

REAL ACADEMIA DE CIENCIAS
EXACTAS, FISICAS Y NATURALES

LA ANDROESTERILIDAD VEGETAL
Y SU UTILIZACIÓN

DISCURSO

LEIDO EN EL ACTO DE SU RECEPCIÓN

POR EL

Excmo. Sr. D. ENRIQUE SANCHEZ-MONGE Y PARELLADA

Y

CONTESTACIÓN

DEL

Excmo. Sr. D. FLORENCIO BUSTINZA LACHIONDO

EL DIA 17 DE MARZO DE 1971



MADRID

DOMICILIO DE LA ACADEMIA:

VALVERDE, 22. TELEFONO 221 25 29

1971

Depósito legal; M. 4.194 - 1971.

GRAFICAS UGUINA - MELENDEZ VALDES, 7 - MADRID, 1971

DISCURSO

DEL

EXCMO. SR. D. ENRIQUE SÁNCHEZ-MONGE Y PARELLADA

«LA ANDROESTERILIDAD VEGETAL
Y SU UTILIZACIÓN»

EXCMO. SEÑOR PRESIDENTE,

EXCMOS. SEÑORES ACADEMICOS,

SEÑORAS, SEÑORES,

Es muy difícil para mí en estos momentos el expresar adecuadamente mi agradecimiento a la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales por el honor que me dispensa con su benévola elección para la medalla que tan mercedamente ostentaron personalidades como mi Profesor de Microbiología y de Enología, D. Juan Marcilla Arrazola, y el Profesor D. Julián Sanz Ibáñez.

Sirvan unas breves palabras de afectuoso recuerdo para este último como testimonio de mi agradecimiento a esta docta Corporación.

Tuve el privilegio de conocer personalmente al Profesor Sanz Ibáñez en el Instituto Cajal, a cuyos laboratorios acudíamos algunos alumnos de la entonces Escuela Especial de Ingenieros Agrónomos para trabajar con el Profesor Marcilla. Más tarde tuve ocasión de presentarle al Doctor Tjio, descubridor del verdadero número cromosómico del hombre y en cuyos trabajos sobre citología humana estaba muy interesado el Profesor Sanz Ibáñez.

En estos escasos contactos saqué la impresión de un trato afable, abierto y franco, por parte de un hombre que se expresaba con recio acento aragonés, porque el Profesor Sanz Ibáñez era natural de Zaragoza, tierra que ha producido notables médicos investigadores como Ramón y Cajal, Tello y Lorente de Nó.

Cursó D. Julián Sanz su carrera de medicina en Zaragoza y se orientó desde el comienzo de sus estudios hacia la especialización en Histología y Anatomía Patológica, siendo sucesivamente Alumno Interno, Ayudante de Prácticas y Auxiliar de esta asignatura.

Completó su formación en el extranjero trabajando en el Instituto de Neu-

rología de Viena con el Profesor Marburg, en el Instituto del Cáncer de Heidelberg con el Profesor Lettré, y en el Instituto Kaiser-Wilhem de Berlín con el Profesor Fischer.

Obtuvo la cátedra de Histología y Anatomía Patológica de Santiago de Compostela en 1940 y la de Madrid en 1944, cuando ya había conseguido el Premio Nacional de Investigación Francisco Franco por su trabajo "Polio-mielitis Experimental".

A propuesta del propio D. Santiago Ramón y Cajal fue designado Jefe de Sección del Instituto Cajal del que llegó a Director en 1945. A esta Dirección unió la del Instituto del Cáncer en 1946.

Son muy numerosas sus publicaciones, especialmente sobre virosis del sistema nervioso y sobre cáncer. Del valor de las mismas es buena prueba una de las frases que le dedicó el Doctor Marañón en su contestación al discurso de recepción en esta Academia.

"De su labor... son exponentes decisivos los frutos pedagógicos de su gestión y sus publicaciones, sólidas, varias de ellas consideradas ya como autoridades..."

Sírvanos de ejemplo su personalidad humana y científica y que el Señor le haga otorgado el merecido descanso.

Pasemos al tema de la recepción:

LA ANDROESTERILIDAD VEGETAL Y SU UTILIZACIÓN

1. LA MEJORA GENÉTICA VEGETAL

En la lucha contra el hambre mundial, la Genética Vegetal ha de desempeñar un importantísimo papel, mediante la aplicación de sus técnicas a la obtención de mayor cantidad y mejor calidad de alimentos vegetales. Esta aplicación técnica de la Genética es lo que se viene llamando Mejora Vegetal.

En último término, la Mejora Genética Vegetal trata de obtener nuevos genotipos de plantas cultivadas que:

- Produzcan, por unidad de superficie, más que las preexistentes.
- Puedan ser cultivadas en zonas donde, anteriormente, no era posible el cultivo.
- Den productos de mejor calidad.
- Permitan el perfeccionamiento de los métodos de cultivo y, sobre todo, la máxima mecanización.

Para obtener genotipos de mayor rendimiento se siguen dos líneas de trabajo complementarias y, casi siempre, inseparables: la mejora de la productividad potencial y la mejora de las resistencias. La mejora de la productividad potencial consiste en la obtención de genotipos vegetales que, en un ambiente agrícola determinado, tengan las mejores características morfológicas: sistema radicular, sistema foliar, número de flores, tamaño de frutos, etc. La mejora de las resistencias trata de obtener genotipos en los que esta productividad potencial llegue a ser actual por resistencia de la planta a condiciones ambientales adversas, plagas y enfermedades.

Dentro de las técnicas que conducen a la mejora de la productividad, la explotación de la heterosis, o vigor híbrido, es una de las más eficaces para algunas plantas y prometedora para otras.

2. HETEROSIS EN VEGETALES

La observación de la heterosis o vigor híbrido en los vegetales es muy antigua y figura ya entre los estudios de KÖLREUTER sobre la hibridación vegetal entre los años 1760 y 1766. También DARWIN, en 1877, estudió los efectos de la autofecundación y de la hibridación sobre el vigor. Fue BRUCE el que, en 1878, observó el vigor de los híbridos de maíz obtenidos despendonando hileras de plantas y recogiendo la semilla sobre las hileras así castradas.

La explotación de la heterosis vegetal puede decirse que empieza con los híbridos de maíz, y fueron los trabajos de EAST (1908, 1909, 1936), SHULL (1909) y JONES (1918), los que condujeron a la obtención de los distintos tipos de híbridos que han llevado a la consecución de producciones que sobrepasan los 10.000 kgs. de grano por hectárea.

La heterosis vegetal es más fácilmente observable, y si se quiere, más espectacular, en los híbridos entre líneas homocigóticas de plantas alógamas que en los híbridos entre genotipos diferentes de plantas autógamas, pero también en éstas pueden obtenerse notables incrementos en vigor y productividad con híbridos entre genotipos bien elegidos. Así, por ejemplo, diversos autores han encontrado en los híbridos entre variedades de trigo aumentos de productividad sobre el mejor genitor que llegan al 84 por 100 (BRIGGLE, 1963; BROWN, WEIBEL y SEIF, 1966; SHEBESKI, 1966; FONSECA y PATTERSON, 1968; NETTEVICH, 1968; SÁNCHEZ-MONGE, 1968a; LIVERS y HEYNE, 1969; WELLS y LAY, 1970), en cebada estos aumentos alcanzan el 40 por 100 (UPADHAYA y RASMUSSEN, 1957; SUNESON, 1962; SEVERSON y RASMUSSEN, 1968), en algodón el 47 por 100 (JONES y LODEN, 1951; TURNER, 1953), en tomate el 32 por 100 (LARSON y PAUR, 1948) y en habas el 25 por 100 (BOND *et al.*, 1964a y b, 1966a y b).

Pero así como la explotación práctica de la heterosis en el maíz es relativamente fácil y económica por la situación en la planta de la inflorescencia masculina o pendón, en otras plantas alógamas y en todas las autógamas se presentan enormes problemas técnicos para la obtención de semilla híbrida a precios razonables.

La consecución de semilla híbrida en cebolla mediante utilización de la androesterilidad (JONES y EMSWELLER, 1937; JONES y CLARKE, 1943), y sobre todo la resolución del problema, también mediante androesterilidad, en una planta autógama, el sorgo (STEPHENS, 1937; STEPHENS y HOLLAND, 1954), han proporcionado el método para intentar la resolución del mismo problema en las demás plantas cultivadas.

3. EXPLOTACIÓN DE LA HETEROSIS

Para poder explotar la heterosis en plantas autóгамas o alógamas, con producción económica de semilla híbrida, hay que resolver los problemas siguientes:

- Obtener un genotipo androestéril, es decir, que no necesite castración artificial y que
 - reproduzca fácil y económicamente en polinización libre con otro genotipo que no difiera de él más que en el sistema determinante de la androesterilidad, es decir, que sea androfértil;
 - se deje también polinizar por otros genotipos en los campos de producción de semilla híbrida.
- Obtener otro genotipo que, además de dar un híbrido vigoroso y productivo con el androestéril, sea portador de un sistema genético dominante restaurador de la fertilidad del polen. Este sistema genético restaurador no es necesario cuando la planta agrícola de que se trate no se explote por sus frutos o semillas, como ocurre con plantas forrajeras, sacarinas o textiles.

Es mi propósito pasar revista a los sistemas genéticos que ya se utilizan, o que ofrecen posibilidades de ser utilizados en un futuro próximo, para la explotación de la heterosis vegetal, sistemas entre los que la androesterilidad, génica o citoplásmica, ocupa un destacado lugar.

3.1. Alelos de incompatibilidad polen-estilo

En este método no se utiliza la androesterilidad absoluta de una planta, sino la autoesterilidad determinada por una serie alélica (alelos S) de incompatibilidad entre polen y estilo, que impide la autofecundación.

El método es aplicable a plantas en las que, además de existir una de estas series de alelos S sea posible la multiplicación clonal.

Si se dispone de dos genotipos autoincompatibles e interfértiles, cuyo híbrido manifieste un grado aprovechable de heterosis, basta reproducir clonalmente ambos genotipos, cuyas constituciones genéticas podemos designar por:

$$\text{Clon A} = S_i S_j$$

$$\text{Clon B} = S_k S_l$$

En un campo, aislado de cualquier contaminación polínica con la misma especie vegetal, se plantan, bien mezcladas al azar, bien en líneas alternas, can-

tidades iguales de plantas de los clones o genotipos **A** y **B**. La semilla obtenida sobre plantas **A** ($S_i S_j$) procederá de fecundación con polen procedente de plantas **B** (S_k o S_l), mientras que la semilla que se obtenga sobre plantas **B** ($S_k S_l$) procederá de fecundación con polen de las **A** (S_i o S_j). Luego toda la semilla obtenida será híbrida y, respecto a la serie alélica S , de uno de los cuatro genotipos $S_i S_k$, $S_i S_l$, $S_j S_k$, $S_j S_l$.

Cuando, además de ser factible la reproducción clonal, puedan obtenerse genotipos homocigóticos para los alelos S , la producción de semilla puede abarataarse produciendo híbridos dobles.

Los genotipos homocigóticos para alelos S pueden obtenerse en plantas en las que la determinación de la norma de reacción del grano de polen sea de tipo esporofítico. También pueden obtenerse homocigotos en autopolinizaciones en las que la incompatibilidad entre polen y estilo se supere con tratamientos químicos del estigma (LEWIS, 1942). Igualmente, la identificación de plantas haploides y la duplicación artificial de su número cromosómico conduce a la obtención de homocigotos.

Si se dispone de cuatro genotipos homocigóticos para diferentes alelos S : $S_i S_i$, $S_j S_j$, $S_k S_k$, $S_l S_l$ y se los reproduce clonalmente, se pueden obtener en dos campos aislados semillas de las constituciones genéticas $S_i S_j$ y $S_k S_l$, plantando el primero de los campos con plantas de los clones $S_i S_i$ y $S_j S_j$ en números iguales, y el segundo con los otros dos clones.

Mezclando cantidades iguales de los dos tipos de semilla para sembrar otro campo aislado, se obtendrá semilla de un híbrido doble en el que figurarán también cuatro genotipos para los alelos S .

Este método ofrece posibilidades para su utilización en algunas crucíferas (RUNFELDT, 1960).

3.2. *Castración manual*

Este es el caso del maíz, planta en la que sembrando en líneas alternas de un campo aislado dos genotipos que combinen en un buen híbrido, basta despendonar uno de ellos para obtener sobre él la semilla híbrida. El híbrido doble, o híbrido entre dos híbridos simples, tiene su justificación también en este caso en el abaratamiento de la semilla, ya que en el híbrido simple las plantas que hacen de hembras en el cruzamiento son de líneas homocigóticas y, por lo tanto, poco vigorosas y productivas por efecto de la homosis, mientras que en el híbrido doble las plantas que hacen de hembras muestran ya el efecto de la heterosis.

La castración manual puede aplicarse a plantas autógamias o alógamas en

las que el precio de la semilla repercute poco sobre los costes de producción, como pueden ser algunas plantas hortícolas para cultivo en invernadero.

3.3. *Gametocidas selectivos*

Se está intentando descubrir un producto que, aplicado a las plantas produzca una acción gametocida selectiva, es decir, que destruya los granos de polen y respete la parte femenina de las flores. Un gametocida selectivo ideal habrá de carecer de efectos fitotóxicos y de acción sobre los gametos femeninos.

Con algunos éxitos parciales y alentadores han probado su acción gametocida selectiva productos tales como el ácido giberélico, la hidracida maleica, el 2,3-dicloroisobutirato de sodio (conocido comercialmente como FW-450), el ácido 2,3,5-triyodobenzoico, y otros.

La mayor o menor eficacia de estos productos sobre diversas plantas se registra en la Tabla I.

La idea en la utilización del gametocida selectivo es bien simple. Para obtener semilla híbrida bastaría sembrar, en surcos alternos, dos genotipos de una planta capaces de combinar en un buen híbrido. Los surcos pares, por ejemplo, se tratarían con el gametocida y la semilla recogida sobre estos surcos tratados sería híbrida. No obstante, no conocemos todavía ningún caso de utilización de gametocida selectivo en el que se haya pasado de la fase experimental a la comercial. Los resultados más prácticos son seguramente los obtenidos con el algodón, *Gossypium hirsutum* L. y con el gametocida FW-450 aplicado en pulverización poco antes de la floración.

3.4. *Androesterilidad génica*

En numerosas plantas cultivadas, tanto autóгамas como alógamas, se han encontrado genotipos incapaces de producir polen, androestériles, o que produciendo polen funcional éste no sale de las anteras por supresión génica de la apertura de estas últimas o antesis. En la Tabla II se recoge una lista de plantas agrícolas en las que se han encontrado sistemas genéticos nucleares (cromosómicos) androesterilizantes. Del examen de esta tabla puede deducirse que hay una gran mayoría de casos en los que la determinación génica de la androesterilidad es monogénica y recesiva. Utilizando la notación universalmente admitida, llamaremos *ms* a los alelos recesivos determinantes de la androesterilidad y *Ms* a sus dominantes para fertilidad normal. Los genotipos *Ms ms* y *Ms Ms* serán los androfértiles y el *ms ms* el androestéril.

TABLA I.—Acción de algunos productos gametocidas sobre plantas cultivadas.

P L A N T A		PRODUCTO	Esterilidad		Fitotoxicidad (1) (2)	AUTOR
Nombre vulgar	Especie botánica		♂ (1)	♀ (1)		
Achicoria	<i>Cichorium intybus</i> L.	2,3-dicloroisobutirato sódico	++	—	—	VALETTE, 1968
Alfalfa	<i>Medicago sativa</i> L.	"	+	+	+	MILLER y HITTLE, 1963
Algodón	<i>Gossypium hirsutum</i> L.	"	++	—	—	EATON, 1957
"	"	dalapón	++	—	—	MEYER y MEYER, 1958
"	"	hidracida maleica	++	—	—	" "
Alholva	<i>Gossypium arboreum</i> L. <i>Trigonella foenum-graecum</i> L.	2,3-dicloroisobutirato sódico	++	—	—	DUBEY y SINGH, 1968a
Berenjena	<i>Solanum melongena</i> L.	"	++	—	—	KAUL y SINGH, 1967
Boca de dragón	<i>Antirrhinum majus</i> L.	2,4-D	++	—	—	JYOTISHI y HUSSAIN, 1968
Calabaza	<i>Cucurbita pepo</i> L.	dicloroacetato sódico	++	—	—	KHO y BRYN, 1962
Cebada	<i>Hordeum vulgare</i> L.	hidracida maleica	++	—	—	WITTWER y HILLYER, 1954
"	"	giberelato potásico (en invernadero)	++	—	—	JAMES y LUND, 1965
"	"	" (en campo)	+	—	—	" "
Girasol	<i>Helianthus annuus</i> L.	ácido 2,3,5-triyodobenzoico	++	—	—	KIERMAYER, 1959
"	"	ácido giberélico	++	+	—	SCHUSTER, 1969
"	"	hidracida maleica	—	—	—	" "
"	"	ácidos 2,3,5-triyodobenzoico y giberélico	++	—	—	" "
Judía Mung	<i>Phaseolus aureus</i> Roxb.	ácido 2,2-dicloropropiónico	++	—	—	KAUL, 1970
Kenaf	<i>Hibiscus cannabinus</i> L.	2,3-dicloroisobutirato sódico	++	—	—	DUBEY y SINGH, 1968a
Lino	<i>Linum usitatissimum</i> L.	"	++	—	—	" " 1969
"	"	hidracida maleica	—	—	—	" "
Maíz	<i>Zea mays</i> L.	"	++	—	—	MOORE, 1950; NAYLOR, 1950;
"	"	"	—	—	—	DENISEN y HABER, 1950

"	"	"	"	"	WARREN y DIMMOCK, 1954
"	"	giberelina	"	++	NELSON y ROSSMAN, 1958
Okra	<i>Hibiscus esculentus</i> L.	hidracida maleica	++	++	DUBEY y SINGH, 1968b
"	"	2,3-dicloroisobutirato sódico	++	++	"
Pepino	<i>Cucumis sativus</i> , L.	hidracida maleica	++	++	WITTWER y HILLYER, 1954
Remolacha (2n)	<i>Beta vulgaris</i> L.	2,3-dicloroisobutirato sódico	++	++	OTHA y MATSUMURA, 1962; WIT, 1960
Remolacha (4n)	"	"	++	++	FÜRSTE, 1964
Sandía	<i>Citrullus vulgaris</i> Schrad.	hidracida maleica	--	--	REHM, 1952
"	"	ácido triyodobenzoico	+	+	"
"	"	ácido 2,4-diclorofenoxiacético	++	++	"
Sésamo	<i>Sesamum indicum</i> L.	2,3-dicloroisobutirato sódico	++	++	DUBEY y SINGH, 1968a
Soja	<i>Glycine max</i> (L.) Merr.	"	+	+	STARNEs y HADLEY, 1962
Tabaco	<i>Nicotiana tabacum</i> L.	"	++	++	VERONA, 1965; DUBEY y SINGH, 1968a
Tomate	<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	"	++	++	MOORE, 1950
"	"	hidracida maleica	++	++	REHM, 1952
"	"	ácido triyodobenzoico	++	++	"
Trébol blanco	<i>Trifolium repens</i> L.	2,3-dicloroisobutirato sódico	++	++	WIT, 1960
Trébol rojo	<i>Trifolium pratense</i> L.	"	++	++	"
Trigo	<i>Triticum aestivum</i> L.	giberelina	+	+	PORTER y WIESE, 1961
"	"	dalapón	+	+	"
"	"	2,3-dicloroisobutirato sódico	+	+	"
"	"	ácido 2,3,5-triyodobenzoico	+	+	"
"	"	hidracida maleica	+	+	"
"	"	"	++	++	GOUJON, 1968
Vallico	<i>Lolium perenne</i> L.	2,3-dicloroisobutirato sódico	--	--	WIT, 1960

(1) ++ = esterilidad, + = esterilidad parcial, -- = fertilidad.

(2) + = efecto fitotóxico, -- = sin efecto fitotóxico.

TABLA II.—Androesterilidad génica en plantas cultivadas.

P L A N T A		Genes reguladores (1)	OBSERVACIONES	A U T O R
Nombre vulgar	Especie botánica			
Alfalfa	<i>Medicago sativa</i> L.	3r		CHILDERS y McLENNAN, 1960
Algodón	<i>Gossypium hirsutum</i> L.	1r		JUSTUS y LEINWEBER, 1960
"	"	1d		ALLISON y FISHER, 1964
Arándano	<i>Vaccinium angustifolium</i> Ait.	varios		AALDERS y HALL, 1963
Arroz	<i>Oryza sativa</i> L.	1r		NAGAI, 1926
Berenjena	<i>Solanum melongena</i> L.	1r	indehiscencia	JASMIN, 1954
Cabaza	<i>Cucurbita pepo</i> L.	1r		SHIFRIS, 1945
"	<i>Cucurbita maxima</i> Duch.	1r	sin meiosis	HUTCHINS, 1944
Cebada	<i>Hordeum vulgare</i> L.	1r		SUNESON, 1940
"	"	1r	19 loci	HOCKETT <i>et al.</i> , 1968
Col	<i>Brassica oleracea</i> L.	1r		COLE, 1959
Girasol	<i>Helianthus annuus</i> L.	1r		KUPTSOV, 1935; PUTT y HEISER, 1966
"	"	2r		PUTT y HEISER, 1966
Guisante	<i>Pisum sativum</i> L.	1r		BATESON, 1908
Guisante de olor	<i>Lathyrus odoratus</i> L.	1r		BATESON, SAUNDERS y PUNNETT, 1908
Haba	<i>Vicia faba</i> L.	1r		BOND <i>et al.</i> , 1964a y b
Judía de Lima	<i>Phaseolus lunatus</i> L.	1r		ALLARD, 1963
Lechuga	<i>Lactuca sativa</i> L.	3r		LINDOVIST, 1960
Maíz	<i>Zea mays</i> L.	1r		EYSTER, 1921
Marimóna	<i>Ranunculus asiaticus</i> L.	1r		SCHNACK y RE, 1968
Melón	<i>Cucumis melo</i> L.	1r		BOHN y WHITAKER, 1949
Papaya	<i>Carica papaya</i> L.	1r		STOREY, 1953
Patata	<i>Solanum tuberosum</i> L.	1d	supresión androceo	SALAMAN, 1910
Pimiento	<i>Capsicum annuum</i> L.	3r	rayos X	DASKALOFF, 1968
Quinoa	<i>Chenopodium quinoa</i> Willd	1r		GANDARILLAS, 1969
Rábano	<i>Raphanus sativus</i> L.	1r		TOKUMASU, 1951
Ricino	<i>Ricinus communis</i> L.	1r		CLAASEN y HOFFMAN, 1950
Sorgo	<i>Sorghum vulgare</i> Pers.	1r		KARPER y STEPHENS, 1936
Tabaco	<i>Nicotiana tabacum</i> L.	2r		BHAT y KRISHNAMURTHI, 1956
Tomate	<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.			
"	"	1r		LESLEY y LESLEY, 1939
"	"	1r	42 loci	RICK, 1944, 1945, 1962
Trigo	<i>Triticum aestivum</i> L.	3r		ATWAL <i>et al.</i> , 1967
Trigo semolero	<i>Triticum durum</i> Desf.	1r		BOZZINI y SCARASCIA - MUGNOZZA, 1967
Yute	<i>Corchorus capsularis</i> L.	1r	rayos X	RAKSHIT, 1967
"	<i>Coleus</i> sp.	1d		RIFE, 1944
"	<i>Brassica campestris</i> L.	1r	indehiscencia	DAS y CHOWDHURY, 1963
"	<i>Elaeagnus coracana</i> (L.) Gaertn			
"	<i>Paspalum notatum</i> Flügge	1r		AYANGAR, 1931
"	"	1r		BURTON, 1948

El método empleado para utilizar la androesterilidad génica en la obtención de semilla híbrida puede ser un poco diferente, según se disponga o no de otros sistemas genéticos que faciliten el trabajo.

