



# **COLEGIO DE POSTGRADUADOS**

---

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

**CAMPUS MONTECILLO**

**POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD  
GENÉTICA**

**TIPOS DE HERENCIA EN CAPSAICINOIDES,  
ANTIOXIDANTES, AZÚCARES SOLUBLES Y  
CARACTERES MORFOLÓGICOS DEL FRUTO EN  
CHILE MANZANO**

**HERMILO SÁNCHEZ SÁNCHEZ**

**T E S I S**

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL**

**PARA OBTENER EL GRADO DE:**

**DOCTOR EN CIENCIAS**

**MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO**

**2009**

---

La presente tesis titulada **Tipos de herencia en capsaicinoides, antioxidantes, azúcares solubles y caracteres morfológicos del fruto en chile manzano**, realizada por el alumno **Hermilo Sánchez Sánchez**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

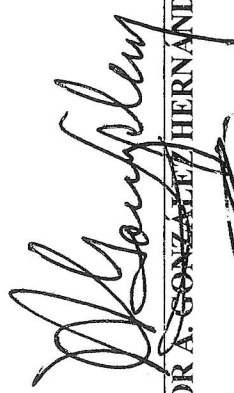
**DOCTOR EN CIENCIAS**

**RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD**

**GENÉTICA**

**CONSEJO PARTICULAR**

**CONSEJERO:**

  
\_\_\_\_\_  
**DR. VÍCTOR A. GONZÁLEZ HERNÁNDEZ**

**ASESOR:**

  
\_\_\_\_\_  
**DR. MARIO PÉREZ GRAJALES**

**ASESORA:**

  
\_\_\_\_\_  
**DRA. M.A. ALEJANDRA GUTIÉRREZ ESPINOZA**

**ASESOR:**

  
\_\_\_\_\_  
**DR. ALFONSO A. GARDEA BÉJAR**

**ASESOR:**

  
\_\_\_\_\_  
**DR. MIGUEL ÁNGEL GÓMEZ LIM**

Montecillo, Texcoco, México. Noviembre de 2009

**El presente trabajo de investigación se realizó con apoyo financiero del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, a través del proyecto de investigación “Contenidos y marcadores moleculares de antioxidantes y capsaicinoides en frutos de genotipos de chile manzano (*Capsicum pubescens* R y P)” clave 45589.**

## **AGRADECIMIENTOS**

En todo momento a Dios por darme la vida, la salud, la fortaleza para salir adelante.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico otorgado para llevar a cabo mis estudios de doctorado.

Al Colegio de Postgraduados, en especial al programa de Genética por haberme dado la formación, el espacio, la oportunidad y los recursos para el desarrollo de la investigación.

Al Dr. Víctor A. González Hernández, presidente de mi consejo particular, por todo su apoyo, enseñanza, orientación e interés en mi formación doctoral y conclusión de la presente investigación.

A la Dra. Ana Bertha Cruz Pérez, por su apoyo desinteresado en los análisis de laboratorio y sus acertadas sugerencias.

Al Dr. Fernando Castillo González por sus sugerencias y asesoría en los análisis estadísticos de la presente investigación.

A los integrantes de mi consejo particular, Dr. Mario Pérez Grajales, Dra. Ma. Alejandra Gutiérrez Espinosa, Dr. Alfonso A. Gardea Béjar, Dr. Miguel Ángel Gómez Lim por sus observaciones acertadas y sugerencias en la presente investigación.

A todos los profesores del programa de Genética quienes de una u otra forma contribuyen a la generación de recursos humanos e investigación para su aplicación al campo mexicano.

# TIPOS DE HERENCIA EN CAPSAICINOIDES, ANTIOXIDANTES, AZÚCARES SOLUBLES Y CARACTERES MORFOLÓGICOS DEL FRUTO EN CHILE

## MANZANO

Hermilo Sánchez Sánchez, Dr

Colegio de Postgraduados, 2009

### RESUMEN

En frutos de los híbridos posibles formados con cinco progenitores de chile manzano (*Capsicum pubescens* R. y P.) provenientes de Huatusco, Perú, Puebla, Tacámbaro y Zongolica, se analizaron las concentraciones de capsaicinoides (capsaicina, nordihidrocapsaicina y dihidrocapsaicina), clorofilas (a y b), vitamina C (ácido ascórbico y dehidroascórbico) y azúcares solubles (estaquiosa, rafinosa, sacarosa, glucosa, galactosa, fructosa y sorbitol), y se registraron los caracteres morfológicos (peso y volumen de fruto, número de semillas, número de lóculos y longitud del pericarpio). Se consideraron las cruzaas directas y recíprocas mediante el análisis dialélico del Método I de Griffing, para encontrar los efectos de aptitud combinatoria general y específica (ACG y ACE) y de efectos maternos (EM) en todas las variables estudiadas. En contenido de capsaicinoides destaca el híbrido Zongolica x Huatusco con 36712 SHU, que supera en 35.7 % al progenitor más picoso (Zongolica), que también es el progenitor más alto en ACG y en EM. En contenido de clorofilas y vitamina C destaca el progenitor Puebla con 5.062 de peso fresco y 105.26  $\mu\text{g g}^{-1}$  de peso fresco, respectivamente; además presenta los más altos EM atribuibles al ácido ascórbico y a la clorofila a. El híbrido Puebla x Huatusco presenta mayor contenido de azúcares solubles totales (27.6 g/100 g peso seco) debido a la alta

ACG de Puebla, y entre progenitores Zongolica tiene los mayores EM para esta variable. Los progenitores Perú y Puebla fueron los de mayor magnitud de EM para tamaño de fruto (peso y volumen), mientras que el híbrido Puebla x Tacámbaro fue el que presentó frutos de mayor tamaño de 58.46 g y 94.3 mL atribuible a la alta ACE de Tacámbaro y a los EM positivos de Puebla. Los EM representan 20, 30, 40 y 50 % de la varianza genética total para los contenidos de vitamina C, clorofilas, capsacinoïdes, y azúcares solubles, respectivamente, y es la primera vez que se reportan EM para capsacinoïdes.

**Palabras clave:** *Capsicum pubescens*, capsacinoïdes, antioxidantes, análisis dialélico

**TYPES OF INHERITANCE IN CAPSAICINOIDS, ANTIOXIDANTS, SOLUBLE  
SUGARS AND MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS IN FRUITS OF  
MANZANO HOT PEPPER**

**ABSTRACT**

In fruits of all the possible hybrids of five parents of manzano hot pepper (*Capsicum pubescens* R. y P.) collected from Huatusco, Perú, Puebla, Tacámbaro and Zongolica, the concentrations of capsaicinoids (capsaicin, nordihydrocapsaicin and dihydrocapsaicin), chlorophylls (a and b), vitamin C (ascorbic and dehydroascorbic acid) and soluble sugars (estaquiose, raffinose, sucrose, glucose, fructose and sorbitol) and the morphologic characters (fruit weight and volume, number of seeds, locule number and pericarp length), were recorded. The general and specific combinatory aptitudes (GCA and SCA) and maternal effects (ME) were estimated by the diallelic analysis Method I of Griffing, since both the direct and the reciprocal cross were included. In capsaicinoids content the hybrid Zongolica x Huatusco was highest 36712 SHU, surpassing the Zongolica parent by 35.7 % (most pungent parent), which is also the highest parent in GCA and ME. In chlorophylls and vitamin C contents the parent Puebla presented the highest values with 5.062 and 105.26 µg g<sup>-1</sup> of fresh weight, respectively; in addition this parent shows the highest ME for ascorbic acid and chlorophyll a. The hybrid Puebla x Huatusco has highest content of total soluble sugars (27.6 g/100 g dry weight) due to the high GCA of Puebla and Zongolica has the highest ME for this variable among parents. The parents Perú and Puebla have the greatest ME values for fruit size (weight and volume), whereas

hybrid Puebla x Tacámbaro has the larger fruits with 58.46 g and 94.3 mL attributable to the high SCA of Tacámbaro and the significantly positive ME of Puebla. The ME represent 20, 30, 40 y 50 % of the total genetic variation for the fruit contents of vitamin C, chlorophylls, capsaicinoids and soluble sugars respectively; and this is the first report of ME on capsaicinoids.

**Key words:** *Capsicum pubescens*, capsaicinoids, antioxidants, diallelic analysis.



## CONTENIDO

	PAG
<b>LISTA DE CUADROS</b>	xii
<b>I. INTRODUCCIÓN</b>	1
1.1. Antecedentes	1
1.2. Objetivo general	3
1.3. Objetivo específico	3
1.4. Hipótesis	3
<b>II. REVISIÓN DE LITERATURA</b>	5
2.1. El cultivo de chile manzano en México	5
2.2. Mejoramiento genético	5
2.3. Diseños dialélicos	7
2.4. Capsaicinoides	7
2.4.1. Ruta biosintética	8
2.4.2. Genes involucrados	8
2.5. Clorofilas	9
2.5.1. Ruta biosintética	10
2.5.2. Genes involucrados	10
2.6. Vitamina C	11
2.6.1. Ruta biosintética	11
2.6.2. Genes involucrados	12
2.7. Azúcares solubles	13
2.8. Caracteres morfológicos de fruto de chile manzano	14

<b>III. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	..	16
3.1. Producción de plantas y semillas de híbridos simples ...		16
3.2. Extracción y cuantificación de antioxidantes y capsaicinoides		17
3.2.1. Capsaicinoides	..	18
3.2.2. Clorofilas		19
3.2.3. Vitamina C	.	19
3.3. Determinación de azúcares solubles	.	20
3.4. Análisis estadístico	..	22
3.5. Heterobeltiosis	..	23
<b>IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b>		24
4.1. Análisis dialélicos	..	24
4.2. Comparación de progenitores por ACG	..	29
4.3. Comparación de cruza por ACE	.	31
4.4. Efectos maternos		35
4.5. Contenido de clorofilas en el fruto	.	39
4.6. Contenido de vitamina C	.	41
4.7. Contenido de capsaicinoides	..	42
4.8. Caracteres morfológicos del fruto	..	44
4.9. Contenido de azúcares solubles	..	45
4.10. Heterosis en capsaicinoides	..	47
<b>V. CONCLUSIONES</b>	..	49
<b>VI. LITERATURA CITADA</b>	..	50

VII. ANEXOS ..

.. 62

## LISTA DE CUADROS

	PAG
Cuadro 1. Cuadrados medios del análisis de varianza con el Método 1 de cruzas dialélicas de Griffing (1956), para capsaicinoides.	25
Cuadro 2. Cuadrados medios del análisis de varianza con el Método 1 de cruzas dialélicas de Griffing (1956), para clorofilas.	25
Cuadro 3. Cuadrados medios del análisis de varianza con el Método 1 de cruzas dialélicas de Griffing (1956), para vitamina C.	26
Cuadro 4. Cuadrados medios del análisis de varianza con el Método 1 de Griffing (1956), para cinco caracteres morfológicos de frutos.	27
Cuadro 5. Cuadrados medios del análisis de varianza con el Método 1 de cruzas dialélicas de Griffing (1956), para azúcares solubles en fruto.	28
Cuadro 6. Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de cinco progenitores de chile manzano, para clorofilas y vitamina C.	29
Cuadro 7. Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de cinco progenitores de chile manzano, para capsaicinoides.	30
Cuadro 8. Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de cinco progenitores de chile manzano, para cinco caracteres morfológicos de frutos.	31
Cuadro 9. Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de cinco progenitores de chile manzano, para contenido de azúcares solubles.	31
Cuadro 10. Aptitud combinatoria específica (ACE) de las cruzas de	32

	cinco progenitores de chile manzano, para clorofilas, y vitamina C.	
Cuadro 11.	Aptitud combinatoria específica (ACE) de las cruzas de cinco progenitores, para capsaicinoides.	33
Cuadro 12.	Aptitud combinatoria específica (ACE) de las cruzas de cinco progenitores de chile manzano, en caracteres morfológicos del fruto.	34
Cuadro 13.	Aptitud combinatoria específica (ACE) de las cruzas de cinco progenitores de chile manzano, para contenido de azúcares solubles.	35
Cuadro 14.	Efectos maternos de cinco progenitores para los caracteres de clorofilas y vitamina C.	36
Cuadro 15.	Efectos maternos de cinco progenitores para los caracteres de capsaicinoides.	37
Cuadro 16.	Efectos maternos de cinco progenitores para cinco caracteres morfológicos de frutos.	38
Cuadro 17.	Efectos maternos de cinco progenitores para contenido de azúcares en fruto.	39
Cuadro 18.	Contenido de clorofila a, b y total ( $\mu\text{g g}^{-1}$ de peso fresco) en pericarpio de fruto de chile manzano.	40
Cuadro 19.	Contenido de vitamina C ( $\text{mg } 100 \text{ g}^{-1}$ de peso fresco) en fruto de chile manzano.	42
Cuadro 20.	Contenido de capsaicinoides (SHU) en fruto de chile manzano.	43
Cuadro 21.	Caracteres morfológicos en frutos de chile manzano.	45
Cuadro 22.	Contenido de azúcares ( $\text{g } 100 \text{ g}^{-1}$ peso seco) en fruto de chile manzano.	46
Cuadro 23.	Heterobeltiosis (%) en contenido de capsaicinoides del promedio de cruzas (directa y recíproca) en frutos de chile manzano.	48

---

---

## I. INTRODUCCIÓN

### I. INTRODUCCIÓN

#### Antecedentes

El chile (*Capsicum* spp.) es originario del continente americano. Se estima que cerca de 30 especies son originarias de México: cinco domesticadas y 25 silvestres (Rylski, 1985). El chile manzano (*C. pubescens* R. y P.) es una especie perenne originaria de Sudamérica cuyo fruto se aprecia en América y México por su sabor y picor (Pérez *et al.*, 2004). Su importancia en la salud humana radica en la cantidad de antioxidantes (carotenos, clorofilas y vitamina C) y capsaicinoides (Antonious y Jarret, 2006), que forman parte de productos farmacológicos, cosméticos y alimenticios (Rosa *et al.*, 2002). La demanda de este fruto, como producto de exportación es creciente, principalmente en Estados Unidos (Pérez *et al.*, 2004).

Los capsaicinoides son los compuestos que confieren al chile su picor (Kobata *et al.*, 1998) y se producen en la placenta del fruto (Ben Chaim *et al.*, 2006). Estos compuestos son capsicina, dihidrocapsicina y la homohidrocapsicina (las de mayor picor), así como la nordihidrocapsicina (la de menor picor) (Contreras-Padilla y Yahia, 1998). Los genotipos pueden diferir en la producción de capsaicinoides y antioxidantes (Bosland, 1993).

El picor en *Capsicum* se atribuye a un gene dominante (Blum *et al.*, 2002). Debido a este comportamiento es de esperarse que al realizar cruza entre variedades con diferente grado de picor se puede incrementar la producción de capsaicinoides en la generación F1 (Zewdie y Bosland, 2000 a, b). En *C. pubescens*

---

---

## I. INTRODUCCIÓN

existe diversidad genética entre variedades (Votava y Bosland, 2001), lo cual es un buen principio para intentar la obtención de híbridos de esta especie; sin embargo, para hacer una correcta selección se requiere evaluar la producción de capsaicinoídes y antioxidantes de diversos genotipos (Topuz y Ozdemir, 2007), así como su contenido de azúcares solubles la cual sólo ha sido poco estudiado en especies de *Capsicum* (Jarret *et al.*, 2009), para poder elegir los progenitores y sus cruzas que producen los mejores efectos en cuanto a estas características.

Los azúcares solubles, principalmente sacarosa, glucosa y fructosa, juegan un papel importante en la estructura y metabolismo celular. Están involucrados en funciones esenciales como respiración mitocondrial y regulación de fotosíntesis, así como en procesos anti-oxidativos como la ruta de la pentosa-fosfato y la biosíntesis de carotenoides (Couée *et al.*, 2006). En el género *Capsicum* se ha reportado una gran variación en contenido de estos azúcares solubles, con valores desde 198 a 1543 mg 100 g<sup>-1</sup> de peso seco (Jarret *et al.*, 2009). En *Capsicum pubescens* se ha detectado amplia variación morfológica de los frutos, en variables como peso, volumen, número de semillas y número de lóculos (Pérez *et al.*, 2004), y que la hibridación entre genotipos contrastantes produce una alta respuesta heterótica en rendimiento y calidad en esta especie (Pérez *et al.*, 2009)

En estudios previos realizados por Pérez (2002) y Cruz-Pérez *et al.* (2007), se encontró heterosis positiva en el contenido de capsaicinoídes en cruzas directas de cuatro variedades (Huatusco, Zongolica, Puebla y Chiapas). Tales contenidos fueron bajos en fruto completo (4000 a 6000 unidades Scoville) (Pérez, 2002), mientras que en frutos de la var. Huatusco tienen más de 10,000 unidades Scoville.

## **I. INTRODUCCIÓN**

---

---

Por otro lado, en antioxidantes como la vitamina C Cruz-Pérez *et al.*, (2007) encontraron heterosis negativa, mientras que en clorofilas detectaron amplia variación entre genotipos y cruzas, por lo que concluyeron que la hibridación reduce sus contenidos de antioxidantes.

### **1.2. Objetivo general**

Estimar los tipos de herencia en híbridos de chile manzano generados con cuatro variedades mexicanas (Huatusco, Zongolica, Puebla y Tacámbaro) y una peruana, en cuanto a contenidos de antioxidantes, azúcares solubles y capsaicinoides, y en caracteres morfológicos de fruto.

### **1.3. Objetivo específico**

Estimar los efectos maternos, aditivos o dominantes de chile manzano tanto en cruzas directas como recíprocas mediante un diseño dialélico tipo I de Griffing, en cuanto a contenidos de antioxidantes, azúcares solubles y capsaicinoides y en caracteres morfológicos de fruto.

### **1.4. Hipótesis**

Aún cuando existen efectos de heterosis en los contenidos de capsaicinoides y caracteres morfológicos de fruto en chile manzano, la herencia materna también



## **I. INTRODUCCIÓN**

---

---

juega un papel primordial en su variación, así como en los contenidos de azúcares solubles y de antioxidantes (vitamina C y clorofilas).

