

ANÁLISIS CARIOTÍPICO COMPARATIVO EN NUEVE ESPECIES DEL GENERO *SOLANUM* L. (*).

DAVID TALLEDO (1),
CAROLA ESCOBAR (2).

(*) Laboratorio de Citología Genética, Instituto de Biotecnología Agrícola, Academia de Ciencias Agrícolas (VASKHNIL), Moscú.
(1) Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Ricardo Palma.
(2) Programa Colaborativo COTESU - CIP.

RESUMEN

El artículo presenta un análisis comparativo de los cariotipos de nueve especies del género *Solanum* L., ocho de ellos evidenciados por primera vez por los autores del presente trabajo. Se describen los cromosomas de cada cariotipo en función de su longitud relativa (L^r), índice centromérico (I^c) y otras peculiaridades individuales y se propone un sistema para clasificarlos. En base a las observaciones realizadas y a la revisión de los resultados de otros investigadores se sugiere el origen secundario del número base ($x = 12$) de cromosomas de las especies de género.

SUMMARY

The article presents a comparative analysis of the karyotypes of nine species of *Solanum* L.; eight of them are reported by the first time. This publication describes the chromosomes of each karyotype according to its relative longitude (L^r), centromeric ratio (I^c) and other individual features, and a classification system is proposed. According to the results and bibliographical revision, the secondary origin of the chromosomal base number ($x = 12$) in this species is suggested.

INTRODUCCION

Pese a los grandes éxitos en el estudio de la citogenética de la papa (Peloquin *et. al.*, 1989) el cariotipo de las especies del género *Solanum* aún no ha sido evidenciado, lo que dificulta enormemente el fitomejoramiento analítico (Talledo, 1991). Más aún, es imposible juxtaponer el mapa genético de la papa, elaborado recientemente en base a la metodología del RFLP (Gebhardt *et. al.*, 1989), con cromosomas somáticos concretos. Ello se debe principalmente a las peculiaridades cariológicas de la papa.

La pequeña magnitud de sus cromosomas, su similitud morfológica y la necesidad de utilizar tratamientos complejos para evidenciar su morfología dificultan la identificación de los cromosomas de la papa de tal manera que muchos especialistas consideran imposible elaborar los cariotipos de las especies de este género y más aún caracterizarlos comparativamente.

La finalidad del trabajo consistió en estudiar los complementos cromosómicos, la magnitud y estructura de los cromosomas y sus peculiaridades individuales en diferentes especies silvestres del género *Solanum* utilizadas en el fitomejoramiento como donantes de caracteres de importancia económica.

MATERIALES Y METODOS

Se estudiaron los cariotipos de 9 especies de

Solanum: ocho silvestres diploides (*S. berthaultii*, *S. brevicaulis*, *S. catarrhnum*, *S. doddii*, *S. incamayoense*, *S. sparsipilum*, *S. spegazzinii*, *S. vernei*) y una cultivada tetraploide (*S. tuberosum*). Los tubérculos fueron gentilmente proporcionados por la sección de tuberosas del Instituto N.I. Vavilov de Fitotecnica.

Las láminas fueron preparadas en el Laboratorio de Citología Genética del Instituto de Biotecnología Agrícola de VASKHNIL (Moscú) a partir del meristemo radicular y coloreadas usando la técnica descrita por V.D. Turkov (1974, 1988) para especies de cromosomas pequeños. La estructura de los cromosomas metafásicos fue estudiada por contraste de fase en un microscopio Karl Zeiss. Para el análisis cariotípico de cada especie se utilizaban no menos de 10 láminas montadas cuyos cromosomas se encontraban con el mismo grado de espiralización. Las microfotografías de las metafases fueron tomadas con filtro naranja con película Mikrat - 300. Todas las mediciones de los cromosomas fueron realizadas en fotografías en condiciones iguales. Para cada cromosoma se determinaron la longitud relativa (L^r) y el índice centromérico (I^c). La selección de los pares de homólogos y análisis morfométrico de la estructura cromosómica fueron realizados en el Sistema de Análisis de Imagen IBAS - 2000 con el grupo de Control Genético - Ecológico de la Facultad de Agronomía de la Academia K.A. Timiriázev de Agronomía.

La clasificación de los cromosomas en los cariotipos se realizó según Levan *et. al.*, (1964). Para el procesamiento estadístico de los resultados de las mediciones se

observaron los criterios utilizados para los estudios cariotípicos.

RESULTADOS Y DISCUSION

En base a la L^r y al I^e dividimos los cromosomas de todos los cariotipos estudiados en los 6 grupos siguientes:

- A: Submetacéntricos largos,
- B: Submetacéntricos medianos,
- C: Metacéntricos medianos,
- D: Submetacéntricos pequeños,
- E: Acrocéntricos con satélite,
- F: Metacéntricos cortos.

