & WEBER A. 1975), especie que, en ciertas poblaciones, presenta a su vez citotipos hexaploides conviviendo con los tetraploides (GREILHUBER J. & WEBER A. 1975).

Estos trabajos son, en gran parte, sólo - recuentos cromosómicos, exceptuando los ya citados en el apartado de aneusomatía sobre O. gracilis, - que, por otra parte, tampoco van encaminados a la observación de este tipo de mecanismo evolutivo.

A los taxones tetraploides citados, y, a su vez, estudiados y confirmados en su naturaleza tetraploide en las poblaciones españolas, con excepción de O. variegata, hay que añadir O. foetida

Poiret y O. latisquama (F.W.Schultz), estudiados en este trabajo por primera vez.

O. foetida Poiret es el taxon más antiguo, entre los tetraploides conocidos hasta el momento, según el árbol genealógico de Beck von Mannagetta (Cuadro nº 3). El estudio de esta especie ha estado muy dificultado por la escasa tinción de sus cromosomas y por la tendencia a la aglutinación, tal como apuntamos en el capítulo de resultados experimentales. Debido a lo anterior, la frecuencia y número de configuraciones multivalentes observadas puede no ser exacta. (Lam. XVIII, Fig. 3). (tabla nº 3).

Este taxon según Beck von Mannagetta -- (1930), es la especie más antigua del grupo Cruentatae, que está estrechamente relacionado con el grupo Arcuatae, cuyo miembro más antiguo es O. rapumgenistae (Cuadro nº 3). Este taxon, como hemos comentado anteriormente, presenta reproducción asexual y citotipos pertenecientes a un elevado nivel de ploidía, originados por procesos de autopoliploidía. Por otra parte, se considera que estos dos grupos se originaron en lugares geográficos semejantes y próximos.

Estas consideraciones podrían indicar un

origen autoploide para esta especie, a pesar de que el número de configuraciones multivalentes observado por nosotros sea inferior a $2/3$, que podría ser debido a las causas expuestas anteriormente y a un estado de diploidización avanzado. Pero, por supuesto, con los datos conocidos hasta el momento no se puede descartar un posible origen alopoliploide.

En general se admite que las formas poliploides presentan un tamaño mayor que las formas diploides de que derivan. En este caso las medidas de estos táxones son, entre otras, las siguientes: 20-28 x 0,5-2 cm para el tallo, corola 20-25 mm para O. rapum genistae, y de 15-60 x 0,4-1 cm y 12-24 mm respectivamente, como medidas para el tallo y corola para O. foetida (Flora Europea 1972), diferencias de tamaño muy claramente observadas por nosotros en las poblaciones estudiadas.

Esta disminución de tamaño podría ser debida a una evolución posterior, aunque hay que tener también en cuenta que el incremento de tamaño en las formas poliploides no es un fenómeno universal, sino que depende también del nivel óptimo de ploidía y de la constitución génica particular.

Por otra parte, el efecto real de la poliploidía es el incremento en el tamaño celular, lo cual no siempre comporta un incremento de la planta

en su totalidad, ni de órganos particulares, ya que el efecto más común de este fenómeno es una reducción en el número de divisiones celulares que tienen lugar durante el desarrollo. Este efecto de incremento de tamaño es, generalmente, encontrado en órganos que tienen un patron de crecimiento determinado, tales como flores y semillas (STEBBINS 1971).

En nuestro análisis de estos dos taxones - tampoco se observa este aumento de tamaño celular, concretamente en los granos de polen (tabla nº 4) tal como postulan numerosos autores (WINKLER 1916, SCHIFFRIS 1942, STEBBINS 1950, 1971, etc.). Ahora - bien, lo anterior podría indicar que el origen de O. foetida no fuera el indicado, pero sin embargo este hecho no es un dato demasiado importante y significativo que pueda excluir esta hipótesis, ya que este incremento del tamaño del polen no es un fenómeno general cuando se trata de especies diferentes, aunque derivadas una de otra por procesos de poliploidía. Este hecho se cumple, y con una generalidad ampliamente mayor, cuando se comparan diversos niveles poliploides de una misma especie, tendencia general cumplida también por los taxones que nos ocupan (tabla nº 4).

Con respecto a O. gracilis, GREILHUBER & WEBER (1975) consideran que el nivel hexaploide de

este taxon tiene origen autopoliplóide, mientras que con respecto al nivel tetraploide no emiten ninguna hipótesis sobre su origen por considerar que los datos conocidos hasta el momento son insuficientes.

En nuestro estudio de poblaciones españolas de este mismo taxon, observamos en los individuos eutetraploides, como datos más sobresalientes en relación con el proceso que nos ocupa, la presencia de 2 ó 4 bivalentes asociados al nucléolo, y algunas parejas de bivalentes con asociaciones secundarias en metafase I.

En los citotipos de mayor ploidía de esta especie, las configuraciones multivalentes y la presencia de univalentes en metafase I no nos ha permitido hacer un recuento exacto del número de bivalentes presentes. Sin embargo, estimamos que pertenecen al nivel hexaploide ($n=50-60$). Basándonos en las anomalías descritas (tabla nº 3), en la disminución de la fertilidad con respecto al nivel tetraploide observadas en los análisis de los granos de polen, apoyamos, de acuerdo con el anterior autor, un origen autoploide para este nivel.

Con respecto al nivel tetraploide, su origen indicado por Beck von Mannagetta, es a partir de taxones que presentan ya $n=38$ (Cuadro nº 3), -

concretamente a partir de O. foetida pasando por - O. variegata, taxones ambos, como hemos dicho, te traploides. Por tanto, en su evolución han debido - intervenir otro tipo de procesos a partir de antecesores comunes con ellas.

Ahora bien, no podemos determinar con exactitud que tipo de procesos han intervenido en la evolución de este taxon, puesto que no se conoce su cariotipo, pero, sin embargo, en el estudio de la meiosis de esta especie existen indicios de reordenaciones estructurales.

GREILHUBER, J & WEBER (1975) consideran que el complemento cromosómico de esta especie no se presta a un análisis morfológico exacto. Sus cromosomas son pequeños, y, a menudo, no muestran - considerables diferencias en longitud, aunque están presentes todos los grados, desde metacéntricos a acrocéntricos. Los puentes de cromatina, abundantes en anafase I, que pueden ser un índice de reordenaciones estructurales y una evidencia de la frecuente producción de fragmentos céntricos, podrían también explicar el origen de los cromosomas más pequeños presentes en el complemento cromosómico - (GREILHUBER J. & WEBER A. (1975).

En O. densiflora Salzm. ex Reuter, los data

tos de su comportamiento meiótico con formación de asociaciones secundarias entre bivalentes, pero, en general, bastante regular, apoyan un origen aloploide.

Beck von Mannagetta (1930), (Cuadro nº2) sitúa a esta especie dentro del grupo *Minores*, y con los mismos antecesores. Esta especie ha sido posteriormente separada de este grupo, conservado sin embargo como tal grupo en su casi totalidad (Flora Europea 1972).

El citado grupo, está formado por una serie de especies con caracteres comunes y de difícil taxonomía. Todos los taxones que la integran presentan $n=19$, según los datos conocidos hasta el momento.

Así pues, es posible admitir que la hibridación entre ellos, fenómeno apoyado por la difícil taxonomía del grupo, haya intervenido en el origen de *O. densiflora*. Este origen vendría también apoyado por la existencia, como únicas anomalías meióticas, de univalentes y retrasados en M-I y A-I respectivamente, que podrían ser debidas a la falta de una homología completa entre algunas parejas cromosómicas.

Analizaremos a continuación el comportamiento de O. latisquama (F. W. Schultz) sinonimia de O. macrolepis G. Beck. (Flora Europea 1972).

En los individuos eutetraploides observamos la presencia de configuraciones multivalentes con una frecuencia mayor que en los restantes taxones tetraploides (tabla nº 3), así como asociaciones secundarias entre diversos bivalentes, 3-4 bivalentes asociados al nucléolo, y retardatarios en ambas anafases. Son frecuentes las células endopoliploides en el tejido esporogénico, lo cual sugiere la existencia de una posible vía evolutiva para este taxon hacia niveles superiores de ploidia por este camino.

En una de las poblaciones estudiadas, observamos un pie de planta que presentaba $n=19$ (Lam. XXXV Fig. 3) en la primera mitosis del núcleo del grano de polen, e igualmente el número de bivalentes presentes en metafase I era claramente inferior a 38, aunque no hemos podido comprobar con exactitud este número gamético.

Observamos también otro pie de planta perteneciente al nivel hexaploide ó cercano a él ($2n=100-114$) (Lam. XXV. Fig. 2). En este caso, tampoco podemos confirmar el número exacto de biva-

lentes en meiosis, pero era claramente superior a 38.

Los análisis del cariotipo de los individuos eutetraploides nos permiten agrupar sus cromosomas en dos grupos, bastante semejantes, de 19 cromosomas cada uno.

La fertilidad presentada por este taxon es relativamente baja, en comparación con la existente en las restantes especies (tabla nº 4).

Por todas estas razones, apoyamos un origen autopoliploide para el taxon tetraploide, e, -- igualmente para el citotipo perteneciente al nivel hexaploide.

Vamos por último, a realizar el análisis de los citotipos poliploides presentes en O. rapum genistae Thuill subsp. rapum genistae.

Este taxon presenta normalmente $n=19$, recuento cromosómico que confirma en las poblaciones españolas los realizados por los anteriores autores en material europeo (HAMBLER 1954, 1958b). Presenta una serie de características morfológicas y fisiológicas especiales. En primer lugar, el número de plantas parasitadas por esta especie es bastante

exiguo en comparación con otros Orobanches. Se ha demostrado la presencia de uno o varios hongos endofitos en semillas, tubos germinativos, y otras partes de la planta. Parecen ser Phycomycetes de la Familia Endogonaceas, aunque su estudio está en curso (CEZARD 1975).