---

---

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

### II. REVISIÓN DE LITERATURA

#### 2.1. El cultivo de chile manzano en México

Después de su introducción a Europa en el siglo XV, el género *Capsicum* se dispersó a países de África, China e India (Lefebvre, 2004). El consumo de chile está ligado con la historia de América, y en particular de México. Colón descubrió que en lugar de especias como la pimienta, este continente poseía otras especies vegetales como condimento, entre las que destacaba el chile al que bautizó con el nombre de pimiento (Zhukovsky, 1971).

Los antiguos pobladores de América seleccionaron y mejoraron esta planta para dar origen a una gran variedad de tipos de chile. Los vestigios arqueológicos muestran que entre 5200 y 3400 AC los americanos nativos ya sembraban plantas cultivadas de chile. Una vez que esta especie llegó a España su uso encontró una rápida difusión a nivel mundial. Por ello, este condimento formó y forma parte de la dieta de los pobladores de muchos países de este y otros continentes (Mc Neish, 1964).

Este género incluye a 27 especies, de las cuales cinco han sido domesticadas (*C. annum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. baccatum* y *C. pubescens*) y usadas ampliamente como especias, condimentos y vegetales (Pickersgill, 1997). *Capsicum pubescens* R y P se denominó así por que sus hojas y tallos están cubiertos por tricomas. Se adapta a temperaturas frías y florece y fructifica a temperaturas de 5 a 15 °C, en las cuales otras especies de chile no se adaptan adecuadamente (Pozo,

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

---

1981). El cultivo se localiza en diversos puntos del país: en la Sierra Norte de Puebla; en Coatepec de Harinas, Estado de México; en Zongolica, Veracruz, y en Tacámbaro, Michoacán. A campo abierto se cultiva asociado con árboles frutales, durazno (*Prunus persica*) o aguacate (*Persea americana*) (Pérez *et al.*, 2004).

### 2.2. Mejoramiento genético

El chile manzano es una especie que presenta autoincompatibilidad gametofítica, fenómeno de importancia para el estudio de la evolución genética de la especie (Saborio y Da Costa, 1992), debido a que durante la etapa de autopolinización del óvulo puede haber expresión de un alelo (gen S) en el estigma, estilo u ovario que por la codificación de una proteína generan rechazo del polen (De Nettancourt, 1977). Aunque este factor puede ser de baja frecuencia debido a que el gen es recesivo (Gaude y Dumas, 1987), en ciertas condiciones puede reducir la formación de frutos. Estos factores limitan un poco la obtención de líneas endogámicas como progenitoras de híbridos; en México se han obtenido híbridos de variedades rojas y amarillas mediante la cruce de poblaciones criollas provenientes de los estados de Chiapas, Puebla y Veracruz, en las que se ha cuantificado sus contenidos de capsaicinoides y vitamina C. El híbrido Puebla x Chipas y el progenitor Chiapas registraron el mayor contenido de capsaicinoides (68337 y 55927 SHU), por lo que Cruz-Pérez *et al.* (2007) infirieron que en esta especie hay heterosis positiva para este carácter, mientras que para vitamina C la heterosis fue negativa.

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

---

---

### 2.3. Diseños dialélicos

Los diseños dialélicos han sido una herramienta importante en programas de mejoramiento genético de plantas, porque aportan información sobre las capacidades como progenitores de híbridos mediante sus valores de aptitudes combinatorias general (ACG) y específica (ACE), así como de la herencia citoplásmica o complejidad de algún carácter (Fry, 2004). Por ello los métodos de Griffing (1956) para análisis dialélicos se han usado ampliamente para hacer selección en plantas (Zhan y Kang, 1997). Sus cuatro tipos de diseño proporcionan información sobre el comportamiento de las cruzas y sus progenitores, así como sobre la acción génica (dominancia o aditiva), nivel de heterosis o depresión génica (Murray *et al.*, 2003). La ACG explica la proporción de la varianza genotípica debida a los efectos aditivos de los genes, mientras que la ACE se refiere a la varianza genotípica que puede deberse a dominancia o epistasia (Gutiérrez *et al.*, 2002).

### 2.4. Capsaicinoides

El consumo de frutos de Chile se debe principalmente a su picor, el cual se asocia con siete alcaloides estrechamente relacionados (capsaicina, dihidrocapsaicina, nordihidrocapsaicina, homocapsaicina I, homocapsaicina II, homodihidrocapsaicina I, homodihidrocapsaicina II), de los cuales la capsaicina (8-metil-N-vanilil-6-nonenamida) y dihidrocapsaicina son las responsables de 90% del picor (Govindarajan y Sathyanarayana, 1991; Vázquez-Flota *et al.*, 2007). Los

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

---

---

capsaicinoides son únicos del género *Capsicum* (Collins *et al.*, 1995), y adicional a su uso como condimento o especia, ha despertado interés medicinal como agente terapéutico, particularmente como quimioprotector contra mutagénesis o tumorigénesis (Surh *et al.*, 1995); también es el ingrediente activo para armas de seguridad como gases lacrimógenos (Busker y van Helden, 1998).

### 2.4.1. Ruta biosintética

Los capsaicinoides se sintetizan y acumulan en la placenta de los frutos de *Capsicum* (Fujiwake *et al.*, 1982; Cruz-Pérez *et al.*, 2007). En la ruta biosintética de capsaicinoides se conocen dos vías: el metabolismo de ácidos grasos y la ruta del fenilpropanoide (Ochoa-Alejo y Gómez-Peralta, 1993). La estructura fenólica es la base en la ruta del fenilpropanoide, en la cual la fenilalanina es el precursor. La formación del ácido ferúlico ha sido bien estudiada en plantas superiores; y cuatro enzimas [fenilalanina amonio liasa, ácido cinámico-4-hidroxiylasa (C4H), ácido coumárico 3-hidroxiylasa (C3H) y ácido cafeico-O-metiltransferasa] están involucradas en el proceso. Los capsaicinoides son sintetizados a partir de la vanilamina y el isocarpil-conezima A (Curry *et al.*, 1999).

### 2.4.2. Genes involucrados

Se ha reportado al locus C simple como esencial para el control de la producción de capsaicinoides, que se encuentra en el cromosoma 2, cuyo alelo

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

---

pungente es dominante sobre el no pungente (Blum *et al.*, 2002; Lefebvre *et al.*, 2002); otros genes que intervienen en la ruta biosintética de los capsaicinoides también han sido aislados. Curry *et al.* (1999) aisló genes que codifican para una aminotransferasa una 3-ceto-acil-ACP-sintasa. Kim *et al.* (2001) aislaron 39 cADN de la placenta de frutos de Chile mediante hibridación substractiva por supresión (SSH) e identificó tres genes que codifican para las enzimas capsaicinoide sintetasa, SB2-66, una aminotransferasa SB2-149, y una 3-ceto-acil-ACP sintasa SB1-58.

### 2.5. Clorofilas

Las clorofilas son pigmentos que juegan un papel central en el proceso de vida de las plantas. En la fotosíntesis su función es la absorción de fotones mediante la excitación de un electrón para iniciar la conversión a energía química. Las clorofilas se encuentran en las membranas de los tilacoides en donde estructuralmente forman parte del complejo antena, que es un conjunto ordenado de clorofilas, otros pigmentos y proteínas, que son los colectores de luz (Taiz y Zeiger, 2006). En plantas superiores existen sólo dos tipos de clorofilas, a y b, las cuales sólo difieren ligeramente en su composición. Ambos tipos de clorofilas son muy efectivas como fotorreceptores, y difieren en el espectro de la longitud de onda de luz que absorben. Las plantas pueden obtener todos sus requerimientos de energía en los espectros de luz roja y azul, la cual va de los 400 a los 500 nm y de los 600 a 700 nm con estos dos tipos de clorofilas (Anderson, 1986).

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

---

---

### 2.5.1. Ruta biosintética

La síntesis de clorofilas requiere la presencia de luz, la cual permite la expresión de los genes necesarios para la conversión del ácido glutámico en ácido 5-aminolevulínico (ALA) (Huang y Castelfranco, 1989). Dos moléculas de ALA son condensadas para formar el porfobilinógeno (PBG) que forma los anillos pirrol en la clorofila. La siguiente fase es el ensamble de la porfirina con cuatro moléculas de PBG, y consiste de seis pasos en donde intervienen una serie de enzimas, cuyo producto final es la fotoporfirina IX. Por acción de la enzima magnesio quelatosa se inserta magnesio en la molécula final. Posteriormente ocurre una serie de reacciones cíclicas que involucra a la S-adenosilmetionina y NADPH para formar la clorofila a, y por actividad de la enzima clorofila oxidasa se obtiene la clorofila b (Wettstein *et al.*, 1995).

### 2.5.2. Genes involucrados

En células eucarióticas es indispensable que los cloroplastos y mitocondrias sean funcionales para que pueda haber expresión de algunos genes nucleares (Kusnetsov *et al.*, 1996). Se han aislado muchos genes que intervienen en la codificación de enzimas, como la clorofila a sintasa necesaria para la síntesis de clorofilas (Oster *et al.*, 1997). La cloroplasto sintetasa es necesaria para la síntesis de ALA, importante precursor de la clorofila que es regulado por un gen localizado en el cromosoma 5 en *Arabidopsis thaliana* (Cough *et al.*, 2003). Mediante estudios

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

---

genéticos se reveló que existen tres loci denominados GUN1-3 que transmiten señales de plastidios al núcleo. La transcripción y traducción de estos genes ocurre en plastidios en presencia de luz y son necesarios para la expresión de los genes nucleares CAB, RBCS Y PETH, que a su vez producen compuestos necesarios en la síntesis intermedia de clorofilas y formación del mismo cloroplasto (Susek *et al.*, 1993). La actividad de estos genes induce la acumulación de protoporfirina que puede activar otros dos genes nucleares (HSP70A y HSP70B) que en conjunto activan la formación de Mg-fotoporfirina IV (Kropat *et al.*, 1997).

### 2.6. Vitamina C

La vitamina C incluye a los ácidos ascórbico y dehidroascórbico, que son requeridos para un número de reacciones metabólicas en todos los animales y plantas, y casi todos los organismos son capaces de sintetizarla excepto el ser humano (Kurtzweil y Young, 1991). El género *Capsicum* contiene más vitamina C que otras frutas y hortalizas conocidas (Fawell, 1998) y en algunos casos se han detectado hasta 243 mg 100 g<sup>-1</sup> de peso fresco (Howard *et al.*, 1994).

#### 2.6.1. Ruta biosintética

La biosíntesis de vitamina C inicia a partir de dos compuestos presentes en plantas, el ácido D-galacturónico y el éster metílico del ácido D-galacturónico, los cuales a través del proceso denominado “no inversión” o de Wheeler-Smirnoff, se



## II. REVISIÓN DE LITERATURA

---

produce ácido ascórbico (Wheeler *et al.*, 1998). El éster metílico del ácido galacturónico se reduce por la enzima aldo-ceto reductasa que genera L- galactono-1,4-lactona, el cual es sustrato de la enzima L-galactono-1,4-lactona deshidrogenasa que actúa antes de la síntesis del ácido L-ascórbico. Se ha demostrado que esta ruta de producción de ácido L-ascórbico a partir del éster metílico del ácido D-galacturónico también tiene lugar en las células de plantas de *Arabidopsis* (Mutsuda *et al.*, 1995); aunque esta ruta ocurre mayormente en plantas, también puede haber síntesis de ácido L-ascórbico por otras vías, en las que la GDP-manosa y L-galactosa se usan por la pared celular para la biosíntesis de carbohidratos, proteínas y vitamina C (Conklin *et al.*, 1999).

### 2.6.2. Genes involucrados

Se han aislado e identificado genes que codifican proteínas que catalizan diferentes reacciones en las diferentes rutas metabólicas que conducen a la síntesis del ácido L-ascórbico, como el locus VTC1 que codifica la enzima GDP-manosa pirofosforilasa que provee la GPD-manosa (Conklin *et al.*, 1999). En plantas transgénicas de lechuga (*Lactuca sativa* L), se insertó el gen que expresa L-gulonolactone oxidase (GLOase), proveniente de cerdos de guinea lo que resultó en un incremento de vitamina C (Kim *et al.*, 2004)

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

---

---

### 2.7. Azúcares solubles

Los azúcares solubles se generan inicialmente en las hojas a través del proceso de fotosíntesis, se acumulan en tallos y en la floración y fructificación se transportan a frutos y semillas, y constantemente se movilizan hacia las zonas en crecimiento (Wolstenholme, 1990). En plantas la producción de azúcares es regulada por factores internos y ambientales perfectamente coordinados durante el crecimiento y desarrollo, de modo que, los azúcares solubles son la principal fuente de energía de la planta. La estaquiosa (compuesta de dos moléculas de glucosa, una de fructosa y una glucosa) y la rafinosa (compuesta de una glucosa, una fructosa y una galactosa) son azúcares transportados por floema por vía simplástica; mientras que la sacarosa y el sorbitol son cargados al floema por vía apoplástica y los monosacáridos glucosa, fructosa y galactosa son azúcares reductores no transportados por el floema (Gibson, 2000). Su metabolismo es muy sensible a cambios del estado general de la planta, ya que las concentraciones de fructosa, glucosa y sacarosa se alteran fácilmente en condiciones de estrés (Rolland *et al.*, 2002).

En la mayoría de plantas, la sacarosa es la principal fuente de transporte de carbono y la forma en que almacenan reservas (Williams *et al.*, 2000), mientras que la glucosa es el azúcar de mayor uso metabólico en las células debido a que se utiliza como sustrato en la respiración mitocondrial, en la formación de almidón, celulosa y calosa, y junto con la fructosa forma la sacarosa (Zhou *et al.*, 1998). Los tri- y tetrasacáridos como la rafinosa y la estaquiosa ocurren con mayor frecuencia y

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

---

concentración en la semilla (Amuti y Pollard, 1977), y su presencia junto con la sacarosa se relaciona con su viabilidad y desecación que ocurre al madurar (Steadman *et al.*, 1996).

Los azúcares solubles están involucrados en situaciones de estrés, como el ataque de insectos o el daño por herbicidas, lo que se relaciona con el balance del oxígeno reactivo en la planta, lo cual sugiere que estos compuestos producen señales en la expresión de genes relacionados con el estrés oxidativo (Couée *et al.*, 2006). En *Arabidopsis* han reportado 797 genes que responden a las concentraciones de sacarosa en la planta y que son capaces de regular su concentración celular (Gonzali *et al.*, 2006).

### 2.8. Caracteres morfológicos de fruto de chile manzano

En las diferentes variedades de chile manzano colectadas en México hay una amplia variación en caracteres morfológicos de fruto, tal como tamaño de fruto, número de semillas por fruto, días a madurez, número de flores por nudo y número de lóculos por fruto (Pérez *et al.*, 2004). Estos componentes de la calidad de fruto pueden ser mejorados mediante cruzas o combinaciones híbridas (Falconer y Mackay, 1996). En un estudio realizado en cinco variedades mexicanas y una peruana de este cultivo, se encontró que los progenitores Puebla y Chiapas presentan la mejor aptitud combinatoria general para rendimiento de fruto, y que los híbridos Zongolica x Puebla, Huatusco II x Puebla y Puebla x Huatusco I presentan

## II. REVISIÓN DE LITERATURA

---

---

mejor aptitud combinatoria específica y mayor heterosis para rendimiento y calidad (Pérez *et al.*, 2009).

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

---

---

#### III. MATERIALES Y MÉTODOS

##### 3.1. Producción de plantas y semillas de híbridos simples

En marzo de 2005 se sembraron 20 semillas de cinco variedades (Puebla, Huatusco, Zongolica, Perú y Tacámbaro) en charolas que contenían el sustrato Growing Mix® No. 2. Una vez que las plántulas produjeron cuatro hojas, se trasplantaron a vasos de unisel de 240 mL, cuando las plántulas tenían 12 hojas se trasplantaron a bolsas de polietileno negro de 40 cm de ancho por 45 cm de alto. Cada bolsa contenía un sustrato compuesto de 50% de tezontle grueso en la parte inferior, 25 % de Growing Mix y 25 % de tezontle fino en la parte superior. En total se emplearon 20 plantas por progenitor, las cuales se colocaron en hileras a 0.50 m entre cada una y 1.00 m entre hileras. Las plantas se regaron con la solución nutritiva, propuesta por Pérez y Castro (1998).

De las 20 plantas, cinco se usaron para multiplicar la semilla, cinco como plantas hembra para producir la semilla de los híbridos de cruce directa, cinco como macho para las cruza recíprocas, y cinco como reserva. Los botones florales de las plantas hembras se emascularon y se cubrieron con papel “glassine” para evitar cruzamientos no deseados. La polinización controlada se inició a los 90 días después del trasplante (ddt) en los primeros botones del tercer nudo. La polinización se efectuó en cinco flores por planta por semana, durante un mes, con polen de dos plantas macho. Después de cada polinización, las flores se cubrieron nuevamente con bolsas de papel “glassine”, la cual se retiró cuando el fruto ya estaba formado.

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

---

En cada caso se dejó una etiqueta de identificación y la fecha de realización de la cruz.

Con los cinco progenitores se obtuvieron 20 cruzas dialélicas, 10 directas y 10 recíprocas. En abril de 2006, las 20 cruzas y los cinco progenitores se sembraron y se atendieron con el mismo procedimiento previamente descrito. Se trasplantaron 15 plantas de cada genotipo, de las cuales cinco se utilizaron para el análisis de capsaicinoides y antioxidantes, cinco para evaluar calidad de frutos y cinco como reserva. El 20 de noviembre de 2006 se inició la evaluación de calidad de frutos (peso en g, volumen en mL, grosor del pericarpio en mm, número de semillas y número de lóculos) de los primeros 10 frutos maduros en cada una de las cinco plantas (dos frutos por planta); en estos mismos frutos se determinó el contenido de capsaicinoides (capsaicina, nordihidrocapsaicina y dihidrocapsaicina), de clorofila a, b, total, y vitamina C.

