

ENSAYO

Mario Lobo Arias¹**ABSTRACT**
Andean fruits genetic resources and breeding: a conceptual vision

Andean fruits comprise species at different development stages, and of potential importance for their countries. Their cultivation is generally with heterogeneous landraces without technology. Higher efficiency and competitiveness of these fruits depends on the development of germplasm collections of cultivated taxa and related species, leading to varieties which overcome limiting problems. On the short term, the cultivar offer could be based on selection processes of local populations with a participative approach and cloning of outstanding individuals. In the medium and long term, the creation of a wide genetic base, enriched with attributes of the wild relative species is key. With this, selection processes and massive cloning using tissue culture to propagate different clones to avoid vulnerability. To date in Colombia, several collections of Andean fruits have been assembled and genetic variability characterized, and some breeding activities have been achieved. These are lulo domestication, prebreeding and breeding, and tomato tree prebreeding, based on interspecific hybridization to transfer fruit anthracnose resistance. This experience allows the development of a proposal on genetic resource-production of improved materials as an effective method to support productive function based on genetics.

Key words: domestication, prebreeding, plant breeding, genetic base.

Recibido: agosto 31 de 2006.
Aceptado: diciembre 4 de 2006.

1. Investigador titular, grupo de Recursos Genéticos Vegetales, C.I. La Selva, Rionegro (Antioquia), CORPOICA. e-mail: mlobo@corpoica.org.co; Profesor asociado (catedrático), Facultad de Ciencias Agropecuarias, Departamento de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Medellín (Antioquia).

Recursos genéticos y mejoramiento de frutales andinos: una visión conceptual

RESUMEN

Los frutales andinos comprenden especies con diversos grados de desarrollo y con potencial importante en los países del área. Su cultivo generalmente se realiza con materiales de agricultor heterogéneos sin aplicación de recomendaciones tecnológicas con enfoque sistémico. La eficiencia productiva y la competitividad de estas especies dependen de la constitución de colecciones de los taxa cultivados y especies relacionadas, debidamente conocidos en sus atributos, que hagan posible el desarrollo de variedades que representen soluciones a problemas limitantes. En el corto plazo la oferta de materiales para la siembra puede basarse en procesos selectivos en las poblaciones locales, con enfoque participativo y clonación de individuos superiores. En el mediano y largo plazos ésta puede enfocarse en la creación de una base genética amplia, enriquecida con atributos de las especies silvestres relacionadas. La selección y clonación masiva deben apoyarse, preferiblemente, en cultivo de tejidos, con propagación de diversos clones para prevenir la vulnerabilidad. Hasta el presente, en Colombia se han conformado colecciones de varios frutales andinos, se han llevado a cabo procesos de caracterización de la variabilidad y se han desarrollado algunas actividades de mejoramiento. Éstas corresponden a domesticación, premejoramiento y mejoramiento en lulo y premejoramiento en tomate de árbol con relación a la incorporación de resistencia a la antracnosis de los frutos. Las experiencias sirven para proponer el desarrollo de una plataforma recursos genéticos/oferta de materiales mejorados, que apoye eficazmente la función productiva desde la óptica genotípica.

Palabras clave: domesticación, premejoramiento, fitomejoramiento, base genética.

INTRODUCCIÓN

EN EL NEOTRÓPICO hay un gran número de especies frutales que se consumen en forma directa o en preparaciones culinarias; al respecto Patiño (2002) reconoce 433 taxa en 53 familias botánicas, hecho que señala la diversidad de opciones disponibles en este grupo de entidades biológicas para el desarrollo de nuevas alternativas productivas, las cuales no quedaron incluidas en la lista de acceso facilitado del Tratado Internacional de Recursos Fitogenéticos (FAO, 2001). Por lo anterior, las naciones en donde estos recursos fitogenéticos se encuentran, en uso de su soberanía y por razones estratégicas, podrían negar la entrega de material genético de especies que se considere puedan aportar al desarrollo agrícola de esa nación, limitando la competencia que se podría establecer con otras áreas del mundo. Las consideraciones estratégicas de limitación del acceso están contenidas, además, en la Decisión 391 correspondiente al Régimen Común de Acceso a los Recursos Genéticos de los Países de la Comunidad Andina de Naciones (CAN, 1996).

Por su parte, en el área andina existe un grupo de especies frutales con diversos grados de desarrollo o con potencial. Entre éstas, se cita al lulo (*Solanum quitoense* Lam), el tomate de árbol (*Cyphomandra betacea* Cav. Sendt), la mora (*Rubus glaucus* Bent), la uchuva (*Physalis peruviana* L.), la chirimoya (*Annona cherimolia* L.) y algunas passifloras como la curuba común (*Passiflora mollissima* (HBK) Bailey), la curuba redonda (*Passiflora edulis* Sims var *edulis*), la granadilla (*Passiflora ligularis* Juss) y la granadilla de piedra (*Passiflora maliformis* L.), taxa a las cuales posteriormente se adicionaron la papayuela de altura (*Vasconcellea* spp. sensu Badillo) y el mortiño (*Vaccinium meridionale* Sw.) (Lobo, 2000, 2004b) (Figuras 1 y 2).

El potencial de los frutales anteriores se puede estimar si se tienen en cuenta algunas razones (Lobo, 2000, 2004b): 1) la existencia de gran variabilidad por ser los Andes el área de diversidad primaria de estos frutales; 2) la presencia de nichos ecológicos apropiados para el cultivo; 3) la aceptación de estos productos por parte de los consumidores locales y de otras regiones del mundo; 4) el déficit de consumo de frutas en Latinoaméri-

ca; 5) la factibilidad agroindustrial del conjunto de taxa; 6) el potencial para producir desarrollo económico a nivel de productores pequeños; 7) la posibilidad de que algunas de estas frutas constituyan alternativas para reemplazo de cultivos ilícitos; 8) las recomendaciones de consumo de frutas en los países desarrollados de hasta cinco porciones por día; y, 9) la demanda creciente de algunas especies como el mortiño, apetecidas por su contenido elevado de antioxidantes presentes en las bayas del grupo de las *Vaccinium*, al cual pertenece la fruta (Southon y Faulks, 2002; Heino-nen y Meyer, 2002; Skrede, Wrolstat y Durst, 2000; USDA Human Nutritional Center, 2002).

En los frutales enumerados ha sido un denominador común el establecimiento de cultivos como resultado de esfuerzos de grupos de productores, los cuales se suelen establecer sin un sustento técnico suficiente o utilizando recomendaciones que se han generado sin una visión sistémica que considere a todos los actores de la cadena (Lobo, 2000, 2004b); así, han alcanzado cierto desarrollo a nivel de cultivo especies como el lulo, el tomate de árbol, la mora, la uchuva, la granadilla y la curaba; por su vinculación con procesos agroindustriales se destacan la mora y el lulo, frutas por las que hay una demanda creciente por parte de la industria nacional de jugos (Lobo, 2000).

La función productiva de los cultivos tiene tres componentes: el genotipo, el ambiente y la interacción genotipo X ambiente, de los cuales el primero se deriva de procesos selectivos practicados por agricultores y mejoradores, así como de actividades de combinación de características presentes en diferentes poblaciones (Lobo *et al.*, 2002), lo que precisa de variabilidad genética. En el contexto anterior, se ha señalado que el éxito de los programas de selección disminuye con los polimorfismos de baja heredabilidad (Falconer, 1989), aspecto que limita el avance genético (Simmonds, 1993; Kannerberg y Falk, 1995). Por ello, el fitomejoramiento depende de la riqueza genética del material utilizado para este fin (Cooper, Spillane y Hodgkin, 2001). Por su parte, Zhou y sus colaboradores (2002) indicaron que la diversidad genética es esencial para la producción agrícola sostenible puesto que reduce la vulnerabilidad ante plagas y enfermedades; en concepto de Cui y su grupo (2001), la

diversidad suministra la materia prima para el desarrollo de cultivares con alto rendimiento y constituye la base de la seguridad alimentaria mundial (IPGRI, 1998a).

El punto de partida de cualquier cultivo es el material de siembra que lleva la información genética para todos los procesos de desarrollo y producción de los vegetales e incluye la arquitectura de la planta, la capacidad productiva en ambientes específicos, la resistencia a plagas y enfermedades, la tolerancia a factores abióticos y los aspectos de calidad requeridos por diferentes tipos de consumidores (Lobo, 2002), aspecto que cobra mayor relevancia en el caso de los frutales, habida cuenta de las inversiones que se deben realizar hasta que entran en producción, pues se trata de especies con períodos vegetativos relativamente largos.

Con base en las consideraciones anteriores, en este artículo se pretende presentar un esquema de desarrollo de los frutales andinos, con énfasis en el componente genotípico, lo cual parte de la conservación, los procesos de conocimiento de la variabilidad y su utilización en esquemas de domesticación, premejoramiento y mejoramiento, para lo cual se discutirán dos estudios de caso en desarrollo por parte del autor y sus colaboradores.

RECURSOS GENÉTICOS VEGETALES

La diversidad utilizada por agricultores y fitomejoradores para la producción de cultivares se relaciona con los 'recursos genéticos', los cuales han sido definidos como el material genético de valor actual o potencial y que porta unidades funcionales de la herencia de acuerdo con el Convenio sobre Diversidad Biológica (United Nations Environmental Programme, 1992). En el Tratado Internacional de Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura (2001), se definen los 'recursos fitogenéticos' como cualquier material genético de origen vegetal de valor real para la alimentación y la agricultura; así mismo, por 'material genético' se entiende cualquiera de origen vegetal, incluido el reproductivo y de propagación vegetativa, que contenga unidades funcionales de la herencia. En relación con lo anterior, Fowler y Hodgkin (2004) señalaron que, independientemente de las definiciones de recursos genéticos, éstos son la base del fitomejoramiento y la producción agrícola.

La variación genética se relaciona, no sólo con los atributos de valor requeridos por los diversos actores de la cadena, sino también con características ecofisiológicas y funcionales que corresponden a tasas de crecimiento y productividad,



Figura 1. Algunas especies silvestres relacionadas con el tomate de árbol: a) *Cyphomandra uniloba*; b) *Cyphomandra materna*; c) *Cyphomandra hartwegii*; d) *Cyphomandra amotapensis*.

a la dinámica de poblaciones y comunidades, y al funcionamiento de los ecosistemas (Ackerly *et al.*, 2000). La variación genética también se apoya en la 'plasticidad fenotípica', la que se asume como la capacidad de un organismo para producir fenotipos diferentes como respuesta a cambios ambientales, aspecto que tiene que ver con la interacción genotipo x ambiente (Gianoli, 2004).

El hombre comenzó el proceso de domesticación de las especies vegetales hace aproximadamente 10.000 a 12.000 años, con el objeto de adaptar las plantas a las necesidades humanas (Cleveland, 2001; Gepts, 2002), evento que ha sido calificado como uno de los desarrollos más importantes de utilización de los recursos naturales (Ross-Ibarra, 2005). Gepts y Papa (2002) indican que, previamente a la domesticación, los recolectores adquirieron un conocimiento profundo de las plantas que los rodeaban e identificaron los individuos que podían ser cosechados para suministrar frutos o semillas de mayor palatabilidad o utilidad. Los mismos autores añadieron que, debido al proceso selectivo que ocurrió durante la domesticación, las plantas adquirieron un conjunto de características nuevas que les permitieron adaptarse a diversos agroecosistemas, lo cual se conoce como el 'síndrome de la domesticación', que condujo a que los cultivos exhibieran un patrón recurrente de atributos que los distinguen de sus progenitores silvestres. En el contexto precedente, los frutales se consideran como cultivos con un síndrome parcial de domesticación, ya que la mayoría de éstos pasaron de ser silvestres a cultivados (Gepts, 2002).