En los casos cuando variaba la estructura cromosómica con escasa o nula modificación de la L^r , al grupo se le asignaba un subíndice (A_1, A_2, B_2, \dots).

DESCRIPCION DE LA ESPECIE SILVESTRE DIPLOIDE ($2n = 2x = 24$) *S. spegazzinii* Bitt. serie *Transaequatorialia* Buk.

En el cariotipo de esta especie encontramos los siguientes grupos de cromosomas (Fig. 1):

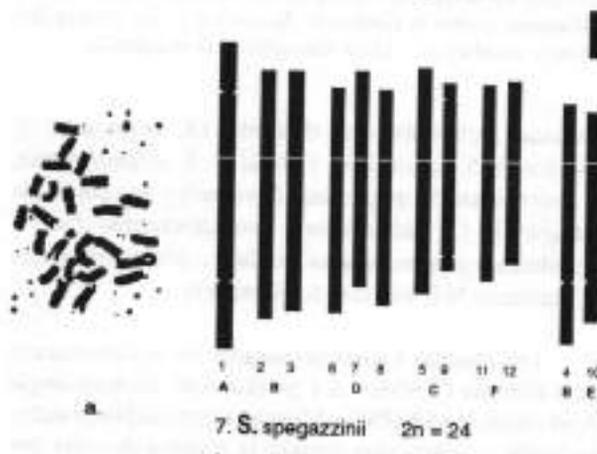


Figura 1. Microfotografía de los cromosomas somáticos de la papa *S. spegazzinii* por coloración monocromática.
a. Microfotografía, b. Idiograma

A: Primer par: Par de los cromosomas submetacéntricos más largos. Al igual que en otras especies del género, los cromosomas del grupo A son aproximadamente 3% más largos que los del grupo B. Presentan una constricción acéntrica en el extremo distal del brazo largo.

B: Segundo y Tercer pares: Dos pares de cromosomas medianos, submetacéntricos más típicos que los del grupo A ($I^e = 32.8$ y 33.0 , respectivamente).

B₂: Cuarto par: Este par difiere poco de los cromosomas del grupo anterior en cuanto a longitud, pero es fácilmente identificable por su morfología ya que es el único cromosoma acrocéntrico del conjunto, además del par con satélites. Asimismo, presenta una constricción acéntrica en el brazo largo. El cuarto par puede ser utilizado conjuntamente con los cromosomas

del primer grupo como marcador.

C: Quinto y Noveno pares: Los cromosomas de este grupo difieren por su longitud tanto de los cromosomas del grupo B como entre sí ($L^r = 8.4$ y 7.0 respectivamente), sin embargo su morfología similar permite juntarlos en un solo grupo. Ambos pares son metacéntricos.

D: Sexto, Séptimo y Octavo pares: Grupo de cromosomas submetacéntricos, más pequeños que los del grupo B. Los cromosomas del séptimo par se diferencian de los de los otros 2 pares por un valor más alto de su índice centromérico.

E: Décimo par: Par de cromosomas acrocéntricos, con satélite, heteromorfos. En el extremo proximal se evidencia una constricción secundaria que lleva un satélite. Es interesante subrayar que el satélite se observa sólo en uno de los cromosomas del par. Por otro lado, en láminas diferentes se observaban o micro- o macro-satélites. Esto permite suponer la existencia de 2 satélites y no uno en el brazo corto del décimo cromosoma, lo que sería parcialmente confirmado por observaciones análogas en otras especies (vb. en *S. berthaultii*). En el brazo largo de este par de cromosomas también se evidencia una constricción acéntrica.

F: Décimo primero y Décimo segundo pares: Dos pares de cromosomas cortos. El par once es submetacéntrico, pero no es típico; el par doce es metacéntrico. Se diferencian claramente tanto por su tamaño ($L^r = 7.3$; $L^r = 6.7$), como por los tamaños de sus brazos ($I^e = 36.2$ y 42.2 respectivamente).

DESCRIPCION DE LA ESPECIE TETRAPLOIDE ($2n = 4x = 48$) *S. tuberosum* L. serie *Tuberosa* (Rydb.) Buk.

Al clasificar los cromosomas de esta especie fueron utilizados los mismos principios que para los cromosomas de las especies diploides.

En el cariotipo de esta especie encontramos los siguientes grupos de cromosomas (Fig. 2):

A₁: Primer y Segundo pares: Los más grandes submetacéntricos del complemento ($L^r = 5.8$; 5.7 ; $I^e = 35.8$). Se observa una constricción acéntrica en el extremo del brazo largo de los cromosomas del primer par.

Ba: Tercer par: Par de cromosomas metacéntricos, medianos ($L^r = 5.2$; $I^e = 42.0$). Es muy difícil diferenciarlos de los cromosomas de los grupos A y B en base a su L^r , pero la ubicación del centrómero hace posible su individualización.