Por otra parte, dependen en mayor proporción que otros Orobanches de la microflora de la rizosfera del huésped. Se puede considerar como una de las especies mejor adaptadas, pero, a la vez, una de las más vulnerables. (CEZARD, 1976).

La parte subterránea de este Orobanche puede persistir durante numerosos años, incluso después de la muerte del hospedador por agotamiento. Cada meristemo dará lugar al crecimiento de un tallo desprovisto de clorofila y cuya base está incluida en el tubérculo común. Se ha comprobado que se pueden desarrollar hasta 11 tallos a partir de la misma masa basal (CEZARD 1976).

Como vemos, esta especie presenta unas características particulares que quizá puedan explicar su comportamiento citogenético, y la existencia de diferentes niveles de ploidía. Debido a

su elevada adaptación y, a su vez, a su gran vulnerabilidad (CEZARD 1976), la evolución por poliploidía puede ser uno de los caminos más factibles para este taxon, ya que los inconvenientes de la meiosis más o menos irregular propia de la poliploidía reciente, pueden ser superados con la ayuda de la reproducción asexual.

Aparte de las características cariológicas ya señaladas, hay que destacar la presencia de individuos de un nivel poliploide muy superior ($n=114$) en una de las poblaciones estudiadas.

En nuestro estudio, la frecuencia de este nivel poliploide es de 8,6%. Ahora bien, es posible que esta frecuencia sea demasiado elevada y que sean necesarios para determinarla con exactitud, nuevos análisis más amplios numérica y geográficamente de esta especie y de esta población en particular.

El origen de este nivel de ploidía parece ser claramente autopoliploide, hecho que viene apoyado por la presencia de las numerosas asociaciones multivalentes, (Lam. XI Fig 3, Lam. XII Fig 1 y 2), numerosos retardatarios en anafase I y anafase II etc. (Tabla nº 2 y 3).

Los números cromosómicos observados en la primera mitosis de núcleo del grano de polen - Lam. XXXII Fig 3, Lam XXXIII Fig 1 y 2), como es lógico esperar dadas las frecuentes anomalías en meiosis, presentan una amplia oscilación entre 100-120 como números cromosómicos. A su vez la fertilidad es baja (tabla nº 4).

Debido a las consideraciones mencionadas sobre la irregularidad de la meiosis y a esta baja fertilidad de los granos de polen, creemos que estos niveles de ploidía sólo son posibles debido a la presencia de reproducción asexual.

Por otra parte consideramos que en esta especie y en esta población en particular es posible que existan otros niveles de ploidía intermedios, aunque no se han detectado todavía.

Los citotipos poliploides de O. rapum-genistae corresponderían a un nivel 12x de ploidía sobre la base de un número básico de $n=19$. Ahora bien, si este número básico, tal como hemos considerado, deriva de taxones con $x=6$ por procesos de poliploidía más aneuploidía, este citotipo co-respondería a un nivel aproximado de 38 x.

Este número cromosómico no es, sin embargo, extremadamente raro en la naturaleza existiendo in

cluso números cromosómicos pertenecientes a más altos niveles de ploidía. Así Ophioglossum (Ophioglossaceae) presenta series poliploides en las que existen tetraploides, hexaploides, octoploides e incluso decaploides como O. reticulatum con $2n=1260$. Se piensa que el número básico original para el Género es de $x=15$. Sobre esta base los taxones considerados como diploides pertenecerían a niveles $16x$ y O. reticulatum a pertenecería a un nivel $84x$ de ploidía (NINAN 1958, LOVE & KAPOOR 1966).

Los Géneros Buddleia (Loganiaceae) y Kalanchoe (Crassulaceae) son ejemplos de Angiospermas que presentan números cromosómicos tan sumamente altos que sólo se puede hacer una estimación sobre el número básico y sobre los niveles de ploidía. El taxon Buddleia incluye especies pertenecientes a los niveles $2x$, $4x$ y $6x$, sobre la base de $x=19$. B. colvillei con un número cromosómico aproximado de $2n=300$ probablemente pertenece al nivel $16x$. Ahora bien, el número $x=19$ en Buddleia y géneros relacionados, posiblemente representa un número básico secundario de origen tetraploide, sobre esta base B. colvillei no pertenece al nivel $16x$, sino al alto nivel $23x$ de ploidía. En el Género Kalanchoe (Crassulaceae) el número básico es de $n=17$. Ciertas especies de este género presentan números cromosómicos aproximados a $2n=500$ con desviaciones

aneuploides, que corresponderían al nivel 30x de ploidía. Si efectivamente $x=17$ es un número básico secundario derivado de un tetraploide, habría que duplicar el nivel poliploide considerado. El nivel de ploidía citado, pertenecería entonces a un nivel poliploide de 60x (DARLINGTON & WYLLIE 1955).

Probablemente, estos elevados niveles de ploidía son parte de líneas antiguas que han conseguido superar gradualmente las diversas dificultades fisiológicas (GRANT 1971).

Con respecto a la distribución geográfica de los poliploides, no se puede considerar que exista una pauta uniforme que pueda aplicarse a todas las especies. KUPFER (1974) considera que, en aquellos casos en que se ha descubierto la existencia de varios números cromosómicos en el área de distribución de una especie, la distribución de las diferentes razas cromosómicas no es, normalmente errática. Es bastante raro, ciertamente, que en una población dada se encuentren individuos con números cromosómicos diferentes. Cuando aparecen son, casi siempre, poliploides ocasionales de una población diploide o bien pertenecientes a una zona de contacto entre las áreas respectivas de dos razas cromosómicas. Según este mismo investigador,

generalmente aparecen poblaciones homogéneas que ocupan un dominio propio, geográfico o ecológico.

En ciertos grupos, la distribución de razas cromosómicas es sumamente compleja. Si en una parte de su área de distribución los tipos diploides y poliploides se excluyen de sus respectivos territorios, en otros sectores pueden coexistir, aunque, en general, estén bastante separados, ya sea verticalmente o por sus preferencias ecológicas (KUPFER, 1974). Muy a menudo, una especie puede ofrecer una ecología bastante amplia cuando no tiene que sufrir la competencia de una raza cromosómica vecina, mientras que, si se da esta competencia con otra raza, las exigencias que presenta son más precisas.

La relación entre la constitución numérica del complemento cromosómico de las especies vegetales, es decir de su nivel de ploidía, con las preferencias y aptitudes ecológicas ha sido corroborado por multitud de autores (LÖVE & LÖVE 1949, STEBBINS 1950, GRANT 1967, etc.).

En otros casos se encuentra una relación entre nivel de ploidía y tipo de suelo, como ocurre en Festuca paniculata, donde la variedad paniculata es un diploide silicícola mientras que la variedad fallax es hexaploide y calcícola (KUPFER 1974). SAÑUDO (1972) en sus trabajos dedicados al estudio cariológico de las Genisteas de la Flora Española, hace

tambien alusión a esta relación.

STEBBINS (1950) considera, por otra parte, que los poliploides están mejor adaptados al frío y a la sequía que los respectivos diploides.

Diversos datos actuales sugieren que los porcentajes más bajos de poliploidía se encuentran en floras de temperaturas cálidas y regiones subtropicales y que estos porcentajes se incrementan al ir hacia zonas más frías, o hacia áreas tropicales.

No obstante en la mayor parte de los casos estudiados por KÜPFER (1974) los mapas de distribución de los niveles poliploides y los mapas climáticos actuales, no coinciden.

Las distribuciones de las razas cromosómicas que no pueden ser explicadas por factores ecológicos actuales quizá puedan explicarse por factores históricos. TISCHLER (1936) demostró la existencia de un gradiente de poliploidía de Norte a Sur de Europa, atribuyendo la mayor proporción de poliploides existente en el Norte a las condiciones climáticas más severas. STEBBINS (1950) sugiere, sin embargo, que esto puede deberse también a una colonización por parte de las formas poliploides de las áreas recientemente liberadas del hielo por

la última glaciación, debido al carácter colonizador que demuestran la mayoría de los niveles poliploides.

La posible relación poliploidía-altitud que se deriva de los trabajos de LÖVE & LÖVE (1969) fué, quizá mejor matizada tras los trabajos de FAVARGER (1957) y sobre todo de KÜPFER (1974).

KÜPFER (1974) en su estudio sobre la Flora de los Alpes y Pirineos encuentra que el papel de la poliploidía en la colonización de las regiones montañosas ha jugado un papel bastante importante.

En nuestro estudio de una de las poblaciones de O. rapum genistae ssp. rapum genistae, concretamente la población en que hemos encontrado citotipos con $n=19$ y citotipos de un elevado nivel poliploide de $n=114$, es una población bastante amplia ya que hemos considerado como una misma población las diversas zonas del Puerto de la Mora (Granada) y sus alrededores. Los individuos poliploides estaban presentes en las zonas más altas, hecho que estaría de acuerdo con la hipótesis de KUPFER (1974). Podrían ser también, de acuerdo con este mismo autor, poliploides ocasionales de la población diploide.

Con respecto a O. gracilis, GREILHUBER & WEBER (1975), consideran que los niveles tetraploide y hexaploide de este taxon conviven juntos en ciertas poblaciones, lo cual estaría en contradicción con la hipótesis de KUPFER (1974) a no ser que estos hexaploides puedan ser considerados como poliploides ocasionales, aunque la frecuencia de este nivel nos parece que es demasiado elevada para incluirlos en esta categoría, aunque, de todas formas es inferior a la presentada por el tetraploide. En nuestro estudio de las poblaciones españolas de esta especie, observamos que los niveles hexaploides, aunque hemos considerado que conviven en la misma población, se encuentran en las regiones más altas de la población considerada. Por ejemplo en la población recogida en el Trevenque (Granada) nuestro muestreo empezó en el llamado "Puente de los siete ojos" hacia alturas bastante superiores de esta región montañosa. Como es sabido el límite entre poblaciones es un criterio complejo, discutido y, además, depende en gran parte de la especie considerada, es pues, por tanto, posible que en esta zona se puedan considerar diferentes poblaciones.

