Agronomía Costarricense 16(2): 279-286. 1992

AUTOINCOMPATIBILIDAD EN *Capsicum pubescens*[1/*]

Mario Saborío **
Cyro Paulino Da Costa ***

ABSTRACT

Self-incompatibility in *Capsicum pubescens*. The self-incompatibility is a common phenomenon in angiosperms. In solanaceae the gametophytic system controlled by multiple alleles is found in economically importan genera such as *Nicotiana, Lycopersicon, Petunia, Solanum* and *Capsicum*. In Piracicaba, Sao Paulo (Brasil), 12 genotypes of *Capsicum pubescens* were classified according to their self-incompatibility reaction. It was also intended to overcome this reaction by means of bud pollination. The classification was made according to an "self-incompatibility index" and the pollen tube growth in the style tissue. Bud pollinations were attempted one, two and three days before anthesis. The *Capsicum pubescens* gentoypes showed variation with respect to the self-incompatibility reaction, thus these were classified as self-compatible, partially self-incompatible and self-incompatible genotypes, probably as a consequence of mutations at locus S. The inhibition of pollen tube growth was observed at different levels of the style and possibly took place also at the ovary tissue. Self-incompatibility was difficult to overcome by bud pollination; this is not of practical use for obtain selfed progenies in self-incompatible populations.

INTRODUCCION

El género *Capsicum* es originario de América del Sur y actualmente se acepta que existen 5 especies domesticadas: *C. annuum, C. frutescens, C. chinense, C. baccatum* y *C. pubescens* siendo ésta última cultivada en las tierras altas de América del Sur, América Central y México (Smith y Heiser, 1957). Yaqub y Smith (1971) informaron de la existencia de autoincompatibilidad gametofítica en *C. pubescens*, fenómeno que es de importancia para el estudio de evolución de la especie y para trabajos de mejoramiento genético.

Tomando en cuenta que *C. pubescens* fue domesticada en los Andes bolivianos bajo condiciones de clima frío, esta especie podría ser considerada como una alternativa para el cultivo de chile picante en regiones hortícolas con estas condiciones climáticas. Además, las variedades de esta especie son cultivares primitivos con alto grado de variabilidad genética y, por consecuencia, con gran posibilidad de ser mejoradas.

Según la definición de Lundquist (1964) la autoincompatibilidad es "la inhabilidad de una planta hermafrodita para producir zigotos después de autopolinización". Los sistemas de autoincompatibilidad se pueden clasificar según el tiempo de acción génica, la asociación con polimorfismo floral, el sitio de expresión génica y la influencia de series polialélicas (De Nettancourt, 1977).

El tipo más común de control genético de la autoincompatibilidad incluye el locus S con alelos múltiples (De Nettancourt, 1977) y el rechazo del polen en el pistilo ocurren cuando los productos de los alelos S en el estigma, estilo u ovario son también expresados por el grano de polen o por el tubo polínico. En el sistema gametofítico

1/ Recibido para publicación el 10 de setiembre de 1990.
* Parte del Trabajo de M.Sc. desarrollado por el primer autor en la Escuela Superior de Agricultura "Luis de Queiroz" de la Universidad de Sao Paulo, Brasil.
** Programa de Hortalizas, Ministerio de Agricultura y Ganadería. Apartado 10094, 1000 San José, Costa Rica.
*** Departamento de Genética, Escuela Superior de Agricultura "Luis Queiroz", Apartado 83, CEP 13400 Piracicaba, Sao Paulo, Brasil.

no existe dominancia de los alelos S, o sea, las progenies son heterocigotas para ese locus (Gaude y Dumas, 1987). De acuerdo con Yaqub (1967), el sistema de alelos múltiples controlado gametofíticamente es el más común en términos de número de familias y especies en que está presente, y ha sido identificado en solanáceas de importancia económica como *Nicotiana, Solanum, Lycopersicon, Petunia* y *Capsicum.*

En *Nicotiana alata* el crecimiento de los tubos polínicos es paralizado en el tercio superior del estilo (Clarke *et al.*, 1985) y en *Lycopersicon peruvianum, Capsicum cardenasii* y *Capsicum pubescens* también fue observada la inhibición del crecimiento de tubos polínicos en la parte superior del estilo (Webb y Williams, 1988; Yaqub, 1967).

