

VARIACIÓN FENOTÍPICA, HETEROSIS Y HEREDABILIDAD DE UNA CRUZA INTERESPECÍFICA DE JITOMATE

Aurelio Hernández-Bautista, Ricardo Lobato-Ortiz, Serafín Cruz-Izquierdo, J. Jesús García-Zavala y José Luis Chávez-Servia

RESUMEN

Para estudiar y aprovechar la diversidad genética de los parientes silvestres del jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) es necesario seguir explorando nuevas fuentes de germoplasma para encontrar genes novedosos que puedan contribuir significativamente en la formación de nuevas variedades de mayor rendimiento y mejor calidad. Por lo anterior, se generó un cruzamiento interespecífico entre *S. pimpinellifolium* línea 11904 y *S. lycopersicum* línea LOR82 para obtener una población F_1 , con los objetivos de estimar el grado de dominancia, heterosis, heredabilidad en sentido amplio (H^2), y medir la variación fenotípica entre progenitores. Los progenitores resultaron tener diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0,05$) en la mayoría

de los caracteres, excepto en pH. Las variables de tamaño de fruto (PPF, LF y AF) y precocidad (DM y DFPR) presentaron un grado de dominancia hacia la especie *S. pimpinellifolium*, mientras que en los °Brix se expresó aditividad. La mayoría de los valores de heterosis fueron negativos, resultando solo positivos NTF (183,93%), NFPR (5,08%) y DM (7,34%). Por otro lado, las variables relacionadas con el tamaño-peso de fruto presentaron un grado de heredabilidad (H^2) alto ($>0,88$), al igual que °Brix (0,86). Por lo anterior, el germoplasma derivado de la cruce de las líneas LOR82 y 11904 presentó características potencialmente útiles en los programas de mejoramiento genético del jitomate en México.

Introducción

El tomate o jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) es un cultivo importante pues es la hortaliza que ocupa la mayor superficie sembrada a nivel mundial. Esta especie es originaria de la planicie costera occidental de América del Sur, pero se considera a México como su centro de domesticación (Jenkins, 1948; Rick y Fobes, 1975; Peralta y Spooner, 2007; Rodríguez *et al.*, 2011).

En cuanto a la diversidad del jitomate, dentro de la sección *Lycopersicon* se incluyen los 12 parientes silvestres más relacionados al jitomate cultivado (Peralta *et al.*, 2008), y se considera a *S. pimpinellifolium* como el pariente más cercano al jitomate cultivado (Miller y Tanksley, 1990), debido a la poca diferencia

(0,6%) a nivel de nucleótidos que existe entre los genomas de *S. lycopersicum* y *S. pimpinellifolium* (Tomato Genome Consortium, 2012).

Por otro lado, estudios moleculares han mostrado que existe mayor variación en una sola accesión de especies autointercompatibles que dentro de todas las accesiones de especies autocompatibles (Miller y Tanksley, 1990; Bai y Lindhout, 2007). Sin embargo, a pesar de la enorme variación genética encontrada en los materiales silvestres, el jitomate cultivado posee solo 4,48% de la variación presente en sus parientes silvestres (Miller y Tanksley, 1990). Por ello, diversos mejoradores genéticos han tenido la necesidad de explorar nuevas fuentes de germoplasma para encontrar alelos novedosos que puedan

ser útiles en el mejoramiento de la especie. Un ejemplo de esto es *S. pimpinellifolium*, el cual difiere en muchos caracteres morfológicos con el jitomate cultivado (Lippman y Tanksley, 2001), y además posee alelos que otorgan resistencia a diversos patógenos (Foolad, 2007). Por esta razón, *S. pimpinellifolium* ha sido considerado como una fuente atractiva de germoplasma para el mejoramiento de variedades modernas por medio de cruces interespecíficas.

El uso de cruces interespecíficas para la exploración del germoplasma e incorporación de caracteres deseables a material élite se ha convertido en una práctica común entre los mejoradores. De hecho, el jitomate cultivado es el principal ejemplo de un cultivo que ha sido beneficiado por medio de

introgresiones de material exótico (Foolad, 2007). Un caso exitoso es el de los híbridos que contenían tres regiones genómicas de *S. pennellii* que fueron introducidas por piramido de genes, y que mostraron un rendimiento 50% mayor al de los mejores híbridos comerciales bajo condiciones de sequía (Gur y Zamir, 2004; Fernie *et al.*, 2006). Otros ejemplos del potencial agronómico que tienen las especies silvestres son *S. chmielewskii* (Chetelat *et al.*, 1995; Fernie *et al.*, 2006) y *S. habrochaites* (Levin *et al.*, 2000), las cuales tienen influencia positiva en la proporción del contenido de azúcares del fruto en variedades cultivadas.

Para continuar con el estudio y aprovechamiento de la diversidad genética de los parientes silvestres del jitomate, es nece-

PALABRAS CLAVE / Acción Génica / Heredabilidad / Heterosis / *Solanum lycopersicum* / *Solanum pimpinellifolium* / Tomate /

Recibido: 03/05/2013. Modificado: 22/04/2014. Aceptado: 24/04/2014.

