

BİTKİLERDE B-KROMOZOMLARININ SİTOGENETİĞİ VE BAZI TARIMSAL ÖZELLİKLER ÜZERİNE ETKİSİ

İlknur AKGÜN Metin TOSUN Sevim SAĞSÖZ
Atatürk Üniversitesi Ziraat Fakültesi Tarla Bitkileri Bölümü, Erzurum

ÖZET : B-kromozomlar çok sayıda bitki ve hayvan türünde belirlenmiştir. Bitki türlerinde B-kromozomları diploid ve tetraploidlerde daha çok bulunmakla birlikte ploidi seviyesi ile ilişkisini gösteren deliller mevcut değildir. B-kromozomları genellikle yabancı tozlaşan bitkilerde bulunmaktadır. Ayrıca, B-kromozomları büyük çoğunlukla buğdaygillerde, bunlar içerisinde de yembitkisi olarak yetiştirilen türlerde belirlenmiştir. B-kromozomlarının kalıtımı düzensiz olup, Mendel açılımlarına uymamaktadır. Düzensizlik eşlenme başarısızlığına ve meiotik eliminasyona bağlıdır. B-kromozomları morfolojik olarak A-kromozomlarından farklı ve A-kromozomlarının herhangi birisi ile homolog değildir. Yine, B-kromozomları mitotik olarak stabil olmayıp, bireyin organları arasında değişik sayılarda bulunabilmektedir. Fazla sayıda B-kromozomu sahip bitkilerde A-kromozomlarının eşlenmesi, bitkilerin gelişimi ve özellikle dölekliliği önemli derecede olumsuz yönde etkilenmektedir. Bununla birlikte, B-kromozomlarının orijin ve fonksiyonları tam olarak bilinmemektedir.

GİRİŞ

B-kromozomları, süper numara kromozomların özel bir çeşidi olup diploid ve poliploid türlerde temel (A) kromozomların dışındaki ekstra kromozomlardır. Bu kromozomlar, sayısal kromozom değişiklikleri olarak birçok bitki ve hayvan türünün doğal popülasyonlarında farklı sayılarda bulunmaktadır. B-kromozomlarının özellikleri aşağıdaki gibi özetlenebilir (Jones ve Rees, 1982; Jones, 1991).

1. B-kromozomları morfolojik olarak A-kromozomlarından farklıdır. Örneğin, mısır bitkisinde B-kromozomları çok büyük miktarda heterokromatin taşıdıklarından, A-kromozomlarından kolayca ayrılabilir. Bazı türlerde ise B-kromozomları, A-kromozomlarından daha küçüktür.

2. Bunlar mutlak gerekli kromozomlar değildir. Nitekim, B-kromozomları aynı popülasyonun bazı bireylerinde hiç bulunmazken, bazılarında değişik sayılarda olabilir.

3. B-kromozomları normal A-kromozomlarının herhangi birisi ile homolog değildir. Bu nedenle, meiosis bölünmede yalnız kendileriyle eşlenebilir.

4. B-kromozomlarının kalıtımı düzensiz olup, Mendel açılımlarına uymamaktadır. Düzensizlik, eşlenmedeki başarısızlığa ve meiotik eliminasyona bağlıdır. Bitkilerde meiotik eliminasyon genellikle erkek gametofitte görülen ayrılmama (non-disjunction) olayına dayanmaktadır.

5. Birçok türde B-kromozomları bireyler arasında mitotik olarak stabil değildir. Mitoz bölünmenin anafaz devresindeki kardeş kromatidlerin ayrılmamasına bağlı olarak, aynı bireyin farklı organlarında değişik sayıda bulunabilirler.

6. B-kromozomlarında genellikle nucleolus organizatör (sekonder boğum) bulunmaz, bulunanlarda ise genetik olarak aktif değildirler.

7. B-kromozomlarının sayısı az olduğunda, fenotip üzerinde görülebilir bir etki oluşturamamakta ve varlıkları yalnızca sitolojik incelemelerle belirlenebilmektedir. Sayılarının fazla olması durumunda ise, bitkilerin gelişimi ve döleklilikleri üzerine olumsuz etki yapmaktadırlar.

8. B-kromozomlarının fenotip üzerindeki etkileri poligenik yapıya bağlı olup, genellikle yapısal genleri içermemektedirler.

