

ESTUDIOS CARIOLOGICOS EN ESPECIES ESPAÑOLAS
DEL GENERO ASTRAGALUS L.

I. NUMERO Y COMPORTAMIENTO DE LOS
CROMOSOMAS DURANTE LA MEIOSIS

A. PRETEL & A. SAÑUDO

Departamento de Genética, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada
y Departamento de Genética, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma
de Madrid

(Recibido el 11 de enero de 1978)

Resumen. En el presente trabajo se exponen los resultados de un estudio cariológico realizado en 20 taxones del género *Astragalus* del Sur y Sudeste español, que comprende las provincias de Cádiz, Málaga, Granada, Jaén, Almería y Alicante. El estudio, en esta primera parte, se extiende al análisis del comportamiento de los cromosomas en meiosis, número cromosómico haploide y tamaño y fertilidad de los granos de polen. El análisis de las meiosis en las especies incluidas en este estudio se hace por primera vez y los resultados de los recuentos de los números haploides para las mismas también son nuevos.

Summary. The results of karyological analysis of 20 Spanish taxa of *Astragalus* L., from the South and S-E of the Iberian Peninsula are reported in this paper. The study includes a thorough analysis of meiotic chromosome behaviour, counts of haploid chromosome numbers and fertility and size of the pollen grains. The haploid numbers for the studied species are new and given in this paper for the first time.

INTRODUCCION

Los estudios cariológicos en especies vegetales y animales han adquirido en las últimas décadas una extraordinaria importancia y desarrollo. Ello se debe a los enormes avances y progreso de la Citogenética, ciencia que ha contribuido de forma extraordinaria a la comprensión y conocimiento de los mecanismos citológicos básicos de los procesos de diferenciación biológica y evolución de las especies.

El principio citológico de la constancia numérica y morfológica de los cromosomas de los organismos eucariontes, proporciona al citólogo un criterio morfológico objetivo que puede ser utilizado con propósitos de identificación, esencialmente de la misma manera que el taxonomista puede emplear las estructuras florales, morfología del fruto, etc.

La aplicación del método citotaxonomico es particularmente útil y prometedora en todos aquellos casos en que los problemas sistemáticos no pueden ser resueltos satisfactoriamente sobre la base de la aplicación de criterios morfológicos clásicos. La bibliografía nos proporciona numerosas pruebas y ejemplos de lo antedicho (LÖVE, 1963).

Además, las relaciones de parentesco dentro de grupos naturales de especies, hoy día difícilmente pueden ser consideradas como bien establecidas y definidas desde el punto de vista evolutivo, si no se dispone de buenos datos cariológicos que refuercen las conclusiones basadas en criterios morfológicos.

El género *Astragalus* L. (de la Tribu *Galegeae*, Familia *Fabaceae*) ofrece un interés grande desde diferentes puntos de vista. En primer lugar, es un género suficientemente bien representado en las regiones del Sur de la Península Ibérica, donde hemos podido localizar y estudiar una veintena de especies. En segundo lugar, una parte de estas especies tienen considerable importancia, desde el punto de vista teórico y práctico, al constituir, juntamente con las especies de *Ononis*, *Medicago*, algunas gramíneas, etc., los componentes principales de los pastizales mediterráneos, que comprenden aproximadamente las 3/4 partes de este tipo de formaciones en la Península Ibérica. Por otra parte, las especies leñosas del género constituyen un componente muy importante de los matorrales de las áreas montañosas en algunas zonas.

Desde el punto de vista citogenético, el mayor interés de este género deriva quizá de su complejidad taxonómica; para muchos especialistas es uno de los más controvertidos entre las plantas fanerógamas. Se compone de un elevado número de especies, que se ha estimado en 1.500 por HEAD (1957) y en unas 2.000 por LEMÉE (GOOD, 1953) y por LEDINGHAM & FAHSELT (1964).

Como sucede, en general, con los géneros que contienen un número muy grande de taxones, estrechamente relacionados entre sí y con gran semejanza morfológica de sus componentes, el género *Astragalus* resulta muy interesante y complejo desde el punto de vista taxonómico. Su dificultad en el aspecto sistemático ha hecho fracasar diversos intentos para separar sus distintas líneas filogenéticas sobre la base exclusiva de los caracteres fenol

típicos. En efecto, según HEAD (1957), desde hace tiempo se vienen registrando diversas tentativas, hasta el momento infructuosas, de dividir este género gigante en varios más pequeños. Se han llegado a proponer, siempre según el citado autor, hasta 60 géneros distintos, tomando como base para esta división diferencias morfológicas. Pero, al parecer, en ningún caso las diferencias propuestas han tenido entidad y significación taxonómica suficiente, por lo que ninguna de las divisiones sugeridas ha tenido aceptación. La única excepción la constituye el género *Oxytropis* (LEINS & MERXMÜLLER, 1968), que constituye, sin duda, un taxón que corresponde satisfactoriamente a una buena línea filogenética dentro del amplio grupo de *Astragalus*, aunque su separación se base formalmente en la existencia de un solo carácter morfológico diferenciador, que aunque constante, puede parecer trivial; se trata de la presencia en *Oxytropis* de un pequeño apéndice perceptible y constante en la quilla.

