

ALGUNOS ESTUDIOS CITOLOGICOS Y GENETICOS SOBRE LA
NARANJILLA (Solanum quitoense Lamark)

Por

Hugo E. Vivar F.

Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA

Centro de Enseñanza e Investigación

Turrialba, Costa Rica

Agosto, 1968

ALGUNOS ESTUDIOS CITOLOGICOS Y GENETICOS SOBRE LA
NARANJILLA (Solanum quitoense Lamark)

Tesis

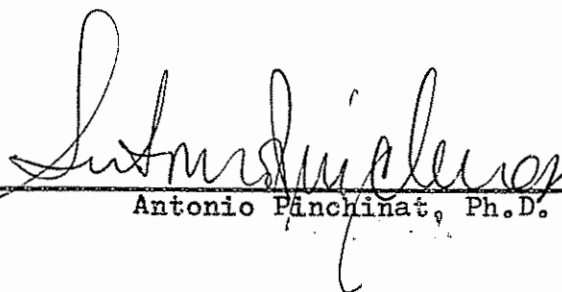
Sometida al Consejo de la Escuela para Graduados
como requisito parcial para optar al grado de

Magister Scientiae

en el

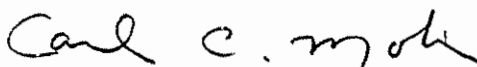
Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA

APROBADA:



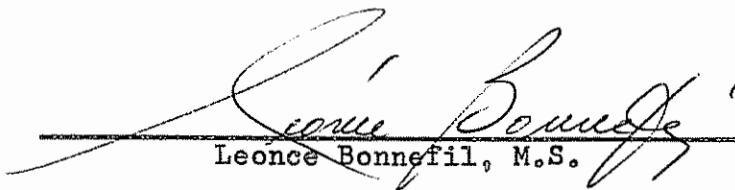
Antonio Pánchinat, Ph.D.

Consejero



Carl C. Moh, Ph.D.

Comité



Leonce Bonnefil, M.S.

Comité



Edilberto Camacho, M.S.

Comité

Agosto, 1968

A mi madre,

A Luis Alberto

AGRADECIMIENTOS

A mi Consejero Principal Dr. Antonio Pinchinat por sus enseñanzas y su activa participación en el presente trabajo.

Al Dr. Charles B. Heiser Jr. por su ayuda, sin la cual este trabajo no hubiera sido posible.

A los Drs. Carl C. Moh y Jorge Soria por sus enseñanzas y asesoramiento en esta investigación.

A los miembros del Comité Consejero, Ingenieros Leonce Bonnefil y Edilberto Camacho.

A la Compañía Joseph Campbell por el patrocinio de mis estudios en esta Institución.

A mis Profesores, compañeros y amigos.

BIOGRAFIA

El autor nació en la ciudad de Loja, Ecuador en 1940.

Cursó estudios Universitarios en la Facultad de Agronomía y Veterinaria de la Universidad Nacional de Loja, en donde obtuvo el título de Ingeniero Agrónomo en 1964.

Realizó estudios postgraduados en el Departamento de Fito-tecnia y Suelos del Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA, Turrialba, Costa Rica de setiembre de 1966 a agosto de 1968.

CONTENIDO

	<u>Página</u>
INTRODUCCION	1
REVISION DE LITERATURA	3
1. Generalidades sobre la naranjilla	3
2. Hibridación interespecífica	6
<u>Solanum Topiro</u>	6
<u>Solanum hirsutissimum</u>	7
<u>Solanum hirtum</u>	7
<u>Solanum tequilense</u>	8
3. Citogenética de la naranjilla y de especies afines	8
4. Herencia del carácter "espinas" en la naranji lla	10
5. Influencia de la sombra sobre la naranjilla .	10
MATERIALES Y METODOS	13
1. Determinación del grado de cruzabilidad	13
a. Polinización interespecífica	14
b. Germinación de la semilla híbrida	15
2. Citogenética de la naranjilla y especies afines	16
a. El número somático de cromosomas	16
b. Determinación del apareamiento cromosómi- co en la meiosis	17
c. Determinación de la viabilidad del polen.	17
3. Herencia del carácter "espinas" en la naranji lla	18
a. Cruzamientos	18
4. Influencia de la sombra sobre la naranjilla .	19
a. Medición de luminosidad	20
RESULTADOS	22
Polinización de la naranjilla	22

	<u>Página</u>
1. Determinación de cruzabilidad de la naranjilla (<u>Solanum quitoense</u> Lam.) con cuatro especies afines de <u>Solanum</u>	22
2. Citogenética de la naranjilla y cuatro especies relacionadas del mismo género	27
Apareamiento cromosómico en la meiosis	28
3. Herencia del carácter "espinas" en la naranjilla	33
4. Influencia de la sombra en la naranjilla	34
DISCUSION	37
1. Polinización en la naranjilla	37
2. Cruzabilidad de la naranjilla con otras especies afines	37
3. Estudio citogenético en la naranjilla y especies relacionadas	39
4. Herencia del carácter "espinas"	41
5. Efecto de la sombra en la naranjilla	41
CONCLUSIONES	44
Tipo de polinización	44
Cruzabilidad	44
Citogenética	44
Herencia del carácter "espinas"	45
Influencia de la sombra en la naranjilla	45
RESUMEN	46
SUMMARY	48
LITERATURA CITADA	50

LISTA DE CUADROS

Cuadro Nº		<u>Página</u>
1	Composición de 100 g de porción comestible de naranjilla (<u>Solanum guitoense</u>), tomate (<u>Lycopersicum esculentum</u>) y naranja (<u>Citrus sinensis</u>) (21)	5
2	Número de cruzamientos y porcentaje de cruzabilidad entre naranjilla y cuatro especies afines	23
3	Período de maduración, número de semillas y porcentaje de germinación de diez frutos de cada cruce entre naranjilla y cuatro especies afines	24
4	Porcentaje de viabilidad del polen y número somático de cromosomas de la naranjilla, cuatro especies afines y dos híbridos interespecíficos	27
5	Segregación del carácter "espinas" en plantas F2 de híbridos naturales, entre variedades de naranjilla sin y con espinas	34
6	Observaciones sobre la floración de la naranjilla de noviembre de 1967 a febrero de 1968	35
7	Número y porcentaje de flores de naranjilla, con el pistilo corto o largo	36

LISTA DE FIGURAS

Figura N ^o		<u>Página</u>
1	A = <u>S. quitoense</u> , B = <u>S. Topiro</u> , C = <u>S. hirsutissimum</u> , D = <u>S. hirtum</u> , E = <u>S. tequilense</u>	9
2	Cruzabilidad de varias especies de <u>Solanum</u> con naranjilla. (La dirección de la flecha indica al progenitor femenino)	26
3	A.- Apareamiento normal de doce bivalentes a <u>Solanum quitoense</u> (naranjilla) B.- <u>Solanum Topiro</u> (cocona)	29
4	Apareamiento normal de doce bivalentes. A = <u>Solanum hirtum</u> , B = <u>Solanum tequilense</u>	30
5	Apareamiento en <u>Solanum hirsutissimum</u> , mostrando nueve bivalentes, dos univalentes y una cadena de cuatro cromosomas. Además un dibujo con Cámara Lúcida. A = Fotomicrografía, B = Dibujo con cámara lúcida	31
6	Anormalidades en la meiosis de híbridos interespecíficos. A.- Anafase I, de un híbrido entre <u>Solanum tequilense</u> x <u>S. quitoense</u> mostrando un cromosoma retardatario. B.- Metafase I, de un híbrido entre <u>Solanum hirtum</u> x <u>S. quitoense</u> , mostrando un anillo de cuatro cromosomas	32
7	Inflorescencia de una planta híbrida de <u>Solanum hirtum</u> x <u>S. quitoense</u> , en que se observa la formación de frutos en flores con pistilo largo	43

INTRODUCCION

La naranjilla (Solanum quitoense Lamark.) es un cultivo nativo de América ecuatorial, sobre el cual existen muy pocos estudios básicos que suministren la información necesaria que pueda servir de base para un programa de mejoramiento.

El principal producto de la naranjilla es un jugo de excelente sabor y de gran aceptación entre la población de los países productores. La posibilidad de exportarlo envasado a nuevos mercados, especialmente a los Estados Unidos de Norte América y a Europa, hace que el cultivo de la naranjilla cuente con un alentador futuro económico.

El presente estudio se llevó a cabo con el propósito de obtener información básica sobre algunos aspectos genéticos y citogenéticos de la naranjilla. También se hicieron algunas observaciones de carácter ecológico y agronómico de la planta. Los objetivos específicos fueron los siguientes:

1. Estudiar, por medio de cruzamientos recíprocos, la cruzabilidad de la naranjilla con cuatro especies silvestres afines del género Solanum, para explorar la posibilidad de transferir genes deseables de estas especies a la naranjilla.
2. Conseguir mayor información citogenética sobre la naranjilla, las otras especies en estudio y los híbridos interespecíficos resultantes.
3. Determinar el tipo de herencia del carácter "espinas" en la naranjilla.
4. Observar la posible influencia de la intensidad de la

luz solar sobre la planta, particularmente sobre la longitud del pistilo.

Todos los trabajos se realizaron en el Centro de Enseñanza e Investigación del Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA en Turrialba, Costa Rica.

