



COLEGIO DE POSTGRADUADOS
INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS
AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
GENÉTICA

QTLs Y HETEROSIS EN JITOMATE EN UNA POBLACIÓN F₂ DERIVADA
DE UNA CRUZA INTERESPECÍFICA

AURELIO HERNÁNDEZ BAUTISTA

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO, 2013


La presente tesis titulada: "QTLs Y HETEROSIS EN JITOMATE EN UNA POBLACIÓN F₂ DERIVADA DE UNA CRUZA INTERESPECÍFICA", realizada por el alumno: **Aurelio Hernández Bautista**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS

**RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
GENÉTICA**

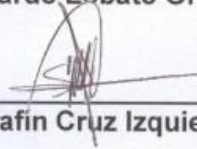
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO:



Dr. Ricardo Lobato Ortiz

ASESOR:




Dr. Serafin Cruz Izquierdo

ASESOR:



Dr. J. Jesús García Zavala

ASESOR:



Dr. José Luis Chávez Servia

Montecillo, Texcoco, México. Julio de 2013.

QTLs Y HETEROSIS EN JITOMATE EN UNA POBLACIÓN F₂ DERIVADA DE UNA CRUZA INTERESPECÍFICA

Aurelio Hernández Bautista, M. C.
Colegio de Postgraduados, 2013

Para estudiar y aprovechar la diversidad genética de los parientes silvestres del jitomate (*Solanum lycopersicum* L.), es necesario seguir explorando nuevas fuentes de genes que puedan contribuir significativamente a la formación de variedades rendidoras y de alta calidad de fruto. De acuerdo con los resultados, se observó que los progenitores difieren significativamente ($p < 0.05$) en la mayoría de los caracteres, excepto en pH. Las variables peso, largo y ancho de fruto, días a floración y madurez de frutos presentaron un grado de dominancia parcial a 11904, mientras que grados Brix expresó aditividad. La mayoría de los valores de heterosis fueron negativos, excepto para el número total de frutos (183.9 %), frutos por racimo (5.1 %) y días a madurez (7.3 %). En las variables relacionadas con el tamaño, peso de fruto y grados Brix presentaron valores altos de heredabilidad (>0.85). Por otro lado, un total de 30 QTLs significativos ($P < 0.001$; $LOD > 2.5$) fueron identificados en seis características evaluadas, considerando los efectos de dos ambientes de evaluación. El porcentaje de varianza fenotípica explicada por un solo QTL se situó entre el 4 y el 13 %. Se pudo observar que solo tres QTLs que afectaron el tamaño del fruto, llegaron a explicar una parte significativa de la variación fenotípica del carácter (> 25 %), y que además éstos mostraron un efecto pleitrópico hacia peso, longitud y diámetro de fruto.

Palabras clave: *Solanum lycopersicum*, heterosis, heredabilidad en sentido amplio, grado de dominancia, *S. pimpinellifolium*, QTLs.

QTLs AND HETEROSIS IN TOMATO USING A F₂ INTERSPECIFIC POPULATION

Aurelio Hernández Bautista, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2013

In order to study and take advantage of the genetic diversity present in wild relatives of tomato (*Solanum lycopersicum* L.), it is necessary to continue exploring new sources of genes that contribute to generating new improved varieties. According to results, the parents showed significant differences ($p < 0.05$) for most of the traits, except for pH. The 11904 genotype expressed a high degree of dominance partial in weight, length and wide of fruit, days to flowering and ripening of fruit, while Brix degrees showed additivity. Most values of heterosis presented negative values, except total number of fruits (183.9 %), fruits per truss (5.1 %) and days to maturation of fruits (7.3 %). In the variables related with size and weight of fruit, and Brix degrees were estimated high values of heritability (>0.85). According to these results, the F₁ population generated by crossing *S. pimpinellifolium* and *S. lycopersicum* presented potential traits to begin a strategy of tomato breeding. For another hand, 30 different significant QTLs ($P < 0.001$; $LOD > 2.5$) were detected for six traits considering the environmental effects of two environments. The percentage of phenotypic variation associated with single QTLs ranged from 4 % to 14 %. Three QTLs accounted for a significant percentage of fruit size (> 25 %). In addition, those three QTLs showed a pleiotropic effect for weight, large and diameter of fruit.

Index words: *Solanum lycopersicum*, heterosis, broad sense heritability, dominance degree, *S. pimpinellifolium*, QTLs.

AGRADECIMIENTOS

Al pueblo de México por apoyarme a través del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)

Al Dr. Marco Aurelio Hernández-Bello por sus consejos y asesoramiento en mi formación científica.

Al Dr. Ricardo Lobato Ortiz por el apoyo económico incondicional para la elaboración de esta investigación y enseñarme a resolver problemas bajo diferentes circunstancias.

Al Dr. Serafín Cruz Izquierdo por asesorarme en el ámbito molecular durante mi estancia en el Colegio de Postgraduados.

Al Dr. Jesús García Zavala por el apoyo para realizar los análisis en genética cuantitativa de dicha tesis.

Al Dr. José Luis Chávez Servia por el apoyo brindado en la revisión de este trabajo.

A los Dres. José Apolinar, Tarsicio Corona, Akeo Angel Kato, Armando García, Carmen Mendoza, Guillermo Carrillo, Ignacio Benítez y Fernando Castillo, por enseñarme el mundo del mejoramiento genético.

Un eterno agradecimiento al Dr. Carlos, Dr. Amalio, Mario Rocandio, Doña Laura, Cinthia, Roció Toledo, Dra. Alejandra, Dra. Hilda. Jorge Peralta, Dr. Guillermo Carrillo, Ing. Margarita Crosby, Fernando Fortoso, Dr. Calderón, Sr. German, Sr. Fidel, Sr. Bruno, Ulises y Fanny, por su importante apoyo para que esta investigación se llevara a cabo. Así mismo, a mis amigos Enrique, Olga, Yolanda, Emma, Adriana, Isis, Marcelina, Silvia, Fernando, Porfirio, Francisco, Asunción, Viridiana, Pablo, Lorena, Sandra, Nery, Marisol, Lupita, Sra. Dalila, y Sr. Severo por su amistad. Finalmente, a Marisol por otorgarme su amor y alegría durante mi preparación.

DEDICATORIA

A mi tía María del Refugio

A mis padres Procoro y Josefina

A mis hermanas Sarai Guadalupe y Analidia

CONTENIDO

CONTENIDO.....	vi
LISTA DE CUADROS	viii
LISTA DE FIGURAS	ix
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
CAPÍTULO I. VARIACIÓN FENOTÍPICA, HETEROSIS Y HEREDABILIDAD EN UNA CRUZA INTERESPECÍFICA DE JITOMATE	5
RESUMEN.....	5
ABSTRACT.....	6
INTRODUCCIÓN.....	7
MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	12
CONCLUSIONES	23
BIBLIOGRAFÍA.....	24
CAPITULO II. REGIONES GENÓMICAS ASOCIADAS A CARACTERÍSTICAS DE IMPORTANCIA AGRONÓMICA EN JITOMATE	29
RESUMEN.....	29
ABSTRACT.....	30
INTRODUCCIÓN.....	31
MATERIALES Y MÉTODOS.....	33

RESULTADOS Y DISCUSIÓN	36
CONCLUSIONES	52
BIBLIOGRAFÍA.....	53
CONCLUSIÓNES GENERALES	57
BIBLIOGRAFÍA GENERAL.....	58
ANEXO 1. PROTOCOLO DE EXTRACCIÓN DE ADN.....	61
ANEXO 2. MARCADORES MOLECULARES, CONDICIONES DE AMPLIFICACIÓN Y ELECTROFORESIS.....	63
ANEXO 3. ESQUEMA DE FORMACION DE LA POBLACION DE MAPEO	65

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Análisis de varianza bajo a ambientes (A), r repeticiones por ambiente (R/A) y g genotipos (G).....	12
Cuadro 2. Comportamiento promedio de los genotipos evaluados (progenitores y población F_1) y la estimación del progenitor medio en once caracteres descriptivos evaluados en tres ambientes.	14
Cuadro 3. Valores de heterosis porcentual de once caracteres de la F_1 (<i>S. lycopersicum</i> x <i>S. pimpinellifolium</i>) con respecto al progenitor medio.	19
Cuadro 4. Diferencias proporcionales entre las medias de los progenitores (LOR89 y 11904) de 11 caracteres.	20
Cuadro 5. Significancia de los cuadrados medios del análisis de varianza combinado de tres ambientes y valores de heredabilidad en sentido amplio.	22
Cuadro 6. Medias fenotípicas de las seis variables evaluadas en los progenitores, F_1 y F_2	37
Cuadro 7. Lista de QTLs identificados en el ambiente 1.	45
Cuadro 8. Lista de QTLs identificados en el ambiente 2.	47
Cuadro 9. Lista de QTLs identificados en el análisis combinado.	48

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Correlaciones entre las seis características del ambiente 1 y 2.....	39
Figura 2. Correlaciones entre las seis características del análisis combinado.....	40
Figura 3. Mapa de ligamiento derivado de una población de mapeo interespecífica F ₂ constituida por <i>S. lycopersicum</i> y <i>S. pimpinellifolium</i>	42

INTRODUCCIÓN GENERAL

El jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) es un cultivo muy importante, no solo por su valor económico sino también por ser considerado como un organismo modelo (Caicedo y Peralta, 2013). Pero a pesar de su importancia, la base genética presente en las variedades modernas de jitomate es muy reducida, y esto ha sido un tema que ha llamado la atención de los mejoradores, debido que éstas presentan una alta susceptibilidad hacia factores bióticos y abióticos. De hecho, en diversos programas de mejoramiento genético el desarrollo de nuevas variedades ha sido significativamente lento por el bajo nivel de diversidad que poseen las líneas élite y por ende los híbridos (Chen *et al.*, 2009; Patil *et al.*, 2010). Para subsanar la casi nula variabilidad genética en el jitomate cultivado, el uso de sus parientes silvestres ha tomado un rol importante en diversos programas de mejoramiento genético, ya que son considerados como una fuente rica de genes (Foolad, 2007), y no presentan problemas al cruzarse con los materiales cultivados (Caicedo y Peralta, 2013). De hecho, desde hace 70 años los parientes silvestres han sido utilizados en los programas de mejoramiento genético de jitomate (Rick, 1973; Rick, 1982). Por ejemplo, la mayoría de las resistencias a enfermedades presente en las variedades comerciales proviene de los parientes silvestres (Foolad, 2007). Sin embargo, aunque el germoplasma exótico ha sido explotado con éxito en caracteres cualitativos, relativamente poco trabajo se ha realizado en caracteres cuantitativos (Fernie *et al.*, 2006), debido a que éstos últimos están controlados por muchos genes y son afectados significativamente por el ambiente (Hall *et al.*, 2010).

Recientemente, el uso de marcadores moleculares ha ayudado a comprender la complejidad de los caracteres cuantitativos (Hall *et al.*, 2010), al permitir la identificación, estimación del efecto y localización de las regiones cromosómicas denominadas loci de caracteres cuantitativos (QTL, por sus siglas en inglés) (Tanksley, 1993). Por otro lado, existen diferentes metodologías para la identificación de QTLs, y una de estas es el mapeo por ligamiento o mapeo familiar, la cual explota el efecto de la recombinación genética para segmentar el genoma (Myles *et al.*, 2009).

Para realizar el mapeo por ligamiento se requiere una población de mapeo, la cual se origina por el cruzamiento de dos líneas contrastantes fenotípicamente (Collard *et al.*, 2005). Existen diferentes tipos de poblaciones de mapeo, cada una con sus ventajas y desventajas, pero las poblaciones F_2 y de retrocruza son las más usadas debido al poco tiempo requerido para obtenerlas. Sin embargo, la resolución del mapa del ligamiento usando estos tipos de poblaciones es baja debido a los pocos eventos de recombinación que presentan (Buckler y Thornsberry, 2002). Este último problema es resuelto usando una población avanzada de líneas endogámicas recombinantes (RIL, por sus siglas en inglés), la cual presenta un mayor número de eventos de recombinación y por ende una mayor resolución del mapa de ligamiento (Xu, 2010). Otro requisito indispensable para mapeo de QTL es la obtención de datos genotípicos y fenotipos de la población de mapeo. Los primeros son obtenidos por medio de marcadores moleculares polimórficos, y los últimos se obtienen mediante evaluaciones fenotípicas para los caracteres de interés. Finalmente, la identificación de QTLs se basa en la asociación entre el fenotipo y el genotipo; es decir, los marcadores son

usados para partir la población de mapeo y formar grupos con base en el genotipo del fenotipo dado por el marcador, por lo que si resultara alguna diferencia significativa entre los grupos se podría deducir la existencia de un QTL ligado al marcador. La base de declarar un QTL es que entre más cerca esté el marcador del QTL, la probabilidad de que ocurra recombinación entre ellos es baja, por lo que el marcador y el QTL se heredarán juntos a la progenie y las medias de los grupos serán significativamente diferentes (Collard *et al.*, 2005).

Antes de los estudios de QTLs se pensaba que los caracteres cuantitativos estaban determinados por un alto número de genes, cuyos efectos individuales eran de pequeña (Molina, 1992) e igual magnitud (Falconer, 1993; Tanksley y McCouch, 1997). Sin embargo, el análisis de QTLs ha mostrado que los caracteres cuantitativos son controlados por un alto número de loci cuyos efectos no son iguales (Paterson *et al.*, 1990; Grandillo y Tanksley, 1996; Van der Knaap *et al.*, 2002), lo que ha respaldado la hipótesis de que la mayoría de los cambios contrastantes entre los parientes silvestres y las variedades cultivadas de jitomate se pueden atribuir a pocos loci de efectos mayores (Grandillo y Tanksley, 1996; Nesbitt y Tanksley, 2002). El segundo descubrimiento significativo con los QTLs fue que el fenotipo de una planta solo es un modesto predictor de su potencial genético con bajas h^2 . Por ejemplo, si una línea de arroz es altamente rendidora, y otra posee un bajo rendimiento, uno pudiera asumir que la línea con alto rendimiento posee muchos genes favorables que le confieren ese alto rendimiento, y que la línea de bajo rendimiento no tiene alelos de alto rendimiento. Sin embargo, cuando las poblaciones derivadas de un cruzamiento contrastante son

evaluadas con marcadores moleculares, y los loci que controlan el rendimiento son identificados, se ha observado que también el pariente inferior posee algunos alelos que contribuyen favorablemente al rendimiento (DeVicente y Tanksley, 1993). Estas implicaciones pudieran cambiar la visión con respecto a la utilización de los recursos genéticos, ya que sugieren que el uso de evaluaciones fenotípicas para determinar el valor aditivo de una accesión puede ser dudoso, específicamente en caracteres cuantitativos, porque éstos son de baja h^2 (Tanksley y McCouch, 1997).

Por lo anterior, el uso de mapas genéticos obtenidos con germoplasma exótico ha permitido identificar QTLs de gran importancia, los cuales indican que dicho germoplasma contiene genes útiles que pueden incrementar significativamente la productividad agrícola (Tanksley y McCouch, 1997). Esto sugiere que la selección asistida por marcadores moleculares (MAS, por sus siglas en inglés) es una herramienta fiable y amigable en el mejoramiento genético, dejando de lado el uso de transgénicos (Ferne *et al.*, 2006).