La utilización plena del potencial genético de cualquier cultivo, incluso de los frutales, depende de la disponibilidad de una base genética amplia para poder aplicar procesos de selección; así mismo, se relaciona con la existencia de colecciones representativas de la diversidad, tanto de la especie problema como de los taxa relacionados, así como de un buen conocimiento de los atributos presentes en los materiales de las colecciones (Lobo y Medina, 2000a). Este último aspecto fue puntualizado por Brown, Grace y Speer (1987), Beusenlick y Steiner (1992) y Van Beunigen y Busch (1997), con señalamiento, por parte de la Agenda 21, de la importancia del estrechamiento de vínculos entre la conserva-

ción y la utilización de los recursos genéticos, mediante mecanismos tales como la evaluación y la caracterización (IPGRI, 1998b). En el mismo sentido, Mifflin (2000) señaló que el fitomejoramiento debe tener un enfoque en fenomica, con un balance entre la fenotipificación y la genotipificación, y enfatizando en la determinación aquellos genes y fenotipos que son más importantes para el desarrollo de la agricultura.

Se señala con frecuencia que los recursos genéticos generalmente se subutilizan, lo cual se atribuye a la falta de información disponible sobre éstos (Marshall, 1989; Frankel, 1989; Ordás, Malvar y de Ron, 1994). Adicionalmente, existe un consenso mundial en el sentido de que la base genética de la mayoría de los cultivos es estrecha por diversas causas entre las que se cuentan: 1) el llamado 'efecto fundador' (Mayr, 1942; Ladzinsky, 1985) que se refiere al hecho de que la domesticación se ha llevado a cabo a partir de una porción reducida de la variabilidad presente; 2) los 'cuellos de botella', el decir, el estrechamiento genético en los programas de mejoramiento por empleo de un número reducido de parentales; 3) el desconocimiento de la variabilidad presente en las colecciones, a lo cual se adiciona la falta de documentación adecuada de la información de caracterización y evaluación del germoplasma; y, 4) insuficientes acciones de premejoramiento las que no suelen recibir apoyo por parte de los financiadores (Pritsch, 2001). Se debe anotar que todos los puntos anteriores aplican a los frutales andinos.

CONSERVACIÓN DE LA VARIABILIDAD GENÉTICA DE LOS FRUTALES ANDINOS

La conservación de la variabilidad genética se realiza de dos maneras: *in situ* y *ex situ*. La primera modalidad se refiere al mantenimiento de la variabilidad en entornos naturales respecto de los materiales silvestres y arvenses, y además en los sitios en que los materiales han adquirido sus características propias respecto de las especies cultivadas, domesticadas y escapadas de domesticación (UNEP, 1992; CAN, 1996; FAO, 2001). Por su parte, la modalidad de conservación *ex situ* corresponde a la preservación de los recursos genéticos fuera de sus entornos naturales o de los nichos en que se desarrollaron, lo cual se lleva a cabo general-

mente en los bancos de germoplasma y los jardines botánicos: en los primeros se preserva la variabilidad intraespecífica y en los segundos, la diversidad de los taxa. Sin embargo, cada vez más, los jardines botánicos participan en la conservación de variabilidad intraespecífica de las colecciones (Laliberté, 1997).

La conservación *ex situ* permite disponer de colecciones amplias para su estudio y utilización. Éstas se conforman según dos grandes lineamientos: 1) evitar la 'erosión genética' y 2) las necesidades de los programas de investigación y desarrollo (Lobo, 2004a). Con relación a los frutales andinos lo ideal sería implementar planes complementarios de conservación *in situ* y *ex situ*: la estrategia *in situ* permite que continúe la evolución de los materiales a nivel de campo, especialmente en el complejo de poblaciones arvense-silvestre, así como el enriquecimiento de la variabilidad de las poblaciones locales por parte de las comunidades de agricultores; por su parte, la estrategia *ex situ* posibilita que se preserve y tenga disponible diversidad para su estudio, distribución y empleo. A nivel *ex situ* es posible el almacenamiento de duplicados de seguridad en el caso de especies que presentan semilla ortodoxa, aquella a la cual se le puede rebajar el contenido de humedad (diversos autores citados por Hong y Ellis, 1996), lo que permite su conservación a bajas temperaturas. En el caso de los frutales es importante, adicionalmente, establecer colecciones de campo para poder realizar estudios de fenotipificación y genotipificación de los materiales.

En la categoría de especies con semillas ortodoxas se encuentran una serie de frutales andinos como la chirimoya (Hong, Livingston y Ellis, 1997), el lulo, el tomate de árbol (Rosso, Zuluaga y Lobo, 2004), la uchuva, la mora y, presumiblemente el mortiño —según se colige del comportamiento de otras especies del género *Vaccinium* (Griffin y Blozich, sf)—. Cabe indicar que con el duplicado en conservación de las semillas se logra una representación de la variabilidad de las poblaciones de estos taxa mejor que la contenida en las colecciones de campo.

Otro grupo de especies exhibe 'semillas intermedias', es decir, aquellas que se pueden almacenar a mediano plazo



Figura 2. Algunas especies silvestres relacionadas con el lulo: a) *Solanum hirtum* Vahl; b) *Solanum pseudolulo* Heiser; c) *Solanum vestissimum* Dunal, S.; d) *Solanum pectinatum* Dunal.

(10°C) con un contenido de humedad alrededor del 10%. Entre éstas se encuentran algunos frutales de la zona andina como las passifloras y las caricáceas (Hong, Livingston y Ellis, 1997). Para este conglomerado de especies se está comenzado a explorar la posibilidad del almacenamiento de semillas en nitrógeno líquido, con avances al respecto en las pasifloras logrados por el IPGRI y el CIAT, mientras que en las caricáceas trabajan investigadores de la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (CORPOICA).

Un tópico importante es la selección del tipo de materiales que será sujeto de conservación. Al respecto, los recursos genéticos están conformados por diferentes clases de entidades: los complejos silvestres-arvenses, las especies relacionadas, las variedades de agricultor, las variedades obsoletas, las variedades mejoradas y los materiales especiales. Entre los anteriores, son de alta prioridad las variedades de agricultor, el complejo silvestre-arvense y los taxa silvestres relacionados (Lobo, 1992).

Las variedades de agricultor, también llamadas 'locales', 'primitivas' y 'folclóricas' (Cleveland, Soleri y Smith, 1994), han sido la base del desarrollo de los cultivos. Fueron sometidas durante siglos a procesos de selección consciente o inconsciente por parte de los cultivadores (Gepts y Papa, 2002) quienes, conjuntamente con las presiones selectivas impuestas por la heterogeneidad temporal o espacial de las condiciones de crecimiento, produjeron las variedades locales que están adaptadas a las condiciones locales impuestas por el hombre y el ambiente físico (Frankel *et al.*, 1995; Koornneef y Stam, 2001), con adaptabilidad específica y, generalmente, baja adaptabilidad general. Los seleccionadores de estos materiales han empleado una serie de criterios que conducen a la acumulación de gran variabilidad, como son: el rendimiento, la estabilidad, el evitar riesgos, la baja dependencia de insumos externos y factores asociados con el almacenamiento, la calidad organoléptica y el sabor (Ramprasad, 1998).

Como consecuencia de lo anterior se formó un legado de recursos gené-

ticos que suministra alimento a miles de millones de seres humanos (Brush, 2000). Se ha señalado que el rendimiento de estas variedades puede verse menos afectado por factores adversos tales como la sequía y la salinidad, además que poseen mayor resistencia a plagas y enfermedades (Cleveland, Soleri y Smith, 1994).

En el caso de los frutales andinos, dado el bajo grado de domesticación de las especies, es posible encontrar heterocigosis amplia en los materiales como un mecanismo de supervivencia a condiciones ambientales cambiantes en los entornos naturales. Esto podría señalar una adaptabilidad potencial mayor que la de otras especies que han sufrido el 'síndrome de la domesticación', lo cual tiene excepciones notables como el caso del lulo, planta primitiva con bajo grado de domesticación cuyos materiales exhiben estabilidad en nichos específicos y adaptabilidad general estrecha (Lobo, 1991; Lobo, 2000). La selección de las poblaciones para conservación debe considerar lo anterior y el origen de los materiales encontrados en los campos de los agricultores, esto es, si los mismos provienen de clonación vegetativa o de semilla. En el primer caso el conocimiento de los productores y comunidades locales es fundamental para categorizar genotipos diferentes a los hallados en otras plantaciones o regiones cercanas; en el segundo caso la toma de material sexual proveniente de varios individuos es una medida básica para obtener una representación adecuada de la variabilidad del deme objeto de colecta para conservación (Lobo, 2004a).

Los materiales silvestres son aquellos que crecen espontáneamente en ecosistemas no intervenidos por el hombre y los arvenses, aquellos que se desarrollan naturalmente en ecosistemas intervenidos antrópicamente o cerca de éstos, sin que sean sembrados. El acervo silvestre-arvenses puede corresponder a la especie cultivada o a los taxa relacionados, y continúa evolucionando en la naturaleza sobreviviendo a sinnúmero de condiciones adversas bióticas y abióticas; posee características de adaptación a una gama amplia de condiciones y por ello representa una fuente valiosa de atributos genéticos para los cultivos (Hoyt, 1988). La importancia del conjunto anterior de materiales es que este tiene una base genética más amplia que el de las plan-

tas cultivadas, ya que estas últimas, en su historia evolutiva dirigida de forma artificial por el hombre, han estado sometidas a estrechamientos genéticos, debido al 'efecto fundador' (Mayr, 1942; Ladzinsky, 1985), a disminuciones en los tamaños poblacionales con pérdida de alelos por deriva genética (diversos autores, citados por Spillane y Gepts, 2001) y al desarrollo de programas de selección y mejoramiento a partir de un número reducido de parentales.

Lobo y sus colaboradores (2000) señalaron que en las colecciones es importante la representatividad de poblaciones provenientes del mayor número de ambientes posibles, donde han evolucionado las especies y se ha desarrollado su cultivo; para tal fin es conveniente utilizar los datos de 'pasaporte' de los demes de los diferentes taxa en conservación. Al respecto, generalmente la información disponible de esta categoría es heterogénea: desde materiales adecuadamente documentados, georreferenciados y con categorización del sitio de colecta, hasta accesiones de las cuales se tienen datos parciales o apenas una descripción macrogeográfica del habitat en el cual fueron encontrados. Esta es una situación común en las colecciones conformadas a lo largo del tiempo y conservadas en diferentes partes del mundo. Sobre lo anterior, Votaba, Nabhan y Bosland (2002) lamentan que el germoplasma haya sido colectado y depositado en los repositorios con poca información de los antecedentes relacionados con los demes individuales. Por ello, el proceso de conocimiento de la diversidad genética es de capital importancia para definir el valor potencial de las colecciones con base en la variabilidad existente, implementar políticas y estrategias de consecución de la diversidad faltante, y para la conservación y la utilización de la variabilidad genética de las poblaciones.

CONOCIMIENTO DE LA VARIABILIDAD GENÉTICA DE LOS FRUTALES ANDINOS

Se ha señalado que una de las causas de la baja utilización de los recursos fitogenéticos es la falta de información sobre éstos (Ordás, Malvar y De Ron, 1994); por ello, en la formulación del Plan Global de Acción de Recursos Fitogenéticos para Alimentación y Agricultura, se incluyó el incremento de las acciones de caracterización y evaluación

(FAO, 1996). En el Plan se señala que la ausencia de este tipo de acciones impide el aprovechamiento del valor de la variabilidad genética, de lo cual se derivan unos costos de conservación elevados con relación a los beneficios obtenidos a partir de las colecciones.

El conocimiento del potencial de los recursos genéticos parte de la información de 'pasaporte', la cual se refiere a los datos del sitio en el cual se encuentran las poblaciones e incluye: fecha de colecta, localización, características de identificación, condiciones ecológicas del sitio, y los nombres y números dados al material durante la colecta (IPGRI, 1991). Esta información, vinculada a sistemas georreferenciados y a programas tales como FLORAMAP y DIVA, permiten tener una visión del área ecológica en la cual se encuentran las especies y las poblaciones dentro de cada taxa, ubicar zonas potenciales no exploradas en las cuales se podrían encontrar ejemplares para efectos de colecta, y aún detectar nichos en los que es factible encontrar atributos específicos. Dos estudios de esta índole se realizaron con frutales andinos, el primero por Segura *et al.* (2003), quienes hicieron un mapeo de la distribución de cinco passifloras en los países andinos y el segundo por Scheldeman *et al.* (2006), autores que elucidaron la ubicación de las papayuelas de altura en América tropical y subtropical.