#### **3.2. Extracción y cuantificación de antioxidantes y capsaicinoides**

De cada una de cinco plantas por genotipo, se colectó un total de 10 frutos de  $76 \pm 5$  días de desarrollo, seleccionados previamente como frutos cuajados (2 mm de diámetro). Cada muestra se etiquetó y congeló con nitrógeno (N) líquido y luego se almacenó a  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$  hasta su análisis químico.

#### 3.2.1. Capsaicinoides

La determinación de los tres principales capsaicinoides (dihidro-, nordihidro- y capsaicina) se hizo mediante cromatografía de líquidos de alta resolución (HPLC) en un cromatógrafo Agilent® mod. HP-1100 equipado con un detector de UV y una columna Hypersil® ODS (25 cm X 4.6 mm, 5 µm); la metodología usada fue la de Collins *et al.* (1995). El tiempo de corrida fue de 30 min. La concentración de cada capsaicinoide se calculó a partir de las ecuaciones propuestas por el método oficial de la AOAC (1998):

$$N = (P_n/P_s) \times (C_s/W_t) \times (10/0.98) \times 9300$$

$$C = (P_c/P_s) \times (C_s/W_t) \times (10/0.89) \times 16100$$

$$D = (P_d/P_s) \times (C_s/W_t) \times (10/0.93) \times 16100$$

Donde: N = nordihidrocapsaicina (SHU); C= capsaicina; D= dihidrocapsaicina;

P<sub>n</sub>, P<sub>c</sub>, y P<sub>d</sub> = área del pico para nordihidrocapsaicina, capsaicina y dihidrocapsaicina, respectivamente; P<sub>s</sub>= área del pico del estándar correspondiente; C<sub>s</sub> = Concentración de la solución estándar (mg mL<sup>-1</sup>); W<sub>t</sub> = peso de la muestra (g).

Los capsaicinoides totales se calcularon como la suma de cada uno de estos compuestos (N + C + D). En la conversión de unidades se consideró que: 1 µg de capsaicinoides g<sup>-1</sup> = 15 SHU.

#### 3.2.2. Clorofilas

Para la extracción y cuantificación de clorofilas se utilizó el método de Moran (1982). La absorbancia a 663 y 645 nm se midió en un espectrofotómetro Espectronic® modelo 20 D.

Las clorofilas a, b y total se estimaron mediante las siguientes ecuaciones:

$$\text{Clorofila a (mg L}^{-1}\text{)} = 12.7 A^{663} - 2.69 A^{645}$$

$$\text{Clorofila b (mg L}^{-1}\text{)} = 22.9 A^{645} - 4.68 A^{663}$$

Clorofila total= clorofila a + clorofila b

Donde:  $A^{663}$  = absorbancia medida a 663 nm;  $A^{645}$  = absorbancia medida a 645 nm.

#### 3.2.3. Vitamina C

La determinación de vitamina C se llevó a cabo con la metodología de Nisperos-Carriedos *et al.* (1992), modificada de la siguiente manera. Se tomaron 10 g de tejido de fruto congelado con N líquido y mantenido a  $-20^{\circ}\text{C}$ . Se maceró en una licuadora por 2 min, con 40 mL de ácido cítrico 3.0% (v/v), y se centrifugó por 10 min a 2500 rpm. El sobrenadante se filtró (Whatman 5441) y el centrifugado se extrajo tres veces más con 20 mL de ácido cítrico, para un volumen final de 100 mL. Se tomaron 4 mL del extracto y se pasaron a través de una columna C<sub>18</sub> Sep-Pack®, preacondicionada con 2 mL de acetonitrilo, seguido por 5 mL de agua bidestilada. Se desecharon los primeros 3 mL y se recolectó 1 mL, del cual se inyectaron 20  $\mu\text{L}$  al cromatógrafo Agilent® mod HP-1100 equipado con un detector



### III. MATERIALES Y MÉTODOS

---

de UV. Esto se hizo inmediatamente después de la extracción, debido a que la solución de vitamina C sólo es estable durante 3 h. Se utilizó una columna Supelcolsil LC-18® (25 cm x 4.6 mm, 5 µm) con fase móvil de metanol: fosfato de potasio (KHPO) 50 mM (pH 2.0) (30:70), a un flujo de 1.5 mL min<sup>-1</sup>, y se leyó a una longitud de onda de 230 nm; el tiempo de corrida fue de 5 min.

#### 3.3. Determinación de azúcares solubles

La metodología utilizada fue la propuesta por Darnell *et al.* (1994), modificada de la siguiente manera: De los frutos colectados de Chile manzano, se separó una muestra aproximada de 5.0 g que se liofilizó durante 2 días. La muestra se maceró hasta lograr una pulverización fina. Posteriormente se pesó 0.5 g de materia seca macerada y el resto se mantuvo a -20 °C. El tejido se vertió a un vaso de precipitados de 50 mL y se le adicionó 10 mL de metanol 80 % y se puso a incubar (a 70 °C) durante 10 min. Se vació el sobrenadante a un tubo nuevo y se repitió el procedimiento 2 veces para juntar los sobrenadantes. Se descartó el residuo sólido y se midió el volumen. Se agregó 100 µL de manitol (Sigma®) como estándar interno (100 mg mL<sup>-1</sup>) y se transfirió a un tubo de centrifugación de 15 mL. Se tomó una alícuota de 5 mL a la que se agregaron 3 mL de cloroformo, se agitó durante 5 min y se centrifugó a 2000 x g durante 5 min a 4 °C.

Se colectó la fase acuosa y se desechó la fase orgánica. Luego se adicionó 50 mg de polivinil polipirrolidona (PVPP) (Sigma®), se agitó y centrifugó a 3000 x g durante 10 min a temperatura ambiente. Se decantó el sobrenadante y se realizó

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

---

otra extracción a la PVPP con 2 mL de agua deionizada (18 mOhm), y luego se centrifugó a 3500 x g por 15 min.

Los sobrenadantes se combinaron y se llevaron a liofilización durante 12 h y la mezcla se almacenó a  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ . El extracto se resuspendió con 3.0 mL de agua deionizada (18 mOhm) y se pasó por las resinas de intercambio iónico Dowex-1® y Dowex-50® (Sigma-Aldrich), se filtró con microfiltros nilón (25 mm x 0.2  $\mu$ , Tupper®). La mezcla así preparada se inyectó en el cromatógrafo Agilent mod. HP-1100® equipado con un detector de índice de refracción para la cuantificación de los contenidos de estaquiosa, rafinosa, sacarosa, glucosa, galactosa, fructosa y sorbitol. Las condiciones de uso fueron: columna Supelcoagel® Ca 30 cm x 7.8 mm ID 12659 (Supelco); como fase móvil se usó agua deionizada (18 mOhm) a un flujo de  $0.5\text{ mL min}^{-1}$ . El volumen de inyección fue de 20  $\mu\text{L}$  y el tiempo de análisis de la muestra fue de 24 min.

La concentración de azúcares solubles se determinó de acuerdo con las curvas patrón que se prepararon con soluciones estándar de 0.01, 0.1, 0.5 y 1.0 mg  $\text{mL}^{-1}$  de sacarosa, glucosa, fructosa y manitol. De cada estándar se pesó 100 mg y se disolvió en 10 mL de agua deionizada; luego se hicieron las respectivas diluciones necesarias.

Los cálculos para determinar la cantidad de cada azúcar ( $\text{mg g}^{-1}$ ) se hicieron con las ecuaciones:

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

---

---

% de recuperación =  $\frac{\text{Concentración de manitol (mg) x Volumen total (mL)}}{10 \text{ mg de manitol}}$

Azúcar =  $\frac{\text{Concentración del azúcar (mg) x Volumen total (mL)}}{\% \text{ de recuperación x materia fresca (g)}}$

#### 3.4. Análisis estadístico

Para el análisis estadístico de las variables se usó el diseño dialélico de Griffing (1956) método I, con el cual se estimaron los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE) de cada progenitor y sus cruzas, así como el efecto materno de sus progenitores, mediante el análisis en el paquete estadístico SAS Institute® (2000). El modelo utilizado fue el siguiente, con efectos fijos:

$$Y_{ijk} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + M_i - M_j + r_{ij} + e_{ijk}$$

Donde:  $Y_{ijk}$  = cada una de las observaciones del modelo;  $\mu$  = media general de todas las observaciones;  $g_i$  = aptitud combinatoria general de la línea  $i$ ;  $g_j$  = aptitud combinatoria general de la línea  $j$ ;  $s_{ij}$  = aptitud combinatoria específica ( $i, j$ ); ( $M_i - M_j$ ) = efecto materno directo de la crucea;  $r_{ij}$  = efecto recíproco de la crucea ( $i, j$ );  $e_{ijk}$  = efecto ambiental aleatorio de cada observación. Además se consideró que la suma de efectos maternos y recíprocos [ $M_i - M_j + r_{ij}$ ] corresponde a los efectos maternos. Para el diseño del programa en el paquete estadístico SAS®, se utilizó como base el reportado por Zhan y Kang (1997).

### III. MATERIALES Y MÉTODOS

---

---

#### 3.5. Heterobeltiosis

La heterosis respecto al mejor progenitor, también llamada heterobeltiosis, se estimó para capsaicinoides mediante la siguiente ecuación (Fehr, 1987)

$$\text{Heterobeltiosis (\%)} = \frac{\text{Híbrido- Progenitor}}{\text{Progenitor}} \times 100$$

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

---

---

### IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

#### 4.1. Análisis dialélicos

En todas las variables medidas referentes a la calidad del fruto en Chile manzano, se detectaron diferencias estadísticas ( $P \leq 0.01$ ) entre genotipos y entre cruza (Cuadros 1 al 5). Al desglosar el efecto genotipo en sus dos componentes, ACG y ACE, se detectó que los progenitores difirieron ( $P \leq 0.01$ ) en su ACG y las cruza en su ACE para picor para los tres alcaloides (nordihidro-, dihidro- y capsicina) (Cuadro 1). En cuanto antioxidantes, los progenitores difirieron en clorofilas a, b, total y vitamina C (ácido dehidro- y ascórbico) (Cuadros 2 y 3). Los progenitores también presentaron diferencias en todas las características morfológicas del fruto (Cuadro 4). En dulzor del fruto hubo diferencias entre progenitores en el contenido de azúcares solubles (Cuadro 5), excepto en rafinosa.

Lo anterior significa que algunos progenitores poseen mejor calidad genética de frutos, para antioxidantes, capsaicinoides, caracteres morfológicos del fruto y azúcares solubles, calidad que se constituye de efectos genéticos aditivos, y por tanto son aprovechables en mejoramiento genético mediante selección recurrente.

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

**Cuadro 1. Cuadrados medios del análisis de varianza con el Método 1 de cruas dialélicas de Griffing (1956), para capsaicinoides.**

FV	GL	Cap	Nord	Dihid	Tcap
Rep	2	215,936	83,528	103,049	1,036,445
Genotipos	24	30,037,157**	8,061,802**	35,873,693**	162,425,907**
Cmed	14	28,418,942**	10,996,947**	29,772,448**	153,060,003**
ACG	4	24,731,981**	17,966,152**	40,699,147**	215,457,827**
ACE	10	29,893,726**	8,209,265**	25,401,768**	128,100,872**
Cdif	10	16,827,883**	3,952,598**	44,415,436**	175,538,172**
EM	4	38,687,063**	298,853**	44,554,193**	199,746,347**
CR	6	28,046,389**	4,595,309**	44,322,932**	159,399,389**
Var EM		44.8	20.42	51.57	45.02
Error	48	73,079	20,548	27,008	183,495
<b>CV</b>		5.68	5.29	2.19	2.86
<b>Media</b>		4,756	2,704	7,474	14,936

FV= fuentes de variación; GL= grados de libertad; ACG= aptitud combinatoria general; ACE= aptitud combinatoria específica; EM= efectos maternos; CD= cruas directas, CR= cruas recíprocas; \*significancia a una  $P \leq 0.05$ ; \*\*significancia a una  $P \leq 0.01$ ; CV= coeficiente de variación; Cap= capsaicina; Nord= nordihidrocapsicina; Dihid= dihidrocapsicina; Tcap= total de capsaicinoides; Var EM= porcentaje de la variación de efectos maternos respecto a las cruas; Cmed = promedio de las cruas directas y recíprocas; Cdif = promedio de la diferencia de cruas directas-recíprocas.

**Cuadro 2. Cuadrados medios del análisis de varianza con el Método 1 de cruas dialélicas de Griffing (1956), para clorofilas.**

FV	GL	Cla	Cib	CT
Rep	2	0.382	0.003	0.32
Genotipos	24	0.743**	0.383**	1.65**
Cmed	14	0.723**	0.541**	2.02**
ACG	4	1.342**	1.247**	4.79**
ACE	10	0.476*	0.259**	0.91**
Cdif	10	0.771**	0.162	1.13**
EM	4	1.373**	0.143	1.98**
CR	6	0.370	0.176	0.57
Var EM		76.0	21.4	40.04
Error	48	0.205	0.091	0.33
<b>CV</b>		20.6	64.80	21.54
<b>Media</b>		2.2	0.46	2.66

FV= fuentes de variación; GL= grados de libertad; ACG= aptitud combinatoria general; ACE= aptitud combinatoria específica; EM= efectos maternos; CD= cruas directas, CR= cruas recíprocas; \*significancia a una  $P \leq 0.05$ ; \*\*significancia a una  $P \leq 0.10$ ; CV= coeficiente de variación; Cla= clorofila a; Cib= clorofila b; CT= clorofila total; Var EM= porcentaje de la variación de efectos maternos respecto a las cruas; Cmed = promedio de las cruas directas y recíprocas; Cdif = promedio de la diferencia de cruas directas-recíprocas.

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Un aspecto sobresaliente del análisis dialélico es que en todas las variables metabólicas (excepto en clorofila b), hubo efectos maternos significativos ( $P \leq 0.01$ ), ya sea en cruzas directas como en la clorofila a, o en cruzas directas y recíprocas como en capsaicinoides, vitamina C, caracteres morfológicos y azúcares solubles. Es decir, los genes que codifican este conjunto de productos naturales no sólo están ubicados en el ADN nuclear, sino también en el ADN extranuclear (cloroplastos o mitocondrias). Kusnetsov *et al.* (1996) mencionan que para que haya activación de genes nucleares los organelos deben encontrarse íntegros, y que incluso hay algunos genes dentro de éstos que producen proteínas mensajeras para la activación de ciertos genes del núcleo.

**Cuadro 3. Cuadrados medios del análisis de varianza con el Método 1 de cruas dialélicas de Griffing (1956), para vitamina C.**

FV	GL	Acab	Adha	TC
Rep	2	18.80	0.26	15.40
Genotipos	24	2839.00**	4.33**	2846.00**
Cmed	14	3678.00**	3.98**	3667.00**
ACG	4	1318.00**	7.20**	1300.00**
ACE	10	46.22**	2.70**	46.14**
Cdif	10	1665.00**	4.85**	1196.00**
EM	4	2729.00**	4.60**	2617.00**
CR	6	955.00**	4.90**	248.00**
Var EM		32.33	85.45	3302.00
Error	48	21.20	0.04	20.70
<b>CV</b>		13.75	1.31	9.62
<b>Media</b>		33.50	13.80	47.30

FV= fuentes de variación; GL= grados de libertad; ACG= aptitud combinatoria general; ACE=aptitud combinatoria específica; EM= efectos maternos; CD= cruzas directas, CR= cruzas recíprocas; \*significancia a una  $P \leq 0.05$ ; \*\*significancia a una  $P \leq 0.10$ ; CV= coeficiente de variación; Acab= ácido ascórbico; Adha= ácido dehidroascórbico; TC= total de vitamina C. Var EM= porcentaje de la variación de efectos maternos respecto a las cruzas; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; Cdif = promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas.

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Por su parte, las cruzas o híbridos presentaron diferencias ( $P \leq 0.01$ ) en su ACE para todos metabolitos medidos y en caracteres morfológicos del fruto, excepto en el número de lóculos, lo cual significa que la calidad referente a antioxidantes, capsaicinoides, azúcares solubles y caracteres morfológicos del fruto, puede ser mejorada genéticamente mediante hibridación, técnica de mejoramiento que aprovecha los efectos de dominancia y epistáticos que se expresan como heterosis, según describen Falconer y Mackay (1996). Sin embargo, la magnitud de la variación debida a ACE fue inferior a la ocasionada por ACG en todas las variables, excepto en vitamina C y en los azúcares solubles poco abundantes. Por tanto, en un programa de mejoramiento genético de la calidad del fruto en chile manzano, conviene seleccionar a los progenitores superiores y luego hacer selección recurrente entre ellos para elevar aún más la calidad del fruto.

**Cuadro 4. Cuadrados medios del análisis de varianza con el Método 1 de Griffing (1956), para cinco caracteres morfológicos de frutos.**

FV	GL	Peso	Vol	Peric	Nsem	Nloc
Rep	9	128	202	0.007	266	0.12
Genotipos	24	965**	2831**	0.022**	2209**	1.19**
Cmed	14	1345**	3937**	0.026**	2213**	1.50**
ACG	4	4207**	11839**	0.063**	4081**	4.02**
ACE	10	200**	776**	0.110**	1466**	0.49
Cdif	10	433**	1284**	0.016**	2203**	0.76**
EM	4	655**	2040**	0.013**	3403**	0.78**
Cr	6	286**	779**	0.019**	1403**	0.75**
Var EM		23	23	44.40	71	36.31
<b>CV</b>		17	18	12.30	23	16.32

FV= fuentes de variación; GL= grados de libertad; ACG= aptitud combinatoria general; ACE= aptitud combinatoria específica; EM= efectos maternos; Cd= cruz directa, Cr= cruza recíproca; \*significancia a una  $P \leq 0.05$ ; \*\*significancia a una  $P \leq 0.01$ ; CV= coeficiente de variación; Vol= volumen de fruto en mL; Peric= grosor de pericarpio; Nsem= número de semillas; Nloc= número de lóculos. Var EM= porcentaje de la variación de efectos maternos respecto a las cruzas; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; Cdif = promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas.



## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados anteriores coinciden con un estudio sobre la determinación de la ACG significativa en progenitores de chile manzano para caracteres morfológicos de fruto como tamaño y rendimiento (Pérez *et al.*, 2009), y una ACE significativa para capsaicinoides en donde el picor se encuentra mayormente influenciado por un gen dominante. Blum *et al.* (2002) describen al locus C que afecta al picor de manera cualitativa, y esto lo confirman Minamiyama *et al.* (2005), quienes mencionan el control del picor por un solo gen dominante con múltiples alelos, lo que permite una gran variación en el contenido de capsaicinoides.

**Cuadro 5. Cuadrados medios del análisis de varianza con el Método 1 de cruas dialélicas de Griffing (1956), para azúcares solubles en fruto.**

FV	GL	Est	Raf	Sac	Glu	Gal	Fru	Sor	Total
Rep	2	0.02	0.005	0.001	0.04	0.2	0.1	3.8	0.19
Genotipos	24	37.9**	3.8**	5.3**	4.2**	4.3**	4.8**	6.0**	50.7**
Cmed	14	31.5**	3.6**	5.0**	3.1**	4.2**	3.1**	4.8**	42.3**
ACG	4	58.5**	2.1	5.4**	2.1**	4.0**	2.2**	3.2**	78.8**
ACE	10	20.7**	4.2**	5.8**	3.4**	4.3**	3.4**	5.4**	27.6**
Cdif	10	26.9**	4.0**	4.9**	5.9**	4.5**	7.2**	7.3**	62.5**
EM	4	50.2**	4.4**	6.0**	4.6**	4.4**	5.6**	2.7*	31.5**
	6	44.7**	3.8**	4.1**	6.7**	4.5**	8.2**	10.0**	83.2**
Var EM		51.0	44.0	38.0	60.0	43.0	61.0	50.0	51.0
<b>CV</b>		4.0	205.0	29.0	5.0	13.0	7.0	52.0	3.0
<b>Media</b>		6.3	0.02	0.27	4.62	0.13	4.8	0.07	16.2

FV= fuentes de variación; GL= grados de libertad; ACG= aptitud combinatoria general; ACE= aptitud combinatoria específica; EM= efectos maternos; Cd= cruz directa, Cr= cruz recíproca; \*significancia a una  $P \leq 0.01$ ; \*\*significancia a una  $P \leq 0.05$ ; \*\*\*significancia a una  $P \leq 0.01$ ; Est= estaquiosa; Raf= rafinosa (cuadrados medios  $\times 10^{-3}$ ); Sac= sacarosa (cuadrados medios  $\times 10^{-2}$ ); Glu= glucosa; Gal= galactosa (cuadrados medios  $\times 10^{-3}$ ); Fru= fructosa; Sor= sorbitol (cuadrados medios  $\times 10^{-3}$ ). Var EM= porcentaje de la variación de efectos maternos respecto a las cruas; CV= coeficiente de variación; Cmed = promedio de las cruas directas y recíprocas; Cdif = promedio de la diferencia de cruas directas-recíprocas.

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 4.2. Comparación de progenitores por ACG

Se detectaron efectos significativos ( $P \leq 0.01$ ) de aptitud combinatoria general (ACG), ya sea positivos o negativos, en: clorofilas a y b, vitamina C, picor, caracteres morfológicos de fruto y azúcares solubles (Cuadros 6, 7, 8 y 9). En clorofilas totales el progenitor Puebla destaca por tener la mayor ACG (0.71), superior a la de los demás progenitores (Cuadro 6). En vitamina C, sólo los progenitores Puebla y Tacámbaro muestran valores positivos (Cuadro 6), lo que indica que poseen efectos aditivos que mejoran esta cualidad.

En capsaicinoides hubo diferencias ( $P \leq 0.05$ ) entre progenitores en los tres alcaloides nordihidro-, dihidro y capsicina (Cuadro 7), lo que indica que en estos alcaloides hay efectos de genes aditivos. Los progenitores Tacámbaro, Zongolica y Huatusco (excepto en nordihidrocapsaicina) destacan por tener los valores positivos más altos de ACG, por lo que en un programa de mejoramiento por selección son los más adecuados para elevar el picor del fruto.

### Cuadro 6. Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de cinco progenitores de Chile manzano, para clorofilas y vitamina C.

Progenitor	Ca	Cb	Tcl	Acas	Adha	TC
Tacámbaro	-0.08	-0.13**	-0.20**	6.01**	0.022	6.03**
Puebla	0.36**	0.34**	0.71**	8.31**	-0.048	8.27**
Huatusco	-0.17*	-0.02	-0.18*	-4.47**	0.065*	-4.40**
Zongolica	-0.09	-0.02	-0.11	-5.85**	0.660**	-5.18**
Perú	-0.03	-0.17	-0.20*	-4.00**	-0.700**	-4.71**

Ca: clorofila a; Cb: clorofila b; Tcl: clorofila total; Acas: ácido ascórbico; adha: ácido dehidroascórbico; TC: total de vitamina C. . \*\*significancia a una  $P \leq 0.01$ ; \*significancia a una  $P \leq 0.05$ .

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

**Cuadro 7. Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de cinco progenitores de chile manzano, para capsaicinoides.**

Progenitor	Nor	Cap	Dihid	Tcap
Tacámbaro	691**	511**	281**	1484**
Puebla	-1228**	-1097**	-1850**	-4176**
Huatusco	-135**	176**	1014**	1054**
Zongolica	622**	1131**	885**	2639**
Perú	50*	-721**	-331**	-1002**

Cap= capsaicina; Nord= nordihidrocapsaicina; Dihid= dihidrocapsaicina; Tcap= total de capsaicinoides;\*\*significancia a una  $P \leq 0.01$ ; \*significancia a una  $p \leq 0.05$ .

Con respecto a los caracteres morfológicos del fruto, los progenitores Puebla, Zongolica y Tacámbaro sobresalen por tener efectos genéticos aditivos positivos ( $P \leq 0.01$ ) para volumen y peso del fruto (Cuadro 8). En grosor del pericarpio destacan los progenitores Tacámbaro y Puebla por tener una ACG positiva ( $P \leq 0.05$ ). En número de semillas, Puebla, Zongolica y Tacámbaro son los progenitores con mayores valores positivos ( $P \leq 0.01$ ) de ACG. Con respecto al número de lóculos, los mejores progenitores resultaron Puebla y Tacámbaro por tener valores positivos ( $P \leq 0.01$ ). En azúcares solubles sobresale el progenitor Puebla por tener la mayor ACG positiva ( $P \leq 0.01$ ) para estaquiosa y sacarosa (Cuadro 9); La estaquiosa por ser el azúcar más abundante y por estar asociado con carga simplástica del floema y la sacarosa está asociada con la carga apoplástica (Taiz y Zeiger, 2006). Los resultados de caracteres morfológicos del fruto coinciden con los reportados por Pérez *et al.* (2009), quienes encontraron al progenitor Puebla con mayor ACG para volumen, peso y grosor de pericarpio.

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

**Cuadro 8. Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de cinco progenitores de chile manzano, para cinco caracteres morfológicos de frutos**

Progenitor	Peso	Volumen	Pericarpio	Número de semillas	Número de lóculos
Tacámbaro	2.20**	4.20**	0.0130*	3.95**	0.15**
Puebla	8.23**	14.33**	0.0290**	4.12**	0.26**
Huatusco	-9.04**	-14.31**	-0.0380**	-10.14**	-0.20**
Zongolica	1.82**	2.17*	0.0002	4.60**	-0.12**
Perú	-3.23	-6.38**	-0.0038	-2.54*	-0.09*

Vol= volumen de fruto en mL; Peric= grosor de pericarpio; Nsem= número de semillas; Nloc= número de lóculos. \*\*significancia a una  $P \leq 0.01$ ; \*significancia a una  $P \leq 0.05$ .

**Cuadro 9. Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de cinco progenitores de chile manzano, para contenido de azúcares solubles.**

Progenitor	Est	Raf	Sac	Glu	Gal	Fru	Sor	Total
Tacámbaro	-0.5**	-0.01	-0.01	-0.1	6.9 <sup>§</sup>	-0.2*	0.01*	-0.8**
Puebla	2.2**	0.30 <sup>§</sup>	0.06**	-0.05	8.8 <sup>§</sup>	-0.06	6.80 <sup>§</sup>	2.2**
Huatusco	0.3**	0.01	-6.00 <sup>§</sup>	0.4**	-1.9 <sup>§</sup>	0.4**	0.37 <sup>§</sup>	1.2**
Zongolica	-0.8**	1.0 <sup>§</sup>	-0.05**	-0.3**	-0.02*	-0.2**	-0.01	-1.4**
Perú	-1.2**	-1.0 <sup>§</sup>	0.01	0.08	5.4 <sup>§</sup>	0.01	-0.01	-1.1**

Est= estaquiosa; Raf= rafinosa; Sac= sacarosa; Glu= glucosa; Fru= fructuosa; Sor= sorbitol; \*Significancia a una  $P \leq 0.05$ ; \*\*Significancia a una  $P \leq 0.01$ ; <sup>§</sup> valores  $\times 10^{-3}$ .

### 4.3. Comparación de cruzas por ACE

La aptitud combinatoria específica para clorofilas totales mostró mayor frecuencia de valores negativos que positivos significativos ( $P \leq 0.01$ ), y de hecho solamente la craza Puebla x Huatusco, hubo ACE positiva ( $P \leq 0.01$ ) para clorofila a (Cuadro 10), la cual podría dar vigor híbrido en esta característica porque según Griffing (1956), los altos valores de ACE indican las cruzas que superan al promedio de ACG's de sus dos progenitores.

En el contenido de vitamina C (ácido ascórbico + ácido dehidroascórbico), sólo dos híbridos tuvieron ACE positiva ( $P \leq 0.05$ ), que fueron Puebla x Huatusco y

#### IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Tacámbaro x Huatusco (Cuadro 10). Es decir, en la mayoría de cruzas la ACE de vitamina C es negativa, de manera que contienen menos clorofila y vitamina C que sus progenitores. De manera similar, Cruz-Pérez *et al.* (2007) también encontraron heterosis negativa en vitamina C y en clorofilas.

**Cuadro 10. Aptitud combinatoria específica (ACE) de las cruzas de cinco progenitores de chile manzano, para clorofilas, y vitamina C.**

Cruza	Ca	Cb	Tcl	Acab	Adha	TC
Pue x Tac	-0.21	-0.30**	-0.52**	-12.43**	0.47**	-11.9**
Pue x Hua	0.36**	-0.11	0.25	15.03**	0.13*	15.1**
Pue x Per	-0.07	-0.12	-0.19	-20.63**	-1.12**	-21.7**
Pue x Zon	-0.39**	-0.11	-0.50*	-22.90**	0.10	-22.8**
Tac x Hua	0.11	0.10	0.22	4.95**	-0.88**	4.1**
Tac x Per	-0.17	0.09	-0.08	-23.32**	0.52**	-22.8**
Tac x Zon	0.23	-0.01	0.22	-21.86**	-0.25**	-22.1**
Hua x Per	-0.35*	0.07	-0.28	-4.69**	0.10	-3.7**
Hua x Zon	0.01	-0.11	-0.09	-1.91	-0.48**	-2.3
Per x Zon	0.04	-0.01	0.02	-6.57**	0.49**	-6.0**

Ca= clorofila a; Cb= clorofila b; Tcl= clorofila total; Cap= capsaicinoides; Acab= ácido ascórbico; adha= ácido dehidroascórbico; TC= total de vitamina C. \*significancia a una  $P \leq 0.05$ ; \*\*significancia a una  $P \leq 0.01$ .

En la ACE para capsaicinoides totales, las cruzas Puebla x Tacámbaro, Tacámbaro x Perú, Huatusco x Zongolica y Huatusco x Perú destacaron por tener valores positivos y significativos ( $P \leq 0.01$ ) de ACE, lo que indica que formarían los frutos más picosos (Cuadro 11). En contraste, las cruzas menos picosas, Perú x Zongolica y Tacámbaro x Huatusco, presentaron valores negativos de ACE, aunque otras cuatro combinaciones híbridas también dieron ACE negativas: Puebla x Huatusco, Puebla x Zongolica, Tacámbaro x Zongolica y Puebla x Perú. Note que las dos más alta ACE's para capsaicinoides totales se debieron principalmente a las altas ACE de los alcaloides dihidro- y capsaicina en las cruzas Puebla x Tacámbaro

#### IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

y Huatusco x Zongolica, mientras que en la craza Tacámbaro x Perú se debió fundamentalmente a la nordihidrocapsaicina. Zewdie *et al.* (2001) concluyeron que la aptitud combinatoria específica fue significativa para todos los capsaicinoides en *Capsicum pubescens* y que el picor está influenciado tanto por genes aditivos como dominantes, y asociaron una mayor ACG en los progenitores con mayor aporte de picor a los híbridos más altos, pero no realizaron estudio alguno sobre efectos maternos.

**Cuadro 11. Aptitud combinatoria específica (ACE) de las cruzas de cinco progenitores, para capsaicinoides.**

Cruza	Nor	Cap	Dihid	Tcap
Pue x Tac	344**	3730**	2965**	7039**
Pue x Hua	357**	-1149**	-1264**	-2056**
Pue x Per	-242**	-597**	266**	-573**
Pue x Zon	-639**	-834**	-386**	-1858**
Tac x Hua	-1135**	-2455**	-1910**	-5500**
Tac x Per	1729**	881**	248**	2859**
Tac x Zon	-667**	-433**	180**	-920**
Hua x Per	400**	684**	-265**	820**
Hua x Zon	-697**	3782**	3426**	6511**
Per x Zon	-1233**	-2761**	-3117**	-7111**

Nord= nordihidrocapsaicina; Cap= capsaicina; Dihid= dihidrocapsaicina; Tcap= total de capsaicinoides. \*significancia a una  $p \leq 0.05$ ; \*\*significancia a una  $P \leq 0.01$ .

En caracteres morfológicos del fruto destacan dos cruzas (Puebla x Zongolica, Huatusco x Perú y Tacámbaro x Perú) con altos valores positivos ( $P \leq 0.01$ ) de ACE, simultáneamente en varios caracteres morfológicos de fruto, en particular porque son superiores a otras cruzas en peso y volumen del fruto, así como en número de semillas, como se mostrará posteriormente. Esto indica que existen genes de dominancia en estos caracteres, dado que pueden dar progenie que supera a los

#### IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

progenitores; ello implica que si se mejoran estas variables se aumentaría también el rendimiento de fruto.

**Cuadro 12. Aptitud combinatoria específica (ACE) de las cruzas de cinco progenitores de chile manzano, en caracteres morfológicos del fruto.**

Cruza	Peso	Vol	Peric	Nsem	Nloc
Pue x Tac	2.24	4.56**	-0.006	-5.92**	0.220
Pue x Hua	-3.49**	-7.76**	-0.029**	-3.32	0.130
Pue x Per	-1.25	-2.64	0.015	7.47**	-0.020
Pue x Zon	2.87*	9.34**	0.016	14.27**	-0.090
Tac x Hua	-3.06**	-4.68**	-0.013	1.49	-0.006
Tac x Per	4.45**	7.03**	-0.018	3.29	0.130
Tac x Zon	-1.36	0.72	-0.027**	-0.60	-0.130
Hua x Per	3.34**	4.90**	0.008	8.19**	-0.006
Hua x Zon	-1.28	-1.15	0.014	-0.90	0.170
Per x Zon	-2.29*	-5.03**	-0.015	-0.30	0.014

Vol= volumen de fruto en mL; Peric= grosor de pericarpio; Nsem= número de semillas; Nloc= número de lóculos. \*significancia a una  $P \leq 0.05$ ; \*\*significancia a una  $P \leq 0.01$ .

Los valores positivos más altos ( $P \leq 0.01$ ) de ACE en contenido de azúcares solubles se obtuvieron en los híbridos Puebla x Huatusco, Perú x Zongolica y Huatusco x Perú, aunque también fueron positivos y significativos en los híbridos Tacámbaro x Zongolica y Puebla x Tacámbaro (Cuadro 13). Los azúcares que más aportaron a la ACE de azúcares totales fueron, en orden descendente: estaquiosa > glucosa = fructosa > sacarosa, puesto que los valores de rafinosa, galactosa y sorbitol fueron muy pequeños. Los híbridos Huatusco x Perú y Puebla x Tacámbaro fueron los que acumularon más efectos positivos de ACE, aunque la mayoría corresponden a azúcares de baja concentración.

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

**Cuadro 13. Aptitud combinatoria específica (ACE) de las cruzas de cinco progenitores de chile manzano, para contenido de azúcares solubles**

Cruza	Est	Raf	Sac	Glu	Gal	Fru	Sor	Total
Pue x Tac	-0.3**	4.30 <sup>§</sup>	-0.04	0.30**	0.01*	0.30**	0.06**	0.30*
Pue x Hua	4.5**	-0.03*	-0.06*	-0.40**	-0.01**	-0.30**	-0.04**	3.70**
Pue x Per	-0.2*	-0.01	0.06*	0.10	-8.10 <sup>§</sup>	0.10	-0.01	0.07
Pue x Zon	-1.2**	0.05**	-0.06*	-0.80**	-0.03**	-0.80	-8.80 <sup>§</sup>	-2.80**
Tac x Hua	-0.7**	-0.01	8.40 <sup>§</sup>	-1.10**	-0.03**	-1.10**	-8.60 <sup>§</sup>	-2.90**
Tac x Per	0.2*	-1.70 <sup>§</sup>	-0.20**	-0.60**	0.01*	-0.50**	-6.40 <sup>§</sup>	-1.20**
Tac x Zon	-0.3**	4.00 <sup>§</sup>	0.08**	0.50**	-9.10 <sup>§</sup>	0.60**	5.90 <sup>§</sup>	0.90**
Hua x Per	-1.7**	0.04**	0.06*	1.30**	0.03**	1.30**	-7.30 <sup>§</sup>	1.10**
Hua x Zon	-0.6**	-0.02*	-0.07	0.01	6.70 <sup>§</sup> **	0.01	-5.10 <sup>§</sup>	-0.70**
Per x Zon	1.2**	-0.01	0.10**	0.20*	0.01*	0.20	0.01	1.80**

Est= estaquiosa; Raf= rafinosa; Sac= sacarosa; Glu= glucosa; Fru= fructuosa; Sor= sorbitol; \*significancia a una P ≤ 0.05; \*\*significancia a una P ≤ 0.01; <sup>§</sup> valores x 10<sup>-3</sup>.