Para hacer uso de MAS se requiere inicialmente la formación de poblaciones de poblaciones de mapeo genético que permitan la identificación de QTLs para características de interés en una programa de mejoramiento genético. Por lo tanto, los objetivos del presente trabajo fueron: estimar la variación fenotípica, heterosis y heredabilidad en sentido amplio de algunos caracteres cuantitativos, formar un mapa de ligamiento usando marcadores moleculares SSR e identificar QTLs en caracteres de fruto en una población interespecífica F2.

CAPÍTULO I. VARIACIÓN FENOTÍPICA, HETEROSIS Y HEREDABILIDAD EN UNA CRUZA INTERESPECÍFICA DE JITOMATE

PHENOTYPIC VARIATION, HERITABILITY AND HETEROSIS IN AN INTERSPECIFIC CROSS OF TOMATO

Aurelio Hernández-Bautista,*Ricardo Lobato-Ortiz, Serafín Cruz-Izquierdo, J. Jesús

García-Zavala y José Luis Chávez-Servia

Aurelio Hernández-Bautista: Ingeniero Agrónomo Especialista en Parasitología Agrícola, Colegio de Postgraduados (COLPOS) México. Estudiante.

*Ricardo Lobato-Ortiz: Doctor en Mejoramiento Genético, Cornell University, USA. Profesor-Investigador; Colegio de Postgraduados (COLPOS), Estado de México, México. Dirección: Carretera México-Texcoco Km. 36.5 Montecillo, Texcoco 56230, Estado de México, México. [Autor para correspondencia: rlobato@colpos.mx](mailto:rlobato@colpos.mx)

Serafín Cruz-Izquierdo: Doctor en Mejora e Ingeniería Genética, UCO, España, Profesor-Investigador; Colegio de Postgraduados (COLPOS), Estado de México, México.

J. Jesús García Zavala. Ingeniero Agrónomo, UACH, México. Maestría, COLPOS, México. Ph.D., North Carolina State University, EEUU. Profesor Investigador, COLPOS, México.

José Luis Chávez-Servia: Doctorado, COLPOS, México. Profesor-Investigador, CIIDIR-Instituto Politécnico Nacional, México.

RESUMEN

Para estudiar y aprovechar la diversidad genética de los parientes silvestres del jitomate (*Solanum lycopersicum* L.), es necesario seguir explorando nuevas fuentes de genes que puedan contribuir significativamente a la formación de variedades rendidoras y de alta calidad de fruto. Por lo anterior, se hizo un cruzamiento interespecífico entre *S. pimpinellifolium* (colecta 11904) y *S. lycopersicum* (colecta

LOR82) para obtener una población F₁, con los objetivos de estimar el grado de dominancia, heterosis, heredabilidad en sentido amplio (H²), y describir la variación fenotípica entre progenitores. De acuerdo con los resultados, se observó que los progenitores difieren significativamente ($p < 0.05$) en la mayoría de los caracteres, excepto en pH. Las variables peso, largo y ancho de fruto, días a floración y madurez de frutos presentaron un grado de dominancia parcial a 11904, mientras que grados Brix expresó aditividad. La mayoría de los valores de heterosis fueron negativos, excepto para el número total de frutos (183.9 %), frutos por racimo (5.1 %) y días a madurez (7.3 %). En las variables relacionadas con el tamaño, peso de fruto y grados Brix presentaron valores altos de heredabilidad (>0.85). Por lo anterior, la población F₁ derivada del cruzamiento de *S. pimpinellifolium* y *S. lycopersicum* presentó características potencialmente útiles para iniciar un esquema de mejoramiento genético de jitomate.

Palabras clave: heterosis, heredabilidad en sentido amplio, grado de dominancia, *Solanum lycopersicum*.

ABSTRACT

In order to study and take advantage of the genetic diversity present in wild relatives of tomato (*Solanum lycopersicum* L.), it is necessary to continue exploring new sources of genes that contribute to generating new improved varieties. Therefore, an interspecific cross between *S. pimpinellifolium* (entry 11904) and *S. lycopersicum* (entry LOR82) was made to obtain a F₁ population. The objectives of this study were to estimate the degree of dominance, heterosis, broad sense heritability of different traits in the F₁ population

and to describe the phenotypic variation between parents. According to results, the parents showed significant differences ($p < 0.05$) for most of the traits, except for pH. The 11904 genotype expressed a high degree of dominance partial in weight, length and wide of fruit, days to flowering and ripening of fruit, while Brix degrees showed additivity. Most values of heterosis presented negative values, except total number of fruits (183.9 %), fruits per truss (5.1 %) and days to maturation of fruits (7.3 %). In the variables related with size and weight of fruit, and Brix degrees were estimated high values of heritability (>0.85). According to these results, the F_1 population generated by crossing *S. pimpinellifolium* and *S. lycopersicum* presented potential traits to begin a strategy of tomato breeding.

Key words: heterosis, broad sense heritability, degree of dominance, *Solanum lycopersicum*.

INTRODUCCIÓN

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

En cuanto a la diversidad del jitomate, la sección *Lycopersicon* incluye 12 parientes silvestres más relacionados a las formas cultivadas (Peralta *et al.*, 2008), y se

considera a *S. pimpinellifolium* como el pariente más cercano del jitomate cultivado (Miller y Tanksley, 1990), debido a la reducidas diferencias (0.6 %) a nivel de nucleótidos que existe entre los genomas de *S. lycopersicum* y *S. pimpinellifolium* (The Tomato Genome Consortium, 2012).

Por otro lado, estudios moleculares han mostrado que existe mayor variación dentro de especies autoincompatibles que entre diferentes especies autocompatibles (Miller y Tanksley, 1990; Bai y Lindhout, 2007). Sin embargo, a pesar de la enorme variación genética encontrada en los materiales silvestres, el jitomate cultivado posee solo 4.48 % de la variación presente en sus parientes silvestres (Miller y Tanksley, 1990). Por ello, diversos fitomejoradores han tenido la necesidad de explorar nuevas fuentes de germoplasma para encontrar alelos que puedan ser útiles en el mejoramiento de la especie. Un ejemplo es *S. pimpinellifolium*, el cual difiere en varios caracteres morfológicos con respecto al jitomate cultivado (Luckwill, 1943; Grandillo y Tanksley, 1996) y además posee alelos que otorgan resistencia a diversos patógenos (Foolad, 2007). Por esta razón, *S. pimpinellifolium* es considerado una fuente atractiva de genes para el mejoramiento de variedades modernas a través de cruzas interespecíficas.

En jitomate, el uso de cruzas interespecíficas se ha convertido en una práctica común entre los fitomejoradores. De hecho, el jitomate cultivado es un ejemplo de los beneficios provenientes de introgresiones de material exótico (Foolad, 2007). Un caso exitoso es el de los híbridos generado entre *S. lycopersicum* y *S. pennellii*, los cuales mostraron un rendimiento hasta de 50 % mayor con respecto a los híbridos

comerciales, bajo condiciones de sequía (Gur y Zamir, 2004; Fernie *et al.*, 2006). Otros ejemplo del potencial agronómico fue el uso de *S. chmielewskii* (Chetelat *et al.*, 1995; Fernie *et al.*, 2006) y *S. habrochaites* (Levin *et al.*, 2000), que además influyen en el contenido de azúcares del fruto.

Para continuar con el estudio y aprovechamiento de la diversidad genética de los parientes silvestres del jitomate, es necesario seguir explorando diversas fuentes de genes que puedan contribuir significativamente a la formación de variedades más rendidoras y de alta calidad de frutos. En este trabajo se hizo un cruzamiento interespecífico entre *S. pimpinellifolium* y *S. lycopersicum* con los objetivos de: Estimar el grado de dominancia, heterosis y heredabilidad en sentido amplio (H^2) y describir la variación fenotípica entre progenitores.

MATERIALES Y MÉTODOS

Evaluación fenotípica

Se generó una población F_1 de la cruce entre *Solanum lycopersicum* L., una colecta (LOR82) proveniente de Tehuacán, Puebla, Méx., y un material silvestre de *Solanum pimpinellifolium* L., (colecta 11904). La población F_1 y sus progenitores se cultivaron en invernadero en macetas de polietileno rellenas con tezontle y fertilizadas con la solución universal de Steiner (1984). La evaluación se desarrolló bajo un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones y 20 plantas por unidad experimental, durante los ciclos otoño-invierno 2011 (ambiente 1), primavera-verano 2012 (ambiente

2), y verano-otoño 2012 (ambiente 3), en Montecillo, Estado de México (19° 29' LN, 98° 53' LO y 2250 m de altitud).

La colecta LOR82, se caracteriza por ser una variedad nativa (línea) con fruto tipo “cuadrado” o “pimiento morrón” denominado localmente como “Chino criollo”. Lo interesante de esta variedad nativa mexicana, es que tiene características similares al jitomate comercial tipo Saladette y ha sido seleccionada por los agricultores por décadas, además que estos mismos producen su propia semilla. Este material es muy preferido por los consumidores locales e inclusive tiene un sobreprecio que puede llegar hasta el doble de lo que vale el jitomate comercial Saladette; de ahí la importancia de estudiar dicho germoplasma.

Se midieron once caracteres contrastantes: de cinco frutos se obtuvo el peso medio (PPF), largo (LF), ancho (AF) y número de lóculos (NL) del fruto, número total de frutos (NTF), rendimiento por planta (REN), complementariamente se evaluaron los grados Brix (GB, °Bx) y pH (PH); número de flores por racimo (NFR) y días a maduren (DM), ambos en los ambientes 1 y 2; y días transcurridos desde la siembra a la floración del primer racimo (DFPR), solo se evaluó en el ambiente 2).

Análisis estadístico

El análisis para probar la normalidad y varianzas homogéneas de cada carácter usando las pruebas de Shapiro-Wilk y Bartlett, respectivamente, se realizó usando SAS 9.1 (SAS Institute, 1988). Posteriormente, la variación fenotípica y estimación del grado de dominancia se explicaron a partir de los resultados del análisis de varianza combinando

y la prueba de Tukey ($p < 0.05$). En el análisis de varianza se consideró a los progenitores, población F_1 y progenitor medio (PM) como fuente de variación de los genotipos. Todos los análisis se hicieron en el paquete estadístico SAS 9.1 (SAS Institute, 1988).

La heterosis porcentual (H) se estimó con respecto al progenitor medio bajo tres ambientes de forma individual y combinada, mediante la fórmula: $H = (F_1 - PM) / PM \times 100$, donde: F_1 = Media fenotípica de la población F_1 ; $PM = (P_i + P_j) / 2$ = Media fenotípica del progenitor medio; P_i, P_j = media fenotípica del padre i y j .

El modelo estadístico del análisis de varianza de los datos fue el siguiente (Molina, 1992):

$$Y_{ijk} = \mu + A_i + (R/A)_{ji} + G_k + (AG)_{ik} + E_{ijk}$$

Dónde: Y_{ijk} = Variable respuesta del k -ésimo genotipo en la j -ésima repetición en el i -ésimo ambiente; μ = media general del carácter; A_i = efecto de i -ésimo ambiente; $(R/A)_{ji}$ = efecto de la j -ésima repetición anidad en el i -ésimo ambiente; G_k = efecto del k -ésimo genotipo; $(AG)_{ik}$ = efecto de la interacción entre el i -ésimo ambiente y el k -ésimo genotipo; E_{ijk} = Error experimental. La forma del análisis de varianza se muestra en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Análisis de varianza bajo a ambientes (A), r repeticiones por ambiente (R/A) y g genotipos (G).

FV	GL	CM	E(CM)
A	$a - 1$		
R/A	$a(r - 1)$		
G	$(g - 1)$	M_1	$\sigma_a^2 + r\sigma_{ga}^2 + ra\sigma_g^2$
AG	$(g - 1)(a - 1)$	M_2	$\sigma_a^2 + r\sigma_{ga}^2$
Error	$a(g - 1)(r - 1)$	M_3	σ_a^2

FV = fuente de variación; GL = grados de libertad; CM = Cuadrados medios; E(CM) = esperanzas de los productos medios; $a = 3,2$; $g = 3$; $r = 3$.

Una vez despejados los componentes de varianza, la estimación de la heredabilidad en sentido amplio será (Molina, 1992);

$$H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_a^2 + \sigma_{ga}^2 + \sigma_g^2}, \text{ donde: } \sigma_a^2 = M_3; \sigma_{ga}^2 = (M_2 - M_3)/r; \sigma_g^2 = (M_1 - M_2)/ra;$$

O bien, la fórmula de H^2 en términos de los cuadrados medios es;

$$H^2 = \frac{M_1 - M_2}{raM_3 + aM_2 - aM_3 + M_1 - M_2}$$

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Variación fenotípica entre progenitores y grado de dominancia

a) Características contrastantes entre progenitores

En el análisis de varianza hubo diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los progenitores para la mayoría de los caracteres evaluados, excepto en pH (Cuadro 2). El peso promedio de fruto (PPF) fue la variable que presentó el mayor contraste entre las dos especies; *S. lycopersicum* (LOR98) presentó un peso promedio de 99.4 g y 0.80 g para *S. pimpinellifolium* (11904), dada la naturaleza y genes propios de las especies.

EL fruto de *S. pimpinellifolium* resultó de tamaño pequeño (LF=10.4 mm y AF= de 10.6 mm), con 2 lóculos (NL), y presentó un valor de 9.34 °Bx, promedios semejantes a los encontrados por Grandillo y Tanksley (1996) en accesiones de esta especie. En contraste, *S. lycopersicum* (LOR82) presentó mayores dimensiones en los frutos (LF=57 mm y AF= 60.98 mm), número de lóculos (3.65) y grados Brix (4.38 °Bx), Cuadro 2. En este caso, era de esperarse una correlación positiva entre tamaño y peso de fruto como fue encontrada por Lippman y Tanksley (2001) en poblaciones derivadas de *S. pimpinellifolium* y genotipos de *S. lycopersicum* de fruto grande (Lippman y Tanksley, 2001). No obstante el menor tamaño y peso de fruto en *S. pimpinellifolium*, se ha demostrado que éste posee alelos que incrementan el tamaño de fruto (Doganlar *et al.*, 2002), los cuales se expresan cuando son transferidos a genotipos de fruto grande (Tanksley, 2004).

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

Cuadro 2. Comportamiento promedio de los genotipos evaluados (progenitores y población F₁) y la estimación del progenitor medio en once caracteres descriptivos evaluados en tres ambientes.