3.4.1. Androesterilidad génica simple:

Se parte del hallazgo de un individuo androestéril, que seguramente procederá de mutación espontánea, en una variedad de una planta cultivada. Como ya hemos visto (Tabla II), es muy probable que se trate de una androesterilidad monogénica recesiva. El individuo androestéril hallado será de genotipo *ms ms* y, polinizándolo con una planta hermana de la misma variedad, que será de genotipo *Ms Ms*, se obtendrá semilla de constitución genética heterocigótica *Ms ms*, a la que llamaremos semilla tipo 1.

De esta semilla tipo 1 se reserva una parte y otra se siembra. Las plantas *Ms ms* que se obtengan serán de fertilidad normal y su autofecundación o intercrucamiento proporcionará una semilla (tipo 2) cuya composición genética será:

$$25 \% Ms Ms + 50 \% Ms ms + 25 \% ms ms$$

El siguiente paso consiste en sembrar en un campo aislado y en surcos alternos la semilla tipo 2 y la reserva de semilla tipo 1. Cuando las plantas alcancen la floración y antes del momento de antesis, se eliminan en los surcos sembrados con semilla 2 todas las plantas androfértiles *Ms Ms* y *Ms ms*, identificables por el normal desarrollo de sus anteras. Después de esta eliminación sólo quedan en el campo los surcos con plantas *ms ms*, androestériles y los surcos procedentes de semilla tipo 1, con plantas de genotipo *Ms ms*, androfértiles. Al no haber en el campo más polen que el producido por las plantas heterocigóticas *Ms ms*, toda la semilla que se recoja sobre los surcos androestériles procederá del cruzamiento:

$$ms ms \times Ms ms$$

y su composición genética será:

$$50 \% ms ms + 50 \% Ms ms \quad (\text{tipo 3})$$

Esta semilla tipo 3 puede reproducirse indefinidamente con la misma composición genética, puesto que sembrándola en aislamiento y recogiendo la semilla solamente sobre las plantas que resulten androestériles, a las que se

marca en el momento de la antesis, podemos estar seguros de que esta semilla vuelve a proceder de un cruzamiento del tipo:

$$ms\ ms \times Ms\ ms$$

y es por lo tanto semilla de tipo 3.

Para producir semilla híbrida basta sembrar en líneas alternas la semilla tipo 3 y semilla de otra variedad, que será *Ms Ms*, que dé un buen híbrido con la primera. En los surcos sembrados con semilla tipo 3 se arrancan las plantas androfértiles *Ms ms* antes de la antesis, con lo que la semilla recogida sobre el resto de las plantas, que son androestériles *ms ms*, será semilla híbrida entre las dos variedades y de constitución genética *Ms ms*.

3.4.2. Pseudoandroesterilidad:

Este método, propuesto por DUVICK (1966), es utilizable cuando un genotipo determinado (nuclear o citoplásmico) de una planta, se comporta como androfértil en determinado medio ambiente (ambiente **F**) y como androestéril en otro (ambiente **S**). El ambiente **F** es utilizado para obtener semilla de este genotipo que hará de genitor hembra de un híbrido que se producirá en el ambiente **S** por polinización con otro genotipo que actuará de genitor masculino y que habrá de ser fértil en este último ambiente.

Aunque el método no haya cuajado todavía en resultados prácticos, ya se han descubierto algunos casos de esta llamada pseudoandroesterilidad en espárrago, *Asparagus officinalis* L. (RANDALL y RICK, 1945), espinaca, *Spinacia oleracea* L. (BEMIS y WILSON, 1953), ricino, *Ricinus communis* L. (SHIFRISS, 1961a), pepino, *Cucumis sativus* L. (SHIFRISS, 1961b) y girasol, *Helianthus annuus* L. (PUTT y HEISER, 1966).

En el pimiento, *Capsicum annuum* L., existen genotipos androestériles que dan polen en ambientes fríos (HIROSE y TAKASHIMA, 1963).

En *Capsicum frutescens* L., se ha encontrado un genotipo que es fértil en el campo y androestéril en el invernadero (MARTIN y CRAWFORD, 1951).

Por el contrario, JUSTUS y LEINWEBER (1960) encontraron en una de las especies cultivadas de algodón, *Gossypium hirsutum* L., un gen recesivo que producía androesterilidad en el campo y fertilidad parcial en invernadero.

Algunas formas androestériles de la cebolla, *Allium cepa* L., producen polen cuando se mantiene a las plantas a temperaturas elevadas (LICHTER y MÜNDLER, 1961).

También, ciertos genotipos de zanahoria, *Daucus carota* L., resultan androestériles en el estado americano de California y parcialmente fértiles en el de Wisconsin (HANSCHÉ y GABELMAN, 1963).

3.4.3. Androesterilidad génica funcional:

Hay casos en los que la androesterilidad génica recesiva se debe, no a aborto del polen, sino a indehiscencia de las anteras, que quedan cerradas aunque contienen polen funcional. Esta androesterilidad por indehiscencia se ha encontrado, por ejemplo, en la berenjena, *Solanum melogena* L. (JASMIN, 1954) y en *Brassica campestris* L. (DAS y CHOWDHURY, 1963).

En estos casos, el homocigoto androestéril puede reproducirse en aislamiento rompiendo a mano las anteras maduras. La semilla resulta cara de obtención pero puede haber cosechas en las que el vigor híbrido compense el coste suplementario de la semilla.

La obtención de semilla híbrida no ofrece diferencias con el caso anterior.

3.4.4. Androesterilidad génica ligada a un marcador:

Puede resultar difícil, en algunas ocasiones, la identificación de las plantas androestériles antes de la antesis. Además, la eliminación de un 50 por 100 de plantas fértiles en los surcos productores de semilla encarece tal producción.

Resulta útil en estos casos disponer de un marcador genético que permita identificar las plantas androestériles en los primeros estados de su desarrollo y su eliminación temprana.

Lo ideal sería disponer de genes *ms* con efecto pleiotrópico marcador, pero no tenemos noticia más que de los casos descritos por KOHEL (1968) en el algodón y ALLARD (1953) en la judía.

Un buen gen marcador debe reunir las condiciones siguientes: expresión plena, manifestación temprana y estrecho ligamiento con el locus para androesterilidad, de tal modo que la recombinación entre el locus marcador y el *Ms ms* sea prácticamente nula.

Llamaremos *A* y *a* a los dos alelos posibles en el locus marcador y supondremos que los fenotipos recesivo, *aa*, y dominante *AA* o *Aa*, son perfectamente distinguibles en plántula.

Para poder utilizar el método es necesario disponer, dentro de una misma variedad cultivada, de los dos genotipos:

$$a\ ms / a\ ms \quad \text{y} \quad A\ Ms / a\ ms$$

La obtención de estos dos genotipos arranca del hallazgo del genotipo androestéril no marcado *a ms / a ms* en una variedad, siendo también necesario disponer de otra variedad marcadora y de fertilidad normal *A Ms / A Ms*.

El genotipo androestéril no marcado *a ms / a ms* se poliniza con plantas normales de la misma variedad, que serán *a Ms / a Ms*, con lo que se obtendrá

el heterocigoto fértil no marcado $a Ms / a ms$ que se siembra y autofecunda, con lo que se obtendrá una semilla de composición genética:

25% ($a Ms / a Ms$) + 50% ($a Ms / a ms$) + 25% ($a ms / a ms$) (semilla tipo 1).

Se obtiene entonces una estirpe marcadora en esta misma variedad mediante retrocruzamiento en el que actúa de genitor recurrente la propia variedad y como donante la variedad normal marcadora $A Ms / A Ms$, obteniéndose así este último genotipo dentro de la variedad primitiva (semilla 2).

Sembrando en surcos alternos los dos tipos de semilla 1 y 2, y eliminando en los surcos de semilla 1 todas las plantas fértiles, se realizará sobre las androestériles el cruzamiento:

$$(a ms / a ms) \times (A Ms / A Ms)$$

obteniéndose semilla de constitución genética $A Ms / a ms$ (semilla tipo 3).

Se puede iniciar entonces la multiplicación indefinida del androestéril, reservando una parte de la semilla tipo 3 y sembrando otra para autofecundar las plantas resultantes. La semilla obtenida en esta autofecundación tendrá una composición genética:

25% ($A Ms / A Ms$) + 50% ($A Ms / a ms$) + 25% ($a ms / a ms$) (semilla tipo 4).

La semilla tipo 4 se siembra ahora en surcos alternos con la reserva de semilla tipo 3 y en los surcos sembrados con semilla tipo 4 se eliminan todas las plantas marcadas por el carácter dominante A , que serán las androfértiles. Con ello quedarán surcos con plantas de constitución genética $a ms / a ms$ (las procedentes de semilla tipo 4) y surcos con plantas de genotipo $A Ms / a ms$ (las procedentes de semilla tipo 3). La semilla obtenida sobre las primeras tendrá la composición genética:

$$50\% (A Ms / a ms) + 50\% (a ms / a ms) \text{ (semilla tipo 5).}$$

La obtención continua de semilla tipo 5 es ahora muy fácil puesto que se siembra en campo aislado, y recogiendo semilla solamente sobre plantas no marcadas de fenotipo a , ésta será a su vez de tipo 5 por proceder de polinización de plantas no marcadas y androestériles $a ms / a ms$ con plantas marcadas y fértiles $A Ms / a ms$.

Para producir semilla híbrida basta con hacer siembras, como siempre en surcos alternos, con semilla tipo 5 y con semilla de otra variedad de fertilidad polínica normal $Ms Ms$, y que dé un buen híbrido con la primera. En los surcos de semilla tipo 5 se eliminan, al principio del desarrollo de las plantas, las marcadas con el carácter dominante A , que son las androfértiles

y toda la semilla que se recoja en las plantas no marcadas de estos surcos será semilla híbrida.

Podemos citar como ejemplos en los que podría aplicarse este sistema los siguientes:

- Un alelo recesivo, *ms*, para androesterilidad en el girasol, *Helianthus annuus* L., está ligado con el recesivo *t* que produce ausencia de pigmentación rojo-violácea en la plántula. El dominante *T* da una pigmentación acusada y la fracción de recombinación entre ambos loci es solamente 0,0085 (LECLERCQ, 1966).
- En el algodón, *Gossypium hirsutum* L., encontró KOHEL (1968) un estrecho ligamiento, que incluso podría ser, como hemos dicho, un solo locus con efecto pleiotrópico, entre el alelo recesivo para androesterilidad *ms-2* y una anomalía recesiva de las hojas, consistente en la presencia de manchas pálidas en las mismas.
- SAMPSON (1966) ha encontrado en la col, *Brassica oleracea* L., otro ligamiento sin apenas recombinación entre el recesivo *ms-1* para androesterilidad y el recesivo *c* que produce ausencia de antocianina en el hipocotileo.
- Por último, en el haba, *Vicia faba* L., BOND y sus colaboradores (1964a) han encontrado un ligamiento utilizable entre un recesivo para androesterilidad y una deficiencia clorofílica.

3.4.5. Androesterilidad génica ligada a susceptibilidad a un producto fitocida.

El método no difiere esencialmente del que utiliza la androesterilidad ligada a un marcador, ya que en este caso el gen dominante *A* ligado al de la androfertilidad *Ms* lo que produce es una susceptibilidad a determinado producto fitocida, al que son resistentes las plantas *aa* portadoras en homocigosis del alelo para androesterilidad *ms ms*.

La diferencia radica únicamente en que en lugar de eliminar por arranque las plantas androfértiles marcadas en las siembras, identificándolas por su fenotipo dominante *A*, lo que se hace es tratar estas siembras con el producto fitocida, que mata a todas las plantas androfértiles portadoras de la combinación génica *A Ms* y respeta las androestériles.

En la cebada, *Hordeum vulgare* L., podría ser aplicado el método, ya que se conoce una pareja alélica *Dd* en la que el dominante *D* produce susceptibilidad de la planta al DDT, mientras que las plantas homocigóticas *dd* son resistentes (WIEBE, 1960).

También en el centeno, *Secale cereale* L., se ha encontrado una susceptibilidad al DDT que es monogénica dominante (JONES y HAYES, 1967).

3.4.6. Androesterilidad génica ligada a una translocación.

El sistema de los trisómicos equilibrados, propuesto para la cebada por RAMAGE (1965) y modificado por WIEBE (1969), puede aplicarse a aquellas plantas en las que la investigación citogenética haya proporcionado abundancia de datos y material, ya que es necesario disponer de:

- Un alelo recesivo *ms* para androesterilidad.
- Un gen marcador dominante *A*, o bien un recesivo letal *a*.
- Una translocación recíproca entre dos cromosomas, de tal modo que a uno y otro lado del punto de rotura queden estrechamente ligados los alelos *Ms* para androfertilidad y el marcador *A*.
- Una trisomía en la que el cromosoma extra sea el que presenta la translocación mencionada.

Supongamos entonces que partimos de la obtención de una planta trisómica de la constitución cromosómica representada en la Fig. 1.

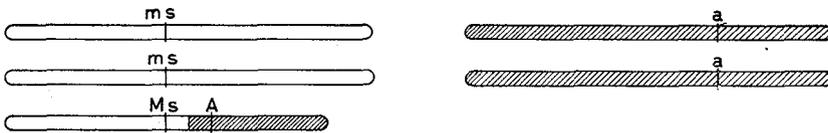


Fig. 1. Constitución cromosómica del trisómico.

En esta planta, los alelos recesivos *ms* para androesterilidad están en dos cromosomas homólogos del complemento normal y los dos recesivos *a* (para letalidad por albinismo en el esquema de WIEBE) en otra pareja cromosómica normal. El cromosoma extra está formado por un segmento del primer tipo cromosómico portador del alelo *Ms* para androfertilidad y otro segmento del segundo tipo de cromosomas y portador del alelo *A* para color verde normal. Es muy estrecho el ligamiento "*Ms*-punto de translocación-*A*".

Una planta con esta constitución cromosómica trisómica produce los tipos de gametos representados en la Fig. 2.

Los gametos de tipo 1 son los normales, y viables tanto el masculino como el femenino. De los gametos de los tipos 2 y 3 sólo son viables los femeninos, mientras que la constitución cromosómica del tipo 4 es letal tanto para los gametos femeninos como para los masculinos.

La autofecundación de esta planta trisómica producirá tres genotipos cigóticos representados en la Fig. 3.

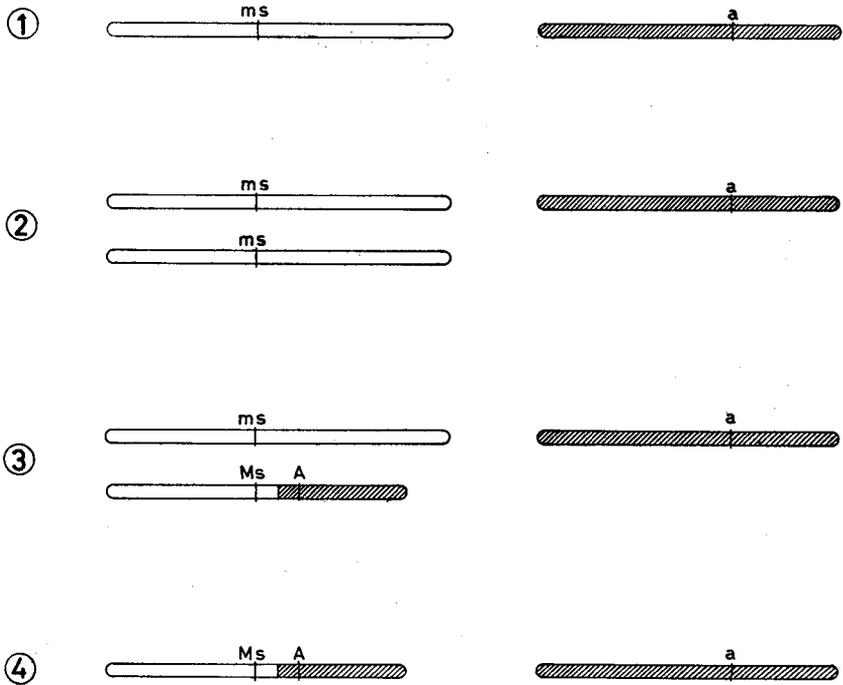


Fig. 2. Tipos de gametos producidos por el trisómico.

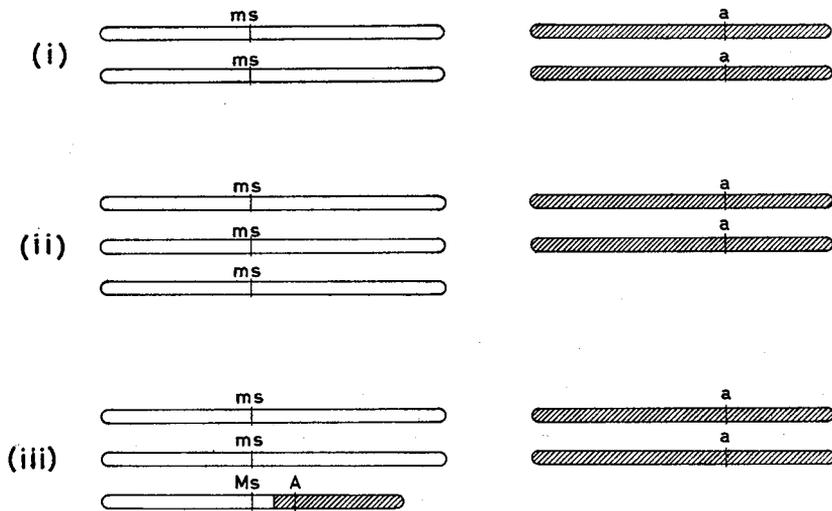


Fig. 3. Tipos de cigotos producidos por el trisómico.

Los cigotos de tipo (i) son diploides y dan origen a plantas homocigóticas *aa* que son albinas y mueren. Los de tipo (ii) son trisómicos y también homocigóticos *aa* por lo que también mueren. Solamente sobreviven las plantas originadas por los cigotos de genotipo (iii) que son trisómicas, de genotipo idéntico a la planta que las originó.

El genotipo trisómico se conserva así indefinidamente en autofecundación y, a partir de él puede obtenerse semilla diploide homocigótica para el alelo de androesterilidad y de genotipo *ms ms A a*.

Para ello basta polinizar una estirpe normal con el trisómico, el cual, como hemos visto sólo produce un genotipo de granos de polen funcionales. Los gametos que funcionarán en este cruzamiento serán los representados en la Figura 4.

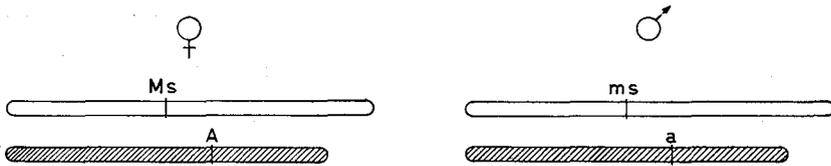


Fig. 4. Gametos funcionales en el cruzamiento "normal \times trisómico".

La F_1 de este cruzamiento es de constitución genética *Ms ms A a* y retrocruzada con el trisómico como polinizador dará la segregación:

- 25% *Ms ms A a* plantas verdes y fértiles que se eliminan.
- 25% *Ms ms a a* plantas albinas que mueren.
- 25% *ms ms A a* plantas verdes y androestériles.
- 25% *ms ms a a* plantas albinas que mueren.

Las plantas verdes y androestériles *ms ms A a* vuelven a retrocruzarse con el polinizador trisómico hasta obtener una estirpe idéntica a él en todos los demás genes, pero de constitución genética *ms ms A a*. Esta estirpe se mantiene indefinidamente polinizándola con el trisómico en campos aislados, lo que da siempre origen a:

- 50% de plantas *ms ms A a* androestériles.
- 50% de plantas *ms ms a a* albinas que mueren.

La semilla híbrida se obtiene sembrando en fajas alternas este conjunto de dos genotipos albino y verde, así perpetuado, y otro genotipo normal que combine bien con el primero y cuya constitución genética será *Ms Ms A A*. En los surcos sembrados con el conjunto de los dos genotipos mueren las plantas

albinas y solamente quedan plantas de genotipo *ms ms A a* que son verdes y androestériles, y que al ser polinizadas por el genotipo normal dan semilla híbrida de constitución genética:

$$50\% Ms ms A A + 50\% Ms ms A a$$

que es la semilla comercial que dará origen a plantas verdes, androfértiles y de buen vigor híbrido.

Como ya hemos dicho, el sistema ha sido propuesto para la cebada, ya que en esta planta se dispone de numerosos loci para androesterilidad (HOCKETT y ESLICK, 1968; HOCKETT *et al.*, 1968) y también de muchas translocaciones cromosómicas (RAMAGE *et al.*, 1961). De las 188 translocaciones que citan en su trabajo RAMAGE y sus colaboradores hay tres para las que existen genes *ms* para androesterilidad ligados al punto de translocación. La disponibilidad de genes marcadores dominantes y de letales recesivos, sobre todo deficiencias clorofílicas, es también muy abundante en la cebada.