La obtención de progenies autofecundadas en plantas autoincompatibles puede realizarse para selección de genes recesivos de interés particular, establecimiento de líneas con alta capacidad de combinación para producción de semilla híbrida y mantenimiento de altos niveles de fertilización bajo condiciones desfavorables a la polinización cruzada. Los mecanismos por los cuales se puede superar la autoincompatibilidad son de naturaleza genética tales como alteración en el nivel de ploidía o mutación génica, o de naturaleza fisiológica como el uso de radiaciones, fertilización *in vitro*, injerto, mutilización e inyección, polen pionero, tratamiento con altas temperaturas, aplicación de hormonas y factores relacionados con la edad del tejido.

Tomando en cuenta que la expresión de la incompatibilidad en el estilo generalmente coincide con la madurez de la flor, se ha intentado la técnica de polinización en el botón floral, bajo la hipótesis de que en ese estado el gen S todavía no ha activado los mecanismos fisiológicos que determinan la reacción de incompatibilidad. Según Linskens (1975) el momento óptimo para la polinización en el botón floral corresponde al período entre 2 y 4 días antes de la antesis. En *C. pubescens* y *C. cardenasii* el empleo de esta técnica no produjo fructificación porque los tubos polínicos no penetraron más del 20% de la longitud del estilo (Yaqub, 1967). Por otra parte, Gradziel y Robinson (1986) obtuvieron éxito en la autopolinización sobre estigmas inmaduros de *Lycopersicon* y *Solanum* por medio de la aplicación de una solución de ácido bórico y nitrato de calcio más una capa de aceite mineral sobre la superficie estigmática polinizada.

Los objetivos de este trabajo fueron clasificar los genotipos de *C. pubescens* en relación a su reacción de autoincompatibilidad y superar esta reacción por medio de autopolinización en la fase de botón floral.

MATERIALES Y METODOS

El trabajo se realizó en condiciones de campo y laboratorio de la Escuela Superior de Agricultura "Luiz de Queiróz" de la Universidad de Sao Paulo, (Brasil), localizada en Piracicaba, estado de Sao Paulo, a 22º42'30" S y 580 msnm, durante el período de enero a noviembre de 1988.

Se utilizaron 12 introducciones de *C. pubescens* las cuales fueron obtenidas del Banco de Germoplasma de Hortalizas del Departamento de Genética (Universidad de Sao Paulo, Brasil) y del Programa de Recursos Fitogenéticos del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE, Costa Rica) (Cuadro 1).

La etapa de almácigo fue conducida en invernadero y el trasplante al campo se realizó a los 60 días después de la siembra, a una distancia de 1,0 m y 1,5 m entre plantas e hileras respectivamente, con 10 plantas por introducción.

Los genotipos fueron clasificados según su reacción de incompatibilidad con base en 2 metodologías: el porcentaje de fructificación en flores autopolinizadas y el crecimiento de los tubos polínicos en el estilo.

Cuadro 1. Identificación de los genotipos de *Capsicum pubescens* evaluados. Piracicaba, Sao Paulo, Brasil. 1988.

Nº de introducción*	Denominación	Procedencia
82P1	Rocoto	Bolivia
351	Rocoto	Perú
393	Rocoto	Perú
496	Nº 917 REG/FAO	Guatemala
501	Nº 945 REG/FAO	Guatemala
513	N'127 AJ1	Bolivia
1001	CATIE 742B	Costa Rica
1002	CATIE 9129	México
1003	CATIE 6140	Guatemala
876	Chile peruano	Perú
791	Chile cubano	México
557	Nº 290 Locoto	Bolivia

* Código de introducción del Banco de Germoplasma de Hortalizas, Departamento de Genética, Universidad de Sao Paulo.

