



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

GENÉTICA

LOS PARIENTES SILVESTRES DEL JITOMATE (*Solanum lycopersicum* L.) COMO FUENTE DE GERMOPLASMA EN EL MEJORAMIENTO GENÉTICO

LUIS ANTONIO FLORES HERNÁNDEZ

T E S I S

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:**

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2015

La presente tesis titulada: **Los parientes silvestres del jitomate (*Solanum lycopersicum* L.), como fuente de germoplasma en el mejoramiento genético**, realizada por el alumno: **Luis Antonio Flores Hernández**, 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**

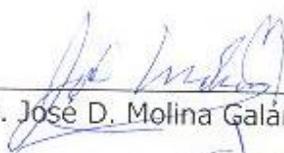
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



Dr. Ricardo Lobato Ortiz

ASESOR



Dr. José D. Molina Galán

ASESOR



Dra. Dora Ma. Sargerman Jarquín

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Diciembre de 2015

COMO FUENTE DE GERMOPLASMA EN EL MEJORAMIENTO GENÉTICO

Luis Antonio Flores Hernández, Lic. Biol.

Colegio de Postgraduados

Las especies silvestres del género *Solanum* emparentadas con el jitomate cultivado (*Solanum lycopersicum* L.) representan una fuente importante de versiones alélicas de genes para el mejoramiento genético del jitomate cultivado, por lo que es necesario seguir estudiando estas especies. En este trabajo, se evaluaron 46 accesiones provenientes de 9 especies silvestres relacionadas con el jitomate cultivado. Se midieron 13 variables cuantitativas: días a floración (DF), días a madurez (DM), longitud de hoja (LH), ancho de hoja (AH), diámetro de tallo (DT), número de flores por racimo (FR), longitud del racimo (LR), peso de fruto (PF), longitud (LF) y ancho de fruto (AF), sólidos solubles totales (B), número de semillas por fruto (SF), y tipo de inflorescencia (TI). Los sólidos solubles se midieron con un refractómetro digital marca PAL-1® con un rango 0.0 a 53.0 °Brix. Las variables cualitativas fueron posición del estilo (PE), forma predominante del fruto (FP), rayas verdes en el fruto (RV) y pubescencia del fruto (PF). En general, hubo diferencias estadísticas entre las especies para todas las variables estudiadas, con coeficientes de variación relativamente altos, variando de 7.5 a 55%, lo que en parte se debió a la amplia variación genética presente en las diferentes accesiones de las especies, e incluso a la variación existente dentro de accesiones. El análisis de varianza y la comparación de medias entre accesiones dentro de especies, permitió detectar diferencias estadísticas para la mayoría de las variables, sobre todo en aquellas accesiones provenientes de especies autoincompatibles. Los primeros tres componentes principales explicaron la mayor variación entre las especies, donde las variables de rendimiento, precocidad y sólidos

solubles influyeron en mayor medida en la variabilidad total explicada, que fue del 73%. Mediante el análisis de conglomerados, las accesiones de las especies silvestres se agruparon por especies, formando tres grupos genéticos, donde la autoincompatibilidad, la pubescencia y las variables evaluadas permitieron la diferenciación perfectamente de los grupos.

El estudio de las accesiones de las especies silvestres del jitomate consideradas en este trabajo permite señalar que éstas poseen una amplia diversidad, no solo entre especies, sino también dentro de ellas; esta diversidad tiene un alto potencial para ser aprovechada en el mejoramiento genético del jitomate cultivado, no solo para aumentar el rendimiento, sino para mejorar la tolerancia a factores bióticos y abióticos, así como el valor nutracéutico y la calidad de los jitomates cultivados, los cuales poseen una estrecha base genética.

Palabras clave: *Solanum lycopersicum*, diversidad genética, parientes silvestres, mejoramiento genético.

TOMATO WILD RELATIVES AS A SOURCE OF GERMPLASM FOR THE BREEDING OF THE SPECIES

Luis Antonio Flores Hernández, Lic. Biol.