3.5. Androesterilidad citoplásmica

En esta androesterilidad existe un tipo de citoplasma que es el que determina la esterilidad masculina. El citoplasma responsable de la androesterilidad puede haber surgido en una población normal de una planta (*autoplasmia*), puede aparecer por interacción de los cromosomas de una población con

TABLA III.—Androesterilidad autoplásmica en plantas cultivadas.

P L A N T A		A U T O R
Nombre vulgar	Especie botánica	
Alfalfa	<i>Medicago sativa</i> L.	DAVIS y OPPEL, 1966; DAVIS y GREENBLATT, 1967
"	" "	BRADNER y CHILDERS, 1968
Cebolla	<i>Allium cepa</i> L.	JONES y CLARKE, 1943
Centaurea	<i>Centaurea scabiosa</i> L.	FRÖST, 1963
Crotalaria	<i>Crotalaria striata</i> D. C.	KEMPANA y SASTRY, 1958
Dactilo	<i>Dactylis glomerata</i> L.	MYERS, 1946
Haba	<i>Vicia faba</i> L.	BOND <i>et al.</i> , 1966 a
Lino	<i>Linum usitatissimum</i> L.	BATESON y GAIRDNER, 1921
Maíz	<i>Zea mays</i> L.	RHOADES, 1933
"	" " (tipo 33-16)	JOSEPHSON y JENKINS, 1948
"	" " (tipo USDA)	JONES, 1950
"	" " (tipo Texas)	ROGERS y EDWARDSON, 1952
Pimiento	<i>Capsicum annuum</i> L.	PETERSON, 1958
Quinoa	<i>Chenopodium quinoa</i> Willd.	GANDARILLAS, 1969
Remolacha	<i>Beta vulgaris</i> L.	OWEN, 1942
Ricino	<i>Ricinus communis</i> L.	PARKEY, 1957
	<i>Pennisetum glaucum</i> (L.) R. Br.	BURTON, 1958

el citoplasma de otra de la misma especie vegetal (*aloplasma intraespecífica u homoplasma*), y también por interacción de los cromosomas de una especie con el citoplasma de otra del mismo o de distinto género (*aloplasma*). La nomenclatura de estos tipos de androesterilidad citoplásmica es la de LACADENA (1968a).

La androesterilidad autoplásmica ha surgido en distintas plantas cultivadas tales como cebolla, maíz, alfalfa y remolacha (Tabla III) tras el hallazgo de una planta androestéril y la comprobación de que tal androesterilidad se hereda por vía materna, es decir, está determinada por plasmagenes.

La homoplasma aparece en cruzamientos intraespecíficos artificiales, que muchas veces son entre formas silvestres como hembras y formas cultivadas como polinizadoras. Es decir, que esta androesterilidad se produce como consecuencia de la interacción entre el citoplasma (plasmagenes) de la forma silvestre y los cromosomas (genes nucleares) de la forma cultivada. Este tipo de androesterilidad homoplásmica se ha encontrado en arroz, remolacha, sorgo y zanahoria (Tabla IV).

TABLA IV.—*Androesterilidad homoplásmica en plantas cultivadas.*

P L A N T A		FORMA QUE APORTA		A U T O R
Nombre vulgar	Especie botánica	el núcleo	el citoplasma	
Arroz	<i>Oryza sativa</i> L.	cultivada	silvestre	SAMPYH y MOHANTY, 1954 SHINJOYO y OMURA, 1966
"	" "	ssp. japonica	ssp. indica	
Remolacha	<i>Beta vulgaris</i> L.	cultivada	silvestre	OLDEMEYER, 1957
Sorgo	<i>Sorghum vulgare</i> Pers.	tipo kafir	tipo milo	STEPHENS, 1937; STEPHENS y HOLLAND, 1954
Zanahoria	<i>Daucus carota</i> L.	cultivada	silvestre	WELCH y GRIMBALL, 1947

Pero el tipo más interesante y sin duda el que mayores posibilidades ofrece para la mejora genética vegetal es la aloplasmia. En ésta la androesterilidad es consecuencia de la interacción entre el citoplasma de una especie y los genes nucleares de otra.

Puede decirse que las investigaciones sobre la aloplasmia arrancan de los trabajos de KIHARA (1954) que presentó en el Congreso Internacional de Genética de 1953 una comunicación sobre «Restauración y sustitución del núcleo» en la que exponía sus experimentos de cruzamiento entre la gramínea *Aegilops caudata* L. y el trigo común, *Triticum aestivum* L. Los híbridos en los que *Ae. caudata* actuaba como hembra y el trigo como polinizador, retrocruzados reiteradamente por este último, daban origen a formas cuya meiosis era cada vez más regular. Pero cuando la meiosis era ya normal, con 21 bivalentes,

TABLA V.—*Androsterilidad aloplásmica en plantas cultivadas.*

ESPECIE QUE APORTA EL NUCLEO		A U T O R
Nombre vulgar	Especie botánica	Especie que aporta el citoplasma
Alfalfa	<i>Medicago sativa</i> L.	<i>M. falcata</i> L.
Algodón	<i>Gossypium hirsutum</i> L.	<i>G. anomalum</i> Wawr. et Peyr.
Cebada	<i>Gossypium arboreum</i> L.	" "
Escaña	<i>Hordeum vulgare</i> L.	<i>H. jubatum</i> L.
"	" "	<i>T. boeoticum</i> Boiss.
Escaña silvestre	<i>Triticum dicoccum</i> Schübl.	<i>Aegilops ovata</i> L.
Girasol	" "	" "
Lino	<i>Triticum dicoccotides</i> Körn.	<i>H. petiolaris</i> Nutt.
Maíz	<i>Helianthus annuus</i> L.	<i>L. floccosum</i>
"	<i>Linum usitatissimum</i> L.	<i>Z. mexicana</i> (Schrad.) Reeves et Manges.
Patata	<i>Zea mays</i> L.	<i>S. demissum</i> Lindl.
Remolacha	<i>Solanum tuberosum</i> L.	<i>B. macrocarpa</i> Guss.
Tabaco	<i>Beta vulgaris</i> L.	<i>N. debneyi</i> Domin.
"	<i>Nicotiana tabacum</i> L.	<i>N. megalosiphon</i> Heirch. et Müll.
"	" "	<i>N. suaveolens</i> Lehman
"	" "	<i>N. bigelovi</i> S. Watson
"	" "	<i>N. rustica</i> L.
"	" "	<i>N. plumbaginifolia</i> Viv.
"	" "	<i>N. undulata</i> R. et P.
Trigo	<i>Triticum aestivum</i> L.	<i>Aegilops caudata</i> L.
"	" "	<i>Aegilops ovata</i> L.
"	" "	<i>T. Timopheevi</i> Zhuk.
"	" "	<i>Aegilops ventricosa</i> Tausch.
Trigo espelta	<i>Triticum spelta</i> L.	<i>Aegilops ovata</i> L.
"	" "	<i>Algilops caudata</i> L.
Trigo polónico	<i>Triticum polonicum</i> L.	<i>Aegilops ovata</i> L.
Trigo redondillo	<i>Triticum turgidum</i> L.	<i>T. boeoticum</i> Boiss.
"	" "	<i>T. Timopheevi</i> Zhuk.
"	" "	<i>Aegilops ovata</i> L.
"	" "	<i>Aegilops caudata</i> L.
Trigo semolero	<i>Triticum durum</i> Desf.	<i>Aegilops ovata</i> L.
"	" "	<i>Aegilops ovata</i> L.
"	" "	<i>I. boeoticum</i> Boiss.
"	" "	<i>T. Timopheevi</i> Zhuk.
"	" "	<i>Aegilops caudata</i> L.
Triticale	Anfiploide (<i>Triticum durum</i> × <i>Se-</i> <i>cale cereale</i>) "	<i>Secale cereale</i> L.
"	" "	<i>Aegilops ovata</i> L.
		CHILDERS, 1958
		MEYER y MEYER, 1965
		" " " 1961
		SCHOOLER, 1967
		HORI y TSUNEWAKI, 1967
		FUKASAWA, 1953
		KIHARA y TSUNEWAKI, 1967
		LECLERO, 1969
		GAJEWSKI, 1937
		DUVICK, 1965
		DIONNE, 1961
		OLDEMAYER, 1957
		CLAYTON, 1950
		" "
		IZARD e HITTIER, 1955a y b
		CHAFLIN, 1959
		HART, 1965 (cit. SMITH, 1968)
		CHAFLIN y FORD, 1965
		" "
		KIHARA, 1951
		FUKASAWA, 1958
		WILSON y ROSS, 1962a y b
		OEHLE e INGOLD, 1966
		KIHARA y TSUNEWAKI, 1967
		" "
		" "
		HORI y TSUNEWAKI, 1967
		SÁNCHEZ-MONGE (no publ.)
		" "
		" "
		FUKASAWA, 1953
		HORI y TSUNEWAKI, 1967
		KIHARA, 1963
		KIHARA y TSUNEWAKI, 1961
		SÁNCHEZ-MONGE (no publ.)
		" "

es decir, cuando los cromosomas de *Ae. caudata* habían sido totalmente eliminados y el núcleo estaba formado por los 42 cromosomas del trigo solamente, la androesterilidad resultaba completa. La morfología externa de estas formas androestériles era idéntica a la del trigo que había actuado de genitor recurrente en los retrocruzamientos de sustitución del núcleo.

Numerosos casos de aloplasmia se conocen en la actualidad (Tabla V) y es seguro que se han de descubrir muchos más para las plantas agrícolas, a medida que se estudien nuevos cruzamientos interespecíficos e intergenéricos en los que el genitor masculino sea una especie cultivada. La utilización de técnicas tales como el cultivo de embriones en medios artificiales facilitará la obtención de algunos híbridos que antes no se pudieron conseguir.

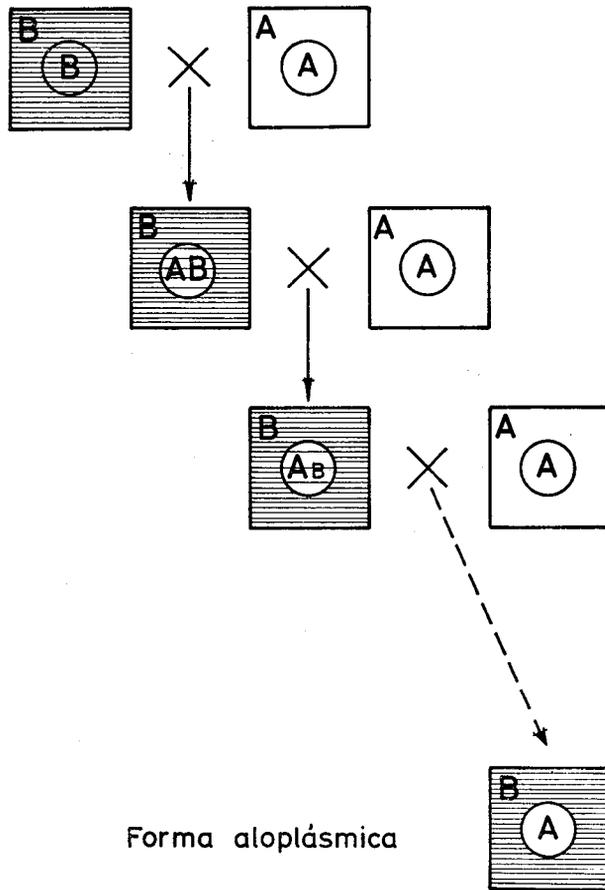


Fig. 5. Obtención de la forma aloplásmica con los cromosomas de la especie A y el citoplasma de la especie B.

El esquema de los cruzamientos de sustitución del núcleo para la obtención de una forma aloplásmica se da en la Fig. 5 en la que a partir de las especies **A** y **B** se obtiene la forma aloplásmica con el genotipo nuclear (cromosomas) de **A** y el citoplasma (plasmagenes) de **B**.

3.5.1. Inducción química de la androesterilidad citoplásmica.

Se está intentando encontrar un agente mutagénico que actúe específicamente sobre los plasmagenes y existen trabajos que aportan pruebas a favor de que la mutación plasmagénica artificial es posible (SÁNCHEZ-MONGE, 1968b). Con un agente mutagénico para plasmagenes se podría transformar una forma de citoplasma normal (citoplasma **N**) en androestéril (citoplasma **S**) por mutación plasmagénica.

En esta línea de trabajo podemos apuntar ya un éxito. ERICKSEN y ROSS (1963) obtuvieron mediante tratamiento con colchicina plantas androestériles de sorgo. La androesterilidad era citoplásmica como lo probó el hecho de que resultara androestéril el retrocruzamiento:

(mutante androestéril × forma original) × forma original.

Es posible que el citoplasma androesterilizante obtenido por mutación en este caso sea el mismo que actúe en la homoplasmia "milo × kafir" del sorgo (Tabla IV), ya que los genes restauradores parecen ser los mismos para las dos androesterilidades.

3.5.2. Restauración de la fertilidad.

Lo más interesante de muchos casos de androesterilidad citoplásmica, desde el punto de vista práctico, es que para cada tipo de androesterilidad suelen encontrarse algunos genotipos portadores de genes, generalmente dominantes, capaces de "restaurar" la fertilidad del polen. En los casos más simples la restauración la realiza un solo alelo dominante. Cuando esto es así, representando por *Rf* el gen dominante restaurador y por *rf* su recesivo no restaurador, los genotipos núcleo-citoplásmicos posibles son:

(N) <i>Rf Rf</i>	}	Androfértiles con citoplasma normal
(N) <i>Rf rf</i>		
(N) <i>rf rf</i>		
(S) <i>Rf Rf</i>	}	Androfértiles "restaurados"
(S) <i>Rf rf</i>		
(S) <i>rf rf</i>		Androestéril.

La conservación de la forma androestéril (**S**) *rf rf* se realiza fácilmente en polinización con su equivalente genética no restauradora (**N**) *rf rf*, puesto que en la semilla obtenida el citoplasma aportado por la madre es el (**S**) y la constitución nuclear de ambos genitores es *rf rf*.

El cruzamiento entre androestéril y restaurador

$$(\mathbf{S})\ rf\ rf \times (\mathbf{N})\ Rf\ Rf = (\mathbf{S})\ Rf\ rf$$

da origen a plantas heterocigóticas de fertilidad restaurada por la presencia de un alelo dominante *Rf*.

Mecanismos de restauración monogénica dominante se han encontrado:

- En el trigo común, *Triticum aestivum* L. para la aloplasmia sobre *Aegilops caudata* L. (TSUNEWAKI, 1963).
- En el trigo espelta, *Triticum spelta* L. para la aloplasmia sobre *T. Timopheevi* Zhuk. (KIHARA y TSUNEWAKI, 1963).
- En el pimiento, para la androesterilidad autoplásmica (PETERSON, 1958).
- En el sorgo, para la androesterilidad homoplásmica, habiéndose revelado la existencia de tres loci *Rf* independientes (CRAIGMILES, 1962).
- En habas, para la androesterilidad autoplásmica, pero en este caso con intervención de genes menores (BOND *et al.*, 1966a).

Más complejos mecanismos genéticos de restauración son, por ejemplo:

- Dos genes dominantes para la aloplasmia sobre *Triticum Timopheevi* Zhuk. en el trigo (LIVERS, 1964).
- La androesterilidad autoplásmica tipo Texas del maíz es restaurada por la interacción de dos genes dominantes, pero en algunos ambientes poco favorables para la producción de polen es necesaria la acción de algunos genes modificadores, también dominantes (DUVICK, 1956.).
- En la remolacha azucarera, y para la androesterilidad autoplásmica, la restauración la realizan dos genes duplicados *X* y *Z*, de tal modo que el androestéril es de genotipo (**S**) *xx zz*, el homocigoto *XX* con citoplasma (**S**) tiene fertilidad parcial y los demás genotipos son fértiles (OWEN, 1945, 1949; BLISS y GABELMAN, 1965). Un tercer gen dominante *Sh* aumenta la acción restauradora en el heterocigoto *Xx* (HOGABOAM, 1957).
- Para la androesterilidad homoplásmica de la zanahoria encontró THOMPSON (1961) que la restauración era trigénica recesiva, pero actuaba también un gen epistático de los dominantes no restauradores que hacía fértiles a las formas que eran heterocigóticas al menos en uno de los loci de restauración.

- En cambio, BANGA y sus colaboradores (1964) demostraron en su material, también de zanahoria, que sobre el citoplasma androesterilizante era necesaria la actuación de dos genes duplicados, uno dominante y otro recesivo, y de dos dominantes complementarios, para la restauración.

3.5.3. Obtención de restauradores.

En muchos casos de androesterilidad citoplásmica los genotipos restauradores han sido hallados con cierta facilidad. Cuando se trata de autoplasma parece eficaz la búsqueda de genes restauradores en poblaciones de la especie vegetal de que se trate que crezcan en ambientes en los que la antesis se realice en condiciones poco favorables para la producción de polen, como son las temperaturas elevadas y una humedad relativa baja. En España se han encontrado genes restauradores para las androesterilidades de maíz y sorgo en poblaciones andaluzas de estas dos plantas.

Cuando la androesterilidad es aloplásmica, la búsqueda de genes restauradores puede ser más laboriosa y, a veces, hay que investigar numerosos genotipos en las colecciones mundiales de plantas cultivadas. En éstas, las formas más primitivas o subespontáneas pueden ser las portadoras de los genes restauradores. También puede resultar eficaz la búsqueda de estos genes entre las variedades de plantas cultivadas que procedan de cruzamientos interespecíficos, en los que la otra especie sea precisamente la que aportó el citoplasma androesterilizante. Por ejemplo, hemos encontrado genotipos restauradores para la aloplasmia del trigo sobre citoplasma de *Aegilops ovata* en variedades obtenidas a partir de cruzamientos *Triticum aestivum* L. × *Aegilops ovata* L., en los que se buscaba la transmisión al trigo de la firmeza de glumas de *Ae. ovata* para evitar el desgranado espontáneo. Los cruzamientos entre el trigo y *T. Timopheevi* se han utilizado ampliamente para obtener genotipos de trigo con la resistencia a diversos tipos de roya que posee esta última especie, y algunos de los genotipos obtenidos son restauradores de la fertilidad en la aloplasmia del trigo sobre citoplasma *Timopheevi*.

También se ha encontrado que en una androesterilidad aloplásmica con citoplasma de la especie **B** y cromosomas de la especie **A**, algunas formas de *adición*, es decir, formas que poseen el complemento cromosómico de la especie **A** y una pareja cromosómica de la **B**, son restauradoras. Por ejemplo, FUKASAWA (1955) observó que la forma de *adición* de un cromosoma de *Aegilops ovata* al *Triticum durum* era fértil sobre citoplasma *ovata*.

Igualmente pueden ser restauradoras algunas de las llamadas "formas de

sustitución" en las que una pareja cromosómica de la especie **A** ha sido sustituida por una de la **B** con la que tiene cierto grado de homología ancestral. Así, por ejemplo, KIHARA (1959) demostró que la forma en la que el cromosoma 1D del trigo está sustituido por el cromosoma C-sat-2 de *Aegilops caudata* es restauradora para la aloplasmia de trigo sobre citoplasma *caudata*.

Los hechos mencionados en los párrafos anteriores apuntan hacia la posibilidad de que la restauración sobre citoplasma **B** pueda conseguirse con uno o pocos genes localizados en un cromosoma de tal especie. Un corto segmento conteniendo tales genes podría ser incorporado mediante la técnica que hemos llamado de "injerto cromosómico" en un cromosoma de la especie **A**, fabricándose así artificialmente el genotipo restaurador.

El injerto se consigue mediante una recombinación entre cromosomas no homólogos, uno de la especie **A** y otro de la **B**. Esta recombinación se fuerza mediante el empleo de irradiación o, en algunos casos muy especiales, con técnicas citogenéticas depuradas de las que es un precioso ejemplo el empleo del sistema cromosómico 5B en el trigo (RILEY y CHAPMAN, 1958; RILEY, CHAPMAN y KIMBER, 1959), cuya ausencia, en formas nulisómicas para este cromosoma, permite el apareamiento meiótico entre los cromosomas del trigo y los de otras especies procedentes del mismo remoto antecesor diploide.

3.5.4. Modo de acción del citoplasma androesterilizante.

La degeneración del polen en las plantas con androesterilidad es posterior a las divisiones meióticas y suele estar relacionada con un fallo en el papel nutricional de las células tapetales que no degeneran, o lo hacen tarde. La normalidad de la meiosis y la persistencia de las células del tapetum ha sido observada en formas androestériles de sorgo (ALAM y SANDAL, 1957; SINGH y HADLEY, 1961), cebolla (KOBABE, 1958; SAINI y DAVIS, 1969), maíz (SARVELLA y GROGAN, 1963; JOPPA *et al.*, 1966) y lino (DUBEY y SINGH, 1965). Únicamente en la calabaza hay una hipertrofia de las células madres de polen que no llegan a las divisiones meióticas (HUTCHINS, 1944).

Es indudable que la actividad metabólica en las anteras de las plantas androestériles es anormal. Así, el contenido en nucleótidos en las anteras es menor en el trigo duro androestéril sobre citoplasma de *Ae. ovata* que en el trigo duro normal (FUKASAWA, 1961). En el sorgo androestéril hay una acumulación anormal de glicina en las anteras (BROOKS, 1962) mientras que en el maíz androestéril la acumulación anormal es de alanina (KHOO y STINSON, 1957). Muy interesantes son las observaciones sobre una *Petunia* androestéril en la que la actividad de la callasa, que hace desaparecer la callosa en las células madres del polen, es más precoz que en la forma fértil, y en vez

de actuar para independizar los cuatro granos de polen de la tetraada hace degenerar a los mismos (FRANKEL *et al.*, 1969).

En un artículo publicado en 1964, ATANASOFF afirmaba que casi todos los casos de androesterilidad citoplásmica eran debidos a virosis. Hay, en efecto, casos en los que se ha logrado transmitir la androesterilidad del patrón al injerto por injerto convencional o por injerto embrión/endospermo, como ha ocurrido en maíz (BOROVSKIJ, 1960), remolacha (CURTIS, 1967; THEURER *et al.*, 1968) y petunia (FRANKEL, 1956, 1962).

No obstante, aportando pruebas de sus trabajos sobre *Epilobium*, MICHAELIS (1964) niega la hipótesis de ATANASOFF. Por otra parte hay experimentos de otros autores en los que no se logra transmitir la androesterilidad por injerto, como ha ocurrido en el maíz (SHUMWAY y BAUMAN, 1966) y en la remolacha (CLEIJ, 1967). En esta última tampoco se logró la transmisión de la androesterilidad por áfidos, como vectores, ni con el jugo de las plantas androestériles. Otros experimentos con petunia (VAN MARREWILJK, 1970) dan resultados dudosos. Han fracasado también los intentos de transmisión por injerto de la androesterilidad en crotalaria (EDWARDSON, 1967), trigo (LACADENA, 1967, 1968b), tabaco (SAND, 1960) y pimiento (OHTA, 1961).