El género *Astragalus* presenta una amplia dispersión geográfica, ocupando tres zonas claramente diferenciadas: el continente Euroasiático y África del Norte; América del Norte y Canadá, y América del Sur. El conjunto de las poblaciones de *Astragalus* en cada una de estas zonas presenta características propias. En la primera de estas zonas, es decir, en Europa, Asia Central y Norte de África, viven unas 1.600 especies, distribuidas, en su mayoría, en el Sudoeste asiático. A partir de esta zona, considerada como centro natural de dispersión del género, el número de especies decrece de forma paulatina en dirección Oeste, hacia las márgenes del Mediterráneo, y en dirección Norte y Este, hacia Siberia y el estrecho de Bering. En el continente americano habitan unas 300 especies (LEDINGHAM & FAHSELT, 1964), localizadas principalmente en el Oeste de los EE.UU. Solamente unas pocas penetran en Méjico, por el Sur. Otro pequeño grupo de ellas llega hasta Canadá y Alaska. No se conoce ninguna especie en las regiones del trópico americano. En cambio, en las regiones montañosas del continente americano Sur se han localizado unas 90 especies (LEDINGHAM & FAHSELT, 1964).

Lo antedicho revela la existencia de amplias barreras geográficas entre las tres zonas principales de dispersión mundial del género *Astragalus*.

ANTECEDENTES BIBLIOGRAFICOS

La bibliografía cariológica sobre el género *Astragalus* es escasa y en su mayor parte se refiere a especies de América del Norte y Canadá. Por otro lado, todas las publicaciones de las que tenemos conocimiento hasta la fecha

se limitan a ofrecer los resultados de simples recuentos del número cromosómico en células somáticas y excepcionalmente (LEDINGHAM, 1957) en células del gametofito.

En una revisión de los números cromosómicos de las Leguminosas, SENN (1938) recoge los correspondientes a 25 especies de *Astragalus* del Viejo Continente. En el mismo año, TISCHLER (1938) reunió y publicó los números correspondientes a otras 48 especies, procedentes de la misma región geográfica. De estos trabajos se dedujo que los *Astragalus* se caracterizan, desde el punto de vista cariológico, por un número cromosómico básico primitivo $x = 8$ y una proporción relativamente alta de poliploides, que en la revisión ya citada de TISCHLER alcanza un 20 % de las especies estudiadas.

Dos años más tarde, ANDERSON (1940) dio a conocer los números de diez especies de *Astragalus* del Canadá, descubriendo números básicos nuevos para el género: $n = 11$ y $n = 12$. Al mismo tiempo, la autora señaló como hecho muy significativo el que las especies con estos números nuevos correspondieran justamente a las que RYDBERG (1929) propusiera segregar del género en base a criterios morfológicos. VILKOMERSON (1943) publicó los números cromosómicos de 26 especies nuevas procedentes de Estados Unidos. De ellas, 13 presentaron el número $n = 11$ y once $n = 12$; tan sólo una especie resultó $2n = 16$ y una tetraploide ($2n = 44$). Estos datos confirmaron la sospecha respecto a la existencia en el continente americano de, al menos, tres series del género que evolucionan sobre números básicos diferentes: $x = 8$, $x = 11$ y $x = 12$. Por otro lado y simultáneamente, parecía ponerse de manifiesto la proporción extremadamente baja de poliploides entre los *Astragalus* americanos.

JAMES (1951) descubre un número básico nuevo para el género ($x = 13$), en un estudio realizado en tres taxones de *Astragalus* de la flora de Estados Unidos. Este mismo número sería citado unos años más tarde (TURNER, 1956) en otra especie americana.

Los resultados del conjunto de trabajos hasta aquí mencionados introdujeron serias dudas respecto a la pretendida estabilidad y constancia del número cromosómico del género y de su escasa variabilidad numérica postulada en las primeras publicaciones de SENN (1938) y de TISCHLER (1938).

Continuando con el estudio de la flora norteamericana, HEAD (1957) realizó recuentos en otras 23 nuevas especies de *Astragalus* procedentes de diversas regiones de EE.UU. De ellas, once presentaron $2n = 28$ ($n = 14$) y el resto $n = 11$ y 12 . Se da la circunstancia de que el número $n = 14$, que era nuevo para la flora americana de *Astragalus*, había sido descrito con

anterioridad para algunas especies euroasiáticas (SENN, 1938; TISCHLER, 1938), entre las que este número es relativamente frecuente.

Sobre la base de todos estos datos se fue llegando al convencimiento de que los *Astragalus* del continente norteamericano estaban claramente caracterizados desde el punto de vista cariológico por una serie de peculiaridades bien definidas. Estas eran, en primer lugar, los números $n = 11$, 12 y 13 , que parecían exclusivos de los *Astragalus* de esta región del mundo, en contraste con $n = 8$, número predominante en las especies euroasiáticas. En segundo lugar, la gran variabilidad numérica de las especies americanas, en contraposición con la muy baja variabilidad de las especies del Viejo Mundo. Finalmente, la incidencia bajísima, cuantitativamente despreciable, de poliploides entre los *Astragalus* americanos, frente a una incidencia relativamente alta de los mismos entre las especies de Europa y Asia.