Variables evaluadas	Genotipos			
	<i>S. lycopersicum</i> (LOR82)	<i>S. pimpinellifolium</i> (11904)	Progenitor medio (PM)	Población F ₁
Peso promedio de fruto (PPF, g)	99.41 a ¹	0.80 c	50.10 b	8.05 c
Largo de fruto (LF, mm)	57.00 a	10.43 d	33.71 b	23.64 c
Ancho de fruto (AF, mm)	60.98 a	10.62 d	35.80 b	23.71 c
Número total de frutos (NTF)	19.28 d	33.68 b	27.03 c	75.13 a
Rendimiento (REN, g/planta)	1013.03 a	20.16 c	516.6 b	197.54 c
Número de lóculos (NL)	3.65 a	2.00 c	2.83 b	2.13 c
pH (PH)	5.05 a	5.20 a	5.13 a	4.62 b
Grados Brix (GB, °Bx)	4.38 c	9.34 a	6.86 b	6.71 b
Número de flores por racimo (NFR)	7.08 d	58.92 a	33.00 b	12.92 c
Días a madurez (DM)	138.68 a	114.03 d	120.08 b	116.93 c
Días a floración del primer racimo (DFPR)	77.46 a	60.97 d	69.22 b	65.70 c

¹En renglón, genotipos con la misma letra son estadísticamente iguales (Tukey, $p < 0.05$).

En pH, los promedios para 11904 y LOR82 fueron de 5.05 y 5.20, respectivamente, no difieren significativamente ($p > 0.05$). En contraste con lo encontrado en número de flores por racimo, número total de frutos y rendimiento (REN); donde 11904 presentó los valores más altos de flores por racimo (58.9) y total de frutos (33.8), Cuadro 2. Estos resultados concuerdan con la correlación positiva ($r=0.4$) encontrada por Grandillo y Tanksley (1996), entre grados Brix y número de flores por racimo. Esta misma correlación podría aplicar también entre número de flores y número total de frutos, ya que muchas de las veces un alto número de flores ha resultado ser un indicativo de un alto número de frutos.

En cuanto a rendimiento por planta, 11904 generó un alto número de frutos y rendimiento de 20.16 g/planta, el que difiere significativamente de LOR82 con 1.013 kg/planta (Cuadro 2). Esto era de esperarse sabiendo que el tamaño y peso promedio de fruto fueron las características más contrastante entre 11904 y LOR82.

Por otro lado, en días a floración del primer racimo (DFPR) y días a madurez (DM) resultaron ser contrastantes entre los genotipos. Así, 11904 manifestó su primera apertura floral a los 60.97 días, y el primer fruto maduro a los 114 días después de la siembra; lo contrario ocurrió en LOR82 (DFPR=77.46 y DM=138.68 días), Cuadro 2. Al respecto, en estudios previos de Grandillo y Tanksley (1996) y Doganlar *et al.* (2002), se encontró mayor precocidad de *S. pimpinellifolium* que en la especie cultivada *S. lycopersicum*, y se propuso que la precocidad de *S. pimpinellifolium* está determinada por genes propios de la especie (Doganlar *et al.* 2002).

b) Grado de dominancia

Las variables largo de fruto (LF), ancho de fruto (AF), número de flores por racimo (NFR), días a madurez (DM), y días a floración del primer racimo (DFPR) mostraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre progenitores y progenitor medio (PM). En las variables LF, AF y DFPR, la F_1 presento un valor fenotípico que se ubicó entre los promedios de 11904 y progenitor medio e inferior a *S. lycopersicum*, lo cual indica que 11904 ejerce un efecto de dominancia parcial. Este efecto ocurre de forma similar en días a floración y días a madurez donde *S. pimpinellifolium* ejerce un efecto de dominancia parcial hacia mayor precocidad (Cuadro 2). Un efecto similar de

dominancia fue observado por Grandillo y Tanksley (1996) en el tamaño de fruto, y por Burdick (1954) en precocidad. Sin embargo, dicha dominancia suele ser relativa en variables de precocidad debido a que su expresión depende de la etapa fisiológica y condiciones ambientales (Burdick, 1954). Por otro lado, el efecto de dominancia que ejerce el progenitor silvestre, hacia menor tamaño de fruto, es consecuencia de los genes adaptativos que porta como resultado de la selección natural. Frutos pequeños presentan una mayor ventaja en la dispersión; además, se ha observado que las mutaciones que incrementan el tamaño o cambian la forma, reducen el número de semilla por fruto, una desventaja de selección (Tanksley, 2004). En cuanto al número de flores por racimo (NFR), este carácter se posicionó entre los promedios de LOR82 y PM, lo que significa que los alelos de LOR82 dominaron en mayor grado a los alelos del material silvestre.

S. pimpinellifolium (11904) ejerció un efecto de dominancia completa en peso promedio de fruto (PPF), rendimiento (REN) y número de lóculos (NL), debido a que la F₁ y 11904 fueron similares estadísticamente. Fogle y Currence (1950), y Grandillo y Tanksley (1996) determinaron semejante grado de dominancia de *S. pimpinellifolium* en peso de fruto y número de lóculos. En grados Brix (GB) se comportó como un carácter aditivo, y número total de frutos (NTF) como sobredominancia. El pH de la F₁ tuvo un promedio menor al de los progenitores, posiblemente debido a una combinación genética entre progenitores o la resultante del efecto ambiental sobre la progenie en pH.

Heterosis porcentual de cruzas interespecíficas

La heterosis con respecto al progenitor medio (PM) solo se presentó en días a floración del primer racimo (DFPR), días a madurez (DM), número de frutos totales (NFT) y grados Brix (GB). Sin embargo, solo los caracteres DFPR, DM y NFT expresaron un valor positivo de heterosis bajo los tres ambientes, ya que GB solo mostró heterosis en los ambientes 2 y 3. Al respecto, Burdick (1954) señala que generalmente la heterosis de días a madurez es mayor a la de días a floración, esto debido a que la dominancia por parte del progenitor silvestre se expresa en diferente grado y etapa vegetativa, siendo más evidente en la maduración del fruto. En promedio, se determinó una heterosis positiva de 7.3 % para DM y 5.1 % en DFPR, resultaron coherentes con el comportamiento de la precocidad en la mayoría de las cruzas de jitomate. En este sentido el mayor valor de heterosis (183.9 %) en número total de frutos se atribuye principalmente al ambiental que a interacciones génicas (Cuadro 3). La razón fue un bajo amarre de frutos en *S. pimpinellifolium* en los ambientes templados donde se sembró, pues es nativo de un ambiente cálido húmedo (Peralta *et al.*, 2008). Con respecto a grados Brix, el valor promedio de heterosis resultó cercano a cero (-0.98 %), a pesar de mostrar valores positivos en los ambientes 2 (4.5 %) y 3 (5.33 %), Cuadro 3.

Los caracteres con valores heteróticos negativos fueron; peso promedio de fruto (PPF, -82.9 %) y rendimiento (REN, -65.5 %). La razón del valor negativo en los dos casos fue el grado de dominancia que presentó la F₁ con respecto a 11904, además del valor fenotípico contrastante entre los progenitores, cuya diferencia proporcional entre medias fue de 124.7 para PPF y 50.24 para REN (Cuadro 4); es decir, la media de LOR82 resultó 124.7 y 50.24 veces mayor a la de 11904. Para el caso del número de

lúculos (NL, -24.24 %), el valor de heterosis no resultó negativamente grande (-24.24 %), a pesar de expresar dominancia completa este carácter. El motivo de dicho valor fue la diferencia pequeña que existió entre los valores fenotípicos contrastantes de los progenitores, en *S. lycopersicum* fue apenas 1.82 veces más que la media de *S. pimpinellifolium*. Por ello, la diferencia entre los valores fenotípicos de los progenitores juega un papel importante en la estimación de heterosis de cruzas interespecíficas. Esta aseveración se corrobora en número de flores por racimo (NFR) en donde presentó dominancia parcial y una diferencia proporcional entre progenitores de 8.31, dando como resultado un valor de heterosis negativo de -54.33 %.

Otros caracteres como largo de fruto (LF) y ancho de fruto (AF) tuvieron valores muy cercanos a -35 % de heterosis promedio; este valor se dio porque en poblaciones formadas por progenitores muy contrastantes en tamaño de fruto, los híbridos tienen un comportamiento muy cercano a la media del progenitor de menor valor fenotípica, por lo que las evaluaciones de heterosis con base en el promedio aritmético o en el mejor padre serán de valor bajo o reducido (Rodríguez *et al.*, 2008). Con relación a pH (PH), éste presentó un valor negativo de heterosis promedio de -9.2 y una diferencia proporcional entre medias de 1.02 (Cuadro 4).

Cuadro 3. Valores de heterosis porcentual de once caracteres de la F₁ (*S. lycopersicum* x *S. pimpinellifolium*) respecto al progenitor medio.

Variable	Ambiente 1					Ambiente 2					Ambiente 3					Heterosis promedio (%)
	LOR82	11904	F ₁	PM	H (%)	LOR82	11904	F ₁	PM	H (%)	LOR82	11904	F ₁	PM	H (%)	
PPF	86.7	0.7	8.6	43.7	-80.3	128.8	0.7	6.5	64.7	-90.0	82.7	1.0	9.0	41.8	-78.4	-82.9
AF	64.8	10.1	24.5	37.4	-34.6	61.6	9.8	21.4	35.7	-40.0	56.6	11.9	25.2	34.3	-26.4	-33.6
NTF	12.5	39.0	33.8	25.7	31.4	22.7	44.7	99.4	33.7	195.3	22.7	20.7	92.1	21.7	325.1	183.9
REN	475.7	24.0	51.0	249.8	-79.6	1242.4	25.8	227.4	634.1	-64.1	1321.0	10.7	314.3	665.9	-52.8	-65.5
NL	3.4	2.0	2.1	2.7	-21.2	4.2	2.0	2.1	3.1	-30.6	3.3	2.0	2.1	2.7	-20.8	-24.2
PH	5.4	6.1	4.5	5.8	-22.2	4.7	4.5	4.6	4.6	-1.1	5.0	4.9	4.8	5.0	-4.0	-9.1
GB	4.0	10.0	6.1	7.0	-12.8	4.3	9.4	7.2	6.9	4.5	4.8	8.6	7.0	6.7	5.3	-1.0
NFR	8.5	91.5	16.5	50.0	-67.0	5.7	26.3	9.3	16.0	-41.7	-	-	-	-	-	-54.3
DFPR	-	-	-	-	-	77.5	61.0	65.7	69.2	5.1	-	-	-	-	-	5.1
DM	136.7	103.5	114.0	120.1	5.1	140.7	124.5	119.9	132.6	9.6	-	-	-	-	-	7.3

LOR82 = *S. lycopersicum*; 11904 = *S. pimpinellifolium* ; PM = progenitor medio; F₁= progenie de la cruzas LOR82 x 11904; H (%) = Heterosis porcentual en un ambiente; PPF = Peso promedio de fruto (g); LF = Largo de fruto (mm); AF = Ancho de fruto (mm); NTF = Número total de frutos; REN = rendimiento (g); NL = número de lóculos; PH = pH; GB = grados Brix (°Bx); NFR = número de flores por racimo; DFPR = días a floración del primer racimo; DM = días a madurez.

Cuadro 4. Diferencias proporcionales entre las medias de los progenitores (LOR89 y 11904) de 11 caracteres.

Carácter	LOR82	11904	Diferencia (veces)
PPF (g)	99.41	0.80	124.70
LF (mm)	57.00	10.43	5.46
AF (mm)	60.98	10.62	5.74
NTF	19.28	34.78	1.80
REN (g)	1013.03	20.16	50.24
NL	3.65	2.00	1.82
PH	5.05	5.20	1.02
GB (°Bx)	4.38	9.34	2.13
NFR	7.08	58.92	8.31
DFPR (días)	77.46	60.97	1.27
DM (días)	138.68	114.03	1.21

LOR82 = *S. lycopersicum* colecta LOR82; 11904 = *S. pimpinellifolium* colecta 11904; PPF = Peso promedio de fruto; LF = Largo de fruto; AF = Ancho de fruto; NTF = Número total de frutos; REN = rendimiento; NL = número de lóculos; PH = pH; GB = grados Brix; NFR = número de flores por racimo; DFPR = días a floración del primer racimo; DM = días a emergencia.

En resumen, los caracteres cuyos valores resultaron muy contrastantes presentaron valores negativos altos de heterosis, y los caracteres con valores poco contrastantes presentaron un valor positivo de heterosis, excepto para pH y NTF que no se ajustaron a la afirmación anterior. En el primer caso porque la F₁ presentó un valor fenotípico menor al de los progenitores, y en el segundo porque las condiciones ambientales en que se sembró 11904 afectaron su expresión fenotípica, lo cual resultó en un valor sesgado de 11904 que afectó la medición porcentual de heterosis.

Heredabilidad de caracteres cuantitativos

De acuerdo con los resultados, la mayoría de los caracteres expresaron una heredabilidad (H^2) de intermedia a alta, excepto pH, número de total de frutos y número de flores por racimo (Cuadro 5). Caracteres como peso promedio de frutos, ancho y largo de fruto expresaron valores de heredabilidad de 0.89, 0.95, y 0.98, respectivamente, considerado un valor alto de heredabilidad (Molina, 1992). Valores semejantes fueron estimados por Rodríguez *et al.* (2008) para largo y ancho fruto ($H^2 = 0.8$), y por Wessel-Beaver y Scott (1992) para peso de fruto ($H^2 = 0.92$), Cuadro 5. Al respecto, es entendible que el tamaño y peso de fruto presentaran una heredabilidad semejante y alta, ya que estas variables están correlacionados positivamente y presentan interacciones epistáticas significativas (Lippman y Tanksley, 2001); además, Foolad (2007) menciona que el tamaño de fruto es afectado por apenas una docena de segmentos de cromosomas (QTLs, por sus siglas en inglés), con 6 segmentos se pueden explicar la mayor parte (67 %) de la variación fenotípica (Lippman y Tanksley, 2001), por lo que la complejidad del largo y ancho de fruto es baja. Similarmente, la heredabilidad alta en el peso de fruto se debe a la baja complejidad del carácter, ya que tan solo el QTL *fw2.2* afecta el 30 % del peso de fruto (Grandillo y Tanksley, 1996).

Por otro lado, caracteres como número total de frutos y número de lóculos resultaron con una heredabilidad de 0.58 y 0.77, respectivamente. Rodríguez *et al.* (2008) indican que el número total de frutos presenta una heredabilidad intermedia (0.67). Con respecto al número de lóculos, valores altos de heredabilidad son coherentes con la baja complejidad del carácter, ya que un número bajo de QTLs explican gran parte de

la variación fenotípica (Barrero y Tanksley, 2004; Brewer *et al.*, 2007; Gonzalo y van der Knaap, 2008; Rodríguez *et al.*, 2011).

Cuadro 5. Significancia de los cuadrados medios del análisis de varianza combinado de tres ambientes y valores de heredabilidad en sentido amplio.

Variables evaluadas	Fuentes de variación del análisis de varianza					CV (%)	H ²
	Ambientes (A)	Rep./A	Genotipos (G)	AxG	Error		
Peso promedio de fruto (PPF)	580.09	236.91	27186.90**	691.83	226.05	41.7	0.89
Largo de fruto (LF)	23.93	24.07	5185.90**	41.95	25.25	16.6	0.95
Ancho de fruto (AF)	12.65	10.99	6143.84**	27.21 *	6.08	7.8	0.98
Número total de frutos (NTF)	1687.88**	7480.34**	1382.33**	195.32**	45.34	15.6	0.58
Número de lóculos (NL)	0.25	0.32	7.57	0.22	0.25	19.5	0.77
pH(PH)	1.33 **	0.04	0.83 **	0.64**	0.05	4.7	0.08
Grados Brix(GB)	0.28	0.47	55.29 **	1.58	0.62	11.5	0.86
Numero de flores por racimo (NFR)	2825.52 **	8.71	4837.17 **	1816.86**	8.47	11.1	0.45
Días a madurez (DM)	478.54 **	3.44	1088.94 **	130.99**	1.1	0.9	0.78

CV = coeficiente de variación (%); H² = heredabilidad en sentido amplio; *, ** = Significativo al 0.05 y 0.01 de probabilidad, respectivamente.