B₁: Cuarto, Quinto, Sexto, Séptimo y Octavo pares: Cinco pares de cromosomas submetacéntricos,

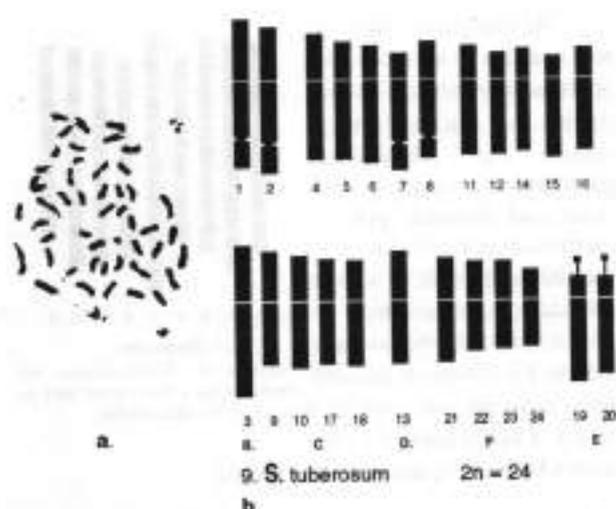


Figura 2. Microfotografía de los cromosomas somáticos de la papa *S. tuberosum* por coloración monocromática.

a. Microfotografía, b. Idiograma

medianos ($L^r =$ de 4.8 a 4.4%; $I^c =$ de 34.5 a 25.8%). El séptimo par de cromosomas se diferencia de los demás de este grupo por la ubicación más terminal de su centrómero ($I^c = 25.8\%$). En algunas láminas se evidencia una constricción acéntrica en el extremo del brazo largo en los cromosomas séptimo y octavo.

C₁: Noveno, Décimo, Décimo séptimo y Décimo octavo pares: Cuatro pares de cromosomas metacéntricos medianos ($L^r =$ de 4.3 a 3.7%; $I^c =$ de 43.2 a 42.0%). Los cromosomas de los pares noveno y décimo son más largos que los de los pares décimo séptimo y décimo octavo aproximadamente en 1.0 - 1.5 %. En algunas láminas se observa una constricción acéntrica en el brazo largo del noveno cromosoma.

D₀: Décimo tercer par: Par de cromosomas metacéntricos medianos, es difícil diferenciarlos de los cromosomas del grupo anterior en base a sus parámetros morfométricos. Los brazos de este cromosoma son menos masivos que los de los cromosomas del grupo C y similares a los del grupo D.

D₁: Décimo primero, Décimo segundo, Décimo cuarto, Décimo quinto, Décimo sexto pares: Cinco pares de cromosomas medianos, submetacéntricos, sus longitudes relativas son aproximadamente 0.6% menores que las de los cromosomas del grupo B.

E: Décimo noveno y Vigésimo pares: Dos pares de cromosomas acrocéntricos, heteromorfos, con satélites. Su longitud relativa es de 3.7 - 3.6 %; el índice centromérico, 22.4 - 21.1%. Tanto en el décimo noveno como en el vigésimo par los microsatélites se evidencian sólo en uno de los cromosomas, también se evidencia una constricción acéntrica en el extremo distal de los cromosomas de ambos pares.

F: Vigésimo primero, Vigésimo segundo, Vigésimo

tercero y Vigésimo cuarto pares: Los cuatro pares más pequeños del complemento cromosómico. En todas las láminas la ubicación del centrómero de los cromosomas vigésimo tercero y vigésimo cuarto es más medial ($I^c = 43.7$; 45.9%), que en los cromosomas vigésimo primero y vigésimo segundo ($I^c = 39.3$; 39.4%), respectivamente.

ESTUDIO DE LOS PARAMETROS MORFOLOGICOS DE LOS CROMOSOMAS DE ESPECIES SILVESTRES Y CULTIVADAS DEL GENERO *SOLANUM* L.

El análisis estadístico de los resultados en cuanto a L^r e I^c , seleccionados en base a la $\Sigma L^r/n$ y al I^c de la lámina, demostró que sólo algunos cromosomas o grupos de ellos pueden ser identificados en base a la L^r .

Cuando se utiliza como criterio de individualización la L^r y el I^c , en la mayoría de especies se identifica de 1/2 a 2/3 de los cromosomas del complemento, aunque en algunas especies (*S. berthaultii*, *S. catarrhum*, *S. sparsipilum*), a todos. Sin embargo, los parámetros morfométricos de los cromosomas B y D son muy parecidos, lo que dificulta su identificación. En los casos cuando entre los cromosomas de estos grupos no existen otras diferencias morfológicas es preciso utilizar métodos de coloración diferencial para su individualización.

El índice de acuracidad del experimento en la mayoría de los casos fue menor al 5%. (Fig. 3, Fig. 4).