Otro tipo de información estratégica es la derivada de la caracterización y evaluación morfológica. La primera corresponde al registro de atributos cualitativos, generalmente de alta heredabilidad y la segunda al registro de variables cuantitativas, las cuales son de mediana a baja heredabilidad (Medina y Lobo, 1995). Para ello se utilizan listas de descriptores con los diferentes estados claramente definidos y con asignación de valores estandarizados en el caso de las características cualitativas (Medina y Lobo, 1995). El IPGRI ha publicado descriptores para un grupo amplio de frutales, los cuales están disponibles para distribución por parte de dicha institución y, hasta la fecha, no incluyen los frutales andinos. Por ello, el grupo al cual pertenece el autor —en conjunto con investigadores de otras entidades—, ha desarrollado listas de descriptores para lulo o naranjilla (*Solanum quitoense* Lam.) y especies relacionadas, tomate de árbol (*Cyphomandra betacea* Vcav. Sendt)

y taxa afines, algunas especies de passifloras (*Passiflora* spp., enviado al IPGRI para publicación), papayuelas de altura (*Vasconcellea* spp., con base en modificaciones al listado de papaya, *Carica papaya*), uchuva (*Physalis peruviana*) y mortiño (*Vaccinium meridionale*).

En forma complementaria a la caracterización y evaluación morfológicas, hay acciones de valor agregado que permiten perfeccionar el conocimiento de los recursos genéticos y promueven su utilización. Éstas comprenden, entre otras: 1) El estudio de polimorfismos bioquímicos que pueden estar referidos a proteínas totales, proteínas específicas o a isoenzimas: estas últimas tienen expresión codominante (Ferreira y Grattapaglia, 1998), lo que permite tener una aproximación del grado de heterocigosis en segmentos de expresión del ADN y, consecuentemente a través de éstos, calcular frecuencias genotípicas y alélicas. 2) Marcadores moleculares, los que, en general, son neutros con relación a los efectos fenotípicos y contienen mayor información genética por locus que los marcadores morfológicos (Ferreira y Grattapaglia, 1998). 3) Evaluación fisiológica para conocer el comportamiento de una especie y de sus poblaciones en un ambiente determinado, lo cual comprende: crecimiento y desarrollo, partición de la materia seca y patrones de comportamiento de funciones fisiológicas como fotosíntesis, respiración, transpiración y conductancia estomática (Medina, 2003) y 4) Caracterización química, la cual se refiere a la cuantificación de atributos relacionados con aspectos de calidad organoléptica y de potencial de procesamiento, aspecto importante en el caso de las especies frutales.

En cuanto a procesos de caracterización, los bancos de germoplasma de los países andinos han realizado un esfuerzo importante, el cual se ha promovido a través de la Red Andina de Recursos Fitogenéticos (REDARFIT) y del Proyecto Cooperativo de Investigación Andino (PROCIANDINO), siendo destacable el hecho de que el apoyo en los países de la CAN se ha orientado, por parte de los gobiernos, a la conservación, con un soporte inferior a las acciones de valor agregado (Lobo, 2004a). En el Sistema de Bancos de Germoplasma para Alimentación y Agricultura de Colombia, hasta el año 2003, de 1.772 accesiones de 14 grupos de especies frutales, los cuales

incluían taxa andinos, se realizó: evaluación morfológica en 1.135 materiales (64%), caracterización morfológica en 872 (49,2%), caracterización bioquímica en 75 (4,23%), caracterización molecular en 469 (26,5%), evaluación fisiológica en cuatro poblaciones de dos especies y caracterización química y organoléptica en 110 entidades de cinco especies (Lobo, 2003a; Lobo, 2003b).

En Colombia se han llevado a cabo trabajos de caracterización de diversa índole en los frutales andinos de la colección de la nación manejada por CORPOICA; se encuentran documentados estudios en passifloras en las siguientes áreas: 1) caracterización morfológica y química (Medina, Lobo y Correa, 2000; Medina y Lobo, 2004), molecular (Fajardo *et al.*, 1998; Sánchez *et al.*, 1999, 2002), química (Lobo y Medina, 2000 a; Medina y Lobo, 2000b); en tomate de árbol y taxa relacionados: morfológica (García *et al.*, 2002, Medina *et al.*, 2004). Por su parte, en lulo y especies afines: caracterización morfológica (Sahaza y Henao, 2001), molecular (Fory *et al.*, 2004), fisiológica (Medina, 2003; Medina *et al.* 2004a, 2004b; Medina *et al.*, 2005), morfológica y química (Bermeo, 2005), y química (Lobo y Medina, 2000b); en uchuva y especies relacionadas: morfológica (Pulgarín, 1989; Arbeláez y Mora, 1990) y en papayuelas de altura: morfológica (Cadavid *et al.*, 2002), morfológica e isoenzimática (Cadavid, 2005). Un resultado común en los estudios morfológicos, isoenzimáticos, moleculares y químicos ha sido el hallazgo de amplia variabilidad, lo cual indica un alto potencial de empleo de los materiales de las colecciones.

UTILIZACIÓN DE LOS RECURSOS GENÉTICOS DE LOS FRUTALES ANDINOS

La reproducción de los frutales andinos enumerados en este artículo, con la excepción de la mora, por lo general se lleva a cabo en el país por medio de semilla sexual proveniente de materiales de agricultor. Éstos son heterogéneos por provenir, en la mayoría de los casos, de especies con alto grado de alogamia que exhiben heterocigosis, lo cual ocurre especialmente en áreas con concentración de cultivos entre los cuales existe flujo de genes. En contraste, en áreas con tamaños poblacionales pequeños, atomización y gran distancia entre los cultivos, éstos tienen una base genética estrecha

y algún grado de endogamia, pero a su vez presentan alta diversidad inter poblacional por su aislamiento, por lo cual en conjunto conforman una base importante para procesos de combinación de atributos, con anotación por parte de Berthaud y colaboradores (2001) de que la migración genética entre poblaciones locales generalmente se ha subestimado; por su parte, Cleveland, Soleri y Smith (2000) argumentaron que, a pesar de que el flujo genético es importante en la biología de la conservación porque previene la endogamia, también puede reducir la varianza genética, lo que conduce a depresión en el vigor por polinización cruzada con pérdida de la adaptación, aspecto que depende en forma crítica del tamaño poblacional efectivo (Ellstrand y Ellam, 1993; Cleveland, Soleri y Smith, 2000).

El potencial de los materiales ampliamente dispersos implica el desarrollo de materiales en nichos ecológicos diversos, lo que está en relación con la variabilidad genética de atributos de adaptación de los organismos, aspecto que determina su evolución (Byers, 2005). Al respecto, Howe y Brunner (2005) indicaron que en sentido amplio, las adaptaciones son atributos fenotípicos que han sido favorecidos por la selección natural y que pueden ser identificados, siendo éstos variables, heredables y responsables del valor reproductivo en el sentido Darwiniano.

En las subpoblaciones es muy importante el tamaño efectivo poblacional ya que éste tiene un efecto destacado sobre el valor reproductivo; al respecto, Reed (2005) indicó que el resultado más inmediato por la reducción del número de individuos en los demes es un incremento en el coeficiente de endogamia, con una depresión concomitante en el vigor (Keller y Waller, 2002; Reed y Frankam, 2003).

En el caso de la mora, la propagación se hace por medios vegetativos mediante acodos de punta o terminales (Castro y Diaz, 2001) extraídos de plantas seleccionadas antrópicamente, las cuales generalmente corresponden a plantas superiores en las poblaciones, lo que se deriva de la presencia de heterocigosis. En conexión con lo expresado, Gepts y Papa (2002) indicaron que este tipo de reproducción permite a las plantas preservar su fenotipo en generaciones

sucesivas, mientras Zohary (2004) afirma que en el caso de los cultivos propagados vegetativamente sus cultivares son repeticiones clonales de 'individuos excepcionales' con atributos deseables en sus frutos, tubérculos u otras partes de la planta.

Puesto que una proporción elevada de especies frutales utilizan la polinización abierta, las poblaciones presentan un grado importante de heterocigosis, por lo cual los individuos obtenidos a partir de semilla exhiben segregación considerable. Estos individuos son fuente de clones con atributos diversos y diferente capacidad productiva. Lo anterior indica que los materiales de agricultor y las colectas logradas en este tipo de poblaciones constituyen una fuente germoplásmica inicial valiosa para los programas de mejoramiento.

A partir de las colecciones y las poblaciones locales es posible iniciar un proceso de evaluación y clonación de individuos superiores. Para ello es importante tomar como referente el tipo de material que requieren los productores, los consumidores y los procesadores, con evaluación en las zonas de producción posibles pudiendo ser un indicativo de adaptación la información disponible de datos de pasaporte (Lobo, 2002), complementados con la información georreferenciada. Cabe señalar que la clonación debe considerar la variabilidad, esto es, la multiplicación de diferentes individuos para obviar la vulnerabilidad derivada de la uniformidad genética en las áreas de producción. Lo anterior, no es una novedad en el mejoramiento (Voos, 1995) y ha sido reconocido por un período largo de tiempo con recomendaciones de uso de mezclas de genotipos desde principios del siglo XX (Harlan y Martini, 1919). La selección y clonación podrían llevarse a cabo con una metodología de selección participativa en fincas de agricultores, por lo cual el enriquecimiento de las poblaciones de los productores con materiales élite de otras procedencias sería un complemento para aumentar la variabilidad disponible para el proceso, a través de la polinización cruzada natural o dirigida.

La clonación de individuos superiores de poblaciones locales y accesiones de los bancos de germoplasma es el punto de partida de programas de utilización *per se* del recurso germoplásmico, antes

de emprender procesos de combinación de características. Al respecto, se ha indicado que en especies perennes alógamas, como es el caso de los frutales andinos, se produce en forma continua el mismo tipo de introgresión genética que ocurre en plantas anuales de polinización cruzada (Cooper, Spillane y Hodgkin, 2001), fenómeno que ocurre, de acuerdo con Loutte, Charrier y Berthaud (1997) y Berthaud y su grupo (2001), por la vía del flujo de polen entre poblaciones cercanas y por la introducción de materiales de otras localidades.

En una segunda etapa se puede explorar el potencial de utilización de híbridos *per se*, con selección de parentales de las poblaciones locales con atributos cualitativos que se desea combinar o conservar y con amplia distancia genética cuantitativa entre éstos, como un medio de obtener heterosis en la generación F₁. Esto implica la determinación de la distancia óptima entre los progenitores ya que en algunas especies se ha presentado el fenómeno conocido como 'disgenesia híbrida' el cual corresponde a depresión del vigor en cruzamientos realizados entre materiales distantes (Spillane y Gepts, 2001).

En conexión con lo expresado, Baldoni y Rugini (2002) señalaron que el cumplimiento de los objetivos del mejoramiento en frutales por medios convencionales, tropieza con varias dificultades: períodos juveniles prolongados, incompatibilidades inter e intraespecíficas, alto grado de heterocigosidad y presencia de atributos importantes en especies silvestres, por lo cual Mehlenbacher (1995) indicó que los aspectos mencionados hacen que el mejoramiento tradicional sea difícil, costoso y requiera de períodos prolongados de tiempo.

Como consecuencia de lo expuesto en algunas especies frutales el mejoramiento se ha canalizado casi exclusivamente a la selección clonal con empleo de mutaciones espontáneas o plantas provenientes de hibridación natural (Baldoni y Rugini, 2002). Ello puede lograrse mediante el empleo de métodos de propagación convencionales, así como a través de procedimientos que se apoyan en el cultivo de tejidos: multiplicación masiva, empleo de biorreactores e inmersión temporal. De los anteriores, las aproximaciones basadas en cultivos *in vitro* son más eficientes; complementadas con vigilancia

epidemiológica y terapias de limpieza, evitan la diseminación de enfermedades, lo cual es común en las metodologías de propagación vegetativa.