Aurelio Hernández-Bautista. Ingeniero Agrónomo especialista en Parasitología Agrícola, Universidad Autónoma Chapingo (UACH), México. Estudiante de Genética, Colegio de Postgraduados (COLPOS), México.

Ricardo Lobato-Ortiz. Doctor en Mejoramiento Genético, Cornell

University, EEUU. Profesor-Investigador; COLPOS, México. Dirección: Carretera México- Texcoco Km. 36.5 Montecillo, Texcoco 56230, Estado de México, México. e-mail: rlobato@colpos.mx (Autor para correspondencia).

Serafín Cruz-Izquierdo. Doctor en Mejora e Ingeniería Genética, Universidad de Córdoba, España. Profesor-Investigador; COLPOS, México.

J. Jesús García Zavala. Ingeniero. Agrónomo, UACH, México. Maestría, COLPOS, México. Ph.D., North Carolina State Uni-

versity, EEUU. Profesor Investigador, COLPOS, México.

José Luis Chávez-Servia. Doctor en Genética, COLPOS, México. Profesor-Investigador, CIIDIR-Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, México.

PHENOTYPIC VARIATION, HETEROSIS AND HERITABILITY OF A TOMATO INTERSPECIFIC CROSS

Aurelio Hernández-Bautista, Ricardo Lobato-Ortiz, Serafín Cruz-Izquierdo, J. Jesús García-Zavala and José Luis Chávez-Servia

SUMMARY

In order to study and take advantage of the genetic diversity present in wild relatives of tomato (*Solanum lycopersicum* L.), it is necessary to continue exploring new germplasm sources to find novel genes that contribute to generate new varieties with improved yield and quality characteristics. An interspecific cross between *S. pimpinellifolium* line 11904 and *S. lycopersicum* line LOR82 was made to obtain an F_1 population, aiming to estimate the degree of dominance, heterosis, broad-sense heritability of different traits in the F_1 population and measuring phenotypic variation between parents. The parents re-

sulted statistically different ($p \leq 0.05$) for most of the traits, except for pH. The species *S. pimpinellifolium* expressed a high degree of dominance in fruit size related traits (PPF, LF and AF) and earliness related traits (DM and DFPR), while °Brix showed additivity. Most values of heterosis were negative, but NTF (183.93%), NFPR (5.08%) and DM (7.34%) were positive. Traits affecting fruit weight and size showed a high degree of heritability (H^2) (>0.88) as well as °Brix (0.86). According to these results, germplasm derived from LOR82 line and 11904 line presented useful traits for breeding programs in Mexico.

VARIAÇÃO FENOTÍPICA, HETEROSE E HERDABILIDADE DE UM CRUZAMENTO INTERESPECÍFICO DO TOMATE

Aurelio Hernández-Bautista, Ricardo Lobato-Ortiz, Serafín Cruz-Izquierdo, J. Jesús García-Zavala e José Luis Chávez-Servia.

RESUMO

Para estudar e aproveitar a diversidade genética dos parentes silvestres do tomate (*Solanum lycopersicum* L.) é necessário seguir explorando novas fontes de germoplasma para encontrar novos genes que possam contribuir significativamente na formação de variedades com maior rendimento e melhor qualidade. Assim, foi gerado um cruzamento interespecífico entre *S. pimpinellifolium* linha 11904 e *S. lycopersicum* linha LOR82 para obter uma população F_1 com os objetivos de estimar o grau de dominância, heterose, herdabilidade no sentido amplo (H^2), e medir a variação fenotípica entre progenitores. Os progenitores resultaram ter diferenças estatisticamente significativas ($p \leq 0,05$) na maioria dos caracteres,

exceto em pH. As variáveis de tamanho de fruto (PPF, LF e AF) e precocidade (DM e DFPR) apresentaram um grau de dominância para a espécie *S. pimpinellifolium*, enquanto que nos °Brix se expressou aditividade. Os valores de heterose, em sua maioria, foram negativos, resultando somente positivos NTF (183,93%), NFPR (5,08%) e DM (7,34%). Por outro lado, as variáveis relacionadas com o tamanho-peso da fruta apresentaram um grau de herdabilidade (H^2) alto ($>0,88$), igual que °Brix (0,86). Assim, o germoplasma derivado do cruzamento das linhas LOR82 e 11904 apresentaram características potencialmente úteis nos programas de melhoramento genético do tomate no México.

sario seguir explorando nuevas fuentes de germoplasma para encontrar genes novedosos que puedan contribuir significativamente en la formación de variedades más rendidoras y de mejor calidad. Por tal motivo, en este trabajo se hizo un cruzamiento interespecífico entre *S. pimpinellifolium* y *S. lycopersicum* con los objetivos de estimar el grado de dominancia, la heterosis, la heredabilidad en sentido amplio (H^2) y la variación fenotípica entre los progenitores, además de generar germoplasma para el mejoramiento genético.