En la autopolinización se marcaron al menos 30 botones florales por genotipo, los cuales fueron emasculados un día pre-antesis y cubiertos con conos de papel según la técnica de Dempsey (1961). Al día siguiente fueron polinizados con polen de anteras maduras de la misma planta y se cubrieron de nuevo para evitar contaminación con polen extraño. Se efectuó un intercruzamiento controlado (flores emasculadas) entre las 10 plantas de cada genotipo para estimar el índice de fructificación. Los desvíos con relación a la autopolinización fueron sometidos a la prueba de chi-cuadrado. Se calculó el índice de autoincompatibilidad según Zapata y Arroyo (1978) adaptado por Kenrick y Knox (1985) y Gaude y Dumas (1987), de la siguiente forma:

$$IAI = \frac{NFOAP/NFAP}{NFOIC/NFIC}$$

donde: IAI = índice de autoincompatibilidad
NFOAP = número de frutos obtenidos en la autopolinización
NFAP = número de flores autopolinizadas
NFOIC = número de frutos obtenidos en el intercruzamiento
NFIC = número de flores intercruzadas

Así, los genotipos con IAI < 1 fueron consideradas autocompatibles (AC), aquellos con 0,2 < IAI < 1 se clasificaron como parcialmente autoincompatibles (PAI) y los genotipos con IAI < 0,2 fueron autoincompatibles (AI).

La observación del crecimiento de los tubos polínicos en el estilo se realizó según la metodología propuesta por Martin (1959). Se autopolinizaron 10 flores por genotipo, cuyos estilos fueron fijados 48 h después en solución FAA (formalina, alcohol y ácido acético) por 24 h. Posteriormente, fueron lavados con agua destilada y se trataron en NaOH durante 10 h. Una vez eliminado el NaOH con agua destilada, se trataron con el colorante anilina azul hidrosoluble al 0,1% en K_3PO_4 0,1 N durante 4 h. Los estilos fueron colocados en un portaobjetos y la observación del crecimiento de los tubos polínicos se realizó en un microscopio óptico dotado de una fuente de luz ultravioleta.

Se intentó superar la barrera de la autoincompatibilidad con autopolinizaciones en la fase de botón floral. Con el propósito de discriminar diferencias en la expresión del genotipo de autoincompatibilidad en cuanto al tiempo de acción génica del locus S, la fase de botón floral se dividió en 3 subfases: 1, 2 y 3 días pre-antesis. En cada genotipo fueron escogidos y autopolinizados 20 botones florales para cada subfase. La mayoría de las introducciones presentaron el estigma seco en la fase de botón mientras que en la antesis se observó normalmente el estigma mucilaginoso. Debido a ello, se repitió el procedimiento descrito anteriormente (autopolinización en 3 subfases del botón floral), pero colocando sobre el estigma de cada flor una solución de H_3BO_3 (100 ppm) y $Ca(NO_3)_2$ (300 ppm) y una capa de aceite mineral, según la metodología propuesta por Gradziel y Robinson (1986). Esta técnica tuvo como fin proveer al polen de un microambiente adecuado para germinar, en ausencia del mucílago naturalmente provisto por el estigma en su estado óptimo de madurez.

RESULTADOS Y DISCUSION

Indice de autoincompatibilidad

El Cuadro 2 presenta los resultados del intercruzamiento, autopolinización y estimación del índice de autoincompatibilidad (IAI). En el intercruzamiento se obtuvieron porcentajes de fructificación entre 8,88 y 40%. En trabajos de mejoramiento de *Capsicum* normalmente son reportados bajos índices de fructificación debido a factores climáticos, desbalances nutricionales y ausencia de receptividad del estigma (Dempsey, 1961; Cochran, 1966; Kiss y Paal, 1975). En genotipos autoincompatibles (AI) y parcialmente autoincompatibles (PAI) los bajos índices de fructificación posiblemente pueden explicarse principalmente por el efecto de los alelos de incompatibilidad. Esta explicación no es válida para la introducción 351, en la cual puede haber existido el efecto de "viabilidad gamética reducida" como consecuencia del desbalance cromosómico que, según Shopova (1966), puede existir en algunos genotipos de *Capsicum* debido a la depresión endogámica que ocurrió en el proceso de domesticación.

En la autopolinización se observó (Cuadro 2) que el porcentaje de fructificación osciló entre 0 y 31,37%. Las introducciones se clasificaron como AI, PAI y AC según los desvíos del número de frutos esperado y la significancia de la prueba chi-cuadrado. El término de parcial autoincompatibilidad (PAI) tiene analogía con el término

Cuadro 2. Análisis del sistema reproductivo en *Capsicus pubescens* y estimación del índice de autoincompatibilidad. Piracicaba, Sao Paulo, Brasil. 1988.