A finales de la década de los años 50, LEDINGHAM inició la publicación de una serie de trabajos que recogen los resultados de recuentos cromosómicos realizados en un gran número de especies americanas y euroasiáticas (LEDINGHAM, 1957, 1958, 1959, 1960; LEDINGHAM & REVER, 1963; LEDINGHAM & FAHSELT, 1964). Aunque sus investigaciones se limitaran, en el aspecto citológico, a simples recuentos de las fórmula cromosómica, LEDINGHAM ha contribuido así poderosamente al conocimiento cariológico del género *Astragalus*.

En lo concerniente a los *Astragalus* americanos, los resultados resumidos de LEDINGHAM son los siguientes: de un total de 108 números cromosómicos nuevos, dados por este autor para otras tantas especies de Estados Unidos y Canadá, 53 presentaron $n = 11$; 38 presentaron $n = 12$; 14 presentaron $n = 13$, y 3 presentaron $n = 14$. Llama la atención la ausencia de especies con $n = 8$, número que, por otro lado, se encuentra en la inmensa mayoría de las especies del género en Europa, Asia y Norte de Africa.

Estos datos vinieron a confirmar plenamente las conclusiones avanzadas por otros autores respecto a la existencia de diferencias cariológicas muy acusadas entre estos dos grupos de taxones dentro del género, grupos que, por otra parte, se encuentran separados por amplias barreras naturales. Al objeto de completar el estudio comparativo de los *Astragalus* americanos y los del Viejo Continente, LEDINGHAM & REVER (1963) analizaron 84 especies procedentes de Europa, Asia Central y Norte de Africa. De ellas 53 eran nuevas. Algo más tarde, los recuentos se ampliaron a otras 70 especies más, procedentes de Europa, Asia, Irán, Irak, Egipto y regiones del Asia Central de la URSS.

Los resultados de estos extensos estudios del autor, junto con los demás

antecedentes ya conocidos y citados anteriormente en el presente trabajo, permitieron a LEDINGHAM llegar a las conclusiones que resumimos a continuación.

Destaca, en primer lugar, y como hecho muy significativo que, en general, las especies del Viejo Continente aparecen muy bien definidas cariológicamente por una serie de características comunes que permiten diferenciarlas del grupo de especies americanas. Estas características son en síntesis: 1.º, el número básico $x = 8$. (Este número ha sido encontrado en la práctica totalidad de especies procedentes del Asia Central y en un 98 % aproximadamente del total de las 200 especies europeas analizadas, hasta el momento de la publicación de los últimos trabajos de LEDINGHAM). 2.º, la ausencia de números $n = 11, 12$ ó 13 . 3.º, la alta frecuencia de poliploides y la escasa variabilidad numérica.

Toda la bibliografía cariológica sobre el género *Astragalus* que hemos revisado, se refiere fundamentalmente a los resultados de recuentos de números cromosómicos. No existe en la bibliografía ningún trabajo en el que la investigación cariológica se haya planteado en una mayor extensión y profundidad. Ello se debe, entre otras razones, a la gran dificultad que ofrece este material para los estudios citológicos.

Por lo que se refiere, ya concretamente, a los *Astragalus* de la Península Ibérica, cabe decir que son muy escasas las referencias existentes en la bibliografía en relación con la cariología del género. Con anterioridad a la publicación de los números cromosómicos de especies españolas de este género (PRETEL & SAÑUDO, 1974), se conocían tan sólo algunas citas aisladas que hacen referencia a unos pocos números cromosómicos. Por ejemplo, LORENZO-ANDREU & GARCÍA SÁINZ (1950) dan el número cromosómico $2n = 16$ para *A. incanus* L.; BAUDIER & CAUWET (1968), $2n = 16$ para *A. sempervirens* Lam.; FERNANDES & SANTOS (1971) y LÖVE & KJELLQVIST (1974), $2n = 48$ para *A. hamosus* L.

MATERIAL Y METODOS

El material objeto de nuestro estudio se compone de 20 taxones recolectados en distintas poblaciones del S de España, cuya procedencia se indica en el cuadro I, en el cual se indica, además, el número de registro. En el cuadro II, se indica el número haploide de cromosomas, tamaño del polen y porcentaje de anomalías meióticas y de fertilidad del mismo. Las especies se encuentran ordenadas siguiendo la clasificación de CHATER (1968). El

material testigo se conserva en el Departamento de Genética de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Granada.

Para el análisis del comportamiento meiótico nos hemos servido en todos los casos de esporocitos procedentes de yemas florales arrancadas directamente de las plantas, en sus poblaciones naturales. Las yemas, en un estado muy temprano de desarrollo, se fijaron *in situ* en carnoy (variante de TURNER, 1956), que se preparaba en el momento de su utilización. El material fijado se mantuvo durante dos días en el fijador y en frigorífico, a 0-3°C, sustituyéndose después el fijador por alcohol etílico de 70 %. En este líquido se conserva hasta el momento de su utilización. La conservación del material en estas condiciones, en frío, es buena durante varias semanas. Sin embargo, los mejores resultados se obtienen dentro del primer mes. Para una conservación más prolongada (varios meses), los tubos con el material fijado deben ser mantenidos en aparatos congeladores a temperaturas de -10°C. El procedimiento detallado, seguido para el análisis de las meiosis, es el descrito por SAÑUDO (1971).