Materiales y Métodos

Evaluación fenotípica

La población F_1 del presente estudio se obtuvo a partir de la cruce entre una línea nativa de jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) genotipo LOR82 pro-

veniente de Puebla, México, y una línea endogámica de *Solanum pimpinellifolium* L., genotipo 11904. La línea LOR82 se caracteriza por tener un fruto tipo 'cuadrado' o 'pimiento morrón' denominado localmente como 'chino criollo'. Lo interesante de esta variedad nativa mexicana es que tiene características similares al jitomate comercial tipo 'Saladette' y es altamente apreciada por su calidad en la región de Tehuacán, Puebla, a tal grado que los consumidores pagan un precio superior al de los jitomates comerciales tipo Saladette. Por otra parte, la línea 11904 originaria de Perú se caracteriza por producir un fruto con un alto contenido de sólidos solubles, siendo dicha característica de interés para los fitomejoradores. La población F_1 más los dos progenitores fueron sembrados bajo invernadero, usando macetas de

polietileno rellenas con tezontle y fertilizadas con solución universal de Steiner (1984) cuyas concentraciones fueron modificadas en función a las etapas fenológicas de los genotipos. Se aplicaron cuatro fertirriegos diarios durante el ciclo, en los que solamente se modificó el gasto diario por planta; del trasplante hasta floración el gasto fue de 0,5l/día por planta, y de floración hasta fructificación el gasto fue de 1,5l/día por planta.

El experimento se evaluó en un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones, donde cada unidad experimental estuvo representada por 20 plantas. La evaluación fenotípica se realizó durante los ciclos otoño-invierno 2011 (ambiente 1), primavera-verano 2012 (ambiente 2), y verano-otoño 2012 (ambiente 3), en Montecillo, Estado de México (19°29'N y

98°53'O; 2250msnm). Se midieron 11 caracteres contrastantes en los tres ambientes. El peso de fruto (PPF) se midió como el peso promedio (g) de cinco frutos representativos de cada planta. El largo y ancho de fruto (LF y AF, respectivamente; mm) fueron determinados promediando los valores de cinco frutos por planta. El número total de frutos (NTF) se obtuvo contando el número total de frutos cosechados de cada planta. El rendimiento total por planta (REN) se obtuvo de pesar el NTF por planta. Posteriormente, un conjunto de cinco frutos de cada planta fueron cortados en el plano ecuatorial para obtener el promedio de número de lóculos (NL). Estos mismos frutos se utilizaron para determinar los °Brix y pH por planta. Adicionalmente, en los ambientes 1 y 2 se evaluaron

otras dos variables: número de flores por racimo (NFR), la cual se midió promediando el número de flores del tercero y cuarto racimos; y días a madurez (DM), obtenida a partir de la fecha de siembra hasta que el fruto adquirió una coloración rojiza. Finalmente, la última variable: días a floración del primer racimo (DFPR) solo se evaluó en el ambiente 2 y fue determinada como los días transcurridos a partir de la fecha de siembra hasta la apertura de la primera flor.

Análisis estadístico

Un análisis de varianza (ANOVA) combinado y las pruebas de Tukey se trabajaron con el paquete estadístico SAS (1988), usando una significancia de $p \leq 0,05$. Con respecto al grado de dominancia, éste fue identificado de acuerdo a los criterios descritos por Molina (1992). La heterosis porcentual se estimó con respecto al progenitor medio bajo tres ambientes de forma individual y combinada, utilizando la fórmula

$$H = (F_1 - PM) / PM \times 100$$

donde H: heterosis porcentual (%); F_1 : media fenotípica de la población F_1 ; PM: $(P_i + P_j) / 2$, media fenotípica del progenitor medio; P_i , y P_j : media fenotípica del padre i y j .

Finalmente, la heredabilidad en sentido amplio se obtuvo usando la fórmula

$$H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_a^2 + \sigma_{ga}^2 + \sigma_g^2}$$

donde cada componente se estimó de acuerdo a los procedimientos descritos por Molina (1992).

Resultados y Discusión

Variación fenotípica entre progenitores y grado de dominancia

a) *Características contrastantes entre progenitores.* Se encontraron diferencias significativas entre los progenitores para la mayoría de los caracteres evaluados, excepto en

Tabla I. COMPORTAMIENTO PROMEDIO DE LOS GENOTIPOS EVALUADOS (PROGENITORES Y POBLACIÓN F_1) Y LA ESTIMACIÓN DEL PROGENITOR MEDIO EN ONCE CARACTERES DESCRIPTIVOS EVALUADOS EN TRES AMBIENTES

Variables evaluadas	Genotipos			
	<i>S. lycopersicum</i> (LOR82)	<i>S. pimpinellifolium</i> (11904)	Progenitor medio (PM)	Población F_1
Peso promedio de fruto (PPF, g)	99,41 a	0,80 c	43,72 b	8,05 c
Largo de fruto (LF, mm)	57,00 a	10,43 d	33,71 b	23,64 c
Ancho de fruto (AF, mm)	60,98 a	10,62 d	35,80 b	23,71 c
Número total de frutos (NTF)	19,28 d	33,68 b	27,03 c	75,13 a
Rendimiento (REN, kg/planta)	1013,03 a	20,16 c	516,6 b	197,54 c
Número de lóculos (NL)	3,65 a	2,00 c	2,83 b	2,13 c
pH	5,05 a	5,20 a	5,13 a	4,62 b
°Brix	4,38 c	9,34 a	6,86 b	6,71 b
Número de flores por racimo (NFR)	7,08 d	58,92 a	33,00 b	12,92 c
Días a madurez (DM)	138,68 a	114,03 d	120,08 b	116,93 c
Días a floración del primer racimo (DFPR)	77,46 a	60,97 d	69,22 b	65,70 c