Colegio de Postgraduados

The wild species of the genus *Solanum* related to cultivated tomato (*Solanum lycopersicum* L.) represent an important source of allelic versions of genes for the genetic improvement of cultivated tomato, so it is necessary to continue studying these species. In this study, 46 accessions from 9 wild relatives of cultivated tomatoes were evaluated. 13 traits were measured: days to flowering (DF), days to maturity (DM), leaf length (LH), leaf width (AH), stem diameter (DT), number of flowers per cluster (FR), cluster length (LR), fruit weight (PF), length (LF) and width of fruit (AF), total soluble solids (B), number of seeds per fruit (SF), and type of inflorescence (IT). Soluble solids were measured by a digital refractometer brand PAL-1® with a range from 0.0 to 53.0 ° Brix. Qualitative traits were style position (PE), predominantly fruit shape (FP), green stripes in the fruit (RV) and pubescence of fruit (PF). Overall, there were statistical differences between species for all variables, with coefficients of variation relatively high, ranging from 7.5 to 55%, which in part was due to the wide genetic variation present among the different accessions of the species and even due to the variation within accessions. The analysis of variance and comparison of means between accessions within species, allowed detecting statistical differences for most traits, especially in those accessions from self-incompatible species. The first three principal components explained most of the variation between species, where yield traits, soluble solids and earliness had the more influence in the total explained variability, which was 73%. Using cluster analysis, the accessions of wild species were

grouped into species, forming three genetic groups, where the self-incompatibility, pubescence and evaluated traits allowed discrimination of the groups perfectly. The study of the accessions of wild tomato species considered in this study allows pointing out that they have a wide genetic variability, not only between species but also within them. This variability has a high potential to be exploited in the genetic improvement of cultivated tomato, not only to enhance its yield but also to improve its tolerance to biotic and abiotic factors and its nutraceutical value and quality, as they have a narrow genetic background.

Keywords: *Solanum lycopersicum*, genetic diversity, tomato wild relatives, genetic improvement.

AGRADECIMIENTOS

Al Pueblo Mexicano que a través del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) financió mis estudios de Maestría

Al Colegio de Postgraduados al Postgrado de Recursos Genéticos y Productividad-Genética campus Montecillo por las facilidades que me otorgaron para mi formación académica.

Al Dr. Ricardo Lobato Ortiz como consejero, por su apoyo en el desarrollo de la investigación durante mi estancia en el Programa de Genética.

Al Dr. J. Jesús García Zavala por su valiosa participación en el análisis de datos y en mi formación académica.

Ala Dra. Dora Ma. Sargerman Jarquín como integrante de mi Consejo Particular.

Ala Dra. Alejandrina Robledo Paz por el apoyo brindado durante toda mi estancia el Colegio de Postgraduados.

A Lalo y Moisés por su apoyo en la toma de datos y a doña Silvia por el apoyo brindado.

A los investigadores del colegio de postgraduados por ser parte de mi formación profesional, en especial al programa de genética por enseñarme las bases del mejoramiento genético.

DEDICATORIA

Una vez más, a mis padres Antonio Flores García, Francisca Hernández Mejía y hermanos, Cesar, Ana, Lalo y Yaki. Son mi fuerza y mi fe...

A Fanny con amor...

*Nosotros no somos peces para vivir del mar,
no somos aves para vivir del aire,
somos hombres para vivir de la tierra.*

Campesino nicaragüense

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL.....	x
ÍNDICE DE CUADROS.....	xi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xii
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
CAPITULO I. PARIENTES SILVESTRES DEL JITOMATE COMO FUENTE DE GERMOPLASMA PARA EL MEJORAMIENTO GENÉTICO DE LA ESPECIE.....	4
RESUMEN.....	5
SUMMARY.....	6
INTRODUCCIÓN.....	7
MATERIALES Y MÉTODOS.....	8
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	11
CONCLUSIONES.....	24
LITERATURA CITADA.....	25
CAPITULO II. DIVERSIDAD GENÉTICA EN ESPECIES SILVESTRES DE <i>Solanum</i> Y SU POTENCIAL EN EL MEJORAMIENTO GENÉTICO DEL JITOMATE COMERCIAL.....	30
RESUMEN.....	31
SUMMARY.....	32
INTRODUCCIÓN.....	33
MATERIALES Y MÉTODOS.....	34

RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	38
CONCLUSIONES.....	50
LITERATURA CITADA.....	51
CONCLUSIONES GENERALES.....	56
LITERATURA CITADA GENERAL.....	57
Anexo 1. Análisis de varianza <i>S. pennellii</i>	59
Anexo 2. Análisis de varianza <i>S. pimpinellifolium</i>	60
Anexo 3. Análisis de varianza <i>S. peruvianum</i>	61
Anexo 4. Análisis de varianza <i>S. neorickii</i>	62
Anexo 5. Análisis de varianza <i>S. habrochaites</i>	63
Anexo 6. Análisis de varianza <i>S. chmielewskii</i>	64
Anexo 7. Análisis de varianza <i>S. chilense</i>	65
Anexo 8. Comparación de medias en <i>S. neorickii</i>	66
Anexo 9. Comparación de medias en <i>S. chmielewskii</i>	67
Anexo 10. Sistema de reproducción en las accesiones evaluadas.....	58

ÍNDICE DE CUADROS

CAPITULO I

Cuadro 1. Especies silvestres de <i>Solanum</i> (Peralta <i>et al.</i> , 2008), accesiones y su país de origen, utilizadas para la caracterización morfológica y agronómica.....	8
Cuadro 2. Cuadrados medios del análisis de varianza de 13 variables evaluadas en 9 especies de jitomate (<i>Solanum lycopersicum</i> L.).....	11
Cuadro 3. Comparación de medias en 9 especies silvestres de jitomate (<i>Solanum lycopersicum</i> L.).....	15
Cuadro 4. Variables cualitativas evaluadas en los parientes silvestres del jitomate (<i>Solanum lycopersicum</i> L.).....	16
Cuadro 5. Valores propios de los tres primeros componentes principales (CP)...	18

CAPITULO II

Cuadro 1. Especies, accesiones y origen de colecta de las especies silvestres relacionadas con jitomate (<i>Solanum lycopersicum</i> L.) usadas en la investigación.	35
Cuadro 2. Comparación de medias entre accesiones de <i>Solanum pennelli</i> para 13 variables. Montecillo, 2014.....	40
Cuadro 3. Comparación de medias entre accesiones de <i>S. pimpinellifolium</i> para trece variables. Montecillo, 2014.....	42
Cuadro 4. Comparación de medias entre accesiones de <i>S. peruvianum</i> para 13 variables. Montecillo, 2014.....	44
Cuadro 5. Comparación de medias entre accesiones de <i>S. habrochaites</i> para 13 variables. Montecillo, 2014.....	47
Cuadro 6. Comparación de medias entre accesiones de <i>S. chilense</i> para 13 variables. Montecillo, 2014.....	49

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Clasificación de las especies silvestres el jitomate. Tomado de Peralta y Spooner (2001).....	2
--	---

CAPITULO I

Figura 1. Dispersión de las 46 accesiones de las especies silvestres, en el plano determinado por los tres primeros componentes principales (CP). DF = Días a floración; DM = Días a madurez; LH = Longitud de hoja (cm); AH = Ancho de hoja (cm); DT = Diámetro de tallo (cm); FR = Número de flores por racimo; TI: Tipo de inflorescencia; LR = Longitud de racimo (cm); PF = peso de fruto (g); LF = Longitud del fruto (cm); AF = Ancho de fruto (cm); B = Solidos solubles totales (°Brix); SF = Número de semillas por fruto.....	20
---	----

Figura 2. Dendrograma de las accesiones de parientes silvestres de jitomate (<i>Solanum lycopersicum</i> L.), con el agrupamiento UPGMA. Las distancias euclidianas derivadas en 13 variables morfológicas evaluadas.....	23
---	----

INTRODUCCIÓN GENERAL

El jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) es uno de los cultivos más importantes, tanto a nivel nacional como a nivel mundial. En el 2013, la FAO reportó que la producción a nivel mundial de jitomate fue de 163, 963, 770.00 toneladas, con un rendimiento de 346,983.00 Hg/ha. En México, se cosecharon 87, 165.00 ha, con una producción de 3, 282, 583.00 de toneladas y un rendimiento de 376, 594.00 Hg/ha; esto hace del jitomate uno de los cultivos más importantes de México (FAO, 2013). A pesar de los altos rendimientos, existen limitantes que merman el potencial de las variedades actuales, como la susceptibilidad a factores bióticos y bióticos, ya que éstas poseen una reducida base genética para la respuesta a condiciones ambientales variadas (Nesbitt *et al.*, 2002). Miller y Tanksley (1990), en sus estudios realizados sobre la diversidad de los parientes silvestres usando AFLPs, afirman que el genoma actual del jitomate cultivado solo posee el 5 % del genoma de sus antepasados silvestres.