Por último en una de las poblaciones de O. latisquama, concretamente en la que hemos observado la presencia de números cromosómicos de -- n=19, 38, 76, corresponde a una muestra recogida

en una amplia región, concretamente desde una cierta altura del Trevenque (Granada) bajando hasta el río Dilar, zona quizá no demasiado amplia pero sí con diferente altitud. En este caso, debido a la escasa frecuencia de los niveles diploide y hexaploide podrían quizá considerarse como fenómenos ocasionales, de acuerdo con KUPFER (1974), ahora bien, es posible que esta frecuencia sea mayor que la observada por nosotros. Por otra parte, hay que considerar que posiblemente esta población considerada por nosotros como tal, pueda realmente subdividirse en diversas poblaciones.

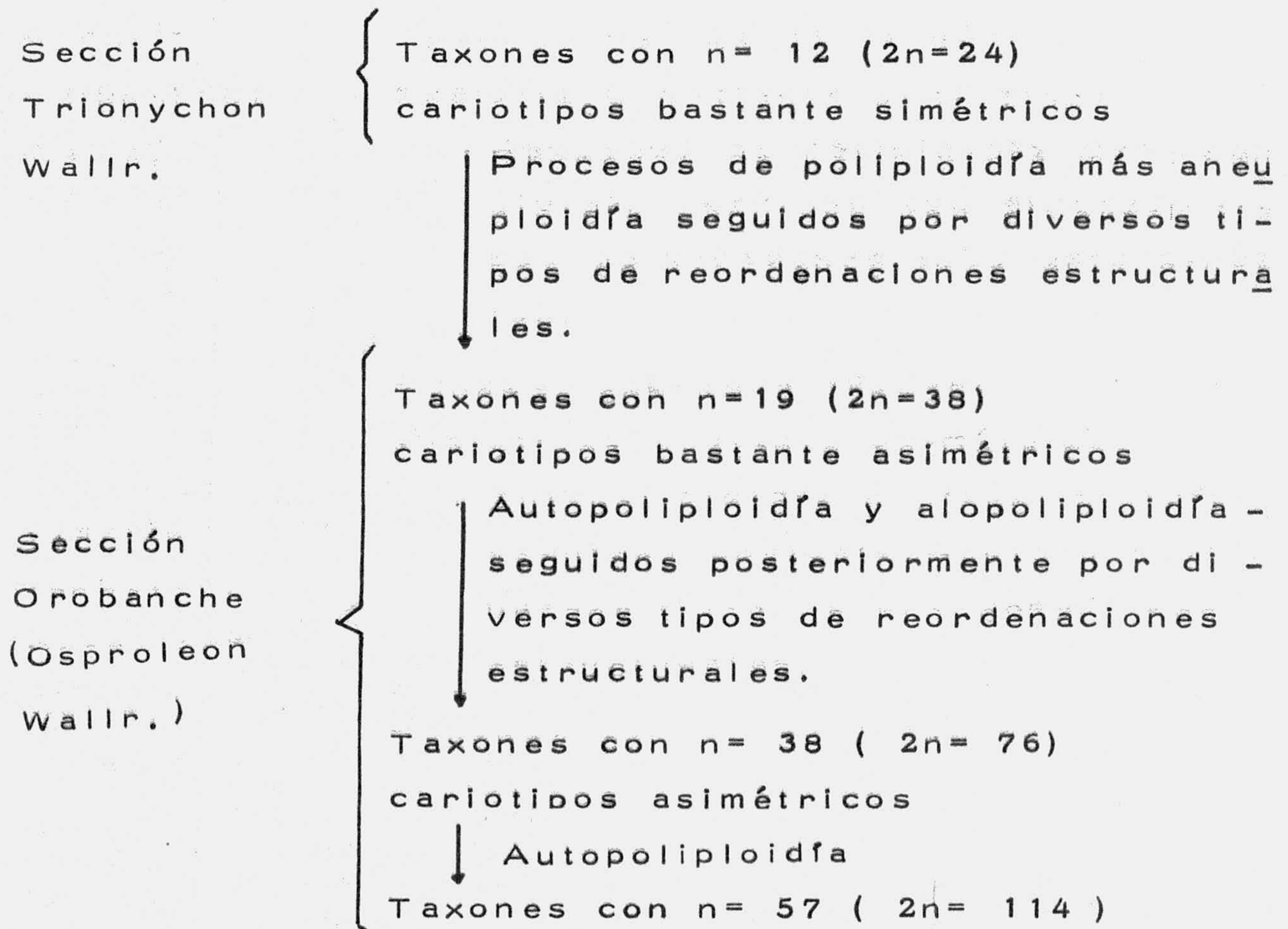
Consideramos, realmente, y de acuerdo con STEBBINS (1950) que al menos con los datos que se tienen en la actualidad, no se puede establecer una regla general en cuanto a la distribución de los poliploides que puedan encontrarse en las distintas especies. Cada especie parece seguir unas reglas más o menos particulares, por lo cual la generalización a la totalidad de las especies se hace imposible.

6. - CONSIDERACIONES SOBRE LA EVOLUCION EN EL GENERO OROBANCHE L.

Con los datos cariológicos conocidos hasta el momento sólo se puede hacer un esbozo sobre la evolución de los diferentes taxones pertenecientes -

al Género Orobanche. Son necesarios nuevos datos cariológicos, especialmente con respecto al estudio del cariotipo en los niveles $2n=24$ (Sección Trionychon) y $2n=38, 76, 114$ (Sección Orobanche), para poder hacer un esquema evolutivo completo y detallado.

Teniendo en cuenta los datos cariológicos conocidos hasta el momento, proponemos el siguiente esquema sobre la evolución del Género Orobanche con respecto a sus Secciones europeas.



Este patrón evolutivo básico, estaría de acuerdo con LEVITZKY (1935) en el sentido de que "hay una tendencia predominante hacia el aumento de la asimetría de los cariotipos de las plantas superiores. Ahora bien, hay que tener en cuenta, de acuerdo con JONES K. (1970) que, aunque la tendencia anterior es seguida por un gran número de especies vegetales, su aplicación puede ser errónea, si se realiza de una manera general e indiscriminada, en la evolución de los diferentes grupos. De hecho se conocen diferentes taxones en que la evolución ha seguido caminos diferentes. Uno de los ejemplos más demostrativos lo constituye la Familia Podocarpaceae. HAIR & BEUZENBERG (1958) consideran que, en esta Familia, el complemento cromosómico más primitivo estaba constituido por 20 cromosomas acrocéntricos o telocéntricos que por sucesivas fusiones, dieron lugar a 10 cromosomas metacéntricos, camino evolutivo que parecen demostrar también otros estudios. Este origen, de taxones simétricos a partir de otros asimétricos, esta en contradicción con las consideraciones de KHOSHOO (1960) según las cuales los complementos con cromosomas acrocéntricos pertenecen a taxones especializados, y, si por otras razones hay que considerarlos como ancestrales, han debido estar a su vez precedidos por taxones con cariotipos simétricos.

Por otra parte, el hecho de aceptar que los poliploides derivan de antecesores diploides no puede considerarse tampoco como una ley universal e infalible. RAVEN & THOMPSON (1964) y DE WET (1968) han estudiado algunos casos en que la evolución ha seguido un camino contrario al normalmente aceptado. Aunque estos casos son poco frecuentes en la naturaleza, es una posibilidad que hay que tener en cuenta al estudiar el origen y camino evolutivo seguido por un determinado taxon, debiendo tambien considerar todos los conocimientos morfológicos, bioquímicos, etc., referentes a cada taxon particular.

Dentro de la Sección Trionychon han debido intervenir diversos tipos de reordenaciones cromosómicas tal como se desprende del análisis de algunos cariotipos estudiados en el presente trabajo. Las mutaciones génicas y cromosómicas han debido, probablemente, jugar un papel importante dentro de esta Sección.

La Sección Orobanche derivaría de la Sección Trionychon a través de procesos de poliploidía más aneuploidía. Ahora bien, creemos que posteriormente han debido intervenir también diversos tipos de reordenaciones estructurales, tales como translocaciones, duplicaciones etc., tal como lo indica la presencia de parejas heteromorfas en ciertos cariotipos y el

incremento general de la asimetría con respecto a los taxones de la Sección Trionychon.

En el Género Orobanche la evolución por poliploidía y aneuploidía, ha intervenido tanto a nivel inter-específico como infraespecífico, aunque en este último nivel la aneuploidía está presente en plantas que a su vez son aneusomáticas.

No es nuestro propósito realizar una revisión sistemática del Género en **este trabajo**, pero debido a que en la discusión sobre la evolución de este Género hemos citado en varias ocasiones el árbol genealógico construido por BECK, -MANNAGETTA(1930) queremos exponer aquí las razones que nos han inducido a ello.

BECK, -MANNAGETTA en sus trabajos de 1890 y sobre todo de 1930 establece por primera vez las diferentes sinonimias y grupos dentro del Género. Las diferentes Secciones presentes en este taxon las deriva de antecesores desconocidos. Realiza igualmente un amplio y básico árbol genealógico referido a casi la totalidad del Género, esquema que nosotros hemos completado con los números cromosómicos conocidos. (Cuadro nº3).