REVISION DE LITERATURA

1. Generalidades sobre la naranjilla

Lamarck describió taxonómicamente la naranjilla, dándole el nombre científico de Solanum quitoense (44). Posteriormente Pope noe (32) y Gattoni (14) ampliaron las descripciones morfológicas de la planta. Según McCann (24) "Las flores nacen en corimbos axilares, tienen la forma de estrella con cinco pétalos blancos, cinco sépalos, cinco estambres insertados en la corola que tienen poros seminales en su parte superior y un pistilo, la flor generalmente perfecta presenta a veces ocasionales pistilos abortivos". Este pistilo abortivo corresponde al que más adelante llamaremos pistilo corto.

La especie Solanum quitoense Lam. (figura 1A) tiene el nombre común de "naranjilla" en el Ecuador, por su semejanza a pequeñas naranjas maduras. En Colombia se llama "lulo" (35). El nombre de naranjilla se ha generalizado en Panamá y Centro América.

Según Patiño (30), el principal centro de origen de la naranjilla es el área comprendida entre Popayán (Colombia) y Loja (Ecuador), en donde el cultivo data desde épocas precoloniales (17). Posteriormente la planta se ha distribuido a nuevas zonas que presentan condiciones ecológicas similares a su hábitat nativo, tales como las tierras altas del Perú, Panamá, Costa Rica y Guatemala. Entre los factores críticos para su adaptación se debe considerar el clima tropical andino, el cual muestra pocas variaciones de temperatura anual y grandes variaciones durante el día (24). El

cultivo ha sido ensayado sin éxito económico en áreas subtropicales de los Estados Unidos de Norte América, especialmente en el sur de Florida y en California (12).

La primera introducción de naranjilla a Costa Rica, de que se tiene noticia, fue para el herbarium de la Universidad Nacional en el año de 1942, de la variedad común sin espinas procedente del Ecuador. Luego otra introducción en 1959 de la variedad septentrionalae espinosa, sirvió para el cultivo de la naranjilla en el país (33).

Fennell (11) considera que bajo las condiciones de Turrialba, la planta se adapta mejor como cultivo de semisombra y que la fruta no tiene buen sabor cuando se cultiva en zonas de alta temperatura y suelos secos.

Gattoni (15) opina que la naranjilla prefiere suelos arcillosos humíferos, ambiente semisombrio y bosques en los contornos, para que la protejan contra los vientos fuertes.

La naranjilla crece en zonas entre los 1.500 y 2.600 metros de altitud, pero se desarrolla mejor de 1.500 a 1.800 metros sobre el nivel del mar (28, 32). La precipitación no debe ser menor de 1.500 mm repartidos uniformemente durante todo el año (29).

El fruto de la naranjilla tiene un contenido bajo en azúcar, pero buenas cantidades de tiamina, niacina y ácido ascórbico para su consumo. La pulpa de naranjilla es más rica en niacina y ácido ascórbico que el tomate y el jugo de naranja (cuadro 1).

Cuadro 1. Composición de 100 g de porción comestible de naranjilla (Solanum quitoense), tomate (Lycopersicum esculentum) y naranja (Citrus sinensis) (21).

Planta y parte comestible	Valor energético	Humedad %	Proteína g	Grasa	Hidratos de Carb. g	Fibra g	Ceniza g	Ca mg	P mg	Fe mg	Vitamina A Mcg	Tiamina mg	Riboflavina mg	Niacina mg	Acido ascórbico mg
Naranjilla	28	91,8	0,7	0,1	6,8	0,4	0,6	8	14	4	50	,06	,04	1,5	65
Tomate	21	93,8	0,8	0,3	4,6	0,6	0,5	7	24	6	180	,06	,05	0,7	23
Naranja dulce	42	87,7	0,8	0,2	10,5	0,4	0,8	34	20	7	40	,09	,03	0,2	59

2. Hibridación interespecífica

Entre las especies relacionadas con la naranjilla que presentan características favorables para un programa de mejoramiento, se destacan las siguientes: Solanum Topiro, S. tequilense, S. hirtum y S. hirsutissimum.

Solanum Topiro

El Solanum Topiro H.B. o Cocona ex Solanum hyporhodium Dunal. (figura 1B) (30), proviene de la margen superior del río Amazonas y fue coleccionado por primera vez en la Estación de Tingo María, Perú (11). Crece bien en altitudes entre 0 y 600 metros sobre el nivel del mar (34). Aunque se sabe poco de la adaptación de la cocona, se cree que la planta tolera los trópicos húmedos (19).

La especie carece de espinas. En Turrialba ha prosperado como cultivo a pleno sol, presenta una moderada resistencia a la sequía y a las temperaturas altas (29). Además posee gran variación en el tamaño de sus frutos, los cuales varían desde una pulgada hasta cuatro pulgadas de diámetro. El color de la pulpa es crema con numerosas semillas redondas.

Entre las características favorables de la cocona, se puede mencionar su alta producción, el tamaño de la fruta, su facilidad de cultivo (por la ausencia total de espinas en la planta), su adaptación aparente al pleno sol y a las tierras bajas. Una de sus desventajas es la carencia de sabor y el bajo contenido de azúcar en la fruta.

La cocona se usa generalmente en la preparación de pasteles, dulces, jaleas, refrescos, encurtidos, pero como fruta propiamente no tiene mucha aceptación. Patiño (31) cita un curioso uso de la cocona por ciertas tribus indígenas, que la utilizan como insecticida contra parásitos capilares.

Solanum hirsutissimum

El Solanum hirsutissimum Standley. o lulita (figura 1C) crece generalmente en las regiones secas y calientes de Costa Rica y Panamá. Es posible encontrarla en regiones más meridionales, que se extienden hasta el Perú. En Turrialba, prospera a plena luz solar, posee considerable resistencia a la sequía y soporta las temperaturas altas. La forma de los frutos es parecida a la de los huevos de gallina, pero su tamaño es pequeño.

Fennell (11) indica como características favorables las siguientes: frutos muy jugosos, sabor ácido aromático y alto contenido de azúcar y como características desfavorables: gran cantidad y tamaño de las espinas de la planta, gran cantidad de semillas en el fruto y tamaño reducido del mismo.

Solanum hirtum

El Solanum hirtum Vahl. (figura 1D) se adapta a las zonas tropicales bajas (como Trinidad), donde generalmente se lo encuentra.

El fruto es de tamaño pequeño y no es comestible, sin embargo la planta parece tener considerable resistencia a enfermedades, especialmente a nemátodos*. La naranjilla en cambio muestra gran

* HEISER, CH. B., Jr. Universidad de Indiana (EE.UU.) comunicación personal.

susceptibilidad al ataque de nematodos, según se ha observado en Colombia (13), Guatemala (37) y EE.UU. (Florida) (19, 20, 29).

Solanum tequilense

El Solanum tequilense Gray. (figura 1E) se encuentra en las zonas bajas de México, Ecuador y Costa Rica. Posee frutos de tamaño mediano, los cuales son comestibles. En Turrialba la planta crece bien a pleno sol, pero es atacada por algunas enfermedades.

3. Citogenética de la naranjilla y de especies afines

Existen pocos estudios sobre el aspecto citogenético de la naranjilla y casi ninguno sobre las especies afines que son consideradas en este trabajo.

Usando el método "smear" McCann (24) informó por primera vez que el número somático de cromosomas ($2n$) de la naranjilla, era de 24. Además, el mismo autor señaló que la familia de las Solanaceas constituye un grupo poliploide con un número básico haploide de (n) de 12 cromosomas y que la mayoría de las especies de esta familia tienen un número somático ($2n$) de 24 cromosomas.

Sarvella (36) siguiendo el método "squash" con coloración de aceto carmín, comprobó el número somático de 24 cromosomas de la naranjilla. Por otra parte, el bajo porcentaje de viabilidad de los granos de polen en cinco plantas, que ella encontró, entre 10 y 70%, le hizo conjeturar anomalías en el apareamiento en la meiosis. Efectivamente, en un estudio de la meiosis ella notó la presencia de translocaciones y en algunas células, un apareamiento

A = S. quitoense



A

B = S. Topiro
(6 meses)



B

C = S. hirsutissimum
(10 meses)



C

D = S. hirtum
(10 meses)



D

E = S. tequilense
(10 meses)



E

anormal que en ciertos casos fue de once bivalentes y dos univalentes. Aún cuando el apareamiento en doce bivalentes era aparentemente normal, todavía se encontraba polen estéril en algunas plantas.

4. Herencia del carácter "espinas" en la naranjilla

La naranjilla presenta una diferencia muy notable entre sus variedades. Hay variedades que carecen de espinas y otras, como la variedad septentrionalae, descrita por Shultes y Cuatrecasas (43), que se caracterizan por la presencia de espinas en las hojas y tallos. El área de dispersión de la variedad septentrionalae está situada al norte de la línea equinoccial.

Capinpin (7) cruzó Solanum comingii (que tiene espinas en el tallo, hojas y cáliz) y S. melongena (que carece de ellas) y encontró que en la F₁ el carácter espina era dominante. En la F₂, él obtuvo la proporción de 3: 1 de plantas con y sin espinas respectivamente.

5. Influencia de la sombra sobre la naranjilla

Por ser la naranjilla de origen ecuatorial, en donde la longitud del día es de doce horas y fluctúa muy poco durante todo el año, se presume que la planta debe reaccionar a las grandes variaciones estacionales que pueden encontrarse en los nuevos lugares de cultivo.