9. B-kromozomlarının orijin ve fonksiyonları tam olarak bilinmemektedir.

1. B-KROMOZOMLARININ MEYDANA GELİŞİ

B-kromozomları 1000'in üzerindeki bitki türünde (Angiospermlerde, Gymnospermlerde, yosunlarda ve eyrelti otlarında) ve 260 hayvan türünde belirlenmiştir. B-kromozomlarının familya ve cinsler içerisinde dağılımları eşit değildir. Angiospermlerde, çift çeneklilerin 51 familyasına giren toplam 510 türde tespit edilmiştir. En fazla B-kromozomu sahip familyalar içerisinde Compositea (198), Campanulaceae (30) Labiatae (34) ve Cruciferae (32) familyaları yer almaktadır. Tek çeneklilerde ise 14 familyada toplam 497 türde belirlenmiştir. Yine bu familyalar içerisinde en fazla B-kromozomu bulunduranlar Buğdaygiller (207) olmuş, bunu Liliaceae (145) ve Orchidaceae (36) familyaları izlemiştir. Tek ve çift çenekli türlerin ploidi seviyesine göre B-kromozomu bulundurma durumları incelendiğinde en fazla diploid (681) ve tetraploidlerde (163) saptanmıştır (Jones ve Rees, 1982). Buna rağmen, bitkilerde B-kromozomlarının ortaya çıkışı ile ploidi seviyesi arasında bir ilişkinin olduğunu gösteren kanıtlar bulunmamaktadır. B-kromozomlarının meydana gelişi üzerinde esas sınırlayıcı faktör üreme şekilleridir. B-kromozomları genellikle yabancı tozlaşan bitkilerde bulunmaktadır. Çavdarda kendilemenin B-kromozomu sıklığında azalmaya neden olduğunu bildiren Müntzing (1954), 2B-kromozumlu bitkiler arasında 9 generasyon boyunca melezleme yapmış ve döller arasında B-kromozomu içerenlerin sıklığının 2.2'den 1.4'e kadar değiştiğini ortaya koymuştur.

Tarla bitkileri içerisinde B-kromozomu içeren türlerin büyük çoğunluğu buğdaygillerde bulunmaktadır. Bunun yanında, bazı süs bitkilerinde ve birkaç sebze türünde de (*Allium porrum*, *Allium schoenoprasum*)

belirlenmiştir. B-kromozomu taşıyan Buğdaygil bitkilerinin büyük çoğunluğu yembitkisi türleridir. Bu türler çoğunlukla *Agrostis*, *Anthoxanthum*, *Bromus*, *Calamagrostis*, *Dactylis*, *Deschampsia*, *Festuca*, *Koeleria*, *Lolium*, *Phleum* ve *Poa* gibi cinslerde bulunmaktadır. Bunların dışında, mısır (*Zea mays*) ve *Aegilops*, *Avena*, *Secale*, *Pennisetum* ve *Sorghum* cinslerine ait bazı türlerinde tespit edilmiştir. B-kromozomları bu türlerin tamamına yakınında primitif formlarda, kültüre alınan bitkilerin yabancılarında ve atalarında bulunmaktadır (Jones, 1991).

2. B-KROMOZOMLARININ SİTOGENETİĞİ

a. Kalıtımı

B-kromozomlarının kalıtımı düzensiz olup, Mendel açılımlarına uymamaktadır. Bu durum, B-kromozomlarının ıslahçılar tarafından varyasyon kaynağı olarak kullanımında sorun oluşturmaktadır. B-kromozomu bulduran bazı türlerde mitotik çekirdek bölünmesi *Aegilops speltoides* ve *Aegilops mutica* hariç, genellikle stabildir ve sayıları bitkinin tüm dokularında sabittir. Bu iki buğdaygil türünde B-kromozomları adventif köklerde sınırlı olarak bulunmuş, normal kök hücrelerinde ise hiç bulunmamıştır. Bu kromozomların büyümenin çok erken dönemlerinde köklerden elemine olduğu bildirilmiştir (Mendelson ve Zohary, 1972). Yine, *Pennesetum typhoides*, *Sorghum purpurea-sericeum*, *Sorghum nitidum*, *Dactylis glomerata*, *Agrostis* spp ve *Poa* alpine gibi türlerin somatik hücrelerinde değişik sayılarda B-kromozomu bulunduğu bildirilmiştir (Jones, 1991).