En cada columna, renglón, genotipos con la misma letra son estadísticamente iguales (Tukey, $p < 0,05$).

pH (Tabla I). El peso promedio de fruto (PPF) fue la variable que presentó el mayor contraste entre las dos especies, lo que significó que *S. lycopersicum* (LOR82) tuviera un fruto mucho más grande que el material silvestre, siendo el peso del primero 99,41g, lo que representa 124 veces el promedio (0,80g) de *S. pimpinellifolium* (11904).

El fruto de 11904 resultó de tamaño pequeño (LF= 10,43mm y AF= 10,62mm), con dos lóculos (NL) y un número alto de °Brix (9,34), siendo estos valores semejantes a los encontrados por Grandillo y Tanksley (1996) en accesiones de esta especie. Por su parte, LOR82 mostró características de fruto muy contrastantes (Tabla I), donde las dimensiones de su fruto fueron mayores (LF= 57mm y AF 60,98mm), con 3,65 lóculos, y pocos °Brix (4,38). No obstante, los resultados contrastantes entre los dos genotipos se ajustaron a la correlación positiva tamaño-peso de fruto encontrada en poblaciones constituidas por *S. pimpinellifolium* y genotipos de *S. lycopersicum* de fruto grande (Lippman y Tanksley, 2001). A pesar del tamaño pequeño que presenta *S. pimpinellifolium*, se ha demostrado que posee alelos que incrementan el tamaño de fruto (Doganlar *et al.*, 2002), los cuales se expresan cuando son transferidos a genotipos de fruto grande (Tanksley, 2004).

Por otro lado, el valor alto de °Brix de 11904 es coherente con la correlación negativa de peso promedio de fruto y °Brix. Dicha correlación ha sido observada en previas poblaciones formadas por *S. pimpinellifolium* y materiales cultivados (Doganlar *et al.*, 2002).

En cuanto a pH, los promedios de 11904 y LOR82 fueron 5,05 y 5,20 respectivamente, por lo que esta característica resultó no contrastante entre poblaciones. Por el contrario, el número de flores por racimo (NFR), número total de frutos (NTF) y rendimiento (REN) resultaron contrastantes, como se observa en la Tabla I, presentando 11904 los valores mayores para NFR (58,92 flores/racimo) y NTF (33,78 frutos/planta). Estos resultados concuerdan con la correlación positiva ($r = 0,4$) encontrada entre °Brix y el número de flores por racimo (Grandillo y Tanksley, 1996). Esta misma correlación podría aplicar también para el número total de frutos, ya que muchas de las veces un alto número de flores ha resultado ser un indicativo de un alto número de frutos. En cuanto a producción, 11904 tuvo un alto número de frutos y un rendimiento (REN) de 20,16g/planta, que comparado con el de LOR82 (1013,03g/planta) resultó muy bajo. Esto era de esperarse debido que el tamaño y peso promedio de

fruto fueron las características más contrastantes entre 11904 y LOR82.

Por otro lado, variables de precocidad, tales como días a floración al primer racimo (DFPR) y días a madurez (DM), resultaron ser contrastantes entre los genotipos. La línea 11904 manifestó su primera apertura floral a los 60,97 días, y el primer fruto maduro a los 114,03 días después de la siembra. Lo contrario ocurrió en LOR82, donde la primera apertura floral y el primer fruto maduro se presentaron más tardías (DFPR= 77,46 y DM= 138,68 días).

b) *Grado de dominancia.* En la Tabla I se observa que las variables largo de fruto (LF), ancho de fruto (AF), número de flores por racimo (NFR), días a madurez (DM) y días a floración del primer racimo (DFPR) mostraron diferencias significativas con respecto a los progenitores y progenitor medio (PM). Las variables LF, AF, DM y DFPR tuvieron valores fenotípicos que se ubicaron entre los promedios de 11904 y PM (progenitor medio), lo cual indica que *S. pimpinellifolium* presentó un mayor grado de dominancia en variables de precocidad y tamaño de fruto, un efecto similar de dominancia al observado por Grandillo y Tanksley (1996) en el tamaño de fruto y características de precocidad. Sin em-

TABLA II
VALORES DE HETEROSIS PORCENTUAL DE ONCE CARACTERES
DE LA F₁ DE *S. lycopersicum* × *S. pimpinellifolium* CON RESPECTO AL PROGENITOR MEDIO