En calidad de fruto se encontró que los grados Brix presentaron una heredabilidad de 0.86, pero pH presentó una heredabilidad de 0.08 o casi nula e indica que el pH tuvo muy poca variación; además, es un carácter poligénico, y entre más poligénico es el carácter, menor es su heredabilidad (Molina, 1992). El número de flores por racimo presentó una heredabilidad de 0.45, y días a madurez un valor de 0.78. De hecho, trabajos previos reportan valores que caen dentro de la misma categoría de heredabilidad intermedia. Rodríguez *et al.* (2008) calcularon un valor de 0.62 para días

a madurez y Hanson *et al.* (2002) estimó una heredabilidad de 0.53 para número de flores.

Partiendo de los resultados obtenidos, es prometedor para el mejoramiento del jitomate que los principales caracteres de fruto (PPF, LF, AF, GB) mostraran una alta heredabilidad, y aseguran éxito en los programas de mejoramiento genético. Acquaaah (2007) menciona que caracteres de alta heredabilidad muestran una alta respuesta a la selección, así como también una alta eficiencia de la selección fenotípica, esto último debido a que caracteres son poco afectados por el ambiente. En este trabajo esta relación se puede observar en PPF, AF, NL y GB debido a que no presentaron interacción genotipo-ambiente a diferencia de NTF, PH, NFR y DM. Sin embargo, el largo de fruto y días a madurez no se ajustaron a tal relación, a pesar de que el largo de fruto es considerado como un carácter no muy complejo (Foolad, 2007).

CONCLUSIONES

S. pimpinellifolium colecta 11904 y *S. lycopersicum* colecta LOR82 resultaron contrastantes en la mayoría de los caracteres evaluados, siendo el peso promedio de fruto el carácter más contrastante entre las dos especies. Por otro lado, se presentó un grado de dominancia parcial en la mayoría de los caracteres estudiados en la población F₁.

El fenómeno de heterosis se expresó en pocos caracteres, y se determinó que la variación fenotípica juega un papel importante en la estimación de la heterosis de cruza interespecíficas. En heredabilidad en sentido amplio, la mayoría de los

caracteres evaluados presentaron valores considerados de intermedio a alto (0.58 a 0.98), lo que garantiza éxito en el mejoramiento genético de jitomate.

La población F₁ derivada del cruzamiento entre *S. pimpinellifolium* y *S. lycopersicum* es un acervo genético atractivo por sus características potencialmente útiles para iniciar un esquema de mejoramiento genético del jitomate. Finalmente, es necesario seguir explorando nuevas fuentes de genes asociados a características que puedan enriquecer los acervos genéticos (p. ej. líneas) utilizados en los programas de mejoramiento.

BIBLIOGRAFÍA

Acquaah G (2007) Principles of plant genetics and breeding. 1th Edition. Ed. Blackwell. Oxford, UK. 569 p.

Bai Y, P Lindhout (2007) Domestication and breeding of tomatoes: what have we gained and what can we gain in the future?. Annual of Botany 100:1085–1094.

Barrero L S, S D Tanksley (2004) Evaluating the genetic basis of multiplelocule fruit in a broad cross section of tomato cultivars. Theoretical and Applied Genetics 109:669–679.

Brewer M T, J B Moyseenko, A J Monforte, E Van der Knaap (2007) Morphological variation in tomato: a comprehensive study of quantitative trait loci controlling fruit shape and development. Journal of Experimental Botany 58:1339–1349.

- Burdick B A (1954) Genetics of heterosis for earliness in the tomato. *Genetics* 39:488-505.
- Chetelat R T, J W Deverna, A B Bennett (1995) Introgression into tomato (*Lycopersicon esculentum*) of the *L. chmielewskii* sucrose accumulator gene (*sucr*) controlling fruit sugar composition. *Theoretical and Applied Genetics* 91:327-333.
- Doganlar S, A Frary, H M Ku, S D Tanksley (2002) Mapping quantitative trait loci in inbred backcross lines of *Lycopersicon pimpinellifolium* (LA1589). *Genome* 45:1189-1202.
- Fernie A R, Y Tadmor, D Zamir (2006) Natural genetic variation for improving crop quality. *Current Opinion in Plant Biology* 9:196-202.
- Fogle H W, T M Currence (1950) Inheritance of fruit weight and earliness. *Genetics* 35:363-380.
- Foolad M R (2007) Genome mapping and molecular breeding of tomato. *International Journal of Plant Genomics* 2007:1-52.
- Gonzalo M J, E Van der Knaap (2008) A comparative analysis into the genetic bases of morphology in tomato varieties exhibiting elongated fruit shape. *Theoretical and Applied Genetics* 116:647–656.
- Gur A, D Zamir (2004) Unused natural variation can lift yield barriers in plant breeding. *Plos Biology* 2:e245.

- Grandillo S, S D Tanksley (1996) QTL analysis of horticultural traits differentiating the cultivated tomato from the closely related species *Lycopersicon pimpinellifolium*. Theoretical and Applied Genetics 92:935-951.
- Hanson P M, J Chen, G Kuo (2002) Gene action and heritability of high-temperature fruit set in Tomato Line CL5915. HortScience 37:172-175.
- Jenkins JA (1948). The origin of the cultivated tomato. Economy Botany 2:379-392.
- Levin I, N Gilboa, E Yeselson, S Shen, A A Schaffer (2000) *Fgr*, a major locus that modulates the fructose to glucose ratio in mature tomato fruits. Theoretical and Applied Genetics 100:256-262.
- Lippman Z, S D Tanksley (2001) Dissecting the genetic pathway to extreme fruit size in tomato using a cross between the small-fruited wild species *Lycopersicon pimpinellifolium* and *L. esculentum* var. Giant Heirloom. Genetics 158:413–422.
- Miller J C, S D Tanksley (1990) RFLP analysis of phylogenetic relationships and genetic variation in the genus *Lycopersicon*. Theoretical and Applied Genetics 80:437–448.
- Molina G J (1992) Introducción a la genética de poblaciones y cuantitativa, algunas implicaciones en genotecnia. AGT Editor, S. A. México. 370 p.
- Peralta I E, D M Spooner (2007) History, origin and early cultivation of tomato (Solanaceae). In: Genetic Improvement of Solanaceous Crop, Vol. 2: Tomato. M K Razdan, A K Mattoo (eds). Science Publishers. Enfield, New Hampshire, USA. 637 p.

- Peralta I E, D M Spooner, S Knapp (2008) Taxonomy of wild tomatoes and their relatives (Solanum sections Lycopersicoides, Juglandifolia, Lycopersicon; Solanaceae). Systematic Botanic Monographs 84:1–186.
- Rick C M, F J Fobes (1975). Allozyme variation in cultivated tomato and closely related species. Bulletin of the Torrey Botanical Club 102:376-384.
- Rodríguez G R, S Muños, C Anderson, S Sim , A Michel, M Causse, B B M Gardener, D Francis, E Van der Knaap (2011) Distribution of *SUN*, *OVATE* and *FAS* in the tomato germplasm and the relationship. Plant Physiology 156:275–285.
- Rodríguez J, M Álvarez, C Moya, D Plana, F Dueñas, E Lescay, S Rodríguez (2008) Evaluación de la heterosis y heredabilidad en híbridos cubanos de tomate (*Solanum lycopersicum*). Cultivos Tropicales 29:63-68.
- SAS Institute, 1988. SAS/TAT User's Guide. Rel. 6.03 ed. SAS Institute Inc. Cary, N. C. 1028 p.
- The Tomato Genome Consortium (2012) The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. Nature 485 (7400):635-641.
- Luckwill L C (1943) The genus *Lycopersicon*, an historical, biological, and taxonomic survey of the wild and cultivated tomatoes. Aberdeen University Studies, Scotland, No. 120.
- Steiner A A (1984) The universal nutrient solution. *In*: Proc. Sixth International Congress on Soilles Culture. International Soc. Soiless Culture. The Netherlands. pp: 633- 647.

Tanksley S D (2004) The genetic, developmental, and molecular bases of fruit size and shape variation in tomato. *The Plant Cell* 16:S181-S189.

Wessel-Beaver L, J W Scott (1992) Genetic variability of fruit set, fruit weight and yield in a tomato population grown in two high-temperature environments. *Journal of the American Society of Horticulture Science* 117:867-870.

CAPITULO II. REGIONES GENÓMICAS ASOCIADAS A CARACTERÍSTICAS DE IMPORTANCIA AGRONÓMICA EN JITOMATE

GENOMICS REGIONS AFFECTING TRAITS OF IMPORTANCE AGRONOMIC IN TOMATE

Aurelio Hernández-Bautista¹, Ricardo Lobato-Ortiz^{1*}, Serafín Cruz-Izquierdo¹, J. Jesús García-Zavala¹, José Luis Chávez- Servia² y Fernando López-Fortoso³.

¹Postgrado en Recursos Genéticos y Productividad-Genética, Colegio de Postgraduados-Campus Montecillo. 56230, Montecillo, Texcoco, Edo. de México.

²Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR, Oaxaca. Escuela de Biología, BUAP, Puebla, Pue.³ (rlobato@colpos.mx)*.

RESUMEN

Las regiones genómicas relacionadas con características de importancia económica en jitomate (*Solanum lycopersicum*) constituyen la materia prima del mejoramiento genético molecular de la especie. Con el propósito de identificar algunas de esas regiones, se formó una población de mapeo F₂ constituida por *S. lycopersicum* colecta LOR82 y *S. pimpinellifolium* colecta 11904, y se usaron 31 marcadores moleculares (SSR) para formar un mapa de ligamiento de una longitud de 648.21 cM. En dicho mapa, un total de 30 QTLs significativos ($P < 0.001$; LOD > 2.5) fueron identificados en seis características evaluadas, considerando los efectos de dos ambientes de evaluación. El porcentaje de varianza fenotípica explicada por un solo QTL se situó entre el 4 y el 13 %. Se pudo observar que solo tres QTLs que afectaron el tamaño del fruto, llegaron a explicar una parte significativa de la variación fenotípica del carácter (>

25 %), y que además éstos mostraron un efecto pleitrópico hacia peso, longitud y diámetro de fruto.

Palabras clave: *Solanum lycopersicum*, *S. pimpinellifolium*, población de mapeo F₂, QTLs de tamaño de fruto.

ABSTRACT

Genomic regions associated with traits of economic importance in tomato (*Solanum lycopersicum*) constitute the raw material for the molecular breeding of the species. In order to identify some of those regions, an F₂ mapping population was constructed using *S. lycopersicum* entry LOR82 and *S. pimpinellifolium* entry 11904. A genetic linkage map with 648.21 cM was constructed using 31 molecular markers (SSR). A total of 30 different significant QTLs (P < 0.001; LOD > 2.5) were detected for six traits considering the environmental effects of two environments. The percentage of phenotypic variation associated with single QTLs ranged from 4 % to 14 %. Three QTLs accounted for a significant percentage of fruit size (> 25 %). In addition, those three QTLs showed a pleiotropic effect for weight, large and diameter of fruit.

Index words: *Solanum lycopersicum*, *S. pimpinellifolium*, F₂ population mapping, QTLs of fruit size.

INTRODUCCIÓN

La reducida base genética de los cultivares modernos de jitomate (*Solanum lycopersicum*) es un serio obstáculo para mantener y mejorar su productividad agrícola, debido a la vulnerabilidad genética de la especie a factores abióticos y bióticos (Van Esbroeck *et al.*, 1999; Abdurakhmonov y Abdugarimov, 2008). Sin embargo, el potencial genético de los parientes silvestres de cultivares modernos constituye un importante reservorio natural de variación genética amplia, originada a partir de un gran número de eventos como respuesta al estrés ambiental y a la selección natural (Meilleur y Hodgkin, 2004; Ross-Ibarra *et al.*, 2007). El germoplasma exótico en jitomate ha sido explotado principalmente para características monogénicas, y relativamente poco trabajo se ha hecho para características complejas, las cuales son influenciadas por muchos genes de efecto pequeño y afectados fuertemente por el ambiente. Características como rendimiento, calidad y resistencia a factores bióticos y abióticos muestran una herencia compleja que resulta de la segregación de numerosas interacciones de *loci* (McCouch, 2004; Fernie *et al.*, 2006).

Las regiones genómicas que contienen genes asociados con un carácter cuantitativo son conocidas como loci de carácter cuantitativo (QTL); y la identificación de QTLs basada en una sola evaluación fenotípica convencional no es recomendable. Por ello, la identificación de QTLs de importancia agronómica y su utilización en el mejoramiento genético requiere del mapeo de éstos en el genoma de las especies cultivadas usando marcadores moleculares (Collard *et al.*, 2005) y evaluaciones en más de un ambiente.

A pesar de que *S. pimpinellifolium* L. es considerado como el pariente más cercano al jitomate (*S. lycopersicum* L.) cultivado (Miller y Tanksley, 1990), debido a la poca diferencia (0.6 %) a nivel de nucleótidos (The Tomato Genome Consortium, 2012), éste ha sido seleccionado para la formación de poblaciones de mapeo, ya que presenta un alto contraste con respecto al jitomate cultivado. Por otra parte, en diversos estudios (Grandillo y Tanksley, 1996; Lippman y Tanksley, 2001; Doganlar *et al.*, 2002) se han desarrollado varios mapas genéticos usando diversos marcadores morfológicos, bioquímicos y moleculares. En dichos mapas se han identificado QTLs de importancia agronómica, como el gen *fw2.2* (Frary *et al.*, 2000). Sin embargo, dichos trabajos solo se enfocaron a analizar variedades comerciales, dejando de lado materiales nativos importantes de *S. lycopersicum*, los cuales podrían poseer alelos potencialmente útiles para el mejoramiento genético. Por ello, los objetivos de este estudio se enfocaron en: (1) identificar regiones genómicas asociadas a características cuantitativas de importancia hortícola en una población interespecífica F₂ constituida por la cruce de un material nativo de jitomate (*S. lycopersicum* L) de uso amplio en Puebla, México, y un pariente silvestre (*S. pimpinellifolium* L.); (2) estimar el efecto y tipo de acción génica de cada uno de los QTLs de las seis características evaluadas, y (3) analizar la posibilidad de aplicar los QTLs identificados en este estudio en el mejoramiento asistido por marcadores moleculares.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material genético

A partir de la cruce interespecífica de *S. lycopersicum* colecta LOR82 (SL) y *S. pimpinellifolium* colecta 11904 (SP) se generó el híbrido F₁, el cual se autofecundó para originar la población F₂. La población de mapeo F₂ se evaluó junto con los progenitores y la F₁, bajo un diseño experimental de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. La evaluación del experimento se realizó bajo condiciones de invernadero y en dos ambientes en Montecillo, Estado de México. La primera evaluación se realizó durante el ciclo primavera-verano 2012 y la población de mapeo estuvo formada por 172 plantas. Por otra parte, clones provenientes de la población original fueron evaluados en el ambiente 2 durante el ciclo verano-otoño 2012, en donde la población F₂ se constituyó por 159 plantas.