Los parientes silvestres representan la fuente de variación genética más importante en el mejoramiento genético de las variedades élite de jitomate cultivado, ya que poseen genes para la resistencia a factores bióticos y abióticos (Hoyt, 1992), genes para aumentar la calidad de los cultivares actuales, y genes para aumentar el rendimiento (Rick, 1988).

Los parientes silvestres del jitomate son nativos de Sudamérica, del Norte de Chile y Oeste de Bolivia hasta el Ecuador, a través de la cordillera de los Andes y las islas Galápagos (Peralta *et al.*, 2001), donde los podemos encontrar desde altitudes cercanas al nivel del mar hasta 3300 msnm (Taylor, 1986). Esto indica la gran diversidad que poseen los parientes silvestres. México es considerado el centro de origen y de diversificación del jitomate

(Jenkins, 1948; Peralta *et al.*, 2008), originándose aquí muchas de las poblaciones nativas distintivas de cada región.

Actualmente se conocen 16 especies clasificadas dentro del género *Solanum* (antes *Lycopersicon*); estas especies son diploides $2n=2x=24$ cromosomas (Nuez *et al.*, 2001). La clasificación de los parientes silvestres del jitomate cultivado ha sido ampliamente discutida (Miller, 1754; Peralta y Spooner, 2001; Spooner *et al.*, 2005; Peralta *et al.*, 2006), donde la forma de reproducción, estructura de la flor, coloración de frutos y características de las semillas han sido utilizadas para la formación de grupos de especies con estrechas relaciones genéticas (Figura 1).

Actualmente existe el debate sobre las relaciones filogenéticas entre *Solanum* y *Lycopersicon*. Peralta y Spooner (2001) proponen la adaptación *Solanum* para el género *Lycopersicum*, y diversos autores han utilizado marcadores moleculares para precisar las relaciones filogénicas entre estas especies (Miller y Tanksley, 1990; Williams y Clair, 1993).

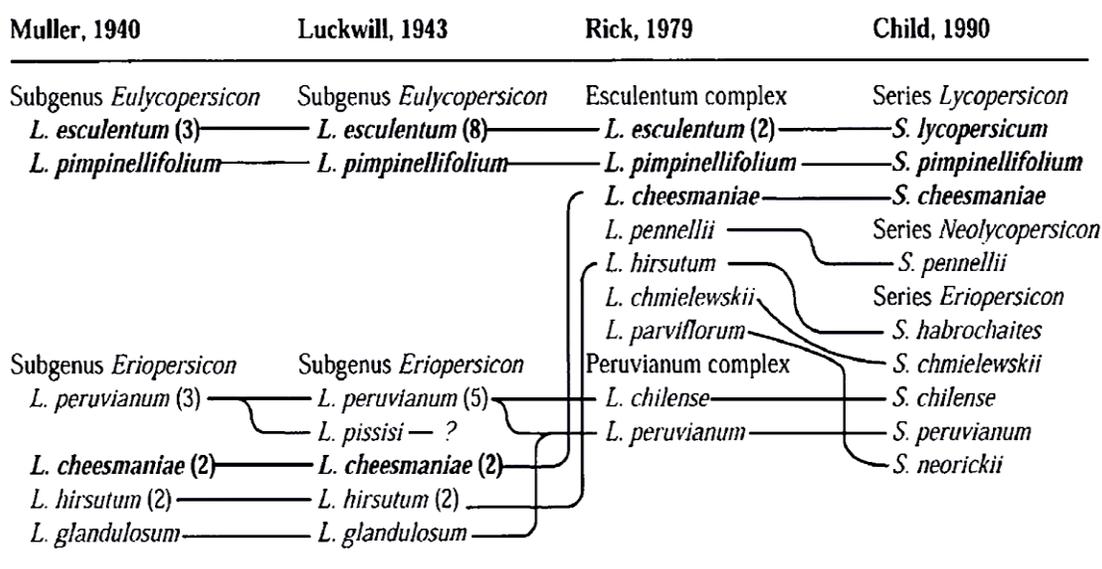


Figura 1. Clasificación de las especies silvestres el jitomate. Tomado de Peralta y Spooner (2001).

Con base en las consideraciones anotadas líneas arriba, sobre todo aquella que indica que el jitomate cultivado es de estrecha base genética, y que en los parientes silvestres se tiene la fuente de variación genética más importante para el mejoramiento genético de las variedades élite de jitomate cultivado, es que la presente investigación se enfocó a describir la diversidad que existe entre las especies silvestres y sus accesiones, para aprovechar de manera dirigida la diversidad de cada una de las especies silvestres evaluadas en el mejoramiento genético de la especie, tomando en cuenta la información generada a nivel mundial.