### 4.4. Efectos maternos

Se detectaron efectos maternos (EM) significativos (P ≤ 0.01), positivos o negativos para los contenidos de clorofila a en los progenitores Puebla, Huatusco y Perú, y en los progenitores Puebla y Huatusco para ácido ascórbico, así como para el ácido dehidroascórbico en los progenitores Tacámbaro y Perú (Cuadro 14).

Únicamente el progenitor Puebla presenta EM positivos significativos en contenidos de clorofila y de vitamina C, efectos que se deben a la clorofila a y al ácido ascórbico respectivamente, puesto que en clorofila b no hubo EM y porque en ácido dehidroascórbico el EM fue negativo. En los demás genotipos los EM fueron negativos o ausentes. Por tanto, sólo el progenitor Puebla posee mayor actividad de genes extranucleares que aumentan el contenido de estos antioxidantes en el fruto de chile manzano. Por el contrario, el progenitor Huatusco presenta EM negativos y significativos en estos dos antioxidantes, lo que se puede deber a menos actividad



## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

de genes extranucleares para estas características. A este respecto, Birky *et al.* (1983) señalaron que los genes o alelos extranucleares varían ampliamente en número en cada individuo y en cada célula; y Birky (2001) agregó que estos genes no tienen un patrón de herencia mendeliana debido a que muestran segregación vegetativa, herencia uniparental, selección intracelular y recombinación reducida. Los cromosomas en organelos (cloroplastos y mitocondrias) pueden presentar un número variable de copias (Alexeyenko *et al.*, 2006), y además su actividad está influenciada por la edad de la planta y el tipo de tejido (Baumgartner *et al.*, 1989). De acuerdo con ello, en Chile manzano los EM positivos son atribuibles a genes extranucleares con mayor expresión en clorofilas y vitamina C.

**Cuadro 14. Efectos maternos de cinco progenitores para los caracteres de clorofilas y vitamina C.**

Cruza	Ca	Cb	Tcl	Acab	Adha	TC
Tacámbaro	0.035	-0.052	0.016	-0.25	0.503**	0.25
Puebla	0.344**	0.063	0.407**	13.13**	-0.593**	12.54**
Huatusco	-0.159**	-0.085	-0.245**	-13.79**	-0.013	-13.81**
Zongolica	-0.026	0.070	0.044	1.00	-0.023	0.98
Perú	-0.192**	0.003	-0.189**	-0.09	0.126**	0.04

Ca= clorofila a; Cb= clorofila b; Tcl= clorofila total; Acab= ácido ascórbico; adha= ácido dehidroascórbico; TC= total de vitamina C. \*significancia a una  $P \leq 0.05$ ; \*\*significancia a una  $P \leq 0.01$ .

En el contenido de capsaicinoides todos los progenitores manifestaron EM significativos excepto para nordihidrocapsaicina en la variedad Huatusco (Cuadro 15). Los progenitores Zongolica, Puebla y Perú presentan EM positivos ( $P \leq 0.01$ ) en picor total y en los dos alcaloides dominantes. En contraste, en los progenitores Tacámbaro y Huatusco predominan los EM negativos. El hecho de que el progenitor

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Zongolica haya mostrado la mayor magnitud de EM podría explicar el que de sus cruzas en las que fungió como hembra hayan presentado altos contenidos de capsaicinoides totales, como se mostrará más adelante.

**Cuadro 15. Efectos maternos de cinco progenitores para los caracteres de capsaicinoides.**

Cruza	Nord	Cap	Dihid	Tcap
Tacámbaro	-432**	-1389**	-1671**	-3491**
Puebla	-177**	725**	179**	727**
Huatusco	37	-881**	-468**	-1312**
Zongolica	373**	1379**	1678**	3430**
Perú	199*	166**	283**	648**

Nord= nordihidrocapsaicina; Cap= capsaicina; Dihid= dihidrocapsaicina; Tcap= total de capsaicinoides. \*significancia a una  $P \leq 0.05$ ; \*\*significancia a una  $P \leq 0.01$ .

Según Jugenheimer (1981), la complejidad genética en una combinación híbrida puede explicar la variación de una característica. Además del factor ambiente (Zewdie y Bosland, 2000b) y de las características fisiológicas y morfológicas de la especie, aquí se demuestra que también existe herencia citoplásmica en el picor del chile manzano, que influye de manera considerable con 45 % de la variación genotípica total (Cuadro 1). Los progenitores Zongolica, Perú y Puebla son los genotipos de Chile manzano con genes extranucleares de mayor expresión en el picor, mientras que en Tacámbaro, cuyos EM fueron negativos en los tres alcaloides, deben predominar los genes extranucleares de bajo picor. Por tanto, la producción de capsaicinoides no sólo está regulada por genes nucleares sino que también por genes extranucleares.

La síntesis de capsaicinoides tiene lugar en el citosol y culmina en una fracción de la vacuola (Sokrasno y Yeoman, 1993). Existen otros genes del picor

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

(*Kas, Acl y Fat*) no relacionados con el locus C dominante (Blum *et al.*, 2002), que son necesarios para el desarrollo de la placenta en frutos de *Capsicum* y para la producción de capsaicinoides (Aluru *et al.*, 2003). Así que además de los efectos ambientales reportados por Zewdie y Bosland (2000b), en la célula debe haber interacción entre los genes nucleares y extranucleares para la producción de capsaicinoides en el fruto de chile manzano.

Para tamaño de fruto (peso y volumen) los progenitores Puebla y Perú presentan EM positivos y significativos (Cuadro 16). Puebla también tiene estos efectos para grosor del pericarpio, y Perú para número de semillas y número de lóculos. Los demás progenitores no poseen EM o son de valor negativo. El progenitor Tacámbaro presenta valores negativos significativos ( $P \leq 0.01$ ) en peso, volumen y número de lóculos; mientras que Perú es el progenitor con mayor cantidad de efectos maternos, al presentar valores positivos significativos en cuatro de las cinco variables estudiadas.

**Cuadro 16. Efectos maternos de cinco progenitores para cinco caracteres morfológicos de frutos.**

Cruza	Peso	Vol	Peric	Nsem	Nloc
Tacambaro	-3.56**	-6.09**	0.002	-1.94	-0.12**
Puebla	2.82**	4.24**	0.012**	-1.37	-0.03
Huatusco	-0.98	-1.71	-0.018**	-6.16**	0.06
Zongolica	-0.36	-1.16	-0.003	-0.15	-0.02
Perú	2.10**	4.72**	0.007	9.62**	0.11**

Vol= volumen de fruto en mL; Peric= grosor de pericarpio; Nsem= número de semillas; Nloc=número de lóculos. \*significancia a una  $P \leq 0.05$ ; \*\*significancia a una  $P \leq 0.01$ .

Puebla y Zongolica presentan EM positivos y significativos ( $P \geq 0.01$ ) en el contenido de azúcares solubles totales. En el primero predomina estaquiosa y en el

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

segundo estaquiosa, glucosa y fructosa (Cuadro 17). En el progenitor Huatusco predominan los EM negativos para los azúcares más abundantes, y en Tacámbaro y Perú no son significativos para azúcares solubles totales. Aunque no hay trabajos relacionados con efectos maternos en azúcares solubles, la relación encontrada en este estudio se puede deber a múltiples factores, como influencia de genes extranucleares en la activación de genes del núcleo (Kusnetsov *et al.*, 1996), segregación de genes durante la etapa mitótica (Birky, 2001), número de copias y número de organelos, así como el tipo de tejido (Baumgartner *et al.*, 1989).

**Cuadro 17. Efectos maternos de cinco progenitores para contenido de azúcares en fruto.**

Cruza	Est	Raf	Sac	Glu	Gal	Fru	Sor	Total
Tacambaro	0.2**	-3.40 <sup>§</sup>	-0.04**	-0.09*	9.00 <sup>§**</sup>	-0.20**	-0.01	0.1
Puebla	1.4**	-7.10 <sup>§</sup>	-0.02	-0.6**	-7.40 <sup>§*</sup>	-0.60**	0.01	0.3**
Huatusco	-2.1**	-0.01**	-0.03**	0.2**	5.10 <sup>§*</sup>	0.40**	5.60 <sup>§</sup>	-1.5**
Zongolica	0.3**	0.01*	0.05**	0.4**	0.01**	0.50**	8.20 <sup>§</sup>	1.3**
Perú	0.1**	0.01**	0.04**	-0.04	-0.02**	-0.04	2.20 <sup>§</sup>	0.1

Est= estaquiosa; Raf= rafinosa; Sac= sacarosa; Glu= glucosa; Fru= fructuosa; Sor= sorbitol; \*Significancia a una  $P \leq 0.05$ ; \*\*Significancia a una  $P \leq 0.01$ ; <sup>§</sup> valores  $\times 10^{-3}$ .

### 4.5. Contenido de clorofilas en el fruto

El contenido de clorofila total fluctuó de forma considerable entre genotipos (progenitores y cruza), de 1.74 a 5.06  $\mu\text{g g}^{-1}$ , lo que muestra la variación genotípica en este carácter. Con altos contenidos destaca la población Puebla y sus cuatro cruza en las que fungió como progenitor femenino, lo que se atribuye a sus altos valores observados de EM y ACE. En cambio, en las demás poblaciones no hubo una clara asociación de genotipos con alto o bajo contenido de clorofila, excepto en

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Huatusco y sus cruzas como progenitor hembra, que tienen los contenidos más bajos. El contenido de clorofila a fue de 2 a 20 veces superior al de clorofila b, por lo que las diferencias en clorofila total estuvieron determinadas principalmente por el contenido de clorofila a. En fruto maduro con 90 días de desarrollo, Cruz-Pérez (2007) encontró hasta  $14.06 \mu\text{g g}^{-1}$  de p. f. en el progenitor Puebla, de modo que en el presente estudio se encontraron valores más bajos. Aún así, en comparación con otros cultivos como tomate y fresa ( $1.2$  y  $0.6 \mu\text{g g}^{-1}$  de p. f) el chile manzano tiene más clorofila y entra dentro del rango que menciona Gross (1987) de 4 a  $34 \mu\text{g g}^{-1}$  de p. f.

**Cuadro 18. Contenido de clorofila a, b y total ( $\mu\text{g g}^{-1}$  de peso fresco) en pericarpio de fruto de chile manzano.**

Genotipo	Clorofila a	Clorofila b	Clorofila total
Puebla	3.2486 ab	1.8137 a	5.0623 a
Puebla x Huatusco	3.3947 a	1.0679 ab	4.4626 ab
Puebla x Tacámbaro	2.8189 abcd	0.5091 bc	3.3280 abc
Puebla x Perú	2.8806 abc	0.3519 bc	3.2324 bc
Puebla x Zongolica	2.2138 abcd	0.6348 bc	2.8486 bc
Perú	2.7055 abcd	0.0922 c	2.7976 bc
Zongolica	2.1124 abcd	0.6772 bc	2.7895 bc
Perú x Puebla	2.0508 abcd	0.6873 bc	2.7382 bc
Tacámbaro x Zongolica	2.6310 abcd	0.0981 c	2.7291 bc
Zongolica x Puebla	1.9585 bcd	0.7082 bc	2.6666 bc
Tacámbaro x Huatusco	2.1261 abcd	0.5176 bc	2.6437 bc
Zongolica x Huatusco	2.3002 abcd	0.2783 bc	2.5785 c
Zongolica x Perú	2.1291 abcd	0.4067 bc	2.5358 c
Tacámbaro x Perú	2.2235 abcd	0.2354 bc	2.4589 c
Huatusco x Puebla	2.1334 abcd	0.2920 bc	2.4254 c
Tacámbaro	2.0867 abcd	0.3258 bc	2.4125 c
Zongolica x Tacámbaro	1.9119 bcd	0.5001 bc	2.4120 c
Huatusco x Tacámbaro	2.0108 abcd	0.3254 bc	2.3362 c
Huatusco x Perú	1.8791 bcd	0.3795 bc	2.2586 c
Perú x Zongolica	2.1123 abcd	0.1112 bc	2.2235 c
Huatusco	1.7164 cd	0.4740 bc	2.1904 c
Tacámbaro x Puebla	1.7256 cd	0.2388 bc	1.9643 c
Huatusco x Zongolica	1.6098 cd	0.3415 bc	1.9513 c
Perú x Tacámbaro	1.6075 cd	0.2783 bc	1.8858 c
Perú x Huatusco	1.4119 d	0.3266 bc	1.7385 c

Valores con la misma letra son estadísticamente iguales (Tukey  $P \leq 0.05$ )

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

---

---

### 4.6. Contenido de vitamina C

El contenido total de vitamina C en el fruto de chile manzano también varió ampliamente entre genotipos, desde 23 hasta 112  $\mu\text{g g}^{-1}$  peso fresco. Al igual que en contenido de clorofilas, el contenido de vitamina C fue más alto en el progenitor Puebla y en las cruzas donde fungió como hembra. Sin embargo, en todos los cruzamientos con Puebla como progenitor macho el fruto perdió de 25 a 75 % en contenido total de vitamina C, excepto en el híbrido Puebla x Huatusco. El progenitor Huatusco y sus cruzas tendieron a tener los contenidos más bajos de vitamina C total.

Entre los dos componentes de la vitamina C, el ácido dehidroascórbico varió menos que el ascórbico, al presentar el primero una variación de 10.1 a 15.4 unidades, mientras que el segundo varió de 10.4 a 98.2 unidades. Esto indica que este último componente de la vitamina C es el más variable entre genotipos y el más determinante en la concentración de vitamina C.

En Chile, Howard *et al.* (1994) reportaron hasta 243  $\mu\text{g g}^{-1}$ , mientras que Osuna-García *et al.* (1998) encontraron un rango de vitamina C de 15 a 277  $\mu\text{g g}^{-1}$  p. f., lo cual coincide con lo encontrado en este estudio. Sin embargo, se encontraron valores más bajos que los reportados por Cruz-Pérez *et al.* (2007), que fueron hasta de 455  $\mu\text{g g}^{-1}$  p. f de vitamina C.

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

**Cuadro 19. Contenido de vitamina C ( $\mu\text{g g}^{-1}$  de peso fresco) en fruto de chile manzano.**

Genotipo	Ac. Ascórbico	Ac. dehidroascórbico	Total de Vitamina C
Puebla	91.13 ab	14.13 cdef	105.26 ab
Puebla x Huatusco	92.53 ab	13.93 defg	106.46 ab
Puebla x Tacámbaro	59.76 e	14.03 def	73.80 e
Puebla x Perú	17.30 fg	10.13 j	27.43 fg
Puebla x Zongolica	14.30 fg	13.63 fg	27.93 fg
Perú	80.76 bc	11.56 i	92.33 bc
Zongolica	75.10 cd	15.30 a	90.40 cd
Perú x Puebla	17.16 fg	13.73 efg	30.90 fg
Tacámbaro x Zongolica	10.40 g	14.20 cdef	24.60 g
Zongolica x Puebla	11.93 fg	15.43 a	27.36 fg
Tacámbaro x Huatusco	63.36 ed	14.33 bcde	77.70 de
Zongolica x Huatusco	26.53 f	13.63 fg	40.16 f
Zongolica x Perú	16.63 fg	13.63 fg	30.26 fg
Tacámbaro x Perú	13.43 fg	14.66 bc	28.10 fg
Huatusco x Puebla	12.33 fg	14.00 def	26.33 fg
Tacámbaro	98.26 a	14.00 def	112.26 a
Zongolica x Tacámbaro	13.30 fg	14.30 bcde	27.60 fg
Huatusco x Tacámbaro	16.73 fg	11.70 i	28.43 fg
Huatusco x Perú	20.03 fg	14.90 ab	34.93 fg
Perú x Zongolica	17.60 fg	14.90 ab	32.50 fg
Huatusco	11.23 g	14.23 cdef	25.46 g
Tacámbaro x Puebla	11.13 g	14.50 bcd	25.63 g
Huatusco x Zongolica	16.10 fg	14.50 bcd	30.60 fg
Perú x Tacámbaro	11.03 g	12.63 h	23.66 g
Perú x Huatusco	20.73 fg	13.33 g	34.06 fg

Valores con la misma letra son estadísticamente iguales (Tukey  $P \leq 0.05$ ).

### 4.7. Contenido de capsaicínoides

Los contenidos de capsaicínoides totales en fruto de chile manzano fluctuaron ampliamente entre genotipos, de 4,032 a 36,712 SHU (Cuadro 20). El picor de los cinco progenitores aquí evaluados mostró el siguiente orden: Zongolica > Huatusco = Perú > Tacámbaro > Puebla. Zongolica destaca como el progenitor más picoso al superar a los demás progenitores en 26.7, 28.2, 38.8 y 82.9 %.

#### IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

**Cuadro 20. Contenido de capsaicinoides (SHU) en fruto de chile manzano.**

Cruza	Nord	Cap	Dihid	Total
Zon x Hua	2,843 f	14,991 a	18,876 a	36,712 a
Pue x Tac	2,023 gh	11,892 b	11,245 b	25,162 b
Zon	7,184 a	7,265 c	9,141 d	23,591 c
Zon x Tac	4,506 c	7,238 c	9,731 c	21,476 d
Per x Hua	4,416 c	6,882 c	9,824 c	21,123 d
Per x Tac	5,707 b	5,598 d	9,802 c	21,108 d
Hua x Tac	3,089 ef	4,498 ef	9,805 c	17,393 e
Hua	3,508 de	4,246 fg	9,515 cd	17,270 e
Per	2,151 g	5,106 de	9,679 c	16,937 e
Tac x Per	4,645 c	5,256 de	5,544 ij	15,446 f
Tac x Zon	2,196 g	4,694 ef	7,912 e	14,803 fg
Hua x Pue	2,661 f	3,905 fgh	8,098 e	14,665 fgh
Tac	3,815 d	4,056 fgh	6,555 gh	14,427 fgh
Zon x Per	2,924 f	3,635 ghi	7,225 f	13,786 gh
Pue x Zon	1,878 ghi	4,708 ef	7,033 fg	13,620 gh
Hua x Zon	2,145 g	4,702 ef	6,724 fgh	13,572 gh
Tac x Pue	2,998 f	3,909 fgh	6,496 h	13,405 h
Hua x Per	1,624 hij	2,907 ijk	5,961 i	10,494 i
Pue x Per	1,435 jik	2,439 jk	5,892 i	9,767 ij
Zon x Pue	1,041 kl	3,206 hij	5,214 j	9,462 ij
Per x Pue	1,135 kl	2,242 kl	5,226 j	8,603 j
Tac x Hua	1,160 kl	1,480 lm	3,916 k	6,558 k
Per x Zon	1,365 jk	1,176 m	2,598 l	5,140 l
Pue x Hua	732 lm	1,468 lm	2,652 l	4,854 l
Pue	427 m	1,412 lm	2,192 l	4,032 l

Valores con la misma letra son estadísticamente iguales (Tukey  $P \leq 0.05$ ). Cap: capsaicina; Nord= nordihidrocapsicina; Dihid= dihidrocapsicina; Tcap= total de capsaicinoides

Entre los híbridos destacó Zongolica x Huatusco por su alto picor; esta cruza superó en 35.7 % al progenitor Zongolica que es el más picoso, y además mostró los valores más altos de ACG y de EM para picor. También fue la segunda cruza más alta en ACE, después de Puebla x Tacámbaro; esta última fue la segunda más picosa, atribuible a su alta ACE pues aunque de mínimo picor la variedad Puebla posee efectos maternos positivos.

El picor total del fruto de chile manzano se debió a la nordihidro- (5 a 10 %), dihidro- (50 a 60 %) y a la capsaicina (30 a 40 %). Los porcentajes de los tres alcaloides estimados están directamente relacionados con su grado de picor, ya que



## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

---

---

según Govindarajan y Sathyanarayana (1991) la dihidro- y la capsaicina explican 90 % del picor de fruto en *Capsicum*.

### 4.8. Caracteres morfológicos del fruto

La mayor variación genotípica ocurrió en peso y volumen del fruto y en número de semillas por fruto, con rangos de 27.5 a 58.4 g, 40.0 a 94.3 mL y de 38.6 a 92.4, respectivamente. En cambio, hubo escasa variación en grosor del pericarpio y en número de lóculos. Los frutos más grandes fueron producidos por el progenitor Puebla y por el híbrido Puebla x Tacámbaro. Entre las cruzas se aprecia el EM de Puebla por altos efectos maternos (Cuadro 16), progenitor que también sobresalió en grosor de pericarpio y número de lóculos, lo cual pudo deberse a su alta ACG (Cuadro 8). En número de lóculos no se encontraron valores significativos de ACE ni heterosis, por que tal vez este carácter no esté regulado por genes dominantes, aunque la craza Puebla x Tacámbaro tiene ACE positiva para volumen de fruto y número de lóculos. Los progenitores Huatusco y Perú son los que tienen los más bajos caracteres morfológicos del fruto, y en peso y volumen sólo mejoran cuando se cruzan con Puebla o con Tacámbaro.

El híbrido Zongolica x Puebla presentó los valores más altos en la mayoría de las variables evaluadas, mientras que el híbrido Puebla x Tacámbaro sólo fue alto en las variables de peso y volumen de fruto. Entre los progenitores con frutos más pequeños, Perú y Huatusco, destaca que el primero incrementó en todas sus variables al combinarse con Tacámbaro como macho.

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

**Cuadro 21. Caracteres morfológicos en frutos de chile manzano.**

Genotipo	Peso (a)	Volumen (b)	Pericarpio (c)	No. Semillas (d)	No. lóculos (e)
Pue x Tac	58.46	a	0.51	Abcde	4.0
Pue	57.99	ab	0.56	Ab	3.4
Pue x Zon	55.08	abc	0.55	Abc	3.2
Zon x Pue	54.55	abc	0.54	Abcd	3.1
Per x Tac	50.68	abcd	0.53	Abcde	3.4
Tac x Pue	50.68	abcd	0.56	Ab	3.5
Zon x Tac	50.4	abcd	0.49	Abcdef	3.2
Pue x Hua	47.64	abcde	0.53	Abcde	3.3
Zon	47.64	abcde	0.51	Abcde	3.3
Per x Pue	45.74	bcdef	0.53	Abcde	2.9
Pue x Per	45.53	cdef	0.55	Abc	3.7
Tac	44.02	cdef	0.59	A	2.8
Per x Zon	41.72	defg	0.49	Abcdef	3.2
Tac x Per	39.94	defgh	0.45	Chef	2.9
Tac x Zon	38.69	defgh	0.48	Bcdef	3.2
Hua x Zon	37.27	efgh	0.48	Bcdef	2.8
Zon x Per	34.71	fgh	0.47	Bcdef	3.2
Per x Hua	34.44	fgh	0.46	Bcdef	2.9
Hua x Tac	34.71	fgh	0.43	Ef	2.8
Per	31.16	gh	0.5	Abcde	3.1
Hua x Per	31.47	gh	0.47	Bcdef	2.8
Zon x Hua	29.48	gh	0.47	Bcdef	2.8
Tac x Hua	29.25	h	0.49	Abcdef	2.7
Hua	28.29	h	0.44	Def	3.0
Hua x Pue	27.52	h	0.39	F	2.4
				G	3.3

Valores con la misma letra son estadísticamente iguales (Tukey 0.05); a) Peso promedio de fruto en, g; b) Volumen promedio del fruto, en mL; c) Grosor del pericarpio, en cm; d) Número de semillas promedio por fruto; e) Número de lóculos por fruto; Pue= Puebla, Hua=Huatusco, Tac= Tacámbaro, Per= Perú, Zon= Zongolica.

### 4.9. Contenido de azúcares solubles

En todos los azúcares solubles se detectaron diferencias significativas ( $P \geq 0.05$ ) entre genotipos (Cuadro 22). Por su contenido en el fruto los azúcares solubles se clasifican en el siguiente orden: estaquiosa (hasta 21.2 %) > glucosa (hasta 7.6 %) = fructosa (hasta 7.5 %) > sacarosa (hasta 0.49 %) > galactosa (hasta 0.22 %) = sorbitol (hasta 0.25 %) > rafinosa (hasta 0.13 %). Es decir, el fruto de chile manzano posee trazas de rafinosa y sorbitol y bajos contenidos de sacarosa y galactosa.

Destacan por su mayor contenido de azúcares totales los híbridos Puebla x Huatusco, Perú x Huatusco, Puebla x Perú y Zongolica x Puebla, lo que posiblemente se asocia con los altos valores de ACE para estos compuestos y

#### IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

genotipos. Entre progenitores Puebla fue el más alto en azúcares solubles, lo que se asocia con los efectos maternos positivos de este progenitor (Cuadro 22).

**Cuadro 22. Contenido de azúcares (g/100 g peso seco) en fruto de chile manzano.**

Cruza	Est	Raf	Sac	Glu	Gal	Fru	Sor	Total
Pue x Hua	21.2 a	0.0 c	0.35 abcdef	3.0 hi	0.01 ghij	3.0 ij	0.0 c	27.6 a
Per x Hua	7.35 c	0.13 a	0.43 ab	7.6 a	0.17 abc	7.5 a	0.05 bc	23.2 b
Pue x Per	7.92 bc	0.0 c	0.41 abcd	5.3 c	0.15 bcdefg	5.8 bc	0.05 bc	19.7 c
Zon x Pue	8.12 bc	0.11 ab	0.43 ab	5.2 cd	0.13 cdefghi	5.5 cd	0.06 bc	19.6 c
Pue	7.96 bc	0.0 c	0.49 a	5.2 cd	0.19 ab	5.4 cde	0.08 bc	19.4 cd
Hua x Pue	5.86 de	0.0 c	0.16 defg	6.2 b	0.15 bcdefg	6.7 ab	0.08 bc	19.2 cd
Pue x Tac	8.19 b	0.02 bc	0.31 abcdef	4.5 def	0.18 abc	4.7 defg	0.25 a	18.2 de
Tac x Pue	7.4 bc	0.0 c	0.24 abcdefg	4.8 cde	0.14 bcdefgh	5.0 cdef	0.05 bc	17.8 e
Tac	6.4 d	0.0 c	0.36 abcde	5.2 cd	0.16 bcde	5.2 cdef	0.04 bc	17.4 ef
Hua x Tac	5.5 efg	0.06 abc	0.34 abcdef	5.5 bc	0.13 cdefghi	5.7 cd	0.12 b	17.4 ef
Hua x Hua	5.8 def	0.0 c	0.30 abcdef	5.2 cd	0.13 cdefghi	5.4 cde	0.06 bc	16.9 ef
Zon x Pue	6.0 de	0.0 c	0.34 abcdef	5.1 cd	0.15 bcdef	5.2 cdef	0.05 bc	16.9 ef
Zon x Hua	4.8 ghi	0.01 c	0.16 fg	5.3 c	0.13 cdefghi	5.7 cd	0.05 bc	16.2 fg
Tac x Zon	5.0 ghi	0.0 c	0.25 abcdef	5.2 cd	0.13 cdefghi	5.5 cd	0.11 bc	16.2 fg
Per x Pue	6.4 d	0.0 c	0.42 abc	4.2 efg	0.13 cdefghi	3.8 gh	0.05 bc	15.1 gh
Tac x Per	6.3 d	0.0 c	0.0 g	4.2 efg	0.22 a	3.8 gh	0.06 bc	14.7 hi
Hua x Zon	5.5 efg	0.0 c	0.11 fg	4.1 efg	0.10 fghij	4.4 fg	0.06 bc	14.3 hi
Zon	5.4 efg	0.0 c	0.11 fg	4.0 fg	0.12 defghi	4.4 fg	0.04 bc	14.1 hi
Per x Zon	4.9 ghi	0.0 c	0.35 abcdef	4.2 efg	0.11 efghi	4.3 fg	0.06 bc	14.0 hi
Zon x Hua	4.4 hi	0.02 bc	0.33 abcdef	4.2 efg	0.09 hij	4.5 efg	0.04 bc	13.6 i
Per	4.2 i	0.0 c	0.26 abcdef	3.7 gh	0.09 hij	3.4 gh	0.06 bc	12.1 j
Hua x Per	0.13 k	0.0 c	0.23 cdefg	5.3 c	0.16 abcd	5.7 cd	0.05 bc	11.6 jk
Per x Tac	3.17 j	0.0 c	0.17 cdefg	3.6 gh	0.10 fghij	4.3 fg	0.07 bc	11.5 jk
Tac x Hua	5.0 ghi	0.0 c	0.21 cdefg	2.4 ij	0.08 j	2.6 j	0.09 bc	10.4 k
Pue x Zon	5.1 fgh	0.02 bc	0.0 g	1.8 j	0.05 j	1.7 j	0.05 bc	8.7 l

Valores con diferente letra son estadísticamente diferentes (Tukey 0.05). Est= estaquirosa; Raf: rafinosa; Sac = sacarosa; Glu= glucosa; Fru: fructuosa; Sor = sorbitol; . Pue= Puebla, Hua= Huatusco, Tac= Tacámbaro, Per= Perú, Zon= Zongolica

Los contenidos de azúcares solubles totales fueron más altos que los encontrados por Buczkowska y Najda (2002), quienes en *Capsicum* reportan de 4.14 a 6.84 % de peso fresco, aunque en nuestro estudio fue basado en peso seco. Cabe destacar que el más abundante azúcar soluble encontrado en este trabajo, estaquirosa, que es reportado principalmente en leguminosas, se considera de difícil digestión y que causa flatulencia, efectos que pueden ser producidos también por el chile manzano (Jonsson, 1985).

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

---

---

### 4.10. Heterosis en capsaicinoides

En los dos principales alcaloides del picor del chile manzano, dihidro- y capsaicina, sólo los híbridos Zongolica x Huatusco y Puebla x Tacámbaro tiene heterobeltiosis alta significativa, lo que indica que en estas cruzas aumenta el picor con respecto al progenitor más picoso. Puebla x Tacámbaro destaca con una heterobeltiosis positiva significativa en capsaicina, lo que puede deberse a mayor efecto de genes de dominancia para este alcaloide; mientras que para nordihidrocapsaicina es negativa y significativa, lo que se puede deber a efectos maternos o aditivos (Cuadro 23).

En el alcaloide de menor importancia, la nordihidrocapsaicina, sólo el híbrido Perú x Tacámbaro muestra heterosis positiva ( $P \leq 0.05$ ) y estadísticamente superó a las demás cruzas. En contraste, los híbridos Perú x Puebla y Zongolica x Puebla se ubican con altos valores negativos y estadísticamente diferentes al resto de las cruzas de dihidro- y capsaicina, por lo que en estas combinaciones se debe reducir el picor debido a la disminución de estos dos alcaloides.

#### IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

**Cuadro 23. Heterobeltiosis (%) en contenido de capsaicinoides del promedio de cruzas (directa y recíproca) en frutos de chile manzano.**

Híbrido	Heterobeltiosis (%)			
	Nor	Cap	Dih	Tcap
Zongolica x Huatusco	-65.28 e	35.52 b	40.02 a	6.57 b
Puebla x Tacámbaro	-34.18 c	94.79 a	35.31 a	33.65 a
Perú x Tacámbaro	35.67 a	6.28 c	-20.72 cd	7.91 b
Perú x Huatusco	-13.91 b	-4.13 c	-18.45 c	-8.46 c
Tacámbaro x Huatusco	-44.29 cd	-29.32 de	-27.89 d	-30.66 d
Perú x Puebla	-40.26 c	-54.17 g	-42.56 f	-45.76 ef
Puebla x Huatusco	-51.62 d	-36.71 ef	-43.51 f	-43.49 ef
Zongolica x Tacámbaro	-53.35 d	-17.88 d	-3.48 b	-23.11 d
Zongolica x Perú	-52.01 d	-46.64 fg	-29.08 de	-41.48 e
Zongolica x Puebla	-79.69 f	-45.53 fg	-33.01 de	-51.08 f

Valores con diferente letra son estadísticamente diferentes (Tukey 0.05); Cap= capsaicina; Nord= nordihidrocapsicina; Dihid= dihidrocapsicina; Tcap= total de capsaicinoides

## V. CONCLUSIONES

---

---

### V. CONCLUSIONES

El picor, los contenidos de antioxidantes y azúcares, y las características morfológicas del fruto están reguladas por genes aditivos (ACG) y genes epistáticos o de dominancia (ACE), así como genes extranucleares o maternos. Los EM representan 20, 30, 40 y 50 % de la varianza genética total para los contenidos en el fruto de vitamina C, clorofilas, capsacinoïdes, y azúcares solubles respectivamente y es la primera vez que se reportan EM para capsacinoïdes. Los EM positivos del picor ocurren en los progenitores Zongolica y Perú, mientras que en Tacámbaro, Huatusco y Puebla son negativos. Zongolica fue también el genotipo con más picor de entre los cinco evaluados, y una de sus cruzas (Zongolica x Huatusco) produjo 35.7 % más capsacinoïdes que el progenitor hembra (Zongolica), debido a sus altos valores de ACG y ACE.

En el caso de antioxidantes (vitamina C y clorofilas), Puebla es el progenitor que aporta mayor cantidad de éstos cuando funge como hembra; sin embargo, cuando se usa como progenitor macho disminuye la producción de estos compuestos, lo cual se debe a su baja ACE. Para azúcares solubles, sólo hay efectos de ACG en estaquiosa cuyos efectos son positivos en el progenitor Puebla. Asimismo, en tamaño y volumen de fruto Puebla posee una alta ACG, y al combinarse como hembra con Tacámbaro y Zongolica presenta el mayor peso, volumen de fruto y número de lóculos, por lo que presenta EM positivos para estas variables.

## VI. LITERATURA CITADA

---

---

### VI. LITERATURA CITADA

- Alexeyenko, A., A. H. Millar, J. Whelan and L.L. Sonnhammer. 2006. Chromosomal clustering of nuclear genes encoding mitochondrial and chloroplast proteins in *Arabidopsis*. *Trends in Genetics* 11:589-593.
- Aluru, R. M., M. Mazourek, G. L. Landry, J. Curry, M. Jhan, and A. M. O'Connell. 2003. Differential expression of fatty acid synthase genes *Ac1*, *Fat* and *Kas*, in *Capsicum* fruit. *Journal of Experimental Botany* 54:1655-1664.
- Amuti, K.S. and C. J. Pollard. 1977. Soluble carbohydrates of dry and developing seeds. *Phytochemistry* 16: 529-532.
- Anderson J. M. 1986. Photoregulation of the composition, function and structure of thylakoids membranes. *Annual Review of Plant Physiology* 37:93-136.
- Antonious, F. G. and L. R. Jarret. 2006. Screening *Capsicum* accessions for capsaicinoids content. *Journal of Environmental Science and Health* 41: 717-729.
- AOAC International. 1998. Capsaicinoids in *Capsicum* and their extractives. Liquid chromatographic method. Official Methods of Analysis of AOAC International. V.2. 43:13-15.
- Baumgartner, B. J., J. C. Rapp and J. E. Mullet. 1989. Plastid transcription activity and DNA copy number increase in barley chloroplast development. *Plant Physiology* 89:1011-1018.