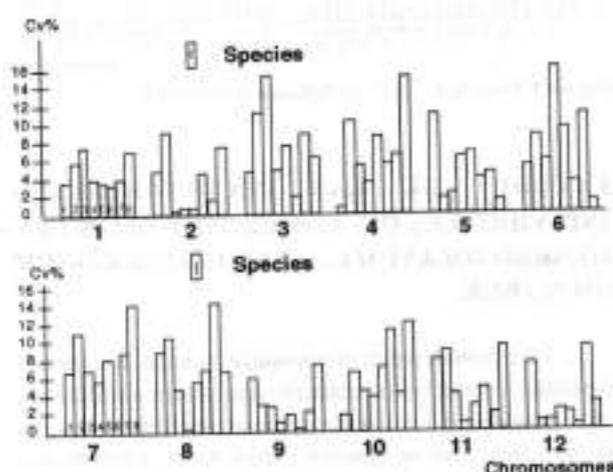


Figura 3. Coeficientes de la variabilidad (Cv) de la longitud relativa (L^r) en especies silvestres de papa.

- Número de orden de las especies (Los nombres de las especies se presentan en el cuadro 1).

Los coeficientes de variabilidad de los valores de la L^r y el I^c de los cromosomas de las especies silvestres diploides de papa en la mayoría de los casos fueron bajos (Fig. 3,4). Sólo para algunos cromosomas los coeficientes de variabilidad del I^c fueron mayores que el 10% sin alcanzar al 20%. Ello atestigua el alto grado de acuracidad de la selección de las láminas

metafásicas con índices próximos de espiralización. Los coeficientes de variabilidad de los parámetros morfométricos de los cromosomas de *S. tuberosum* mostraron la misma conducta (Fig. 5).

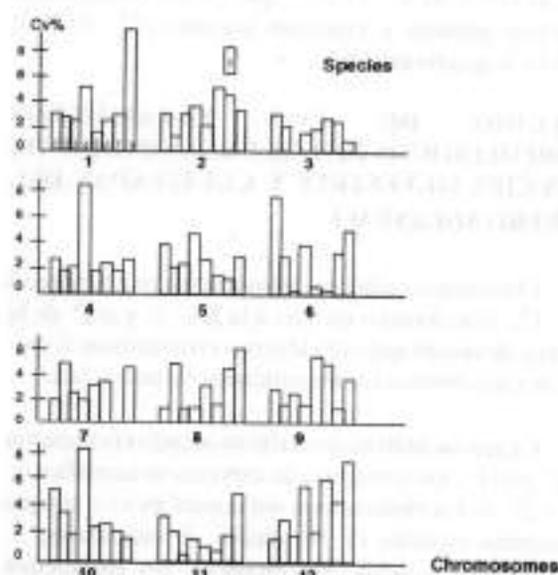


Figura 4. Cv del índice centromérico (I^c) en especies silvestres de papa.

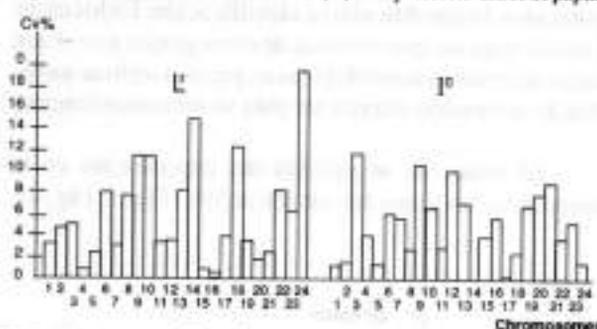


Figura 5. Cv de la L^1 e I^2 en *Solanum tuberosum* L.

ESTUDIO DE LAS PECULIARIDADES INDIVIDUALES DE LOS CROMOSOMAS DEL GENERO SOLANUM L. SECCION TUBERARIUM (DUN.) BUK.

En el primer par de cromosomas de todas las especies diploides se evidencia claramente una constricción acéntrica en el brazo largo. En *S. incamayoense* y en algunas láminas de *S. spegazzinii* se observa también una constricción acéntrica en el brazo corto. M.S. Ramanna y M. Wagenvoort (1976) también encontraron en el bivalente paquiténico 1 una constricción que corresponde a la constricción del brazo largo. Estos resultados atestiguan que el primer par de cromosomas somáticos corresponde al bivalente paquiténico 1 (Fig. 6).

El par acrocéntrico de cromosomas con satélite ocupa el décimo lugar (décimo par) en nuestra clasificación, en correspondencia con su longitud relativa en la mayoría de las especies diploides estudiadas.

Al comparar estos datos con los resultados del análisis paquiténico encontramos que este par corresponde al bivalente paquiténico 2, ya que este último está formado por los cromosomas nucleolares. El satélite se evidencia sólo en uno de los cromosomas del par en todas las especies estudiadas. El tamaño de los satélites varía de una especie a otra y a veces hasta en diferentes láminas de una misma especie.



Figura 6. Morfología del cromosoma 1 para cada una de las especies estudiadas.