**CAPITULO I. PARIENTES SILVESTRES DEL JITOMATE COMO FUENTE DE
GERMOPLASMA PARA EL MEJORAMIENTO GENÉTICO DE LA ESPECIE
TOMATO WILD RELATIVES AS A SOURCE OF GERMPLASM FOR THE
BREEDING OF THE SPECIES**

Luis Antonio Flores-Hernández¹, Ricardo Lobato-Ortiz^{1*}, J. Jesús García-Zavala¹, José D.
Molina-Galán¹, Dora Ma. Sangerman-Jarquín

¹Postgrado de Recursos Genéticos y Productividad-Genética, Campus Montecillo, Colegio de Postgraduados. Km. 36.5 Carr. México-Texcoco. 56230, Montecillo, Texcoco, Edo. De México. Tel. (595) 20200 Ext. 1534. ²Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Campo experimental Valle de México, Carr. Los Reyes- Texcoco. Km 13.5 Coatlichán, Texcoco, Edo. de México. C.P. 56250, A.P 10 y 307. Tel (595) 9212681

*Autor para correspondencia (rlobato@colpos.mx)

RESUMEN

Los parientes silvestres del jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) son una fuente importante de variación genética para usarse en los cultivares modernos de jitomate, pues en ellos podemos encontrar genes de resistencia a factores bióticos y abióticos, ya que los cultivares modernos presentan una reducida base génica. Por esto, es necesario estudiar los recursos genéticos silvestres tanto de la especie *S. lycopersicum* como de otras especies emparentadas con el jitomate. El objetivo del presente trabajo fue caracterizar morfológica y agronómicamente accesiones de especies silvestres de *Solanum* emparentadas con el jitomate cultivado, dada su importancia potencial en el mejoramiento genético. Se evaluaron 46 accesiones de 9 especies silvestres emparentadas con el jitomate, en un diseño experimental completamente al azar bajo condiciones de invernadero. Se evaluaron trece variables cuantitativas (días a floración, días a madurez, longitud de hoja, ancho de hoja, diámetro de tallo, número de flores por racimo, longitud de racimo, peso de fruto, longitud de fruto, ancho de fruto, sólidos solubles totales, número de semillas por fruto y tipo de inflorescencia) y cuatro variables cualitativas (posición de estilo, forma predominante de fruto, rayas verdes de fruto y pubescencia de fruto). Se encontró significancia entre las especies para las variables y la comparación de medias mostró que estas diferencias están distribuidas en todas las especies. El análisis de varianza detectó significancia entre accesiones para las variables cuantitativas y también la comparación de medias, y se demuestra que las especies poseen características potenciales para el mejoramiento genético. El análisis de componentes principales indicó que los tres primeros componentes concentraron el 73% de la variación, y el análisis de conglomerados formó tres grupos claramente diferenciados.

Palabras clave: *Solanum lycopersicum*, especies silvestres, recursos genéticos, mejoramiento.

SUMMARY

Wild relatives of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) are an important source of genetic variation to be used in breeding of modern cultivars of tomato, since in them we find genes for resistance to biotic and abiotic factors, as modern cultivars of tomato have a small genetic background. Therefore, it is necessary to study the tomato genetic resources of both wild species of *S. lycopersicum* and as other relatives. The aim of this study was to characterize morphologically and agronomically accessions of wild *Solanum* related to cultivated tomato, given their potential importance in breeding. Thus, 46 accessions of 9 wild relatives of tomato were evaluated in a completely randomized experimental design under greenhouse conditions. Thirteen quantitative traits (days to flowering, days to maturity, length of leaf, width of leaf, stem diameter, number of flowers per cluster, cluster length, fruit weight, fruit length, fruit width, soluble solids, total number of seeds per fruit, and inflorescence type) and four qualitative traits (position style, predominant fruit shape, fruit green stripes, and pubescence of fruit) were evaluated. It was found significance among species for all traits, and mean comparison showed that differences are distributed through all species. The analysis of variance detected significance among accessions for quantitative traits as well as mean comparisons, so it is shown that the species have potential features for genetic improvement. The principal component analysis indicated that the first three components accounted for 73% of the variance, and cluster analysis formed three distinct groups.