No parece mostrar demasiadas semejanzas la androesterilidad citoplásmica con una infección por virus. La transmisión de la androesterilidad por semilla es perfecta y completa, mientras que la de los virus se da en pocos casos y es parcial. Los virus causan anomalías meióticas y la androesterilidad no (EDWARDSON, 1969). La androesterilidad no es inactivada por el calor ni por los rayos X, y los virus sí lo son (SHUMWAY y BAUMAN, 1966).

Parece, por lo tanto, lo más probable, que la androesterilidad citoplásmica se deba a la acción de plasmagenes, o más correctamente, a la interacción de plasmagenes con genes cromosómicos.

3.5.5. Efectos de la aloplasmia.

Además de androesterilidad, la aloplasmia puede producir otros efectos morfológicos y fisiológicos.

El tabaco androestéril sobre citoplasma de *Nicotiana megalosiphon* es, respecto al de citoplasma normal, de crecimiento más lento y floración más tardía y de menor número de hojas por planta. El tabaco, sobre otros citoplasmas, también suele ser de más lento desarrollo y producción más baja (MANN *et al.*, 1962; AYCOCK *et al.*, 1963).

En el maíz con citoplasma Texas los entrenudos son más cortos (SARVELLA y GROGAN, 1963; GROGAN y SARVELLA, 1964), la acumulación de materia seca es mayor (GROGAN *et al.*, 1965) y en algunos casos aumenta la susceptibilidad

al taladro, *Ostrinia nubilalis* (PESHO, RUSSELL y DICKE, 1969). En cambio no parece acusar variación el contenido del grano en humedad, la altura de inserción de la mazorca, el número de mazorcas por planta y la resistencia al encamado (JOSEPHSON y KINCER, 1962). Por otra parte el citoplasma androesterilizante parece aumentar en el maíz el efecto de heterosis en los híbridos entre androestéril y restaurador, que dan mayor producción que sus equivalentes genéticos convencionales (STRINGFIELD, 1958; NAGY, 1967) y, a veces, mayor contenido de nitrógeno (SANFORD *et al.*, 1964). Los efectos del citoplasma de *Euchlaena mexicana* Schrad. en el maíz, estudiados por MAZOTI y VELASQUEZ (1963) consistieron en un aumento en el volumen de los nódulos cromosómicos.

El citoplasma de *Triticum Timopheevi* Zhuk. no parece dar efectos morfológicos y fisiológicos, aparte de la androesterilidad, en los trigos comunes y duros. En cambio, el citoplasma de *Aegilops ovata* L. da en los trigos retraso en la floración, disminución del vigor y la talla, coloración más oscura del follaje y un aumento del número de espiguillas por espiga (SÁNCHEZ-MONGE, 1970). El citoplasma de *Aegilops caudata* L. es variable en sus efectos sobre los trigos comunes, y se encuentran genotipos que dan formas indistinguibles sobre citoplasma normal o *caudata* (SÁNCHEZ-MONGE, 1970). En otros genotipos el citoplasma *caudata* produce reducción del vigor y la talla, retraso del espigado, menor grado de ahijamiento y ausencia del embrión en algunas semillas. También se ha observado un aumento en la frecuencia de embriones haploides y de los casos de gemelismo (KIHARA, 1966; KIHARA y TSUNEWAKI, 1961, 1962, 1964).

Los trigos tetraploides pueden presentar variegación foliar sobre citoplasma de *T. Timopheevi*, pero hay muchos genotipos que no acusan efecto morfológico alguno (HORI y TSUNEWAKI, 1967; SÁNCHEZ-MONGE, no publ.).

El citoplasma de *Ae. ovata* produce en los trigos tetraploides análogos efectos que en los comunes (FUKASAWA, 1957) mientras que, según KIHARA y TSUNEWAKI (1961) el citoplasma de *Ae. caudata* produce en tales trigos pistiloidía y reducción de la fertilidad femenina. No obstante, entre los genotipos españoles de trigos semoleros se han encontrado muchos en los que la pistiloidía no aparece (SÁNCHEZ-MONGE, no publ.).

Dentro del género *Brassica* es notable la desaparición de la incompatibilidad polen-estilo en *B. oleracea* sobre citoplasma de *B. nigra* (MIZUSHIMA y KATSUO, 1958). La especie *B. pekinensis*, sobre citoplasma de *B. carinata* suele dar deficiencias clorofílicas, menor número de hojas, menor tamaño de flores y desarrollo más lento, pero la fertilidad del polen es normal (IWASA, 1963).

3.5.6. La obtención de semilla híbrida.

Para la obtención de semilla híbrida de una planta cultivada, utilizando la androesterilidad citoplásmica, basta, según hemos expuesto, disponer de tres genotipos que ya internacionalmente se designan con las letras **A**, **B** y **R**.

El genotipo **A** posee citoplasma **S** androesterilizante y en su núcleo lleva los alelos recesivos no restauradores, *rf rf*. El genotipo **B** es idéntico al **A** en sus genes nucleares, pero lleva citoplasma normal **N** y, por lo tanto, es androfértil. El genotipo **R** lleva en su núcleo un sistema genético restaurador dominante, que en los casos más simples será un solo gen *Rf* en homocigosis.

Es necesario un mínimo de tres campos aislados, uno para el mantenimiento y multiplicación del androestéril, otro para la multiplicación del tipo **R** y otro para la obtención de la semilla. Cuando se opera con gran perfección se puede suprimir el campo de multiplicación del tipo **R** que se obtiene en el mismo campo en que se produce la semilla híbrida. En el campo de multiplicación del androestéril se cultivan, en líneas alternas, los genotipos **A** y **B**, y como en el campo no hay más polen que el que produce el genotipo **B**, la semilla obtenida sobre los surcos **A** vuelve a ser de tipo **A**, ya que procede del cruzamiento **A** × **B**, o sea (**S**) *rf rf* × (**N**) *rf rf*, que da origen a semilla (**S**) *rf rf*, de tipo **A**. Sobre los surcos **B** se recoge, naturalmente, semilla tipo **B**.

La semilla híbrida se obtiene en otro campo aislado en el que los surcos alternos se siembran con el genotipo **A** y un genotipo **R** que dé un buen híbrido con el primero. Sobre los surcos **A** la semilla obtenida procederá del cruzamiento **A** × **R**, y será de constitución genética (**S**) *Rf rf*, dando origen a plantas híbridas y fértiles. Sobre los surcos **R** se puede volver a recoger semilla tipo **R**, como hemos dicho.

Para el híbrido doble de maíz es necesario disponer de los genotipos siguientes:

- A**₁ androestéril de constitución genética (**S**) *rf rf*
- B**₁ fértil, conservador del anterior y de genotipo (**N**) *rf rf*
- B**₂ fértil y no restaurador (**N**) *rf rf*
- R**₁ restaurador (**N**) *Rf Rf*
- R**₂ restaurador (**N**) *Rf Rf*

Se necesitan los siguientes campos aislados:

- Un campo para la multiplicación de **A**₁ y **B**₁, en el cruzamiento **A**₁ × **B**₁.
- Tres campos para la reproducción de los genotipos androfértiles **B**₂, **R**₁ y **R**₂.

- Un campo para la obtención del híbrido simple $A_1 \times B_2$ que será de constitución genética (**S**) *rf rf*, androestéril.
- Un campo para la obtención del híbrido simple $R_1 \times R_2$, que será de genotipo (**N**) *Rf Rf* y, por lo tanto, restaurador. En este campo es necesario realizar la castración a mano por despendonado.
- El campo de obtención de semilla de híbrido doble en el que hace de hembra el híbrido simple androestéril $A_1 \times B_2$ y de macho el híbrido simple restaurador $R_1 \times R_2$. La semilla se obtendrá sin castración y será de constitución genética (**S**) *Rf rf*, dando origen a plantas híbridas y fértiles.

3.5.7. Trigo y triticales híbrido.

Permítaseme para terminar decir dos palabras acerca del estado actual de mis propios trabajos sobre obtención de híbridos mediante aloplasmia en el trigo y en el triticales (SÁNCHEZ-MONGE, 1966, 1967, 1968a, 1968c). Este último es un aloploide artificial que obtuvimos por duplicación cromosómica del híbrido estéril *Triticum durum* \times *Secale cereale* (SÁNCHEZ-MONGE y TJIO, 1954; SÁNCHEZ-MONGE, 1956a, 1956b, 1958, 1968b) y cuya primera variedad, bautizada con el nombre de "Cachirulo", el pañuelo de cabeza de los baturros, está siendo ya multiplicada en gran escala en España para su utilización como cereal pienso.

En los trigos, tanto exaploides como tetraploides, estamos utilizando como citoplasmas androesterilizantes los de:

- Aegilops ovata* L.
- Aegilops caudata* L.
- Aegilops ventricosa* Tausch.
- Triticum Timopheevi* Zhuk.
- Secale cereale* L.

Tenemos ya transformados en androestériles, con más de cinco retrocruzamientos 163 genotipos exaploides y 32 tetraploides sobre los citoplasmas *ovata*, *caudata* y *Timopheevi* y están en proceso de transformación otras 267 combinaciones núcleo-citoplásmicas para los trigos exaploides y 143 para los tetraploides sobre los cinco citoplasmas mencionados.

El citoplasma de centeno, *Secale cereale* L., creemos que es la primera vez que se utiliza en el mundo, ya que se consideraba imposible de realizar el cruzamiento entre centeno y trigo cuando el primero actuaba como hembra, aportando su citoplasma. Utilizamos entonces un cruzamiento intermedio que actuara de puente para poder transferir los cromosomas del trigo

al citoplasma del centeno. El cruzamiento utilizado fue entre el centeno tetraploide español "Gigantón" (TJ10, SÁNCHEZ-MONGE y ALVAREZ-PEÑA, 1953) como hembra con nuestro triticale exaploide como polinizador y retrocruzado por éste. Algunas plantas del segundo al cuarto retrocruzamiento se dejaron polinizar con trigo y así logramos obtener plantas con citoplasma centeno que han podido ser retrocruzadas por trigo para obtener la sustitución cromosómica total.

En otra línea de ataque conseguimos el cruzamiento, tenido previamente por imposible, entre centeno diploide como hembra y trigo como polinizador. A partir de este híbrido hemos conseguido ya un cuarto retrocruzamiento con el trigo.

De los trigos androestériles hasta ahora obtenidos sólo unos pocos parecen utilizables para la obtención de semilla híbrida, por ser los únicos capaces de reproducirse en polinización libre con su genotipo conservador. Los citoplasmas *ovata* y *caudata* parecen más perjudiciales que el *Timopheevi* (SÁNCHEZ-MONGE, 1970) mientras que los de *ventricosa* y *Secale* aún no han sido ensayados en este aspecto.

Respecto a restauración de la fertilidad podemos decir que algunos genotipos españoles han resultado portadores de genes restauradores, tales como Pané 3 sobre citoplasma *ovata*, Aradi, Candeal de Castilla y San Bruno, sobre citoplasma *caudata*, Albimonte, Candeal de Teruel y Pané 2 sobre citoplasma *Timopheevi*. También entre los trigos duros o semoleros hemos encontrado restauradores como el Jerez 36 sobre citoplasma *caudata* y los Almendral, Alonso, Lebrija, Recio de Baza y otros sobre citoplasma *Timopheevi*.

Estamos actualmente en la fase de ensayar en campo libre las polinizaciones de androestériles con restauradores y de calcular el precio a que va a salir la semilla. Si la heterosis obtenida puede pagar el precio de la semilla la investigación habrá conseguido su objetivo, pero si no es así, por lo menos habrá merecido la pena intentarlo.

En cuanto al triticale, nos ha parecido de mucho interés el intentar la obtención de híbridos mediante androesterilidad-restauración. En primer lugar porque creemos que el triticale es un cereal que ha de sustituir al trigo y al centeno en muchos secanos españoles, aventajando a la cebada y a la avena en contenido protéico, que alcanza en nuestro triticale el 20 por 100, y en algunas líneas experimentales el 25,2 por 100. En segundo lugar, el tamaño de las anteras del triticale, su abundante producción de polen y la buena apertura de sus flores en las formas androestériles lo hacen muy adecuado para nuestro intento.

Tratamos en primer lugar de obtener las formas aloplásmicas androestériles y no hemos tenido dificultad en transferir los cromosomas del triticale

a citoplasma centeno, obteniendo el interesante resultado de que algunos genotipos resultan androestériles y otros no. Estos últimos, probablemente, serán restauradores.

Mayores dificultades está ofreciendo la transferencia de los cromosomas del triticale a los citoplasmas *ovata*, *caudata*, *Timopheevi* y *ventricosa*, ya que de las pocas semillas que se obtienen en las polinizaciones un 80 por 100 carecen de embrión y el 20 por 100 restante es de muy dificultosa germinación. Ha sido preciso acudir al cultivo artificial de embriones en medio de agar nutritivo (el comercial utilizado para orquídeas) suplementado con ácido giberélico. Con este procedimiento hemos logrado las primeras plantas adultas y los primeros retrocruzamientos. Hasta ahora la única información que poseemos es que ha resultado androestéril un cuarto retrocruzamiento de un triticale sobre citoplasma *ovata*. Los demás retrocruzamientos que poseemos son también androestériles pero están en una fase en la que tal androesterilidad puede ser el resultado de desequilibrio cromosómico y no de la aloplasmia.

Resumiendo, creemos que la utilización de la semilla híbrida obtenida mediante androestériles aloplásmicos y sus restauradores ha de ser una de las armas más eficaces de la técnica genética agrícola para combatir el hambre, que, desgraciadamente, azota muchas regiones del mundo actual.

BIBLIOGRAFIA

AALDERS, L. E. and HALL, I. V.

1963 The inheritance and morphological development of male sterility in the common low-bush blueberry, *Vaccinium angustifolium* Ait. *Canad. J. Genet. Cytol.*, 5: 380-383.

ALAM, S., and SANDAL, P. C.

1969 Electrophoretic analyses of anther proteins from male-fertile and male-sterile sudangrass *Sorghum vulgare* var. *sudanense* (Piper). *Crop Science*, 9: 157-159.

ALLARD, R. W.

1953 A gene in lima beans, pleiotropically affecting male sterility and seedling abnormality. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 61: 467-471.

ALLISON, D. C., and FISHER, W. D.

1964 A dominant gene for male-sterility in upland cotton. *Crop Science*, 4: 548-549.

ATANASOFF, D.

1964 Viruses and cytoplasmic heredity. *Z. Pflanzenzücht.*, 51: 197-214.

ATWAL, D. S., PHUL, P. S., and MINOCHA, J. L.

1967 Genetic male sterility in wheat. *Euphytica*, 16: 354-360.

AYCOCK, M. K., MANN, T. J., and MATZINGER, D. F.

1963 Investigations with a form of cytoplasmic male-sterility in flue-cured tobacco. *Tobacco Science*, 7: 130-135.

AYYANGAR, G. N. R.

1931 *Eleusine coracana*. III. Sterility. *Ind. J. Agric. Sci.*, 1: 554-562.

BANGA, O., PETIET, J., and VAN BENNEKOM, J. L.

1964 Genetical analysis of male-sterility in carrots. *Euphytica*, 13: 75-93.

- BATESON, W., and GAIRDNER, A. E.
1921 Male sterility in flax subject to two types of segregation. *J. Genetics*, 2: 269-276.
- BATESON, W., SAUNDERS, E. R., and PUNNETT, R. C.
1908 Male sterility in *Lathyrus odoratus*. *Rep. Evol. Comm. Roy. Soc. Lond.*, 4: 16 pp.
- BEMIS, W. P., and WILSON, G. B.
1953 A new hypothesis explaining the genetics of sex determination. *J. Heredity*, 44: 91-95.
- BHAT, N. R., and KRISHNAMURTHI, T.
1956 A male sterile mutant in *Nicotiana tabacum*. *Current Science*, 25: 297-299.
- BLISS, F. A., and GABELMAN, W. H.
1965 Inheritance of male sterility in beets *Beta vulgaris* L. *Crop Science*, 5: 403-406.
- BOHN, G. W., and WHITAKER, T. W.
1949 A gene for male sterility in the muskmelon (*Cucumis melo* L.). *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 53: 309-314.
- BOND, D. A., DRAYNER, J. M., FYFE, J. L., and TOYNBEE-CLARKE, G.
1964a Male sterility in field beans (*Vicia faba* L.) I. *J. Agric. Sci.*, 63: 229-234.
- BOND, D. A., FYFE, J. L., and TOYNBEE-CLARKE, G.
1964b Male sterility in field beans (*Vicia faba* L.) II. *J. Agric. Sci.*, 63: 235-243.
1966a Male sterility in field beans (*Vicia faba* L.) III. *J. Agric. Sci.*, 66: 359-367.
1966b Male sterility in field beans (*Vicia faba* L.) IV. *J. Agric. Sci.*, 66: 369-377.
- BOROVSKIJ, M. I.
1960 (Transferencia del carácter androesterilidad en maíz por hibridación vegetativa. En ruso). *Trud. Jubil. Darvin Konf.*, 1960: 209-212.
- BOZZINI, A., and SCARASCIA-MUGNOZZA, G. T.
1967 A male-sterile durum wheat inherited as a Mendelian recessive. *Eucarpia*, 5 págs.
- BRADNER, N. R., and CHILDERS, W. R.
1968 Cytoplasmic male sterility in alfalfa. *Canad. J. Plant. Sci.*, 48: 111-112.
- BRIGGLE, L. W.
1963 Heterosis in wheat. A review. *Crop Science*, 3: 407-412.
- BROOKS, M. H.
1962 Comparative analyses of some of the free amino acids in anthers of fertile and genetic cytoplasmic male sterile *Sorghum*. *Genetics*, 47: 1629-1638.
- BROWN, C. M., WEIBEL, R. O., and SEIF, R. D.
1966 Heterosis and combining ability in common winter wheat. *Crop Science*, 6: 382-383.

BURTON, G. W.

1948 The method of reproduction of common Bahiagrass, *Paspalum notatum*. *J. Amer. Soc. Agron.*, 40: 443-452.

1958 Cytoplasmic male-sterility in Pearl Millet [*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.]. *Agronomy J.*, 50: 230.

CHAPLIN, J. F., and FORD, Z. T.

1965 Agronomic and chemical characteristic of male-sterile flue-cured tobacco as influenced by cytoplasm of different *Nicotiana* species. *Crop Science*, 5: 436-438.

CHILDERS, W. R.

1958 A case of complete male sterility in *Medicago sativa*. *Proc. X Int. Cong. Genetics*, 2: 49.

CHILDERS, W. R., and McLENNAN, H. A.

1960 Inheritance studies of a completely male sterile character in *Medicago sativa* L. *Can. J. Genet. Cytol.*, 2: 57-65.

CLAASEN, C. E., and HOFFMAN, A.

1950 The inheritance of pistillate character in castors and its possible utilization in the production of hybrid seed. *Agronomy J.*, 42: 79-82

CLAYTON, E. E.

1950 Male sterile tobacco. *J. Heredity*, 41: 171-175.

CLEIJ, G.

1967 Influencing of the cytoplasmic male sterility and fertility in beets. *Euphytica*, 16: 23-28.

COLE, K.

1959 Inheritance of male sterility in green sprouting broccoli. *Canad. J. Genet. Cytol.*, 1: 203-207.

CRAIGMILES, J. P.

1962 Genetic inheritance of cytoplasmic male-sterility in sudangrass. *Crop Science*, 2: 203-205.

CURTIS, G. L.

1967 Graft-transmission of male sterility in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) *Euphytica*, 16: 419-424.

DARWIN, C.

1877 *The Effects of Cross and Self Fertilization in the Vegetable Kingdom*. Nueva York, 482 págs.

DAS, K., and CHOWDHURY, J. B.

1963 Functional male-sterility in *Brassica campestris* var. Brown Sarson. *Current Science*, 32: 370-371.

DASKALOFF, S.

1968 A male sterile pepper (*C. annuum* L.) mutant. *Theoret. App. Genetics*, 38: 370-372.

DAVIS, W. H., and GREENBLATT, I. M.

1967 Cytoplasmic male sterility in alfalfa. *J. Heredity*, 58: 301-305.

DAVIS, W. H., and OPPEL, W. W.

1966 Male sterility — a step toward hybrid alfalfa. *Crops and Soils*, 18 (4): 19.

DENISEN, E. L., and HABER, E. S.

1950 Maleic hydrazide on sweet corn. *North Central Weed Control Conf. Res. Rep.*, 147.

DIONNE, L. A.

1961 Cytoplasmic sterility in derivatives of *Solanum demissum*. *Amer Potato J.*, 38: 117-120.

DUBEY, D. K., and SINGH, S. P.

1965 Mechanism of pollen abortion in three male sterile lines of flax. *Crop Science*, 5: 121-124.

1969 Chemical induction of male-sterility in linseed, *Linum usitatissimum*. L. *Indian J. Agric. Sci.*, 39: 200-206.

DUBEY, R. S., and SINGH, S. P.

1968a Gametocidal properties of certain plant growth-regulators. *Indian J. Agric. Sci.*, 38: 208-215.

1968b Chemical induction of male-sterility in *Abelmoschus esculentus* L. Moench. *Indian J. Agric. Sci.*, 38: 108-114.

DUVICK, D. N.

1956 Allelism and comparative genetics of fertility restoration of cytoplasmically pollen sterile maize. *Genetics*, 41: 544-565.

1965 Cytoplasmic pollen sterility in corn. *Adv. Genetics*, 13: 1-56.

EAST, E. M.

1908 Inbreeding in corn. *Rep. Connect. Agr. Exp. Sta.*, 1907: 419-428.

1909 The distinction between development and heredity in inbreeding. *Amer. Naturalist.*, 43: 173-181.

1936 Heterosis. *Genetics*, 21: 375-397.

EATON, F. M.

1957 Selective gametocide opens way to hybrid cotton. *Science*, 126: 1174-1175.

EDWARDSON, J. R.

1967 Cytoplasmic male sterility and fertility restoration in *Crotalaria mucronata*. *J. Heredity*, 58: 266-268.

1969 Nature of cytoplasmic factors inducing male sterility. *Proc. XII Int. Cong. Genet.*, 2: 226-227.

ERICKSEN, A. W., and ROSS, J. G.