Variable	AMBIENTE 1					AMBIENTE 2					AMBIENTE 3					Heterosis promedio (%)
	LOR82	11904	F ₁	PM	H (%)	LOR82	11904	F ₁	PM	H (%)	LOR82	11904	F ₁	PM	H (%)	
PPF	86,75	0,70	8,60	43,73	-80,33	128,82	0,69	6,49	64,75	-89,98	82,67	1,00	9,05	41,83	-78,37	-82,89
LF	58,05	10,10	23,97	34,07	-29,65	62,34	10,01	22,99	36,18	-36,44	50,62	11,17	23,95	30,89	-22,46	-29,52
AF	64,76	10,13	24,50	37,44	-34,58	61,59	9,79	21,43	35,69	-39,96	56,58	11,94	25,21	34,26	-26,41	-33,65
NTF	12,50	39,00	33,83	25,75	31,39	22,67	44,68	99,43	33,68	195,27	22,67	20,67	92,11	21,67	325,13	183,93
REN	475,67	24,00	51,00	249,83	-79,59	1242,43	25,76	227,38	634,10	-64,14	1321,00	10,73	314,26	665,87	-52,81	-65,51
NL	3,42	2,00	2,13	2,71	-21,23	4,20	2,00	2,15	3,10	-30,65	3,33	2,00	2,11	2,67	-20,83	-24,24
pH	5,43	6,15	4,51	5,79	-22,16	4,72	4,51	4,57	4,62	-1,07	5,00	4,95	4,78	4,98	-3,96	-9,06
°Brix	4,03	10,00	6,12	7,02	-12,78	4,35	9,45	7,21	6,90	4,51	4,77	8,57	7,02	6,67	5,33	-0,98
NFR	8,50	91,50	16,50	50,00	-67,00	5,66	26,33	9,33	16,00	-41,66	-	-	-	-	-	-54,33
DFPR	-	-	-	-	-	77,46	60,97	65,70	69,22	5,08	-	-	-	-	-	5,08
DM	136,67	103,50	114,00	120,08	5,07	140,69	124,55	119,87	132,62	9,62	-	-	-	-	-	7,34

LOR82: *S. lycopersicum* línea LOR82; 11904: *S. pimpinellifolium* línea 11904; PM: progenitor medio; F₁: progeñe de la cruza LOR82×11904; H(%): heterosis porcentual en un ambiente; PPF: peso promedio de fruto (g); LF: largo de fruto (mm); AF: ancho de fruto (mm); NTF: número total de frutos; REN: rendimiento (g); NL: número de lóculos; NFR: número de flores por racimo; DFPR: días a floración del primer racimo; DM: días a madurez.

bargo, dicha dominancia suele ser relativa en variables de precocidad debido a que su expresión depende de la etapa fisiológica y las condiciones ambientales en las cuales se mida (Burdick, 1954). Por otro lado, el grado de dominancia en el tamaño de fruto por parte del progenitor silvestre se debe al valor adaptativo que presentan sus alelos en el ámbito de selección natural. Frutos pequeños presentan una mayor ventaja en la dispersión que frutos grandes; además, se ha observado que las mutaciones que incrementan el tamaño o cambian la forma, reducen el número de semillas por fruto, lo cual crea una desventaja de selección (Tanksley, 2004). En cuanto al número de flores por racimo (NFR), la F₁ se ubicó entre los promedios de LOR82 y PM, lo que significa que los alelos de LOR82 dominaron en mayor grado a los alelos del material silvestre.

Un grado de dominancia completa hacia 11904 se encontró en variables como peso promedio de fruto (PPF), rendimiento (REN), y número de lóculos (NL). Similarmente, en algunos estudios (Lippman y Tanksley, 2001, Doganlar *et al.*, 2002) se encontró un grado alto de dominancia hacia *S. pimpinellifolium* en el peso de fruto y número de lóculos. Por otro lado, °Brix se comportó de manera aditiva, y el número total de frutos (NTF) presentó

un efecto de sobredominancia. El pH de la F₁ tuvo un promedio menor al del progenitor con menor valor fenotípico (LOR82), posiblemente debido a una combinación genética entre los progenitores o a un efecto ambiental que afectaron el pH de la progeñe.

Heterosis porcentual de cruza interespecíficas

En la Tabla II se observa la heterosis con respecto al progenitor medio (PM) donde solo se presentó en los caracteres como días a floración del primer racimo (DFPR), días a madurez (DM), número de frutos totales (NTF) y °Brix. Sin embargo, solo los caracteres DFPR, DM y NTF expresaron un valor positivo de heterosis bajo los tres ambientes, ya que °Brix solo mostró heterosis en los ambientes 2 y 3. Al respecto, Burdick (1954) señala que generalmente la heterosis de días a madurez es mayor a la de días a floración, debido a que la dominancia por parte del progenitor silvestre se expresa en diferente grado y etapa vegetativa, siendo más evidente en la maduración del fruto. Por ello, los valores encontrados en este estudio, de 7,34%

para DM y 5,08% en DFPR, resultaron coherentes con el comportamiento de la precocidad en la mayoría de las cruza de jitomate. Por otro lado, el valor mayor de heterosis lo tuvo NTF (183,93%), atribuyéndose más a condiciones ambientales que a interacciones génicas, como se puede observar en tabla IV en el factor AG. Esto ocasionó un bajo porcentaje de amarre de frutos en *S. pimpinellifolium* debido al ambiente templado en donde se sembró y al cual no está adaptado, pues se indica que éste es nativo de un ambiente cálido húmedo (Peralta *et al.*, 2008). Con respecto a °Brix, el valor promedio de heterosis resultó muy cercano a cero (-0,98%), a pesar de mos-

trar valores positivos en los ambientes 2 y 3 (4,51 y 5,33%, respectivamente).