Keywords: *Solanum lycopersicum*, tomato wild relatives, genetic resources, tomato breeding.

INTRODUCCIÓN

Las especies silvestres del jitomate cultivado (*Solanum lycopersicum* L.) se distribuyen a través de Bolivia, Colombia, Perú, Ecuador y las Islas Galápagos. México es considerado como el origen de su domesticación (Rick and Holle, 1990; Peralta *et al.*, 2007). Las especies silvestres tienen una amplia adaptación a diversos ambientes, debido a que crecen en diferentes altitudes, en montañas estrechas y geográficamente aisladas unas de otras, y también están adaptadas a condiciones microclimáticas específicas de suelo. Estas condiciones ecológicas y climáticas resultan en una amplia diversidad entre estas especies (Warnock, 1988).

En México se registró una producción de 2, 694, 358 t de jitomate (SIAP, 2013), llegando a ser el tercer cultivo de mayor importancia económica, con un valor de la producción de más de \$ 15 000 millones de pesos. Se sembraron un total de 48, 234 ha, con un rendimiento de 57 t ha⁻¹. La superficie siniestrada fue 1,134 ha, representando 2.4 % del total de la superficie sembrada.

El jitomate cultivado tiene una base genética muy estrecha, por lo que la variación dentro y entre cultivares es muy poca; sin embargo, los jitomates silvestres son la fuente más importante de diversidad genética para usarse en el mejoramiento genético de la especie, ya que en ellos se pueden encontrar genes de resistencia a plagas (Restrepo *et al.*, 2006), enfermedades (Pérez *et al.*, 2007; Cortez-Madrigal, 2010), y en general a factores causantes de estrés biótico y abiótico.

Con respecto a este trabajo, los parientes silvestres del jitomate han sido ampliamente estudiados, pues se han realizado trabajos para describir el origen del jitomate cultivado (Bai and Lindhout, 2007; Bergougnoux, 2014), describir colectas (Peralta *et al.*, 2005), clasificación taxonómica (Peralta and Spooner, 2000; Peralta and Spooner, 2001), y para la búsqueda de genes de resistencia a factores bióticos y abióticos (Cortez-Madrigal, 2010; Casas-Leal *et al.*, 2013); sin embargo, las especies exploradas no han sido muchas, por lo que es necesario incluir la mayor diversidad posible, para sacar el mejor provecho de la misma.

Por lo tanto, el objetivo del presente estudio fue estudiar y describir la diversidad genética de especies silvestres emparentadas con el jitomate cultivado, con fines de su aprovechamiento en el mejoramiento genético de la especie mediante la introgresión de genes.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material vegetal estuvo constituido por 46 accesiones provenientes de 9 especies de tomates silvestres, las cuales fueron proporcionadas por el Tomato Genetics Resource Center de la University of California at Davis.

Cuadro 1. Especies silvestres de *Solanum* (Peralta *et al.*, 2008), accesiones y su país de origen, utilizadas para la caracterización morfológica y agronómica.

Espece	Accesión	País de origen
<i>S. pennellii</i>	LA2580, LA0716, LA1272, LA1367, LA1277	Perú
<i>S. pimpinellifolium</i>	LA1584, LA1689, LA1237, LA1593, LA1576,	Perú

	LA0373, LA0442	
	LA2172, LA1982, LA1677, LA1973, LA1360,	Perú
	LA0103, LA0446, LA1346, LA1336, LA1274,	
<i>S. peruvianum</i>	LA1365, LA2152	
<i>S. neorickii</i>	LA2319, LA2133	Perú
<i>S. lycopersicoides</i>	LA2408	Chile
	LA2409, LA1731, LA2650, LA2158, LA2167,	Perú
<i>S. habrochaites</i>	LA1223, LA1777, GH0810	
<i>S. chmielewski</i>	LA2680, LA2695, LA1028	Perú
<i>S. ochranthum</i>	LA2162	Perú
	LA2930, LA1960, LA2759, LA1958, LA2778,	Chile, Perú
<i>S. chilense</i>	LA2748, LA2750	

S = Solanum.

La evaluación de las 46 accesiones se estableció en invernadero durante el ciclo primavera-Verano 2014 en las instalaciones del Colegio de Postgraduados, Campus Motecillo, Texcoco, Estado de México (19° 27' N, 98° 54' O, altitud de 2246 msnm).