Otra herramienta biotecnológica importante para el mejoramiento de frutales son los marcadores moleculares. Entre éstos, los basados en la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), tales como RAPD, AFLP y SSR, han demostrado ser de utilidad para identificar cultivares y conocer la variabilidad genética disponible (Baldoni y Rugini, 2002). Igualmente, estos marcadores se emplean para la construcción de mapas moleculares que permitan buscar segmentos de ADN ligados estrechamente a atributos importantes, lo que facilita el proceso de marcaje e identificación de éstos (Baldoni y Rugini, 2002), aspecto que se conoce comúnmente como 'Selección Asistida por Marcadores' (SAM). En consonancia con lo anterior se ha señalado que, aún cuando es difícil alcanzar las metas propuestas por el fitomejoramiento tradicional, hay posibilidades grandes de alcanzarlas mediante el empleo de marcadores moleculares en los procesos de desarrollo de nuevas variedades (Pelman y Van der Voort, 2003).

En Colombia son pocos los esfuerzos realizados en el campo del mejoramiento de frutales andinos. Entre éstos, se cuentan los siguientes (Lobo, 2004b): La colecta, caracterización e hibridación de passifloras, con énfasis en el grupo de las curubas (*Tacsonias*), emprendidos por la Universidad de Caldas (Restrepo, 2000). Y la selección y clonación de plantas de mora 'San Antonio' por parte de investigadores de CORPOICA, a partir de colectas de variedades locales sembradas por agricultores. Otros trabajos en el área han sido realizados por el grupo de investigación del autor con especies lulo en un proceso de domesticación que condujo a la entrega del primer clon mejorado de lulo conocido como 'La Selva' (Bernal, Lobo y Londoño, 1998), a ensayos de premejoramiento y a la conformación de una base genética amplia para apoyar un programa de mejoramiento con el taxón (Lobo, 2004b). Por su parte, en tomate de árbol se ha indagado el componente genético de resistencia a la antracnosis de los frutos, causada por el hongo *Colletotrichum gloeosporioides* Penz., con ubicación de posible resistencia a nivel de campo en el taxón relacionado *Cyphomandra uniloba* y producción de híbridos

interespecíficos con la especie cultivada *Cyphomandra betacea* Cav Sendt (Lobo, Medina y Cardona, 2000), lo cual se ha extendido a la especie *Cyphomandra materna*, para la creación de una base genética amplia que permita sustentar, hacia el futuro, programas de desarrollo de cultivares de tomate de árbol.

Adicionalmente, investigadores del CIAT y CORPOICA tiene en marcha un trabajo de mejoramiento participativo de lulo en el norte del departamento del Cauca, el cual parte de selección por parte de los cultivadores de aquellas plantas superiores, clonación masiva de éstas a través de técnicas de cultivo de tejidos y entrega del material multiplicado a los agricultores para su evaluación (Lobo, 2004b), mientras en la Universidad de Nariño se ha iniciado un proceso de mejoramiento de uchuva con trabajos en caracterización morfológica y cariotípica e hibridación.

ESTUDIOS DE CASO

Lulo (*Solanum quitoense* Lam)

Generalidades. El lulo es un frutal andino perteneciente a la sección *Lasiocarpa* la cual incluye alrededor de 12 especies (Bohs, 2004). El centro de diversidad primaria del taxón comprende Colombia, Ecuador y Perú, con presencia de taxa afines en Venezuela, Brasil, Centro América y una especie en Asia (Lobo *et al.*, 1983; Heiser y Anderson, 1999; Lobo y Medina, 2000b). El frutal fue introducido y se cultiva en Venezuela, Panamá, Guatemala y Costa Rica (Lobo y Medina, 2000b). La planta crece en forma espontánea en el sotobosque, por lo cual su siembra se ha extendido a importantes áreas a expensas de los bosques, lo que ha causado efectos nocivos en la biodiversidad (Lobo, 2000) y erosión del suelo en áreas pendientes (Lecaros, 1982). Otros cultivadores simplemente lo han trasladado del sotobosque a plena exposición solar, con acortamiento del período productivo, llegando las plantas en forma acelerada a senescencia, con debilitamiento de éstas y ataque por parte de diferentes patógenos y plagas (Lobo, 1991).

Lobo (2004b) considera que el centro de origen del taxón cultivado *Solanum quitoense* Lam. es Colombia, para lo cual se basa en argumentos de tipo gené-

tico y lingüístico. En primer lugar, los materiales más primitivos de la especie se encuentran en el país, con un gradiente de domesticación evidente desde el sur de Colombia hacia el Ecuador, país en el cual la mayoría de materiales carecen de espinas, atributo derivado evolutivamente (Whalen *et al.*, 1981). En contraste, las poblaciones colombianas exhiben espinas, lo cual es más evidente a medida que se avanza desde el departamento de Nariño hacia el norte del país. Adicionalmente, en Colombia se encuentra la mayor diversidad de especies de la sección *Lasiocarpa*, con presencia de ocho taxos de este grupo (Whalen *et al.*, 1981; Lobo, 2000; Lobo y Medina, 2000b).

En cuanto al aspecto lingüístico, Lobo (2004b) indicó que, con una mayor población ancestral en el Ecuador que la de Colombia, en dicho país se conoce la especie con el nombre español de 'naranjilla'. En contraste, en Colombia se emplean diferentes vocablos indígenas para su denominación, entre los que se encuentran 'lulo', palabra de origen quechua (Patiño, 1962); 'machak-vém', en el dialecto Kamsá (Schultes, 1949) y 'monai', en Tunebo (Lobo, 2004b).

El arbusto crece en forma espontánea en el sotobosque, cerca del límite de las comunidades de plantas, a poca distancia de corrientes de agua; las plantas exhiben hojas de gran tamaño y ángulos de inserción variables para captar la luz que pasa a través del dosel de los árboles (Medina, 2003). En este conjunto de condiciones las plantas exhiben una alta asociación con hongos micorrizógenos y realizan una fotosíntesis reducida (Lobo, 1987; Lobo, 1991), con fructificación durante varios años y cuajamiento de pocos frutos en forma simultánea. Estas condiciones aseguran la supervivencia de este taxón, cayendo incluso los individuos de esta especie en la categoría de arvenses, aquellas plantas que crecen en forma espontánea en hábitats intervenidos por el hombre o cerca de ambientes intervenidos antrópicamente (Lobo, 2000).

El lulo es una especie no completamente domesticada (Lobo, 1991). La afirmación anterior se fundamenta en el hecho de que la planta posee una serie de características correspondientes a individuos del complejo maleza-silvestre, como son: alogamia, adaptación

ecológica estrecha en las poblaciones espontáneas, espinas en tallos y hojas, antocianina en diferentes órganos, frutos recubiertos por tricomas, latencia en las semillas, elevado número de semillas por baya (Lobo, 2000), andromonoecia no plástica en la especie (Miller y Diggle, 2003) y oxidación rápida de los jugos. A lo anterior se adiciona la presencia de ideoblastos en las hojas con cristales de oxalato de calcio (Medina, 2003), lo cual es un mecanismo natural de defensa contra los hervíboros.

En Colombia se siembran, de acuerdo a datos del 2006, alrededor de 5.500 hectáreas, con una producción anual de 41.000 toneladas y un rendimiento promedio de 7,5 t/ha (Arias, Tamara y Arbeláez, 2006). La oferta de la fruta no satisface la demanda nacional, por lo cual se importa lulo del Ecuador en un volumen estimado equivalente a la producción de 1.000 hectáreas, con base en los datos recabados en Centrales de Abastos y la productividad promedio de ese país (Lobo, 2000). El material introducido corresponde a un híbrido interespecífico entre cocona o lulo amazónico *Solanum sessiliflorum* Dunal y el lulo andino *Solanum quitoense* Lam (Heisser y Anderson, 1999), genotipo que presenta calidad inferior al lulo colombiano y tiene un precio de venta más bajo en el mercado (Lobo, 2004b).

Domesticación del lulo. El trabajo tuvo su origen en un híbrido interespecífico logrado entre un material de *Solanum quitoense* con espinas colectado en Costa Rica y una accesión proveniente de Venezuela del taxón silvestre *Solanum hirtum*, remitido por el profesor C. Heiser de la Universidad de Indiana (Bernal, Lobo y Londoño, 1998; Lobo, 2004); a partir de este material se pasó a un proceso de domesticación para adaptar la especie a plena exposición solar. Con el híbrido se realizaron dos retrocruzamientos hacia una población sin espinas del taxón cultivado originaria de Ecuador y se clonaron tres plantas en la generación F₂ del segundo retrocruzamiento, lo cual condujo a la entrega en el año de 1998 del primer material mejorado, conocido como 'Lulo La Selva' (Bernal, Lobo y Londoño, 1998).

Las plantas de los clones seleccionados para integrar el cultivar presentaron ausencia de espinas, resistencia a la raza 2 del nemátodo *Meloidogyne*

incognita, mayor adaptabilidad general que las accesiones comúnmente cultivadas, buen comportamiento bajo condiciones de plena iluminación solar, períodos productivos prolongados, frutos de mejor calidad, menor oxidación de los jugos (Bernal, Lobo y Londoño, 1998), mal comportamiento bajo condiciones de sombrío, frutos de menor tamaño que el de los lulos sembrados en el país y algún rajamiento de las bayas, aspecto que se deriva del parental silvestre y que el autor considera corresponde a un gene dominante con expresividad incompleta (Lobo, 2004b). Lo obtenido concuerda con lo afirmado por Gepts y Papa (2002) en el sentido de que, en el proceso de domesticación, las plantas adquieren un conjunto de características nuevas que aseguran su adaptación a ambientes de cultivo, lo que incrementa su utilidad por parte de los agricultores y los consumidores.

Tomando como referente el hecho de que el 'Lulo La Selva' presenta una base genética relativamente estrecha en sus parentales, una accesión de *Solanum hirtum* y dos de *Solanum quitoense*, el autor tiene en marcha un proceso de domesticación para producir poblaciones adaptadas a plena exposición solar con amplia diversidad. Se partió de cinco demes del taxón silvestre *Solanum hirtum* cruzados con poblaciones élite de la colección de *Solanum quitoense*, en un proceso de retrocruzamientos diseñados para eliminar espinas, obtener frutos de pulpa verde, buena calidad y suprimir el rajamiento de las bayas.

Premejoramiento. Se refiere al conjunto de acciones que se realizan antes de los programas de mejoramiento como son la ampliación de la base genética de los cultivos, los procesos de conocimiento del germoplasma y la transferencia de atributos de importancia a partir de taxa relacionados y materiales 'primitivos'. Al respecto, Pristch (2001) indicó que el premejoramiento se basa en la incorporación a los materiales cultivados de genes o grupos de genes asociados con características favorables provenientes de genotipos exóticos, otras especies, géneros o familias vegetales; añade que, en general, los esfuerzos realizados hasta el momento no han conducido a un aumento en la base genética de las especies cultivadas ya que la transferencia de genes se ha realizado principalmente a

través de esquemas de retrocruzamiento rigurosos.

Considerando lo anterior, los procesos de domesticación a través de hibridación interespecífica descritos —los cuales finalizan luego del segundo retrocruzamiento—, pueden considerarse como acciones de premejoramiento que buscan por un lado, crear una base genética amplia, y por el otro, combinar atributos genéticos del taxón silvestre *Solanum hirtum* y del cultivado *S. quitoense*, con enriquecimiento de la base genética de este último y con posibilidades de clonación de heterosis presente en los materiales derivados del proceso. En este contexto, Duvick (1990) señaló que el premejoramiento tiene, al menos, tres consecuencias distintas: prevenir la uniformidad genética, elevar los rendimientos e incorporar atributos no presentes en los materiales locales, las cuales se han cumplido en el proceso de domesticación y premejoramiento que se ha realizado hasta el momento. Así, además de la combinación de atributos y del incremento en la base genética en el proceso de desarrollo del cultivar 'La Selva', se obtuvieron rendimientos significativamente superiores a los obtenidos con los lulos comúnmente sembrados que duplican el promedio de productividad nacional (Bernal, Lobo y Londoño, 1998).