Con respecto a la influencia de la longitud del día sobre la iniciación de la floración, se encontró que en la naranjilla la

floración se puede adelantar cerca de dos meses, cuando se suplementaba luz eléctrica en diciembre y enero hasta completar doce horas de luz, en condiciones de los Estados Unidos (24).

Burk (4) comprobó en tomate (Lycopersicum esculentum L.) que la longitud del pistilo varía de acuerdo con el fotoperíodo y la intensidad de la luz. En períodos de días cortos (ocho horas), el pistilo fue mucho más largo que los estambres y cuando el fotoperíodo aumentó a 16 horas, el pistilo fue mucho más corto que los estambres. Cabe señalar que no con todas las variedades acontece lo mismo. En una selección de varias generaciones de plantas con pistilo corto, el mismo investigador logró obtener una población que mantuvo esa característica sin ninguna variación.

La temperatura y longitud del día pueden influir también en la longitud del estilo con relación a las anteras (47). Además, ciertas condiciones de temperatura y baja humedad pueden causar la elongación de los estilos (18).

En tomate la longitud del pistilo puede influir grandemente en la adaptabilidad, pues se encontró mayor polinización cruzada en cultivares con estilo largo que con corto (48).

La característica de la flor de poseer estilos más largos o cortos que los estambres, no implica necesariamente que se deba solamente a la influencia del medio ambiente, sino que puede ser un carácter genético, como en Carissa grandiflora (9).

La intensidad de luz es otro de los principales factores que causan variación en las plantas. Según Burkolder (5), la exposición a completa luz solar trae consigo un ligero detrimento en

peso de la planta, longitud de los internudos y área foliar, pero estos efectos están asociados con un incremento en porcentaje de materia seca, número de ramas, tamaño de raíces y frecuentemente también en flores y frutos

Lundergardh (22) clasificó las plantas superiores en tres tipos: 1) plantas de sol, 2) plantas de sombra y 3) plantas intermedias que florecen en ambas condiciones.

Sin embargo hay discrepancia entre los investigadores. Según Alvim (1) la planta no tiene una intensidad óptima de luz que pueda alcanzar por medio de la sombra, sino que, por el contrario no se han entendido bien las interrelaciones entre sombra y algunos factores ecológicos tales como nutrimentos del suelo, humedad disponible, incidencia de enfermedades y ataque de insectos.

Al reducir la transpiración de la planta, limitar la intensidad de la luz, modificar la temperatura y humedad, la sombra influye en algunos procesos fisiológicos de las plantas causando variaciones en las mismas.

Quizá el sistema más usado para medir la intensidad de la luz, es el fotómetro de célula fotoeléctrica, que según Fairbairn (10) permite tomar medidas libres de errores subjetivos.

MATERIALES Y METODOS

1. Determinación del grado de cruzabilidad

Antes de proceder a determinar el porcentaje de cruzabilidad entre la naranjilla (Solanum quitoense Lam.) y ciertas especies afines, se hicieron algunas observaciones con el propósito de determinar el tipo de polinización de la naranjilla.

En diez plantas de naranjilla sembradas en el campo, se cubrieron, antes de que abrieran sus pétalos, a cinco botones de cada planta con bolsas de papel "glacine", sujetas en su base. Las flores en esta forma permanecieron aisladas de cualquier influencia exterior y sin polinización artificial. Por otra parte se observaron las flores de cuatro plantas encerradas en jaulas individuales recubiertas de nylon organdi, que impedía la entrada de insectos.

Para el estudio del grado de cruzabilidad de la naranjilla con las especies relacionadas: S. Topiro, S. hirtum, S. hirsutissimum, S. tequilense, se usaron diez plantas de cada especie, sembradas individualmente en macetas de 15 cm de diámetro por 20 cm de altura, con 5 Kg de tierra estéril, en condiciones de invernadero.

Los cuidados culturales incluyeron aplicaciones mensuales de 30 g por maceta de fertilizante 14-14-14 (N, P₂O₅, K₂O), riegos diarios y fumigaciones periódicas con Malathion al 47% (en la dosis de 25 cc. por galón de agua) para controlar áfidos y otros insectos que pudieran introducirse en el invernadero.

Para simular las condiciones de sombra del hábitat normal de la naranjilla, se cubrió el cielo raso del invernadero con una red fina de nylon.

También durante seis semanas se registró la temperatura y humedad en el invernadero, con el fin de estudiar las variaciones diurnas y su posible influencia en el éxito o fracaso de los cruzamientos.

a. Polinización interespecífica

La floración se inició casi al mismo tiempo en las cinco especies, aproximadamente a la edad de ocho a nueve meses de sembradas las plantas.

Los cruzamientos recíprocos se hicieron del 21 de octubre de 1967 hasta el 29 de abril de 1968, polinizando a cualquier hora del día. Con una pinza fina se abrían los sépalos y pétalos de los botones florales que mostraban un estado adecuado de desarrollo y se emasculaban, e inmediatamente se polinizaba con polen directamente extraído del estambre de la flor de la especie apropiada. Se tuvo especial cuidado en desinfectar la pinza con alcohol al 95% después de toda operación, para evitar contaminación del polen. A las flores polinizadas se les cubrió con una bolsa de papel "glacine", sujeta firmemente en su base. La bolsa se dejaba de ocho a diez días de acuerdo con la especie.

Todas las flores polinizadas se identificaban con una etiqueta que contenía información sobre las especies cruzadas, fecha y hora en la que se hizo la polinización.

Cuando las flores no formaban frutos se registraba la fecha en la que se producía la abscisión de la flor polinizada. El número de frutos maduros se consideraba como éxitos en la polinización. La relación entre el número de frutos producidos y el número total de cruzamientos, sirvió para obtener el porcentaje de cruzabilidad.

Debido a las diferencias en las cantidades de flores de las plantas de las diversas especies estudiadas, varió el número de cruzamientos por especie.

En los frutos provenientes de estas hibridaciones, se contó el número de semillas por fruto, teniendo precaución de incluir en la muestra frutos de todos los tamaños. Generalmente la muestra contenía de diez a treinta frutos, dependiendo de la mayor o menor variación del tamaño de los mismos.

b. Germinación de la semilla híbrida

El porcentaje de germinación de las semillas obtenidas de las hibridaciones, se determinó en el laboratorio. Se colocaron en platos Petri con papel filtro humedecido con agua destilada, cien semillas desinfectadas previamente con un producto a base de hipoclorito de sodio al 5% durante diez minutos. Se usaron tres repeticiones de cada lote de semillas. Después de quince o veinte días, se consideraron como germinadas las semillas que habían emitido raicillas y las restantes como no germinadas.

2. Citogenética de la naranjilla y especies afines

a. El número somático de cromosomas

Para efectuar el recuento del número somático de cromosomas de la naranjilla (Solanum quitoense Lam.), S. Topiro, S. hirtum, S. tequilense, S. hirsutissimum, se utilizó el método de aplastado "squash".

Las semillas secas se desinfectaron por diez minutos con una solución compuesta de 5 ml de hipoclorito de sodio disueltos en 100 ml de agua destilada. Las semillas tratadas se lavaron en agua destilada y se colocaron en un plato Petri con papel de filtro húmedo, para facilitar la germinación.

Después de ocho o diez días, o sea, cuando las raicillas emitidas por las semillas alcanzaron unos cinco milímetros de largo, se transfirieron los platos Petri por 24 horas a una refrigeradora con una temperatura constante de 4°C., con el objeto de lograr una mayor proporción de células en metafase (26) y un acortamiento en el tamaño de los cromosomas (40).

Después del tratamiento en frío de las semillas germinadas, se las transfirió rápidamente a una solución Carnoy (6 partes de alcohol absoluto, 3 de cloroformo, 1 de ácido acético glacial), teniendo la precaución de secarlas en papel secante antes de sumergirlas. En estas condiciones las semillas permanecieron por 48 horas en refrigeración.

Después de ser fijadas las semillas se sacaron de la solución Carnoy y secaron ligeramente, se depositaron por 5 minutos

en un vidrio de reloj que contenía una solución compuesta de 10 partes de aceto orceína y una parte de ácido clorhídrico. Luego se las transfirió a otro vidrio de reloj que contenía aceto orceína, en donde permanecieron por 48 horas. Inmediatamente después de transcurrido este tiempo, se procedió a separar las puntas de las raicillas y colocarlas en ácido acético al 45% y luego a macerarlas sobre un portaobjetos.

A las preparaciones que mostraban células en metafase se les dio carácter semipermanente, sellando el perímetro del cubreobjeto con parafina caliente.

b. Determinación del apareamiento cromosómico en la meiosis

El estudio del apareamiento de los cromosomas en la meiosis, se hizo mediante el método de frote "Smear".

Las yemas florales seleccionadas a varias horas del día fueron colocadas en solución Carnoy y dejadas en el refrigerador por 48 horas. Para su conservación prolongada, se les transfirió de la solución Carnoy a otra de alcohol al 70%.

La tinción de los cromosomas se efectuó con aceto carmín. Las preparaciones que presentaban células en diacinesis fueron hechas semipermanentes, mediante el empleo de la parafina.

c. Determinación de la viabilidad del polen

Para la determinación del porcentaje de viabilidad del polen, se usó una flor joven de cada una de las ocho plantas de cada una de las especies en estudio, así como los híbridos interespecíficos.