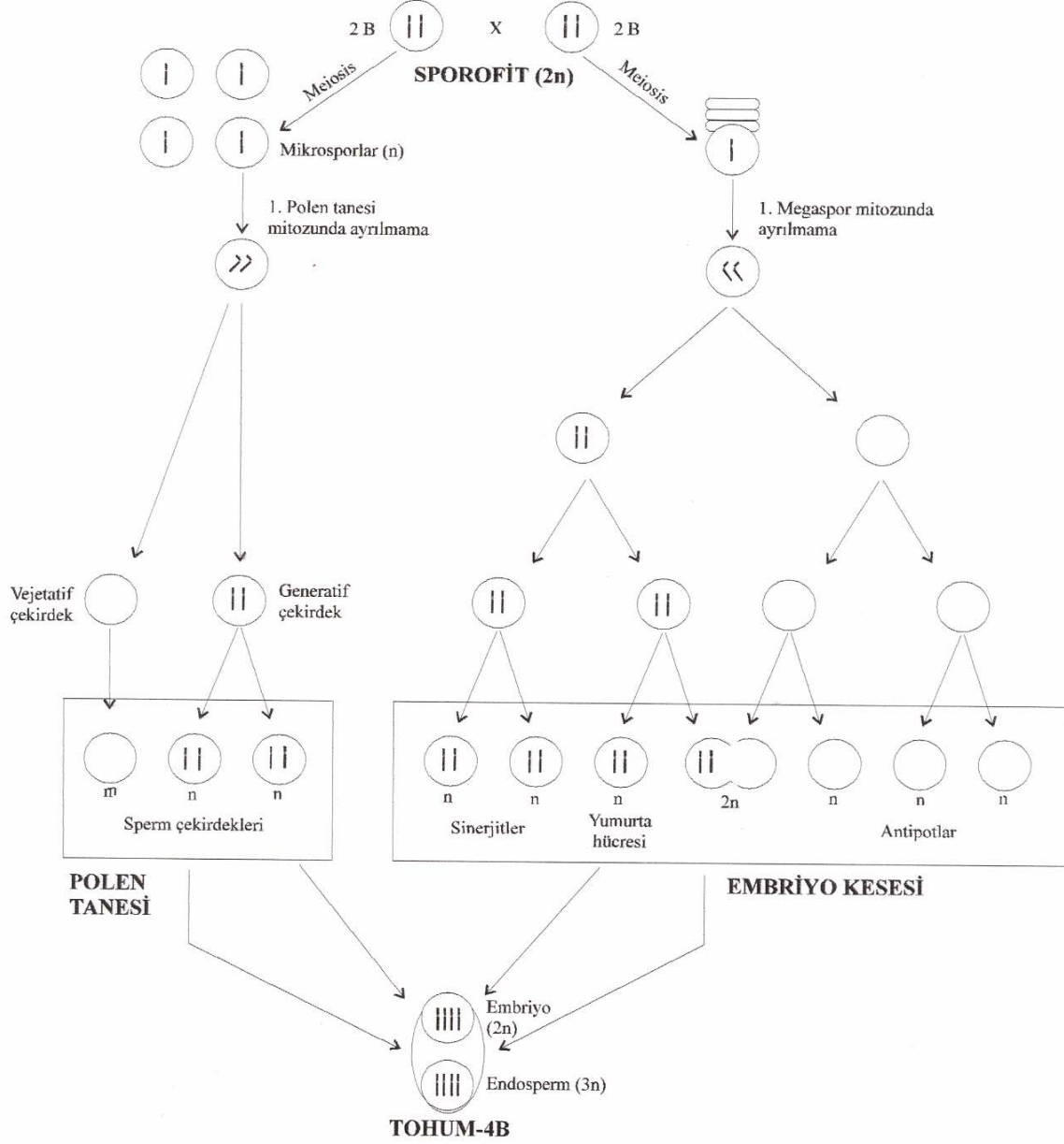
B-kromozomlarını taşıyan bitkilerin meiosis bölünmesinde eşlenme başarısızlığına ve polizomiye (trizomik ve tetrazomik gibi) bağlı olarak bazı düzensizlikler görülür. Bir B-kromozomu içeren bitkiler, bir ünivalente sahip olup, bu ünivalent anafaz I'de (AI) genellikle bölünür ve sonra meiosis II'de elemine olur. Bu eliminasyon oranı türler arasında ve hatta aynı tür içindeki genotipler arasında değişiklik göstermektedir. Örneğin, *Aegilops speltoides*'de ünivalentlerin % 20'si AI'de bir kutba bölünmeden geçer ve sonra AII'de normal olarak bölünür. Böylece, herhangi bir kayıp olmadığından beklenen oran (1B:0B) 50:50 olacaktır. Geri kalan %80'inde ünivalentler AI'de bölünerek büyük oranda kayıplar meydana gelecektir. Bu durumda tetradların yaklaşık % 10'unda 1B kromozomu bulunurken, % 90'ında B kromozomu yer almayacaktır (Mendelson ve Zohary, 1972). Diğer taraftan, 2B kromozomu bulunduğu zaman eşlenme daha düzenlidir. Yine, ünivalentler genotipik yapıya bağlı olarak yüksek sıklıklarda ortaya çıkabilmektedir. Kishikawa (1965) tarafından Japon çavdar çeşidi üzerinde yapılan bir çalışmada, 2B kromozumlu bitkilerde bivalent eşlenmelerin %92.4 oranında olduğu belirlenmiştir. Bunun yanında, 2B kromozumlu bir İsveç çavdar varyetesinde bivalent eşlenmelerin oranı %19.0 olarak tespit edilmiştir. Daha fazla sayıda B kromozomu bulduran bitkilerde multivalent eşlenmelerin de ortaya çıkması muhtemeldir (Tablo 1; Jones ve Rees, 1982).

Tablo 1. Bazı Bitki ve Hayvan Türlerinde Metafaz I'de B-Kromozomlarının Eşlenme Sıklığı.