Debido al pequeño tamaño de las yemas (menos de 1 mm.) de la mayor parte de las especies utilizadas en este estudio, las anteras, una vez separadas de los botones florales, fueron aplastadas enteras bajo el cubreobjetos, sobre el cual se ejercía fuerte presión.

El análisis de las meiosis en estas plantas ofrece dificultades extraordinarias. Además del pequeño tamaño de las yemas de la mayor parte de ellas, el número de esporocitos por antera en algunas especies es realmente bajo y las divisiones se producen generalmente de forma muy sincrónica. Por todo ello, casi siempre resulta extraordinariamente difícil sorprender las meiosis en las fases más adecuadas para su observación, es decir en metafase. Las dificultades se ven aumentadas, por otra parte, por el pequeño tamaño de los cromosomas y por su manifiesta tendencia a la aglutinación. Debido a todos estos factores, la observación y análisis de todas las fases de la meiosis en cada una de las especies comprendidas en este estudio no fue siempre practicable, limitándose en muchos casos al estudio de las placas metafásicas-I exclusivamente.

La determinación de la fertilidad de los granos de polen se hizo en flores arrancadas de las plantas, en su hábitat natural, antes de que se produjera la dehiscencia de las anteras. Las flores se sumergieron en mezcla de Müntzing (SHARMA & SHARMA, 1972), en la que pueden conservarse durante meses. La estimación de la fertilidad se hizo determinando el tanto por ciento de granos de polen coloreados y de apariencia morfológica normal en dos mues-

tras de 500 granos aproximadamente. Cada muestra correspondía a flores tomadas de dos pies de plantas distintas, hallándose seguidamente la media para ambas.

<i>Taxones</i>	<i>Procedencia</i>	<i>N.º de registro</i>
<i>Subgénero Triminiaeus</i> Bunge		
<i>A. boeticus</i> L.	Chipiona (Cádiz)	A - 1
<i>A. scorpioides</i> Pourret ex Willd.	Alicún de Ortega (Granada)	A - 2
<i>A. pauciflorus</i> Lázaro	Izbor (Granada)	A - 3
<i>A. poliactinus</i> Boiss.	Tabernas (Almería)	A - 4
<i>A. stella</i> Gouan	Alicún de Ortega (Granada)	A - 5
<i>A. sesameus</i> L.	Provincia de Granada	A - 6
<i>A. echinatus</i> Murray	Torcal de Antequera (Málaga)	A - 7
<i>Subgénero Epiglottis</i> (Bunge) Willk.		
<i>A. epiglottis</i> L. subsp. <i>asperulus</i> (Dufour) Nyman	Silla del Moro (Granada)	A - 8
<i>A. hamosus</i> L.	Provincias de Granada y Málaga	A - 9
<i>Subgénero Hipoglottis</i> Bunge		
<i>A. glaux</i> L.	Armillá (Granada)	A - 10
<i>Subgénero Phaca</i> (L.) Bunge		
<i>A. lusitanicus</i> L. subsp. <i>lusitanicus</i>	Santa Elena (Jaén)	A - 11
<i>Subgénero Tragacantha</i> Bunge		
<i>A. granatensis</i> Lam. subsp. <i>granatensis</i>	Sierra Nevada (Granada)	A - 12
<i>Subgénero Calycophisa</i> Bunge		
<i>A. alopecuroides</i> L.	Sierra Elvira (Granada)	A - 13
<i>A. grossii</i> Pau	Crevillente (Alicante)	A - 14
<i>A. clussii</i> Boiss.	Baños de Alicún (Granada)	A - 15
<i>A. sempervirens</i> Lam. subsp. <i>nevadensis</i> (Boiss.) P. Monts.	Sierra Nevada (Granada)	A - 16
<i>Subgénero Cercidothrix</i> Bunge		
<i>A. incanus</i> L. subsp. <i>incanus</i>	Provincias de Granada y Jaén	A - 17
<i>A. incanus</i> L. subsp. <i>macrorhizus</i> (Cav.) Lainz	Sierra de Cazorla (Jaén)	A - 18
<i>Subgénero Calycocystis</i> Bunge		
<i>A. vesicarius</i> L. subsp. <i>vesicarius</i>	Sierra de Baza (Granada)	A - 19
<i>A. hispanicus</i> Cosson ex Bunge	Crevillente (Alicante)	A - 20

CUADRO I.—Relación de especies estudiadas del género *Astragalus*.

RESULTADOS

Haciendo excepción de *A. boeticus* L., que fue estudiada en plantas mejicanas (TURNER & FERRARING, 1960) y a la que se atribuyó número cromosómico distinto al encontrado por nosotros, las meiosis de todas las demás especies incluidas en este estudio, cuyos resultados se resumen en el cuadro I, se analizan y describen aquí por primera vez.

Salvo algunos casos particulares a los que luego nos vamos a referir, el rasgo más sobresaliente del comportamiento meiótico es su regularidad, que se manifiesta en la formación de configuraciones cromosómicas bivalentes en diacinesis y metafase I, en número igual a n (figs. 1-19). Las células poseen un solo nucleolo, y los bivalentes un número de quiasmas que oscila en general entre uno y tres.