Para la tinción de los granos de polen, se probaron diferentes colorantes; los mejores resultados se obtuvieron con lactofenol al 0,01%.

Los granos de polen se extrajeron por vibración de las anteras con una pinza y se colocaron directamente sobre una gota de colorante vertida sobre un portaobjetos. Luego se los tapó con un cubreobjetos y después de treinta minutos, la placa estaba lista para efectuar el recuento. Los granos de polen viables presentaban una marcada coloración azul oscura, mientras que los granos estériles no se teñían, siendo fácil contarlos.

El campo del microscopio sirvió como unidad de muestreo. De cada preparación correspondiente a una planta, se hicieron diez observaciones distintas; sacando un promedio, se determinó el porcentaje de viabilidad que presentan los diversos materiales estudiados.

3. Herencia del carácter "espinas" en la naranjilla

Para realizar el estudio de la herencia del carácter "espinas" en la naranjilla, se emplearon la variedad común sin espina y la variedad septentrionalae espinosa.

a. Cruzamientos

Se hicieron cruzamientos recíprocos entre las dos variedades y autofecundaciones de cada una, utilizando la misma técnica descrita para los estudios de cruzabilidad.

En los frutos maduros de naranjilla resultantes de las poli-

nizaciones, se hizo un recuento del número de semillas por fruto. Después de secarlas al sol en platos Petri, las semillas se sembraron en semilleros con tierra esterilizada químicamente y cuando las plántulas alcanzaron una altura de cinco centímetros se trasladaron a bolsas de polietileno, para continuar su desarrollo en el invernadero.

A los dos o tres meses del transplante, fue fácil diferenciar las plantas espinosas y sin espinas. Los resultados se analizaron estadísticamente mediante la prueba de Ji-cuadrada.

4. Influencia de la sombra sobre la naranjilla

Utilizando semillas de naranjilla sin espinas, se hicieron semilleros en cajas de madera que contenían tierra estéril (tratada con dibromuro de metilo). Cuando las plantitas alcanzaron una altura de 5 cm fueron transplantadas a las macetas individuales.

Para lograr una aclimatación gradual de las plantas que iban a soportar el tratamiento a pleno sol, se efectuó un traspaso gradual de las macetas desde el invernadero hasta el sitio definitivo, utilizando como sombra temporal para ello las distintas luminosidades de zonas plantadas con guavas (Inga edulis Martius.) y luego de zonas plantadas con papaya (Carica papaya Journ.)

Como sitios definitivos se escogieron dos áreas contiguas, una totalmente despejada, que permitió una total incidencia de los rayos solares y otra cubierta por árboles de guava, que proporcionaban el tipo de sombra que se estimó adecuado para el ensayo. En cada área se colocaron quince macetas.

a. Medición de luminosidad

Para la medición de la luminosidad se empleó un fotómetro marca Gossen (modelo "lunasix") (23).

Las mediciones se hicieron a la altura de las hojas superiores de la planta. Se efectuaron sesenta mediciones en total o sea 20 en días nublados, 20 en días seminublados y 20 en días despejados con las distinciones siguientes:

D = Despejado (menos de $1/4$ de nubosidad)

S = Seminublado (de $1/4$ a $1/2$ de nubosidad)

N = Nublado (de $3/4$ a $4/4$ de nubosidad)

La diferencia en luminosidad bajo sombra de plantas de guava y a pleno sol, mostró una diferencia promedio de 76,6%, tomando como base (100%) a las tomadas en sol. Estos resultados son semejantes a los encontrados por Trojer (46) en Colombia bajo plantas de la misma especie.

Los cuidados culturales eran los mismos que se aplicaron a las plantas crecidas en el invernadero, cambiándose el Malathion por DDT al 50% (a la dosis de 4 onzas por galón de agua) para el control de insectos especialmente de los géneros Diabrotica y Ceratoma.

Cuando las plantas de naranjilla iniciaron la floración se anotó el número de hojas grandes y pequeñas de cada planta, el tamaño de las mismas (midiendo el largo y el ancho), la altura de las plantas, el número de tallos, el diámetro de los tallos y el estado general de las plantas de naranjilla.

De acuerdo con el tamaño del pistilo y su relación con los estambres se reconocieron dos categorías de flores:

- 1) Pistilo largo, cuando la longitud del pistilo era superior a la de los estambres.
- 2) Pistilo corto, cuando la flor presentaba un pistilo de longitud igual o menor a la de los estambres.

Para las observaciones en las flores, se marcó e identificó cada corimbo con una tarjeta adherida a su pedúnculo. Debido a la apertura escalonada de las flores de un mismo corimbo, fue relativamente fácil llevar el registro.

Otros datos que se anotaron, fueron: la abscisión de botones florales, el porcentaje de fecundación y posterior formación de frutos.

El período de las observaciones duró desde noviembre de 1967 a febrero del año siguiente.

RESULTADOS

Polinización de la naranjilla

Todos los botones florales que fueron recubiertos con bolsas de papel "glacine" para evitar el cruzamiento natural, se cayeron sin formar frutos, por falta de antofecundación. En igual forma, las plantas que crecieron bajo protección de las jaulas recubiertas con nylon orgadi, florecieron normalmente, pero las flores no se autofecundaron y por lo tanto cayeron sin formar frutos.

1. Determinación de cruzabilidad de la naranjilla (*Solanum quitoense* Lam.) con cuatro especies afines de *Solanum*

El *Solanum hirtum* dio el mayor porcentaje de prendimiento (aproximadamente un 60%) en ambas direcciones del cruzamiento con la naranjilla (cuadro 2). Sin embargo hubo diferencias notables en la fructificación, según la dirección del cruzamiento. Los frutos del cruzamiento entre *S. hirtum* x *S. quitoense* maduraron en dos meses y medio, resultaron de tamaño pequeño con un número reducido de semillas por fruto y una germinación mayor del 50%; en cambio los frutos del híbrido recíproco (*S. quitoense* x *S. hirtum*) demoraron un tiempo tres veces mayor para madurar, tuvieron un tamaño dos veces mayor y un número de semillas siete veces mayor, pero el porcentaje de germinación de las semillas fue prácticamente nulo (cuadro 3).

El híbrido *S. tequilense* x *S. quitoense* dio un porcentaje alto de cruzabilidad (cuadro 2) y produjo frutos de tamaño mediano,

Cuadro 2. Número de cruzamientos y porcentaje de cruzabilidad entre naranjilla y cuatro especies afines.

Especies progenitoras		Número de cru- zamientos	Porcentaje de cruzabilidad
Femenina	Masculina		
<u>S. hirtum</u>	x <u>S. quitoense</u>	300	57,3
<u>S. quitoense</u>	x <u>S. hirtum</u>	300	59,3
<u>S. tequilense</u>	x <u>S. quitoense</u>	200	56,5
<u>S. quitoense</u>	x <u>S. tequilense</u>	200	9,5
<u>S. hirsutissimum</u>	x <u>S. quitoense</u>	100	46,0
<u>S. quitoense</u>	x <u>S. hirsutissimum</u>	100	33,0
<u>S. Topiro</u>	x <u>S. quitoense</u>	200	41,0
<u>S. quitoense</u>	x <u>S. Topiro</u>	200	9,0

así como un número mediano de semillas no viables (cuadro 3). El híbrido recíproco (S. quitoense x S. tequilense) en cambio, dio un porcentaje de cruzabilidad casi seis veces menor (cuadro 2) y frutos de tamaño menor, sin semillas. En ambos casos el fruto tomó un promedio de tres meses y medio para madurar.

El Solanum hirsutissimum como progenitor femenino dio una cuaja de flores de 46 por ciento (cuadro 2); los frutos alcanzaron un tamaño igual al de la especie (3 a 4 cm de diámetro) con un período de maduración de cuatro meses y medio y un número medio de semillas no viables (cuadro 3). Las semillas tenían forma y tamaño normal, pero eran de aspecto delgado y transparente, lo

Cuadro 3. Período de maduración, número de semillas y porcentaje de germinación de diez frutos de cada cruce entre naranjilla y cuatro especies afines.

Especies progenitoras		Período de maduración días*	Diámetro promedio del fruto cm.	Número promedio de semillas por fruto	Porcentaje de germinación de la semilla
Femenina	Masculina				
<u>S. hirtum</u>	x <u>S. quitoense</u>	45	2,5	87	54,0
<u>S. quitoense</u>	x <u>S. hirtum</u>	135	5,5	634	0,3
<u>S. tequilense</u>	x <u>S. quitoense</u>	105	3,5	290	0,0
<u>S. quitoense</u>	x <u>S. tequilense</u>	105	2,6	0	0,0
<u>S. hirsutissimum</u>	x <u>S. quitoense</u>	135	3,6	245	0,0
<u>S. quitoense</u>	x <u>S. hirsutissimum</u>	135	3,3	46	0,0
<u>S. Topiro</u>	x <u>S. quitoense</u>	117	4,5	512	0,0
<u>S. quitoense</u>	x <u>S. Topiro</u>	135	2,8	0	0,0

* Desde la fecha de polinización hasta la fecha de maduración completa del fruto.

cual sugiere una carencia de endospermo y podría explicar el fracaso de la germinación.