Türler	2B Kromoz.		3B Kromozomu			4B Kromozomu				
	II	I+I	III	II+I	I+I+I	IV	III+I	II+II	II+I+I	I+I+I+I
<i>Aegilops speltoides</i>	50.0	50.0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Haplopappus gracilis</i>	82.2	11.8	6.0	83.0	11.0	-	-	-	-	-
<i>Pennesetum typhoides</i>	71.0	29.0	67.5	25.8	6.7	5.3	29.8	47.4	15.8	1.7
<i>Secale cereale</i>	92.4	7.6	67.0	32.5	0.5	46.2	5.8	38.2	8.2	1.6
<i>Camnula pellucida</i>	99.0	1.0	9.6	74.8	15.6	10.3	13.8	51.7	24.2	-
<i>Calliptamus palaestinensis</i>	99.0	1.0	-	-	-	-	-	50.0	50.0	-
<i>Locusta migratoria</i>	99.3	0.7	4.3	87.8	7.9	2.0	8.7	68.9	19.4	1.0
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	50.0	50.0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tetrix ceperoi</i>	96.5	3.5	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Crepis capillaris</i>	60.0	40.0	72.5	22.5	5.0	68.3	15.0	15.0	1.7	-

Buğdaygillerin çoğunda meiotik düzensizliğe bağlı olarak meydana gelen eliminasyon, çavdarda polen tanesinin ilk mitoz bölünmesinde, mısırdaki ise ikinci polen tanesi mitozunda B-kromozomlarının kromatidlerine ayrılmaması olayı ile telafi edilebilmiştir. Bu ayrılmama olayı sayesinde, B kromozomlarının tamamının generatif çekirdeğe tercihli olarak geçtiği ve bu şekilde döllenmede yer aldığı bildirilmiştir. Çavdarın 0BTM x 1B ç melez döllerinde 0B (B-kromozomu buldurmamayan) ve 2B bitkilerinin oranı 1:1 olmuştur. Bunların resiprokal melezlerinde de aynı sonuçlar elde edilmiştir. Yine, 2BTM x 2B ç melez çavdar döllerinde 4B-kromozomu bulunan bitkiler belirlenmiştir (Müntzing, 1949). Çavdarda bu ayrılma mekanizmasının mikrosporlar gibi yumurta hücrelerinde de ortaya çıktığı tespit edilmiş ve B-kromozomlarının taşınması erkek gametler kadar dişi gametler tarafından da sağlanmıştır (Şekil 1; Jones ve Rees, 1982). Yabancı tozlaşmanın

birbirini izleyen generasyonlarında bu ayrılmama mekanizması, bir populasyon içerisinde B-kromozomlarının sayısında artış meydana getirecektir.



Şekil 1. 2B kromozumlu bir çavdar bitkisinin erkek ve dişi gametofitlerinde B-kromozomlarının taşınması. İlk polen tanesi ve birinci megaspor hücresindeki mitoz bölünmelerde meydana gelen ayrılmama mekanizması B-kromozomu sayılarının artmasına neden olmaktadır.

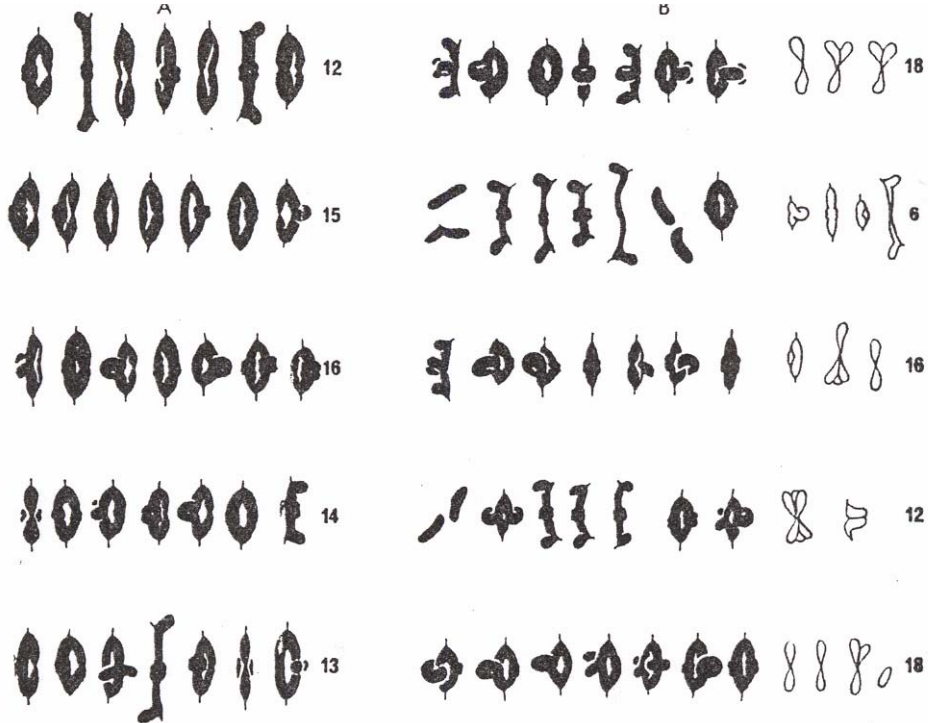
b. B-Kromozomlarının Meiosis Bölünmede A-Kromozomları Üzerine Etkileri