El enriquecimiento de la base genética parte del conocimiento de los atributos de valor que hay en otros taxa relacionados. Al respecto, mediante procesos de caracterización se ha conocido el potencial de una serie de especies relacionadas de la sección *Lasiocarpa*. En la especie *Solanum hirtum*, adicionalmente a la adaptación a plena exposición solar transferible a *Solanum quitoense* y a los atributos de calidad de las bayas (dureza, mayor contenido de ácido ascórbico y oxidación lenta de los frutos) que expresan los híbridos interespecíficos, investigadores de CORPOICA han constatado resistencia a *Phytophthora infestans*, *Fusarium oxysporum* y *Meloidogyne incognita* raza 2 (Lobo, 2000). Igualmente, se han ubicado características importantes en otras entidades biológicas de la sección *Lasiocarpa* como son: pérdida de los tricomas de los frutos en maduración en la especie *S. pseudolulo*, excelente calidad de las bayas en *S. vestissimum*, *S. felinum* y *S. hyporrhodium*, y rusticidad y resistencia a algunos patógenos en *S. ses-*

siliflorum, quedando pendiente la categorización de otras especies de la sección para el hallazgo de características de interés y estudio de las posibilidades de su transferencia posterior al taxón cultivado (Lobo, 2000). Sobre lo anterior, Jorgensen y Mauricio (2005) afirmaron que el cruzamiento interespecífico permite la creación de genotipos y morfologías nuevas que conducen a la adaptación.

Otro aspecto que puede derivarse de las especies silvestres es la adaptación a nichos ecológicos más amplios que aquellos en los cuales se encuentra el taxón cultivado (Lobo, 2000). Igualmente, es importante conocer y marcar aquellos loci de atributos cuantitativos (QTL) asociados con el rendimiento en las especies silvestres a fin de concentrar genes aditivos favorables en los híbridos interespecíficos. Al respecto, se reportan resultados relevantes en cruzamientos interespecíficos con tomate y arroz: en hibridaciones entre el tomate cultivado *Lycopersicon esculentum* y el silvestre relacionado *L. peruvianum*, Fulton y colaboradores (1997) encontraron que alrededor del 25% de los alelos favorables provenían del padre silvestre, con resultados similares con relación a los alelos presentes en la especie silvestre de arroz *Oryza rufipogon* por parte de Xiao *et al.* (1996), los cuales permitieron un incremento en productividad superior a los causados por los atributos cuantitativos presentes en el arroz cultivado. Lo anterior fue interpretado por Mifflin (2000) en el sentido que en la domesticación de los cultivos se empleó una base genética estrecha de las poblaciones silvestres que estaba disponible en la vecindad de los sitios donde se practicó el proceso.

Mejoramiento. El programa de mejoramiento de lulo se cimienta en los aspectos presentados en las anteriores secciones de domesticación y premejoramiento, el cual presenta las siguientes particularidades: bajo grado de domesticación; especie cuyo habitat espontáneo es el sotobosque; daños ecológicos por la tala de árboles para la siembra del lulo; reducción en los períodos productivos por siembra a plena exposición solar; variabilidad amplia distribuida en materiales de agricultor, plantas espontáneas y taxa relacionados, constatada en diversos procesos de caracterización (Lobo y Medina, 2000b; Sahaza y Henao, 2001; Forj *et al.*, 2004; Bermeo, 2005) que corresponden a una muestra de las

poblaciones existentes; posibilidad de obtención de materiales mejorados aún a partir de procesos de domesticación, aspecto ejemplarizado por el desarrollo del cultivar 'La Selva' (Bernal, Lobo y Londoño, 1998); y el enriquecimiento potencial de la base genética de la especie *Solanum quitoense* a partir de otros taxa de la sección *Lasiocarpa* que parte de trabajos de reconocimiento de atributos valiosos en esos taxa y de las posibilidades de cruzabilidad por medios convencionales.

Con relación a lo último hay alguna literatura sobre el potencial de hibridación interespecífica entre los taxa de la sección *Lasiocarpa*. Así, entre las combinaciones viables se han incluido las hibridaciones *S. quitoense* X *S. hirtum* y *S. hirtum* X *S. quitoense* (Whalen, Costich y Heiser, 1981; Heiser, 1985); *S. vestissimum* X *S. quitoense*, por la vía del rescate de embriones empleando el taxa cultivado como parental masculino; *S. sessiliflorum* X *S. quitoense*, el cual produce plantas sin semilla (Heiser, 1993); *S. sessiliflorum* X *S. candidum* (Heiser, 1985) y *S. vestissimum* X *S. pseudolulo* (Whalen, Costich y Heiser, 1981; Heiser, 1985). Adicionalmente, el autor del escrito presente logró una hibridación interespecífica sin rescate de embrión entre *S. hirtum* y *S. pseudolulo*.

Los programas de entrega de variedades de lulo deben focalizarse, en primera instancia, en el ambiente de la siembra con relación a la luz, tomando en cuenta que la planta es de sotobosque, aspecto que fue soportado por los resultados obtenidos en estudios fisiológicos con la especie realizados por Medina (2003). El punto anterior se relaciona con la oferta de materiales para sistemas agroforestales o para la siembra bajo condiciones de plena exposición solar, lo cual, como se indicó, se ha conseguido a través de procesos de hibridación interespecífica con el taxón *S. hirtum*, con dos ciclos de retrocruzamiento hacia el taxón cultivado (Lobo, 2000, 2002, 2004a, 2004b), los que han sido factibles por la compatibilidad con la entidad silvestre y los períodos vegetativos relativamente cortos del lulo, en comparación con otras especies frutales.

En el caso de desarrollo de variedades para sistemas agroforestales, un aspecto a considerar es la selección de plantas que requieren un manejo

diferente a los materiales comúnmente sembradas, con mayor capacidad productiva y una combinación de atributos organolépticos requeridos por los consumidores de la fruta. El manejo impediría la siembra de plantas rústicas de lulo con tala del bosque y abandono de las plantaciones una vez se reduce la productividad. Con un genotipo apropiado se propiciaría la reforestación.

La siembra a plena exposición solar cuenta con una base genética en construcción, la cual proviene de la repetición del modelo que condujo a la creación del lulo 'La Selva', con incorporación de 10 materiales élite de diversas zonas del país y un grupo de cinco poblaciones del taxón silvestre.

Adicionalmente, los métodos de selección participativa a nivel de comunidades locales con apoyo en la clonación de individuos superiores seleccionados por los propios productores por localidad, brindan una alternativa de mejoramiento de estos cultivos en el corto plazo. Como se anotó, en las parcelas con materiales locales sujeto del programa puede fortalecerse la base genética usando la colección de lulo de referencia, mediante la siembra conjunta de accesiones élite de otras localidades para lograr flujo de polen y enriquecimiento de la base de selección por parte de los productores.

En el mediano y largo plazos, y con destino a la industria que requiere materiales con alta calidad para el procesamiento y sin residuos de pesticidas en los frutos, los materiales derivados de los procesos de domesticación y premejoramiento, clonados y evaluados en diversas áreas, con participación de los diferentes actores de la cadena producción-procesamiento-consumo, son la base de procesos de selección y clonación, con una visión de siembra de varios clones con similitud fenotípica y diversidad genética, para evitar los riesgos por uniformidad.

Tomate de árbol (*Cyphomandra betacea*)

Generalidades. El tomate de árbol *Cyphomandra betacea* Vcav. Sendt es una planta de la familia *Solanaceae*, aun cuando Bohs (1995) ha propuesto su transferencia al género *Solanum*, especie *betaceum*, conjuntamente con los demás

taxa relacionados. El conjunto de *Cyphomandra* incluye entre 35 y 50 especies, distribuidas en los bosques mésicos de América tropical en latitudes que van desde los 20° N hasta los 30° S, con dispersión especialmente en Sur América; la especie presenta un centro de diversidad importante en la región amazónica de Brasil, área en la cual se encuentran 19 especies, de las cuales ocho son endémicas de dicho país (Bohs, 1991, 1994, 1995), e indicación de que *Cyphomandra betacea* está estrechamente relacionada con un complejo de taxa bolivianos, con base en estudios moleculares, morfológicos y datos de campo, lo cual hace presumir que el taxón sembrado se originó en dicho país. La misma autora (Bohs, 1988) reportó en Colombia una serie de especies de *Cyphomandra*, además del taxón cultivado, las cuales incluyen: *C. allophylla*, *C. chloranta*, *C. endopogon*, *C. obliqua*, *C. pilosa*, *C. fragilis*, *C. hartwegii* y *C. sibundoyensis*.

El tomate de árbol es una especie de cultivo importante en Colombia, con un área de siembra cercana a 7.000 hectáreas de acuerdo con datos de la Corporación Colombia Internacional presentados por Bernal y colaboradores (2003). Los mismos autores indicaron que la producción de la fruta se concentra en los departamentos de Antioquia, Cundinamarca, Boyacá, Huila, Valle del Cauca, Tolima, Nariño y los Santanderes, destacándose como el primer productor Antioquia con cerca de 2.000 hectáreas y un rendimiento cercano a 30 t/ha, el cual supera el promedio nacional calculado en 16 toneladas por hectárea (Bernal *et al.*, 2003).

La siembra del frutal se realiza principalmente por semilla derivada de poblaciones locales y materiales introducidos de otras localidades; es usual la siembra de mezclas de diversos tipos que se distinguen por el color de sus frutos, en especial, en las zonas de pequeños cultivos. Al respecto, se han realizado procesos de selección de plantas y frutos que han conducido a la obtención de poblaciones mejoradas por parte de productores grandes en el altiplano norte del departamento de Antioquia.

El problema más limitante para la producción del tomate de árbol en Colombia es la antracnosis de los frutos causada por *Colletotrichum gloeosporioides*, con aislamiento igualmente de *Colletotrichum acutatum*, como el agente causal a partir de frutos de la especie por parte Afana-

dor-Kafuri, Maymon y Freeman (2003). La enfermedad es de amplia distribución y llega a causar pérdidas totales cuando no se aplican medidas de control (Saldarriaga, Bernal y Tamayo, 1997). Ha sido un problema grave durante varias décadas y se dispone de una literatura voluminosa sobre control a través de aplicación de agroquímicos y medidas culturales (diversos investigadores citados por Lobo, Medina y Cardona, 2000), sin que se encontraran reportes de resistencia al hongo y con indicaciones que todos los materiales eran susceptibles al patógeno, lo cual llevó a Hoyos y Afanador (1998) a postular la necesidad de realizar transgénesis de resistencia a partir de alguna especie resistente no relacionada con el frutal. Lobo, Medina y Cardona (2000) constataron la presencia de resistencia de campo en una accesión de la especie silvestre relacionada *Cyphomandra uniloba* y produjeron híbridos interespecíficos que están en período de evaluación.

Lo anterior señala que una exploración más amplia de los acervos relacionados con la especie cultivada puede coadyuvar a la solución de problemas, antes de emprender trabajos de búsqueda en taxa no relacionados, los cuales implican la necesidad ulterior de realizar procedimientos de transgénesis que llevan implícitos problemas de bioseguridad y percepción pública. Cabe señalar que se ha observado, igualmente, una posible resistencia de campo al patógeno en las especies *Cyphomandra diversifolia* y *Cyphomandra amotapensis* más alejadas filogenéticamente del taxón cultivado (Lobo, 2004a).

Actividades de premejoramiento y mejoramiento. El desarrollo de actividades de premejoramiento y mejoramiento en tomate de árbol, como en cualquier especie, parte de la conformación de una base genética amplia, con representación de las especies relacionadas y con conocimiento de la variabilidad mediante procesos de caracterización de diversa índole. Este taxón aparentemente presenta algún grado mayor del síndrome de domesticación con respecto del lulo, pero aún exhibe atributos de una planta no completamente domesticada como son: la latencia de las semillas (Cárdenas, Zuluaga y Lobo, 2004), la presencia en la capa externa del mesocarpo de sabor amargo (Bohs, 1989) y de agregados

de células petrificadas, los cuales están debajo del exocarpo (Bohs, 1994). Al respecto, se ha indicado que estas células petrificadas están compuestas de cantidades grandes de sodio y calcio, probablemente en forma de silicatos, boratos o aluminatos entre otros (Bohs, 1994).

Hasta el momento, como apoyo al desarrollo del tomate de árbol, en el componente genotípico se ha realizado colecta, caracterización y evaluación de índole morfológica y química de las poblaciones obtenidas, lo cual ha permitido detectar amplia variabilidad en la colección de *Cyphomandra betacea* y especies relacionadas. Se dispone en la colección, además de poblaciones del taxón cultivado, demes de *C. uniloba*, *C. materna*, *C. amotapensis*, *C. corymbiflora*, *C. hartwegii*, *C. hartwegii* subespecie *ramosa* (Lobo et al., 2002) y *C. sibundoyensis*.