Entre las anomalías cromosómicas observadas se pueden señalar la segregación precoz de una pareja de univalentes en *A. epiglottis* L. subsp. *asperulus*, puentes cromosómicos bastante raros (*A. glaux* L.), a veces fragmentados (en *A. lusitanicus* Lam. subsp. *lusitanicus*, *A. alopecuroides* y *A. grossii*, figs. 20-21), que atribuimos a dificultades de terminalización ocasionadas por la heterozigosis estructural de algunos cromosomas.

DISCUSION

Número básico de cromosomas en el género Astragalus.

Después de la revisión amplia de todos los números cromosómicos conocidos de las Leguminosas, hecha por SENN (1938), se viene considerando que la mayor parte de las Papilionáceas deben haber tenido origen en una o más formas primitivas con número básico $x = 8$.

Los recuentos hechos en este análisis, tanto en mitosis como en meiosis, y los realizados con anterioridad por otros investigadores (SENN, 1938; TISCHLER, 1938; LEDINGHAM, 1957, 1958, 1959, 1960; LEDINGHAM & REVER, 1963; LEDINGHAM & FAHSELT, 1964) revelan la persistencia de este número básico en la mayor parte de los taxones, por lo que puede considerarse también que $x = 8$ es el número básico primitivo en el género *Astragalus*.

Por los recuentos realizados en plantas euroasiáticas, por lo menos, se confirma la existencia de una serie poliploide cuyo número cromosómico más bajo es precisamente $n = 8$, y esta misma serie tiene también algunos representantes en la región noroeste de América del Norte, que se consideran

resultados de la emigración de plantas procedentes de Asia. Sobre estas particularidades de la distribución geográfica volveremos a hablar más adelante.

Sin embargo, ANDERSON (1940) sugirió que el número básico del género pudiera ser $x = 4$, considerando la posibilidad de que en la actualidad existieran diploides aún no descubiertos, debido al escaso número de recuentos cromosómicos efectuados en la época en que la citada autora publicó su trabajo.

LEDINGHAM (1960) hizo varias importantes objeciones a la hipótesis señalada indicando, por ejemplo, que si el número básico primitivo fuese $x = 4$, entonces las especies con $n = 11$ y $n = 13$ deberían haberse originado por pérdida o ganancia de una pareja de cromosomas del hexaploide $n = 12$, y que por esta razón deberían existir variaciones similares por encima y por debajo de los números poliploides $n = 8, 16, 24$ y 32 ; pero este tipo de variación no ha sido observado. Este autor considera, además, que si estas especies perteneciesen todas a una misma población natural, entonces las de número $n = 11$ y $n = 13$ deberían presentar fenómenos de poliploidía con la misma frecuencia que cualquier otra especie, dando así números cromosómicos adicionales que, al menos hasta ahora, no han sido encontrados.

VILKOMERSON (1943) cita la especie *A. grayi* ($2n = 44$) como poliploide, pero este es el único caso conocido entre las especies de *Astragalus* del Nuevo Mundo (menos del 1,3 % del total de las plantas analizadas), mientras que la serie de plantas con $n = 8$ ofrece casi un 30 % de poliploides. Además, si el número cromosómico básico primitivo fuese $x = 4$, deberían existir entonces especies con $n = 20, 28, 36$ y 40 , y estas especies, sin embargo, no se han encontrado. Por ello, parece muy improbable que el número cromosómico básico de este género pueda ser $x = 4$.

Merece la pena comentar aparte la controversia surgida respecto al número cromosómico de la especie *A. hamosus* L. El número $2n = 48$ para esta especie fue dado con anterioridad por FERNANDES & SANTOS (1971, 1975) para poblaciones de Portugal y por LÖVE & KJELLQVIST (1974) para una población de la Sierra de Cazorla (Jaén). Nuestros recuentos (PRETEL & SAÑUDO, 1974) dieron como resultado $2n = 44$ para plantas procedentes de diversas localidades situadas en las provincias de Málaga, Jaén, Granada y Almería, en las que se analizaron dos ecotipos diferentes. Recientemente, FERNANDES (comunicación personal) ha repetido los recuentos en esta especie y ha rectificado el número dado con anterioridad, coincidiendo esta vez con los resultados de nuestros recuentos, es decir, $2n = 44$.