B-kromozomlarının hücre ve çekirdeğin iç fenotipleri üzerine etkileri, görülebilir özellikler üzerindeki etkilerinden daha önemlidir. B-kromozomlarının varlığına bağlı olarak nükleer DNA miktarındaki değişiklik, böyle endofenotipik etkileri ortaya çıkarmaktadır. Farklı bitki türlerinde DNA artışındaki miktarlar Tablo 2'de gösterilmiştir (Jones, 1991). DNA miktarındaki bu varyasyonun direkt sonuçlarından birisi, hücre bölünme süresinin uzamasıdır. Yine, hücre büyüklüğü ve bitki gelişimi üzerinde etkili olmaktadır. Ayrıca çekirdeğin diğer içeriklerini de (RNA ve nükleer proteinler gibi) değiştirmektedir (Jones ve Rees, 1982).

Tablo 2. Farklı Bitki Türlerinde B-Kromozomuna Bağlı Nükleer DNA'daki Maksimum Artışlar (Pikogram ($\text{pg} = 10^{-12} \text{ g}$) / G1 dönemi).

Türler	Kromozom Sayısı	DNA (pg)	B-Kromozomu Sayısı	DNA (pg)	B-Krom.Bağlı Artışlar (%)
<i>Lolium perenne</i>	2n=14	9.9	14+3B	12.0	21
<i>Secale cereale</i>	2n=14	18.9	14+8B	29.3	63
<i>Zea mays</i>	2n=20	11.0	20+34B	28.0	155

Bitkilerde meiosis bölünme üzerine B-kromozomlarının etkileri ilk olarak çavdar üzerinde çalışan Jones ve Rees (1967) tarafından sitolojik analizler ile ortaya konulmuştur. Araştırmada, farklı sayıda B-kromozomu (0-8) içeren çavdar bitkileri kullanılmış ve A-kromozomlarının hücredeki ortalama kiazma frekansı üzerine, B-kromozomlarının önemli bir etkisi belirlenmemiştir. Buna karşın, kiazmaların dağılımında önemli farklılıklar bulunduğu ortaya konulmuştur. Diğer türlerde olduğu gibi çavdarda da hücreler ve bivalentler arasında kiazmaların dağılımı normalde güçlü bir genotipik kontrol altındadır. Bu durumda kiazmalar, hücreler arasında ve bivalentler içerisinde ve arasında üniform olarak meydana gelir. Ayrıca, kiazmalar kromozom kolları içerisinde karakteristik olarak uç kısımlarda yer almaktadır. B-kromozomlarının varlığında, hücreler içerisinde ve arasında yada kromozomlar içerisinde kiazmaların dağılımı büyük ölçüde değişmiştir (Şekil 2). A-kromozomlarının oluşturdukları bivalentlerin kromozom kolları arasında kiazmaların dağılımı, B-kromozomlarının sayısındaki artışla düzensiz olmuştur. Benzer gözlemler buğdaygil familyalarının diğer türlerinde de ortaya konulmuştur. Bazı durumlarda A-kromozomlarının ortalama hücre kiazma frekansı artmış (*Festuca arundinacea*, *Festuca mairei*, *Pennisetum typhoides*, *Zea mays*), bazı durumlarda azalmış (*Lolium perenne*, *Aegilops speltoides*), bazılarında ise (*Bryza media*, *B. elatior*) gözlenebilir bir değişiklik olmamıştır (Hakanson, 1962; Evans ve Macefield, 1974; Jones, 1991). Yine, *Lolium perenne* x *Festuca pratensis* + B ve *Festuca pratensis* + B x *Lolium multiflorum* melezlerinde B-kromozomlarının kiazma frekansı veya kromozom eşlenmeleri üzerinde herhangi bir etkisi belirlenmemiştir (Jauhar, 1976).