Las accesiones se establecieron bajo un diseño experimental completamente al azar con 4 repeticiones. Las plantas se sembraron en bolsas negras de polietileno (12 l), con tezontle rojo como sustrato. La siembra se realizó el 28 de mayo de 2014, posteriormente el trasplante se realizó 36 días después de la siembra. Durante la etapa vegetativa las plantas se regaron con la solución nutritiva de Steiner (1984) al 25% de su concentración; en la floración y producción de fruto la concentración de la solución fue al 50% y 100%,

respectivamente. La solución de riego se mantuvo en con un pH de 5.5-5.8. Las plantas se tutoraron con el objetivo de mantenerlas erectas. Las plagas y enfermedades se controlaron con el uso de productos químicos (Captan®, Confidor®, Ampligo®, para el control de hongos y mosca blanca (*Bemisia tabaci* Gennadius)).

Se midieron 13 variables cuantitativas: días a floración (DF), días a madurez (DM), longitud de hoja (LH), ancho de hoja (AH), diámetro de tallo (DT), número de flores por racimo (FR), longitud del racimo (LR), peso de fruto (PF), longitud (LF) y ancho de fruto (AF), sólidos solubles totales (B), número de semillas por fruto (SF), y tipo de inflorescencia (TI). Los sólidos solubles se midieron con un refractómetro digital marca PAL-1® con un rango 0.0 a 53.0 °Brix. Las variables cualitativas fueron posición del estilo (PE), forma predominante del fruto (FP), rayas verdes en el fruto (RV) y pubescencia del fruto (PF), éstas fueron evaluadas de acuerdo con el manual de descriptores para tomate, (*S. lycopersicum* L.) del International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI, 1996).

Se realizó un análisis de varianza y una comparación de medias (Tukey, $p \leq 0.05$) a los datos de las variables cuantitativas. También se realizó un análisis de componentes principales (CP) usando la matriz de correlaciones (SAS Institute, 2002) y se graficaron los datos de los componentes principales (biplot). Por último, se hizo un análisis de conglomerados con la distancia euclidiana (método de agrupamiento UPGMA) con el paquete estadístico R (2012), con la finalidad de agrupar las colectas en relación con las distancias euclidianas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis de varianza detectó significancia ($P \leq 0.01$) entre especies, entre accesiones, y en el anidamiento accesión dentro de especie (Cuadro 2). Los coeficientes de variación más altos fueron para peso de fruto (55 %), número de semillas por fruto (28 %), número de flores por racimo (27 %), longitud del racimo (26 %), tipo de inflorescencia (23 %), y días a floración (21 %), mientras que el resto de las variables tuvieron coeficientes de variación menores a 20 %. Dado que las especies se evaluaron bajo las mismas condiciones, gran parte de la variabilidad que existe entre y dentro de ellas se debe a su tipo de hábitat estrecho y aislado, lo que significa una adaptación a diferentes tipos de suelo y microclimas particulares (Bauchet and Causse, 2012), pero también se debe a diferencias genéticas intrínsecas dentro de cada una de ellas.

Cuadro 2. Cuadrados medios del análisis de varianza de 13 variables evaluadas en 9 especies de jitomate (*Solanum lycopersicum* L.).

FV	Accesión		Error	CV (%)	Intervalo	Media	DE	
	Especie	(especie)						
DF	3724**	123**	728**	39	21	10-102	29	16
DM	11400**	136**	2141**	41	7.5	49-247	86	27
LH	800**	41**	177**	17	17	12-50	24	8
AH	246**	15**	59**	7	20	7.5-29	14	5
DT	0.59**	0.06**	0.16**	0.2	15	0.6-1.9	0.95	0.23
FR	570**	69**	157**	25	27	7-45	18	7.5

TI	11**	0.31**	2.2**	0.2	23	1-6	1.8	0.9
LR	714**	100**	207**	32	26	7-49	22	8.5
PF	262**	5.8**	7.1**	1.6	55	0.2-9.8	2.3	1.5
LF	3.1**	0.12**	0.65**	0.04	14.5	0.75-4.2	1.4	0.47
AF	2.1**	0.17**	0.51**	0.05	14.5	0.78-3.6	1.6	0.41
B	11**	4.6**	5.7**	1.8	16.5	5.3-11.5	7.2	1.5
SF	44822**	2083**	9656**	604	28	3-258	90	57
GL	8	36	45	93				

FV = Fuente de variación; GL = Grados de libertad; ** $P \leq 0.01$; DE = Desviación estándar; DF = Días a floración; DM = Días a madurez; LH = Longitud de hoja (cm); AH = Ancho de hoja (cm); DT = Diámetro de tallo (cm); FR = Número de flores por racimo; TI = Tipo de inflorescencia; LR = Longitud de racimo (cm); PF = Peso de fruto (g); LF = Longitud de fruto (cm); AF = Ancho de fruto (cm); B = Sólidos solubles totales (°Brix); SF = Número de semillas por fruto.