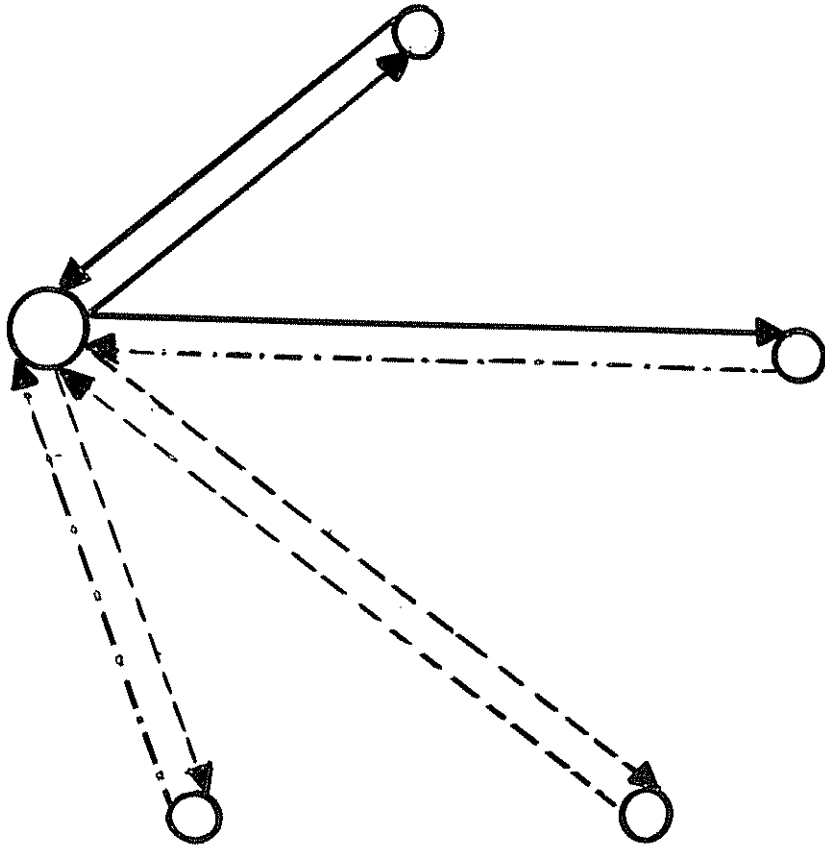
Los resultados del híbrido S. quitoense x S. hirsutissimum fueron similares al del cruzamiento recíproco, pero hubo un porcentaje de cruzabilidad menor (cuadro 2) y un número muy reducido de semillas (cuadro 3).

El Solanum Topiro como progenitor femenino alcanzó hasta un 41 por ciento de cruzabilidad (cuadro 2) y produjo frutos de tamaño mediano (4,5 cm de diámetro) que maduraron aproximadamente en cuatro meses y produjeron un número relativamente alto de semillas no viables (cuadro 3). Cuando el S. Topiro se empleó como progenitor masculino el porcentaje de cruzabilidad obtenido fue casi cinco veces menor (cuadro 2) y el tamaño de los frutos, casi la mitad; el período de maduración de los frutos se prolongó unas dos semanas y no se formaron semillas (cuadro 3).

El período de maduración se lo estimó en todos los casos, utilizando los primeros frutos que maduraron de las diferentes especies.

La figura 2 compendia los porcentajes de cruzabilidad obtenidos en los cruzamientos hechos en ambas direcciones, entre la naranjilla y las cuatro especies de Solanum usadas en este estudio.

Durante el período del trabajo la temperatura diurna fluctuó entre 18 y 30 grados centígrados y la humedad entre el 61 y el 93 por ciento en el invernadero. Sin embargo pese a esta variación, la hora del día en que se hicieron los cruzamientos no influyó en el éxito o fracaso de la polinización artificial de las plantas.



_____ Mayor al 50% - - - - - Entre 25 y 49%
 - · - · - · - Entre 0 y 24%

Figura 2. Cruzabilidad de varias especies de Solanum con naranjilla. (La dirección de la flecha indica al progenitor femenino)

2. Citogenética de la naranjilla y cuatro especies relacionadas del mismo género

Viabilidad del polen y número somático.

En el cuadro 4 se presenta el porcentaje de viabilidad de polen y el número somático de cromosomas de la naranjilla, de las cuatro especies de Solanum y de los híbridos S. hirtum x S. quitoense y S. tequilense x S. quitoense

Cuadro 4. Porcentaje de viabilidad del polen y número somático de cromosomas de la naranjilla, cuatro especies afines y dos híbridos interespecíficos.

	Viabilidad del polen	Número somático de cromosomas
<u>S. Topiro</u>	89,6 %	2n = 24
<u>S. tequilense</u>	86,0 %	2n = 24
<u>S. hirtum</u>	79,8 %	2n = 24
<u>S. tequilense</u> x <u>S. quitoense</u> *	79,3 %	2n = 24
<u>S. quitoense</u>	78,8 %	2n = 24
<u>S. hirtum</u> x <u>S. quitoense</u> **	71,6 %	2n = 24
<u>S. hirsutissimum</u>	64,7 %	2n = 24

* Material obtenido por Heiser (Universidad de Indiana EE.UU.) mediante cultivos de embriones. Plantas F2.

** Plantas F1.

La especie S. Topiro dio el porcentaje de viabilidad de polen más alto (casi un 90%) y S. hirsutissimum el más bajo (aproximadamente un 65%). En todas las plantas estudiadas se encontró un número somático (2n) de 24 cromosomas.

Apareamiento cromosómico en la meiosis

En preparaciones meióticas de células madres de polen en diacinesis, la naranjilla presentó un apareamiento normal de doce bivalentes en cada célula (figura 3). Este resultado difiere del publicado por Sarvella (36), quien encontró univalentes y translocaciones. Apareamiento normal similar se observó en las especies S. Topiro (figura 3), S. hirtum (figura 4) y S. tequilense (figura 4); pero en esta última especie, se encontraron células que presentaron once bivalentes y los cromosomas del duodécimo estuvieron ligeramente separados.

El S. hirsutissimum mostró igualmente un apareamiento normal de doce bivalentes en la mayoría de las células observadas, pero se encontró también una proporción de células en las que hubo nueve bivalentes, dos univalentes y una cadena de cuatro cromosomas (figura 5).

Las células de la planta F2 del cruzamiento S. tequilense x S. quitoense, mostraron en su mayoría un apareamiento normal de doce bivalentes; sin embargo, en la misma preparación meiótica se encontraron tres células que tenían un univalente en anafase I (figura 6).

En las células de la planta F1 del cruzamiento S. hirtum x

b



a



Figura 3. Apareamiento normal de doce bivalentes
a) Solanum quitoense b) Solanum Topiro

a

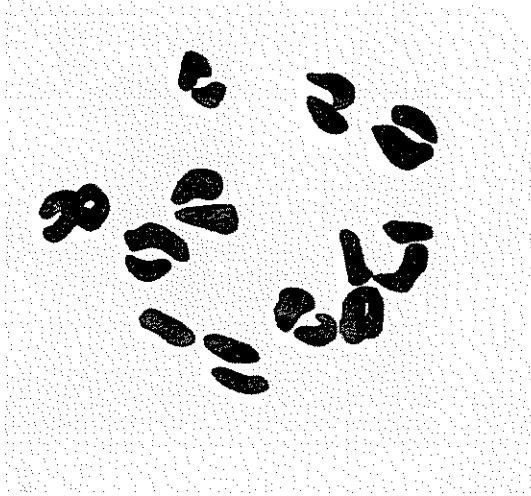


b



Figura 4. Apareamiento normal de doce bivalentes
a) Solanum hirtum b) Solanum tequilense

b



a

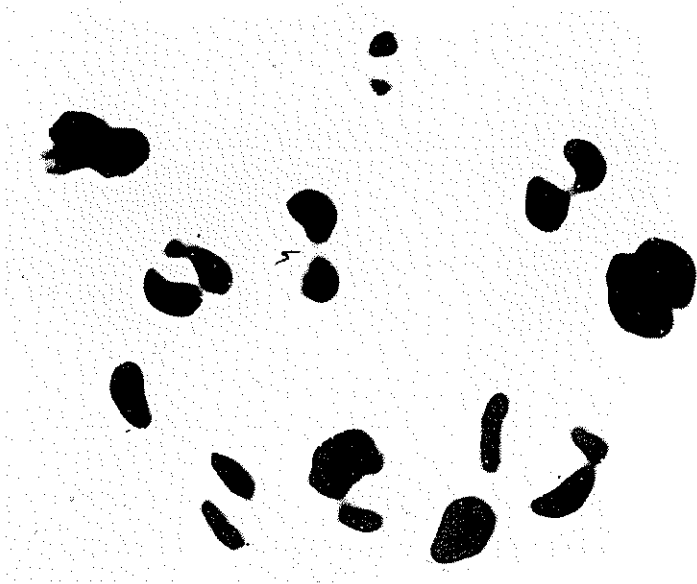
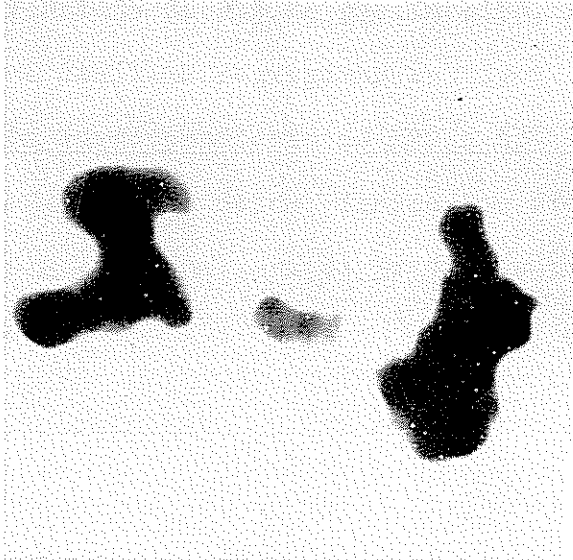


Figura 5. Apareamiento de Solanum hirsutissimum, mostrando nueve bivalentes, dos univalentes y una cadena de cuatro cromosomas. Además un dibujo con Cámara Lúcida.

a) Fotomicrografía b) Dibujo con cámara lúcida

a



b



Figura 6. Anormalidades en la meiosis de híbridos interespecíficos.