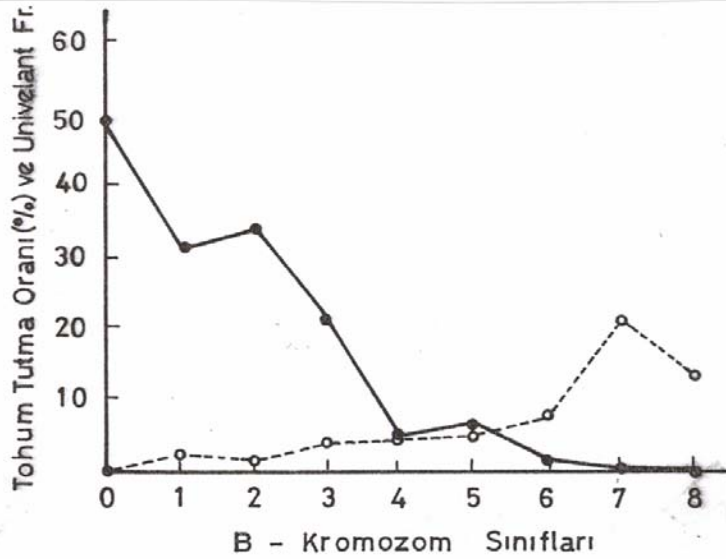


Şekil 2. B-kromozomlarını bulundurmeyen (a) ve 8 B-kromozomu içeren (b) çavdar bitkilerinde metafaz I dönemindeki kromozom eşlenme şekilleri. B-kromozomları resimle çizilmiş ve her bir polen ana hücresinde A-kromozomlarının kiazma frekansı şekillerin yanında verilmiştir. Polen ana hücreleri içinde bivalentler arasında ve polen ana hücreleri arasında kiazma frekansında büyük değişiklikler meydana gelmiştir (Jones ve Rees, 1967).

Heksaploid *Festuca arundinacea*'da B-kromozomlarının eşlenme davranışlarının incelendiği bir araştırmada (Jauhar, 1980) B-kromozomları ikiden daha fazla olduğu zaman ya eşlenmeden kaldıkları ya da bivalent olarak eşlendikleri ortaya konulmuştur. Ayrıca, 11B-kromozomlu ekotiplerde B-kromozomlarının çoğunlukla ünivalentler olarak bulunduğu ve bazı B-kromozomlarının ise bivalent seviyeye kadar eşlendikleri, multivalentlerin ise tam olarak oluşmadığı belirlenmiştir. Bunun yanında *Lolium-Festuca* komplekslerinin bazı türlerinde B-kromozomlarının multivalent oluşturdukları bildirilmiştir (Jones, 1975). Yine, *Festuca pratensis*'in $2n=14+10B$ kromozomlu bitkilerinde 5,6 ve 7 kromozomlu eşlenme şekilleri gözlenmiştir (Bosemark, 1954). Diğer taraftan, *Festuca arundinacea* S170 x L. perenne Lp10 melezlerinde, çok yıllık çim varyetesindeki B-kromozomları homoeolog (kısmi homolog) eşlenmenin meydana gelmesini engellemiştir (Evans ve Aung, 1986). Yine, ph mutattı genini içeren buğday x çavdar melezlerinde B-kromozomlarının homoeolog eşlenmeyi engelledikleri bildirilmiştir (Cuadra ve ark., 1988). B-kromozomlarının sentetik allotetraploidlerde hatta yakın akraba türler arasında diploidizasyona (aynı genoma ait homolog kromozomlar arasında bivalent eşlenmelerin oluşturulması) yardımcı olduğu değişik araştırmacılar tarafından kaydedilmiştir (Evans ve Macefield, 1972; Evans ve Davies, 1985; Aung ve Evans, 1985; Cuadrado ve ark., 1988).

3. B-KROMOZOMLARININ TARIMSAL ÖZELLİKLER ÜZERİNE ETKİSİ

B-kromozomları bitkilerin büyüme ve gelişmelerinde birçok kantitatif özelliğe etki etmektedirler. Bununla birlikte, B-kromozomlarının sayısı az olduğunda, bu etkiler ihmal edilebilecek kadar az olmaktadır. Fazla sayıda bulunduğu ise, her zaman zararlı sonuçlar ortaya çıkmaktadır. Tarımsal bakımdan en önemli etki tohum verimi ve polen döllekliliği üzerindedir. B-kromozom sayısının 0-8 arasında değiştiği bir çavdar populasyonunda, B-kromozomu sayısındaki artışa bağlı olarak tohum tutma oranı düşerken, ünivalent frekansı artmıştır (Şekil 3; Jones ve Rees, 1967). Böyle zararlı etkiler buğdaygil yembitkilerinde ve birçok tahıl türünde ortaya konulmuştur (Jones, 1991). Diğer taraftan, B-kromozomu sayısı fazla olan çavdar bitkilerinde tane ağırlığının arttığı bildirilmiştir (Moss, 1966). Yine, bir Japon çavdar çeşidinde polen çimlenme yüzdesinin ve polen tüpü gelişme hızının 2B kromozomlu bitkilerde B-kromozomu içermeyenlere göre daha yüksek olduğu saptanmıştır (Puertas ve Carmona, 1976).

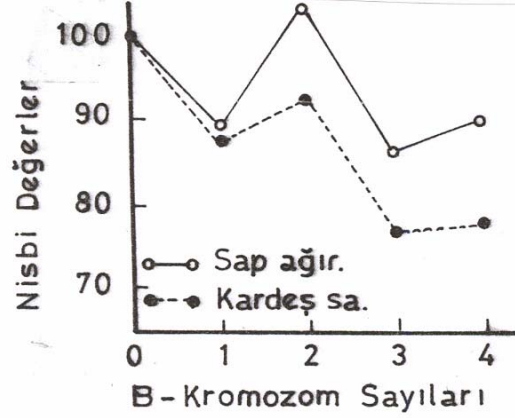


Şekil 3. Farklı sayıda B-kromozomu içeren bir çavdar populasyonunda tohum tutma oranı (düz çizgi) ile ünivalentli polen ana hücreleri (kesikli çizgi) arasındaki ilişki.