FIORI A.(1969) en su " Nueva flora analítica de Italia" se basa en el autor citado, introduciendo

do como única modificación importante la inclusión del Género *Kopsia* en la Familia *Orobanchaceae*.

En *Flora Europea* (1972), CHATER A.O. & WEBB D.A. citan como única literatura para el Género en su totalidad a G. Beck von Mannagetta (*Pflanzenreich* 96 (IV:261): 1-348(1930)) aunque luego, en algunas especies determinadas consideran diversas floras locales.

HEPPER (1973) analizando la literatura taxonómica sobre la Familia *Orobanchaceae*, considera como la revisión más importante la realizada por -- CHATER & WEBB en *Flora Europea* (vol. 3 1972), citada anteriormente.

En esta revisión HEPPER (1973) cita igualmente los trabajos realizados por G. Beck von Mannagetta, destacando su gran contribución al conocimiento del Género en su totalidad.

Considera, igualmente, que cada tratamiento parcial realizado posteriormente, presenta sus propias correcciones a este importante análisis total, pero que "el trabajo realizado por BECK von MANNAGETTA permanece como un trabajo básico cuyo concepto de las especies de este Género es reconocido aún en su mayor parte". (HEPPER 1973).

WEBER A (1976) en su trabajo sobre O. variegata, considera a este taxon incluido en el grupo - Gruentae, ya definido por G. BECK von MANNAGETTA, aunque, basándose en GILLI (1974) excluye del grupo a O. pubescens, originariamente incluido en dicho grupo.

Por todas estas razones, unido principalmente a que el esquema citado se ajusta a los datos cariológicos conocidos, aunque con algunas excepciones que señalaremos a continuación, lo hemos aceptado como punto de partida en el que los futuros datos cariológicos, morfológicos, bioquímicos, etc., tienen que aclarar definitivamente diferentes puntos. Por otra parte, según creemos es el único árbol genealógico construido según consideraciones morfológicas y de distribución geográfica referido a la totalidad del Género.

G. BECK von MANNAGETTA (1930) considera que las Secciones Aphyllon, Myzorrhiza, Kopsiosis y Trionychon presentan una mayor antigüedad que la Sección Osproleon (Sect. Orobanche). Las tres primeras Secciones, posteriormente refundidas en dos (THIERET 1971), se han originado en América, mientras que las dos restantes presentan taxones asiáticos y europeos. Actualmente, se ha comprobado

que algunos de estos taxones considerados como asiáticos existen también en Europa e igualmente que algunas de las especies pertenecientes a las Secciones europeas del Género están también presentes en América, por ejemplo O. ramosa L. (Sect. Trionychon) y O. minor Sm. (Sect. Orobanche).

G. BECK von MANNAGETTA considera que las diferentes Secciones del Género Orobanche derivan a partir de antecesores desconocidos. El origen de esta Familia ha sido muy discutido por numerosos autores, sin que aún hoy día este claramente establecido.

THIERET (1971) realiza una revisión sobre los diferentes trabajos anteriores en relación con este tema. Considera, que las diferentes hipótesis emitidas se pueden dividir fundamentalmente en tres grupos. Un primer grupo estaría constituido por los autores que hacen derivar esta Familia de las Scrophulariaceas, un segundo grupo por los que la hacen derivar de las Solanaceas o taxones afines. El tercer grupo estaría constituido por los autores que consideran que esta Familia deriva de las Gesneriaceas. Por último, también se ha cuestionado la permanencia de las Orobanchaceas como tal familia.

Entre los autores que consideran que hay

una relación clara entre Orobanchaceas y Scrophulariaceas destacan BOESHORE (1920), LINSBAUER & ZIEGENSPECK (1945) GLISIC (1929), TIAGI B. (1963), NIKITICHEVA (1968) etc.

TIAGI Y.D. (1962) estima que las similitudes entre las Orobanchaceas y ciertas Scrophulariaceas - deben ser consideradas como un ejemplo de evolución paralela, más que un indicio de una relación clara - entre ellas. Los antecesores de las Orobanchaceas - pueden ser la Familia Solanaceas u otros grupos afines.

Por último BAILLON (1888), EICHLER (1875) WARMING (1895), CRETE (1955) etc. consideran que - el origen de la Familia considerada deben ser la Gesneriaceas.

Hay también que destacar que incluso la composición de la Familia Orobanchaceae es diferente y - discutida según los diversos autores (THIERET 1971, CHATER & WEBB 1972, etc.).

Con respecto a las modificaciones sistemáticas del Género, en sus especies europeas realizadas - por CHATER & WEBB (1972) y otros autores, nosotros vamos a destacar sólo las más importantes y sobre todo las relacionadas con el trabajo realizado por nos otros.

Dentro de la Sección Trionychon, G. BECK von MANNAGETTA considera a O. mutelii, O. nana y O. ramosa como especies diferentes, mientras que en estudios posteriores (FIORI 1969, WEBB 1972) se han incluido como subespecies de O. ramosa L. considerando en este taxon las subespecies O. ramosa L. subsp. mutelii (F.W. Schultz) Coutinho, O. ramosa L. subsp. ramosa, O. ramosa L. subsp. nana (Reuter) Coutinho.

Los trabajos citogenéticos anteriores sobre estos taxones (GARDE, 1954, HAMBLER 1958) no especifican subespecie, refiriéndose solamente a O. ramosa. En nuestro análisis de estos tres taxones hemos observado un número cromosómico similar ($n=12$) e igualmente un comportamiento citogenético muy semejante, observaciones que quizá apoyan más bien su posición como subespecie de una sola especie. Ahora bien, hay que tener en cuenta que también existen especies consideradas como diferentes con estas mismas características.

Dentro del árbol genealógico citado se hace derivar la Sección Osproleon a partir de la Sección Tryonychon. Este hecho ha sido muy discutido ya que las primeras determinaciones sobre el número cromosómico de O. aegyptiaca Pers., especie que enlazaría según este esquema ambas Secciones, fueron de $2n=38$ (STRIVASTAVA 1939), ahora bien, posteriormente -

ZHUKOV (1969) considera que el número cromosómico para este taxon es de $2n=24$, dato que por diversas razones nos parece más fiable y acorde con los restantes números cromosómicos de la Sección.

En la Sección Orobanche con los datos conocidos hasta el momento no es posible determinar con exactitud la posición de O. major L., posición no establecida tampoco claramente en el esquema citada, por otra parte, CHATER & WEBB (1973) no consideran como tal especie a O. major L., sino que la incluyen en otras diferentes especies.

En el grupo Cruentae los datos cariológicos conocidos apoyan la exclusión de O. pubescens, ya que se trata de un taxon con $n=19$, mientras que los restantes miembros más antiguos que esta especie, con excepción de O. crinita (sin. O. sanguinea VIV.) cuyo número se desconoce, presentan $n=38$. Este hecho, es decir la existencia de un diploide derivado de antecesores poliploides, aunque extraño en la naturaleza, podría suceder, tal como señalan RAVEN & THOMPSON (1964) y DEWET (1968). Sin embargo existen también otras razones de tipo morfológico que han llevado a GILLI (1974) a excluir este taxon del grupo Cruentae.

CHATER & WEBB (1972) de los diversos grupos establecidos por Beck von Mannagetta sólo consi-

deran como tal grupo el llamado "Menores". De este grupo excluyen a O. densiflora Salzm. ex Reuter, - originariamente incluido en este

Teniendo en cuenta los datos citogenéticos, esta exclusión, es en parte lógica ya que las restantes especies del grupo presentan un número cromosómico de $n=19$, mientras que O. densiflora presenta $n=38$. Ahora bien, lo anterior no excluye un parentesco más o menos lejano con este grupo, ya que, como antes indicamos, O. densiflora según su comportamiento citogenético parece tener un origen alopoliploide derivado de la hibridación y posterior duplicación entre algunos de estos taxones tal como en principio sugiere su comportamiento meiótico.

Otros autores como FIORI (1969) siguen considerando todos los grupos establecidos por G. Beck von MANNAGETTA dentro de la Sección Osproleon.

Por otra parte no todas las especies reconocidas hoy día como tales están incluidas en este árbol genealógico. Entre ellas hay que destacar, ya que son las únicas de las que se conoce, al menos, su número cromosómico a O. maritima Pugsi, O. elatior Sutton, O. hederæ Duby, O. salviae (F.W.Schultz & Kock. cuyo número cromosómico es de $2n=38$, pertenecientes todas ellas a la Sección Osproleon.

RESUMEN Y CONCLUSIONES

1º. - Se ha realizado el análisis meiótico de 20 especies y subespecies, algunas de ellas con diversos citotipos, pertenecientes a los Géneros Orobanche L. y Cistanche Hoffmanns. & Link. de la Familia Orobanchaceae, procedentes de un total de 37 poblaciones españolas. En estos mismos taxones se ha determinado la fertilidad y tamaño de los granos de polen.

2º. - Este análisis nos ha permitido determinar por primera vez los números cromosómicos de los siguientes taxones del Género Orobanche L.:

- O. ramosa L. ssp. ramosa . n=12

- O. ramosa L. ssp. nana (Reuter) Cout. n=12

- O. ramosa L. ssp. mutelii (F. W. Schultz.) Cout. n=12

- O. rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae. n=19

- O. rapum genistae Thuill. ssp. benthamii (Timb. - Lagr.) n=19.