Variedad	Intercruzamiento			Autopolimización			Número esperado de frutos	x^2	IAI[5]	Fenotipo
	NFIC[1]	NF01C[2]	Fructific. %	NFAP[3]	NFOAP[4]	Fructific. %				
82 Pl	45	4	8,8	73	1	1,37	6,48	4,63*	0,15	AI
351	45	10	22,22	36	8	22,22	8,00	0,00ns	1,00	AC
393	45	6	13,33	43	0	0,0	5,73	5,73*	0,00	AI
496	45	6	13,33	39	4	10,25	5,20	0,28ns	0,77	PAI
501	45	18	40,00	30	1	3,33	12,00	10,08**	0,08	AI
513	45	15	33,33	62	1	1,61	20,66	18,71**	0,05	AI
1001	45	7	15,55	32	2	6,25	4,98	1,78ns	0,40	PAI
1002	45	18	40,00	45	0	0,0	18,00	18,00**	0,00	AI
1003	45	14	31,11	43	1	2,32	13,37	11,44**	0,07	AI
876	45	11	24,44	44	0	0,0	10,75	10,75**	0,00	AI
791	45	18	40,00	51	16	31,37	20,40	0,95ns	0,78	PAI
557	45	12	26,66	83	0	0,0	22,13	22,13**	0,00	AI

1 Número de flores intercruzadas
2 Número de frutos obtenidos del intercruzamiento
3 Número de flores autopoliniazadas
4 Número de frutos obtenidos de la autopolinización
5 Indice de autoincompatibilidad $\frac{NFOAP / NFAP}{NFOIC / NFIC}$

"pseudocompatibilidad" citado por Mather (1953) y Rowlands (1964) según el cual algunos genotipos autoincompatibles son capaces de autofructificar ante condiciones adversas como ausencia de insectos polinizadores. Con el proceso de domesticación de *Capsicum* el hombre debe haber llevado algunas razas a otros ambientes en que no existía el polinizador natural y este factor selectivo puede haber favorecido el aumento en la frecuencia de alelos de autocompatibilidad. De hecho, genotipos PAI provenían de Guatemala, Costa Rica y México, que son lugares muy distantes del sitio de origen de la especie (Bolivia Central), y en donde pueden existir condiciones climáticas diferentes a la sierra boliviana, con las consecuentes alteraciones en la estructura genética de esas poblaciones de *C. pubescens*.

El concepto de pseudocompatibilidad sugiere, fundamentalmente, 2 enfoques: a) el surgimiento de individuos AC en poblaciones AI (Gaude y Dumas, 1987) y b) la acción de factores ambientales sobre genes modificadores, aumentando la velocidad de crecimiento de tubos polínicos y permitiendo así la obtención de semilla autofecundada, tal como se ha observado en *Petunia* (Linskens, 1975). En este caso, la intensidad en la variación ambiental determinaría diferentes grados de expresión del gen de incompatibilidad, lo cual resultaría en una tasa variable de crecimiento de los tubos polínicos y se produciría una cantidad variable de semillas.

El Cuadro 3 muestra los resultados del número de semillas por fruto en condiciones de polinización abierta y autopolinización manual y se observa que no hubo desvíos significativos para esta variable. Esto indica que cuando hubo quiebra de la reacción de autoincompatibilidad (en los genotipos PAI) con la autopolinización, llegó la misma cantidad de tubos polínicos a los óvulos que con la polinización abierta, lo cual es evidencia de que la reacción de pseudocompatibilidad no se dió por acción del ambiente sobre genes modificadores, como en el caso de *Petunia* (Linskens, 1975), y sí por la presencia de plantas totalmente autocompatibles dentro de la población. Esto concuerda con el concepto de Gaude y Dumas (1987) y con la hipótesis de Yaqub (1967) con relación al proceso evolutivo de la compatibilidad en *Capsicum*, que admite la aparición de mutantes autocompatibles como un paso intermedio hasta la total autocompatibilidad.

En el caso de los genotipos clasificados como AI, con baja o ninguna capacidad para autofructificar, es posible que hayan sido domesticados en

Cuadro 3. Número promedio de semillas por fruto en condiciones de polinización abierta y autopolinización en genotipos de *C. pubescens*. Piracicaba, Sao Paulo, Brasil. 1988.