- a) Anafase I, de un híbrido entre Solanum tequilense x S. quitoense mostrando un cromosoma retardatario.
- b) Metafase I, de un híbrido entre Solanum hirtum x S. quitoense, mostrando un anillo de cuatro cromosomas.

S. quitoense, se observó un arreglo de diez bivalentes y una cadena de cuatro cromosomas (figura 6); sin embargo, se encontró también el apareamiento normal de doce bivalentes.

3. Herencia del carácter "espinas" en la naranjilla

De seis frutos producidos del cruzamiento entre plantas de la variedad glabra y la espinosa septentrionalae de la naranjilla, se obtuvo un número promedio de 412 semillas por fruto y un porcentaje de germinación del 83%. Todas las plantas F1 tenían espinas en sus hojas y tallos, indicando dominancia de la presencia de espinas.

Por un lado plantas glabras de naranjilla autofecundadas artificialmente, produjeron frutos de tamaño normal con un promedio de 591 semillas por fruto y un porcentaje de 86% de germinación. Las plantas obtenidas de estas semillas carecieron totalmente de espinas en sus órganos. Por otro lado, plantas espinosas autofecundadas artificialmente, también formaron frutos de tamaño normal, con un porcentaje de 91% de germinación, pero las plantas obtenidas de estas semillas segregaron en tipos con y sin espinas, en la proporción correspondiente de 227 a 63. La prueba de Ji-cuadrada aplicada a estos datos, indica que dicha proporción podría semejar a la mendeliana de 3: 1 para una segregación monohíbrida (cuadro 5).

Cuadro 5. Segregación del carácter "espinas" en plantas F2 de híbridos naturales, entre variedades de naranjilla sin y con espinas.

Fenotipos	Observados	Calculados	O - C	$\frac{(O-C)^2}{C}$
Espinosas	227	218	9	0,371
Sin espinas	63	72	-9	1,125
	290	290	0	1,496 = χ^2

$$P = 0,20 - 0,30$$

4. Influencia de la sombra en la naranjilla

Los resultados obtenidos en 15 plantas de naranjilla cultivadas en sombra y en igual número a pleno sol, revelaron ciertos cambios morfológicos que sufrieron las plantas como respuesta a este factor.

Las plantas cultivadas a la sombra presentaron un aspecto más vigoroso y alcanzaron una altura promedio de 74 cm, a diferencia de las que estaban a pleno sol, que sólo llegaron a un promedio de 49 cm de altura.

En la sombra las hojas fueron de mayor tamaño pero en menor cantidad que al sol.

En los dos tratamientos se presentaron enfermedades que causaron la muerte de las plantas a pleno sol. En cambio el ataque fue menos severo en las plantas cultivadas en la sombra, lo que

les permitió tener un mayor período de vida y lograr una fructificación normal.

Se notó una mayor abscisión de los botones florales en las plantas cultivadas a pleno sol que en las cultivadas en sombra. Sin embargo, el número de corimbos fue mayor en el tratamiento con sol (cuadro 6). Entre los tratamientos no se notó gran diferencia en cuanto a la proporción de flores con pistilo corto o largo (cuadro 7).

Cuadro 6. Observaciones sobre la floración de la naranjilla de noviembre de 1967 a febrero de 1968.

	Número de corimbos:	Número de flores	Abscisión de botones florales	
			Nº	%
Sol	116	1.183	971	82,0
Sombra	82	1.031	366	35,5

Una observación importante fue la comprobación de que las flores con pistilo largo fueron las únicas que se fecundaron y posteriormente produjeron frutos. En cambio, las flores con pistilo corto, pese al desarrollo normal del estigma, fracasaron en fecundarse.

En los dos tratamientos se observó la formación de flores con pistilo largo en la base del corimbo. Generalmente las seis primeras flores de la base mostraron esta característica, en

tanto que las restantes presentaron flores con pistilo corto en las posiciones apicales.

Cuadro 7. Número y porcentaje de flores de naranjilla, con el pistilo corto o largo*.

Tratamiento	Número de flores	Tipo de pistilo			
		Corto		Largo	
		Nº	%	Nº	%
Sol	212	129	60,8	83	39,2
Sombra	665	423	63,6	242	36,4

* Pistilo largo: cuando la longitud del pistilo es superior a la de los estambres.

Pistilo corto: cuando la longitud es igual o menor a la de los estambres.

DISCUSION

1. Polinización en la naranjilla

Los ensayos preliminares para determinar el tipo de polinización de la naranjilla, indicaron que esta planta es predominantemente alógama y que la polinización se efectúa por insectos, especialmente del orden Hymenoptera. Sin embargo, no parece que exista impedimento para la autofertilización, ya que la autopolinización artificial de las plantas de naranjilla resultó en la fructificación.

2. Cruzabilidad de la naranjilla con otras especies afines

En un programa de fitomejoramiento por cruzamientos interespecíficos la fecundación de las flores o la fertilidad de las progenes son más fáciles, si se emplean especies que estén muy íntimamente relacionadas entre si, pues debido a la mayor similitud de los genomios, el proceso de la meiosis se desenvolvería con menos trastornos..

El grado de parentesco entre las especies puede determinarse en varias formas tales como la similitud morfológica, la facilidad con que la planta produce un híbrido fértil, el número de frutos, el número de semillas por fruto, la viabilidad del polen y el vigor híbrido (38). El porcentaje de cruzabilidad está correlacionado con algunos de estos factores, especialmente con la similitud morfológica. Aplicado en estudios taxonómicos de caracteres morfológicos en Solanum nigrum para determinar el parentesco, el

método de evaluación del porcentaje de cruzabilidad dio resultados concordantes con los obtenidos por el método estadístico de estimación del coeficiente de correlación (45).

Del presente estudio se deduce que la especie más emparentada con la naranjilla es el Solanum hirtum. Con ella no sólo se alcanzó el mayor grado de cruzabilidad en ambas direcciones de cruzamiento, sino también se obtuvo el más alto número de semillas por fruto cuando esta especie se le utilizó como padre. Del cruzamiento recíproco (S. hirtum x S. quitoense), se obtuvieron prácticamente las únicas semillas viables de las producidas por los diferentes híbridos interespecíficos. Además, dichas semillas se desarrollaron posteriormente en plantas que mostraron características intermedias entre S. hirtum y S. quitoense y en algunos casos, mostraron heterosis.

Los frutos producidos por el híbrido S. hirtum x S. quitoense fueron tan pequeños como los producidos por S. hirtum, pero se podría aumentar su diámetro mediante retrocruzamiento con la naranjilla.

En todos los cruzamientos entre las especies estudiadas y la naranjilla, los resultados variaron según la dirección del cruzamiento. Este fenómeno se ha observado también en otras especies de plantas. De su estudio sobre el género Epilobium, Michaelis (25) concluyó que el comportamiento genético de cualquier raza de Epilobium es determinado por la interacción entre los genes nucleares y los genes citoplasmáticos. Asimismo en el género Oenothera el desarrollo normal de cloroplastos depende de la dirección del cruzamiento (39).

Es muy común la falta de germinación de la semilla obtenida de frutos producidos por híbridos interespecíficos. Entre las diferentes causas que pueden provocarla, figuran la presencia de genes que producen letalidad, la incompatibilidad de los genotipos paternos, la incompatibilidad entre el embrión y el endospermo o la carencia de éste (2). Generalmente el impedimento del desarrollo normal del embrión después de la fertilización, resulta de anomalías en el endospermo (39).

Mediante el cultivo de embriones en medios de cultivo, Heiser* logró criar plantas a partir de semillas producidas por el híbrido obtenido del cruzamiento entre S. tequilense x S. quitoense.

En el presente estudio, las semillas que no lograron germinar mostraron una apariencia delgada y translúcida, indicando una posible carencia de endospermo.

3. Estudio citogenético en la naranjilla y especies relacionadas

La observación de un número somático (2n) de 24 cromosomas en la naranjilla y las cuatro especies silvestres de Solanum, concuerda con los resultados de McCann (24) y de Sarvella (36) para la naranjilla.

El grado de esterilidad que presenta el polen es un valioso indicador de anomalías que pueden presentar las plantas en el apareamiento meiótico (42). En estudios con maíz un 50% de polen

* HEISER, CH. B. Jr. Comunicación personal. Universidad de Indiana (EE.UU.).

abortivo coincidió con la formación de anillos en meiosis (41, 6).

En el presente estudio el porcentaje más bajo de viabilidad de polen se encontró justamente para S. hirsutissimum, que presentó dos univalentes y la formación de una cadena de cuatro cromosomas.