## VI. LITERATURA CITADA

---

---

- Ben-Chaim, A., Y. Borovsky, M. Falise, M. Mazourek, B. C. Kang, I. Paran, and M. Jahn. 2006. QTL Analysis for capsaicinoid content in *Capsicum*. Theoretical and Applied Genetics 113: 1481-1490.
- Birky, C. W. 2001. The inheritance of genes in mitochondria and chloroplasts: laws, mechanisms, and models. Annual Review of Genetics 35: 125-148.
- Birky, C. W., T. Maruyama and P. Fuerst. 1983. An approach to population and evolutionary genetic theory for genes in mitochondria and chloroplasts, and some results. Genetics 103: 513-527.
- Bosland, P. W. 1993. Breeding for quality in *Capsicum*. *Capsicum* and Eggplant Newsletter 12: 25-31.
- Blum, E. L., M. Kede, E. Mazourek, E. Young Yoo, M. Jahn, and I. Paran. 2002. Molecular mapping of the C locus for presence of pungency in *Capsicum*. Genome 45:702-705.
- Blum, E. L., M. Mazourek, O'Connell, J. Curry, T. Thorup, K. Liu, M. Jahn, and I. Paran. 2003. Molecular mapping of capsaicinoids biosynthesis genes and quantitative trait loci analysis for capsaicinoid content in *Capsicum*. Theoretical and Applied Genetics 108:79-86.
- Buczowska H. and A. Najda. 2002. A comparison of some chemical compounds in the fruit of sweet and hot pepper (*Capsicum annuum* L.). Folia Horticulturae 14: 59-67.
- Busker, R. W. and H. P. Van Helden. 1998. Toxicologic evaluation of pepper spray as a possible weapon for the Dutch police force: risk assessment and efficacy. American Journal of Forensic Medicine and Pathology 19:309-316.



## VI. LITERATURA CITADA

---

---

- Collins, M., M. Wasmund, and P. W. Bosland. 1995. Improved method for quantifying capsaicinoids in *Capsicum* using high performance liquid chromatography. *HortScience* 30: 137-139.
- Conklin, L. P., R. S. Norris, G. L. Wheeler, E. H. Williams, N. Smirnoff, and R. L. Last. 1999. Genetic evidence for the role of GPD-mannose in plant ascorbic acid (Vitamina C) biosynthesis. *Plant Biology* 96:4198-4203.
- Contreras-Padilla, M. y E. M. Yahia. 1998. Changes in capsaicinoids during development, maturation and senescent of chile peppers and relation with peroxidase activity. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 6: 2075-2079.
- Cough, S. P., T. Westergren, and M. Hanson. 2003. Chlorophyll biosynthesis in higher plants. Regulatory aspects of 5-aminolevulinato formation. *Journal of Plant Biology* 46: 135-160.
- Cruz-Pérez, A. B. 2007. Capsaicinoides, antioxidantes y análisis molecular de chile manzano (*Capsicum pubescens* R y P) mediante RAPDs. Tesis, Doctor en Ciencias. Colegio de Posgraduados. 74 pp.
- Cruz-Pérez, A. B., V. A. González-Hernández, R. M. Soto-Hernández, M. A. Gutiérrez-Espinoza, A. Gardea-Béjar, y M. Pérez-Grajales. 2007. Capsaicinoides, vitamina C y heterosis durante el desarrollo del fruto de chile manzano. *Agrociencia* 41: 627-635.
- Couée, I., C. Sulmon, G. Gouesbet, and A. El Amrani. 2006. Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany* 57:449–459

## VI. LITERATURA CITADA

---

---

- Curry, J., M. Aluru, M. Mendoza, J. Nevarez, M. Melendrez, and M.A. O'Connell. 1999. Transcripts for possible capsaicinoid biosynthetic genes are different accumulated in pungent and non-pungent *Capsicum* spp. Plant Science 148:47-57.
- Darnell, R. L., R. Cano-Medrano, K. E. Koch, and M. L. Avery. 1994. Differences in sucrose metabolism relative to accumulation of bird-deterrent sucrose levels in fruits of wild and domestic *Vaccinium* species. *Physiologia Plantarum* 92: 336-342.
- De Nettancourt D. 1977. Incompatibility in angiosperms. Berlin, Springer- Verlag. 230 p.
- Falconer, D. S. and T. F. C. Mackay. 1996. Introduction to quantitative genetics. 4ta ed. Longman. Harlow Essex, England. 437 p.
- Fawell, D. J. 1998. A comparison of the vitamin C content of fresh and frozen vegetables. *Food Chemistry* 62: 59-64.
- Fehr, W.R. 1987. Principles of Cultivar Development. Mcmillan Publishing Company. New York. 536 p.
- Fry, J. D. 2004. Estimation of genetic variances and covariances by restricted maximum likelihood using Proc Mixed. P. 7-39. *In*: Saxton A. R. (ed). Genetic Analysis of Complex Traits Using SAS . Books by User Press, SAS Inst. Cary N.C.
- Fujiwake, H., T. Suzuki, and K. Iwai. 1982. Capsaicinoid formation in the protoplast from the placenta of *Capsicum* fruits. *Agricultural Biology and Chemistry* 46:2591-2592.

## VI. LITERATURA CITADA

---

---

- Gaude, T., C. Dumas. 1987. Molecular and cellular events of self incompatibility. *International Review of Cytology* 107: 333-367.
- Gibson S. I. 2000. Plant sugar-response pathways. Part of a complex regulatory web. *Plant Physiology* 124:1532-1539.
- Gonzali, S., E. Loreti, C. Solfanelli, G. Novi, A. Alpi, and P. Perata. 2006. Identification of sugar-modulated genes and evidence for in vivo sugar sensing in Arabidopsis. *Journal of Plant Research* 119:115-123.
- Govindarajan, V. S. and M. N. Sathyanarayana. 1991. Capsicum production, technology, chemistry, and quality. Part V. Impact on physiology, pharmacology, nutrition, and metabolism; structure, pungency, pain, and desensitization sequences. *CRC Critical Reviews of Food Science and Nutrition* 29:435-473.
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Science* 9: 463-493.
- Gross, J. 1987. Pigments in Fruits. Academic Press, London. 303 p.
- Gutiérrez, R. E., G. A. Palomo, B. A. Espinoza, y L. E. De la Cruz. 2002. Aptitud combinatoria y heterosis para rendimiento de líneas de maíz en la comarca lagunera, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 25: 271-277.
- Haley, S. D. 1996. Quantitative trait loci (QTL) analysis in quantitative genetics. *Plant Science Department, South Dakota State University* pp: 1-3.
- Huang L. and P. A. Castelfranco. 1989. Regulation of 5-aminolevulinic acid synthesis in developing chloroplasts. I. Effect of light/dark treatments in vivo and in organello. *Plant Physiology* 90: 996-1002.

## VI. LITERATURA CITADA

---

---

- Howard, L.R., R. T. Smith, A. B. Wagner, B. Villalon, and E. E. Burns. 1994. Provitamin A and ascorbic acid content of fresh pepper cultivars (*Capsicum annuum*) and processed jalapenos. *Journal of Food Science* 59:362-365.
- Jarret, R. L., T. Berke, E. A. Baldwin, and G. F. Antonious. 2009. Variability for free sugars and organic acids in *Capsicum chinese*. *Chemistry and Biodiversity* 6: 138-145.
- Jonsson, L. A. 1985. Soy protein: chemistry, processing and food applications, 70<sup>th</sup> Annual Meeting of the Am. Assoc. of Cereal Chem., Orlando.
- Jugenheimer, W. R. 1981. Variedades Mejoradas, Métodos de Cultivo y Producción de Semillas. Editorial Limusa. 438 p.
- Kim, M., S. Kim, S., S. Kim, and B. D. Kim. 2001. Isolation of cDNA clones differentially accumulated in the placenta of pungent pepper by suppression subtractive hybridization. *Molecules and Cells* 11:213-219.
- Kim, B. K., S. Y. Park, B. Y. Jeon, D. Y. Hwang, and B. W. Min. 2004. Metabolic Engineering Increased Vitamin C Levels in Lettuce by Overexpression of a L-Gulonolactone Oxidase. *Journal of The Korean Society for Horticultural Science* 45: 16-20.
- Kobata, K., T. Todo, S. Yazawa, K. Iwai, and T. Watanabe. 1998. Novel capsaicinoid-like substances, capsiate and dihydrocapsiate, from the fruits of a nonpungent cultivar, CH-19 sweet, of pepper (*Capsicum annuum*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 46:1695-1697.
- Kropat, J., U. Oster, W. Rüdiger, and C. F. Beck. 1997. Chlorophyll precursors are signals of chloroplast origin involved in light induction of nuclear heat-shock

## VI. LITERATURA CITADA

---

- genes. Proceedings of the National Academic of Science USA 94: 14168-14172.
- Kurtzweil, P. and T. A. Young . 1991. Vitamin C. F.D.A. Consumer (USA). 25:33
- Kusnetsov, V., C. Bolle, T. Lübberstedt, S. Sopory, R. G. Herrmann, and R. Oelmüller. 1996. Evidence that the plastid signal and light operate via the same cis-acting elements in the promoters of nuclear genes for plastid proteins. Molecular and General Genetics 252:631-639.
- Lefebvre, V., S. Pflieger, A. Thabuis, C. Caranta, and A. Blattes. 2002 Towards the saturation of the pepper linkage map by alignment of three intraspecific maps including known-function genes. Genome 45:839-854.
- Lefebvre, V. 2004. Molecular markers for genetic and breeding: Development and use in pepper (*Capsicum* sp.). In: H. Lörz and G. Wenzel (ed). Molecular Marker Systems in Plant Breeding and Crop Improvement- Biotechnology in Agriculture and Forestry. No. 55. Springer, Verlag, Berlin pp: 189-214.
- Mc Neish R. S. 1964. Ancient Mesoamerican Civilization. Science 143:531-537.
- Minaminaya, Y., S. Kinoshita, K. Inaba, and M. Inoue. 2005. Development of a cleaved amplified polymorphic sequence (CAPS) marker linked to pungency in pepper. Plant Breeding 124: 288-291.
- Moran, R. 1982. Formulae for determination of chlorophyll pigments extracted with N,N-dimethylformamide. Plant Physiology 69: 1376-1381.
- Murray, L. W., I. M. Ray, H. Dong, and A. Segovia-Lerma. 2003. Clorification and reevaluation of population-based diallel analyses: Gardner and Heberhart analyses II and III revisited. Crop Science 43: 1930-1937.

## VI. LITERATURA CITADA

---

---

- Mutsuda, M., T. Ishikawa, T. Takeda and S. Shigeoka. 1995. Subcellular localization and properties of L-galactono- $\gamma$ -lactone dehydrogenase in spinach leaves. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry* 59: 1983-1984.
- Nisperos-Carriedos, M. O., B. S. Buslig, and P. E. Shaw. 1992. Simultaneous detection of dehydroascorbic, ascorbic and some organic acids in fruits and vegetables by HPLC. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 40:1127-1130.
- Ochoa-Alejo, N. and J.E. Gómez-Peralta. 1993. Activity of enzymes involved in capsaicin biosynthesis in callus tissue and fruits of chili pepper (*Capsicum annuum* L.). *Journal of Plant Physiology* 141: 147-152.
- Oster, U., E.C. Bauer, and W. Rüdiger. 1997. Characterization of chlorophyll *a* and bacteriochlorophyll *a* synthases by heterologous expression in *Escherichia coli*. *The Journal of Biological Chemistry* 272: 9671-9676.
- Pérez G. M. 2002. Estudio genético y fisiológico del crecimiento, rendimiento y calidad de fruto en chile manzano (*Capsicum pubescens* R&P). Tesis de Doctorado en Ciencias con Especialidad en Genética. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México. 106 p.
- Pérez, G. M. y R. Castro. 1998. Guía para la Producción Intensiva de Chile Manzano. Boletín de Divulgación No. 1, Programa Nacional de Investigación en Oleicultura. Departamento de Fitotecnia. UACH. Chapingo, México. 17 p.
- Pérez, G. M., V. A. González H., C. M. C. Mendoza, C. Peña V., A. Peña L., and C. J. Sahagún C. 2004. Physiological characterization of manzano hot pepper

## VI. LITERATURA CITADA

---

---

- (*Capsicum pubescens* R y P) landraces. Journal of the American Society of Horticultural Science 129: 88-92.
- Pérez, G. M., V. A. González H., A. Peña L., and J. Sahagún C. 2009. Combining ability and heterosis for fruit yield and quality in manzano hot pepper (*Capsicum pubescens* R. y P.) Landraces. Revista Chapingo Serie Horticultura 15: 47-55.
- Pickersgill, B. 1997. Genetic resources and breeding of *Capsicum* spp. Euphytica 96: 129-133.
- Pozo C., O. 1981. Descripción de Tipos y Cultivares de Chile (*Capsicum* spp.) en México. Folleto Técnico. No. 77. INIA SARH. México. 40 p.
- Rolland, F., B. Moore, and J. Sheen. 2002. Sugar sensing and signaling in plants. Plant Cell 14:S185-S205.
- Rosa, A., M. Deiana, V. Casu, S. Paccagnini, G. Appendino, M. Ballero, and A. Dessi. 2002. Antioxidant activity of capsinoids. Journal of Agricultural and Food Chemistry 50:7396-7401.
- Rylski, I. 1985. Capsicum. *In*: Handbook of Flowering. Vol II. A. H. Halevy. (ed). Boca Raton, Florida, USA. pp: 140-146.
- Saborio M. y Da Costa C.P. 1992. Autoincompatibilidad en *Capsicum pubescens*. Agronomia Costarricense 16: 279-286.
- Sokrasno, N., and M. M. Yeoman. 1993. Phenylpropanoid metabolismo during growth and development of *Capsicum frutescens* fruits. Phytochemistry 32: 839-844.

## VI. LITERATURA CITADA

---

- Steadman, K. J., H. W. Pritchard and P. M. Dey. 1996. Tissue-specific soluble sugars in seeds as indicators of storage category. *Annals of Botany* 77:667-674.
- Surh, Y. J.; R. C. J. Lee, K.K. Park, S. T. Mayne, A. Liem, and J. A. Miller. 1995. Chemoprotective effects of capsaicin and diallyl sulfide against mutagenesis or tumorigenesis by vinyl carbamate and N-nitrosodimethylamine. *Carcinogenesis* 16:2467-2471.
- Susek, R. E., F. M. Ausubel and J. Chory. 1993. Signal transduction mutants of *Arabidopsis* uncouple nuclear CAB and RBCS gene expression from chloroplast development. *Cell* 74:787-789.
- Szallasi, A. and P. M. Blumber. 1999. Vanilloid (capsaicin ) receptor and mechanisms. *Pharmacology Review* 51: 159-212.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2006. *Plant Physiology*. Fourth edition. Macmillan 706 p.
- Topuz A. and F. Ozdemir. 2007. Assessment of carotenoids, capsaicinoids and ascorbic acid composition of some selected pepper cultivars (*Capsicum annuum* L.) grown in Turkey. *Journal of Food Composition and Analysis* 20: 596-602
- Vazquez-Flota, F., Ma. L. Miranda-Ham, M. Monforte-González, G. Gutiérrez-Carbajal, C. Velázquez-García, y Y. Nieto-Pelayo. 2007. La biosíntesis de capsaicinoides, el principio picante del chile. *Revista Fitotecnica Mexicana* 30: 353-360.
- Votava, E. J. and P. W. Bosland 2001. Genetic diversity in *Capsicum pubescens* revealed via RAPD analysis. *Capsicum and Eggplant Newsletter* 20: 60-63.



## VI. LITERATURA CITADA

---

---

- Wettstein, D. V., S. Gough, and C. G. Kannangara. 1995. Chlorophyll biosynthesis. *Plant Physiology* 109:471-479.
- Williams, L. E., R. Lemoine and N. Sauer. 2000. Sugar transporters in higher plants- a diversity of roles and complex regulation. *Trends Plant Science* 5:283-290.
- Wheeler, G. L., M. A. Jones and N. Smirnoff. 1998. The biosynthetic pathway of vitamin C in higher plants. *Nature* 393: 365-369.
- Wolstenholme, B. N. 1990. Resource allocation and vegetative-reproductive competition: opportunities for manipulation in evergreen fruit trees. *Acta Horticulture* 275: 451-459.
- Zhan, Y. and M. S. Kang. 1997. Diallel-SAS: A SAS program for Griffing's diallel analysis. *Agronomy Journal* 89: 176-182.
- Zewdie, Y. and P. W. Bosland. 2000a. Capsaicinoid inheritance in an interspecific hybridization of *Capsicum annuum* × *C. chinense*. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 125:448-453
- Zewdie, Y. and P. W. Bosland. 2000b. Evaluation of genotype, environment, and genotype-by-environment interaction for capsaicinoids in *Capsicum annuum* L. *Euphytica* 111: 185-190.
- Zewdie, Y., ; P. W. Bosland and R. Steiner. 2001. Combining ability and heterosis for capsaicinoids in *Capsicum pubescens*. *HortScience* 36: 1315-1317
- Zhou, L., J. C. Jang, T. L. Jones, and J. Sheen. 1998. Glucose and ethylene signal transduction crosstalk revealed by an Arabidopsis glucose-insensitive mutant. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95: 10294-10299.

## VI. LITERATURA CITADA

---

---

Zhukovsky, P. M. 1971. Las Plantas Cultivadas y sus Ancestros (Sistemática, Geografía, Genética, Valor de Mejoramiento). Leningrado, URSS, Kolos. 750 p.