- O. latisquama (F. W. Schultz.) n=38

- O. foetida Poiret. n=38

3º. - A su vez, este mismo análisis nos ha permitido además, corroborar en taxones españoles, los siguientes recuentos cromosómicos realizados por otros autores:

- O. purpurea Jacq. n=12

- O. cernua Loefl. n=19
- O. minor Sm. n=19
- O. loricata Reichnb. n=19.
- O. hederæ Duby . n=19
- O. amethystea Thuill. ssp. amethystea. n=19
- O. caryophyllacea Sm. n=19
- O. elatior Sutton . n=19
- O. densiflora Salzm. ex Reuter. n=38
- O. gracilis Sm. n=38

Corroboramos igualmente, los números cromosómicos dados por otros autores y estudiados en plantas españolas, de los taxones O. crenata Forskål con n=19, Cistanche phelypæa L. P. Cout. ssp. lutea (Desf.) Fdez. Casas & Lainz. y C. violacea (Desf.) Beck. - Mannagetta, ambos con n=20.

3º. - Los estudios mitóticos realizados han permitido la elaboración de los primeros cariotipos hechos en estos Géneros. Se han realizado los cariotipos de los siguientes taxones:

- Género Orobanche L.
- O. ramosa L. ssp. ramosa.
- O. ramosa L. ssp. nana (Reuter) Cout.
- O. ramosa L. ssp. mutellii (F. W. Schultz.) Cout.
- O. purpurea Jacq.
- O. cernua Loefl.
- O. rapum genistæ Thuill. ssp. rapum genistæ.
- O. minor Sm.
- O. latisquama (F. W. Schultz.)

-Género Cistanche Hoffmanns. & Link.

-C. phelypaea L. P. Cout. ssp. lutea (Desf.) Fdez. Casas & Lainz.

-C. violacea (Desf.) Beck. - Mannagetta.

4º. -El estudio comparativo de los cariotipos y la determinación del grado de asimetría de cada cariotipo en particular, referido a las diferentes categorías según el grado de asimetría elaboradas por STEBBINS (1971), nos permite clasificar los cariotipos estudiados en el Género Orobanche en las clases 3A, 2B, 3B, y 2C. Con respecto al Género Cistanche, el mismo sistema de clasificación, nos permite incluir los cariotipos estudiados en la clase 2B de asimetría.

5º. -Este mismo análisis, nos permite afirmar que el Género Orobanche cumple la norma general de las plantas superiores que consiste en una tendencia evolutiva hacia niveles de asimetría superiores. En este Género el aumento en el número cromosómico va acompañado de un incremento de la asimetría de los cariotipos.

6º. -Consideramos que los números cromosómicos $n=12$ y $n=19$ presentes en las actuales Secciones Trionychon y Orobanche han debido tener un origen tetraploide e hiperhexaploide respectivamente a partir de taxones ancestrales con $x=6$ como número cromosómico.

7º. -Consideramos que el proceso de aneusomatía está presente en ciertas poblaciones españolas de Orobanche gracilis Sm., al igual que ocurre en algunas poblaciones europeas de este mismo taxon.

8º. -Se estudia por primera vez la existencia de procesos de aneusomatía en Orobanche latisquama(F. W. Schultz)

9º. -El análisis del tamaño de los granos de polen nos permite confirmar que el Género Orobanche L. sigue la relación general existente entre nivel de ploidía y tamaño celular, concretamente tamaño del polen, estudiada por numerosos autores. Esta relación se cumple cuando la comparación se realiza entre citotipos de diferente nivel de ploidía de una misma especie. Este mismo análisis nos ha permitido comprobar que en general, las diferentes especies del Género difieren significativamente - con respecto al tamaño de los granos de polen.

10º. -Consideramos que en el taxon tetraploide O. foetida Poiret, los datos obtenidos en el presente trabajo apuntan hacia un origen autoploide. A partir de este taxon derivarían las especies, también tetraploides, O. variegata Wallr. y O. gracilis Sm. por diversos procesos de reordenación cromosómica.

11º. -Atribuimos igualmente un origen autoploide a Orobanche latisquama (F.W.Schultz.) basándonos en los datos meióticos, mitóticos y de fertilidad del polen hallados en este trabajo.

12º. -Se confirma la presencia de poliploidía infraespecífica en las poblaciones españolas de Orobanche gracilis Sm., al igual que en las poblaciones europeas de este mismo taxon.

13º. -Se analiza por primera vez la presencia de poliploidía infraespecífica en Orobanche latisquama (F.W.Schultz).

14º. -Consideramos que los resultados obtenidos en nuestro análisis son suficientemente indicativos de la naturaleza autoploide de los niveles hexaploides de O. gracilis Sm. y O. latisquama (F.W.Schultz.).

15º. -Se analiza el mayor nivel de ploidía conocido hasta el momento en el Género Orobanche, presente concretamente en Orobanche rapum genistae Thuill. ssp. rapum genistae que presenta citotipos pertenecientes al nivel dodecaploide ($n=112$, recuento realizado en la primera mitosis del núcleo del grano de polen). Consideramos, por las mismas razones citadas en puntos anteriores, que este alto nivel poliploide tiene naturaleza autoploide.

16º. -Como puede observarse por los puntos anteriores, el proceso quizá más significativo en la evolución del Género Orobanche ha sido la poliploidía. Ahora bien,

el análisis cariológico de los niveles $n=12$, $n=19$ y $n=38$ nos proporciona datos suficientes para considerar que dentro de cada nivel han intervenido diversos tipos de reordenaciones estructurales tales como translocaciones, duplicaciones etc. que unidas a la diferenciación génica, han motivado la diversificación de las diferentes especies, a la vez que han originado un incremento de la asimetría de cada uno de los niveles cromosómicos presentes en el Género. Consideramos igualmente que además de los procesos citados, la evolución por poliploidía y aneuploidía ha intervenido en el Género Orobanche tanto a nivel interespecífico como infraespecífico, aunque en este último nivel la aneuploidía está presente en plantas que a su vez son aneusomáticas.

BIBLIOGRAFIA

AHUJA, M. R.

Chromosome numbers of some plants.
Ind. - Journ. Genet. & Plant. Breed.,
15:142-143. (1955).

BARLOY, J.

Identification des anthocyanes d'Oro-
banche minor Sutt. Ann. Physiol. vég
5 (2) 141-149. (1963).

BATTA GLIA E.

Chromosome morphology and terminology.
Cariologia. VIII. (1):179-187. (1955).

BJÖRKQUIST, I. & BOTHMER & NILSON & NORDENS-
TAM B.

Chromosome numbers in Iberian angios-
perms. Bot. Notiser. 122: 271-283 (1968).

BLANCHARD M.

Contribution à l'étude de la biologie de
l'Orobanche et à sa destruction. Ann. de
L'Inst. Agric. et des ser. de recher. et
d'experim. agric. de L'Algerie. Tomo VI.
Fsc. 9. (1952).

BLAKESLEE & AVERY

Methods of inducing chromosome doubling in plants by treatment with colchicine. Science 86: 408(1937).

BOESHORE I.

The morphological continuity of the Scrophulariaceae and Orobanchaceae. Contr. Bot. Lab. Univ. 5:139-177(1920).

BRIESLAVETZ L. P.

Influence of polyploidy upon the development of features. Usp. Soc. Biol. 22:373-386. (1946).

BROWN A. & GREENWOOD A. D. & JHONSON A. W. & LONG A. G.

The stimulant involved in the germination of *Orobanche minor* Sm. I Assay technique and bulk preparation of the stimulant. Biochem. J. 48.:559-564(1951).

BROWN R. & GREENWOOD A. D. & JHONSON A. W. & TYLER G. Y.

The stimulant involved in the germination of *O. minor*. II chromatographic purification of crude concentrates. Biochem. J. 48:564-568(1951).

CAMPION - BOURGET , F.

Observations caryologiques sur quelques especes du genre *Rhinanthus* L.
C-R. Acad. Sci. Paris. 264 : 2100-
-2102. (1967).

CARTER , K. M.

A contribution to the cytology of the ovule of *Orobanche minor*. - Journ. Roy. Micr. Soc. 48, III. 389-403(1928)

CAVE , M. S .

Index to plant chromosome numbers.
University of North Carolina Press.
11/8 : 253-374. (1963).

CEZARD , R .

Germination in-vitro de quelques Orobanchacées en présence des racines de différentes plantes. Bull. de l'Ecol. Nat. Sup. Agron. de Nancy Tome VII F. I. 64-69. (1965a).

CEZARD , R .

Orobanchacées 1^o Culture expérimentale. Bull. Soc. Lorraine des Sciences. Tome V. n^o IV. 279-285. (1965b).

CEZARD , R .

Orobanchacées germinations observées in-vitro en présence de substances naturelles 1° présence d'agents stimulants dans les liquides de culture de *Centaurea scabiosa* L. (1965c).

CEZARD , R .

Présence de mycorrhizes endotrophes chez les Orobanchacées. Bull. de l'Ecol. Nat. Sup. Agron de Nancy. Tomo XI. fasc. I-II. (1969).

CEZARD , R .

Quelques remarques concernant la phytosociologie, l'écologie, et la biologie de plusieurs espèces appartenant au genre *Orobanche*. Coloma. IV Colloque international sur l'écologie et la Biologie des mauvaises herbes. Marseille. (1973a).

CEZARD , R .

Orobanchacées: II Levee de la dormance de graines D'Orobanches par suppression d'une inhibition. Bull. Soc. Lorraine des Sciences Tomo. XII n° 2. 97-120. (1973b).

CEZARD , R .

Orobanchacées: III Germination de graines D'Orobanches en présence de différentes substances. Bull. Soc. Lorraine des Sciences Tomo, XII n° 2, 121-139. (1973c).

CEZARD , R .

Orobanchacées: IV La Germination D'Orobanche Rapum-Genistae Thuill. Bull. Soc. Lorraine des Sciences. Tomo, XII. n° 4, 296-288. (1973d).

CEZARD , R .

Orobanchacées: V. Le jeune tubercule D'Orobanche Rapum-Genistae Thuill. son interet lors de l'etude de la biologie des Orobanches. Bull. Soc. Lorraine des Sciences Tomo, 13 n° 4. 285-307. (1974).