La colecta LOR82, se caracteriza por ser una variedad nativa (línea) con fruto tipo “cuadrado” o “pimiento Morrón” denominado localmente como “Chino criollo”. Lo interesante de esta variedad nativa mexicana, es que tiene características similares al jitomate comercial tipo Saladette y ha sido seleccionada por los agricultores por décadas, además que estos mismos producen su propia semilla. Este material es muy preferido por los consumidores locales e inclusive tiene un sobreprecio que puede llegar hasta el doble de lo que vale el jitomate comercial Saladette; de ahí la importancia de usar dicha colecta como uno de los progenitores de la población F₂.

Evaluación de campo

En campo se evaluaron la población F₂, los progenitores, y la F₁, y se midieron seis características. El peso de fruto (PP) se estimó como el peso promedio en gramos de 5 frutos de cada planta. La longitud y diámetro de fruto (LF y DF, respectivamente), medidos en mm, se tomaron a partir del promedio de 5 frutos representativos por planta. Finalmente, el rendimiento total por planta (REN) se obtuvo pesando el número total de frutos por planta, y la estimación del número de lóculos (NL) y grados Brix (GB) se estimaron a partir de 5 frutos colectados por planta.

Extracción de ADN y uso de marcadores

La extracción del ADN se realizó de acuerdo con el protocolo establecido por Bernatzky y Tanksley (1986), Anexo I. La amplificación de los marcadores se llevó a cabo de acuerdo con la información disponible en las bases de datos Sol Genomics Network y Tomato Mapping Resource Database de las universidades de Cornell y Ohio, respectivamente (Anexo II). Se evaluaron 32 marcadores moleculares en la población de mapeo, la cual estuvo constituida por 172 plantas F₂.

Análisis estadístico

La segregación de los marcadores se analizó usando la prueba de X^2 ($P \leq 0.05$) bajo las frecuencias genotípicas esperadas 43 SL/SL: 86 SL/SP: 43 SP/SP. El mapa de ligamiento se elaboró usando el programa MapDisto 1.7.7 (Lorieux, 2012) bajo un LOD

= 3. Se utilizó la función de mapeo de Kosambi (Kosambi, 1944) para convertir las frecuencias de recombinación a unidades mapa expresadas en centimorgans (cM). La ubicación de los grupos de ligamiento se basó en la información de los mapas de tomatomap.net y Robbins *et al.* (2011).

Las medias fenotípicas, la prueba de normalidad de los datos, y el análisis de correlación de la evaluación fenotípica de las variables evaluadas, se hicieron mediante el programa estadístico SAS 9.1.3 (SAS Institute, 2004), con una significancia de $P > 0.05$ para el caso de la prueba de normalidad, y $P < 0.001$ para la prueba de correlación. La identificación de QTLs se realizó mediante el programa WindQTLCart2.5 (Wang *et al.*, 2012), en donde se utilizó el método de análisis de un solo marcador bajo un nivel de significancia de $P < 0.001$ (Lynch y Walsh, 1998) y el análisis por intervalo compuesto (Jansen y Stam, 1994; Zeng, 1994) con un LOD > 2.5 . Estos análisis sirvieron para identificar regiones cromosómicas asociadas a los marcadores moleculares en el ambiente 1, ambiente 2 y de forma combinada. Adicionalmente, la obtención de la varianza explicada (R^2) por cada QTL se obtuvo por el análisis de marcador simple (SMA por sus siglas en inglés) y por el mapeo por intervalo compuesto (CIM por sus siglas en inglés). En el caso del análisis de un solo marcador, un modelo de regresión lineal simple se usó colocando el genotipo de los marcadores como la variable independiente y el valor fenotípico como variable dependiente. Por otro lado, en el análisis por intervalo compuesto se usaron los modelos de regresión “forward y backward” para seleccionar o descartar los cofactores bajo una significancia de $P = 0.1$. Este análisis se usó solo en aquellos intervalos < 35 cM debido a que el mapeo por intervalo es ineficiente en intervalos > 35 cM (Tanksley,

1993). Adicionalmente, los QTLs fueron confirmados en el programa SAS 9.1.3 (SAS Institute, 2004) usando los comandos PROC GLM y PROC REG. Por otra parte, la epistasis y la varianza explicada total se obtuvieron por medio de un ANOVA de dos entradas y una regresión lineal múltiple, respectivamente, usando el mismo programa empleado para la confirmación de QTLs. Finalmente, el grado de dominancia de los alelos para un QTL se estimó con base en la proporción $|d/a|$, donde $d = (SL/SP) - 1/2(SL/SL+SP/SP)$, $a = (SL/SL) - 1/2(SL/SL+SP/SP)$, SL/SP = frecuencia de heterocigotos, SL/SL = frecuencia de homocigotos de *S. lycopersicum* y SP/SP = frecuencia de homocigotos de *S. pimpinellifolium*, de esta forma cuando $|d/a| < 0.2$ era aditividad, $0.2 \leq |d/a| < 0.8$ dominancia parcial, $0.8 \leq |d/a| < 1.2$ dominancia completa y $|d/a| > 1.2$ sobredominancia (Stuber *et al.*, 1987; Pérez-Brito *et al.*, 2001).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Distribuciones fenotípicas de características cuantitativas

Existieron algunas diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre los progenitores (SL y SP), F_1 y F_2 en todas las variables evaluadas bajo un análisis combinado. Específicamente, la F_1 y F_2 no difirieron significativamente en todas las variables, pero sí lo hicieron los progenitores en donde el peso promedio de fruto (PP) y el rendimiento (REN) fueron las variables que presentaron el mayor contraste entre las dos especies (Cuadro 6). Por otro lado, el híbrido interespecífico F_1 expresó un grado de semidominancia hacia SP, ya que su peso fue de 6.5 g. Al respecto, Lippman y Tanksley (2001) mencionan que esta es la principal razón por la que dicho carácter no se ajusta a una distribución

normal en una F₂. Sin embargo, en el presente estudio, usando una transformación log₁₀, dichos datos en los dos ambientes y en análisis combinado se ajustaron a una distribución normal. Con respecto a otras variables de fruto, la F₁ expresó un efecto de dominancia parcial de los alelos de SP sobre los de SL en las variables de longitud de fruto (LF = 22.8 mm), diámetro de fruto (DF = 21.6 mm) y contenido de sólidos solubles (GB = 7.1). Por lo tanto, los valores de la población F₂ en variables como LF, DF y GB solo se ajustaron a una distribución normal usando la transformación log₁₀.

Cuadro 6. Medias fenotípicas de las seis variables evaluadas en los progenitores, F₁ y F₂.

Variable	Ambiente 1				Ambiente 2				Análisis combinado									
	SL	PM	Min	Max	SL	PM	Min	Max	SL	PM	F ₁	F ₂	DMS	CV				
PP	128.1	0.7	1.0	40.0	82.7	1.0	0.2	75.4	120.8	a	0.7	b	6.5	b	7.9	b	9.8	122.1
LF	61.9	10.0	12.9	40.1	50.6	11.2	10.5	36.8	60.1	a	10.1	c	22.8	b	22.8	b	2.7	19.3
DF	61.8	9.6	11.7	41.1	56.6	11.9	11.4	37.4	60.9	a	9.9	c	21.6	b	22.5	b	2.3	16.5
REN	1238.7	20.8	14.0	774.0	1321.0	10.7	1.7	592.9	1252.4	a	19.3	c	233.5	b	174.2	b	132.1	98.9
NL	4.3	2.0	2.0	4.0	3.3	2.0	2.0	3.0	4.1	a	2.0	b	2.2	b	2.2	b	0.4	22.6
GB	4.4	9.6	2.8	15.6	4.8	8.6	4.0	12.3	4.4	c	9.4	a	7.1	b	6.9	b	0.7	15.5

PP = peso promedio de fruto (g); LF = longitud de fruto (mm); DF = diámetro de fruto (mm); REN = rendimiento (g); NL = número de lóculos; GB = grados Brix (°Bx); SL = *S. lycopersicum* colecta LOR82; SP = *S. pimpinellifolium* colecta 11904; F₁ = híbrido interespecífico derivado de SL X SP; F₂ = generación F₂ derivada de la autofecundación de F₁; Max = máximo valor fenotípico observado en la generación F₂; Min = mínimo valor fenotípico observado en la generación F₂; DMS = Diferencia mínima significativa; CV = coeficiente de variación (%); genotipos con la misma letra son estadísticamente iguales (Tukey, 0.05).

Por otro lado, las variables como rendimiento (REN) y número de lóculos (NL) no se ajustaron a una distribución normal debido a que las dos variables fueron afectadas por la dominancia expresada por SP sobre SL (Lippman y Tanksley, 2001).

Finalmente, el fenómeno de segregación transgresiva se observó en variables como GB y REN en ambos ambientes (Cuadro 6). Las variables PP, LF y DF solo presentaron segregación transgresiva en el ambiente 2. La principal causa de esta segregación se debe a la acumulación de alelos complementarios heredados de los dos progenitores (Rick y Smith, 1953), los cuales pueden llegar a tener un efecto opuesto al predicho por el valor fenotípico del progenitor (DeVicente y Tanksley, 1993).

Correlaciones entre características

Diversas correlaciones significativamente positivas y negativas ($P < 0.001$) entre características fueron observadas en los dos ambientes y en el análisis combinado (Figura 1 y 2). Valores mayores a 0.9 fueron encontrados entre variables de fruto solo en el ambiente 1 (Figura 1). Las variables PP, LF y DF fueron las que presentaron las correlaciones más altas ($r > 0.91$), y además fueron significativas en el ambiente 1. Sin embargo, bajo el análisis combinado estas correlaciones fueron menores a 0.91 (Figura 2), y en el ambiente 2 no resultaron similares, ya que PP-DF tuvo una $r = 0.61$ y LF-DF mostró un valor de $r = 0.31$, pero si fueron significativas. No obstante, los valores encontrados en este estudio fueron semejantes a los encontrados por Che *et al.* (1999) y Doganlar *et al.* (2002), en donde las variables de tamaño-peso de fruto mostraron valores altos de correlación ($r > 0.8$).

En el ambiente 1 y análisis combinado, REN mostró una correlación positiva ($P < 0.001$) con las variables PP, LF y DF, cuyos valores fueron mayores a 0.5. Similarmente, en el ambiente 2 estas mismas correlaciones fueron observadas, a excepción de REN-LF. Estas correlaciones observadas entre las variables de tamaño con el rendimiento eran de esperarse, sabiendo que frutos con tamaño y peso grande, influyen significativamente en un rendimiento alto.

		AMBIENTE 1					
		PP	LF	DF	REN	NL	GB
AMBIENTE 2	PP		0.92 <.0001	0.94 <.0001	0.63 <.0001	0.13 0.099	-0.30 <.0001
	LF	0.18 0.0243		0.93 <.0001	0.71 <.0001	0.02 0.7515	-0.29 0.0001
	DF	0.61 <.0001	0.31 <.0001		0.66 <.0001	0.13 0.0794	-0.36 <.0001
	REN	0.51 <.0001	0.23 0.0033	0.69 <.0001		0.07 0.3577	-0.21 0.0049
	NL	0.10 0.201	0.19 0.0178	0.19 0.017	0.19 0.0158		-0.27 0.0004
	GB	-0.21 0.0086	0.14 0.0895	-0.32 <.0001	-0.22 0.0064	-0.09 0.2613	

Figura 1. Correlaciones entre las seis características cuantitativas del ambiente 1 y 2. El valor superior indica el coeficiente de correlación de Pearson (r) y el inferior la significancia. PP = Peso promedio de fruto (g); LF = longitud de fruto (mm); DF = diámetro de fruto (mm); REN = rendimiento (g); NL = número de lóculos; GB = grados Brix ($^{\circ}$ Bx).

	PP					
LF	0.72 <.0001	LF				
DF	0.75 <.0001	0.89 <.0001	DF			
REN	0.52 <.0001	0.69 <.0001	0.57 <.0001	REN		
NL	0.14 0.0124	0.10 0.0753	0.19 0.0005	0.11 0.0409	NL	
GB	-0.25 <.0001	-0.31 <.0001	-0.33 <.0001	-0.24 <.0001	-0.18 0.0012	GB

Figura 2. Correlaciones entre las seis características cuantitativas del análisis combinado. El valor superior indica el coeficiente de correlación de Pearson (r) y el inferior la significancia. PP = Peso promedio de fruto (g); LF = longitud de fruto (mm); DF = diámetro de fruto (mm); REN = rendimiento (g); NL = número de lóculos; GB = grados Brix (°Bx).

En el ambiente 2, la única correlación de GB con variables de dimensión de fruto que se observó fue con DF ($r = -0.32$). No obstante, la correlación negativa entre GB con PP, LF y DF, ha sido observada también en previas poblaciones formadas por *S. pimpinellifolium* y materiales cultivados (Doganlar *et al.*, 2002), en donde la principal causa de tal correlación se debe a que los QTLs que influyen de forma negativa a GB se encuentran ligados a QTLs que afectan de forma positiva al peso de fruto PP (Foolad, 2007).

De igual forma, el contenido de sólidos solubles (GB) bajo el ambiente 1 y análisis combinado presentó una correlación negativa con las variables de dimensión de fruto

(ambiente 1: PP = -0.30, LF = -0.29 y DF = -0.36; análisis combinado: PP = -0.25, LF = -0.31 y DF = -0.33) y NL (ambiente 1: r = -0.27).

Mapa genético

Basándose en las frecuencias de recombinación de 31 marcadores moleculares de tipo microsatélite (SSR), se construyó un mapa de ligamiento cubriendo 11 de los 12 cromosomas del jitomate, ya que el cromosoma número 12 no fue mapeado. El mapa presentó una longitud de 648.21 centimorgans (cM), y los marcadores moleculares estuvieron separados en un promedio de 31.92 cM (Figura 3).

El orden de los marcadores se basó en la información disponible en tomatomap.net y en el mapa publicado por Robbins *et al.*, (2011). Cinco marcadores moleculares presentaron distorsión en la segregación con respecto a las proporción 1:2:1 ($P < 0.05$).

Los marcadores con distorsión en la segregación se ubicaron en los cromosomas 2, 3, 4, 5 y 7. El marcador SSR5 presentó una reducción de genotipos homocigóticos SL/SL y un aumento de heterocigotos (SL/SP). Mientras que el marcador SSR320 mostró una reducción de heterocigotos (SL/SP) y un incremento en la proporción de homocigotos (SL/SL y SP/SP). Por otro lado, el marcador SSR115 presentó un incremento de heterocigotos (SL/SP) y un decremento en la proporción de homocigotos (SL/SL y SP/SP).