En *S. brevicaulis*, *S. incamayoense* y *S. vernei* se evidenciaron macrosatélites; en *S. catarrhnum*, *S. doddsii* y en *S. sparsipilum* encontramos microsátélites. En *S. berthaultii* y *S. spegazzinii* encontramos tanto macro- como microsátélites en diferentes láminas; más aún, en algunas láminas metafásicas encontramos macro- y microsátélites simultáneamente. La presencia de 2 satélites de diferentes tamaños en un mismo cromosoma es muy difícil de explicar sin suponer la existencia de una translocación entre 2 cromosomas con satélite (Pijnacker, Ferwerda, 1984; Pijnacker et. al., 1987) (Fig. 7).



Figura 7. Morfología de los cromosomas con satélite para cada una de las especies estudiadas.

El segundo par de cromosomas somáticos se puede reconocer por un masivo brazo largo. En todas las especies diploides el cuarto par de cromosomas presenta una constricción acéntrica en el brazo largo; los pares quinto y noveno de *S. brevicaulis*, *S. incamayoense* y *S. vernei* se caracterizan por presentar constricciones acéntricas en ambos brazos. En todas las láminas la ubicación del centrómero en el cromosoma décimo segundo es más medial que en el décimo primero, lo que facilita su identificación.

La clasificación de los cromosomas somáticos no necesariamente coincide con la clasificación de los bivalentes paquiténicos debido al acortamiento diferencial de los brazos de los cromosomas.

Pasemos a la descripción de los cromosomas marcadores de *S. tuberosum*.

El primer y segundo pares del complemento tetraploide de *S. tuberosum* corresponden aparente-

mente al primer par del complemento de las especies diploides. Al igual que en las demás especies estudiadas, en el primer par de cromosomas de *S. tuberosum* se evidencia claramente una constricción acéntrica en el extremo del brazo largo. En el segundo par ésta es menos evidente; el brazo corto y la región pricentromérica del brazo largo se colorean intensamente, mientras que las regiones distales se colorean débilmente. Un cuadro similar había sido encontrado en algunas láminas de *S. berthaultii* y *S. brevicaule*. En los brazos largos de los cromosomas séptimo y octavo también es posible evidenciar constricciones acéntricas. Es probable que estos pares correspondan al cuarto par del complemento cromosómico de las especies diploides.

Entre los cromosomas del grupo C sólo el noveno par presenta constricción acéntrica en uno de los brazos. Ambos pares de cromosomas con satélite presentan microsátelites.

ANÁLISIS COMPARATIVO DE LOS CARIOTIPOS DE LAS ESPECIES DE PAPA.

Los cariotipos de todas las especies estudiadas son bastante simétricos. Sin embargo, los componentes de esta simetría varían de una especie a otra. En las especies diploides estudiadas el número de cromosomas con los dos brazos bien desarrollados, es decir metacéntricos y submetacéntricos, varía de 83.3% en *S. brevicaule* y *S. spegazzinii* hasta 91.7%, en el resto de las mismas. El número de metacéntricos varía del 50% en *S. berthaultii* a 8.3 en *S. brevicaule*. La cantidad de cromosomas metacéntricos en *S. catarthrum*, *S. incamayoense* y *S. vernei* es de 41.7, mientras que en *S. doddsii*, *S. sparsipilum* y *S. spegazzinii* es del 25%.

La relación porcentual de los diferentes tipos de cromosomas para cada especie se da en el cuadro 1.

El estudio comparativo de las especies diploides del género *Solanum* nos permitió establecer los siguientes grupos morfológicos de cromosomas:

A₁. Primer par: Los más grandes submetacéntricos. Su longitud relativa varía, básicamente, entre 11.0 - 11.5%. Se evidencia en la mayoría de especies. El I^r varía de 35.2 a 36.0%.

A₀. Primer par: Se encuentra sólo en *S. berthaultii* y *S. catarthrum* con un valor similar para la L' (11.3%), su configuración metacéntrica (I^r = 38.4 - 40.9%) permite diferenciarlos de los cromosomas del grupo A de otras especies.

B. Segundo, Tercer y Cuarto pares: Los cromosomas de este grupo y sus subgrupos presentan todos los posibles pasos de metacéntricos a acrocéntricos. Los cromosomas del grupo B son submetacéntricos medianos; se evidencian en todas las especies, aunque en diferentes números. Se evidencian en su totalidad en *S. catarthrum*, *S. incamayoense* y *S. sparsipilum*. En el resto de especies diploides estudiadas este grupo no se presenta completo, ya que algunos cromosomas han sufrido determinados cambios, por lo que pasan a formar subgrupos.

B₁. Segundo par: Este subgrupo se encuentra sólo en *S. berthaultii*, cuyo segundo par de cromosomas es un metacéntrico típico con un I^r = 42.3 y una L' = 9.0%

B₁. Tercer par: Se encuentra sólo en *S. vernei*, en esta especie el tercer par de cromosomas es un metacéntrico típico con un I^r = 39.3 y una L' = 9.0%.