Asimismo, en el híbrido S. hirtum x S. quitoense que tuvo el porcentaje de viabilidad de polen más bajo después del S. hirsutissimum, se notaron células con un anillo de cuatro cromosomas, lo cual sugiere una translocación recíproca. Además, aún en el caso de S. tequilense x S. quitoense, con un porcentaje intermedio de viabilidad de polen, se observaron cromosomas retardatarios. La ocurrencia de tales aberraciones en la meiosis, podría ser un indicio de carencia de homología estructural de los cromosomas parentales (6, 40).

Sin embargo el apareamiento normal en presencia de cierto porcentaje de polen estéril, tal como sucedió con cuatro de las cinco especies estudiadas, ha sido observado en otros estudios sobre la naranjilla (36). Cleland, citado por Burnham (6), encontró que el porcentaje de esterilidad del polen es variable de año en año y aún más, de semana a semana, lo cual se atribuyó a la variación ambiental. En efecto, Gorbunov (16) encontró que la variación de la humedad y de la temperatura afectaron la viabilidad de polen en maíz. También podría invocarse como una de las causas de esta esterilidad, la ocurrencia de ciertas aberraciones difíciles de detectar, tales como las deficiencias y duplicaciones.

Por otra parte, el apareamiento normal de doce bivalentes observado en la naranjilla difiere de los resultados de Sarvella (36), quien informó de la presencia de univalentes y translocaciones en esta especie.

4. Herencia del carácter "espinas"

La obtención de plantas espinosas F₁, como resultado del cruzamiento entre plantas glabras y espinosas de naranjilla, indica que el carácter "espinas" es hereditario y se manifiesta como dominante. Aunque todavía no se ha completado el estudio de la transmisión del carácter, la proporción de plantas espinosas y glabras obtenidas de la autofecundación de una planta espinosa, nos permite suponer que se trata de un caso de herencia simple.

Anubhava (3) comprobó que en Ricinus communis la condición espinosa es dominante y monogénica. En Opuntia ficus-indica, Domingues (8) encontró que la ausencia o reducción de las espinas ha ocurrido como parte de la variación natural y es un carácter hereditario.

5. Efecto de la sombra en la naranjilla

El mayor tamaño que lograron las plantas de naranjilla cultivadas en la sombra en oposición a las cultivadas a pleno sol, así como la mayor superficie de sus hojas, es un fenómeno que se ha observado en otras especies. El retardo en crecimiento de los órganos vegetales de las plantas en pleno sol se atribuye a los efectos de la luz sobre la división y elongación celular (27).

Tal como sucedió con la naranjilla, Alvim (1) encontró que en cacao los daños causados por el ataque de enfermedades fueron menos severos en las plantas cultivadas en la sombra que en las que crecieron en el sol.

En las plantas cultivadas al sol, la ventaja de una mayor cantidad de corimbos fue anulada por el mayor porcentaje de abscisión de botones florales, lo que resultó en un número de flores completamente desarrolladas casi igual al que se obtuvo en las plantas cultivadas a la sombra. En igual forma, el porcentaje de pistilo largo fue prácticamente idéntico en los dos tratamientos, indicando que la intensidad de la luz no tiene efecto aparente sobre la morfología del pistilo en la naranjilla, por lo menos en las condiciones del experimento.

Por otra parte, observaciones hechas en el invernadero sobre flores producidas por el híbrido Solanum hirtum x S. guitoense, mostraron que casi la totalidad de las flores tuvieron pistilo largo. De 351 flores observadas en este híbrido, el 98% tuvo el pistilo largo (Figura 7). Como el Solanum hirtum se caracteriza por tener la gran mayoría de sus flores con el pistilo largo, parecería por lo tanto que la longitud de este órgano es un carácter hereditario. De ser cierta esta premisa, resultaría factible aumentar la proporción de flores con pistilo largo en la naranjilla y aumentar consecuentemente la productividad de la planta, puesto que hemos encontrado en este estudio, que sólo las flores con pistilo largo lograron fecundarse.



Figura 7. Inflorescencia de una planta híbrida de Solanum hirtum x S. quitoense, en que se observa la formación de frutos en flores con pistilo largo.

CONCLUSIONES

De los resultados obtenidos del presente trabajo se puede concluir que:

Tipo de polinización

1. La naranjilla (Solanum quitoense Lam.) es predominantemente alógama.
2. La polinización natural se efectúa por medio de insectos, especialmente del orden Hymenoptera.

Cruzabilidad

3. La hora del día en que se hacen los cruzamientos entre las especies de Solanum estudiadas, no influye en la fecundación de la flor.
4. La especie más íntimamente relacionada con la naranjilla fue el Solanum hirtum.
5. El fracaso de la germinación de la semilla de la mayoría de los híbridos interespecíficos, posiblemente se debe a la carencia de endospermo en la semilla.

Citogenética

6. El número somático de cromosomas ($2n$) de la naranjilla y de las cuatro especies estudiadas es de 24 .
7. La mayoría de las especies estudiadas, con excepción de S. hirsutissimum, tienen un apareamiento normal en la meiosis.

8. En los híbridos interespecíficos, se presentan ciertas anomalías estructurales en el apareamiento meiótico.

Herencia del carácter "espinas"

9. La presencia o ausencia de espinas en la naranjilla es un carácter hereditario.
10. La presencia de espinas es dominante a su ausencia.
11. Tentativamente se considera que el carácter "espinas" es de herencia monogénica.

Influencia de la sombra en la naranjilla

12. En la sombra la altura de las plantas y el tamaño de sus hojas fueron mayores y los daños causados por enfermedades, menos severos que a pleno sol.
13. La abscisión de botones florales fue menor en la sombra.
14. Aparentemente no existe influencia de la intensidad de la luz sobre la longitud del pistilo, lo cual es de gran interés por ser las flores con pistilo largo las únicas que lograron fecundarse en este estudio.

RESUMEN

El tipo de polinización que predomina en la naranjilla (Solanum guitoense Lam.) se determinó mediante pruebas de aislamiento de plantas en el campo. Las observaciones al respecto, permiten deducir que la naranjilla es una especie alógama, en la cual los insectos son los principales agentes naturales de polinización.

El cruzamiento entre la variedad común de naranjilla (sin espinas) y la variedad septentrionalae, (espinosa) indicó que la presencia o ausencia de espinas es carácter hereditario, siendo la presencia de espina dominante a su ausencia. Los resultados preliminares obtenidos sugieren que posiblemente este carácter es de herencia monogénica.

Para determinar la habilidad de la naranjilla para cruzarse con cuatro especies afines de Solanum, se hicieron en el invernadero cruzamientos recíprocos entre la naranjilla y dichas especies. El mayor porcentaje de cruzabilidad se obtuvo con S. hirtum, en las dos direcciones de cruzamiento. El híbrido interespecífico en el cual S. hirtum era el progenitor masculino, dio el mayor número de semillas por fruto; el híbrido recíproco dio el mayor porcentaje de germinación de los grupos de semilla híbrida interespecífica. En realidad, la semilla obtenida de los otros cruzamientos interespecíficos fracasó en germinar, aparentemente por carencia de endospermo en la semilla. En todos los cruzamientos interespecíficos, el porcentaje de cruzabilidad alcanzado, el número de semillas por fruto, el período de maduración de los

frutos así como su tamaño, variaron según la dirección en que se hizo el cruzamiento.

El número somático de cromosomas ($2n$) de la naranjilla y de las otras especies relacionadas de *Solanum* estudiadas, fue de 24. El apareamiento cromosómico en meiosis de las células madres de polen, fue normal en todas las especies, con la excepción del *S. hirsutissimum*, el cual presentó nueve bivalentes, dos univalentes y una cadena de cuatro cromosomas. En los dos híbridos *S. tequilense* x *S. quitoense* y *S. hirtum* x *S. quitoense*, también ocurrió el apareamiento normal. En el híbrido *S. hirtum* x *S. quitoense*, sin embargo, se encontraron células que presentaron anillos de cuatro cromosomas, lo cual caracteriza una translocación recíproca.

Se compararon plantas cultivadas a pleno sol y en la sombra. Las plantas cultivadas en la sombra tuvieron una mayor altura del tallo, mayor superficie de las hojas, menor porcentaje de abscisión de los botones florales y menor daño por enfermedades. La intensidad de la luz, al parecer, no influyó en la longitud del pistilo. Por el contrario, en base a las observaciones hechas sobre las flores del híbrido *S. hirtum* x *S. quitoense*, se puede presumir que la longitud del pistilo es hereditario. Eso es importante, pues en el transcurso de los trabajos se comprobó que solamente las flores con el pistilo largo se fecundaron y fructificaron.

SUMMARY

The type of polinization predominant in naranjilla (Solanum quitoense Lam.) was determined by plant isolation in field trials. The results indicated that naranjilla could be considered a predominantly allogamous species, in which insects are the principal natural agents of pollination.

Crosses between the common variety of naranjilla, which is spineless, and the septentrionalae variety, which is spiny, showed that the presence or absence of spines is a hereditary character, being the condition "spiny" dominant to the "spineless". Preliminary results suggested that only one gene pair was involved in the transmission of this trait.