Variedad	Número de semillas por fruto		
	Polinización abierta	Autopolinización	X2
82P1	25,0	23,0	0,16 ns
351	40,0	37,4	0,17 ns
393	11,6	---	---
496	28,8	34,0	0,94 ns
501	23,3	20,0	0,47 ns
513	15,0	18,0	0,60 ns
1001	16,5	23,5	2,97 ns
1002	15,7	---	---
1003	20,7	18,0	0,35 ns
876	28,8	---	---
791	20,5	27,3	2,25 ns
557	15,6	---	---

ns = Diferencia no significativa según prueba de chi-cuadrado.

ambientes donde no hubo circunstancias adversas a la polinización natural y así no hubo presión de selección que favoreciera el aumento en frecuencia de genes mutantes que determinaría pseudoautoincompatibilidad en la población.

Observación de tubos polínicos

La observación del crecimiento de los tubos polínicos en el tejido estilar a través del microscopio de fluorescencia permitió discriminar los genotipos de la siguiente forma: en las introducciones 82P1, 1002 y 1003 la inhibición de los tubos polínicos ocurrió en el tercio superior del estilo y su comportamiento concuerda con su IAI y con la típica reacción de autoincompatibilidad reportada en otros trabajos con *Capsicum* (Yaqub, 1967), *Lycopersicon* (Webb y Williams, 1988) y *Nicotiana* (Clarke *et al.*, 1985; Gaude y Dumas, 1987). Las introducciones 501, 513, 393, 557, 876 y 1001 presentaron la reacción de inhibición a diferentes niveles del estilo y posiblemente a nivel de ovario, aunque esto último, por no disponer de preparaciones microscópicas, no fue comprobado. Según el IAI las introducciones 501, 513, 393, 557 y 876 fueron AI y la introducción 1001 PAI. En el Cuadro 3 se observa que cuando la introducción 1001 autofructificó el número de semillas fue normal. Se puede concluir entonces que los pocos tubos polínicos que alcanzaron el micrópilo fueron inhibidos en el ovario. La ausencia de manifestación de PAI en el genotipo 1001 en esta fase del experimento, o sea, estilos con reacción de autocompatibilidad, se debió posiblemente a efecto de tamaño de la muestra.

Los casos de expresión de la reacción en el ovario son escasos en la literatura. Stout y Chandler (1933) encontraron que en *Hemerocallis citrina* la inhibición de los tubos polínicos ocurrió en la entrada o dentro del ovario. En *Lilium pardalinum* el crecimiento de los tubos polínicos fue normal hasta la base del estilo pero no ocurrió fertilización (Brock, 1954). En *Theobroma* cacao se determinó que la reacción ocurrió entre células gaméticas y se inhibió la fusión a nivel de saco embrionario (Cope, 1962). De un modo general, las familias que presentan sistemas de AI se caracterizan por tener factores en común, principalmente con relación a la naturaleza de la reacción (gametofítica o esporofítica) y el sitio de expresión génica. En las solanáceas el sistema gametofítico y la inhibición a nivel de estilo son factores que identifican el sistema de incompatibilidad. En *Lycopersicon peruvianum* se observó que cuando los tubos polínicos incompatibles pasaron a través de la base del estilo, fueron reprimidos en la continuación del tejido transmisor en la placenta (Webb y Williams, 1988). Todo parece indicar que el producto del gene S está asociado con la fluidez del medio en el tejido transmisor, pero su concentración puede variar en los diferentes niveles del estilo u ovario. Por otra parte, el tubo polínico crece en el estilo a expensas de las reservas del grano de polen y cuando éstas se agotan las células del estilo proveen las sustancias necesarias para el crecimiento (Mulcahy y

Cuadro 4. Porcentaje de pegamento de la autopolinización en la fase de botón floral, con y sin coadyuvantes, en las introducciones de *C. pubescens*. Piracicaba, Sao Paulo, Brasil. 1988.