Por otra parte, la mayoría de las variables no presentaron heterosis, pues sus valores resultaron negativos a través de los tres ambientes, como se observa en la Tabla II. Los caracteres que resultaron con valores negativos fueron el peso promedio de fruto (PPF), con una heterosis promedio de -82,89%, y rendimiento (REN) con -65,51%. La razón del valor negativo en los dos casos fue el grado de dominancia que presentó la F₁ con respecto a 11904, además del valor fenotípico contrastante entre los progenitores, cuya diferencia proporcional entre medias fue de 124,7 para PPF y 50,24 para

TABLA III
DIFERENCIAS PROPORCIONALES ENTRE LAS MEDIAS DE LOS PROGENITORES (LOR89 Y 11904) DE ONCE CARACTERES

Característica	LOR82	11904	Diferencia proporcional entre las medias de progenitores
Peso promedio del fruto (PPF)	99,41	0,80	124,70
Largo de fruto (LF)	57,00	10,43	5,46
Ancho de fruto (AF)	60,98	10,62	5,74
Número total de frutos (NTF)	19,28	34,78	1,80
Rendimiento (REN)	1013,03	20,16	50,24
Número de lóculos (NL)	3,65	2,00	1,82
pH (PH)	5,05	5,20	1,02
°Brix	4,38	9,34	2,13
Número de flores por racimo (NFR)	7,08	58,92	8,31
Días a floración a primer racimo (DFPR)	77,46	60,97	1,27
Días a madurez (DM)	138,68	114,03	1,21

LOR82: *S. lycopersicum* línea LOR82, 11904: *S. pimpinellifolium* línea 11904.

TABLEA IV
SIGNIFICANCIA DE LOS CUADRADOS MEDIOS DEL ANÁLISIS DE VARIANZA COMBINADO DE TRES AMBIENTES Y VALORES DE HEREDABILIDAD EN SENTIDO AMPLIO

Variables evaluadas	Fuentes de variación del análisis de varianza					CV (%)	H ²
	Ambientes (A)	Rep./A	Genotipos (G)	AxG	Error		
Peso promedio de fruto (PPF)	580,09	236,91	27186,90 **	691,83	226,05	41,7	0,89
Largo de fruto (LF)	23,93	24,07	5185,90 **	41,95	25,25	16,6	0,95
Ancho de fruto (AF)	12,65	10,99	6143,84 **	27,21 *	6,08	7,8	0,98
Número total de frutos (NTF)	1687,88 **	7480,34 **	1382,33 **	195,32 **	45,34	15,6	0,58
Número de lóculos (NL)	0,25	0,32	7,57	0,22	0,25	19,5	0,77
pH	1,33 **	0,04	0,83**	0,64 **	0,05	4,7	0,08
°Brix	0,28	0,47	55,29**	1,58	0,62	11,5	0,86
Numero de flores por racimo (NFR)	2825,52 **	8,71	4837,17 **	1816,86 **	8,47	11,1	0,45
Días a madurez (DM)	478,54 **	3,44	1088,94 **	130,99 **	1,10	0,9	0,78

CV: coeficiente de variación (%), H²: heredabilidad en sentido amplio. ***: significativo al 0,05 y 0,01 de probabilidad, respectivamente.

REN (Tabla III); es decir, la media de LOR82 resultó ser 124,7 y 50,24 veces mayor que la de 11904. Para el caso del número de lóculos (NL), el valor de heterosis no resultó negativamente grande (-24,24 %), a pesar de expresar dominancia completa este carácter. El motivo de dicho valor fue la diferencia pequeña que existió entre los valores fenotípicos de los progenitores, en donde la media de LOR82 fue apenas 1,82 veces mayor a la media de 11904. Por ello, la diferencia entre los valores fenotípicos de los progenitores juega un papel importante en la estimación de heterosis de cruza interespecíficas. Otra prueba de lo anterior fue el número de flores por racimo (NFR), que presentó dominancia parcial y una diferencia proporcional entre progenitores de 8,31 dando como resultado un valor de heterosis negativo de -54,33%.

Otros caracteres, tales como largo de fruto (LF) y ancho de fruto (AF), tuvieron valores muy cercanos a -35% de heterosis promedio, valor que se dio porque en poblaciones formadas por progenitores muy contrastantes en tamaño de fruto, los híbridos tienen un comportamiento muy cercano a la media del padre de menor tamaño, por lo que las evaluaciones de heterosis con base en el promedio aritmético o en el mejor progenitor serán de valor bajo o reducido (Rodríguez *et al.*, 2008). Con relación al pH, éste presentó un valor negativo

de heterosis promedio de -9,06 y una diferencia proporcional entre medias de 1,02.