1963 Inheritance of colchicine-induced male sterility in *Sorghum*. *Crop. Science*, 3: 335-338.

ESKEW, E. B., and WILLARD, C. J.

1950 Maleic hydrazide on corn. *North Central Weed Control Conf. Res. Rep.*, 187.

EYSTER, L. A.

1921 Heritable characters of maize. VII. Male sterile. *J. Heredity*, 12: 138-144.

FONSECA, S., and PATTERSON, F. L.

1968 Hybrid vigor in a seven-parent diallel cross in common winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Crop Science*, 8: 85-88.

FRANKEL, R.

1956 Graft-induced transmission to progeny of cytoplasmic male sterility in *Petunia*. *Science*, 124: 684-685.

1962 Further evidence on graft induced transmission to progeny of cytoplasmic male sterility in *Petunia*. *Genetics*, 47: 641-646.

FRANKEL, R., IZHAR, S., and NITSAN, J.

1969 Timing of callasa activity and cytoplasmic male sterility in *Petunia*. *Bioch. Genetics*, 3: 451-455.

FRÖST, S.

1963 Cytoplasmic pollen sterility in *Centaurea scabiosa*. *Hereditas*, 49: 455-456.

FUKASAWA, H.

1953 Studies on restoration and substitution of nucleus of *Aegilotriticum*. I. Appearance of male-sterile *durum* in substitution crosses. *Cytologia*, 18: 167-175.

1955 Studies on restoration and substitution of nucleus in *Aegilotriticum*. II. The interrelationships between *ovata* cytoplasm and fertility restoring factors. *Cytologia*, 20: 211-217.

1957 Studies on restoration and substitution of nucleus (genome) in *Aegilotriticum*. VI. Some conspicuous characters appearing in male-sterile emmer wheats. *Jap. J. Genetics*, 32: 313-322.

1959 Nucleus substitution and restoration by means of successive backcrosses in wheat and its related genus *Aegilops*. *Jap. J. Botany*, 17: 55-91.

1961 Nucleotide composition of RNA from cytoplasmic male-sterile wheat. *Exper. Cell Research*, 25: 276-285.

FÜRSTE, K.

1964 Induktion von männlicher Sterilität bei Beta-Rüben durch Anwendung von 2,3-Dichlor-Natrium-Isobutytrat. *Z. Pflanzenzücht.*, 51: 334-346.

GAJEWSKI, W.

1937 A contribution to the knowledge of the cytoplasmic influence on the effect of nuclear factors in *Linum*. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 14: 205-214.

GANDARILLAS, H.

1969 Esterilidad genética y citoplásmica en la Quinoa (*Chenopodium quinoa*). *Turrialba*, 19: 429-430.

GOUJON, C.

1968 Action de l'hydrazide maléique sur l'expression de la fertilité des blés hexaploïdes, utilisation de l'effect obtenu pour la sélection des blés hybrides. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 266: 586-589

GROGAN, C. O., and SARVELLA, P.

1964 Morphological variations in normal cytoplasmic male-sterile and restored counterparts in maize *Zea mays* L. *Crop Science*, 4: 567-570.

GROGAN, C. O., SARVELLA, P., SANFORD, J. A., and JORDAN, H. V.

1965 Influence of cytoplasmic male sterility on dry matter accumulation in maize (*Zea mays* L.). *Crop Science*, 5: 365-367.

HANSCH, P. E., and GABELMAN, W. H.

1963 Phenotypic stability of pollen sterile carrots. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 82: 341-350.

HIROSE, T., and TAKASHIMA, Sh

1963 Studies on male sterile pepper for use in producing F₁ hybrid seeds. I. *Scient. Rep. Kyoto Prefectural Univ. Agric.*, 15: 21-26.

HOCKETT, E. A., and ESLICK, R. F.

1968 Genetic male sterility in barley. I. *Crop Science*, 8: 218-220.

HOCKETT, E. A., ESLICK, R. F., REID, D. A., and WIEBE, G. A.

1968 Genetic male sterility in barley. II. *Crop Science*, 8: 754-755.

HORI, T., and TSUNEWAKI, K.

1967 Emmer wheats having the cytoplasm of *Triticum boeoticum*. *Seiken Zihô*, 19: 55-59.

HUTCHINS, A. E.

1944 A male and female variant in squash, *Cucurbita maxima* Duchesne. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 44: 494-496.

IWASA, S.

1963 Studies on the alloplasmatic effect in tribe *Brassicaceae*. II. *J. Fac. Agric. Kyushu Univ.*, 12: 213-228.

IZARD, C., and HITIER, H.

1955a Cytogénétique d'un hybride complexe présentant le syndrome de stérilité male. *Ier. Congr. Sci. Int. Tabac*, 1955: 211-213.

1955b Observations sur un hybride complexe, susceptible de produire des plantes a stérilité male. *An. Ins. Exp. Tabac, Bergerac*, 2: 93-105.

JAPES, N. I., and LUND, S.

1965 Induction of male sterility in barley (*Hordeum vulgare* L. amend. Lanm) with potassium gibberellate and other plant growth regulators. *Agronomy J.*, 57: 269-272.

JASMIN, J. J.

1954 Male sterility in *Solanum melongena* L. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 63: 443.

JONES, D. F.

- 1918 The effects of inbreeding and crossbreeding upon development. *Bull. Connect. Agr. Exp. Sta.*, 207: 5-100.
1950 The interrelation of plasmagenes and chromogenes in pollen production in maize. *Genetics*, 35: 507-512.

JONES, H. A., and CLARKE, A. E.

- 1943 The inheritance of male-sterility in the onion and the production of hybrid seed. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 43: 189-194.

JONES, H. A., and EMSWELLER, S. L.

- 1937 A male-sterile onion. *Proc. Amer. Soc. Hort.*, 34: 582-585.

JONES, J. E., and LODEN, H. D.

- 1951 Heterosis and combining ability in upland cotton. *Agronomy J.*, 43: 514-516.

JONES, J. M., and HAYES, J. D.

- 1967 DDT toxicity in rye (*Secale* spp.). *Plant Pathol.*, 16: 139-141.

JOPPA, L. R., McNEAL, F. H., and WELSH, J. R.

- 1966 Pollen and anther development in cytoplasmic male sterile wheat. *Crop Science*, 6: 296-297.

JOSEPHSON, L. M., and JENKINS, M. T.

- 1948 Male sterility in corn hybrids. *J. Amer. Soc. Agron.*, 40: 267-274.

JOSEPHSON, L. M., and KINCER, H. C.

- 1962 Effects of male-sterile cytoplasm on yields and other agronomic characteristics of corn inbreds and hybrids. *Crop Science*, 2: 41-43.

JUSTUS, N., and LEINWEBER, C. L.

- 1960 A heritable partially male-sterile character in cotton. *J. Heredity*, 51: 191-192.

JYOTISHI, R. P., and HUSSAIN, S. M.

- 1968 Use of 2,4-D as an aid in hybrid seed production in brinjal (*Solanum melongena* L.). *JNKW Res. J. Jabalpur*, 2: 20-23.

KARPER, R. E. and STEPHENS, J. C.

- 1936 Floral abnormalities in *Sorghum*. *J. Heredity*, 27: 183-194.

KAUL, C. L.

- 1970 Investigations into causes of sterility. IV. Gametocide-induced malesterile *Phaseolus aureus* Roxb. *Genetica*, 41: 316-320.

KAUL, C. L. and SINGH, S. P.

- 1967 Effects of sodium 2,3-dichloroisobutyrate sprays on anther development and microsporangogenesis of fenu-greek (*Trigonella foenumgraecum* L.). *Crop Science*, 7: 516-518.

- KEMPANA, C. and SASTRY, K. S. K.
1958 Male sterility in *Crotalaria striata*. *Current Science*, 27: 181.
- KHO, Y. O. and BRYN, J. W.
1962 Gametocidal action of dichloroacetic acid. *Euphytica*, 11: 287-292.
- KHOO, U., and STINSON, H. T.
1957 Free amino acid differences between cytoplasmic male sterile and normal fertile anthers. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 43: 603-607.
- KIERMAYER, O.
1959 Induktion männlich-steriler Blüten bei *Helianthus annuus* durch 2,3,5-Trijodbenzoesäure (TIBA). *Naturwissenschaften*, 46: 457.
- KIHARA, H.
1951 Substitution of nucleus and its effects on genome manifestations *Cytologia*, 16: 177-193.
1954 Restoration and substitution of nucleus. *Proc. IX Int. Cong. Genet.*, 900-902.
1959 Fertility and morphological variation in the substitution and restoration backcrosses of the hybrids *Triticum vulgare* × *Aegilops caudata*. *Proc. X Int. Congr. Genetics*, 1: 142-171.
1963 Nucleus and chromosome substitution in wheat and *Aegilops*. II. *Chromosome substitution*. *Seiken Zihô*, 15: 13-23.
1966 Nucleus and chromosome substitution in wheat and *Aegilops*. I. *Proc. II Int. Wheat Genet. Symp.*, 1963: 313-327.
- KIHARA, H., and TSUNEWAKI, K.
1961 Pistillody of *Triticum durum* induced by an alien cytoplasm. *Seiken Zihô*, 12: 1-10.
1962 Use of alien cytoplasm as a new method of producing haploids. *Jap. J. Genetics*, 37: 310-313.
1964 Some fundamental problems underlying the program for hybrid wheat breeding. *Seiken Zihô*, 16: 1-14.
1967 Genetic principles applied to the breeding of crop plants. *Heritage from Mendel*, Cap. 20.
- KOBABE, G.
1958 Entwicklungsgeschichtliche und genetische Untersuchungen an neuen männlich sterilen Mutante der Küchenwiebel. *Z. Pflanzenzücht.*, 40: 353-384.
- KÖLREUTER, J. G.
1766 *Vorläufigen Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen*. Leipzig.
- KUPTSOV, A. L.
1935 (*Un girasol unisexual hembra*. En ruso). *Bol. Bot. Apl. Leningrado Serie A*, 14: 149-150.

LACADENA, J. R.

- 1967 Negative evidence on the transmission of the cytoplasmic male sterility in wheat embryo endosperm grafting. *Wheat Infor. Serv.*, 23-24: 10-11.
1968a Cytoplasmic male-sterility: a proposal on its terminology. *Genética Ibérica*, 20: 1-7.
1968b Hybrid wheat, VII. Test on the transmission of cytoplasmic male sterility in wheat by embryo-endosperm grafting. *Euphytica*, 17: 439-444.

LARSON, R. E., and PAUR, S.

- 1948 The description and inheritance of a functionally sterile flower mutant in tomato and its probable value in hybrid tomato seed production. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 52: 355-364.

LECLERO, P.

- 1966 Une stérilité mâle utilisable pour la production d'hybrides simples de tournesol. *Ann. Amélior. Plantes*, 16: 135-144.
1969 Une stérilité mâle cytoplasmique chez le tournesol. *Ann. Amélior. Plantes*, 19: 99-106.

LESLEY, J. W., and LESLEY, M. M.

- 1939 Unfruitfulness in the tomato caused by male sterility. *J. Agric. Res.*, 58: 621-630.

LEWIS, D.

- 1942 Breakdown of self-incompatibility by alfa-naphtalene acetamide. *Nature*, 149: 610.

LICHTER, R., und MÜNDLER, M.

- 1961 Untersuchungen über die Pollensterilität der Küchenzwiebel (*Allium cepa* L.) insbesondere über den Einfluß von Witterung und genetischer Konstitution. *Z. Pflanzenzücht.*, 45: 393-405.

LINDQVIST, K.

- 1960 Inheritance studies in lettuce. *Hereditas*, 46: 387-470.

LIVERS, R. W.

- 1964 Fertility restoration and its inheritance in cytoplasmic male-sterile wheat. *Science*, 144: 420.

LIVERS, R. W., and HEYNE, E. G.

- 1969 Hybrid vigor in hard red winter wheat. *Proc. III Int. Wheat Genet. Symp.*: 431-436.

MANN, T. J., JONES, G. L., and MATZNIGER, D. F.

- 1962 The use of cytoplasmic male sterility in flue-cured tobacco hybrids. *Crop Science*, 2: 407-410.

MARTIN, J. A., and CRAWFORD, J. H.

- 1951 Several types of sterility in *Capsicum frutescens*. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 57: 335-339.

MAZOTI, L. B., and VELÁSQUEZ, R. S.

- 1963 Volumen de los Knobs según citoplasma. *Rev. Fac. Agron. La Plata*, 39: 203-204.

MEYER, J. R., and MEYER, V. G.

1958 A preliminary report on the induction of male sterility in cotton by maleic hydrazide. *Miss. Agr. Exp. Sta. Inf. Sheet*, 589: 1 p.

1961 Cytoplasmic male sterility in cotton. *Genetics*, 46: 883.

MEYER, V. G., and MEYER, J. R.

1965 Cytoplasmically controlled male sterility in cotton. *Crop Science*, 5: 444-448.

MICHAELIS, P.

1964 Virus und zytoplasmatische Vererbung. *Z. Pflanzenzücht.*, 52: 333-354.

MILLER, D. A., and HITTLE, C. N.

1963 Effect of sodium 2,3-dichloroisobutyrate on gamete production and morphological characteristics of alfalfa. *Crop Science*, 3: 397-400.

MIZUSHIMA, U., and KATSUO, K.

1958 Elimination of self-incompatibility in the common cabbage, *Brassica oleracea* L., by means of substitution of nucleus. *Proc. X. Int. Cong. Genetics*, 2: 191.

MOORE, J. F.

1959 Male sterility induced in tomato by sodium 2,3-dichloroisobutyrate. *Science*, 129: 1738-1740.

MOORE, R. H.

1950 Several effects of maleic hydrazide on plants. *Science*, 112: 52-53.

MYERS, W. M.

1946 Effects of cytoplasm and gene dosage on expression of male-sterility in *Dactylis glomerata*. *Genetics*, 31: 225-226.

NAGAI, F.

1926 Studies on the mutations of *Oryza sativa* L. *Jap. J. Botany*, 3: 55-56.

NAGY, M.

1967 Comparison of the main characteristics of cytoplasmically male sterile and fertile analogous hybrids. *Acta Agron. Acad. Scient. Hungaricae*, 16: 147-156.

NAYLOR, A. W.

1950 Observations on the effects of maleic hydrazide on flowering of tobacco, maize and cocklebur. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 36: 230-232.

NELSON, P. M., and ROSSMAN, E. C.

1958 Chemical induction of male sterility in inbred maize by use of gibberellins. *Science*, 127: 1500-1501.

NETTEVICH, E. D.

1968 The problem of utilizing heterosis of wheat. (*Triticum aestivum*). *Euphytica*, 17: 54-62.

- OEHLER, E., and INGOLD, H.
1966 New cases of male-sterility and new restorer source in *T. aestivum*. *Wheat Inform. Serv.*, 22: 1-3.
- OHTA, Y.
1961 Grafting and cytoplasmic male sterility in *Capsicum*. *Seiken Zihô*, 12: 35-39.
- OHTA, T., and MATSUMURA, S.
1962 Cytological observation on chemically induce male sterily in sugar beet. *Seiken Zihô*, 14: 53-56.
- OLDEMEYER, R. K.
1957 Sugar beet male sterility. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Tech.*, 9: 381-386.
- OWEN, F. V.
1942 Male sterility in sugar beet produced by complementary effects of cytoplasmic and mendelian inheritance. *Amer. J. Botany*, 29: 692.
1945 Cytoplasmically inherited male-sterility in sugar beets. *J. Agr. Res.*, 71: 423-440.
1949 Interpretation of cytoplasmically inherited male sterility in sugar beets. *Proc. VIII Int. Cong. Genet.*, 638-639.
- PARLEY, W.
1957 Cytoplasmic influence in the production of the pistillate sex expression in castor-beans. *Agronomy J.*, 49: 427-428.
- PESHO, G. R., RUSSEL, W. A., and DICKE, F. F.
1969 Effect of cytoplasmic male sterility and pollen restorer genes on first brood european corn borer resistance among different genotypes of hybrid corn. *Iowa State J. Science*, 44: 165-184.
- PETERSON, P. A.
1958 Cytoplasmically inherited male sterility in *Capsicum*. *Amer. Naturalist*, 92: 111-119.
- PORTER, K. B., and WIESE, A. F.
1961 Evaluation of certain chemicals as selective gametocides for wheat. *Crop Science*, 1: 381-382.
- PUTI, E. D., and HEISER, Ch. B.
1966 Male sterility and partial male sterility in sunflowers. *Crop Science*, 6: 165-168.
- RAKSHIT, S. C.
1967 Induced male sterility in jute (*Corchorus capsularis*, L.). *Jap. J. Genetics*, 42: 139-143.
- RAMAGE, R. T.
1965 Balanced tertiary trisomics for use in hybrid seed production. *Crop Science*, 5: 177-178.
- RAMAGE, R. T., BURNHAM, C. R., and HAGBERG, A.
1961 A summary of translocation studies in barley. *Crop Science*, 1: 277-279.

RANDALL, T. E., and RICK, CH. M.

1945 A cytogenetic study of polyembryony in *Asparagus officinalis* L. *Amer. Jour. Bot.*, 32: 560-569.

REHM, S.

1952 Male sterile plants by chemical treatment. *Nature*, 170: 38-39.

RHOADES, M. M.

1933 The cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea mays*. *J. Genetics*, 27: 71-95.

RICK, C. M.

1944 A new male-sterile mutant in the tomato. *Science*, 99: 543.

1945 A survey of cytogenetic causes of unfruitfulness in the tomato. *Genetics*, 30: 347-362.

1962 New male sterile mutants. *Tomat. Genet. Coop. Rep.*, 12: 39-41.

RIFE, D. C.

1944 The genetics of certain common variations in *Coleus*. *Ohio J. Science*, 44: 18-24.

RILEY, R. and CHAPMAN, V.

1958 Genetic control of the cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat. *Nature*, 182: 713-715.

RILEY, R., CHAPMAN, V., and KIMBER, G.

1959 Genetic control of chromosome pairing in intergeneric hybrids with wheat. *Nature*, 183: 1244-1246.

ROGERS, J. S., and EDWARDSON, J. R.

1952 The utilization of cytoplasmic male-sterile inbreds in the production of corn hybrids. *Agronomy J.*, 44: 8-13.

RUNDFELT, H.

1960 Heterosiszüchtung bei *Brassica*-Arten. *Tagungsb. Deutsche Akad. Land-wirtschaft*. 2. Berlin, N.º 32: 11-24.

SAINI, S. S., and DAVIS, G. N.

1969 Male sterility in *Allium cepa* and some species hybrids. *Economic Botany*, 23: 37-49.

SALAMAN, R. N.

1910 The inheritance of colour and other characters in the potato. *J. Genetics*, 1: 7-46.

SAMPATH, S., and MOHANTY, H. K.

1954 Cytology of semisterile rice hybrids. *Current Science*, 23: 182-183.

SAMPSON, D. R.

1966 Linkage of genetics male sterility with a seedling marker and its use in producing F₁ hybrid seed of *Brassica oleracea* (cabbage, broccoli, kale, etc.). *Canad. J. Plant Sci.*, 46: 703.

SÁNCHEZ-MONGE, E.

- 1956a Studies on 42-Chromosome Triticale. *An. Aula Dei*, 4: 191-207.
1956b Fertility in Triticale. *Wheat Information Service*, 3: 29.
1958 Hexaploid Triticale. *Proc. I Symp. Intern. Wheat Genetics*, 181-194.
1966a Trigo híbrido. I. Antecedentes y reacción de algunas variedades. *Bol. I. N. I. A.*, 54: 1-4.
1966b Trigo híbrido. III. Ensayos de restauración de la fertilidad en 1965. *Bol. I. N. I. A.*, 54: 5-8.
1967 Trigo híbrido. IV. Marcha de la conversión de variedades. *Bol. I. N. I. A.*, 56: 71-77.
1968a Approaches to hybrid wheat in Spain. *Euphytica*, 17, supl. 1: 35-41.
1968b Improvement of endosperm quality in Triticale. *Proc. III Int. Wheat Genetics Symp.*, 371-372.
1968c Use of male sterility in plant breeding. *Proc. XII Intern. Cong. Genetics*, 2: 224-225.
1969 Trigo híbrido. VIII. Conversión a androesterilidad hasta 1968. Tendencia a la alo-gamia. *Bol. I. N. I. A.*, 60: 43-56.
1970 Efectos de la aloplasmia en trigos cultivados. *Comunicación VII Jornadas Luso-Es-pañolas de Genética, Pamplona*.

SÁNCHEZ-MONGE, E., MONTEAGUDO, A., y LACADENA, J. R.

- 1967 Trigo híbrido. V. Ensayos de restauración de la fertilidad en 1966. *Bol. I. N. I. A.*, 56: 79-81.

SÁNCHEZ-MONGE, E., and TJIO, J. H.

- 1954 Note on 42 chromosome *Triticale*. *Proc. IX Inter. Cong. Genet.*, 748.

SAND, S. A.

- 1960 Autonomy of cytoplasmic male sterility in grafted scions of tobacco. *Science*, 131: 665.

SANFORD, J. O. *et al.*

- 1964 Nitrogen distribution in corn strains as affected by male-sterile cytoplasm. *Proc. Ass. South. Agric. Work. Inc.*, 61: 68-69.

SARVELLA, P., and GROGAN, C. O.

- 1963 Morphology, cytology and biochemistry of male-sterile lines of maize. *Proc. IX Int. Cong. Genetics*, 1: 204-205.

SCHNACK, B., y RÉ, R. R.

- 1968 Esterilidad masculina en *Ranunculus asiaticus* L. y su posible aprovechamiento práctico. *Rev. Fac. Agronomía La Plata*, 44: 49-52.

SCHOOLER, A. B.

- 1967 A form of male sterility in barley hybrids. *J. Heredity*, 58: 207-211.

SCHUSTER, W.

- 1969 Beobachtungen über männliche Sterilität bei der Sonnenblume (*H. annuus*), ausgelöst durch genetische, physiologische und induzierte Chemische Faktoren. *Theoret. Appl. Genetics*, 39: 261-273.

SEVERSON, D. A., and RASMUSSEN, D. C.

1968 Performance of barley hybrids at four seeding rates. *Crop Science*, 8: 339-341.

SHEBESKI, L. H.

1966 Quality and yield studies in hybrid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Canad. J. Genet. Cytol.*, 8: 375-386.

SHIFFRIS, O.

1945 Male sterilities and albino seedlings in cucurbits. *J. Heredity*, 18: 359-366.

1961a Conventional and unconventional systems controlling sex variation in *Ricinus*. *J. Genetics*, 57: 361-388.