Genotipo	Fase del botón floral *					
	Sin coadyuvantes			Con coadyuvantes		
	1	2	3	1	2	3
82P1	25	0	0	15	0	0
351	0	0	0	0	0	0
393	0	0	0	15	0	0
496	5	0	0	0	0	0
501	0	0	0	0	0	0
513	0	0	0	0	0	0
1001	0	0	0	0	0	0
1002	0	0	0	0	0	0
1003	0	0	0	0	0	0
876	10	0	0	0	0	0
791	0	0	0	0	0	0
557	10	15	0	0	0	0

* 1 = un día pre-antesis
2 = dos días pre-antesis
3 = tres días pre-antesis
Coadyuvante = H_3BO_3 a 100 ppm + ($Ca(NO_3)_2$) a 300 ppm + aceite mineral, aplicado sobre el estigma

Mulcahy, 1983). De este modo, los diferentes sitios de inhibición de los tubos polínicos encontrados en los genotipos de *C. pubescens*, fenómeno nunca antes reportado en el género *Capsicum*, puede explicarse con base en diferencias en el tamaño de los granos de polen, y así, diferente capacidad para crecer a expensas de sus reservas hasta un punto en que al utilizar sustancias de origen estilar sucedió la reacción de incompatibilidad por la acción de los productos del gen S. La otra explicación posible es la concentración diferencial de los productos del gen S a diferentes niveles del tejido transmisor, y no se pude descartar la combinación de ambos fenómenos en la determinación de la reacción.

Autopolinización en fase de botón floral

Los resultados de la autopolinización en la fase de botón floral se muestran en el Cuadro 4.

Cuando el polen fue colocado sobre el estigma sin coadyuvantes algunas introducciones fructificaron en un bajo porcentaje en las fases del botón 1 y 2. Sin embargo, 3 días antes de la antesis la polinización no tuvo ningún éxito. De acuerdo con estos resultados la fase de botón floral no puede considerarse de utilidad práctica para obtener semilla autofecundada en estas variedades.

Observaciones al estereoscopio de los estigmas en todas las introducciones indicaron la presencia de fluido estigmático en la antesis, no obstante en la fase de botón floral todas las introducciones tuvieron el estigma seco, excepto la 557.

Cuando se usaron las sustancias coadyuvantes con el objetivo de proveer un medio adecuado para el polen, los resultados no fueron satisfactorios. Esto indica que, aunque el polen germinó (tal como fue observado en pruebas *in vitro*) el tubo polínico no creció dentro del estilo. Lo anterior sugiere que los resultados obtenidos fueron independientes de la interacción polen pistilo con respecto a la reacción de autoincompatibilidad, pero fueron dependientes de su interacción con respecto a la madurez del estilo, es decir, el estilo inmaduro no tuvo un medio adecuado para el crecimiento de los tubos polínicos. Estos resultados concuerdan con Yaqub (1967) con respecto a la ausencia de respuesta a la autopolinización en el botón floral en variedades autoincompatibles. Sin embargo, Yaqub (1967) obtuvo de 50 a 60% de fructificación en las variedades autocompatibles, sin el uso de coadyuvantes. Además, la técnica ha dado resultado positivo en otras especies como *Brassica* (Den Nettancourt, 1977), *Oenothera* (Lewis, 1951), *Petunia* (Linskens, 1975; Shivanna y Rangswamy, 1969). Las diferencias del presente

trabajo con estos autores sólo pueden ser atribuidas a un efecto particular del genotipo, y es posible afirmar que entre diferentes especies y aún entre cultivares o razas de la misma especie, la expresión de la reacción de autoincompatibilidad presenta variación. Además, no debe descartarse el efecto del ambiente en esa variación.

Por lo anterior se concluye que la autoincompatibilidad no fue eficientemente superada por polinización en el botón floral y no se puede recomendar para obtención de progenies autofecundadas en población AI de *C. pubecens*.

RESUMEN

Se clasificaron 12 genotipos de *Capsicum pubescens* por su reacción de autoincompatibilidad y se intentó superar la autoincompatibilidad por autopolinización en la fase de botón floral. Las variedades se clasificaron según el "índice de autoincompatibilidad" y el crecimiento de los tubos polínicos en el estilo. La autopolinización en el botón floral se realizaó 1, 2 y 3 días preantesis. Las variedades de *Capsicum pubescens* mostraron variación con relación a su reacción de autoincompatibilidad. Hubo genotipos que clasificaron como autocompatibles parcialmente autoincompatibles y autoincompatibles. En éstos existe una frecuencia variable de plantas totalmente autoincompatibles, probablemente como consecuencia de mutaciones en el locus S. La inhibición del crecimiento de los tubos polínicos ocurrió a diferentes niveles del estilo y posiblemente a nivel de ovario. La autoincompatibilidad fue difícil de superar por polinización en el botón floral; ésta no es una técnica recomendable para obtener progenies autofecundadas en poblaciones autoincompatibles.