En resumen, los caracteres cuyos valores resultaron muy contrastantes presentaron valores negativos altos de heterosis, y los caracteres con valores poco contrastantes presentaron un valor positivo de heterosis, excepto para pH y NTF que no se ajustaron a la afirmación anterior.

Heredabilidad de caracteres cuantitativos

De acuerdo a los resultados, la mayoría de los caracteres expresaron una heredabilidad (H²) de intermedia a alta, excepto pH, NFP, y NFR (Tabla IV). Caracteres como PPF, LF, y AF expresaron valores de heredabilidad de 0,89; 0,95 y 0,98 respectivamente, lo cual es considerado como un grado de heredabilidad alta (Molina, 1992). Valores dentro de la misma categoría de heredabilidad fueron encontrados por Rodríguez *et al.* (2008) para largo y ancho de fruto (h²= 0,8 para las dos variables), y por Wessel-Beaver y Scott (1992) para peso de fruto (h²= 0,92). Al respecto, es entendible que el tamaño y peso de fruto presentaran una heredabilidad semejante y alta, ya que estas variables están correlacionados positivamente y presentan interacciones epistáticas significativas (Lippman y Tanksley, 2001); además, Foolad (2007) menciona que el tamaño de

fruto es afectado por apenas una docena de segmentos de cromosomas (QTLs, por sus siglas en inglés), donde solo seis pueden explicar la mayor parte (67%) de la variación fenotípica (Lippman y Tanksley, 2001), por lo que la complejidad del largo y ancho de fruto es baja. Similarmente, la heredabilidad alta en el peso de fruto se debe a la baja complejidad del carácter, ya que tan solo el QTL *fw2.2* afecta el 30% del peso de fruto (Grandillo y Tanksley, 1996).

Por otro lado, caracteres como número total de frutos (NTF) y número de lóculos (NL) resultaron con una heredabilidad de 0,58 y 0,77 respectivamente. Rodríguez *et al.* (2008) indican que el número total de frutos presenta una heredabilidad intermedia (0,67). Con respecto a NL, valores altos de heredabilidad son coherentes con la baja complejidad del carácter, ya que un número bajo de QTLs de efecto mayor explica gran parte de la variación fenotípica (Barrero y Tanksley, 2004).

En variables de calidad de fruto se encontró que los °Brix tuvieron una heredabilidad de 0,86 pero el pH presentó una heredabilidad de apenas 0,08. Esta última se considera muy baja e indica que el pH tuvo muy poca variación y que además es un carácter muy poligénico, ya que entre más lo sea un carácter, menor es su heredabilidad (Molina, 1992). El número de

flores por racimo (NFR) presentó una heredabilidad de 0,45, y días a madurez (DM) un valor de 0,78. Trabajos previos reportan valores que caen dentro de la misma categoría de heredabilidad intermedia. Al respecto, un valor similar de heredabilidad en NTF fue reportado por Rodríguez *et al.* (2008), quienes encontraron un valor de 0,62 para DM y Hanson *et al.* (2002) estimó una heredabilidad de 0,53 para NTF.

Partiendo de los resultados obtenidos, es prometedor para el mejoramiento del jitomate que los principales caracteres de fruto (PPF, LF, AF, GB) mostraran una alta heredabilidad, pues caracteres de alta heredabilidad aseguran el éxito en los programas de mejoramiento genético. Acquah (2007) menciona que caracteres de alta heredabilidad muestran una alta respuesta a la selección, así como también una alta eficiencia de la selección fenotípica, esto último debido a que caracteres con tal grado de heredabilidad son poco afectados por el ambiente. Esta relación se puede observar en la Tabla IV, en donde variables como PPF, AF, NL y GB no presentaron interacción genotipo-ambiente, pero sí la hubo (p<0,01) en variables como NTF, PH, NFR y DM. Sin embargo, el largo de fruto (LF) y días a madurez (DM) no se ajustaron a tal relación, no obstante que el largo de fruto es considerado como un carácter no muy complejo (Foolad, 2007).

Conclusiones

S. pimpinellifolium línea 11904 y *S. lycopersicum* línea LOR82 resultaron contrastantes en la mayoría de los caracteres evaluados. Por otro lado, se presentó un grado de dominancia parcial en la mayoría de los caracteres estudiados en la población F₁. El fenómeno de heterosis se expresó en pocos caracteres, y se determinó que la variación fenotípica juega un

papel importante en la estimación de la heterosis de cruza interespecíficas. La mayoría de los caracteres evaluados presentaron una heredabilidad en sentido amplio de intermedia a alta, por lo que las líneas LOR82 y 11904, así como su progenie, pudieran ser de gran utilidad dentro de un programa de mejoramiento genético.

El germoplasma derivado de las dos líneas estudiadas representan un recurso valioso para los programas de mejoramiento genético del jitomate, debido a sus características potencialmente útiles. Es necesario seguir explorando nuevas fuentes de germoplasma para descubrir nuevas características que puedan enriquecer algunas líneas actualmente disponibles.