B₂. Cuarto par: Este subgrupo se forma como resultado de la transformación del cuarto par submetacéntrico en acrocéntrico (I^r = 22.3 - 23.9%; L' =

CUADRO 1. DISTRIBUCION DE LOS CROMOSOMAS Y SUS TIPOS

| | N° ESPECIE | TIPO DE CROMOSOMAS (%) | | | |
|----|------------------------|------------------------|------|------|------|
| | | S | M | SM | A |
| 1. | <i>S. berthaultii</i> | 91.7 | 50.0 | 41.7 | 8.3 |
| 2. | <i>S. brevicaule</i> | 83.3 | 8.3 | 75.0 | 16.7 |
| 3. | <i>S. catarthrum</i> | 91.7 | 41.7 | 50.0 | 8.3 |
| 4. | <i>S. doddsii</i> | 91.7 | 25.0 | 66.7 | 8.3 |
| 5. | <i>S. incamayoense</i> | 91.7 | 41.7 | 50.0 | 8.3 |
| 6. | <i>S. sparsipilum</i> | 91.7 | 25.0 | 66.7 | 8.3 |
| 7. | <i>S. spegazzinii</i> | 83.3 | 25.0 | 58.3 | 16.7 |
| 8. | <i>S. vernei</i> | 91.7 | 41.7 | 50.0 | 8.3 |
| 9. | <i>S. tuberosum</i> | 91.7 | 41.7 | 50.0 | 8.3 |

S = Simétricos
M = Metacéntricos

SM = Submetacéntricos
A = Acrocéntricos.

8.7 - 8.9). Se presenta en *S. brevicaulis* y *S. spegazzinii*.

C. Quinto y Noveno pares: Cromosomas metacéntricos medianos. Se presentan en la mayoría de especies. El índice centromérico varía de 38.0 a 43.4%, aunque en *S. catarrhnum* el 1° del quinto cromosoma es menor que 38.0, mientras que el noveno cromosoma es un típico metacéntrico. La L^f del quinto cromosoma de las especies mencionadas es aproximadamente 1.0 - 1.5% mayor que la del noveno cromosoma, excepto en *S. vernei* que presenta ambos cromosomas casi del mismo tamaño ($L^f = 8.1\% - 7.8\%$, respectivamente). En algunas especies los cromosomas de este grupo han evolucionado de metacéntricos a submetacéntricos, formando de esta manera el subgrupo C_1 .

C₁. Quinto y Noveno pares: En *S. brevicaulis* y *S. doddsii* son submetacéntricos, aunque no son típicos y sólo en *S. sparsipilum* tanto el quinto como el noveno pares son submetacéntricos.

D. Sexto, Séptimo y Octavo pares: Cromosomas submetacéntricos medianos, aunque más pequeños que los del grupo B y sus subgrupos. Se encuentran en todas las especies, aunque en diferente número; la longitud relativa varía de 8.3 a 7.6%; el índice centromérico, de 32.0 a 27.8%. El séptimo par de cromosomas de *S. berthaultii*, *S. brevicaulis*, *S. catarrhnum* y *S. spegazzinii* presenta mayores valores del índice centromérico que los demás del grupo. En algunas especies este grupo está formado sólo por los pares 6 y 8, ya que el séptimo par ha pasado a formar un subgrupo.

D₁. Séptimo par: Cromosoma mediano, típico metacéntrico ($I^f = 41.2 - 40.0\%$). Se encuentra en *S. doddsii*, *S. incamayoense* y *S. sparsipilum*.

E. Décimo par: Cromosoma acrocéntrico ($I^f = 24.0 - 21.1\%$), de variada longitud en las diferentes especies ($L^f = 9.2 - 7.1\%$). El brazo corto de uno de los cromosomas del par presenta una constricción secundaria que lleva a un satélite. Se evidencia en todas las especies. El tamaño del satélite varía en las diferentes especies.

F. Décimo primero y Décimo segundo pares: Dos pares de cromosomas pequeños, metacéntricos en la mayoría de especies, excepto *S. brevicaulis*, *S. sparsipilum* y *S. spegazzinii*, en las cuales el décimo primer par es submetacéntrico. Sin embargo, sólo en *S. brevicaulis* el décimo primer par es un submetacéntrico típico. En todas las especies el décimo segundo par es un metacéntrico más típico que el décimo primer par.

Es imprescindible recalcar dos interesantes peculiaridades:

1. Al comparar los complementos haploides de 8 especies silvestres de papa encontramos que se repiten

algunos cromosomas iguales o muy parecidos. Esto se refiere principalmente a los grupos B y D, así como a los cromosomas de los grupos C y F, cuya magnitud se diferencia ligeramente aunque su morfología es similar.