LITERATURA CITADA

BROCK, R.D. 1954. Fertility in *Lillium* hybrids. Heredity 8:404-420.

CLARKE, A.E.; ANDERSON, M.A.; BACIC, T.; HARRIAS, P.M.; MAU, S.L. 1985. Cell-cell recognition in plants with special reference to the pollen-stigma interactions Journal of Cell Science. Supplement 2:261-285.

COCHRAN, H.L. 1966. Stigma structure and period of receptivity in pimientos (*Capsicum frutescens* L.). Proceedings of the American Society for Horticultural Science 88:454-457.

COPE, F.W. 1962. The mechanism of pollen incompatibility in *Theobroma cacao* L. Heredity 17:157-182.

DE NETTANCOURT, D. 1977. Incompatibility in angiosperms. Berlin, Springer-Verlag. 230 p.

DEMPSEY, A.H. 1961. Improved technique for controlled pollinations of pepper. Proceedings of the American Society for Horticultural Science 77:449-451.

GAUDE, T.; DUMAS,C. 1987. Molecular and celular events of self incompatibility. International Review of Cytology 107:333-367.

GRADZIEL, T.; ROBINSON, R.W. 1986. Overcoming pollinations barriers in the solanaceae. Hortscience 21(3):801.

KENRICK, J.; KNOX, R.B. 1985. Self-incompatibility in the nitrogen-fixing tree, *Acacia retinoides:* quantitative cytology of pollen tube growth. Theoretical and Applied Genetics 69:481-488.

KISS, A.; PAAL, H. 1975. *In vivo* investigations on pollen-tube growth with paprika (*Capsicum annuum*). Agrobotanika 16:89-95.

LEWIS, D. 1951. Structure of the incompatibility gene. III. Types of spontaneous and induced muatations. Heredity 5:299-414.

LINSKENS, H.F. 1975. Incompatibility in *Petunia*. Proceedings of the Royal Society of London 188:299-311.

LUNDQUIST, A. 1964. The nature of the two loci incompatibility to pseudo-compatibility in *Festuca pratensis* Huds. Hereditas 52: 221-234.

MARTIN, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. Stain Technology 34:125-128.

MATHER, K. 1953. The genetical structure of populations. Evolution 7:66-95.

MULCAHY, G.B.; MULCAHY, D.L. 1983. Pollen: biology and implications for plant breeding. Ed. by D.L. Mulcahy and E. Octaviano. New York, Elsevier. 285 p.

ROWLANDS, D.G. 1964. Self-incompatibility in sexual propagated cultivated plants. Euphytica 13:157-162.

SHIVANNA, K.R.; RANGASWAMY, N.S. 1969. Overcoming self incompatibility in *Petunia axilaris*. I. Delayed pollination with stored pollen and bud pollination. Phytomorphology 19:372-380.

SHOPOVA, M. 1966. Studies in the genus *Capsicum*. II. Irregularities in the pollen mother cells. Chromosoma 19: 349-356.

SMITH, P.S.; HEISER, C.B. 1957. Taxonomy of *Capsicum sinense* Jacq. and the geographic distribution of the

cultivated *Capsicum* species. Bulletin of the Torrey Botanical Club 84:413-420.

TOUT, A.B.; CHANDALER, C. 1953. Pollen tube behaviour in *Hemerocallis* with special reference to incompatibilities. Bulletin of the Torrey Botanical Club 60:397-416.

WEBB, M.C.; WILLIAMS, E.G. 1988. Effects of temperature, light, nutrients and carbon dioxide on the strength of the self- incompatibility response in detached flowers of *Lycopersicon peruvianum*. Annals of Botany 61:395-404.

YAQUB, C.M. 1967. The genetic basis of self-incompatibility in *Capsicum pubescens* R. & P. and *C. cardenasii* Heiser & Smith. Ph.D. Thesis. Davis, EE.UU. University of California. 85p.

YAQUB, C.M.; SMITH, P.G. 1971. Nature and inheritance of self-incompability in *Capsicum pubescens* and *C. cardenasii*. Hilgardia 40 (12): 459-470.

ZAPATA, T.R.; ARROYO, M.T.K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. Biotropica 10:221-230.