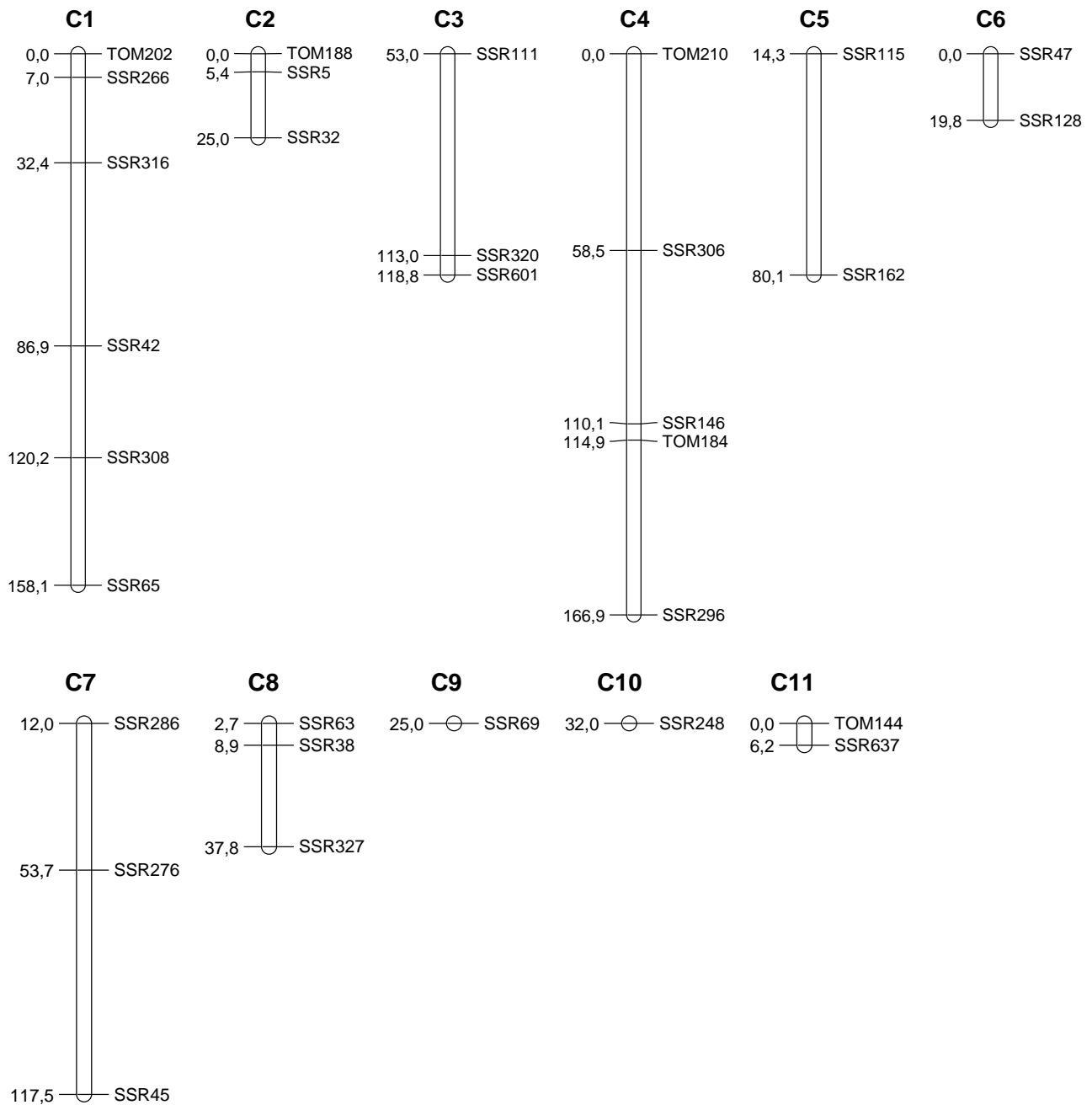


Figura 3. Mapa de ligamiento derivado de una población de mapeo interespecífica F₂ constituida por *S. lycopersicum* y *S. pimpinellifolium*.

Otro marcador con distorsión en la segregación fue SSR296, el cual presentó un decremento de heterocigotos y un incremento de homocigotos constituidos por alelos SP. Esta distorsión de la segregación favoreciendo al genotipo silvestre ha sido observada por Zamir y Tadmor (1986). Adicionalmente, el marcador SSR276 mostró distorsión en la segregación debido al incremento de genotipos SL/SL y una reducción de genotipos SL/SP.

Análisis de QTLs

Un total de 30 QTLs diferentes fueron identificados en seis de las características evaluadas, de los cuales solo 17 QTLs fueron confirmados por el mapeo por intervalo compuesto. Por otra parte, todos los QTLs identificados en el presente estudio, mostraron el efecto esperado de acuerdo al origen de los alelos, es decir, los alelos de *S. lycopersicum* afectaron de forma positiva a las variables PP, LF, DF, REN y NL, y de forma negativa a la variable GB. En el ambiente 1, 22 QTLs se encontraron en la población de 172 individuos usando el análisis de un solo marcador (SMA), de los cuales solo 12 fueron validados por el método mapeo por intervalo compuesto (CIM), y la variación fenotípica explicada por los dos métodos fue casi similar en la mayoría de los casos (Cuadro 7). Basado en las estimaciones por SMA, *lf3.1* y *df3.1* fueron los que mostraron los valores más altos (13 %) de varianza explicada en el ambiente 1. Con respecto al porcentaje total de varianza explicada (VTE) en el ambiente 1, el carácter que presentó el valor más alto fue DF con 38 %, y con el menor valor fue NL con 7 %. Por otro lado, en el ambiente 2 se identificaron 11 QTLs significativos, de los cuales 8 se validaron por los dos métodos (Cuadro 8). Sin embargo, *pp3.1* y *nl2.2* resultaron con

significancia mayor a 0.001, pero se consideraron como válidos debido a la cercanía de su significancia a 0.001 y a que también se identificaron en el análisis del ambiente 1 y combinado. Los QTLs de diámetro de fruto en el ambiente 2 fueron los que obtuvieron el mayor valor en VTE con un 21 %, y la variable peso promedio de fruto (PP) resultó ser la menos explicada, con apenas un 10 %.

Finalmente, en el análisis combinado, 14 loci de carácter cuantitativo fueron identificados, de los cuales solo cuatro se identificaron con SMA, y el carácter que presentó mayor porcentaje de variación fenotípica explicada fue el DF, con un valor del 24 % (Cuadro 9).

Peso promedio de fruto (PP): Para el ambiente 1, cinco QTLs se detectaron para PP en el cromosoma 1 (*pp1.1* y *pp1.2*), cromosoma 3 (*pp3.1*) y cromosoma 4 (*pp4.1* y *pp4.2*), de los cuales solo *pp1.1*, *pp1.2* y *pp3.1* explicaron 26 % de la variación fenotípica de acuerdo a una regresión múltiple realizada con estos QTLs. Estudios previos (Lippman y Tanksley, 2001; Doganlar *et al.*, 2002) mencionan un QTL denominado *fw3.1*, el cual probablemente sea el mismo que *pp3.1*, ya que con base en el mapa constituido por marcadores RFLP y SSR publicado por Robbins *et al.* (2011), dichos QTLs se ubican en el mismo intervalo. De igual forma Chen *et al.* (1999) identificaron a *FW1a* y *FW4a*, que pudieran ser una versión de *pp1.1* y *pp4.1*, respectivamente, debido a la cercanía de los marcadores SSR y RFLP. Por otra parte, empleando los 5 QTLs en un modelo de regresión múltiple, el total de varianza fenotípica explicada por éstos fue del 30 %, mostrando que los efectos de *pp4.1* y *pp4.2* son de menor importancia. Por otro lado, se observó que el efecto de los alelos de SL mostraron un efecto de 2.04 a 2.64 g.

Cuadro 7. Lista de QTLs identificados en el ambiente 1.

Carácter	QTL	Marcador	Cr	Posición del QTL (cM)	Plantas evaluadas	SMA								d/a	CIM		Varianza total explicada (VTE)
						Significancia	R ² (%)	N	SL/SL	N	SL/SP	N	SP/SP		LOD	VE	
Peso promedio de fruto (PP)	<i>pp1.1</i>	TOM202*-SSR266	1	0.01	169	0.00022	9	46	10.75	91	8.24	32	5.68	0.01	2.93	7	30
	<i>pp1.2</i>	SSR42*-SSR308	1	96.95	171	0.00017	8	37	11.57	96	7.90	38	6.58	-0.47	4.10	13	
	<i>pp3.1</i>	SSR111	3		172	0.00001	11	50	10.87	80	8.27	42	5.60	0.02			
	<i>pp4.1</i>	SSR306	4		166	0.00068	6	34	10.23	87	8.91	45	6.14	0.35			
	<i>pp4.2</i>	SSR296	4		158	0.00049	4	36	10.70	66	8.54	56	6.49	-0.03			
Longitud de fruto (LF)	<i>lf1.1</i>	TOM202*-SSR266	1	0.01	169	0.00030	10	46	25.65	91	23.65	32	20.98	0.14	2.86	6	29
	<i>lf1.2</i>	SSR42*-SSR308	1	94.95	171	0.00035	8	37	26.48	96	23.14	38	22.13	-0.53	3.28	10	
	<i>lf3.1</i>	SSR111	3		172	0.00000	13	50	25.94	80	23.68	42	20.71	0.13			
	<i>lf4.1</i>	SSR306	4		166	0.00041	7	34	25.23	87	24.29	45	21.43	0.51			
	<i>lf4.2</i>	SSR296	4		158	0.00059	4	36	25.67	66	23.83	56	21.88	0.03			
Diámetro de fruto (DF)	<i>df1.1</i>	TOM202*-SSR266	1	0.01	169	0.00006	12	46	24.48	91	22.10	32	19.65	0.02	4.08	9	38
	<i>df1.3</i>	SSR42*-SSR308	1	93.95	171	0.00090	7	37	24.70	96	21.81	38	20.88	-0.51	3.38	17	
	<i>df3.1</i>	SSR111	3		172	0.00000	13	50	24.24	80	22.49	42	19.28	0.29			
	<i>df4.1</i>	SSR306	4		166	0.00013	8	34	23.97	87	22.82	45	20.06	0.41			
	<i>df4.2</i>	SSR146	4		163	0.00034	4	37	24.92	81	21.78	45	20.30	-0.36			
	<i>df4.3</i>	SSR296	4		158	0.00011	5	36	24.37	66	22.56	56	20.40	0.09			
Rendimiento (REN)	<i>ren3.1</i>	SSR601	3		167	0.00041	6	43	292.3	72	255.7	52	175.8	0.37			15
	<i>ren6.1</i>	SSR47-SSR128*	6	19.01	164	0.00003	9	39	324.4	77	242.7	48	176.7	-0.11	3.91	9	
Numero de lóculos (NL)	<i>nl2.1</i>	TOM188*-SSR5	2	0.01	171	0.00074	5	29	2.45	91	2.20	45	2.11	-0.49	2.93	8	7
	<i>nl2.2</i>	SSR5-SSR32*	2	19.41	165	0.00037	4	33	2.42	88	2.19	44	2.09	-0.39	3.23	12	

Contenido de sólidos solubles (GB)	<i>gb2.1</i>	TOM188*-SSR5	2	3.01	165	0.00005	8	29	5.64	91	6.77	45	7.19	-0.46	4.65	12
	<i>gb2.2</i>	SSR5-SSR32*	2	17.41	165	0.00003	9	33	5.67	88	6.76	44	7.33	-0.32	5.69	17

PP = peso promedio de fruto (g); LF = longitud de fruto (mm); DF = diámetro de fruto (mm); REN = rendimiento (g); NL = número de lóculos; GB = grados Brix (°Bx); Cr = cromosoma; N = número de individuos con el genotipo; SL = alelo de *S. lycopersicum* colecta LOR82; SP = alelo de *S. pimpinellifolium* colecta 11904; SMA = Análisis de un solo marcador, R² = varianza explicada por SMA, CIM = mapeo por intervalo compuesto; VE = varianza explicada por CIM; * Indica el marcador que presentó la mayor significancia ($P < 0.001$).

Cuadro 8. Lista de QTLs identificados en el ambiente 2.

Carácter	QTL	Marcador	Cr	Posición del QTL (cM)	Plantas evaluadas	SMA								d/a	CIM		Varianza total explicada (VTE)
						Significancia	R ² (%)	N	SL/SL	N	SL/SP	N	SP/SP		LOD	VE	
Peso promedio de fruto (PP)	<i>pp1.2</i>	SSR42*-SSR308	1	86.95	158	0.0052	5	33	10.52	89	7.08	36	5.71	0.43	2.54	5	10
	<i>pp3.1</i>	SSR111	3		159	0.0021	6	46	10.39	74	6.48	39	5.85	0.72			
Diámetro de fruto (DF)	<i>df1.1</i>	TOM202*-SSR266	1	1.01	157	0.0001	8	43	24.69	84	22.47	30	20.64	0.10	3.26	8	21
	<i>df1.2</i>	SSR266-SSR316*	1	19.01	153	0.0008	9	42	24.59	74	22.69	37	21.26	0.14	3.07	10	
	<i>df2.1</i>	SSR5-SSR32*	2	24.41	154	0.0003	6	30	23.92	83	23.46	41	20.42	0.74	3.56	9	
	<i>df3.1</i>	SSR111	3		159	0.0007	7	46	24.41	74	22.53	39	21.11	0.14			
Rendimiento (REN)	<i>ren1.1</i>	TOM202	1		157	0.0008	6	43	153.7	84	88.49	30	66.88	0.50			16
	<i>ren1.2</i>	SSR266-SSR316*	1	20.01	153	0.0003	8	42	152.3	74	100.4	37	58.78	0.11	3.58	12	
	<i>ren7.1</i>	SSR286*-SSR276	7	41.01	148	0.0014	6	46	153.9	63	87.40	39	76.04	0.71	2.60	6	
Número de lóculos (NL)	<i>nl1.1</i>	SSR308-SSR65*	1	129.25	149	0.0001	8	35	2.49	71	2.18	43	2.12	0.64	1.89	17	14
	<i>nl2.2</i>	SSR5-SSR32*	2	24.41	154	0.0028	5	30	2.37	83	2.25	41	2.07	0.23	2.27	6	

PP = peso promedio de fruto (g); DF = diámetro de fruto (mm); REN = rendimiento (g); NL = número de lóculos; Cr = cromosoma; N = número de individuos con el genotipo; SL = alelo de *S. lycopersicum* colecta LOR82; SP = alelo de *S. pimpinellifolium* colecta 11904; SMA = análisis de un solo marcador, R² = varianza explicada por SMA, CIM = mapeo por intervalo compuesto; VE = varianza explicada por CIM; * Indica el marcador que presentó la mayor significancia ($P < 0.001$).

Cuadro 9. Lista de QTLs identificados en el análisis combinado.