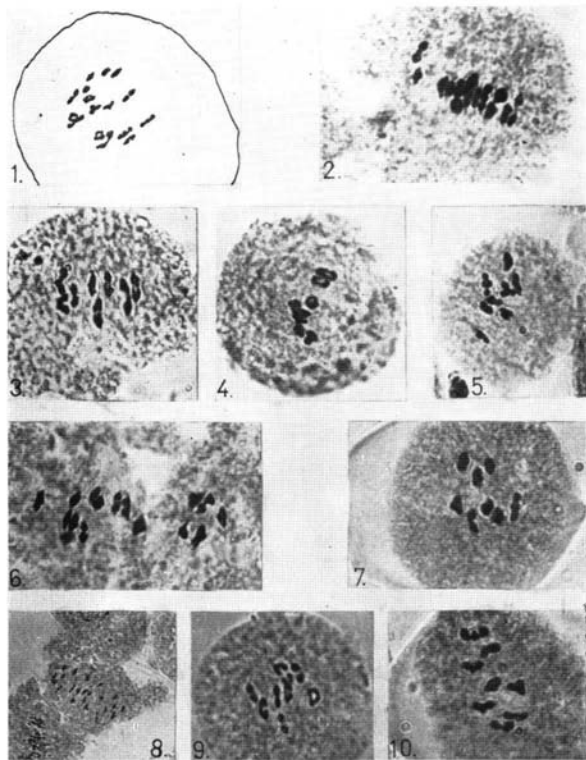


LÁMINA I.—Microfotografías de varias de las especies de *Astragalus* estudiadas. Fig. 1, *A. boeticus* L.; M-I con 15 II. Dibujo según microfotografía. Fig. 2, *A. pauciflorus* Lázaro; M-I con 14 II. Fig. 3, *A. sesameus* L.; M-I con 8 II. Fig. 4, *A. poliactinus* Boiss.; M-I con 8 II. Fig. 5, *A. stella* Gouan; M-I con 8 II. Fig. 6, *A. echinatus* Murray; M-I con 14 II. Fig. 7, *A. epiglottis* L. subsp. *asperulus* (Dufour) Nyman; M-I con 8 II. Fig. 8, *A. bumosus* L.; M-I con 22 II. Fig. 9, *A. glaucus* L.; M-I con 8 II. Fig. 10, *A. lusitanicus* Lam. subsp. *lusitanicus*; M-I con 8 II.

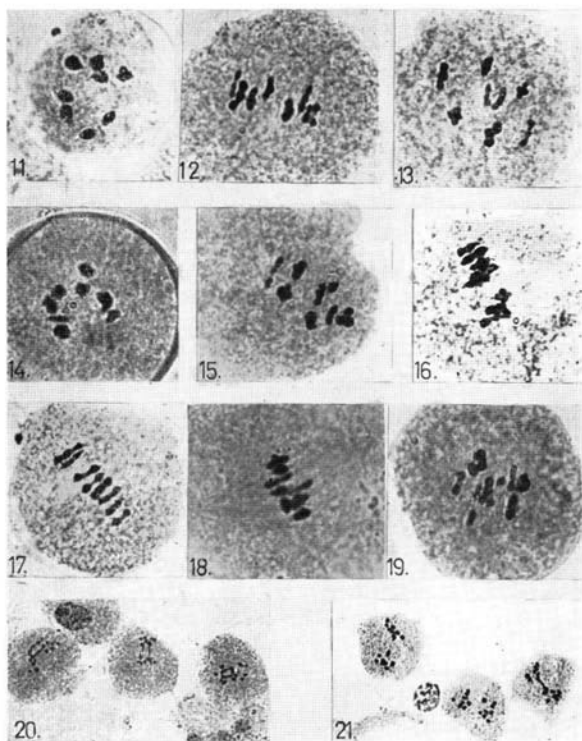


LÁMINA II.—Microfotografías de varias de las especies de *Astragalus* estudiadas. Fig. 11, *A. granatensis* Lam. subsp. *granatensis*; M-I con 8 II. Fig. 12, *A. alopecuroides* L.; M-A-I con 8 II. Fig. 13, *A. grossii* Pau; M-I con 8 II. Fig. 14, *A. clusii* Boiss.; M-I con 8 II. Fig. 15, *A. sempervirens* Lam. subsp. *nevadensis* (Boiss.) P. Monts.; M-I con 8 II. Fig. 16, *A. incanus* L. subsp. *incanus*; M-I con 8 II. Fig. 17, *A. incanus* L. subsp. *macrorbizus* (Cav.) Lain; M-I con 8 II. Fig. 18, *A. vesicarius* L. subsp. *vesicarius*; M-I con 8 II. Fig. 19, *A. hispanicus* Cosson ex Bunge; M-I con 8 II. Fig. 20, puentes cromosómicos en *A. lusitanicus* subsp. *lusitanicus*. Fig. 21, idem en *A. alopecuroides* L.

Variabilidad cromosómica.

a) *Cambios numéricos.* En nuestro análisis y en los realizados por otros investigadores, se descubre la existencia de taxones con números cromosómicos diferentes: $n = 11, 12, 13, 14, 15, 22, 24$. Excepcionalmente se dan también algunos números considerablemente más altos como $n = 32$ y $n = 48$. La existencia de estos números altos ($n = 14, 15, 22$ y 24) pone de manifiesto que el origen de los cambios numéricos en el género es de naturaleza poliploide y aneuploide, es decir, que se produce mediante un proceso de multiplicación exacta del número $x = 8$, o como resultado de un incremento numérico que no corresponde a la multiplicación por múltiplos exactos del citado número básico.

Se puede pensar, por otra parte, que los números aneuploides $2n = 28, 30$ y 44 corresponden a poliploides secundarios, originados a partir del mismo número básico $n = 8$, por pérdida de una o dos parejas cromosómicas. Esta