B-kromozomlarının tohum çimlenmesi üzerindeki etkilerinin araştırıldığı çalışmalarda farklı sonuçlar elde edilmiştir. Nitekim, B-kromozomları *Festuca pratensis* tohumlarının çimlenmesi üzerine herhangi bir etkide bulunmazken, *S. cereale* ve *Bryza humilis* tohumlarının çimlenmesini geciktirmiştir. Buna karşın, *Allium porrum*, *Piccea glauca* ve *Anthoxanthum alginum* türlerinde B-kromozomu içeren tohumların çimlenmesinin arttığı tespit edilmiştir (Jones, 1991).

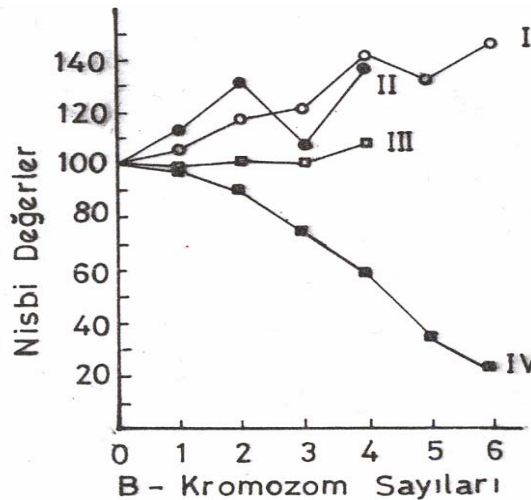
Genel olarak, çiçeklenme zamanı B-kromozomları tarafından geciktirilmektedir. Yine bitki boyu, bitki ağırlığı ve kardeş sayısı olumsuz yönde etkilenmektedir. Bununla birlikte, bitki gelişimi ve kardeş sayısı ile B-

kromozomları arasındaki ilişki tam belirgin değildir. 2B kromozomlu bitkilerde sap ağırlığı artmış, ancak B-kromozomlarının sayısı arttıkça anormal bir varyasyon ortaya çıkmıştır (Şekil 4; Müntzing, 1963).



Şekil 4. Üç çavdar varyetesisinin ortalamaları üzerinden B-kromozomu sayılarına göre sap ağırlığı ve kardeş sayısı.

B-kromozomunun çavdarda bazı vejetatif özellikler üzerine etkisini inceleyen Moss (1966), B-kromozomu bulduran bitkilerde bitki boyu, kardeş sayısı ve yaprak sayısı gibi özellikler yönünden varyasyonun arttığını gözlemiştir. Ancak, araştırmacı bu özellikler ile B-kromozomu sayısı arasında bir ilişki bulamamıştır. B-kromozomunun etkileri heksaploid buğdayın Lindström genotipinde de incelenmiştir. Bu genotip değişik sayıda B-kromozomu taşıyan yazlık buğdayın bir adisyon hattı olup, melezleme ile elde edilmiştir. Araştırmada, B-kromozomlarının sayısı ve vejetatif gümrahlık arasında önemli ve pozitif bir korelasyon belirlenmiştir (Şekil 5). Sap ağırlığı için nisbi değerler 0B bitkileri için 100 kabul edildiğinde 6B kromozomlu bitkilerde 145 olmuştur. Bununla birlikte, bu materyalde B-kromozomlarının polen döllekliliği ve meiosisde kromozom eşlenmesi üzerine olumsuz bir etkisi belirlenmiştir (Müntzing, 1970, 1973). Yine, B-kromozomu taşıyan diploid çok yıllık çim bitkilerinin yüksek bitki sıklığı gibi çevresel stres koşulları altında B-kromozomu içermeyen bitkilere göre daha uzun ömürlü oldukları ortaya konulmuştur (Hutchinson, 1975; Teoh ve ark., 1976). Çavdar üzerinde yapılan bir çalışmada, farklı sayıda B-kromozomu taşıyan (2 ve 4) ve B-kromozomu buldurmamayan bitkilerde açık tozlaşma ve kendileme koşullarında tohum tutma oranları incelenmiştir. Araştırmada, B-kromozomu buldurmamayan bitkilerde açık tozlaşmada olduğu gibi kendileme durumunda da tohum tutma oranlarının daha yüksek olduğu ortaya konulmuştur. Ayrıca, kendine tozlaştırılmış bitkilerden 2B ve 4B kromozomlularda tohum tutma oranı, B-kromozomu buldurmamayanlara göre sırasıyla %43.1 ve %97.4 oranında azalmıştır. Denemede, B-kromozomlarının ya doğrudan uyumsuzluğun genetik sistemini yada dolaylı olarak kendine tozlaşma ile meydana gelen zigotların canlılığını etkiledikleri ileri sürülmüştür (Cruz-Pardilla ve ark., 1989).