2. Los grupos A, B, C y D presentan los subgrupos A_0 ; B_0 , B_1 y B_2 ; C_1 , D_1 en función de las diferentes variaciones del índice centromérico. En el grupo B es posible observar la evolución de los cromosomas metacéntricos hacia submetacéntricos (B_0 y $B_1 \rightarrow \rightarrow B$) y de los submetacéntricos a los acrocéntricos ($B \rightarrow \rightarrow B_2$). La evolución gradual de los cromosomas de un tipo hacia otro permite suponer que las variaciones de su estructura presentan importancia filogenética para las especies del género *Solanum* L. (Fig. 8).

Nuestros resultados demuestran que los complementos cromosómicos de las especies estudiadas presentan los 6 grupos de cromosomas. Sin embargo, en algunas especies estos cromosomas han sufrido determinadas variaciones dando como resultado la formación de subgrupos. Ello se confirma, además, por el hecho que en los complementos que presentan los cromosomas modificados no es posible evidenciar su forma original.

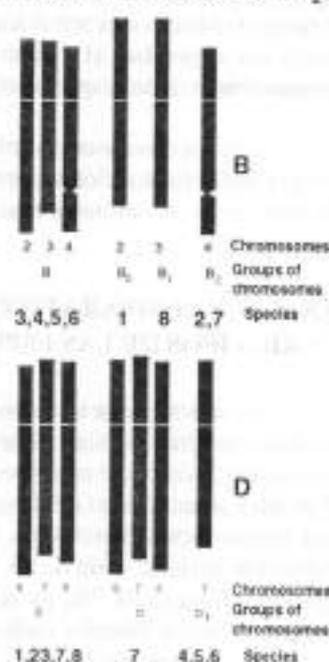


Figura 8. Morfología de los cromosomas de los grupos B y D y sus subgrupos en las especies silvestres estudiadas de papa.

Cuando comparamos el cariotipo de *S. tuberosum* con los cariotipos de las especies silvestres, podemos presumir que el genoma de *S. tuberosum* se ha formado como resultado de la integración de los genomas de dos especies diploides diferentes. Esto sería confirmado por el doble número de cromosomas en todos los grupos del cariotipo de *S. tuberosum* y por la presencia de cromosomas marcadores en los grupos B y D.

Nuestros resultados atestiguan el importante papel que han desempeñado las aberraciones cromosómicas en la evolución de las especies de papa. Los cromosomas de morfología igual o muy similar en el complemento haploide evidenciados en nuestro trabajo; la semejanza de la coloración diferencial entre los cromosomas de los grupos B y D así como al interior de los grupos C y F en una forma monohaploide de *S. tuberosum* L. (Pijnacker et al., 1984, 1987, 1989); al igual que fenómenos característicos de las formas de origen tetraploide, observados

y descritos en diferentes especies diploides de papa; husos multipolares (Ramanna, 1979), gametos sin reducir (Mok *et al.*, 1975; Mok, Peloquin, 1975 b; Peloquin, 1983), autosindesis (Emme, 1936; Gilles, 1955), lo mismo que el rol evidente de la poliploidía en la evolución de la papa sugieren fuertemente el origen secundario del número base de cromosomas de las especies del género *Solanum*. Probablemente el número base de cromosomas de papa $x = 12$ apareció como resultado de la poliploidización del número base primario $x = 6$, con la ulterior diferenciación de los cromosomas involucrados, lo que podría explicar la compleja conducta de estas especies durante los procesos citogenéticos.

CONCLUSIONES

1. Se ha estandarizado una metodología para el conteo de cromosomas y el estudio de su morfología con la utilización de inhibidores mitóticos a bajas temperaturas positivas y maceración enzimática. Ello permite la identificación de pares de homólogos.

2. Se han elaborado los cariotipos de nueve especies del género *Solanum*; incluyendo las especies diploides silvestres *S. berthaultii*, *S. brevicaulis*, *S. catarthrum*, *S. doddsii*, *S. incamayoense*, *S. sparsipilum*, *S. spegazzinii*, *S. vernei* y la especie tetraploide cultivada *S. tuberosum*, en base a métodos de análisis cuantitativo de los cromosomas.

3. Los cromosomas 1, 5, 9, 10, 11 y 12 así como los grupos 2-4 y 6-8 de los cariotipos de todas las especies silvestres estudiadas han sido identificados en base a su morfología y parámetros morfométricos.

4. Se han determinado los cromosomas marcadores o grupo de ellos para todas las especies estudiadas en base a coloración monocromática considerando las peculiaridades morfológicas de los cromosomas y sus parámetros morfométricos.

5. Entre la mayoría de las especies estudiadas hemos encontrado similitud morfológica de sus

cromosomas, con excepción de los cromosomas marcadores de cada especie concreta.

6. Se establecieron diferencias significativas entre los parámetros morfológicos de los cromosomas marcadores de los cariotipos de las especies de papa estudiadas, así como entre los cromosomas de cada cariotipo. En los cariotipos de las especies de papa estudiadas fue evidenciado el polimorfismo cromosómico.