CEZARD , R .

Orobanchacées: VI Germination et premiers stades de croissance d'Orobanche picridis Schultz. Bull. Soc. Lorraine des Sciences. Tomo, XV n° 2. 45-69. (1976).

LA COUR , L . F .

Stain techn. - 16: 169. (1941).

CUBERO , J . I .

Resistance to *Orobanche crenata*,
Forsk. in *Vicia faba* L. Proc. Eur. Weed.
Res. Symp. Parasitic. Weeds. 205-215.
(1973).

CUBERO , J . I .

Influencia de la homocigosis y hetero-
cigosis en la fertilidad de *Vicia faba* L.
Anales del I. N. I. A. (Ser. Prod. Veg.
1 : 11-73). (1971).

DARLINGTON , C . D . & LA COUR , L . F .

Nucleic Acid. starvation of chromosomes
in trillium. Journ. of Genetics. vol.
XI, nº1 , and 2º : 186-213. (1940).

DARLINGTON , C . D . & E . K . JANAKI AMMAL .

Chromosome atlas of cultivated plants.
George Allen and Unwin Ltd. London.
(1945).

DARLINGTON , C . D . & WYLIE , A . P .

Chromosome atlas of flowering plants.
George Allen and Ltd. London. (1955).

DARLINGTON, C. D.

Chromosome Botany and the origin of cultivated Plants. 2^o Ed. George Allen and Unwin Ltd. London. (1964).

DARLINGTON, C. D.

Cytology. J. & A. Churchill Ltd. London. (1965).

DELAY, C.

Nombres chromosomiques chez les Phanerogames. Rev. Cytol. Biol. Veget. 12 : 1-368. (1950-51).

DELAY, J. & PETIT, D.

Littoral Atlantique du Maroc. Inf. Ann. Caryosyst. et Cytogenet. 5 : 1-16. (1971).

DERMEN, H.

Deteccion of polyploidy by grane size Investigation with peaches and apricots. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 35 : 96-103. (1937).

DONINI, B.

Le germinazione dei semi di Orobanche ramosa L. indipendentemente della presenza dell'ospiti (Agr. Itat. 56, 6 p. 219-222.) (1956).

DU PRAW, E.S.

DNA and chromosomes., Holt, Rinhehart and Winston. (1970).

EDWARDS, W.G.H.

Orobanche and other plant parasite factors., Phytochemical Ecology Ch. 14: 235-248. (1972).

ESSAD, S., ARNOUX, J. & NICOLE MAIA.

Controle de validite des caryogrammes. Application au caryotype de Lolium perenne L. Chromosoma. 20 : 202-220. (1966).

FAVARGER, C. & KUPFER, Ph.

Contribution a la citotaxonomie de la flore alpine des Pyrenées. Collet. Bot. 7 : 325-352. (1968).

FEDEROV, P. A. (ed).

Chromosome numbers of flowering plants. Leningrad. (1969).

FERNANDES, A.

Contribution a la connaissance cytotoxonomique des spermatophyta du Portugal I. (Gramineae). Bol. da Sociedade Broteriana. Vol. XLIII 2ª serie(1969)

FERNANDES, A. & M^ª DE FATIMA SANTOS.

Contribution a la connoissance cytotoxonomique des Spermatophyta du Portugal. IV. Leguminosae. Bull. da Soc. Brot. Vol. XLV. 2ª Serie. 177-225. (1971).

FERNANDES, A. & QUEIROS, M.

Contribution a la connaissance cytotoxonomique des Spermatophyta du Portugal. II (Compositae). Bol. Soc. Brot. Vol. XLV. 2ª Serie. (1971).

FERNANDES, A. & LEITAO, M^ª T.

Contribution a la connaissance cytotoxonomique des Spermatophyta du Portugal. V. (Boraginaceae). Bol. Soc. Brot., Vol. XLVI. 2ª Serie. (1972).

FERNANDES, A. & QUEIROS, M^a T.

Contribuição a la connaissance cytota-
xonomique des Spermatophyta. (Umbe-
lliferae). Bol. Soc. Brot. Vol. XXXV-
III. (1972).

FERNANDES, A.

Contribution a la connaissance cytota-
xonomique des Spermatophyta du Portu-
gal. (Plantaginaceae). Bol. Soc. Brot.
Vol. XLVI. 2^a Serie. (1972).

FERNANDES, A. & J. BARROS NEVES.

Contribuição a la connaissance cytota-
xonomique des Spermatophyta du Portu-
gal. VIII. (Liliaceae). Bol. Soc. Brot.,
Vol. XLVII. 2^a Serie. (1972).

FERNANDEZ MORALES, M^a J.

Estudio cariológico en especies españo-
las de Centaurea. tesis doctoral, Fac,
de Ciencias. Univ. Granada. (1974).

FERNANDEZ CASAS, J. & LAINZ, M.

Sobre *Cistanche phelypaea* (L.) P. Cout.
An. da Soc. Brot. XXXIX. Dezembro.
129-130. (1973).

FERNANDEZ CASAS, J. & RUIZ REJON, M.

Estudios cariológicos sobre la flora española Bol. da Soc. Brot. Vol. XLVIII. 2ª Serie. Novembro 99-109. (1974).

FLORA EUROPEA.

Vol. 3- Cambridge University Press. (1972).

FLORES REDONDO, V. & CUBERO SALMERON, J.

La mejora de habas de verdeo. Anales, Vol. XVIII. nº 3 del Inst. Nat. de Invest. Agron. 311-355(1969)

GADELLA, T. W. J. , E. KLIPPAUIS. & E. A. MENNEGA.

Chromosome numbers of some flowering plants of Spain and S. France. Acta Bot. Neerland. 15: 484-489. (1966).

GARDE, A.

Nota cariológica sobre tres Orobanchaceas portuguesas. Genética Ibérica 3: 133-142. (1951).

GILLI A.

Bemerkenswerte Orobanche-Funde aus Niederösterreich. Verh. Zool. -Bot. Ges. Wien 110/111. 5-6 (1970-71).

GILLI A.

Orobancheceae. Hegi G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa 2Aufl. Bd. VI/1 Lfg. 6-8(1974).

GILLES A. & RANDOLPH L.F.

Reduction of quadrivalent frequency in autotetraploid during a period of 10 years. Ann. J. Botany 38. 12-17(1951).

GREILHUBER J.

Chromosomenzahlen von Verbascum austriacum V. lanatum und einigen Rhinanthoiden(Scrophulariaceae)Mitt. Bot. Linz. 3: 31-35(1971).

GREILHUBER J.

Why plant chromosomes do not show G-bands. Theor. Appl. Genet. 50:121-124(1977).

GREILHUBER J. & WEBER A.

Die Chromosomenzahl von Orobancha caesiaRchb. Mitt. Bot. Linz. 3/1 , 37-38 (1975).

GREILHUBER J. & WEBER A.

Aneusomaty in *Orobanche gracilis* Sm.
Plant. Syst. Eval. 124:67-77(1975)

GROUCHY, J.

L'evolution des chromosomes. La Recherche, n° 44. (1974).

HAMBLER, D. J.

Chromosome numbers in some members of the family Orobanchaceae. J. Linn. Soc. Bot. 55, 772-777(1958).

HAMBLER, D. J.

Cytology of the Scrophulariaceae and Orobanchaceae. Nature. Lond. 174-838. (1954).

HAMBLER, D. J.

Further chromosome counts in Orobanchaceae. Nature, Lond. 177:438-439. (1956).

HECKARD L. R. & CHUANG T. I.

Chromosome numbers and polyploidy in *Orobanche* (Orobanchaceae). Brittonia 27 (2):179-186(1975).

HEPPER, F. N.

Problems in naming Orobanche and-
Striga. Proc. Eur. Weed. Res. Coun. -
Symp. Parasitic Weeds. (1973).

HEREDITY, J.

Methods of inducing chromosome dou-
bling in plants by threatment with col-
chicine. Science 12:393-411. (1937).

JENSEN H. W.

The normal and parthenogenetic forms
of Orobanche uniflora L. Cellule 54. :
135-141(1951).

JONES K.

Chromosome changes in plant evolution.
Taxon 19 :172-178(1970).

KATHLEEN, M. & CARTER, M. Sc.

A contribution to the cytology of the
ovule of Orobanche minor. Journ. Roy.
Micr. Soc. 48, III. 389-402. (1928).

KOSFF, D.

Polyploidy and its role in evolution
and plant breeding. Centc. Agric. Res.
Inst. Sofia Bulgaria. 3-85. (1941).

KÜPFER, Ph.

Nouvelles prospections dans la flore orophila des Pyrénées et de la Sierra Nevada. Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat. 91:87-104. (1968).

KÜPFER, Ph.

Cytotaxonomie et cytogeographie des quelques groupes d'orophytes du bassin occidental de la Méditerranée et des Alpes. C.R. Acad. Sc. Paris. t. 275. (ser.D.):1753-1755. (1972).

LESINS, K.

Procedures to facilitate counts in difficult plant material. Stain techn. 29: 261-264. (1954).

LEVAN, A. , FREDGA, K. & SANDBERS, A. A.

Nomenclature for centromeric position on chromosome. Hereditas, 52:201-220. (1964).

LEVEQUE, M. & GORENFLOT, R.

Prospections caryologiques dans la flore littorale du Boullonnais. Bull.Soc. Bot. Nord France 22:27-58. (1969).

LEWIS, W. H.

Aneusomaty in aneuploid populations of *Claytonia virginica*. *Am. J. Bot.* 49: 918-928. (1962).

LEWITSKY, G. A.

The morphology of the chromosomes. *Bull. Appl. Bot. Genet. Plant. Breeding.* 27. (1931).

LÖVE, A.