Taxones	n	Ø medio del polen (en μ)	Anomalías meióticas (en %)	Fertilidad del polen (en %)
<i>A. boeticus</i> L.	$n = 15$	$21,2 \pm 0,92$	—	95
<i>A. scorioides</i> Pourret ex Willd.	$n = ?$	$36,9 \pm 1,04$?	93
<i>A. pauciflorus</i> Lázaro	$n = 14$	$28,8 \pm 2,05$	—	98
<i>A. poliactinus</i> Boiss.	$n = 8$	$25,6 \pm 1,36$	—	98
<i>A. stella</i> Gouan	$n = 8$	$34,2 \pm 1,21$	—	93
<i>A. sesameus</i> L.	$n = 8$	$33,7 \pm 2,63$	—	97
<i>A. echinatus</i> Murray	$n = 14$	$30,7 \pm 2,71$	16	94
<i>A. epiglottis</i> L. subsp. <i>asperulus</i> (Dufour) Nyman	$n = 8$	$26,2 \pm 0,82$	—	98
<i>A. hamosus</i> L.	$n = 22$	$26,1 \pm 1,96$	—	98
<i>A. glaux</i> L.	$n = 8$	$28,7 \pm 1,63$	15	96
<i>A. lusitanicus</i> L. subsp. <i>lusitanicus</i>	$n = 8$	$28,7 \pm 1,63$	9	97
<i>A. granatensis</i> L. subsp. <i>granatensis</i>	$n = 8$	$30,6 \pm 3,07$	—	98
<i>A. alopecuroides</i> L.	$n = 8$	$29,7 \pm 2,48$	25	92
<i>A. grossii</i> Pau	$n = 8$	$27,8 \pm 2,09$	25	97
<i>A. clussii</i> Boiss.	$n = 8$	$31,5 \pm 0,83$	—	98
<i>A. sempervirens</i> subsp. <i>nevadensis</i> (Boiss.) P. Monts.	$n = 8$	$27,9 \pm 0,97$	—	98
<i>A. incanus</i> L. subsp. <i>incanus</i>	$n = 8$	$24,3 \pm 1,01$	—	97
<i>A. incanus</i> L. subsp. <i>macrorrhizus</i> (Cav.) Lainz	$n = 8$	$24,3 \pm 1,74$	—	99
<i>A. vesicarius</i> L. subsp. <i>vesicarius</i>	$n = 8$	$25,5 \pm 1,83$	—	94
<i>A. hispanicus</i> Cosson ex Bunge	$n = 8$	$32,8 \pm 1,07$	30	92

CUADRO II.—Número cromosómico, tamaño del polen, porcentaje de anomalías en meiosis y fertilidad del polen de las especies *Astragalus* estudiadas.

pérdida pudo haberse producido como resultado de la formación de gametos con números aberrantes en las primeras etapas de la evolución de estos poliploides. Es frecuente, en efecto, que los poliploides recientemente formados tengan una segregación irregular de los cromosomas en meiosis, como consecuencia de la formación en M-I de configuraciones multivalentes. La unión de estos gametos con números aberrantes puede dar lugar a la formación de cigotos de constitución aneuploide. La selección natural favorecerá la supervivencia de aquellos genotipos que resulten mejor equilibrados y adaptados al medio en que se desenvuelven.

Los números básicos nuevos en el género, tales como $n = 11, 12$ y 13 , particularmente los dos primeros, son característicos y por ello muy frecuentes en las regiones occidentales de Estados Unidos. Algunos de estos taxones, muy pocos ciertamente, penetran y se distribuyen en Canadá.

En la segunda parte de este trabajo tendremos que volver a ocuparnos de estos taxones cuando discutamos la relación existente entre la constitución cromosómica de las especies y su distribución geográfica. Aquí, sin embargo, no nos parece oportuno entrar en la discusión de los posibles mecanismos citológicos responsables de la aparición de estos taxones, ya que no hemos tenido posibilidad de estudiarlos personalmente.

b) *Meiosis y fertilidad del polen*. Tal como hemos podido observar en el capítulo dedicado a las observaciones en meiosis, los cromosomas ofrecen prácticamente en todos los taxones un comportamiento regular de diploides reflejado en la fertilidad alta de los granos de polen, que oscila entre 92 y 98 % (cuadro II). Estos hechos ponen en evidencia la existencia de un genotipo bien equilibrado y bien adaptado a las circunstancias ambientales de las poblaciones correspondientes.

En el cuadro II se presentan los números cromosómicos gaméticos (n) que hemos encontrado en todas las especies analizadas y que confirman en todos los casos los números somáticos ($2n$) determinados en meristemos radicales.

En el mismo cuadro puede observarse la frecuencia de anomalías meióticas de algunas especies, por ejemplo *A. echinatus* Murray, *A. alopecuroides* L., *A. grossii* Pau y *A. hispanicus* Cosson ex Bunge, que, no obstante el porcentaje relativamente alto, tiene muy poca repercusión sobre la fertilidad masculina. Estas anomalías, entre las cuales citamos puentes cromosómicos, que atribuimos a dificultades de terminalización o a consecuencias de aglutinación, no tienen consecuencias graves para el normal funcionamiento de los granos de polen.

El comportamiento meiótico regular nos permite atribuir el carácter alotetraploide a *A. scorpioides* Pourret ex Willd ($2n = 48$), y de aloploides secundarios a *A. boeticus* L. ($2n = 30$), *A. pauciflorus* Lázaro ($2n = 28$), *A. echinatus* Murray ($2n = 28$) y *A. hamosus* L. ($2n = 44$), por pérdida de una o dos parejas de cromosomas que experimentaron después de la multiplicación de sus genomios.