7. Fue evidenciado el heteromorfismo del par de cromosomas con satélite, así como el polimorfismo de este par entre las diferentes especies.

8. Fue establecida una alta simetría de los cariotipos de las especies diploides silvestres y de la especie tetraploide cultivada; más aún, todas las especies presentaron no menos de 83.3% de cromosomas del cariotipo con ambos brazos bien desarrollados.

9. En los complementos haploides fueron encontrados grupos de cromosomas (B y D) de idéntica morfología, aunque de diferente tamaño. El mismo fenómeno se observa entre los cromosomas de los grupos C y F de la mayoría de especies.

10. Nuestros resultados y los de otros investigadores permiten suponer el origen secundario del número base de cromosomas de papa ($x = 12$) mediante la poliploidización y ulterior diferenciación de los genomios involucrados. El origen tetraploide de los complementos diploides podría explicar no sólo las divergencias al determinar el número base de cromosomas de las especies de *Solanum* L. sección *Tuberosum* (Dun.) Buk., sino también la compleja conducta de estas especies durante los procesos citogenéticos.

11. Nuestros resultados demuestran que la variabilidad genotípica de las estructuras cromosómicas ha jugado un papel importante en la evolución de las especies del género *Solanum* sección *Tuberosum*.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- EMME, E.K. 1936. Híbridos triploides de *Solanum antipovicii* resistentes a la fitoflora. *Botanicheskii Zhurnal*, 5: 901. (In russian).
- GEBHARDT, C.; RITTER, E.; DEBENER, T.; SCHACHTSCHABEL, U.; WALKEIMER, B.; UHRING, H. AND SALAMINI, F. 1989. RFLP analysis and linkage mapping in *Solanum tuberosum*. *Theor. Appl. Genet.* 78: 67-75.
- GILLES, A. 1955. Recherches cytogenétiques sur les *Solanum* (Section *Tuberosum*). 1. Nombres chromosomiques et associations méiotiques. *Cellule - Louvain*, 57: 7-71.
- LEVAN, A.; FIEDGA, K.; SADBBERG, K. 1964. Nomenclature for centomeric position of chromosomes. *Hereditas*, 52: 201-220.
- MOK, D.W.S.; PELOQUIN, S.J.; TARN, T.R. 1975. Cytology of potato triploids producing 2n pollen. *American Potato Journal*, 52: 171-174.
- MOK, D.W.S.; PELOQUIN, S.J. 1975 b. The inheritance of three mechanisms of diplandroid (2n - pollen) formation in diploid potatoes. *Theor. Appl. Genet.* 46: 307-314.
- PELOQUIN, S.J. 1983. Genetic engineering with meiotic

- mutants. Pollen: Biological implications for Plant Breeding. N.Y. 151-155.
- PELOQUIN, S.J.; JANSKY, S.H.; YERK, G.L.** 1989. Potato cytogenetics and germplasm. American Potato Journal. 66: 629-638.
- PIJNACKER, L. P.; FERWERDA, M.** 1984. Giemsa C-banding of potato chromosomes. Canadian Journal of Genetics and Cytology. 26: 415-419.
- PIJNACKER, L. P.; FERWERDA, M.; PUIITE, K.J.; ROEST, S.** 1987. Elimination of *Solanum phureja* nucleolar chromosome in *S. tuberosum* x *S. phureja* somatic hybrids. Theor. Appl. Genet. 73: 878-882.
- PIJNACKER, L. P.; FERWERDA, M.; PUIITE, K.J.; SCHAART, J.G.** 1989. Chromosome elimination and mutation in tetraploid somatic hybrids of *Solanum tuberosum* and *Solanum phureja*. Plant Cell Reports. 82-85.
- RAMANNA, M.S.** 1979. A re-examination of the mechanisms of 2n-gamete formation in potato and its implication for breeding. Euphytica. 28: 537-561.
- RAMANNA, M.S.; WAGENVOORT, M.** 1976. Identification of the trisomic series in diploid *Solanum tuberosum* L. group *Tuberosum*. 1. Chromosome identification. Euphytica. 25: 233-240.
- TALLEDO, D.** 1991. Estudio cariotípico comparativo de especies silvestres del género *Solanum*, utilizadas en el fitomejoramiento como donantes de caracteres de importancia económica. Ph. D. Thesis, Moscow. 152 pp. (En ruso).
- TURKOV, V.D.; SHELEPINA, G.A.** 1974. Caracterización cariotípica de la papa cultivada (*Solanum tuberosum*). Ponencias de VASKHNIL. 11: 18-19. (En ruso).
- TURKOV, V.D.; GUZHOV, YU. L.; SHELEPINA, G.A.; KISHMARIA, Y. SH.; KOMETIANI, D.G.** 1988. Los estudios cromosómicos en vegetales y su utilización en los problemas del fitomejoramiento. la ingeniería celular y el monitoreo genético. M., 1988. 64 p. (En ruso).