The evolutionary framework of the biological Species concept. *Proc. XI. Int. Congr. Genet.* 2:410-415. (1963).

LÖVE, A.

The plants of the queen Charlotte Islands. *Taxon* 18 (2):225-229. (1969a)

LÖVE, A.

American vegetation. *Taxon* 18(2):233-234. (1969b).

LÖVE, A.

Hummingbird pollination. *Taxon* 18(2): 234-235. (1969c).

LÖVE, A.

Chromosome cytology. *Taxon*. 18 (2):
235-236. (1969d).

LÖVE, A.

Plant Science Ecology. Vol. 51 n^o4.
(1970a).

LÖVE, A.

Arctic Packice Ecology. Vol. 51 n^o2.
(1970b).

LÖVE, A. & KAPOOR.

A chromosome Atlas of the collective
Genus *Rumex*. *Cytologia* Vol. 32. n^o3,4,
328-342. (1968).

LÖVE, D.

high
Papaver at altitudes in the rocky moun-
tains. *Brittonia*. Vol. 21, n^o 1 Janua-
ry-March. 1-10. (1969).

LÖVE, D.

Subarctic and subalpine : where and
what? *Arctic and Alpine Research*. Vol.
2, n^o 1. 63-73. (1970).

LÖVE, A. & LÖVE, D.

Chromosome numbers of Northern plant species. Iceland University Inst. Appl. Sci. Dp. Agr. Rept. 3:1-131. (1948).

LÖVE, A. & LÖVE, D.

The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. Portugaliae. Acta Biol. Ser. A : 273-352. (1949).

LÖVE, A. & LÖVE, D.

Chromosome numbers of central and Northwest European plant species Op. Bot., 5:223. (1661).

LÖVE, A. & LÖVE, D.

Polyploidy and altitude : Mt. Washington. Biologisches zentralblatt, Band 86 (supl.). (1967).

LÖVE, A. & LÖVE, D.

Remarks on the cytotoxicology of mediterranean plants. V Simposio de Flora Europea (20-30 de Mayo de 1967) trabajos y comunicaciones : 285-291. Sevilla. (1969).

MARTINOLI, G.

Avena magna : New Oat Species. Science. Vol. 163:594-595. (1969).

MEHRA, P. N. & VASUDEVAN, K. N.

IOPB chromosome numbers reports XXX-VI. Taxon, 21:333-346. (1972).

MORENO MARQUEZ, V.

Apuntes biológicos sobre el " jopo " de las habas (*Orobanche crenata* Forsk.) Bol. de Patol. Veg. y Ent. Agr. Vol. XIII, 301-320. (1944).

MORENO MARQUEZ, V.

Observaciones sobre la diseminación del Jopo (*Orobanche crenata* Forsk.) Bol. de Patol. Veg. y Ent. Agr. 14:79-94. (1945).

MORENO MARQUEZ, V.

El jopo (*Orobanche crenata* Forsk) y las siembras tardías de habas. Bol. de Patol. Veg. y Ent. Agr. 15:97-108. (1947a).

MORENO MARQUEZ, V.

La presión osmótica de los jugos vegetales, posible índice de la resistencia a los ataques del jopo (*Orobanche crenata* Forsk). Bol. de Pat. Veg. Ent. Agr. Vol. XV. (1947b).

NIESCHALK, A. & NIESCHALK, Ch.

Orobanche libanotidis Ruprecht (= *O. bartlingii* Grisebach). Hess. fl. Br. 17:35-42. (1968).

OLIVER, R. L. & LUIKART, T. J.

Multiple genotypes in individuals of *claytonia virginica* Science. 172:564-565. (1971).

PALMGREN, O.

Chromosome numbers in Angiospermous plants. Bot. not. (1943).

PONCE DE LEON J. L. & ROYO A. & CUBERO J. I.

El jopo de las habas (*Orobanche crenata* Forsk.): Estructura y biología de las poblaciones del parasito. Ann. INIA. / Ser. Prot. veg. / N° 4: 213-237 (1974).

PRETEL MARTINEZ A.

Estudios cariológicos en especies españolas del Género *Astragalus* L. Tesis doctoral. Fac. de Ciencias. Univ. Granada (1974).

PRIVAT G.

Recherches sur les phanérogames parasites. Ann. des Sc. Nat. Bot. 12^a serie-723-871 (1960).

RUIZ REJON M.

Estudios citogenéticos de especies españolas del orden Liliales. Tesis doctoral. Univ. de Granada. 1974.

SAÑUDO, A.

Estudios citogenéticos en el Género *Solanum*. Series *Cardiophilla* y *Pinnatisecta*. II poliploides artificiales y anfidi-ploides. An. I. N. I. A (1963).

SAÑUDO, A.

IV Estudios citogeneticos en el Género *Solanum*. An. Inst. Nat. Inv. Agr. Vol. XIX. 228-235. (1970).



SAÑUDO, A.

Variabilidad cromosómica de las Genisteas de la Flora española en relación con su ecología. I Número y comportamiento de los cromosomas durante la meiosis A. Secciones Erinacoides Spach, Scorpioides (L) Dc. y Asterospartum Spach del Gen. Genista. Cuad. C. Biol. nº 1. 1-21. (1971).

SAÑUDO, A.

Idem. B. Secciones Genista L., Spartioides Spach, Phillospartum Wilk. & Volgiera (B. Garther, B. Meyer & Scherb) Spach del gen. Genista. Cuad. C. Biol. 2. Universidad de Granada : 44-51. (1972).

SAÑUDO, A.

Idem. Nota previa sobre los Géneros Cytisus L. y Adenocarpus Dc. Cuad. C. Biol. nº 3 Univ. de Granada. (1973a).

SAÑUDO, A.

Idem. Sección Cephalospartum del Gen. Genista L. y Géneros Lygos Adanson, Spartum L., Teline Medicus, Calycotome Link y Argyrolobium Ecklin & Zenhyer. Cuad. C. Biol. 2(2):117-120. (1973b).

SAÑUDO, A.

Idem. D. Géneros Chronanthus (DC) Koch., Adenocarpus DC y Erinacea Adanson. Lagascalia. 3(2) : 205-210. (1973c).

SAÑUDO, A.

Idem. F. Géneros Chamaespartium Adanson y Echinospartum (Spach). Rothm. Anal. Inst. Bot. Cavanilles. 31 (1) : 165-174. (1974a).

SAÑUDO, A.

Idem. E. Gen. Cytisus L. Bol. Real. Soc. Esp. Hist. Nat. (1974b)

SAÑUDO, A. & RUIZ REJON, M.

Sobre la naturaleza autoploide de algunas plantas silvestres. Anal. Inst. Bot. Cavanilles. 32(2) 633-648. (1975).

SHARMA, A. K. & A. SHARMA

Chromosome techniques. Teory and Practice. Ed. Second. Butterworths. University Park. Press. London-Baltimore. (1972).

STEBBINS, G. L.

Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press. New York. (1950).

STEBBINS, G. L.

Chromosomal evolution in Higher Plants. Edward Arnolds (Publishers). Ltd. London. (1971).

STRIVASTAVA, G. D.

Contribution to the morphology of *Orobanchae aegyptiaca* Pers. Proc. Nat. Acad. India. 9 : 58. (1939).

SUNDERLAND, N.

The production of the *Striga* and *Orobanchae* germination stimulants by Maize roots. I. the number and variety of stimulants. J. Exper. Bot., V.11, no 32 : 236-245. (1960).

SWANSON, C. P.

Cytology and Cytogenetics. Preutice Hall, Inc. Englewood Cliffs N. J. 596 pags. (1958).

TIAGI, B.

Studies in the Family Orobanchaceae.
IV. Embryology of *Boschniackia himalayica* Hook. and *B. tuberosa* (Hook.) Jepson with remark on the evolution of the family. *Botaniska Notiser*. 116 : 81-93. (1963).

TIAGI, B.

Studies in the Family Orobanchaceae.
VI. Development of the seed in *Conopholis americana*. (L.Fil.) Wallr. *Acta Botanica Hung.* 11 : 243-261. (1965).

TIAGI, B. & SANKALA, N. S.

Studies in the Family Orobanchaceae
V. A contribution to the embryology of *Orobanche lucorum*. *Bot. Mag., Tokyo*, 76 : 81-88. (1963).

TJIO, J. H. & LEVAN, A.

The use of oxiquinoleine in chromosome analysis. With appendix by Stafelt, M. G. "The affect of oxiquinoleine on protoplasmic viscosity". *Anal. Est. Exper. Aula Dei*. 2 : 21-64. (1950).

TSCHERMAK - WOESS, E.

Der eigenartige Verlauf der I. meiotischen Prophase von *Rhinanthus*, die Riesenchromosomen und das besondere Verhalten der Kurzen Chromosomen in Mitose, Meiose und hochendopolyploiden Kernen. *Caryologia*. 20 : 135-152. (1967).

UPHOF, J. C. TH.

Halophytes. *The Botanical Review*. 7 : 1-58. (1941).

WEBER, A.

Die Chromosomenzahlen der in Mitteleuropa vorkommenden Arten von *Orobanche* Sect. *Orobanche*. *Plant Syst. Evol.* 124: 303-308. (1976a).

WEBER, A.

Orobanche variegata - eine weitere tetraploide der Sektion *Orobanche*. *Plant Syst. Evol.* 124 : 309-310. (1976b).

WORSHAM, A. D.

Germination of *Striga asiatica* (L) Kuntze (Witchweed) seed and studies on the chemical nature of the germination stimulant. *Dissert. Abstr. U.S.A.* 22, b, 1786-1787. (1961).

WORSHAM, A. D. , MORELAND, D. E. & KLING MAN, G. C.

Promotion of germination of *Striga asiatica* seed by coumarin derivatives and effects on seedling development. *Nature*. 195, 4837: 199-201. (1962).