El análisis meiótico nos ha revelado también que estos poliploides presentan, no obstante, en diacinesis y metafase I, un solo nucleolo, en correspondencia con la presencia de una sola pareja satelitífera en sus correspondiente cariotipos. El hecho de que solo aparezca una pareja con organizador nucleolar y un solo nucleolo, podemos atribuirlo a fenómenos de competencia entre las dos parejas satelitíferas que después de la duplicación quedan englobadas en una sola vesícula nuclear, dando como resultado la inhibición en la actividad nucleolar de una de las dos. A esta conclusión llegamos después de considerar los experimentos sobre competencia e inhibición de las parejas satelitíferas hechos por NAVASHIN (1934) en diferentes especies del género *Crepis*.

BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, M. (1940) *Chromosome numbers in Saskatchewan legumes*. M. A. thesis. University of Saskatchewan, Saakatoon, Sask.
- BAUDIER, H. & A. CAUWET (1968) Sur quelques plantes inédites, rares ou critiques de la flore des Pyrénées Orientales et des Corbières audoises. *Nat. Monpel. (Bot.)* 19: 179-200.
- CHATER, A. (1968) *Astragalus* L., in T. G. TUTIN & al. (eds.) *Flora Europaea* 2: 108-124, Cambridge.
- FERNANDES, A. & M. T. LEITAO (1971) Contribution à la connaissance cytotoxinomique des spermatophyta du Portugal. III. Caryophyllaceae. *Bol. Soc. Brot., 2.ª ser.* 45: 143-176.
- & M. SANTOS (1975) Contribution à la connaissance cytotoxinomique des spermatophita du Portugal. IV. Leguminosae. (Suppl. 1). *Bol. Soc. Brot., 2.ª ser.* 49: 173-196.
- GOOD, R. (1953) *The geography of the flowering plants*. London.
- HEAD, C. S. (1957) Mitotic chromosome studies in the genus *Astragalus*. *Madroño* 14: 95-106.
- JAMES, L. E. (1951) Observations on the taxonomy of *Astragalus*, subgenus *Hesperastragalus*. *Contr. Dudley Herb.* 4: 63-72.
- LEDINGHAM, G. F. (1957) Chromosome numbers of some Saskatchewan Leguminosae with particular reference to *Astragalus* and *Oxytropis*. *Canad. Journ. Bot.* 35: 657-666.
- (1958) Chromosome numbers in *Astragalus*. *Proc. Genet. Soc. Canad.* 3: 15-18
- (1959) Chromosome numbers in *Astragalus* and *Oxytropis* (abstract). *Proc.*

- Intern. Congr. Bot. IXth. Congr., Montreal 2: 220.*
- LEDINGHAM, G. F. (1960) Chromosome numbers in Astragalus and Oxytropis. *Canad. Journ. Genet. Cytol.* **2**: 119-128.
- & M. D. FAHSELT (1964) Chromosome numbers of some North American species of Astragalus (Leguminosae). *Sida. Contr. Bot.* **1**: 313-327.
- & B. M. REVER (1963) Chromosome numbers of some southwest Asian species of Astragalus and Oxytropis (Leguminosae). *Canad. Journ. Genet. Cytol.* **5**: 18-32.
- LEINS, P. & H. MERXMÜLLER (1968) Oxytropis DC. in T. G. TUTIN & al. (eds.) *Flora Europaea 2*: 124-126. Cambridge.
- LORENZO-ANDREU, A. & M.^a P. GARCÍA SAINZ (1950) Cromosomas somáticos de plantas espontáneas en la estepa de Aragón. *Anal. Est. Exper. Aula Dei 2 (1)*: 12-20.
- LÖVE, A. (1963) Cytotaxonomy and Genetic Delimitation. *Proc. Symp. Biosyst. Montreal, 1962*.
- & E. KJELLQVIST (1974) Cytotaxonomy of Spanish plants. IV. Dicotyledons: Caesalpinaceae-Asteraceae. *Lagascalia 4*: 153-211.
- NAVASHIN, M. (1934) Chromosome alterations caused by hybridization and their bearing upon certain general genetic problems. *Cytologia 5*: 169-203.
- PRETEL, A. & A. SAÑUDO (1974) Chromosome numbers of Spanish species of Astragalus, in A. Löve (ed.) IOPB Chromosome number reports, XLVI. *Taxon 23*: 801.
- RYDBERG, P. A. (1929) Astragalanae, in *N. Am. Flora 24*: 251-462.
- SAÑUDO, A. (1971) 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. Ci. Biol. (Granada) 1*: 1-21.
- SENN, H. A. (1938) Chromosome numbers relationships in the Leguminosae. *Bibliogr. Genét.* **12**: 175-336.
- SHARMA, A. K. & A. SHARMA (1972) *Chromosome Techniques. Teory and Practice*, 2.^a ed. London & Baltimore.
- TISCHLER, G. (1938) Pflanzliche Chromosomen-zahlen. IV. *Tabulae Biol.* **16**: 162-218.
- TURNER, B. L. (1956) Chromosome numbers in the Leguminosae I. *Amer. Journ. Bot.* **43**: 577-581.
- & O. S. FEARING (1960) Chromosome numbers in Leguminosae III. Species of Southwestern United States and Mexico. *Amer. Journ. Bot.* **47**: 603-608.
- VILKOMERSON, H. (1943) Chromosomes of Astragalus. *Bull. Torrey Bot. Club 70*: 430-435.