El enriquecimiento de la variabilidad de las poblaciones de la especie cultivada puede lograrse a través de hibridación intra e interespecífica. Al respecto, la mayoría de taxa del *Cyphomandra* exhiben autoincompatibilidad, de lo cual se exceptúa *C. betacea* de acuerdo con Bohs (1991); dicha autora —en un estudio realizado con ocho taxa: *C. acuminata*, *C. betacea*, *C. corymbiflora* subespecie *corymbiflora*, *C. diploconos*, *C. diversifolia*, *C. hartwegii* subespecie *ramosa*, *C. obliqua* y *C. uniloba*—, señala que, además de la autofecundación lograda con *C. betacea*, en el caso de *C. uniloba* fue posible observar tubos polínicos penetrando el ovario. Al respecto, en la colección colombiana establecida en Rionegro (Antioquia), ha sido posible obtener cuajamiento espontáneo de frutos en *C. uniloba*, *C. corymbiflora*, *C. diversifolia*, al igual que en *C. materna* y *C. amotapensis*, entidades biológicas no incluidas en el estudio de Bohs, con formación de semilla viable, en siembras en las cuales se incluyeron accesiones de los taxa enumerados aisladas de otras de la misma especie, lo que indica autocompatibilidad, la cual no fue posible lograr con demes aislados de *C. hartwegii*.

Para procesos de incorporación de atributos presentes en taxa relacionados es importante determinar las relaciones de cruzabilidad interespecíficas con el taxón cultivado y entre taxa silvestres, de los cuales, alguno sea compatible con el cultivado, como un medio para establecer puentes genéticos que sustenten

la transferencia de atributos. En el estudio discutido previamente (Bohs, 1991), de 44 combinaciones interespecíficas se obtuvieron frutos en 28, con producción de semilla viable en cinco de éstas. En el caso de *C. betacea* usado como progenitor femenino, fue posible obtener híbridos únicamente al ser polinizado por *C. acuminata*, reportando la autora el desarrollo de híbridos vigorosos en cruzamientos entre *C. uniloba* y *C. betacea* como polinizador; con plantas intermedias entre los dos progenitores en atributos florales, y obtuvo retrocruzamientos hacia *C. betacea*. Otros híbridos exitosos obtenidos por Bohs (1991) fueron *C. hartwegii* X *C. doiploconos* y *C. diploconos* X *C. corymbiflora*. El autor del escrito presente ha obtenido igualmente híbridos vigorosos en el cruzamiento *C. uniloba* X *C. betacea*, al igual que retrocruzamientos con buen nivel productivo. Adicionalmente, también ha logrado híbridos entre *C. materna* y *C. betacea*, *C. materna* y *C. uniloba* e híbridos triples (*C. uniloba* X *C. betacea*) X *C. materna*.

Cabe señalar que los híbridos interespecíficos con *C. uniloba* se han realizado para transferir la resistencia de campo a la antracnosis de los frutos observada en el parental silvestre (Lobo, Medina y Cardona, 2000). Al respecto, se ha presentado dominancia de la resistencia con algún grado de ataque por parte del patógeno en las plantas F1 derivadas de hibridación con *C. uniloba*, en estudios que se encuentran en marcha. También se pudo observar variabilidad entre las diferentes plantas híbridas hermanas, lo cual se deriva de la heterocigosis de los parentales. Las tres combinaciones interespecíficas exhiben vigor híbrido, especialmente los cruzamientos *C. uniloba* X *C. betacea* y *C. materna* X *C. betacea*, y aparentemente buena calidad en las bayas, aspecto que también se encuentra en proceso de evaluación. Por otro lado, en las plantas trihíbridas, al igual que en los retrocruzamientos de (*C. uniloba* X *C. betacea*) X *C. betacea*, se ha podido apreciar una gran variabilidad entre plantas hermanas. Con relación al resultado anterior, Rueda y colaboradores (2005) encontraron inhibición del crecimiento del hongo en bioensayos con un extracto clorometánico obtenido a partir de *C. uniloba*, lo cual fue congruente con los resultados de resistencia de campo al patógeno *Colletotrichum gloeosporioides*,

causante de la antracnosis de las bayas, por parte del material silvestre.

Lo presentado señala una amplia posibilidad para el desarrollo de programas de producción con cultivares mejorados de tomate de árbol, partiendo de procesos selectivos en poblaciones locales heterocigóticas, con enfoque descentralizado y con participación directa de los agricultores. Lo anterior se complementa con clonación de varios individuos élite en cada deme y evaluación posterior del avance obtenido en los procesos selectivos. En este caso, es importante el enriquecimiento de las poblaciones locales para tener una base genética más amplia, como se discutió en el caso del lulo.

Igualmente, los híbridos interespecíficos brindan una oportunidad para el enriquecimiento de la base genética y la obtención de heterosis, unidos a clonación de individuos superiores y al empleo de una base genética amplia, siendo importante evaluar el potencial *per se* de la F1 y, de ser preciso, realizar retrocruzamientos hacia el taxón cultivado con clonación de individuos superiores.

Sobre lo anterior, Stuber, Polaco y Sennior (1999) señalaron que la habilidad mundial para proveer cantidades adecuadas de alimento y fibra a partir de plantas domesticadas es resultado del esfuerzo empírico colectivo de los agricultores y los mejoradores durante milenios y que los incrementos en productividad son el producto de la selección artificial, consciente o inconsciente, de las expresiones fenotípicas en las especies objetivo.

Otro aspecto que merece estudiarse para lograr un mayor potencial agroindustrial, es la eliminación del sabor amargo de la parte externa del mesocarpo, lo cual debe partir de un proceso de caracterización de variabilidad en este sentido, acompañado de estudios del efecto ambiental en el atributo.

Finalmente, cabe señalar que, tanto en lulo como en tomate de árbol, es necesario implementar procesos de producción de material élite clonado que aseguren la identidad genética del material para la siembra, así como su calidad fisiológica y sanitaria.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El desarrollo de los frutales andinos de manera armónica, eficiente y competitiva, precisa de bases genéticas amplias conocidas en sus atributos a través de diversos procesos de caracterización y evaluación, como sustento a programas de producción de materiales para la siembra.

La variabilidad de las colecciones evaluadas de frutales andinos, de acuerdo con procesos desarrollados hasta el presente, es amplia.

Los procesos de caracterización han demostrado la presencia de atributos que ayudarían a solucionar problemas limitantes, como es el caso de la resistencia a la antracnosis de los frutos en el tomate de árbol.

Es importante relacionar los procesos de fenotipificación y genotipificación para la utilización del recurso germoplásmico y el desarrollo de programas de mejoramiento.

En el corto plazo, la selección y clonación de individuos superiores presentes en poblaciones locales, con enfoques de mejoramiento participativo, puede causar impacto en la producción de estos frutales.

Las poblaciones locales pueden enriquecerse para hacer más eficientes los procesos de selección participativa, a través de siembra simultánea de materiales élite de las colecciones.

En el mediano y largo plazos, la conformación de bases genéticas amplias permitirá seleccionar y clonar individuos superiores para su entrega, con oferta de varios clones para evitar los problemas de vulnerabilidad.

En algunos casos, como el del lulo, la domesticación dirigida a lograr cambios en el hábitat de siembra de la especie con relación al espontáneo, brindan la oportunidad de desarrollar cultivos adaptados a plena exposición solar, obviando daños por la tala de los bosques para la siembra.

Para conseguir un programa de apoyo eficiente al componente genético de la función productiva de los frutales

andinos, se precisa desarrollar una plataforma que integre los obtención / conservación / conocimiento de los recursos genéticos / premejoramiento / mejoramiento que atienda las necesidades de todos los actores de la cadena oferta de materiales para la siembra-producción-procesamiento-consumo.

Los esquemas de mejoramiento propuestos parten de bases genéticas amplias, hibridación y clonación de híbridos y por ende de heterosis, con visión de siembra de varios clones.

Los programas de producción de cultivares deben complementarse con esquemas de entrega de material para la siembra, con calidad fisiológica y sanitaria y que correspondan fielmente al material genético ofertado.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Ackerly, D., S.A. Dudley, S.E. Sultan, J. Schmidt, J.S. Coleman, C.R. Linder, D.R. Sanquist, M.A. Geber, A.S. Evans, T.E. Dawson y M.J. Lechowicz. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *BioScience* 50(11): 979-995.
- Afanador-Kafuri, L.; D. Minz, M. Maymon y S. Freeman. 2003. Characterization of *Colletotrichum* isolates from tamarillo, passionflower, and mango in Colombia and identification of a unique species from the genus. *Phytopathology* 93: 579-587.
- Arbeláez, C.A. y M.A. Mora. 1990. Caracterización fenotípica de uchuva (*Physalis* sp.). Trabajo de investigación para optar al título de Ingeniero Agrónomo. Universidad Nacional, sede Medellín. 68 p.
- Arias, F., L. Támara y F. Arbeláez. 2006. Apuesta exportadora agropecuaria 2006-2020. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, República de Colombia, 119 p.
- Baldoni, L. e I.R. Rugini. 2002. Genetic modification of agronomic traits in fruit crops. En: *Fruit and vegetable biotechnology*. Valpuesta, V. (ed.). CRC Press, Woodhead Publishing Company, Cambridge, England. pp. 25-113.
- Bermeo, A. 2005. Caracterización de la variabilidad morfológica y algunos atributos químicos de los frutos de una colección de lulo (*Solanum quitoense* Lam) y especies relacionadas de la sección *Lasiocarpa*. Trabajo de investigación para optar al título de Ingeniero Agrónomo. Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín. 41 p.
- Bernal, J., C. Díaz, A. Amaya y F. Vanegas. 2003. Generalidades del cultivo. En: *Tecnología para el cultivo del tomate de ár-*

bol. CORPOICA. Manual técnico 3. C.I. "La Selva", Rionegro, Antioquia. pp. 8-49.

- Bernal, J., M. Lobo y M. Londoño. 1998. Documento de presentación del material "Lulo La Selva". CORPOICA, Rionegro, Antioquia, Colombia. 77 p.
- Berthaud, J., J.C. Clement, L. Empraire, D. Louette, M. Pinton, J. Sanou, y G. Second. 2001. The role of local-level gene flow in enhancing and maintaining genetic diversity. En: *Broadening the genetic base of crop production*. Cooper, H.D., C. Spillane y M. Hodgkin (eds.). CABI Publishing, Willingford, Oxford, UK. pp. 81-103.
- Bohs, L. 1988. The Colombian species of *Cyphomandra*. *Revista Colombiana de Ciencias Exactas* 16: 66-75.
- Bohs, L. 1989. Ethnobotany of the genus *Cyphomandra* (*Solanaceae*). *Econ. Bot.* 43: 143-163.
- Bohs, L. 1991. Crossing studies in *Cyphomandra* (*Solanaceae*) and their systematic and evolutionary significance. *Am. J. Bot.* 78: 1683-1693.
- Bohs, L. 1994. *Cyphomandra* (*Solanaceae*), Monograph 63, New York Botanical Garden. 175 p.
- Bohs, L. 1995. Transfer of *Cyphomandra* (*Solanaceae*) and its species to *Solanum*. *Taxon* 44: 583-587.
- Bohs, L. 1997. *Solanum maternum* (*Solanaceae*), a new Bolivian relative of the tree tomato. *Novon* 7: 341-345.
- Bohs, L. 2004. A chloroplast DNA phylogeny of *Solanum* section *Lasiocarpa*. *Econ. Bot.* 29: 177-187.
- Brown, A.H.D., J.P. Grace y S.S. Speer. 1987. Designation of a "core collection" of perennial *Glycine*. *Soy. Gen. Newsl.* 14: 59-70.
- Brush, S.B. 2000. The issues of *in situ* conservation of crop genetic resources. En: *Genes in the field. On-farm conservation of crop diversity*. Brush, S.B.(ed.). Lewis Publishers. pp. 3-26.
- Byers, D.L. 2005. Evolution in heterogeneous environments and the potential of maintenance of genetic variation in traits of adaptive significance. *Genetica* 123: 107-124.
- Cadavid, A.C. 2005. Caracterización morfológica e isoenzimática de una colección colombiana de papayuelas de altura; *Vasococellea* spp, en el oriente antioqueño. Tesis M.Sc., Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Departamento de Ciencias Agronómicas, Medellín, Colombia. 101 p.
- Cadavid, A.C.; Villegas, B.E.; Medina, C.I.; Lobo, M.; Reyes, C. 2002. Caracterización morfológica de caricáceas de altura. En: *Memorias IV Seminario Nacional de Frutales de Clima Frío Moderado*, CORPOICA, UPB, C.D.T.F., noviembre 20-22, 2002. pp. 55-60.