Carácter	QTL	Marcador	Cr	Posición del QTL (cM)	Plantas evaluadas	SMA								d/a	CIM		Varianza total explicada (VTE)
						Significancia	R ² (%)	N	SL/SL	N	SL/SP	N	SP/SP		LOD	VE	
Peso promedio de fruto (PP)	<i>pp1.1</i>	TOM202*-SSR266	1	0.01	314	0.00104	7	86	9.35	168	8.10	60	5.16	0.41	3.26	7	17
	<i>pp1.2</i>	SSR42*-SSR308	1	86.95	316	0.00006	10	66	10.96	178	7.51	72	6.01	0.39	4.69	10	
	<i>pp3.1</i>	SSR111	3		318	0.00002	11	92	10.43	148	7.36	78	5.78	0.32			
Longitud de fruto (LF)	<i>lf6.1</i>	SSR47*-SSR128	6	5.01	316	0.00349	5	80	25.94	142	22.97	94	21.28	0.28	2.95	8	5
Diámetro de fruto (DF)	<i>df1.1</i>	TOM202*-SSR266	1	0.01	314	0.00003	11	86	24.31	168	22.36	60	20.14	0.07	4.61	9	24
	<i>df1.3</i>	SSR42*-SSR308	1	99.95	316	0.00087	8	66	24.48	178	22.32	72	21.09	0.28	4.36	13	
	<i>df3.1</i>	SSR111	3		318	0.00001	12	92	24.28	148	22.48	78	20.27	0.10			
	<i>df4.3</i>	SSR296	4		294	0.00089	6	68	24.36	124	22.48	102	21.28	0.22			
Rendimiento (REN)	<i>ren6.1</i>	SSR47-SSR128*	6	13.01	304	0.00003	11	76	195.5	146	154.2	82	103.6	0.10			7
	<i>ren7.2</i>	SSR45	7		316	0.00100	7	88	172.0	150	161.5	78	98.52	0.71			
Número de lóculos (NL)	<i>nl1.1</i>	SSR308-SSR65*	1	140.25	298	0.00014	10	70	2.43	142	2.17	86	2.14	0.80	5.88	4	11
	<i>nl2.2</i>	SSR5-SSR32*	2	24.41	308	0.00007	7	60	2.38	166	2.21	82	2.09	0.16	3.76	9	
Contenido de sólidos solubles (GB)	<i>gb2.1</i>	TOM188*-SSR5	2	0.01	306	0.00003	8	52	5.99	170	6.99	84	7.32	0.50	4.89	12	6
	<i>gb2.2</i>	SSR5-SSR32*	2	15.41	308	0.00041	7	60	6.21	166	6.96	82	7.28	0.40	4.73	15	

PP = peso promedio de fruto (g); LF = longitud de fruto (mm); DF = diámetro de fruto (mm); REN = rendimiento (g); NL = número de lóculos; GB = grados Brix (°Bx); Cr = cromosoma; N = número de individuos con el genotipo; SL = alelo de *S. lycopersicum* colecta LOR82; SP = alelo de *S. pimpinellifolium* colecta 11904; SMA = Análisis de un solo marcador, R² = varianza explicada por SMA, CIM = mapeo por intervalo compuesto; VE = varianza explicada por CIM; * Indica el marcador que presentó la mayor significancia ($P < 0.001$).

Con respecto al tipo de acción genética, se encontró aditividad en *pp1.1* ($d/a = 0.01$), *pp3.1* ($d/a = 0.02$) y *pp4.2* ($d/a = 0.03$), mientras que *pp1.2* y *pp4.1* expresaron dominancia parcial. En el ambiente 2, solo *pp1.2* y *pp3.1* fueron detectados con una varianza explicada (VE) del 5 % y 6 %, respectivamente; y el análisis de regresión múltiple de ambos QTLs mostró una varianza explicada total (VTE) de 10 % en conjunto. Adicionalmente, todos los alelos de SL incrementaron el peso de fruto (*pp1.2* = 2.41 g y *pp3.1* = 2.27 g) y mostraron un grado de dominancia parcial. En el análisis combinado, *pp1.1*, *pp1.2* y *pp3.1* tuvieron un efecto parecido al esperado de los alelos de SL (> 2 g para los tres QTLs) y una varianza explicada de 7 %, 10 % y 11%, respectivamente; además, expresaron dominancia parcial (*pp1.1* = 0.41, *pp1.2* = 0.39, *pp3.1* = 0.32). Es interesante notar que solo *pp1.2* y *pp3.1* se pudieron detectar bajo los tres análisis estadísticos, y *pp1.1* en solo dos (ambiente 1 y combinado).

Longitud de fruto (LF): seis QTLs altamente significativos fueron detectados: *lf1.1* y *lf1.2* en el cromosoma 1, *lf3.1* en cromosoma 2, *lf4.1* y *lf4.2* en el cromosoma 4, y *lf6.1* en el cromosoma 6. Lo anterior coincidió con lo encontrado por Chen *et al.* (1999) y Doganlar *et al.* (2002) en donde mencionan QTLs similares a los de *lf1.1* y *lf3.1*. Estos QTLs para LF se identificaron bajo el análisis del ambiente 1 y combinado. Los QTLs *lf1.1*, *lf1.2*, *lf3.1*, *lf4.1* y *lf4.2* se identificaron solo en el ambiente 1 y mostraron una VTE = 29 %. De igual forma que en PP, *lf1.1*, *lf1.2*, *lf3.1* llegaron a explicar 26 % de la variación fenotípica, mostrando que tienen un efecto mayor al de los demás. En cada caso, el efecto de los alelos de *S. pimpinellifolium* (SP) mostraron un efecto negativo en la reducción del longitud de fruto, pues dicho efecto se situó entre 1.89 mm a 2.62 mm; además, no todos presentaron el mismo tipo de acción génica, ya que *lf1.2* ($d/a = 0.53$),

lf4.1 ($d/a = 0.51$) presentaron dominancia parcial, y aditividad *lf1.1* ($d/a = 0.14$), *lf3.1* ($d/a = 0.13$), y *lf4.2* ($d/a = 0.03$). En el análisis combinado de ambientes, solo se detectó un solo QTL para esta característica (*lf6.1*) ubicado en el cromosoma 6, el cual no se detectó en el análisis del ambiente 1 y 2. Dicho QTL expresó un efecto de 2.33 mm y presentó dominancia parcial.

Como era de esperarse, cinco de los seis loci identificados para LF (*lf1.1*, *lf1.2*, *lf3.1*, *lf4.1* y *lf4.2*) también estuvieron asociados a PP, lo cual se debe a la alta correlación mostrada por las dos características ($r = 0.92$), por lo que sus efectos pudieran ser pleiotrópicos hacia PP y LF (Lippman y Tanksley, 2001).

Diámetro de fruto (DF): se identificaron ocho diferentes QTLs afectando a DF. Seis de estos se presentaron en el ambiente 1 (*df1.1*, *df1.3*, *df3.1*, *df4.1*, *df4.2* y *df4.3*) con un valor de VTE = 38 %, cuatro en el ambiente 2 (*df1.1*, *df1.2*, *df2.1* y *df3.1*) con VTE = 21 % y cuatro en el análisis combinado (*df1.1*, *df1.3*, *df3.1* y *df4.3*) con una estimación del 24 % en VTE. En el ambiente 1 los QTLs encontrados, excepto *df1.3* y *df4.3*, coincidieron con los encontrados en las variables PP y LF. Basado en esto y en los valores de correlación de DF con las otras dos variables ($r > 0.9$), estos QTLs podrían tener un efecto pleiotrópico afectando a las tres variables cuantitativas PP, LF y DF (Lippman y Tanksley, 2001). Similar comportamiento ocurrió en el ambiente dos, en donde tres de los cuatro QTLs (*df1.1*, *df1.2* y *df3.1*) se ubicaron en la misma posición que los de PP y LF. Los efectos de los ocho QTLs variaron de 1.54 mm (*df4.3*) a 2.48 mm (*df3.1*); además, *df1.3*, *df2.1*, *df4.1* y *df4.2* mostraron un grado de dominancia parcial, mientras que *df1.1*, *df1.2*, *df3.1* y *df4.3* expresaron aditividad en la mayoría de los casos.

Rendimiento (REN): Para REN se identificaron seis QTLs. Estos QTLs se ubicaron en los cromosomas 1 (*ren1.1* y *ren1.2*), 3 (*ren3.1*), 6 (*ren6.1*) y 7 (*ren7.1* y *ren7.2*). Para el ambiente 1, *ren3.1* y *ren6.1* contribuyeron con 6 % y 9 %, respectivamente, en la varianza explicada individualmente por el análisis SMA; además, 15 % de la VTE fue explicada por dichos QTLs. Por otro lado, para el ambiente 2, *ren1.1*, *ren1.2* fueron detectados en el cromosoma 1 y *ren7.1* en el 7. Dichos QTLs mostraron un efecto pequeño individual en VE del 6 %, 8 % y 6 %, respectivamente, y explicaron 16 % de VTE. Los QTLs *ren1.1* ($d/a = 0.5$) y *ren7.1* ($d/a = 0.71$) expresaron un grado de dominancia parcial, y *ren1.2* ($d/1 = 0.11$) mostró aditividad. Con respecto al análisis conjunto, dos QTLs fueron detectados en los cromosomas 6 (*ren6.1*) y 7 (*ren7.2*), y explicaron de forma conjunta un 7 % de la varianza total del carácter; además, el tipo de acción génica fue aditividad (*ren6.1*) y dominancia parcial (*ren7.2*).

Número de lóculos (NL): un conjunto de tres QTLs significativos se detectaron en los cromosomas 1 y 2. En el ambiente 1, *nl2.1* y *nl2.2* se ubicaron en el cromosoma 2, mientras que para el ambiente 2 y combinado fueron detectados *nl1.1* y *nl2.2*. La variación explicada total en el ambiente 1, 2 y combinado fue 7, 14 y 11 %, respectivamente. En el ambiente 1, los dos QTLs presentaron un grado de dominancia parcial ($nl1.1 = 0.49$ y $nl2.2 = 0.39$) y expresaron los alelos de SL un efecto promedio positivo de 0.17 lóculos. Con respecto al ambiente 2 y el análisis combinado, los QTLs presentaron un efecto similar (0.14 - 0.18 lóculos), pero tuvieron un tipo de acción génica diferente entre los dos ambientes. Un grado de dominancia parcial mostraron *nl1.1* ($d/a = 0.64$) y *nl2.2* ($d/a = 0.23$) en el ambiente 2, mientras que expresaron

aditividad ($d/a = 0.8$) y dominancia completa ($d/a = 0.16$), respectivamente, bajo el análisis combinado.

Contenido de sólidos solubles (GB): Para este carácter solo dos QTLs fueron identificados. En el cromosoma 2 se ubicaron *gb2.1* y *gb2.2*, los cuales se detectaron en el ambiente 1 y el análisis combinado. Los efectos presentados por estos loci fueron 0.77 (*gb2.1*) y 0.83 (*gb2.2*) °Bx para el ambiente 1, mientras que en el análisis combinado mostraron un efecto de 0.66 (*gb2.1*) y 0.54 (*gb2.2*) °Bx. Finalmente, todas las regiones genómicas que afectaron a GB expresaron un grado de dominancia parcial, y explicaron un total de variación fenotípica del 12 % en el ambiente 1, y del 6 % en el análisis combinado.

CONCLUSIONES

En total se identificaron 30 QTLs en las seis características evaluadas. De estos únicamente 14 QTLs fueron detectados en el análisis combinado para características tales como: peso promedio de fruto, longitud y diámetro de fruto, rendimiento, número de lóculos y grados Brix. Con respecto al tipo de acción génica de los QTLs, gran parte de los alelos de *S. pimpinellifolium* mostraron un grado de dominancia hacia *S. lycopersicum*, debido al valor adaptativo que presentan sus alelos en el ámbito de selección natural. Por otro lado, se identificaron tres regiones genómicas asociadas al peso de fruto, longitud y diámetro de fruto que explicaron una parte significativa de la variación del carácter (> 25 %) y además mostraron un efecto pleitrópico, corroborando que pocas mutaciones de efecto mayor dieron origen a las variedades de fruto grande y

que el tamaño de fruto es de herencia no compleja. Finalmente, sabiendo que el fruto es el principal carácter de interés para los mejoradores genéticos, suena factible mencionar que los marcadores ligados a QTLs pudieran ser usados para auxiliar el proceso de selección en una etapa temprana, pues tales marcadores explican una parte significativa de la variación de diversas características relacionadas con el tamaño de fruto.

BIBLIOGRAFÍA

Abdurakhmonov I Y, A Abdugarimov (2008) Application of association mapping to understanding the genetic diversity of plant germplasm resources. *International Journal of Plant Genomics* 2008:1-18.

Bernatzky R, S D Tanksley (1986) Methods for detection of single or low copy sequences in tomato on Southern blots. *Plant Molecular Biology Report* 4:37–41.

Chen F Q, M R Foolad, J Hyman, D A St. Clair, R B Beelaman (1999) Mapping of QTLs for lycopene and other fruit traits in a *Lycopersicon esculentum* x *L. pimpinellifolium* cross and comparison of QTLs across tomato species. *Molecular Breeding* 5:283–299.

Collard B C Y, M Z Z Jahufer, J B Brouwer, E C K Pang (2005) An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: the basic concepts. *Euphytica* 142:169-196.

- DeVicente M C, S D Tanksley (1993) QTL analysis of transgressive segregation in an interspecific tomato cross. *Genetics* 134:585-596.
- Doganlar S, A Frary, H M Ku, S D Tanksley (2002) Mapping quantitative trait loci in inbred backcross lines of *Lycopersicon pimpinellifolium* (LA1589). *Genome* 45:1189-1202.
- Fernie A R, Y Tadmor, D Zamir (2006) Natural genetic variation for improving crop quality. *Current opinion in plant biology* 9:196-202.
- Foolad M R (2007) Genome mapping and molecular breeding of tomato. *International journal of plant genomics* 2007:1-52.
- Frary A, T C Nesbitt, A Frary, S Grandillo, S Van der Knaap, B Cong, J Liu, J Meller, R Elber, K B Alpert, S D Tanksley (2000) *fw2.2*: A Quantitative Trait Locus Key to the Evolution of Tomato Fruit Size. *Science* 289:85-88.
- Grandillo S, S D Tanksley (1996) QTL analysis of horticultural traits differentiating the cultivated tomato from the closely related species *Lycopersicon pimpinellifolium*. *Theoretical and Applied Genetics* 92:935-951.
- Jansen R C, P Stam (1994) High resolution of quantitative trait loci into multiple loci via interval mapping. *Genetics* 136:1447-1455.
- Kosambi D D (1944) The estimation of map distances from recombination values. *Annals of Eugenics*. 12:172–175.

- Lippman Z, S D Tanksley (2001) Dissecting the genetic pathway to extreme fruit size in tomato using a cross between the small-fruited wild species *Lycopersicon pimpinellifolium* and *L. esculentum* var. Giant Heirloom. *Genetics* 158:413–422.
- Lorieux M (2012). MapDisto: fast and efficient computation of genetic linkage. *Molecular Breeding* 30:1231-1235.
- Lynch M, B Walsh (1998) *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA, USA. 980 p.
- McCouch S (2004) Diversifying selection in plant breeding. *PLOS Biology* 2:e347.
- Meilleur B A, T Hodgkin (2004) *In situ* conservation of crop wild relatives: status and trends. *Biodiversity and Conservation* 13:663-684.
- Miller J C, S D Tanksley (1990) RFLP analysis of phylogenetic relationships and genetic variation in the genus *Lycopersicon*. *Theoretical and applied genetics* 80:437–448.
- Pérez-Brito D, D Jeffers, D González-de-León, M Khairallah, M Cortés-Cruz, G Velázquez-Cardelas, S Azpíroz-Rivero, G Srinivasan. Cartografía de QTL de la resistencia a la pudrición de la mazorca (*Fusarium moniliforme*) en maíz de valles altos, México. *Agrociencia* 35 (2):181-196.
- Rick C M, P G Smith (1953) Novel variation in tomato species hybrids. *The American Naturalist* 88:359-373.
- Robbins M D, S C Sim, W Yang, A Van Deynze, E Van der Knaap, T Joobeur, D M Francis (2011) Mapping and linkage disequilibrium analysis with a genome-

wide collection of SNPs that detect polymorphism in cultivated tomato. The Journal of Experimental Botany 6:1831-1845.