To determine the ability of naranjilla to cross with related species of Solanum, reciprocal crosses were made in the greenhouse between naranjilla and each one of the species. The highest percentage of crossability was reached with S. hirtum in both directions of crossing. The interspecific hybrid in which S. hirtum was the male parent gave the highest percentage of germination obtained for the interspecific hybrid seed groups. In fact, the seed obtained from mother interspecific crosses failed to germinate, apparently because of lack of endosperm in the seed. In all the interspecific crosses, the percentage of crossability, the number of seeds per fruit, the period of maturity of the fruit, as well as the size of the fruit, varied according to the direction in which the cross was made.

The somatic chromosome number ($2n$) of naranjilla and the other related species of Solanum studied, was found to be 24. Chromosome pairing in meiosis of pollen mother cells was normal in all the species with the exception of S. hirsutissimum, which showed nine bivalents, two univalents, and a chain of four chromosomes. In the two hybrids S. tequilense x S. quitoense and S. hirtum x S. quitoense, normal pairing occurred. In the hybrid S. hirtum x S. quitoense however, some cells were found which showed a ring of four chromosomes, a characteristic of reciprocal translocation.

A comparison was made of plants grown in the sun and in the shade. The plants grown under shade presented a longer stem, larger leaves, less abscission of floral buds, and less damage by diseases than when grown in full sunlight. Apparently, pistil length is not influenced by light intensity. On the contrary, judging by the observations made on the flowers of the hybrid S. hirtum x S. quitoense, pistil length appeared to be highly heritable. This is important for during the study, fertilization and fructification were successful only in flowers with a long pistil.

LITERATURA CITADA

1. ALVIM, P. DE T. Eco-Physiology of the cacao tree. In Conference Internationale sur les Recherches Agronomiques Cacaoyères, Abidjan, Ivory Coast, Nov. 15-20, 1965. Travaux. Abidjan, Ivory Coast, 1965. pp. 23-35.
2. ALLARD, R. W. Principles of plant breeding. New York, Wiley, 1960. 485 p.
3. ANUBHAVA, N. Inheritance of spininess of capsule in Ricinus communis. Indian Journal of Genetics and Plant Breeding 20(3):223-226. 1960.
4. BURK, E. F. The role of pistil length in the development of forcing tomatoes. Proceedings of the American Society for Horticultural Science 26:239-243. 1930.
5. BURKOLDER, P. R. The role of light in the life of plants: The influence of light upon growth and differentiation. The Botanical Review 2(3):97-172. 1936.
6. BURNHAM, C. R. Discussion in cytogenetics. Minneapolis, Minnesota, Burgess, 1962. 375 p.
7. CAPINPIN, N. M., LANDE, M. y PANCHO, J. V. Cytogenetics of interespecific hybrid between Solanum melongena Unn. and S. cumingii Dunal. Philippine Journal of Science 92(2):169-178. 1963.
8. DOMINGUES, O. Origen e introducao da palma forrageira no nordeste. Recife, Pernambuco, Brazil, Instituto Joaquim Nabuco de pesquisas Sociais, 1963. p. 73. (Original no consultado; compendiado en Plant Breeding Abstracts 35(2):266. 1965)
9. ELLIOT, F. C. Citogenética y mejoramiento de plantas. Trad. por Antonio Marino. México, Compañía Editorial Continental, 1964. 474 p.
10. FAIRBAIRN, W. A. Difficulties in the measurement of light intensity. Empire Forestry Review 33(3):262-269. 1954.
11. FENNELL, J. L. "Cocona", a desirable new fruit. Foreign Agriculture 12(8):181-182. 1948.
12. FLORIDA AGRICULTURAL EXPERIMENT STATION. Annual Report for the year ending June 30, 1948. Gainesville, Fla., University of Florida. 1948.

13. GARCIA REYES, F. El cultivo de lulo en la zona cafetalera colombiana. *Revista Cafetera (Colombia)* 17(142):75-77. 1967.
14. GATTONI, L. A. La naranjilla (*Solanum quitoense*). Panamá, Servicio Interamericano de Cooperación Agrícola, 1957. 28 p.
15. _____. La naranjilla o lulo. *Agricultura Tropical (Colombia)* 17(4):218-224. 1961.
16. GORBUNOV, V. P. Flowering characteristics of maize in Uzbekistan. *Kukuruza (Maize)* nº 7:37-38. 1962. (Original no consultado; compendiado en *Plant Breeding Abstracts* 33(2):189. 1963)
17. HODGE, W. H. El lulo, una fruta andina poco conocida. *Revista de la Facultad Nacional de Agronomía (Medellín, Colombia)* 7(26):147-154. 1947.
18. HASKELL, G. y PATERSON, E. B. Genetic determination of natural self-pollination in Scottish glasshouse tomatoes. *Euphytica* 15(1):128-132. 1966.
19. KENNARD, W. C. y WINTERS, H. F. Frutas y nueces para el tró pico. México, Centro Regional de Ayuda Técnica, 1963. 177 p. (U. S. Department of Agriculture. Publicación Miscelánea nº 801)
20. LEDIN, R. B. Subtropical crops of minor importance, naranjilla. In Florida Agricultural Experiment Station. Annual Report. Gainesville, Fla., University of Florida, 1935. p. 315.
21. LEUNG, W. wu. Tabla de composición de alimentos para uso en América Latina. Guatemala, INCAP-ICNND, 1961. 132 p.
22. LUNDEGARDH, H. Environment and plant development. London, Edward Arnold, 1931. s.p.
23. LUNASIX EXPOSURE meter. Erlangen, Germany, Gossen, 1960. 48 p.
24. McCANN, L. P. Ecuador's naranjilla; a reluctant guest. *Agriculture in the Americas* 7(12):146-149. 1947.
25. MICHAELIS, P. Cytoplasmic inheritance in Epilobium and its theoretical significance. *Advances in Genetics* 6:287-401. 1954.

26. MOH, C. C. Preparaciones de cromosomas en las puntas de raíces de frijol. *Fitotecnia Latinoamericana (Costa Rica)* 1(2):23-28. 1964.
27. MEYER, B. S., ANDERSON, D. B. y BÖHNING, R. H. *Introduction to plant physiology*. Princeton, N. J. Van Nostrand. 1960. 541 p.
28. MUNSELL, G. G. *et al.* Production uses and composition of foods of plant origin from Ecuador. *Food Research* 18(4): 319-342. 1953.
29. OCHSE, J. J. *et al.* *Tropical and Subtropical agriculture*. New York, MacMillan, 1961. 2 v.
30. PATIÑO, V. M. Edible fruits of Solanum in South American historic and geographic references. *Botanical Museum Leaflets* 19(10):215-234. 1962.
31. _____. *Plantas cultivadas y animales domésticos en América Equinoccial*. Cali, Imprenta Departamental, 1963. v. 1.
32. POPENOE, W. Economic fruit-bearing plants of Ecuador. U.S. National Herbarium. *Contributions* 24(5):101-134. 1924.
33. RODRIGUEZ, R. Algunas enfermedades de la naranjilla. *Mensajero Extensionista (Costa Rica)* 4(27):1-7. 1961.
34. ROMERO CASTAÑEDA, R. *Frutas silvestres de Colonia*. Bogotá, Editora "San Juan Eudes", 1961. 342 p.
35. _____. El lulo; una fruta de importancia económica. *Agricultura Tropical (Colombia)* 17(4):214-218. 1961.
36. SARVELLA, P. Translocation in naranjilla, an Ecuadorian Solanaceous fruit. *Journal of Heredity* 47:19-20. 1956.
37. SCHIEBER, E. Nemátodos que atacan a la naranjilla en Guatemala. *Revista Cafetalera (Guatemala)* nº 24:6-7. 1963.
38. STEBBINS, G. L., Jr. *Variation and evolution in plants*. New York, Columbia University Press, 1950. 643 p.
39. _____. The inviability weakness, and sterility of interspecific hybrid. *Advances in Genetics* 9:147-215. 1958.
40. SWANSON, C. P. *Cytology and cytogenetics*. Englewood Cliffs, N. J., Prentice Hall, 1965. 596 p.

41. SWANSON, C. P., MERZ, T. y YOUNG, W. J. Cytogenetics. Englewood Cliffs, N. J., Prentice Hall, 1967. 194 p.
42. SAGER, R. y RYAN, F. J. Cell heredity. New York, Wiley, 1961. 411 p.
43. SCHULTES, R. E. y CUATRECASAS, J. Notes on the cultivated lulo. Botanical Museum Leaflets (EE.UU.) 16:97-105. 1953.
44. _____ y ROMERO CASTAÑEDA, R. Edible fruits of Solanum in Colombia. Botanical Museum Leaflets (EE.UU.) 19(10): 235-286. 1962.
45. SORIA, J. y HEISER, CH. B., Jr. A statistical study of relationships of certain species of the Solanum nigrum Complex. Economic Botany 15(3):245-255. 1961.
46. TROJER, H. Distribución horizontal de luminosidad de un cafetal y en almácigos. Boletín Informativo, Centro Nacional de Investigaciones de Café (Colombia) 4(45):20-32. 1953.
47. WILLIAMS, W. Tomato. In Annual Report of the John Innes Institute. Bayfordbury, Hertford, 1960. pp. 7-17. (Original no consultado; compendiado en Plant Breeding Abstracts 31(4):790. 1961)
48. YOUNG, P. A. y MACARTHUR, J. W. Horticultural characters of tomatoes. Texas Agricultural Experiment Station. Bulletin nº 698. 1947. 61 p.