REFERENCIAS

- Acquaah G (2007) *Principles of Plant Genetics and Breeding*. 1ª ed. Blackwell. Oxford, RU. 569 pp.
- Bai Y, Lindhout P (2007) Domestication and breeding of tomatoes: what have we gained and what can we gain in the future? *Ann. Bot.* 100: 1085-1094.
- Barrero LS, Tanksley SD (2004) Evaluating the genetic basis of multiple-locule fruit in a broad cross section of tomato cultivars. *Theor. Appl. Genet.* 109: 669-679.
- Burdick BA (1954) Genetics of heterosis for earliness in the tomato. *Genetics* 39: 488-505.
- Chetelat RT, Deverna JW, Bennett AB (1995) Introgression into tomato (*Lycopersicon esculentum*) of the *L. chmielewskii* sucrose accumulator gene (sucr) controlling fruit sugar composition. *Theor. Appl. Genet.* 91: 327-333.
- Doganlar S, Frary A, Ku HM, Tanksley SD (2002) Mapping quantitative trait loci in inbred backcross lines of *Lycopersicon pimpinellifolium* (LA1589). *Genome* 45: 1189-1202.
- Fernie AR, Tadmor Y, Zamir D (2006) Natural genetic variation for improving crop quality. *Curr. Opin. Plant Biol.* 9: 196-202.
- Foolad MR (2007) Genome mapping and molecular breeding of tomato. *Int. J. Plant Genom.* 2007: 1-52.
- Grandillo S, Tanksley SD (1996) QTL analysis of horticultural traits differentiating the cultivated tomato from the closely related species *Lycopersicon pimpinellifolium*. *Theor. Appl. Genet.* 92: 935-951.
- Gur A, Zamir D (2004) Unused natural variation can lift yield barriers in plant breeding. *PLoS Biol.* 2: e245.
- Hanson PM, Chen J, Kuo G (2002) Gene action and heritability of high-temperature fruit set in Tomato Line CL5915. *HortScience* 37: 172-175.
- Jenkins JA (1948) The origin of the cultivated tomato. *Econ. Bot.* 2: 379-392.
- Levin I, Gilboa N, Yeselson E, Shen S, Schaffer AA (2000) *Fgr*, a major locus that modulates the fructose to glucose ratio in mature tomato fruits. *Theor. Appl. Genet.* 100: 256-262.
- Lippman Z, Tanksley SD (2001) Dissecting the genetic pathway to extreme fruit size in tomato using a cross between the small-fruited wild species *Lycopersicon pimpinellifolium* and *L. esculentum* var. Giant Heirloom. *Genetics* 158: 413-422.
- Miller JC, Tanksley SD (1990) RFLP analysis of phylogenetic relationships and genetic variation in the genus *Lycopersicon*. *Theor. Appl. Genet.* 80: 437-448.
- Molina GJ (1992) *Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa (Algunas Implicaciones en Genotecnia)*. AGT. México. 370 pp.
- Peralta IE, Spooner DM (2007) History, origin and early cultivation of tomato (Solanaceae). En Razdan MK, Mattoo AK (Eds.) *Genetic Improvement of Solanaceous Crop. Vol. 2: Tomato*. Science Publishers. Enfield, NH, EEUU. pp. 1-24.
- Peralta IE, Spooner DM, Knapp S (2008) *Taxonomy of wild tomatoes and their relatives (Solanum sections Lycopersicoides, Juglandifolia, Lycopersicon; Solanaceae)*. Systematic Botany Monographs Vol. 84. 186 pp.
- Rick CM, Fobes FJ (1975) Allozyme variation in cultivated tomato and closely related species. *Bull. Torrey Bot. Club* 102: 376-384.
- Rodríguez GR, Muños S, Anderson C, Sim S, Michel A, Causse M, Gardener BBM, Francis D, Van der Knaap E (2011) Distribution of *SUN*, *OVATE* and *FAS* in the tomato germplasm and the relationship. *Plant Physiol.* 156: 275-285.
- Rodríguez J, Álvarez M, Moya C, Plana D, Dueñas F, Lescay E, Rodríguez S (2008) Evaluación de la heterosis y heredabilidad en híbridos cubanos de tomate (*Solanum lycopersicum*). *Cult. Trop.* 29(3): 63-68.
- SAS (1988) *SAS/TAT™ User's Guide. Rel. 6.03*. SAS Institute Inc. Cary, NC, EEUU. 1028 pp.
- Steiner AA (1984) The universal nutrient solution. En *Proc. 6th Int. Cong. on Soils Culture*. International Society of Soiless Culture. Lunteren, Holanda. pp 633-647.
- Tanksley SD (2004) The genetic, developmental, and molecular bases of fruit size and shape variation in tomato. *Plant Cell* 16: S181-S189.
- Tomato Genome Consortium (2012) The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. *Nature* 485: 635-641.
- Wessel-Beaver L, Scott JW (1992) Genetic variability of fruit set, fruit weight and yield in a tomato population grown in two high-temperature environments. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 117: 867-870.