Ross-Ibarra J, P L Morrell, B S Gaut (2007) Plant domestication, a unique opportunity to identify the genetic basis of adaptation. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (104), supplement 1:8641-8648.

SAS Institute Inc. 2004. SAS OnlineDoc® 9.1.3. Cary, NC: SAS Institute Inc.

Stuber C W, M D Edwards, J F Wendel (1987) Molecular marker-facilitated investigation of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. Crop Sciences 27:639-648.

Tanksley S D (1993) Mapping polygenes. Annual Review of Genetics 27:205-233.

Tanksley S D (2004) The genetic, developmental, and molecular bases of fruit size and shape variation in tomato. The plant cell 16:S181-S189.

The Tomato Genome Consortium (2012) The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. Nature 485 (7400):635-641.

Van Esbroeck G A, D T Bowman, O L May, D S Calhoun (1999) Genetic similarity indices for ancestral cotton cultivars and their impact on genetic diversity estimates of modern cultivars. Crop Science 39:323-328.

Wang S, Basten C J, Zeng Z-B (2012). Windows QTL Cartographer 2.5. Department of Statistics, North Carolina State University, Raleigh, NC. (<http://statgen.ncsu.edu/qtlcart/WQTLCart.htm>).

Zamir D, Tadmor Y (1986) Unequal segregation of nuclear genes in plants. Botanical gazette 147:355–358.

Zeng, Z. B. 1994. Precision mapping of quantitative trait loci. Genetics 136:1457-1468.

CONCLUSIONES GENERALES

La variable peso de fruto resultó ser la más contrastante entre *S. pimpinellifolium* y *S. lycopersicum*. El efecto de la selección natural traducido en términos de dominancia expresada por los alelos de *S. pimpinellifolium* sobre los de *S. lycopersicum*, fue observado en la F₁ en todos los caracteres que afectan al tamaño de fruto. Esto afectó la estimación del grado de heterosis expresado con respecto al progenitor medio, por lo que la mayoría de los valores resultaron negativos. Con respecto a la heredabilidad, la mayoría de los caracteres resultaron con grado de heredabilidad de intermedia a alta, a pesar de que algunos caracteres son considerados muy poligénicos (por ejemplo grados Brix).

Por otro lado, en jitomate la exploración de alelos usando cruzas interespecíficas con herramientas moleculares, se ha vuelto una práctica común que ha aportado información valiosa para el mejoramiento genético y el entendimiento de los caracteres cuantitativos. En el presente trabajo se logró formar un mapa de ligamiento usando 31 marcadores SSR, además se logró la identificación de treinta QTLs en total para las seis variables evaluadas en la F₂. Los efectos de los QTLs variaron desde 4 hasta 13 % de la variación explicada de manera individual. También se observó que el tamaño de

fruto es un carácter que está constituido por QTLs que mostraron un efecto significativamente mayor al de los demás. De hecho, se encontró que solo tres QTLs expresaron un efecto conjunto mayor a 25 % de la variación explicada total.

Finalmente, los marcadores que se encontraron ligados a QTL que afectan el tamaño de fruto pudieran ser usados como herramientas auxiliares en el proceso de selección de plantas portadoras.

BIBLIOGRAFÍA GENERAL

Buckler E S, Thornsberry J M (2002) Plant molecular diversity and applications to genomics. *Current Opinion in Plant Biology* 5:107-111.

Caicedo A, I Peralta (2013) Basic information about tomatoes and the tomato group. *In: Genetics, genomics and breeding of tomato*. B E Liedl, J A Labate, J R Stommel, A Slade, C Kole (Eds). CRC Press. Florida, USA. 520 p.

Chen J, H Wang, H Shen, M Chai, J Li, M Qi, W Yang (2009) Genetic variation in tomato populations from four breeding programs revealed by single nucleotide polymorphism and simple sequence repeat markers. *Scientia Horticulturae* 122:6–16.

Collard B C Y, M Z Z Jahufer, J B Brouwer, E C K Pang (2005) An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: the basic concepts. *Euphytica* 142:169-196.

- DeVicente M C, S D Tanksley (1993) QTL analysis of transgressive segregation in an interspecific tomato cross. *Genetics* 134:585-96
- Falconer R (1993) *Introduction to Quantitative Genetics*. Benjamin-Cummings Publishing Company, New York, USA. 480 p.
- Fernie A R, Y Tadmor, D Zamir (2006) Natural genetic variation for improving crop quality. *Current Opinion in Plant Biology* 9:196-202.
- Foolad M R (2007) Genome mapping and molecular breeding of tomato. *International Journal of Plant Genomics* 2007:1-52.
- Grandillo S, S D Tanksley (1996) QTL analysis of horticultural traits differentiating the cultivated tomato from the closely related species *Lycopersicon pimpinellifolium*. *Theoretical and Applied Genetics* 92:935-951.
- Hall D, C Tegstrom, P K Ingvarsson (2010). Using association mapping to dissect the genetic basis of complex traits in plants. *Briefings in Functional Genomics* 9:157-165.
- Myles S, J Peiffer, P J Brown, E S Ersonz, Z Zhang, D E Costich, E S Buckler (2009) Association Mapping: critical considerations shift from genotyping to experimental design. *The Plant Cell* 21: 2194-2202.
- Nesbitt T C, S D Tanksley (2002) Comparative sequencing in the genus *Lycopersicon*: Implications for the evolution of fruit size in the domestication of cultivated tomatoes. *Genetics* 162:365-379.

- Paterson A H, S Damon, J D Hewitt, D Zamir, H D Rabinowitch, S E Lincoln, E S Lander, S D Tanksley (1990). *Genetics* 127:181-197.
- Patil B R, S Archak, D Gautam, P M Salimath (2010) Narrow genetic base of private sector tomato varieties revealed by RAPD profiles. *Electronic Journal of Plant Breeding* 1(4):1153-1158.
- Rick C M (1973) Potential genetic resources in tomato species: clues from observations in native habitats. *In: Genes, Enzymes and Populations*. A M Srb (Ed). Plenum Press. New York, USA. pp:255-259.
- Rick C M (1982) The potential of exotic germplasm for tomato improvement. *In: Plant Improvement and Somatic Cell Genetics*. I K Vasil, W S Scowcroft, K J Frey (eds). Academic Press. New York, USA. pp:1-28.
- Tanksley S D (1993) Mapping polygenes. *Annual Review of Genetics* 27: 205-233.
- Xu Y (2010) *Molecular Plant Breeding*. CABI. Oxfordshire, UK. 734 p.
- Tanksley S D, S R McCouch (1997) Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild. *Science* 277:1063-1066.
- Van der Knaap E, Z B Lippman, S D Tanksley (2002) Extremely elongated tomato fruit controlled by four quantitative trait loci with epistatic interactions. *Theoretical and Applied Genetics* 104:241–247.

ANEXO 1. PROTOCOLO DE EXTRACCIÓN DE ADN

1. Colectar hojas del ápice de la planta en tubos eppendorf. La edad fisiológica de estas hojas garantiza una alta cantidad de ADN.
2. Agregar nitrógeno líquido a los tubos y macerar la muestra con micropistilos.
3. Posteriormente, agregar 500 μ l de CTAB 2X + BME (100 ml de CTAB 2X/ 1 ml de BME) para romper los enlaces de fosfolípidos, los cuales constituyen la membrana celular. La principal función del BME es evitar que el material vegetal no sufra oxidación y de esa forma asegurar la obtención de una muestra de ADN de alta calidad. Enseguida, agitar la muestra por medio de vortex.
4. Agregar 500 μ l de CHISAM (24:1 cloroformo-alcohol isoamílico) para iniciar el proceso de separación del material celular y el ADN.
5. Invertir el tubo 4 veces y dejarlo incubar en baño maría durante 15 minutos a 60°C. Esto hará que el CTAB empiece a trabajar.
6. Centrifugar las muestras a 14 000 rpm durante 10 minutos para la formación de fases.
7. Transferir el sobrenadante o fase superior (300 μ l) a otro tubo eppendorf. Posteriormente, agregar 300 μ l de isopropanol frío para precipitar el ADN e invertir el tubo 4 veces.
8. Centrifugar los tubos nuevamente a 14 000 rpm por 10 minutos para formar la pastilla de ADN.

9. Añadir 1 ml de alcohol etílico para limpiar la pastilla de ADN e invertir los tubos.
10. Centrifugar las muestras a 14 000 rpm por 10 minutos.
11. Desechar el sobrenadante teniendo cuidado de no perder la pastilla.
12. Dejar secar los tubos a temperatura ambiente durante 20 minutos.
13. Agregar 1.5 µl de RNAsa y 100 µl de Buffer TE.
14. Incubar las muestras a 65°C durante 5 minutos para desactivar la enzima RNAsa.
15. La concentración del ADN se estimó con un NanoDrop.
16. Finalmente los tubos se almacenan -20 °C para su respectivo uso.

ANEXO 2. MARCADORES MOLECULARES, CONDICIONES DE AMPLIFICACIÓN Y ELECTROFORESIS

Nombre del marcador	Cr	cM	Secuencia "Forward"	Secuencia "Reverse"	T. A. (°C)	Detección	Accesión	pb	Accesión	pb
TOM202	1	0	TGGTCACCTTCAACTTTTATAC	AAATGATAATGAAATGGAGTGA	47	4% agarosa	SP	224	SL	210
SSR266	1	7	CAAGTTCACCTCATTGACCC	TGTGTGAGCACTAAAGGACGA	47	8% acrilamida	SP	200	SL	208
SSR316	1	32.4	ATTGAAGACCGAAACGGTTG	CTGATAAACCCGGCAAGACT	45	8% acrilamida	SP	240	SL	217
SSR42	1	86.9	CCATGGCTTCGTTATCCCTA	TAAAGGTGAAGGAACGGGTG	50	8% acrilamida	SP	180	SL	185
SSR308	1	120.2	TTTCCCTGTTTCAGCCTTTG	GGCACGAGAATTTAGCCACT	47	8% acrilamida	SP	293	SL	300
SSR65	1	158.1	GGCAGGAGATTGTTGCTTA	TTCCTCTGTTTCATGCATTC	50	8% acrilamida	SP	235	SL	230
TOM188	2	0	CCCACCTTTTTACCTCTCCC	GGAAGATGGTATTTTTGGAAA	45	8% acrilamida	SP	169	SL	175
SSR5	2	5.4	TGGCCGGCTTCTAGAAATAA	TGAAATCACCCGTGACCTTT	60	4% agarosa	SP	184	SL	196
SSR32	2	25	TGGAAGAAGCAGTAGCATTG	CAACGAACATCCTCCGTTCT	60	4% agarosa	SP	182	SL	173
SSR111	3	53	TTCTCCCTTCCATCAGTTCT	TTTGCTGCTATACTGCTGACA	50	4% agarosa	SP	178	SL	186
SSR320	3	113	ATGAGGCAATCTTCACCTGG	TTCAGCTGATAGTTCTGCG	50	8% acrilamida	SP	149	SL	155
SSR601	3	118.8	TCTGCATCTGGTGAAGCAAG	CTGGATTGCCTGGTTGATTT	60	6% acrilamida	SP	158	SL	164
TOM210	4	0	CGTTGGATTACTGAGAGGTTTA	ACAAAAATTCACCCACATCG	45	8% acrilamida	SP	204	SL	216
SSR306	4	58.5	ACATGAGCCCAATGAACCTC	AACCATTCCGCACGTACATA	50	8% acrilamida	SP	310	SL	270
SSR146	4	110.1	TATGGCCATGGCTGAACC	CGAACGCCACCACTATACCT	60	8% acrilamida	SP	238	SL	234
TOM184	4	114.9	CAACCCCTCTCCTATTCT	CTGCTTTGTGAGTTTGAA	45	4% agarosa	SP	179	SL	164
SSR296	4	166.9	CCGGAACAAGTCCCTTCATA	TCAGCCAAGTTCATGGTACATC	56	4% agarosa	SP	170	SL	166
SSR115	5	14.3	CACCTTTATTGAGATTCCTCT	ATTGAGGGTATGCAACAGCC	56	8% acrilamida	SP	211	SL	220
SSR162	5	80.1	GCTCTCTACAAGTGGAACTTTCTC	CAACAGCCAGGAACAAGGAT	50	8% acrilamida	SP	224	SL	228

SSR47	6	0	TCCTCAAGAAATGAAGCTCTGA	CCTTGGAGATAACAACCACAA	50	8% acrilamida	SP	193	SL	191
SSR128	6	19.8	GGTCCAGTTCAATCAACCGA	TGAAGTCGTCTCATGGTTCG	56	8% acrilamida	SP	123	SL	119
SSR286	7	12	AGCTATGGAGTTTCAGGACCA	ATTCAGGTAGCATGGAACGC	56	8% acrilamida	SP	107	SL	101
SSR276	7	53.7	CTCCGGCAAGAGTGAACATT	CGACGGAGTACTTCGCATTT	50	8% acrilamida	SP	194	SL	148
SSR45	7	117.45	TGTATCCTGGTGGACCAATG	TCCAAGTATCAGGCACACCA	60	6% acrilamida	SP	149	SL	140
SSR63	8	2.7	CCACAAACAATTCATCTCA	GCTTCCGCCATACTGATACG	50	4% agarosa	SP	191	SL	207
SSR38	8	8.9	GTTTCTATAGCTGAAACTCAACCTG	GGGTTTCATCAAATCTACCATCA	50	8% acrilamida	SP	237	SL	241
SSR327	8	37.8	TCAGGATCAGGAGCAGGAGT	TGGACTTGTTCATGAACCC	50	8% acrilamida	SP	149	SL	153
SSR69	9	25	TTGGCTGGATTATTCCTGTTG	GCATTTGATAGAAGGCCAGC	50	8% acrilamida	SP	143	SL	127
SSR248	10	32	GCATTCGCTGTAGCTCGTTT	GGGAGCTTCATCATAGTAACG	50	4% agarosa	SP	227	SL	243
TOM144	11	0	CTGTTTACTTCAAGAAGGCTG	ACTTTAACTTTATTATTGCGACG	46	6% acrilamida	SP	167	SL	173
SSR637	11	6.2	AATGTAACAACGTGTCATGATTC	AAGTCACAAACTAAGTTAGGG	50	8% acrilamida	SP	220	SL	205

ANEXO 3. ESQUEMA DE FORMACIÓN DE LA POBLACIÓN DE MAPEO GENÉTICO