## ANEXO A. CROMATOGRAMAS

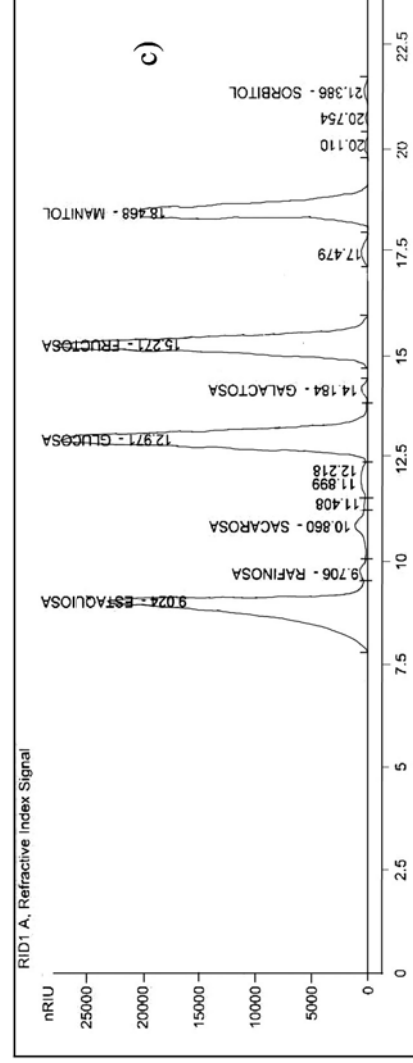
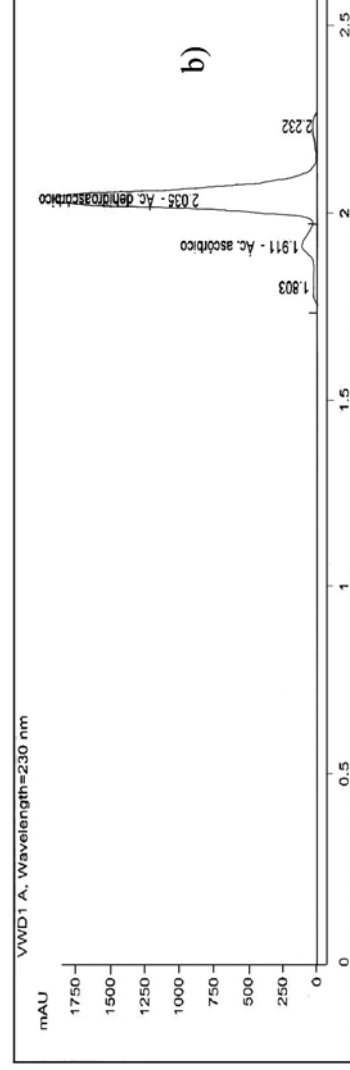
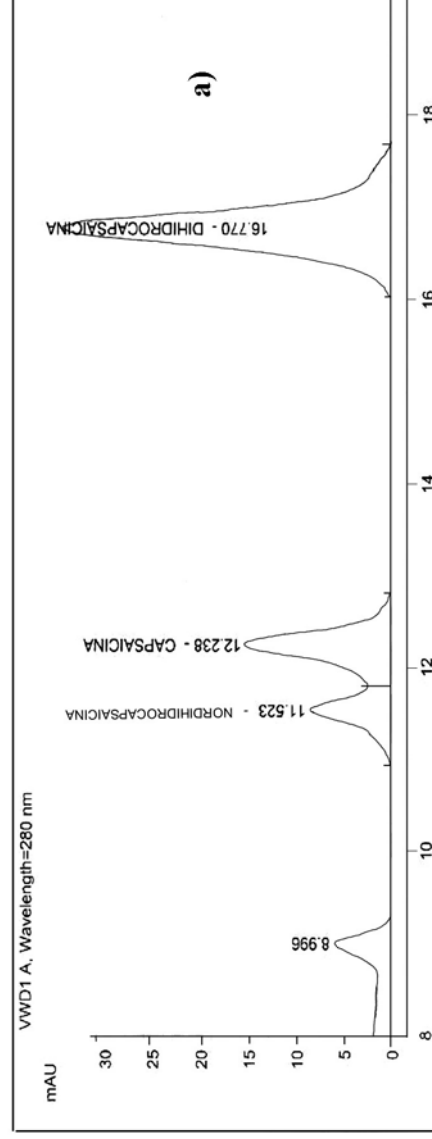


Figura 1. a) Cromatograma de capsaicinoides; b) Cromatograma de vitamina C; c) Cromatograma de azúcares solubles.

**ANEXO B. SUMAS DE CUADRADOS, CUADRADOS MEDIOS, Y PORCENTAJE DE LA VARIACION DE EFECTOS MATERNOS CON RESPECTO A LA SUMA DE CUADRADOS DE GENOTIPOS.**

**Cuadro a. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para clorofila a.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	2	0.764	0.382				
Genotipos	24	17.85	0.743				
Cmed	14	10.132	0.723				
ACG	4	5.368	1.342	6.7	2.55	3.71	30.02
ACE	10	4.764	0.4764	2.323	2.02	2.69	26.66
Cdif	10	7.71	0.771	3.85	2.02	2.69	
EM	4	5.494	1.373	6.85	2.55	3.71	30.75
ER	6	2.224	0.370	1.804	2.28	3.18	12.43
Error	48	9.859	0.205				
Total	74	28.473					

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro b. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para clorofila b.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	2	0.0071	0.0035				
Genotipos	24	9.209	0.383				
Cmed	14	7.578	0.541				
ACG	4	4.988	1.247	13.62	2.55	3.71	54.07
ACE	10	2.59	0.259	2.846	2.02	2.69	28.12
Cdif	10	1.62	0.162	1.78	2.02	2.69	
EM	4	0.5722	0.143	1.57	2.55	3.71	6.18
ER	6	1.058	0.176	1.93	2.28	3.18	11.40
Error	48	4.395	0.091				
Total	74	13.612	0.184				

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro c. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para clorofila total.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	2	0.648	0.32				
Genotipos	24	39.682	1.653				
Cmed	14	28.324	2.023				
ACG	4	19.192	4.798	14.51	2.55	3.71	48.36
ACE	10	9.128	0.9128	2.76	2.02	2.69	22.98
Cdif	10	11.34	1.134	3.41	2.02	2.69	
EM	4	7.939	1.984	6.01	2.55	3.71	19.98
ER	6	3.418	0.569	1.72	2.28	3.18	8.59
Error	48	15.849	0.330				
Total	74	56.180	0.76				

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro d. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para capsaicinoides totales.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	2	2,072,889	1,036,445				
Genotipos	24	3,898,221,759	162,425,907				
Cmed	14	2,142,840,037	153,060,003				
ACG	4	861,831,310	215,457,827	1174.18	2.55	3.71	22.10
ACE	10	1,281,008,727	128,100,872	698.11	2.02	2.69	32.86
Cdif	10	1,755,381,722	175,538,172	956.63	2.02	2.69	
EM	4	798,985,387	199,746,347	1088.56	2.55	3.71	20.49
ER	6	956,396,335	159,399,389	868.68	2.28	3.18	24.53
Error	48	8,807,753	183,495				
Total	74	3,909,102,401	52,825,708				

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro e. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para nordihidrocapsaicina.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	2	167,057	83,528				
Genotipos	24	193,483,255	8,061,802				
Cmed	14	153,957,266	10,996,947				
ACG	4	71,864,610	17,966,152	874.35	2.55	3.71	37.14
ACE	10	82,092,656	8,209,265	399.51	2.02	2.69	42.42
Cdif	10	39,525,989	3,952,598	192.35	2.02	2.69	
EM	4	11,954,134	2,988,533	145.44	2.55	3.71	6.17
ER	6	27,571,855	4,595,309	223.63	2.28	3.18	14.25
Error	48	986,333	20,548				
Total	74	194,636,646	2,630,224				

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro f. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para capsaicina.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	2	431,872	2,159,36				
Genotipos	24	720,891,777	30,037,157				
Cmed	14	397,865,190	28,418,942				
ACG	4	98,927,924	2,473,1981	338.42	2.55	3.71	13.72
ACE	10	298,937,266	29,893,726	409.60	2.02	2.69	41.46
Cdif	10	168,278,334	16,827,833	230.26	2.02	2.69	
EM	4	154,748,253	38,687,063	529.38	2.55	3.71	21.46
ER	6	168,278,334	28,046,389	383.78	2.28	3.18	23.34
Error	48	3,507,829	73,079				
Total	74	724,831,479	9,795,019				

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro g. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para dihidrocapsaicina.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	2	206,098	103,049				
Genotipos	24	860,968,640	35,873,693				
Cmed	14	416,814,271	29,772,448				
ACG	4	162,796,590	40,699,147	1506.92	2.55	3.71	18.90
ACE	10	254,017,681	25,401,768	940.52	2.02	2.69	29.50
Cdif	10	444,154,369	44,415,436	1644.52	2.02	2.69	
EM	4	178,216,775	44,554,193	1649.66	2.55	3.71	20.69
ER	6	265,937,594	44,322,932	1641.10	2.28	3.18	30.88
Error	48	1,296,413	27,008				
Total	74	862,471,151	11,655,015				

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro h. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para ácido ascórbico.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	2	37.69787	18.84				
Genotipos	24	68154.10587	2839.75				
Cmed	14	51501.14087	3678.65				
ACG	4	5271.5537	1317.88	61.93	2.55	3.71	7.73
ACE	10	46229.58	46.22	217.16	2.02	2.69	67.83
Cdif	10	16653.00	1665.00	78.24	2.02	2.69	
EM	4	10917.07	2729.26	128.25	2.55	3.71	16.01
ER	6	5735.89	955.98	44.861	2.28	3.18	8.41
Error	48	1021.82213	21.28				
Total	74	69213.62587	935.3				

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro i. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para ácido dehidroascórbico.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	2	0.53306	0.266533				
Genotipos	24	104.15386	4.339744				
Cmed	14	55.68720	3.977657				
ACG	4	28.66306	7.165767	179.2	2.55	3.71	26.92
ACE	10	27.0241	2.70241	70.23	2.02	2.69	25.96
Cdif	10	48.5	4.85	127.63	2.02	2.69	
EM	4	18.66466	4.666167	122.63	2.55	3.71	17.30
ER	6	29.81	4.96699	129.086	2.28	3.18	28.84
Error	48	1.846933	0.038478				
Total	74	106.5338	1.43				

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro j. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para vitamina C total.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	2	30.80	15.40				
Genotipos	24	63306.09	2846.08				
Cmed	14	51345.83	3667.55				
ACG	4	5202.04	1300.51	62.61	2.55	3.71	8.22
ACE	10	46143.79	46.14	222.06	2.02	2.69	72.89
Cdif	10	11960.00	1196.00	57.58	2.02	2.69	
EM	4	10469.62	2617.40	126.01	2.55	3.71	16.54
ER	6	1490.64	248.44	52.05	2.28	3.18	0.24
Error	48	997.42	20.77				
Total	74	69334.31	936.90				

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.



**Cuadro k. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para peso de fruto.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	9	1154.16	128.24				
Genotipos	24	23173.05	965.54				
Cmed	14	18835.24	1345.37				
ACG	4	16829.78	4207.44	74.78	2.41	3.41	72.62
ACE	10	2005.46	200.54	3.56	1.87	2.41	8.65
Cdif	10	4337.8	433.70	7.70	1.87	2.41	
EM	4	2621.48	655.37	11.64	2.41	3.41	11.31
ER	6	1716.32	286.05	5.08	2.14	2.89	7.40
Error	216	12152.92	56.26				
Total	249	36480.14	146.50				

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados total de genotipos.

**Cuadro l. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para volumen de fruto.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	9	1826.004	202.889				
Genotipos	24	67961.024	2831.709				
Cmed	14	55120.924	3937.206				
ACG	4	47359.228	11839.807	89.26	2.41	3.41	69.68
ACE	10	7761.696	776.169	5.85	1.87	2.41	11.41
Cdif	10	12840.000	1284.000	9.68	1.87	2.41	
EM	4	8161.380	2040.345	15.38	2.41	3.41	12.01
ER	6	4678.724	779.787	5.87	2.14	2.89	6.88
Error	216	28651.296	132.644				
Total	249	98438.324	395.330				

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro m. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para grosor del pericarpio de fruto.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	9	0.0616	0.0068				
Genotipos	24	0.5326	0.0221				
Cmed	14	0.3661	0.0261				
ACG	4	0.2546	0.0636	17.02	2.41	3.41	47.16
ACE	10	0.1114	0.1114	29.56	1.87	2.41	20.75
Cdif	10	0.1630	0.0163	4.40	1.87	2.41	
EM	4	0.0530	0.0132	3.56	2.41	3.41	10.00
ER	6	0.1135	0.0189	5.00	2.14	2.89	20.75
Error	216	0.8153	0.0037				
Total	249	1.4096	0.0056				

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados total de genotipos.

**Cuadro n. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para número de semillas de fruto.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	9	2401.15	266.795				
Genotipos	24	53030.61	2209.609				
Cmed	14	30993.61	2213.829				
ACG	4	16326.17	4081.543	17.93	2.41	3.41	30.78
ACE	10	14667.44	1466.74	6.44	1.87	2.41	27.65
Cdif	10	22037.00	2203.000	9.68	1.87	2.41	
EM	4	13615.30	3403.825	14.99	2.41	3.41	25.67
ER	6	8421.70	1403.616	6.16	2.14	2.89	15.87
Error	216	49149.94	227.546				
Total	249	104581.71	420.006				

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro o. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para número de lóculos de fruto.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	9	1.1360	0.1262				
Genotipos	24	28.6960	1.1956				
Cmed	14	21.0460	1.5032				
ACG	4	16.0920	4.0230	16.08	2.41	3.41	57.14
ACE	10	4.9540	0.4950	1.92	1.87	2.41	14.28
Cdif	10	7.6400	0.7600	3.04	1.87	2.41	
EM	4	3.1400	0.7850	3.12	2.41	3.41	10.71
ER	6	4.5100	0.7516	2.92	2.14	2.89	16.07
Error	216	55.4640	0.2567				
Total	249	85.2960	0.3420				

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro p. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para estaquiosa.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	2	0.030	0.01				
Genotipos	24	911.04	37.96				
Cmed	14	441.70	31.50				
ACG	4	234.13	58.53	975.00	2.55	3.71	25.68
ACE	10	207.57	20.75	345.83	2.02	2.69	22.72
Cdif	10	269.34	26.93	448.33	2.02	2.69	
EM	4	201.01	50.25	837.50	2.55	3.71	22.06
ER	6	268.33	44.72	745.33	2.28	3.18	29.41
Error	48	2.90	0.06				
Total	74	913.98					

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro q. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para rafinosa.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	2	0.000	0.000005				
Genotipos	24	0.091	0.003800				
Cmed	14	0.051	0.003600				
ACG	4	0.008	0.002090	2.22	2.55	3.71	9.12
ACE	10	0.042	0.004200	4.66	2.02	2.69	46.15
Cdif	10	0.040	0.004000	4.44	2.02	2.69	
EM	4	0.017	0.004400	4.44	2.55	3.71	18.68
ER	6	0.023	0.003800	4.22	2.28	3.18	25.27
Error	48	0.046	0.000900				
Total	74	0.138					

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro r. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para sacarosa.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	2	0.0002	0.0001				
Genotipos	24	1.2800	0.0530				
Cmed	14	0.7900	0.0560				
ACG	4	0.2160	0.0540	9.0	2.55	3.71	17.14
ACE	10	0.5800	0.0580	9.66	2.02	2.69	45.31
Cdif	10	0.4900	0.0490	8.16	2.02	2.69	
EM	4	0.2400	0.0600	10.0	2.55	3.71	18.75
ER	6	0.2500	0.0410	6.8	2.28	3.18	19.53
Error	48	0.3030	0.0060				
Total	74	1.5800					

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro r. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para glucosa.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	2	0.08	0.041				
Genotipos	24	102.28	4.26				
Cmed	14	43.22	3.08				
ACG	4	8.57	2.14	36.89	2.55	3.71	8.37
ACE	10	34.65	3.46	59.65	2.02	2.69	33.87
Cdif	10	59.00	5.90	101.72	2.02	2.69	
EM	4	18.64	4.66	80.34	2.55	3.71	18.22
ER	6	40.42	6.73	116.03	2.28	3.18	39.51
Error	48	2.82	0.058				
Total	74	105.20					

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro s. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para galactosa.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	2	0.0005	0.0002				
Genotipos	24	0.1040	0.0043				
Cmed	14	0.0590	0.0042				
ACG	4	0.0160	0.0040	12.90	2.55	3.71	15.38
ACE	10	0.0430	0.0043	13.87	2.02	2.69	41.34
Cdif	10	0.0450	0.0045	14.51	2.02	2.69	
EM	4	0.0180	0.0044	14.49	2.55	3.71	17.30
ER	6	0.0270	0.0045	14.51	2.28	3.18	25.96
Error	48	0.0140	0.0003				
Total	74	0.1200					

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro t. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para fructosa.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.1	PV
Rep	2	0.24	0.12				
Genotipos	24	115.37	4.80				
Cmed	14	43.03	3.07				
ACG	4	8.85	2.21	21.25	2.55	3.71	7.67
ACE	10	34.18	3.41	32.69	2.02	2.69	29.62
Cdif	10	72.20	7.22	69.42	2.02	2.69	
EM	4	22.79	5.69	54.71	2.55	3.71	19.75
ER	6	49.50	8.20	78.80	2.28	3.18	42.90
Error	48	5.00	0.10				
Total	74	120.61					

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro u. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para sorbitol.**

FV	GL	SC	CM	F calc	Ftab 0.05	Ftab 0.01	PV
Rep	2	0.007	0.0038				
Genotipos	24	0.144	0.0060				
Cmed	14	0.067	0.0048				
ACG	4	0.013	0.0032	3.2	2.55	3.71	9.02
ACE	10	0.054	0.0054	5.4	2.02	2.69	37.50
Cdif	10	0.073	0.0073	7.3	2.02	2.69	
EM	4	0.011	0.0027	2.7	2.55	3.71	7.63
ER	6	0.062	0.0100	10.0	2.28	3.18	43.05
Error	48	0.063	0.0010				
Total	74	0.215					

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos.

**Cuadro v. Análisis de varianza y porcentaje de variación respecto a la suma de cuadrados de genotipos para azúcares totales.**

<b>FV</b>	<b>GL</b>	<b>SC</b>	<b>CM</b>	<b>F calc</b>	<b>Ftab 0.05</b>	<b>Ftab 0.01</b>	<b>PV</b>
Rep	2	0.38	0.19				
Genotipos	24	1217.34	50.72				
Cmed	14	592.21	42.30				
ACG	4	315.46	78.86	438.11	2.55	3.71	25.92
ACE	10	276.75	27.60	153.33	2.02	2.69	22.74
Cdif	10	625.00	62.50	347.22	2.02	2.69	
EM	4	126.10	31.52	175.11	2.55	3.71	10.36
ER	6	498.99	83.16	462.00	2.28	3.18	41.00
Error	48	9.10	0.18				
Total	74	1226.83					

Rep = repetición; Cmed = promedio de las cruzas directas y recíprocas; ACG = aptitud combinatoria general; ACE = aptitud combinatoria específica; Cdif = Promedio de la diferencia de cruzas directas-recíprocas; EM = efectos maternos; ER = efectos recíprocos; PV = porcentaje de variación respecto a la suma de genotipos.