1961b Sex control in cucumbers. *J. Heredity*, 52: 5-12.

SHINJO, C., and OMURA, T.

1966 Cytoplasmic-genetic male sterility in cultivated rice, *Oryza sativa* L. I. Fertilities of F₁, F₂ and offsprings obtained from their mutual reciprocal backcrosses and segregation of completely male sterile plants. *Jap. J. Breeding*, 16: 179-180.

SHULL, G. H.

1909 A pure line method of corn breeding. *Am. Breed. Ass. Rep.*, 5: 51-59.

SHUMWAY, L. K., and BAUMAN, L. F.

1966 The effect of hot water treatment, X-ray irradiation and mesocotyle grafting on cytoplasmic male sterility of maize. *Crop Science*, 6: 341-342.

SINGH, S. P., and HADLEY, H. H.

1961 Pollen abortion in cytoplasmic male sterile *Sorghum*. *Crop Science*, 1: 430-432.

SMITH, H. H.

1968 Recent cytogenetic studies in the genus *Nicotiana*. *Adv. Genetics*, 14: 1-54.

STARNES, W. J., and HADLEY, H. H.

1962 Some effects of the gametocide alpha beta-dichloroisobutyrate on soybeans. *Crop Science*, 2: 305-310.

STEPHENS, J. C.

1937 Male sterility in *Sorghum*: its possible utilization in production of hybrid seed. *J. Amer. Soc. Agron.*, 29: 690-696.

STEPHENS, J. C., and HOLLAND, R. F.

1954 Cytoplasmic male-sterility for hybrid *Sorghum* seed production. *Agronomy J.*, 46: 20-23.

STOREY, W. B.

1953 Genetics of the papaya. *J. Heredity*, 44: 70-78.

STRINGFIELD, G. H.

1958 Fertility restoration and yields in maize. *Agronomy J.*, 50: 215-218.

SUNESON, C. A.

1940 A male sterile character in barley. *J. Heredity*, 31: 213-214.

1962 Hybrid barley promises high yields. *Crop. Science*, 2: 410-411.

THEURER, J. C., HECKER, R. J., and OTTLEY, E. H.

1968 Attempted graft transmission of cytoplasmic male sterility in sugar beets (*Beta vulgaris*, L.). *J. Amer. Soc. Sugar Beet Tech.*, 14: 695-703.

THOMPSON, D. J.

1961 Studies on the inheritance of male-sterility in the carrot *Daucus carota* L. var. *sativa*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 78: 332-338.

TJIO, J. H., SÁNCHEZ-MONGE, E., y ALVAREZ PEÑA, M.

1953 Centenos tetraploides españoles. *Agricultura*, N.º 251: 138-140.

TOKUMASU, S.

1951 (*Androesterilidad en rábanos japoneses*. En japonés). *Sci. Bull. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, 13: 83-89.

TSUNEWAKI, K.

1963 Analysis of the fertility-restoring gene in *Triticum aestivum* ssp. *compactum*. *Seiken Zihō*, 15: 47-53.

TURNER, J. H., Jr.

1953 A study of heterosis in upland cotton. I. Yield of hybrids compared with varieties. *Agronomy J.*, 45: 484-486.

UPADHYAYA, B. R., and RASMUSSEN, D. C.

1967 Heterosis and combining ability in barley. *Crop Science*, 7: 644-647.

VALETTE, R.

1968 Etude des effets du gamétocide 2,3-dichloroisobutyrate de sodium sur la floraison de la chicorée de Bruxelles. (*Cichorium intybus* L.). *Bull. Rech. Agron. Gembloux*, 3: 737-747.

VAN MARREWIK, G. A. M.

1970 Cytoplasmic male sterility in *Petunia*. II. A discussion on male sterility transmission by means of grafting. *Euphytica*, 19: 25-32.

VERONA, P. L.

1965 Prove di induzione di androsterilità in *Nicotiana tabacum*, L. mediante l'uso di gametocidi selettivi. *Il Tabacco*, 69: 3-21.

WARREN, F. S., and DIMMOCK, F.

1954 The use of chemicals and of male sterility to control pollen production in maize. *Canad. J. Agric. Sci.*, 34: 48-52.

WELCH, J. E., and GRIMBALL, E. L.

1947 Male sterility in the carrot. *Science*, 106: 594.

WELLS, D. G., and Loy, C. L.

1970 Hybrid vigor in hard red spring wheat crosses. *Crop Science*, 10: 220-223.

WIEBE, G. A.

1960 A proposal for hybrid barley. *Agronomy, J.*, 52: 181-182.

1969 Hybrid Barley. *Wallerstein Lab. Commun.*, 32: 83-91.

WILSON, J. A., and Ross W. M.

1962a Male sterility interaction of the *Triticum aestivum* nucleus and *Triticum timopheevi* cytoplasm. *Wheat Inf. Serv.*, 14: 29.

1962b Cross breeding in wheat, *Triticum aestivum* L. II. *Crop Science*, 2: 415-417.

WIT, F.

1960 Chemically induced male sterility a new tool in plant breeding? *Euphytica*, 9: 1-9.

WITTWER, S. H., and HILLYER, I. G.

1954 Chemical induction of male sterility in cucurbits. *Science*, 120: 893-894.

DISCURSO DE CONTESTACION

POR EL ACADEMICO NUMERARIO

EXCMO. SR. D. FLORENCIO BUSTINZA LACHIONDO

Excmo. Sr. Presidente,

Excmos. Señores Académicos,

Señoras, señores:

Es protocolario en estas ceremonias analizar primero la obra científica del recipiendario y glosar después el tema de su discurso, pero séame permitido dedicar previamente un recuerdo homenaje al doctor don Fernando de Castro y Rodríguez, Profesor que fue de Histología y Embriología General de la Facultad de Medicina de Madrid.

Como ustedes saben el Profesor Sánchez-Monge va a posesionarse de la medalla número 2 que quedó vacante como consecuencia del fallecimiento del Profesor Sanz Ibáñez. Para dicha vacante fue elegido como Académico electo con fecha 18 de diciembre de 1963, el doctor don Fernando de Castro que falleció el día 15 de abril de 1967, cuando ultimaba, entre otras, determinadas investigaciones sobre la interpretación de las microfotografías electrónicas de sus preparaciones del *glomus caroticum*, de las cuales quería dar cuenta en su discurso de ingreso en esta Academia.

No es mi propósito detallar los Premios, Medallas, Distinciones Internacionales, etc., del Profesor F. de Castro. Por otra parte, el estudio detallado de su obra científica ha sido realizado por sus discípulos Profesores: Gallego, Bullón, Aguirre, Gómez y otros. Yo me limitaré a destacar brevemente los rasgos esenciales de su labor científica y de su personalidad.

En 1928 publicó su trabajo "*Sur la structure et l'innervation du sinus carotidien de l'homme et des mammifères. Nouveaux faits sur l'innervation et la fonction du glomus caroticum*" (Trabajos del Lab. de Investigaciones Biológicas de la Universidad de Madrid. V, 25- p. 331-380, 1928).

Como consecuencia de su estudio minucioso sobre la inervación del *glomus caroticum* en el hombre y en otros mamíferos, descubrió la función qui-

miorreceptora de dicho glomus. Fue el Profesor Castro el primero en describir al *glomus caroticum* como órgano sensorial. Este descubrimiento fue trascendental y en opinión de muchos el Profesor Castro mereció compartir con el Profesor Corneille Heymans el Premio Nobel de Fisiología o Medicina para 1938, que le fue concedido al investigador belga el 26 de octubre de 1939.

"For his discovery of the role played by the sinus and aortic mechanisms in the regulation of respiration".

El Profesor sueco doctor G. Liljestrand, al exponer los méritos del Profesor Heymans por los que se le adjudicó el Premio Nobel, no deja de citar al Profesor Castro en relación con el glomus carotídico con las siguientes líneas:

"Une recherche anatomique, effectuée par de Castro en 1927, a cependant établi que le glomus ne présentait, dans sa construction aucune analogie avec la moelle des capsules surrénales. De Castro a supposé au contraire que le glomus était un organe destiné à répondre aux changements de la constitution du sang, donc un organe intérieur du goût avec des "chemorecepteurs".

Pero a pesar de este reconocimiento de la importancia del trabajo del Profesor Castro es sorprendente que nuestro compatriota no figurase al lado del Profesor Heymans para recibir conjuntamente el Premio Nobel de Fisiología o Medicina para 1938, pues eso hubiera sido lo más justo y el propio Profesor Heymans muy noblemente así lo reconoció en más de una ocasión.

Realizó también el Profesor Castro importantes investigaciones sobre los elementos intersticiales del tejido nervioso, descubriendo la oligodendroglia paleariforme, emitió nuevas ideas sobre las sinapsis, efectuó anastomosis de nervios y contribuyó al esclarecimiento de la morfología y fisiología del sistema neurovegetativo periférico y de los ganglios sensitivos.

Castro fue experimentador original, metódico, riguroso, pulcro, dominaba las técnicas de neurohistología, era cirujano hábil y conocía también las técnicas de electrofisiología. Morfólogo de primera categoría, observador exacto, correcto, procuraba asociar a las estructuras que iba descubriendo su probable función.

Goza de gran prestigio internacional, siendo considerado como autoridad mundial en su especialidad. Sintió como pocos la emoción de la investigación. Fue un aristócrata de la investigación. Su curiosidad era insaciable. Su consuelo fue siempre el trabajo. Procuraba hacer las cosas lo mejor posible y todo lo que hacía lo sometía a una autocrítica rigurosa y nunca estaba plenamente satisfecho de su trabajo. Esto explica el cómo habiendo sido

elegido Académico con fecha 18 diciembre de 1963, le cogiera la muerte sin haber preparado su discurso de ingreso, y es que el Profesor Castro quería darnos cuenta de investigaciones y descubrimientos nuevos.

Con motivo de la delicada operación a que fue sometido el 15 de diciembre de 1966, cuando le extirparon un riñón, le visité en su habitación en el Sanatorio del Rosario y siempre le encontré con el mismo entusiasmo, pero le apenaba no poder regresar pronto a su casa y a su laboratorio, donde trabajos sin terminar le esperaban. Tenía su microscopio en la habitación que ocupaba en el Sanatorio y estoy seguro que algún diagnóstico debió realizar aun en aquellas circunstancias.

Me dijo que su primer trabajo fue sobre el aparato de Golgi y me confesó que él era muy lento y concienzudo y que repetía los trabajos para cerciorarse una y otra vez de que sus observaciones estaban bien hechas e interpretadas correctamente.

El 17 de enero de 1967, en vísperas de dejar el Sanatorio, después de una estancia de más de treinta días, se lamentó de lo prolongada que era su recuperación y qué emoción tan grande me produjo escuchar a aquel hombre bondadoso, austero y veraz, auténtico Hombre de Ciencia, ejemplo para todos: Profesores y Alumnos. Insistió en que él procuraba hacer las cosas lo mejor posible y ser sincero consigo mismo. Yo no puedo ser de otra forma —me dijo—, el ejemplo lo recibí de mi padre. Se lamentó del tiempo que había perdido en el Sanatorio y agregó: *¡Tiempo no recuperable! ¡Qué dolor! ¡Es angustioso! ¡Son horas perdidas en mi vida! Tantas ideas para desarrollar y ver si se confirman hipótesis de trabajo o para cambiar lo que se pensaba a la vista de los resultados experimentales.* Su máquina cerebral estaba siempre en acción. Miraba a sus manos y las movía, y me dijo: *Puedo operar y podré seguir mis trabajos.* Qué pasión la suya por la investigación. Y qué derroche de entusiasmo el suyo, hormona del alma, que supo inocular a sus colaboradores y alumnos.

Castro sirvió a nuestra Universidad con ejemplaridad edificante y contribuyó como nadie al prestigio internacional de la Ciencia española en el campo de la Neurohistología y de la Neurofisiología y la antorcha luminosa del entusiasmo y de la honradez científica que recibió de su maestro, don Santiago Ramón y Cajal, la mantuvo siempre ardiendo y sin que en ningún momento se mitigara su brillo y así durante toda su vida y hasta el último trance.

Descanse en paz el hombre ecuánime y sencillo que consagró toda su vida, fecunda en descubrimientos originales, con fervorosa devoción a la docencia universitaria y a la investigación.

Pasemos ahora a analizar la biografía de nuestro nuevo Académico. Don Enrique Sánchez-Monge y Parellada nació el 14 de septiembre de 1921 en Melilla (Málaga). Hijo de doña Pilar Parellada García y de don Enrique Sánchez-Monge, Capitán del Estado Mayor, que falleció en el sitio de Monte Arruit un mes antes de dicho nacimiento.

Terminó la Carrera de Ingeniero Agrónomo con 16 matrículas de honor y número 1 de su promoción en 1946 y se le concedió en 1947 el *Premio Nacional de fin de Carrera*.

Becario del "Instituto para a Alta Cultura" de Portugal, trabajó de febrero a junio de 1947 en la *Estação de Melhoramento de Plantas de Elvas* con el Profesor Victoria Pires.

Becario de la Junta de Relaciones Culturales, trabajó de septiembre a diciembre de 1947 en la *Sveriges Utsädesförening de Svalöv* (Suecia), con el doctor Levan y tuvo allí como compañero al doctor Tjio. Es interesante recordar que Tjio y Levan pocos años después, en 1956, precisaron (*Hereditas* V. 42, p-1-6) que el número diploide en las células humanas somáticas es $2n=46$ y no el de 48 cromosomas como se venía creyendo, error que piadosamente se iba transmitiendo de texto en texto.

Como resultado de su estancia en Svalöv publicó en 1948 en *Hereditas* su primer trabajo de investigación titulado *On the Origin of subcompactoids in Triticum vulgare* (1).

Becario del C. S. I. C., trabajó con el Profesor Cámara de enero a junio de 1948, en la *Estação Agronómica Nacional de Sacavem* (Portugal).

En junio de 1948 se incorporó a la *Estación Experimental de Aula Dei*, en Zaragoza, dependiente del Patronato Alonso de Herrera del C. S. I. C. y en mayo de 1950 ganó por oposición la plaza de colaborador científico y se le nombró Jefe de la Sección de Mejora de Cereales de Aula Dei.

En 1952 publicó el libro de Genética General y Agrícola y en 1955 su libro de Fitogenética, *Mejora de Plantas*.

En febrero de 1955 pasó por concurso a Investigador de Aula Dei y se le nombró Jefe del Departamento de Mejora de Plantas de dicha Estación Experimental, concediéndosele también, cuando se trasladó a Madrid al I. N. I. A., el título de Investigador Honorario de la Estación Experimental de Aula Dei.

En ese año de 1955 se le concedió el *Premio Nacional de Investigación Agraria* por su publicación del libro titulado *Catálogo Genético de Trigos Españoles*, en el que se recogen la mayor parte de los tipos de trigos españoles de los que en la actualidad pueda que se conozcan de 2.000 a 3.000 hexaploides del *Triticum aestivum* y más del millar de tetraploides del *Triticum durum* y *T. turgidum*.

Como dato de interés se puede citar que en el mundo hay colecciones que comprenden unas 100.000 variedades de trigo.

Durante su estancia en Aula Dei publicó sus trabajos de investigación en diversas revistas, tales como: *Genética Ibérica*, *Anales de la Estación Experimental de Aula Dei*, *Nature*, *Hereditas*, *Caryologia*, *Wheat Improvement Service* y *Proceedings of the First International Wheat Genetics Symposium* (Trabajos 2 al 22 inclusive.)

En noviembre de 1957 se le nombró Director del Centro de Mejora del Maíz en el Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas y con ese motivo se trasladó a Madrid.

En 1958 se le nombró miembro de la "Comisión de Investigación Agraria" de la "Comisión Asesora de la Investigación Científica y Técnica" y en el mes de septiembre de dicho año fue Presidente de la X Reunión de Maíces Híbridos de la F. A. O. y también Presidente del Comité Sur de la Sección Maíz de Eucarpia (Asociación Europea para la Investigación en Mejora de Plantas) desde septiembre de 1958, y pasando a Presidente de la Sección Maíz de Eucarpia en febrero de 1960.

En octubre de 1958 se le nombró Comendador ordinario de la Orden Civil del Mérito Agrícola y también en ese año disfrutó de una Beca de Estudios en España de la *Fundación Juan March*.

En febrero de 1959 recibió el título de *Doctor Ingeniero Agrónomo* y en ese año un *grant* de 10.000 dólares de la *Fundación Rockefeller*, y una segunda beca de estudios en España de la *Fundación Juan March*.

En mayo de 1960 gana por oposición la *Cátedra de Genética General y Aplicada* de la Escuela Superior de Ingenieros Agrónomos de Madrid.

En 1961 recibe otro *grant* de 10.000 dólares de la *Fundación Rockefeller* y una ayuda de investigación de la *Fundación Juan March*, grupo de Ciencias Naturales para 1961.

En ese mismo año publicó su obra *Genética*, cuya segunda edición fue en 1966.

En 1962 se publicó su libro *Razas de maíz en España*, en el que describe las razas de maíz de nuestra Patria, unas 628 poblaciones locales, estudiando numerosos caracteres en cada población, dando una idea de la diversificación del maíz y describiendo 17 razas de maíces corrientes en nuestro país. Este trabajo mereció el *accésit del P. N. de Investigación Agraria 1962*.

En mayo de 1963 ganó por oposición la *Cátedra de Genética de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Madrid*.

El 31 de enero de 1968 y como consecuencia de la vacante de Académico electo que se produjo al fallecer el Profesor Castro, de quien me he ocupado al comienzo de este discurso, fue elegido *Miembro de esta Real Academia*

y el 4 de abril, *Académico correspondiente de la Academia de Ciencias de Zaragoza* y en abril de 1969 fue nombrado Comendador de Número de la Orden Civil del Mérito Agrícola.

Desde su incorporación al I. N. I. A. ha publicado numerosos trabajos (23 al 41), la mayoría publicados en el *Boletín de dicho Instituto*, pero también algunos en Revistas extranjeras como *Euphytica* (33), *Proceedings Third International Symposium of Wheat Genetics* (35) y *Proceedings of the XII International Congress of Genetics* celebrado en Tokyo en agosto de 1968 (36).

El conjunto de sus trabajos de investigación realizados en la Estación Experimental de Aula Dei y en el I. N. I. A. se puede distribuir en los siguientes apartados:

1. *Citogenética de Trigos.*
2. *Mejora genética con obtención de variedades en trigo, cebada, avena, centeno y triticale.*
3. *Genética matemática* (Trabajos números 7, 8, 11, 18, 19, 22, 27, 28, 29, 32, 34 y 37).
4. *Androesterilidad y Restauración en Trigo.*
5. *Descripción de plantas cultivadas de trigo y maíz, es decir estudio del germoplasma español del trigo y maíz.*

Con sus colaboradores ha obtenido, es decir, creado: dos trigos, el *San Bruno* y el *Toroma*, el primero para tierras frescas y el segundo para secano; dos cebadas, *Almunia* y *Albacete*, ésta probablemente la mejor cebada de secano en España; dos buenas avenas, *Cartuja* y *Previsión*; el centeno tetraploide *Gigantón* de grano muy grande, buena productividad y muy cultivado en Aragón, León y Cataluña y el *Triticale Cachirulo*, del que luego me ocuparé.

Aparte de esta extraordinaria labor de investigación y labor experimental en el campo de la Genética Aplicada, Sánchez-Monge desarrolla magistralmente sus Cursos de Genética en la Escuela Superior de Ingenieros Agrónomos y en nuestra Facultad de Ciencias. Doy fe de que es un gran pedagogo, ya que soy testigo de mayor excepción, porque durante el curso 1966-67 asistí a su Coursillo sobre *Citogenética Vegetal* y a pesar de mis sesenta y cinco años, ya cumplidos entonces, no creo que falté a ninguna de sus clases. Y si asistí a ellas, no teniendo que pasar ningún examen, ni recibir por ello ningún diploma, es evidente que fueron de gran interés para mí y también para todos los que asistieron a dicho curso.

En 1950 publicó en Anales de la Estación Experimental de Aula Dei un *Glosario de términos de Genética y Citogenética*, y posteriores apéndices en 1951, 1952, 1955 y 1956. La demanda que tuvo de separatas le animó a redactar en forma más completa de *Diccionario*, en el que ha recogido además

del concepto de cada vocablo su etimología y sus equivalencias en inglés, francés, alemán, italiano y portugués, y en 1962 se publicó dicho *Diccionario de Genética*, redactado con la ayuda de una Beca de Estudios en España de la *Fundación Juan March*, 1958-Grupo Ciencias Naturales y sus aplicaciones.

Dicho Diccionario comprende cuatro partes: la primera analítica, en la que se da la etimología y las diversas acepciones de 966 términos. La segunda parte es una selección de 26 palabras de muy frecuente uso en Genética y con cada una de ellas como título se dan uno o varios de los tres grupos de palabras siguiente: 1) sus calificativos; 2) voces relacionadas con ella o que la incluyen, y 3) fenómenos que la afectan. La tercera parte es un diccionario español, inglés, francés, alemán, italiano y portugués con 945 vocablos y la cuarta parte es el diccionario inverso inglés-español, francés-español, etc.

Tal ha sido el éxito de ese Diccionario que acaba de publicarse, en diciembre de 1970, la segunda edición muy enriquecida, pues lleva ya 1.253 términos.

También quiero señalar que en el Fichero de Genética, Citología y Mejora Genética que tiene el Profesor Sánchez-Monge en el I. N. I. A. hay más de 300.000 fichas clasificadas por autores, temas y géneros de plantas o animales. Es el más completo de Europa y refleja una labor asombrosa, continuada sin desmayo durante más de veinticuatro años.

En plena madurez aún, el Profesor Sánchez-Monge ha de realizar una gran labor docente y también de investigación tanto en el campo de la Genética pura como en el de la Genética aplicada.

Nuestro querido compañero el Profesor doctor don Emilio Jimeno en su trabajo "Antecedentes del Instituto Tecnológico-Metalúrgico Emilio Jimeno. Consideraciones sobre Educación" (F. de Ciencias, Universidad de Barcelona, septiembre 1970) dice así:

"Actualmente son imprescindibles los directores de investigación con visión amplia, muchas ideas claras, intuición para escoger los temas de trabajo, y con carácter para actuar y enseñar a actuar, con provecho. El Jefe de equipo debe ser de reconocida competencia, muy exigente consigo mismo y, por tanto, muy respetado."