- CAN, Comunidad Andina de Naciones. 1996. Decisión 391: Régimen Común de Acceso a los Recursos Genéticos de los países del Pacto de Cartagena. Sp.
- Cárdenas, W., M.L. Zuluaga y M. Lobo. 2004. Latencia en semillas de lulo (*Solanum quitoense* Lam.) y tomate de árbol (*Cyphomandra betacea* (*Solanum betaceum*) Cav Sendt) como aspecto básico para la conservación y el monitoreo de viabilidad de las colecciones. Plant Genetic Resources Newsletter 139: 31-41.
- Castro, D. y J.J. Díaz. 2001. Alternativas para el manejo integrado del cultivo de la mora de castilla (*Rubus glaucus* Benth.). Universidad Católica de Oriente, Unidad de Biotecnología Vegetal. Rionegro, Antioquia. P. 2-6.
- Cleveland, D.A. 2001. Is plant breeding science objective truth or social construction?. The case of yield stability. Agricultural and Human Values 18: 251-270.
- Cleveland, D.A., D. Soleri y S.E. Smith. 1994. Do Folk Varieties Have a Role in Sustainable Agriculture?. BioScience 44(11): 740-751.
- Cleveland, D.A., D. Soleri y S.E. Smith. 2000. A biological framework for understanding farmer's plant breeding. Econ. Bot. 54: 377-394.
- Cooper, H.D., C. Spillane y T. Hodgkin. 2001. Broadening the genetic base of crops: an overview. En: Broadening the genetic base of crop production (Cooper, H.D., C. Spillane y T. Hodgkin (eds.). CABI Publishing, New York, pp. 1-23.
- Cui, Z., T.E. Catter, J.W. Burton y R. Wells. 2001. Phenotypic diversity of modern Chinese and North American soybean cultivars. Crop Science 41: 1954-1967.
- Duvick, D. 1990. Genetic enhancement and plant breeding. En: Advances in new crops. Janick, J y J.E. Simon (eds.). Timber Press, Portland, OR., USA. 200 p.
- Ellstrand, N.C. y D.R. Elam. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. Annu. Rev. Ecol. Syst. 24: 217-242.
- Fajardo, D., I. Sánchez, F. Ángel, M. Grumm, J. Tohme, M. Lobo y W. Roca. 1998. Genetic variation analysis of the genus *Passiflora* L. using RAPD markers. Euphytica 101(3): 341-347.
- Falconer, D.S. 1989. Introduction to quantitative genetics. John Wiley & Sons., New York, 438 p.
- FAO (Food and Agricultural Organization). 1996. Global Plan of Action for the Conservation and Sustainable Utilization of Plant Genetic Resources for Food and Agriculture. Rome. 63 p.
- FAO (Food and Agricultural Organization). 2001. Tratado Internacional de Recursos Fitogenéticos para Alimentación y Agricultura. Rome. 250 p.
- Ferreira, M.E. y D. Grattapaglia. 1998. Introducción al uso de los marcadores moleculares en el análisis genético. EMBRAPA-Cenargem. Brasilia D.F. 221 p.
- Fory, P., I. Sánchez, A. Bohórquez, C.I. Medina y M. Lobo. 2004. Caracterización molecular de la colección colombiana de lulo (*Solanum quitoense* Lam). En: Memorias V Seminario Nacional e Internacional de Frutales. C.D.T.F.; Universidad Nacional, sede Manizales; CDC; Universidad de Caldas, CORPOICA. 11-13 agosto de 2004. Manizales. 443 p.
- Fowler, C. y T. Hodgkin. 2004. Plant genetic resources for food and agriculture: assessing global availability. Annu. Rev. Env. Res. 29: 143-179.
- Frankel, O.H., A.H.D. Brown y J.J. Burdon. 1995. The conservation of plant biodiversity. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 356 p.
- Fulton, T.M.; Beck-Bunn, T.; Emmatty, D.; Eshed, Y.; Lopez, J.; Petiard, C.; Uhlig, J.; Zamir, D.; Tanksley, S.D. 1997. QTL analysis of an advanced backcross of *Lycopersicon peruvianum* to the cultivated tomato and comparisons with QTLs found in other wild species. Theoretical and Applied Genetics 95: 881-894.
- García, L.M., R. García, C.I. Medina y M. Lobo. 2002. Variabilidad morfológica cualitativa en una colección de tomate de árbol. *Cyphomandra* (*Solanum*) *betacea* (*betaceum*). En: Memorias IV Seminario Nacional de Frutales de Clima Frío Moderado. CORPOICA, Universidad Pontificia Bolivariana, C.D.T.F., Medellín, Colombia, 20-22 de noviembre de 2002. pp. 49-54.
- Gepts, P. 2002. A comparison between crop domestication, classical plant breeding and genetic engineering. Crop Science 42: 1780-1790.
- Gepts, P. y R. Papa. 2002. Evolution during domestication. Encyclopedia of life sciences. Macmillan Publishers Ltd., Nature Publishing Group. pp. 1-7.
- Gianoli, E. 2004. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. En: Fisiología ecológica en plantas. mecanismos y respuestas al estrés en los ecosistemas. Cabrera, M.; (ed.). Departamento de Botánica. Universidad de Concepción. Concepción, Chile. pp. 13-25.
- Griffin, J.J. y F.A. Blazich. 2005. Ericaceae, Heath Family *Vaccinium* L. blueberry or cranberry. En: <http://wpsne.net/vaccinium.pdf>. 10p.; consulta: febrero 2005.
- Harlan, H.V. y M.L. Martini. 1919. A composite hybrid mixture. J. Am. Soc. Agr. 21: 487-490.
- Heinonen, L.M. y A.S. Meyer. 2002. Antioxidants in fruits, berries and vegetables. En: Fruit and vegetable processing. Jongen, K. (ed.). CRC Press, Woodhead Publishing Limited, Cambridge, UK. pp. 23-51.
- Heiser, C.B. 1993. The naranjilla (*Solanum quitoense*), the cocona (*Solanum sessiliflorum*) and their hybrid. Gustafson, J.P. (ed.). En: Gene conservation and Exploitation. Plenum Press, New York. P. 29-34.
- Heiser, C.B. y G. Anderson. 1999. "New Solanums". En: Perspectives on new crops and new uses. Janick, J. (ed.). ASHS Press. Alexandria, Virginia, USA. P. 379-384.
- Heiser, C.B.; 1985. Ethnobotany of the naranjilla (*Solanum quitoense*) and its relatives. Econ. Bot. 39: 4-11.
- Hong, T.D. y R.H. Ellis. 1996. A protocol to determine seed storage behaviour. IPGI, Technical Bulletin No 1. IPGRI, Rome, Italy. 63 p.
- Hong, T.D., S. Livingston y R.H. Ellis. 1997. Seed storage behaviour: A compendium. handbook for gene-banks. No 4. International Plant Genetic Resources Institute. Rome. En: www.ipgri.cgiar.org/themes/ex-situ/seed-setup.htm; consulta enero 2005.
- Howe, G.T. y A. Brunner. 2005. An evolving approach to understanding plant adaptation. New Phytologist 167: 1-5.
- Hoyos, R. y L. Afanador. 1998. Sistemas biotecnológicos para la selección acelerada de tomate de árbol (*Solanum betaceum*) por su resistencia a la antracnosis. En: Seminario de Frutales de Clima Frío Moderado. Manizales. pp. 40-45.
- Hoyt, E. 1988. Conserving the wild relatives of crops. IBPGR, IUCN, WWF. 45 p.
- IPGRI, International Plant Genetic Resources Institute. 1991. Dictionary of plant genetic resources. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands. 187 p.
- IPGRI, International Plant Genetic Resources Institute. 1998a. Genetic diversity is essential for the long term survival of living species. Briefing Sheet No 1. IPGRI-FAO. Sp.
- IPGRI, International Plant Genetic Resources Institute. 1998b. Conservation efforts can only be sustainable if linked effectively to the use of plant genetic resources. Briefing Sheet No 4. IPGRI-FAO. Sp.
- Jorgensen, S. y R. Mauricio. 2005. Hybridization as a source of evolutionary novelty: leaf shape in a Hawaiian composite. Genetica 123: 171-179.
- Kannenberg, L.W. y D.E. Falk. 1995. Models for the activation of plant genetic resources for crop breeding programs. Can. J. Plant Sci. 75: 45-53.
- Keller, L.E. y D.M. Waller. 2002. Inbreeding effects in wild populations. Trends in Ecology and Evolution. 17: 230-241.
- Koornneef, M. y Stam, P. 2001. Changing paradigms in plant breeding. Plant Physiology 125: 156-159.
- Laliberté, B. 1997. Botanical garden seed banks/genebanks worldwide, their facilities, collections and networks. Botanical Garden Conservation News 2(9): 18-23.