WORSHAM, A. D. , MORELAND, D. E. & KLING MAN, G. C.

Characterization of the *Striga asiatica* (Witchweed) germination stimulant from *Zea Mays*. *L. J. Exp. Bot.* 15,45: 556-567. (1964).

BIBLIOGRAFIA(Apendice)

BAILLON H.

Gesnériacées, Hist. Pl. 10:59-112(1888)

BIOCHEMICAL ASPECTS OF PLANT-PARASITE RELATIONSHIPS.

Proceedings of the phytochemical society symposium university of Hull, England, Friend J. and Threlfall(ed.)1976

BOLKHOVSKIKH Z. et al.

Orobanchaceae P. 477 in : A. Federov(ed)Chromosome - Numbers of Flowering Plants. Leningrad(1969).

BOONE D. M.

A Rev. Phytopath. 9:297-318(1971).

BROWN D. D. & GURDON J. B.

Absence of ribosomal RNA synthesis in the anucleate-mutant of *Xenopus laevis*, Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. 51: 139-146(1964).

COONS G. H. F. V. OWEN & STEWART D.

Improvement of the sugar Beet in the United States. Advances in Agron. 7:89-139(1955).

CRETE P.

L'application de certaines données embryologiques à la systématique des Orobanchacées et de quelques familles

voisines. *Phytomorphology* 5:422-345 (1955).

DARLINGTON C. D. & MOFFET A. A.

Primary and secondary chromosome balance in *Pyrus*. *J. Genet.* 23:129-151 (1930).

DAY P. R.

"Genetics of host-parasite interaction. Freeman, S. Francisco. (1974).

DAWSON G. W.

An introduction to the Cytogenetics of polyploids. Blackwell, Scient. Publ. Oxford. 96 p. p. (1962).

DE WET J. M. J.

Diploid-tetraploid-haploid cycles and the origin of variability in *Dichanthium* agamospecies. *Evolution* 22:394-397 (1968).

EICHLER A. W.

Blüthendiagramme . Vol. 1:347pp. Leipzig(1875).

FERNANDES A.

Contribution a la connaissance cytotonomique des Spermatophyta du Portugal. I(Gramineae) *Bol. da Sociedade Broteriana* vol. XLIII (2ªserie)(1969).

FERNANDES CASAS J.

Números cromosomicos en plantas españolas III. *Lagascalia* 6 (1) 91-96(1976).

FERNANDEZ CASAS J.

Recuentos cromosómicos en plantas vasculares. *Saussurea* 9 45-50(1978).

FLOR H. H.

USDD. Tech. Bull. 1087, 1-25(1954). *

FLOR H. H.

Adv. Genet. 8 29-54 (1956). *

FLOR H. H.

Phytopathology 50 : 603-605(1960). *

FLOR H. H.

A. Rev. Phytopath. 9 :275-296(1971). *

GAUTHIER F. M. & MCGINNIS R. C.

The meiotic behaviour of a nullihaploid plant in *Avena sativa* L. Can. Genet. Cytol. 10:186-189(1968).

GILLI A.

Orobanchaceae. Hegi, G. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* 2. Aufl. Bd. VI/1 Lfg. 6-8 (1974).

GILLES & RANDOLF.

Reduction of quadrivalent frequency in autotetraploid maize during a period of ten years. *An. J. Botany* 38:12-17(1951).

GONZALEZ AGUILERA J.

Estudios citogenéticos en las especies españolas de la Familia Resedaceae L. Tesis doctoral (1979).

GRANT F. W.

Decreased DNA contents of birch (*Betula*) chromosomes at high ploidy as determined by cytophotometry. *Chromosoma* (Berlin) 26:326-336 (1969).

GRANT V.

Plant Speciation. Columbia University Press, New York & London (1971).

HAIR J. B. & BEUZENBERG

Chromosomal evolution in Podocarpaceae. *Nature* 181: 1584-1586 (1958).

HOOKE A. L. & SAXENA J. M. S.

A Rev. Genet. 5 : 407-424 (1971). *

JAIN H. K.

Induced neo-centric activity in chromosome ends. *Chromosome* 11:310-312 (1960).

JONES K.

Chromosome changes in plant evolution. *Taxon* 19 : 172-178 (1970).

KEMPANNA C. & RILEY R.

Secondary association between genetically equivalent bivalents. *Heredity* 19:289-299(1964).

KHOSHOO T. N.

Cytogenetical evolution in the Gymnosperms. *Karyotype Proc. Summer School Bot. (Darjeeling)* 119-135(1960).

KIMBER G.

The basis of the diploid-like meiotic behavior of polyploid cotton. *Nature* 191:98-100(1961).

KUPFER PH.

Recherches sur les liens de parenté entre la Flora orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera*. Vol. 23(1974).

LACADENA J. R. & PUERTAS M. J.

Secondary association of bivalents in allohexaploid 25-*Aegilops triaristata* Willd. *Genet Iberica* 21:191-209(1969)

LACADENA J. R.

Alloplasmic rye. Cytogenetics considerations about its obtention. *Port. Acta Biol. (A.)* 10:129-142(1967).

LAWRENCE W. J. C.

The secondary association of chromosomes, *Cytologia* 2 352-384(1931).

LEWITSKY G. A.

The karyotype in systematics. Bull. Appl. Bot. Genet. Pl. Breed. 27:220-240(1931).

LINSBAUER K. & ZIEGENSPECK H.

Das Vorkomen von Spaltöffnungen bei heterotrophen Blütenpflanzen im lichte der Physiologie und Stammesgeschichte. Biol. Gen. 17:511-566(1943).

LOVE A. & KAPOOR B. M.

An allopolyploid *Ophioglossum*. The nucleus 9:132-138(1966)

MORRISON J. & RAJHATHY T.

Frequency of multivalents in autotetraploid plants. Nature 187 :528-530(1960a).

MORRISON J. & RAJHATHY T.

Chromosome behavior in autotetraploid cereals and grasses. Chromosome(Berl.)II 287-309(1960b).

MOSQUIN T.

Toward a more useful taxonomy for chromosomal races. Brittonia 18:203-214(1966),

MUNTZING A. & PRAKKEN

Chromosomal aberrations in rye populations. Hereditas 27:273-308(1941).

NAVASHIM S. P.

Chromosome alterations caused by hybridation and their bearing upon certain general genetic problems. Cytologia 5 169-203(1934).

NIKITICHEVA Z. I.

Anther development and microsporogenesis in some representatives of Scrophulariaceae and Orobanchaceae
Bot. Zhur, 53:1704-1715(1968).

NINAN C. A.

Studies on the cytology and phylogeny of the Pteridophytes. VI. Observations on the Ophioglossaceae. Cytologia 23:201-316(1958).

OLIVER J. L. & RUIZ REJON M. & SAÑUDO A.

Evidence for duplicated genes in different poliploid levels of *Muscari atlanticum* Bois & Reuter. Iso. Bull. (Maryland) 10:70-71(1977).

PERSON C. & MAYO G. M. E.

Can. J. Bot. 52:1339-1347(1974). *

PETROV D.

A new physiological race of broomrape (*O. cumana* Wallr) in Bulgaria. C. R. Acad. Sci. Agric. Bulg. 1(1):27-30(1968).

PROBST

Contribution a l'etude taxonomique du Genre *Leucanthemum* par voie cytophotometrique. Chromosome (Berl.) 36: 322-328(1972).

RAVEN P. H. & THOMPSON

Haploidy and angiosperm evolution. *An. Nat.* 88:251-252 (1964).

RILEY R.

The diploidisation of polyploid wheat. *Heredity* 15. 407-429 (1960 a).

RILEY R.

The secondary pairing of bivalents with genetically similar chromosomes. *Nature* 185:751-752 (1960 b).

RILEY R. & LAW C. N.

Genetic variation in chromosome pairing. *Adv. Genet.* 13:57-114 (1965).

RUIZ REJON M. & OLIVER J. L.

Cytogenetics and electrophoretic evidence for ancestral polyploid origin of basis chromosome number $\times 14$ of the Genus *Asphodelus* (Liliaceae). *Plant. Systematics evolution.* (En prensa)

SAÑUDO A. & RUIZ REJON M.

Sobre la naturaleza autoploide de algunas plantas silvestres. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 32(2):633-648 (1975).

SCHIFFISS O.

Polyploids in the Genus *Cucumis*. *Heredity* 33:144-152 (1942).

SHAROVA P. G.

Sunflower selection with regard to the racial composition of broomrape in Moldavia. *Abst. Thesis Candidate Agric, Sc.* (1968).

SLESINSKI R. S. & ELLINGBOE A. H.

Can. J. Bot. 49:303-310(1971). *

SOUTHERN D. I.

Species relation-ships in the genus *Tulipa*. *Chromosoma* 23:80-94(1967).

TIAGI Y. D.

Anatomical studies of the vascular equipment of the flower of some species of the families *Orobanchaceae* and *Scrophulariaceae*. *Vestnik Moscow Univ.* 6 Biol. 2: 29-52(1962).

TISCHLER

Die bedeutung der polyploidie für die verbreitung der Angiospermen erläuter and den arten scheleswigholsteins mit ausblickem auf andere floregebiete. *Bot. Jahrb.* 67: 1-36(1936).

WARMING

A handbook of systematic botany . 620 pp. London 1895.

WINKLER H.

Über die experimetelle Ezzengung von Pflanzen mit abweichen dem chromosomenzahlen. *Z. Bot.* 8:416-431(1916).

(Los trabajos señalados con un asterisco han sido consultados a traves del libro *Biochemical Aspects of Plant Parasite Relationships*. *Proceedings of the Phytochemical Society Symposium University of Hull, England*. J. Friend & Threlfall(ed.) 1976.).