Pues bien, esas cualidades se dan perfectamente en el Profesor Sánchez-Monge porque está dotado de personalidad vigorosa, gran temperamento, mente clara, fértil, siempre en acción, con ideas nuevas para planear los experimentos que llevados a la práctica en ocasiones conducen a especies o variedades nuevas de gran interés académico y hasta económico, que sabe dirigir y predicar con el ejemplo, de una laboriosidad insuperable y una rectitud acrisolada y de quien cabe fundadamente esperar que dará muchos frutos sobre los que ya ha conseguido.

También dice don Emilio:

"No existe actividad intelectual del hombre en la que no pueda llevarse a cabo una labor creadora en provecho de la Humanidad."

Y, desde luego, el campo de los afanes a los que se consagra el Profesor Sánchez-Monge, es decir la Mejora Genética de Plantas, se presta muy bien al cumplimiento de esa sentencia del Profesor Dr. E. Jimeno.

Acabamos de escuchar parte del discurso preparado por el Profesor Sánchez-Monge para esta solemnidad sobre *Androesterilidad vegetal y su utilización*.

Va acompañado de cuatro tablas: La 1 sobre la acción de algunos gametocidas sobre plantas cultivadas, la 2 sobre androesterilidad génica en plantas cultivadas, la 3 sobre androesterilidad autoplásmica en plantas cultivadas y la 4 sobre androesterilidad homoplásmica en plantas cultivadas. La confección de esas tablas y la preparación de la bibliografía final *up to date* representa una gran labor. Estoy seguro que este discurso del Profesor Sánchez-Monge será de gran utilidad a todos los estudiosos y muy especialmente a los mejoradores de plantas.

Cuando ustedes lo lean detenidamente se encontrarán con muchos neologismos científicos como son: alelos, alélica, algamas, aloplasmia, androesterilidad, androfértil, antesis, autógamas, autoplasmia, clonal, despendonar, diploide, esporofítico, fitotóxico, gametocida, haploide, heterocigótica, hexaploide, homocigótico, homocigosis, homoplasmia, homosis, meiosis, meiótico, mutante, nulisómicas, pistiloidía, plasmagenes, pleiotrópico, recesivo, recombinación, retrocruzamiento, tapetales, tetraploide, translocación, trisomía, variegación y otros. Se comprende por lo tanto la importancia y la utilidad del Diccionario de Genética preparado por el Profesor Sánchez-Monge, quien estoy seguro colaborará activamente en la Sección de Terminología Científica de esta Real Academia.

En cuanto a la materia científica del discurso debo destacar que el Profesor Sánchez-Monge es autoridad reconocida internacionalmente en ese campo de la investigación, ya que en el XII Congreso Internacional de Genética celebrado en Tokyo en agosto de 1968, fue Chairman del Symposium sobre Androesterilidad y pronunció el discurso de introducción con el título *Use of Male Sterility in Plant Breeding* (36), del que solamente tomo las líneas que siguen:

"There is also the possibility of obtaining cytoplasmic androesterility by means of plasmagenic mutation or by means of the mutation of certain nuclear genes that in the interaction with the normal cytoplasm, produce androsterility."

Pero ya que nada puedo agregar a lo que el Profesor Sánchez-Monge con tanta competencia nos ha presentado, voy a referirme a la última parte de su discurso en relación con su variedad de *Triticale*, a la que designó con el nombre de *Cachirulo*, y a continuación destacaré la importancia de la Genética.

Ha sido tan grande el entusiasmo derrochado por el Profesor Sánchez-Monge para lograr su *Triticale*, que merece la pena de analizar con algún detenimiento lo que él llama *la saga del Cachirulo* (40).

El nombre del *Cachirulo* para los que no sean de la que considero mi tierra —dice Sánchez-Monge— es el del pañuelo con que se atan los baturros la cabeza, seguramente para no excederse en la claridad con la que dicen lo que piensan, como afirma la bien conocida jota:

“*Qué sería un baturrico sin la cabecica atada, si aun llevándola atadica dice las cosas tan claras.*”

Los *Triticales* son las primeras plantas de cultivo creadas por el hombre y algunos tienen gran interés agrícola. Son el resultado del cruzamiento de trigo por centeno como polinizador, pero como existen miles de variedades de trigo y de centeno se comprende que las combinaciones posibles son innumerables.

Según narra Sánchez-Monge, surgió como resultado de conversaciones sostenidas en la Estación Experimental de Aula Dei con el ilustre genético danés Profesor C. A. Jorgensen y con el doctor Joe Hin Tjio, el amigo y compañero de Sánchez-Monge cuando estuvo en Svalöv y a quien por indicación suya se le invitó a trabajar en Aula Dei.

Uno de los proyectos era intentar obtener un *Triticale* anfídiploide de trigo y centeno para las tierras centeneras aragonesas que tuviera la rusticidad del centeno y la calidad harino-panadera del trigo.

Los *Triticales* que se conocían (Trabajos de Müntzing y otros) eran octoploides, sin mayor interés agrícola, y superaban el grado de ploidía que se consideraba óptimo para los trigos, o sea el de la hexaploidía con $2n=42$ cromosomas.

Sorprendido el Profesor Jorgensen de la gran variedad de trigos duros o semoleros *Triticum durum* de 28 cromosomas que había examinado en la colección que había en el Departamento de Mejora del Centro Experimental Aula Dei, sugirió la obtención de un *Triticale* de 42 cromosomas a partir de trigos semoleros españoles y de centenos.

Y así se inició en el año 1952 un programa de cruzamientos en los que intervinieron 72 variedades de trigos tetraploides pertenecientes a las siete

especies que siguen: *Triticum durum*, *T. turgidum*, *T. polonicum*, *T. carthlicum*, *T. dicoccum*, *T. dicoccoides* y *T. timopheevi* a los que utilizaron como hembras en los tratamientos y 82 líneas de centeno de diversas procedencias y grado de consanguinidad (0 a 4 autofecundaciones), que se usaron como genitores polinizadores.

Probaron un total de 300 combinaciones entre hembras trigo y machos centeno, de las que solamente 54 dieron algún grano. El número total de flores polinizadas por Sánchez-Monge junto con Tjio fue de 26.126.

Del total de 117 granos que consiguieron como resultado de esos cruzamientos, obtuvieron 107 plantas con 21 cromosomas, que fueron tratadas con colchicina para intentar duplicar el número de cromosomas para eliminar su esterilidad y alcanzar el grado de ploidía que consideraban óptimo: $2n=42$ cromosomas.

Así obtuvieron nueve diferentes *Triticales* de 42 cromosomas, pero solamente uno presentó desde el principio caracteres interesantes desde el punto de vista de su aprovechamiento agrícola: el procedente del cruzamiento del trigo duro enano de Andújar y una línea de centeno Petkus.

La selección para mejorar su fertilidad resultó eficaz y en pocas generaciones consiguieron un *Triticale* con flores tan fértiles como las de su madre el trigo semolero, y mucho más fértiles que las de su padre, el centeno. Pero el endospermo de esos granos era rugoso y para salvar esa dificultad cruzaron dicho *Triticale* con otros de análoga constitución obtenidos en Canadá poco después del suyo. Examinaron varios miles de granos entre los descendientes de esos cruzamientos, y seleccionaron los que tenían endospermo menos rugoso pero todavía con aspecto poco satisfactorio. Entonces Sánchez-Monge sospechó que la mala formación del endospermo podía ser debida a una interacción entre los genes nucleares del centeno contenidos en sus cromosomas y el citoplasma del *Triticale*, que en realidad era citoplasma trigo, ya que tenía como madre, y por lo tanto como único aportador de citoplasma al trigo.

Y para dilucidar su hipótesis cuando ya trabajaba en el I. N. I. A., en 1961, solicitó de la Fundación Juan March una ayuda de investigación para "intentar producir mediante irradiación cambios citoplásmicos que hicieran más compatibles los cromosomas centeno con el citoplasma trigo".

Me cupo la satisfacción de estar en la Comisión que examinó y analizó la instancia del Profesor Sánchez-Monge y por fin acordó que se le concediera la Ayuda de Investigación solicitada.

El procedimiento que siguió consistió en castrar las plantas del *Triticale*, para privar a sus flores hermafroditas de sus estambres, y las sometió a irradiación aguda en la fuente de rayos gamma que el I. N. I. A. tiene en

El Encín (Alcalá), con lo cual sometió a los plasmagenes del citoplasma trigo a una intensa fuerza mutagénica con la esperanza de conseguir el cambio deseado.

Los 21 cromosomas del gameto femenino (del *Triticale*) también quedaron algo dañados por la irradiación, pero consiguió reparar el daño genético retrocruzando dos veces las plantas tratadas con plantas no irradiadas que proporcionaban el polen.

Construyó de artesanía una cámara climática en la que el *Triticale* floreció en cuarenta y seis días y en muy poco tiempo logró realizar los retrocruzamientos y sembrar la descendencia en pleno campo. De estas descendencias obtuvo seis que tenían el endospermo más liso, aunque no tanto como el del grano del trigo.

Para averiguar si la mejora endospérmica lograda se debía a una mutación plasmagénica realizó una serie de cruzamientos recíprocos entre las líneas seleccionadas y las formas originarias y llegó a este resultado importante:

"En los cruzamientos en que la forma de grano más liso actuaba de madre, la descendencia era tan lisa como ella y en los cruzamientos en que la forma más rugosa actuaba de madre, la descendencia resultaba rugosa, lo cual estaba de acuerdo con su hipótesis de que la mejora endospérmica se debía a un cambio citoplásmico."

Precisamente sobre este tema presentó Sánchez-Monge al *Third International Wheat Genetics Symposium*, celebrado en Camberra del 5 al 9 de agosto de 1968, el trabajo *Improvement of Endosperm Quality in Triticale* (35), del que tomo las siguientes líneas:

"The differences in endosperm quality between reciprocal crosses seem to indicate a plasmagenic influence in the character. Therefore the irradiation could be an effective tool for the induction of favourable plasmagenic changes in order to lessen the harmful effects of the interaction between Triticale plasmagenes and Secale chromosomes."

En una conversación reciente que he sostenido con Sánchez-Monge, llevado por su entusiasmo me dijo: *¡Qué interesante sería hibridar plasmagenes en plantas!*

El *Triticale Cachirulo* de Sánchez-Monge, aunque no tiene buenas cualidades panificables, constituye sin embargo un buen *cereal pienso*, con una riqueza en proteínas del 20 por 100, y entre cuyos aminoácidos la cifra de lisina es bastante elevada.

El *Cachirulo* se ha ido propagando en estos últimos años y en la cosecha

de 1970 se han obtenido 25.000 kilogramos, de los que se han ido facilitando muestras de 4 a 5 kilogramos para diferentes ensayos, y de medio kilogramo a los fabricantes de piensos, que han quedado entusiasmados.

Ya están sembradas y nacidas las plantas en 60 hectáreas en El Encín, y se espera obtener este año unos 600.000 kilogramos en multiplicación comercial por diversas compañías.

Ha sido extraordinaria la fe que el Profesor Sánchez-Monge puso en sus investigaciones que le han conducido, después de veinte años de trabajo, a crear y poner a punto un nuevo cereal, su *Triticale*, y a nadie le puede sorprender que le haya puesto el nombre de *Cachirulo*, porque sin duda alguna—como él bien dice— le hizo falta mucha tozudez para coronar su proyecto.

El tesón y la constancia de Sánchez-Monge han sido ejemplares, pero su esfuerzo y sacrificio a lo largo de tantos años no ha sido estéril y esto confirma la máxima de Horacio: "*Nihil sine magno vita labore dedit mortalibus*" (La vida no ha dado nada a los mortales sin gran esfuerzo).

Y no se crea que siempre encontró a su alrededor mentes comprensivas, como se desprende de la lectura del prólogo que Sánchez-Monge puso en septiembre de 1969 al excelente libro de *Genética Vegetal, Fundamentos de su Aplicación* de nuestro compañero de Facultad Profesor Lacadena, en el que hay una alusión a la frase "*menos cromosomas y más trigo*" que tuvo que aguantar Sánchez-Monge cuando organizaba los trabajos de Citogenética aplicada en la Estación Experimental Aula Dei, la cual frase, en lugar de contrariarle, le estimuló en su trabajo, y como prueba de haber estado en el camino ortodoxo de la investigación, agrega Sánchez-Monge que aquella frase puede hoy ser sustituida por la de "*más cromosomas para conseguir más y mejor trigo*".

¡Qué largo recorrido y qué brillantes conquistas se han logrado desde Mendel hasta el momento presente! Pero, en la imposibilidad de resumir en pocas líneas tantas investigaciones, mencionaré brevemente a Mendel, Garrod, Griffith y Avery y luego pasaré revisión rapidísima a algunos descubrimientos trascendentes en el campo de la Genética que han valido a sus realizadores el Premio Nobel de Medicina o Fisiología y más recientemente el Premio Nobel de la Paz.

No olvidemos nunca que la Genética nos proporciona un mejor conocimiento de la vida y también del ser humano, pues como muy bien ha dicho Dobzhansky: "*Ayudar al hombre a conocerse a sí mismo y el lugar que ocupa en el Universo puede ser la finalidad última de la Genética, de la Biología y de toda la Ciencia.*"

El padre Agustino Gregorio Mendel realizó, como de todos es sabido, sus investigaciones con determinadas variedades de guisantes, en el jardín del

Monasterio de Brunn, y después de diez años de pacientes análisis presentó en 1866 su comunicación histórica "*Versuche über Pflanzen-Hybriden*" en la cual formuló con rigurosa base científica experimental una interpretación, una teoría sobre los fenómenos de la herencia, en cuyo enigma logró él penetrar.

Observó y anotó cuidadosamente todos los resultados, los analizó objetivamente, los enjuició con lógica precisa e intuyó la verdad que significaban. Fue brillante su labor y trascendental el alcance de sus descubrimientos.

Srb y Owen han escrito sobre Mendel las siguientes líneas:

"Las innovaciones en la forma de experimentar y de razonar que aparecen en el trabajo de Mendel figuran entre las más admirables realizaciones de la mente humana racional."

Bien merecidamente se le aplica a Mendel el calificativo de *Padre de la Genética*.

Mendel murió en 1884 y dieciséis años después, o sea en 1900, fueron reivindicados sus descubrimientos y proclamada la importancia de los mismos al ser redescubiertos casi simultáneamente e independientemente por tres investigadores: el holandés Hugo de Vries, el alemán Carl Correns y el austríaco Erich Tschermak.

La *Genética Bioquímica*, lo mismo que la *Genética Clásica*, fue descubierta, después olvidada y por fin redescubierta. Beadle ha calificado a Garrod como *the Father of Chemical Genetics*, porque fue este investigador quien en 1908, en sus *Croonian Lectures*, habló de *inborn errors of metabolism* y citó y analizó las cuatro enfermedades que siguen: *albinismo*, *alcaptonuria*, *cistinuria* y *pentosuria* y a las cuales se les puede llamar enfermedades bioquímicas o moleculares, de las que se conocen en la actualidad más del centenar.

Garrod llegó a la conclusión de que aquellas enfermedades eran *errores del metabolismo*, debidos a la ausencia de determinadas enzimas normalmente presentes en individuos sanos.

Esas anormalidades estudiadas por Garrod eran debidas a genes raros, recesivos, que cuando coincidían en los dos gametos daban origen a la enfermedad metabólica correspondiente.

En enero de 1928 se publicó el trabajo del doctor Fred Griffith (*The significance of Pneumococcal Types*), en el que se da cuenta de un hecho extraordinario: *que determinados tipos de neumococos pueden en determinadas condiciones transformarse en otros*.

O. T. Avery, C. M. MacLeod y Maclyn McCarty, del Instituto Rockefeller de New York, comprendieron el alcance del descubrimiento de Griffith y se pusieron a investigar cuál podría ser *the transforming principle*, y por fin

en su histórico trabajo "*Studies on the Chemical Nature of the Substance Inducing Transformation of Pneumococcal Types*", publicado en 1944, dieron cuenta por primera vez en la historia de que: *una sustancia químicamente definida como ácido desoxirribonucleico, desempeñaba el papel de cambiar el material hereditario de un organismo y una vez logrado esto era capaz de replicarse.*

En 1933 se le concedió el Premio Nobel de Fisiología o Medicina al doctor T. H. Morgan, del California Institute of Technology.

"For his discovery concerning the role played by the chromosome in heredity."

Morgan descubrió el gran interés que ofrecía la mosca *Drosophila melanogaster* como animal de laboratorio para experimentos genéticos y en 1910 dio cuenta ("*Sex limited inheritance in Drosophila*". Sc. V. 32, p. 120-122, 1910) del descubrimiento de una mutación que se conservaba a través de generaciones sucesivas y la posibilidad de asignar un locus específico génico en un cromosoma específico, y de ello se derivó un campo fértil de investigación. Morgan descubrió la herencia ligada al *cromosoma X* en *Drosophila melanogaster*, y en relación con el color blanco de sus ojos, descubrimiento citado en todos los textos de Genética.

Por entonces, y durante varios años, se consideraba al *cromosoma Y* como "*genéticamente vacío*".

El ilustre biólogo español, Profesor doctor Antonio de Zulueta —maestro de muchas generaciones de naturalistas, y entre cuyos discípulos ha destacado el Profesor doctor don Fernando Galán por sus estudios genéticos de *Ecballium elaterium*— fue quien descubrió en 1925, en el coleóptero *Phytodecta variabilis*, que vive en las retamas de los alrededores de Madrid (A. de Zulueta. "La herencia ligada al sexo en el coleóptero *Phytodecta variabilis* Ol. (*Eos, Revista Española de Entomología*. T. I., p. 203-230, 1925), que el *cromosoma Y* era portador de ciertos genes, también presentes en el *cromosoma X*, responsables de determinados caracteres fenotípicos que se manifiestan idénticamente en ambos sexos.

Este descubrimiento importante del Profesor Zulueta representa el primer trabajo sobre Genética moderna publicado en nuestra Patria; ha quedado clásico y se le cita en libros de Biología y de Genética y quiero resaltar que el propio doctor T. H. Morgan, cuando lo leyó quedó impresionado, ya que en 1926, en *Quarterly Review of Biology* se refirió a dicho trabajo y lo consideró como de "especial interés", dedicándole nada menos que tres páginas con figuras tomadas del trabajo del Profesor Zulueta.

El Profesor Zulueta mereció distinción especial de esta Real Academia de Ciencias, ya que en el concurso de premios del año 1932, le concedió la medalla de oro por sus investigaciones de Genética Experimental y le encargó de la *Cátedra de Genética de la Fundación del Conde de Cartagena*, que él desempeñó durante diez años (1932-1936 y 1936-1951).

En 1946 se le concedió el Premio Nobel de Fisiología o Medicina al doctor H. J. Muller, de la Universidad de Indiana.

"For his discovery of the production of mutations by means of X-ray irradiation."

En su trabajo "*Artificial Transmutation of the Gene*" (publicado en *Science* V. 66, p. 84-87, 1927), dio cuenta de haber logrado por primera vez producir artificialmente mediante rayos X mutaciones en genes de *Drosophila melanogaster*, lo cual significó el comienzo de una nueva época en la historia de la Genética.

En 1958 se le concedió la mitad del Premio Nobel de Fisiología o Medicina al doctor G. W. Beadle, del California Institute of Technology, y al doctor E. L. Tatum, del Rockefeller Institute for Medical Research de New York.

"For their discovery that genes act by regulating definite chemical events."

Y la otra mitad de dicho Premio al doctor J. Lederberg, de la Universidad de Wisconsin.

"For his discoveries concerning genetic recombination and the organization of the genetic material of bacteria."

Beadle y Tatum realizaron sus famosas investigaciones en *Neurospora crassa*, que puede desarrollarse en medios de cultivo sencillos. Exponiendo al citado hongo a la acción de los rayos X lograron mutaciones en ciertos genes y obtuvieron cierto número de mutantes que fueron analizados desde el punto de vista bioquímico y descubrieron que las sustancias orgánicas en dicho organismo se sintetizan paso a paso a lo largo de una cadena de reacciones y que los genes controlan los procesos bioquímicos regulando determinadas etapas en la cadena biosintética por intermedio de determinadas enzimas. Si un gen es dañado, por ejemplo, por irradiación que induce mutaciones, la cadena se interrumpe y la célula se hace defectuosa e incluso puede morir.

Las técnicas de Beadle y de Tatum han constituido instrumento importante para el estudio del metabolismo celular.

La *Genética Bacteriana* era poco conocida hasta los trabajos de Lederberg, quien descubrió que diferentes estirpes bacterianas podían cruzarse para producir descendencia que poseía una nueva combinación de factores genéticos, es decir, Lederberg descubrió la *recombinación genética y la organización del material nuclear en las bacterias y también descubrió el proceso de la transducción.*

En 1959 se concedió el Premio Nobel de Fisiología o Medicina al ilustre luarqués doctor Severo Ochoa, de la Universidad de New York, y al doctor Arthur Kornberg, de Stanford University.

"For their discovery of the mechanisms in the biological synthesis of ribonucleic acid and deoxyribonucleic acid."

El doctor Severo Ochoa obtuvo a partir del *Azotobacter vinelandii*, la *polinucleótido fosforilasa*, que permite la síntesis de diversos ácidos ribonucleicos, y Kornberg obtuvo a partir de *E. coli* la enzima *DNA-polimerasa*.

El alcance de los trabajos de Ochoa y Kornberg ha sido extraordinario, y con respecto a nuestro compatriota, sus investigaciones desde 1959, con sus colaboradores, en la dilucidación del código genético, han sido de gran resonancia internacional y también por su parte el doctor Kornberg, con Goulian y Sinsheimer, ha obtenido en 1967, por síntesis, *Desoxirribonucleico biológicamente activo correspondiente al virus Phi X 174* (descubierto por Sinsheimer), y que tiene la particularidad de no tener doble cadena, sino una sola, y dispuesta en anillo cerrado.

En 1962 se adjudicó conjuntamente el Premio Nobel de Fisiología o Medicina a los doctores F. H. C. Crick, del Instituto de Biología Molecular de Cambridge, al doctor J. D. Watson, de la Universidad de Harvard, y al doctor M. H. F. Wilkins, de la Universidad de Londres.

"For their discoveries concerning the molecular structure of nucleic acids and its significance for information transfer in living material."

El descubrimiento de la estructura tridimensional de los ácidos desoxirribonucleicos fue de extraordinaria importancia, ya que dichos ácidos constituyen la sustancia fundamental del material hereditario.