Şekil 5. Heksaploid buğday (adisyon hattı) ve ebeveyn Transbaikal diploid çavdarda bitki gümrahlığı (bitki başına sap ağırlığı) üzerine B-kromozomlarının etkisi. I. Lindström hattı 1966; II. Lindström hattı

1968; III. Transbaikal çavdar, 1968; IV. Lindström hattı 1966 fonksiyonel polenlerin oranı (Müntzing, 1973).

B-kromozomlarının bitki gelişmesi üzerindeki etkileri ilginç olup, bu konuda yapılan çalışmalara rağmen genetik bilmececi tam olarak çözümlenememiştir (Jones, 1991).

KAYNAKLAR

- Aung, T., G.M. Evans, 1985. The potential for diploidizing *Lolium multiflorum* x *L. perenne* tetraploids. *Can. J. Genet. Cytol.*, 27: 506-509.
- Bosemark, N.O., 1954. On accessory chromosomes in *Festuca pratensis*. I. Cytological investigations. *Hereditas*, 40: 346-376.
- Cruz-Pardilla, M., F.J. Vencens, P. Garcia, M. Pérez, de la Vega, 1989. The effect of B chromosomes on outcrossing rate in a population of rye, *Secale cereale* L. *Hereditas*, 62: 319-325.
- Cuadrado, C., P. Torres, C. Romero, 1988. . The effect of rye B chromosomes in wheat-rye hybrids. *An. Aula Dei*, 19: 37-44.
- Evans, G.M., A.J. Macefield, 1972. Suppression of homoeologous pairing by B-chromosomes in a *Lolium species* hybrid. *Nature New Biol.* 236: 110-111.
- Evans, G.M., A.J. Macefield, 1974. The effect of B chromosomes on homoeologous pairing in species hybrids. II. *Lolium multiflorum* x *Lolium perenne*. *Chromosoma*, 45: 369-378.
- Evans, G.M., T. Aung, 1985. Identification of a diploidizing genotype of *Lolium multiflorum*. *Can. J. Genet. Cytol.*, 27: 498-505.
- Evans, G.M., T. Aung, 1986. The influence of the genotype of *Lolium perenne* on homoeologous chromosome association in hexaploid *Festuca arundinacea*. *Hereditas*, 56: 97-103.
- Evans, G.M., E.W. Davies, 1985. The genetics of meiotic chromosome pairing in *Lolium temulentum* x *Lolium perenne* tetraploids. *Theor. Appl. Genet.*, 71: 185-192.
- Hutchinson, J., 1975. Selection of B chromosomes in *Secale cereale* and *Lolium perenne*. *Hereditas*, 34: 39-52.
- Jauhar, P.P., 1976. Chromosome pairing in some triploid and trispecific hybrid in *Lolium-Festuca* and its phylogenetic implications. *Chromosomes Today*, 5: 165-177.
- Jauhar, P.P., 1980. B-chromosomes in Tall Fescue. *Genetics*, 94: 49.
- Jones, R.N., 1991. Cytogenetic of B-Chromosomes in Crops. In: *Chromosome Engineering in Plants: Genetics, Breeding, Evolution, Part A* (Eds. Gupta, P.K. and T. Tsuchiya), Elsevier Science Publisher, Amsterdam, pp 141-157.
- Jones, R.N., H. Rees, 1967. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. XI. The influence of B chromosomes on meiosis. *Hereditas*, 22: 333-347.
- Jones, R.N., H. Rees, 1982. B Chromosomes. Academic Press, A Subsidiary of Harcourt Brace Jovanovich Publisher, London, p 266.
- Jones, R.N., 1975. B-Chromosome systems in flowering plants and animal species. *Int. Rev. Cytol.*, 40: 1-100.
- Kishikawa, H., 1965. Cytogenetic studies of B chromosomes in rye, *Secale cereale* L., in Japan. *Agric. Bull. Saga Univ.*, 21: 1-81.
- Mendelson, D., D. Zohary, 1972. Behaviour and transmission of supernumerary chromosomes in *Aegilops speltoides*. *Hereditas*, 29: 329-339.
- Moss, J.P., 1966. The adaptive significance of B chromosomes in rye. *Chromosomes Today*, 1: 15-23.
- Müntzing, A., 1954. Cytogenetics of accessory chromosomes (B chromosomes). *Caryologia*, 6: 282-301.
- Müntzing, A., 1963. Effects of accessory chromosomes in diploid and tetraploid rye. *Hereditas*, 49: 371-426.
- Müntzing, A., 1970. Chromosomal variation in the Lindström strain of wheat carrying accessory chromosomes of rye. *Hereditas*, 66: 279-286.
- Puertas, M.J., R. Carmona, 1976. Greater ability pollen tube growth in rye plants with 2B chromosomes. *Theor. Appl. Genet.*, 47: 41-43.
- Teoh, S.B., H. Rees, J. Hutchinson, 1976. B Chromosome selection in *Lolium*. *Hereditas*, 37: 207-213.