- Lecaros, J.M. 1982. El cultivo de la naranjilla en el Perú. En: Memorias Primera Conferencia Internacional de Lulo o Naranjilla. INIAP. Quito, Ecuador. Sp.
- Lobo, M. 1991. Perspectivas de la siembra del Lulo o Naranjilla (*Solanum quitoense* Lam.). Boletín Técnico. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Palmira 2(2): 125-132.
- Lobo, M. 1992. Recursos fitogenéticos: evolución, tipos y utilización. En: Memorias Curso Internacional de Recursos Fitogenéticos Vol 1. Universidad Nacional de Colombia, IBPGR, Ictex, OEA, Universidad del Valle. Palmira, Valle. 22 p.
- Lobo, M. 2000. Papel de la variabilidad genética en el desarrollo de los frutales andinos como alternativa productiva. En: Memorias. 3er Seminario de Frutales de Clima Frío Moderado. Centro de Desarrollo Tecnológico de Frutales, Manizales, Noviembre 15 al 17 de 2000. pp. 27-36.
- Lobo, M. 2002. Material para siembra y selección de variedades en un programa de frutales tropicales. Caso Guanábano (*Annona muricata* L.). En: Memorias Taller: Guanábano para Colombia y el mundo. Optimización de la cadena productiva. Biotec, CIAT. Palmira, Agosto de 2001. pp. 37-47.
- Lobo, M. 2003a. Bancos de germoplasma vegetal. CORPOICA, documento de trabajo, versión preliminar. Sp.
- Lobo, M. 2003b. Conservación, conocimiento y utilización de los recursos fitogenéticos en Colombia, con énfasis en alimentación y Agricultura. Insitito Alexander von Humboldt. 60 p.
- Lobo, M. 2004a. Recursos Genéticos de Especies Frutales. En: Memorias VIII Congreso Venezolano de Fruticultura. Maracaibo, Venezuela, 6 al 9 de julio de 2004. Maracaibo, Venezuela. pp. 1-13.
- Lobo, M. 2004b. Posibilidades y perspectivas del desarrollo de programas de mejoramiento en frutales andinos. Visión conceptual. En: Memorias V Seminario Nacional e Internacional de Frutales. C.D.T.F.; Universidad Nacional, sede Manizales; CDC; Universidad de Caldas, Corpoica. 11-13 agosto de 2004. Manizales. pp. 463-471.
- Lobo, M. y C.I. Medina. 2000a. Lulo (*Solanum quitoense* Lam.). En: Caracterização de Frutas Nativas da América Latina. Serie Frutas Nativas. Edição comemorativa do 30º aniversário da Sociedade Brasileira de Fruticultura. pp. 41-43.
- Lobo, M. y C.I. Medina. C.I. 2000b. Maracujá roxo (*Passiflora edulis* Sims. f. *edulis*). En: Caracterização de Frutas Nativas da América Latina. Edição comemorativa do 30º aniversário da Sociedade Brasileira de Fruticultura. P. 48-50.
- Lobo, M., C.I. Medina, O.A. Delgado, M.L. Zuluaga, M. Cardona, y A. Osorio. 2002. Recursos genéticos de frutales andinos en el sistema de bancos de germoplasma del estado colombiano. En: Memorias IV Seminario Nacional de Frutales de Clima Frío Moderado. CORPOICA, Universidad Pontificia Bolivariana, C.D.T.F., Medellín, Colombia, 20-22 de Noviembre de 2002. pp.43-48.
- Lobo, M.; C.I. Medina y M. Cardona. 2000. Resistencia de campo a la antracnosis de los frutos (*Colletotrichum gloiosporioides*) en tomate de árbol (*Cyphomandra betacea* (*Solanum betaceum*) Cav. Sendt.). Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín. 53(2): 1129-1141.
- Lobo, M.; E. Girard, J. Jaramillo y G. Jaramillo. 1983. El cultivo del lulo o naranjilla (*Solanum quitoense* Lam.). ICA-Infoma 17(1): 10-20.
- Marshall, D.R. 1989. Limitations to the use of germplasm collections. En: A.H.D. Brown, O.H. Frankel, D.R. Marshall y J.T. Williams (eds.). The use of plant genetic resources. Cambridge University Press. U.K. pp. 105-120.
- Mayr, E. 1942. Systematics and the origin of species. Columbia University Press. New York.
- Medina, C.I. 2003. Estudio de algunos aspectos Fisiológicos del lulo (*Solanum quitoense* Lam.) en el bosque húmedo montano bajo del oriente antioqueño. Tesis M.Sc., Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Departamento de Ciencias Agronómicas, Medellín, Colombia. 249 p.
- Medina, C.I. y M. Lobo. 2000a. Curuba (*Passiflora mollissima* (H.B.K.) Bailey). En: Caracterização de Frutas Nativas da América Latina. Edição comemorativa do 30º aniversário da Sociedade Brasileira de Fruticultura. pp.35-37.
- Medina, C.I. y M. Lobo. 2000b. Granadilla (*Passiflora ligularis* Juss). En: Caracterização de Frutas Nativas da América Latina. Edição comemorativa do 30º aniversário da Sociedade Brasileira de Fruticultura. pp. 38-40.
- Medina, C.I. y M. Lobo. 2004. Conocimiento de la variabilidad morfológica y química de Passifloras andinas (*Passifloraceae*). En: Memorias VIII Congreso Venezolano de Fruticultura, 6 al 9 de julio de 2004. Maracaibo, Estado Zulia, Venezuela.
- Medina, C.I., M. Lobo, E. Martínez y N. Riaño. 2004a. Estudios fisiológicos en lulo en el bosque húmedo montano bajo del oriente antioqueño. I. Crecimiento vegetativo. En: Memorias V Seminario Nacional e Internacional de Frutales. C.D.T.F.; Universidad Nacional, sede Manizales; CDC; Universidad de Caldas, CORPOICA. 11-13 agosto de 2004. Manizales. 455 p.
- Medina, C.I., E. Martínez, J.C. López, M. Lobo y N. Riaño. 2004b. Comportamiento bioquímico y del intercambio gaseoso del lulo (*Solanum quitoense* Lam.) a plena exposición solar en el bosque húmedo montano bajo. En: Memorias XXXIV Congreso COMALFI. Rendimiento potencial de cultivos: fisiología y manejo. Competitividad y futuro. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. Mayo 5-7 de 2004. 98 p.
- Medina, C.I., E. Martínez, J.C. López, M. Lobo y N. Riaño. 2005. Distribución de la fitomasa en distintas etapas del crecimiento del lulo (*Solanum quitoense* Lam.) a plena exposición solar en el oriente antioqueño. En: Memorias XXXV Congreso COMALFI. Fisiología de la Producción de Plantaciones Tropicales para un Mercado Global. Medellín, Colombia. Agosto 17-19 de 2005. 47 p.
- Medina, C.I., M. Lobo y R. Correa. 2000. Caracterización morfológica y química de Passifloras andinas como apoyo al desarrollo de estas especies. En: Memorias 3er Seminario de Frutales de Clima Frío Moderado. Centro de Desarrollo Tecnológico de Frutales, C.D.T.F. Manizales, noviembre 15 al 17 de 2000. pp. 13-18.
- Medina, C.I., M. Lobo, R. García y L. García. 2004. Caracterización morfológica de tomate de árbol (*Cyphomandra betacea* Sendt. Solanaceae). En: Memorias VIII Congreso Venezolano de Fruticultura, 6 al 9 de julio de 2004. Maracaibo, Estado Zulia, Venezuela.
- Medina, C.I. y M. Lobo. 1995. Caracterización morfológica de germoplasma. En: Memorias Curso Taller Caracterización de Germoplasma Vegetal. Corpoica, Rionegro, Antioquia, Colombia. pp. 60-63.
- Mehlenbacher, S.A. 1995. Classical and molecular approaches to breeding fruits and nut crops for disease resistance. Hort Science 30: 466-477.
- Mifflin, B. 2000. Crop improvement in the 21st century. J. Exp. Bot. MP Special Issue: 1-8.
- Miller, J.S. y P. Diggle. 2003. Diversification or andromonoecy in *Solanum* section *Lasiocarpa*: the roles of phenotypic plasticity and architecture. Am. J. Bot. 90: 707-715.
- Ordás, A., R.A. Malvar y A.M. de Ron. 1994. Relationships among american and spanish populations of mayze. Euphytica 79: 149-161.
- Patiño, V.M. 1962. Edible fruits of *Solanum* in South America historic and geographic references. Botanical Museum Leaflets Harvard University 19(10): 215-234.
- Patiño, V.M. 2002. Historia y dispersión de los frutales nativos del neotrópico. Centro Internacional de Agricultura Tropical, CIAT, Palmira, Colombia. 655 p.
- Peleman, J.D. y J.R. van Der Voort. 2003. Breeding by design. Trends in Plant Science 8: 330-334.

- Pritsch, C. 2001. El pre-mejoramiento y la utilización de los recursos fitogenéticos. En: www.fagro.edu.uy/fitotecnia/Documentos/Premejoramiento.pdf; consulta: enero 2005.
- Pulgarín, O. 1989. Caracterización fenotípica preliminar de 13 colecciones de uchuva (*Physalis peruvianum* L.). Tesis para optar al título de Biología. Universidad de Antioquia, Medellín, 136 p.
- Ramprasad, V. 1998. Genetic engineering and the myth of feeding the world. *Biotech. Dev. Mon.* 35: 24.
- Reed, D.H. 2005. Relationship between population size and fitness. *Cons. Biol.* 19: 563-568.
- Reed, D.H. y R. Frankham. 2003. Correlation between population fitness and genetic diversity. *Cons. Biol.* 17: 230-237.
- Restrepo, J.F. 2000. Perspectivas de mejoramiento genético de passifloras. En: *Memorias 3er Seminario de Frutales de Clima Frío Moderado. Centro de Desarrollo Tecnológico de Frutales. Manizales, noviembre 15 al 17 de 2000.* pp. 37-50.
- Ross-Ibarra, J. 2005. Quantitative trait loci and the study of plant domestication. *Genetica* 123: 197-204.
- Rosso, C.A., C.I. Medina y M. Lobo. 2002. Morphologic characterization and agronomic evaluation of a Colombian collection of arracacha (*Arracacia xanthorrhiza* Bancroft). *Plant Genetic Resources Newsletter* 132: 22-29.
- Rueda, A., F. Echeverri, F. Torres, A. Gallego, W. Quiñónez y M. Lobo. 2005. Perfil químico y microbiológico del tomate de árbol (*Cyphomandra* spp) y su papel contra *Colletotrichum gloeosporioides* Penz. agente causal de la antracnosis. *Actualidades Biológicas* 27 (Suplemento 1): 117-121.
- Sahaza, D.P. y M.L. Henao. 2001. Evaluación y caracterización morfológica del lulo (*Solanum quitoense* Lam). Trabajo de investigación para optar al título de Ingeniero Agrónomo. Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín. 57 p.
- Saldarriaga, A., J. Bernal y P.J. Tamayo. 1997. Enfermedades del cultivo del tomate de árbol en Antioquia: Guía de reconocimiento y control. CORPOICA. Rionegro, Antioquia. Boletín técnico. 43 p.
- Sánchez, I., F. Angel, D. Fajardo, M.F. Castillo, M. Lobo, J. Tohme y W. Roca. 2002. Caracterización molecular, base sólida para el mejoramiento genético de *Passifloraceae* Juss. *Fitotecnia Colombiana* 2(1): 1-10.
- Sánchez, I., F. Angel, M. Grumm, M. Duque, M. Lobo, J. Tohme y W. Roca. 1999. Variability of chloroplast DNA in the genus *Passiflora* L. *Euphytica* 106: 15-26.
- Scheldeman, X., J. Willems, G. Coppens-D'eeckembrugge, L. Romeijn-Peters, M.T. Restrepo, J. Romero, D. Jiménez, M. Lobo, C.I. Medina, C. Reyes, D. Rodríguez, J.A.A. Ocampo, P. van Damme y P. Goetgebeur. 2006. Distributions, diversity and environmental adaptation of highland papayas (*Vasconcellea* spp.) in tropical and subtropical America. *Cons. Biol.* 16(6): en prensa.
- Schultes, R.E. 1949. *Plantae Colombianae XII. De Plantis Principaliter Amazoniae Colombianae.* Botanical Museum Leaflets, Harvard University 14(2): 21-47.
- Segura, S., G. Coppens-D'eeckembrugge, G., L. López, M. Grum y L. Guarino. 2003. Mapping the potential distribution of five species of *Passiflora* in Andean countries. *Gen. Res. Crop Evol.* 50: 555-566.
- Simmonds, N.W. 1993. Introgression and incorporation. Strategies for the use of genetic resources. *Biol. Rev.* 68: 539-562.
- Skrede, G., R.E. Wrolstad y R.W. Durst. 2000. Changes in anthocyanins and polyphenolics during juice processing of highbush blueberries (*Vaccinium corymbosum*). *J. Food Sci.* 65(2): 357-364.
- Southon, S. y R. Faulks. 2002. Health benefits of increased fruit and vegetable consumption. En: *Fruit and vegetable processing. Improving quality.* Jongen, W. (ed.). CRC Press, Woodhead Publishing Limited. Cambridge, UK. pp. 5-51.
- Spillane, C. y P. Gepts. 2001. Evolutionary and genetic perspectives on the dynamics of crop gene pools. En: *Broadening the genetic base of crop production.* Cooper, H.D.; C. Spillane y H. Hodkin (eds.). CAB, Walling, Oxford, UK. pp. 25-70.
- Stuber, C.W., M. Polacco y L. Sennior. 1999. Synergy of empirical breeding, marker-assisted selection, and genomics to increase crop yield potential. *Crop Sci.* 39: 1571-1583.
- UNEP - United Nations Environmental Programme. 1992. *Convention on Biological Diversity. Environmental Law and Institutions Programme Activity Centre.* June 1992. 52 p.
- USDA Human Nutrition Research Center. 2002. Antioxidants and blueberries continue to be a hot topic. *The Blueberry Bulletin* 38(21): 5-6.
- Votaba, E.J., G.P. Nabhan y P.W. Bosland. 2002. Genetic diversity and similarity revealed via molecular analysis among and within an *in situ* population and *ex situ* accessions of chiltepin (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*). *Con. Gen.* 3: 123-129.
- Whalen, M.D., D.E. Costich y C. Heiser. 1981. Taxonomy of *Solanum* section *Lasiocarpa*. *Gentes Herbarum* 12: 41-129.
- Xiao, J., S. Grandillo, S.N. Ahn, S.R. McCouch, S.D. Tanksley, J. Li y L. Yuan. 1996. Genes from the wild rice improve yield. *Nature* 384: 223-224.
- Zhou, X., T.E. Carter, Z. Cui, S. Miyazaki y J. Burton. 2002. Genetic diversity patterns in Japanese soybean cultivars based on coefficient of parentage. *Crop Sci.* 42: 1331-1342.
- Zohary, D. 2004. Unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Econ. Bot.* 58: 5-10.