Wilkins investigó los cristales de desoxirribonucleico mediante técnicas de difracción con rayos X y llegó a la conclusión de que su configuración era en doble hélice, y Watson y Crick demostraron que las bases púricas y pirimídicas estaban emparejadas de modo específico: adenina-timina y guanina-citosina en las dos hélices entrelazadas, y destacaron la importancia de dicha circunstancia, o sea que gracias a los trabajos de Wilkins, Watson

y Crick se llegó a la estructura bi-catenaria y bihelicoidal de los ácidos desoxirribonucleicos.

En 1965 se concedió el Premio Nobel de Fisiología o Medicina a los investigadores del Instituto Pasteur de París: Doctores F. Jacob, A. Lwoff y J. Monod.

"For their discoveries concerning genetic control of enzymes and virus synthesis."

Lwoff representa a la Microbiología, Monod a la Bioquímica y Jacob a la Genética Celular.

Lwoff es bien conocido por sus trabajos sobre *Lisogenia*.

Jacob y Monod fueron los primeros en definir la existencia de *genes reguladores* diferentes de los *genes estructurales* cuya actividad viene regulada por los primeros y en 1961 introdujeron el concepto del *operón*.

Más recientemente, en 1969 (*Nature*, V. 224, p. 768), Shapiro y colaboradores han dado cuenta de haber logrado purificar el *lac operon* a partir del cromosoma de *E. coli*.

Jacob, Lwoff y Monod han contribuido muy eficazmente a nuestro conocimiento de los procesos fundamentales de la materia viva y sus trabajos han tenido gran repercusión en las investigaciones de *Genética Fisiológica*.

En 1968 se concedió el Premio Nobel de Fisiología o Medicina al doctor R. W. Holley, de la Universidad de Cornell, al doctor H. G. Khorana, de la Universidad de Wisconsin, y al doctor M. W. Nirenberg, del National Institute of Health en Bethesda.

"For their interpretation of the genetic code and its function in protein synthesis."

Holley aisló en forma pura el *ribonucleico transferente para la alanina* y estableció, después de brillante pieza de investigación, su estructura química, o sea la secuencia exacta de sus 77 ribonucleótidos, lo cual representó la primera determinación de la estructura química completa de un ácido ribonucleico natural biológicamente activo.

Nirenberg dio cuenta de su sensacional descubrimiento en colaboración con Matthaei (Congreso de Bioquímica, agosto 1961, Moscú), de haber descifrado la primera letra de la clave genética: *el ácido poliuridílico sintético inducía en medio libre de células, pero con ribosomas y aminoácidos y las enzimas activadoras de los aminoácidos y los ácidos ribonucleicos transferentes, la síntesis de la polifenilalanina, o sea que el codón, el triplete para la fenilalanina es el UUU*. Y con esa comunicación se inicia una serie de bri-

llantes trabajos para dilucidar la significación de los 64 tripletes que se pueden formar con las cuatro bases adenina, timina, guanina y citosina, con repetición, y hoy día la clave genética está completamente dilucidada.

Podemos decir que el descifrado de la clave genética es un monumento al ingenio humano y, como bien dice Crick:

"It is in a sense the key to Molecular Biology, because it shows how the two great polymers languages, the nucleic acid language and the protein language are linked together."

Khorana, durante muchos años trabajó para establecer métodos para la síntesis química de ácidos ribonucleicos con secuencia de nucleótidos definida, prerequisite que ha sido necesario para la dilucidación final del código genético.

En el verano del año 1970, dio cuenta Khorana de haber sintetizado un gen, es decir el ácido desoxirribonucleico que codifica al ácido ribonucleico transferente de la alanina, y aunque dicha síntesis ha sido en gran parte de tipo químico, sin embargo ha desempeñado papel importante la llamada *DNA joining enzyme*, que en determinadas condiciones une dos segmentos de DNA en uno solo.

En 1969 se concedió el Premio Nobel de Fisiología o Medicina al físico doctor Max Delbrück, al Médico doctor E. Luria y al Bioquímico doctor Alfred D. Hershey.

"For their discoveries concerning the replication mechanism and genetic structure of viruses."

A Delbrück se debe el que las investigaciones sobre los fagos, que eran más o menos empíricas, pasaran a la categoría de Ciencia Exacta. Con Luria elaboró métodos cuantitativos y estableció criterios estadísticos para la evaluación de los resultados.

Hershey trabajó con Chase sobre el fago T₂ de *E. coli*, cuya envoltura proteínica tenía S radiactivo y su DNA interior contenía P radiactivo, y descubrieron que al penetrar el fago en *E. coli* la proteína quedaba fuera y lo que penetraba dentro de *E. coli* era el DNA, y éste dirigía la replicación de las partículas fágicas con nuevas moléculas de DNA y nuevas envolturas proteicas. Esto constituyó una revolución en la biología, porque aun a pesar del descubrimiento de Avery y colaboradores en 1944, y al que ya me he referido, había muchos partidarios de que las proteínas eran los portadores del material hereditario.

Hoy sabemos que el DNA es el depósito del material hereditario, aunque

se conocen bacteriófagos y también virus causantes de ciertas enfermedades en los que el material hereditario es del tipo de ácido ribonucleico.

Los descubrimientos de Delbrück, Luria y Hershey han tenido enorme importancia para los Genéticos, ya que principalmente a través de las investigaciones realizadas con bacteriófagos ha sido revelado el mecanismo de la regulación genética de los procesos vitales y además dichas investigaciones sobre los bacteriófagos han proporcionado un mejor conocimiento de los virus, paso importante para planear e iniciar la lucha contra las enfermedades producidas por virus, entre las que debemos considerar a algunos procesos cancerosos.

Y para terminar con el recuerdo a los científicos que han recibido el Premio Nobel por sus investigaciones en el campo de la Genética Clásica, o de la Genética Molecular, voy a referirme al doctor Norman E. Borlaug, Botánico, Fitopatólogo y Genético, a quien se le concedió el *Premio Nobel de la Paz* para 1970 y a quien se le ha aplicado el calificativo de *Padre de la Revolución Verde*, y se le considera como el hombre que en nuestros tiempos ha trabajado más por remediar el hambre sobre la Tierra, y es que las investigaciones de las que se derivan beneficios para la Humanidad despiertan admiración, respeto y gratitud hacia los científicos que las han realizado.

El doctor Borlaug es de una extraordinaria modestia, como lo revelan las siguientes frases que pronunció en Oslo al recibir el Premio Nobel:

"When the Nobel Peace Prize Committee designated me the recipient of the 1970 award for my contribution to the Green Revolution, they were in effect, I believe, selecting an individual to symbolize the vital role of agriculture and food production in a world that is hungry, both for bread and peace. I am but one member of a vast team made up of many organizations, officials, thousands of scientists, and millions of farmers —mostly small and humble— who for many years have been fighting a quiet, oftentimes losing war on the food production front."
"Obviously, I am personally honored beyond all dreams by my election. But the obligations imposed by the honor are far greater than the honor itself, both as concerns me personally and also the army of hunger fighters in which I voluntarily enlisted a quarter of a century ago for a lifetime term. I am acutely conscious of the fact that I am but one member of that vast army and so I want to share not only the present honor but also the future obligations with all my companions in arms, for the Green Revolution has not yet been won."

Y sus ideales se reflejan en las siguientes líneas:

"If you desire peace, cultivate justice, but at the same time cultivate the fields to produce more bread; otherwise there will be no peace."

"There are no miracles in agricultural production. Nor is there such a thing as miracle variety of wheat, rice or maize which can serve as an elixir to cure all ills of a stagnant, traditional agriculture. Nevertheless, it is the Mexican dwarf wheat varieties, and their more recent Indian and Pakistan derivatives that have been the principal catalyst in triggering off the Green Revolution."

"But let no one think that we can relax our efforts in research. All successful action programs must be preceded and accompanied by research."

Perteneciente a la Rockefeller Foundation, Director del Centro Internacional del Maíz y del Trigo en Méjico y excelente mejorador de plantas, con su competencia, entusiasmo y voluntad firme de triunfar, logró en pocos años transformar a Méjico de país importador de trigo en país exportador de dicho cereal.

Cruzó variedades de trigo mejicanas con la variedad japonesa enana Norin 10, y obtuvo nuevas variedades de trigo, entre ellas una enana de elevado rendimiento, resistente a ciertas enfermedades, especialmente a la roya, y con características agronómicas especiales como es, por ejemplo, responder bien al empleo de fertilizantes aplicados racionalmente, y se produjo un hecho extraordinario: pasar de un rendimiento de 750 kilogramos por hectárea y una producción anual de 300.000 toneladas en 1945, a un rendimiento por hectárea de 2.790 kilogramos y una producción anual de 2.700.000 toneladas en 1967.

Pero esto no fue todo, sino que las variedades de trigo obtenidas en Méjico o las resultantes del cruce de esas nuevas variedades mejicanas con variedades indígenas del Pakistán o de la India han sido propagadas y cultivadas con éxito extraordinario en estos países y al parecer también en Turquía y Afganistán, con lo que se ha demostrado que el potencial agrícola de muchos países en desarrollo es mucho mayor de lo que se creía y hoy están esos países, como consecuencia del trabajo del doctor Borlaug y de otros genéticos, en vías de alcanzar su autosuficiencia no solamente en trigo sino también en otros cereales como el arroz.

En el *Third International Wheat Genetics Symposium*, que se celebró en los días 5-9 de agosto de 1968 en Camberra el doctor Borlaug en su discurso titulado *Wheat Breeding and its Impact on World Food Supply*, dijo así:

"Agricultural scientists are generally very few in number in contrast to the relative abundance of lawyers, even though words, red tape, or laws do not feed people."

No podemos dudar de que las investigaciones en el campo de la Genética y de la Agronomía han sido y son la levadura de la revolución agronómica.

No es operación fácil revolucionar la producción agrícola, pero con técnicos competentes y con entusiasmo se puede lograr dicho objetivo.

Se puede estimar en varios cientos de millones de dólares anuales los dedicados a las investigaciones en relación con la agricultura en los Estados Unidos.

Para transformar la agricultura tradicional en agricultura más productiva hacen falta recursos adecuados, pero se puede afirmar que no hay inversión ni más patriótica ni más productiva, y solamente citaré que los genéticos de la Universidad de Purdue han obtenido maíces ricos en proteína y de elevado contenido en lisina, incorporando el gen responsable de la producción de proteína —*opaco 2*— al maíz corriente, lo cual produjo gran revuelo internacional, y que los genéticos del Centro Filipino del Arroz han logrado una variedad de arroz, la I. R.-8, que produce tres a cuatro veces más y además puede cosecharse en $\frac{2}{3}$ del tiempo normal de desarrollo del arroz corriente.

No olvidemos que amplias zonas de nuestro planeta están superpobladas y que todavía centenares de millones de seres humanos a duras penas viven, con una ración alimenticia inadecuada y especialmente pobre en proteínas.

De todas las industrias, es la agricultura la más fundamental, ya que es la que suministra el alimento a disposición de la Humanidad.

Sin agricultura floreciente no puede prosperar una Nación, y tengamos bien presente que la enseñanza y la investigación en el campo de la Fitofisiología, Genética y Agronomía son factores esenciales para el desarrollo de la agricultura.

Quiero recordar que en el año 1936, o sea hace treinta y cinco años, a raíz de suprimirse la asignatura de Agricultura y Técnica Industrial en los estudios del Bachillerato, preparé un trabajo en defensa de dicha disciplina, el cual se publicó en la *Revista de Institutos*, marzo de 1936, con el título *La asignatura de Principios de Técnica Agrícola e Industrial y Economía*, y en el cual al referirme a las Ciencias Aplicadas dije lo que sigue:

“Durante mucho tiempo los cultivadores de la ciencia pura han menospreciado sus aplicaciones creyéndolas de categoría inferior.”

“La Ciencia se ha creado para la vida y no la vida para la Ciencia (Spencer) y en los momentos en que vivimos es necesario socializar a la Ciencia empleando los recursos de la ciencia pura en la resolución de los problemas que surgen en la vida de los individuos y de las colectividades.”

“Como dijo Thomson: La Ciencia pura ha surgido del saber práctico y nada tiene que ganar y sí mucho que perder olvidando su origen.”

“La Ciencia aplicada es una necesidad de los tiempos modernos.”

“Admitimos que la perfección del espíritu humano corre parejas con

el progreso de las Ciencias puras, pero no es menos cierto que, por otra parte, el desarrollo de la Ciencia pura está íntimamente ligado al desarrollo de las Ciencias aplicadas."

"El título de aplicada es un timbre más de gloria para la Ciencia, pues recuerda su cooperación inmediata y directa en el progreso de la sociedad humana."

"Las Ciencias puras y las Ciencias aplicadas, el progreso moral y material de los individuos y de los pueblos marchan unidos de modo inseparable y en especial el incremento de las ciencias aplicadas es el factor que en mayor grado influye sobre el desarrollo de los demás."

Con estos sentimientos, que los he venido predicando desde hace más de cuarenta y cuatro años, primero desde la Cátedra de Agricultura y Técnica Industrial y después desde la Cátedra de Fisiología Vegetal, se comprende que yo experimente una especial complacencia por la incorporación a esta Real Academia del Profesor Sánchez-Monge, investigador que además de cultivar la Genética pura, sabe también aplicarla a la mejora de plantas cultivadas.

No hay duda de que los genéticos han logrado magníficos resultados en la mejora de animales y de plantas no solamente antófitas sino también en plantas criptógamas. Recordemos que gracias a los genéticos se han conseguido mutantes de *Penicillium chrysogenum* capaces de producir en medio de cultivo adecuado hasta unas 22.000 U. I. de Penicilina, cuando la estirpe originaria de donde se partió solamente producía unas 150 U. I. de penicilina por c. c.

Se ha descubierto que algunas drogas producen alteraciones en los cromosomas de las células de animales a los que se les administra y también en la células de personas que utilizan ciertas drogas. Así, por ejemplo, la *dietilamida del ácido lisérgico* adicionada a los medios de cultivo empleados para el cultivo de los leucocitos, produce evidente daño en los cromosomas de estas células y también en los cromosomas de leucocitos de la sangre circulante de personas que se han drogado con dicha sustancia y con la particularidad de que se han observado aberraciones cromosómicas en los hijos de drogados con la *dietilamida del ácido lisérgico*, lo que hace pensar que dicha sustancia o drogas similares pueden producir daños en los cromosomas de las células madres de los gametos y de hecho los doctores Skakkebaek, Philip y Rafaelson, de Copenhague, han evidenciado daños en los cromosomas de las espermatogonias del ratón después de la inyección de una sola dosis de la droga anteriormente citada (M. M. Cohen "*LSD and chromosomes*". *Science Journal*, septiembre 1968, p. 76-79).

Quién sabe cuántos tarados habrá en el mundo como consecuencia de malos tratamientos terapéuticos o del uso de drogas prohibidas.

El ilustre biólogo Jean Rostand dice en *Inquietudes d'un Biologiste*, 1967:

"Orgie médicamenteuse. Qui dira combien de mutations nocives sont journellement achetées."

Y en relación con el peligro de las explosiones nucleares también J. Rostand opina así:

"Las explosiones nucleares hacen peor que matar, preparan la mala vida, ponen en circulación genes defectuosos que van a proliferar indefinidamente."

"Non seulement crime dans l'avenir, mais crime vivant, continué, qui s'entretient de lui même."

¿Es factible modificar el material genético humano para corregir ciertos defectos hereditarios que se traducen en ciertas enfermedades bioquímicas? Mucho se habla y se escribe sobre ello en estos últimos años, pero no me atrevo a opinar. Nadie sabe lo que nos reservan las investigaciones actualmente en marcha y las que se realizarán en los años venideros.

El ideal sería no sólo modificar en su fisiologismo al hombre cuando ello fuera necesario, factible y moral, sino tratar también de mejorarlo espiritualmente, para hacerlo menos *homo hominis lupus*, para hacerlo más humilde, más humano, más generoso, más caritativo, más amante de la paz y más respetuoso con la dignidad humana.

Y sean mis últimas palabras para darle la bienvenida al Profesor doctor don Enrique Sánchez-Monge y Parellada y para expresarle, en nombre de todos, el júbilo que nos embarga por su presencia entre nosotros, con savia joven y, con dominio de una rama de la Biología tan trascendental en los tiempos actuales como es la Genética y de la cual él es el primer representante que ingresa en esta Corporación.

Conozco de cerca vuestra preparación, Profesor Sánchez-Monge, vuestro entusiasmo sin límites, vuestra capacidad de trabajo y dinamismo y no dudo que los pondréis al servicio de esta Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, para gloria y prestigio de la Ciencia española, y además, dada la índole de vuestras investigaciones en el campo de la mejora genética de plantas cultivadas, se puede esperar que redunden también en beneficio de la Humanidad.

PUBLICACIONES DEL PROFESOR SÁNCHEZ-MONGE

Trabajos científicos:

1. «On the origin of subcompactoids in *Triticum vulgare*» (Col. con J. MacKey). *Hereditas*, 34 (1948): 321-337.
2. «Note on meiotic bridges in *Triticum*». *Genética Ibérica*, 1 (1949): 55-57.
3. «Univalent mechanism and misdivision». *Anales de la Estación Experimental de Aula Dei*, 2 (1950): 1-11.
4. «Two types misdivision of the centromere». *Nature*, 165 (1950): 80-81.
5. «The stability of isochromosomes». *Anales de la Estación Experimental de Aula Dei*, 2 (1951): 168-173.
6. «Variedades de barba lisa entre los trigos españoles» (Col. con L. M. Villena). *Anales de la Estación Experimental de Aula Dei*, 2 (1951): 210.
7. «Herencia cuantitativa. Resolución poligénica de dos aspectos de la misma». *Genética Ibérica*, 3 (1951): 177-182.
8. «The estimation of linkage with incomplete penetrance». *Heredity*, 6 (1952): 121-125.
9. «La clasificación varietal de *Triticum aestivum* L. s. l.» (Col. con L. M. Villena). *Anales de la Estación Experimental de Aula Dei*, 2 (1952): 250-269.
10. «Note on 42-chromosome Triticale» (Col. con J. H. Tjio). *Caryologia*, Suplemento, VI (1954): 748.
11. «El tamaño de las poblaciones en la mejora de plantas». *Anales de la Estación Experimental de Aula Dei*, 3 (1954): 233-246.
12. «Nuevas variedades botánicas en especies del género *Triticum*» (Col. con L. M. Villena). *Anales de la Estación Experimental de Aula Dei*, 3 (1954): 253-260.
13. «La selección de la fertilidad en el centeno» (Col. con D. Ramírez). *Anales de la Estación Experimental de Aula Dei*, 4 (1956): 208-211.
14. «Studies on 42-chromosome Triticale. I. The production of amphiploids». *Anales de la Estación Experimental de Aula Dei*, 4 (1956): 191-207.
15. «Fertility in Triticale». *Wheat Information Service*, 3 (1956): 29.
16. «Crossability of tetraploid wheat species with cultivated rye». *Wheat Information Service*, 3 (1956): 30.
17. «Polyhaploids of Triticale». *Wheat Information Service*, 5 (1957): 18-19.
18. «El tamaño de las poblaciones en la mejora de plantas. II. Plantas de alogamia parcial». *Anales de la Estación Experimental de Aula Dei*, 6 (1959): 81-93.

19. «Equilibrio en poblaciones parcialmente alógamas». *Boletín del Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas*, 38 (1958): 295-300.
20. «Rye genome in Terminillo wheat». *Proceedings X International Congress of Genetics* (1958): 248-249.
21. «Hexaploid Triticale». *Proceedings I Symposium International of Wheat Genetics*: 181-194.
22. «Correlaciones en la mejora del trigo». *Melhoramento*, 13 (1960): 37-46.
23. «Los maíces híbridos del I. N. I. A.». *Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas*, 15 (1966): 43-54.
24. «La aptitud combinatoria de las líneas del I. N. I. A.». *Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas*, 15 (1966): 79-92.
25. «Trigo híbrido. I. Antecedentes y reacción de algunas variedades». *Boletín del Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas*, 54 (1966): 1-4.
26. «Trigo híbrido. III. Ensayos de restauración de la fertilidad en 1965». *Boletín del Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas*, 54 (1966): 5-8.
27. «La segregación tetrasómica». *Boletín del Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas*, 54 (1966): 9-14.
28. «Segregaciones digénicas con afinidad». *Boletín del Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas*, 54 (1966): 15-18.
29. «Acerca del equilibrio para una serie alélica de incompatibilidad». *Boletín del Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas*, 54 (1966), 159-160.
30. «Trigo híbrido. IV. Marcha de la conversión de variedades». *Boletín del Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas*, 56 (1967): 71-77.
31. «Trigo híbrido. V. Restauración de la fertilidad en 1966» (Col. con A. Monteagudo y J. R. Lacadena). *Boletín del Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas*, 56 (1967): 79-81.
32. «El concepto de *longitud genética* de un cromosoma» (Col. con F. Puerta Romero). *Boletín del Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas*, 56 (1967): 83-85.
33. «Approaches to hybrid wheat in Spain». *Euphytica*, 17, Suplemento 1 (1968): 35-41.
34. «Linkage in tetrasomic inheritance». *Boletín del Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas*, 57 (1968): 303-362.
35. «Improvement of endosperm quality in Triticale». *Proceedings III Symposium International of Wheat Genetics* (1968): 317-318.
36. «Use of male sterility in plant breeding». *Proceedings XII International Congress of Genetics*, 2 (1968): 224-225.
37. «Equilibrio para una serie alélica ligada al sexo». *Boletín del Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas*, 60 (1969): 57-60.
38. «Trigo híbrido. VIII. Conversión a androesterilidad hasta 1968. Tendencia a la alogamia». *Boletín del Instituto Nacional de Investigaciones Agronómicas*, 60 (1969): 43-56.
39. «Efectos de la aloplasmia en los trigos cultivados». *Comunicación VII Jornadas de Genética Luso-Españolas* (1970).
40. «La saga del *Cachirulo*». *Anales de la Estación Experimental de Aula Dei*, 10 (1969): 795-799.
41. «Selection for self-fertility in rye inbred lines» (Col. con J. R. Lacadena y L. M. Villena). *Anales de la Estación Experimental de Aula Dei*, 10 (1969): 846-855.

Libros:

1. *Genética general y agrícola* (Col. con R. Esteruelas). Barcelona, 1952.
2. *Fitogenética. Mejora de plantas*. Barcelona, 1955.
3. *Catálogo genético de trigos españoles*. Madrid, 1955.
4. *Genética*. Madrid, 1961, 2.^a edición 1966.
5. *Diccionario de Genética*. Madrid, 1962.
6. *Razas de maíz en España*. Madrid, 1962.
7. Traducción de *Genética* de R. C. King. Madrid, 1969.
8. *Diccionario de Genética*, 2.^a edición. Madrid, 1970.