La comparación de medias para 13 variables cuantitativas detectó significancia ($P \leq 0.05$) entre las especies evaluadas (Cuadro 3). Así, la especie más precoz fue *S. pimpinellifolium*, mientras que la más tardía fue *S. ochranthum*. Los diferentes hábitats de adaptación de las especies dan como resultado diferencias tan grandes en la floración, esto se debe a que sus nichos ecológicos son contrastantes, proporcionando oportunidad de diversificarse rápidamente y adaptarse a sus entornos locales (Moore and Donoghue, 2007). Los días a madurez de fruto entre las especies también fueron contrastantes y estadísticamente diferentes ($P \leq 0.05$). Las especies *S. peruvianum*, *S. neorickii* y *S. chmielewski* no tuvieron significancia ($P \leq 0.05$) para días a maduración. En contraste, las diferencias tan grandes

para la floración y maduración de frutos de *S. ochranthum* son porque esta especie es considerada una de las más alejadas filogenéticamente del jitomate cultivado y de *S. pimpinellifolium*, quien es considerado como una de las especies silvestres más cercanas al jitomate cultivado (Peralta and Spooner, 2001).

La longitud y ancho de hoja no tuvieron significancia entre las especies *S. pennellii*, *S. pimpinellifolium*, *S. peruvianum* y *S. neorickii*, pero *S. ochranthum* sí presentó diferencias estadísticas con respecto a las especies anteriores. El tallo de *S. ochranthum* fue el de mayor diámetro y el más leñoso en comparación con las otras especies. *S. neorickii* fue la especie con el menor diámetro. Estas características son producto de la evolución y diversificación que han desarrollado las especies al sobrevivir en condiciones extremas y tolerar factores bióticos y abióticos adversos, siendo fijadas por la selección natural (Eigenbrode *et al.*, 1993).

Las especies *S. pennellii*, *S. lycopersicoides* y *S. pimpinellifolium*, *S. habrochaites*, *S. chilense* no presentaron significancia entre sí para DT. Por otro lado, la especie con mayor número de flores por racimo fue *S. ochranthum*, con 41 flores, y la de menor número fue *S. chmielewski*. Entre las especies *S. chilense*, *S. habrochaites*, *S. peruvianum* y *S. pimpinellifolium* no hubo diferencia estadística significativa para número de flores, al igual que entre *S. pimpinellifolium* y *S. pennellii*. En cuanto al tipo de inflorescencia, la especie *S. ochranthum* fue múltipara con el mayor número de inflorescencias, mientras que especies como *S. pimpinellifolium*, *S. neorickii* y *S. chmielewski*, fueron uníparas. Respecto a la longitud del racimo no hubo significancia entre *S. pimpinellifolium*, *S. lycopersicoides*, *S. habrochaites* y *S. chmielewski*. Al respecto, Rodríguez *et al.* (2005) encontraron que

aquellas plantas que poseen la menor longitud del racimo y el mayor número de flores por racimo tienen una vida postcosecha más prolongada. Las especies que poseen estas características pueden ser utilizadas en el mejoramiento de variedades elite de jitomate, para una mayor vida de anaquel.

Los frutos de *S. peruvianum* tuvieron el mayor peso, mientras que los frutos de *S. lycopersicoides* tuvieron el menor peso, lo cual fue congruente con una longitud y diámetro de fruto reducidos. La especie con los frutos de mayor tamaño (en longitud y ancho) fue *S. ochranthum*, aunque el peso de sus frutos no fue el más alto. Para el tamaño del fruto se ha señalado que la transición evolutiva del jitomate de silvestre a domesticado se basó en mutaciones asociadas con el aumento del tamaño de fruto, y que fueron seleccionadas y acumuladas (Bai and Lindhout, 2007).

Las especies *S. ochranthum* y *S. lycopersicoides* fueron las de más alto contenido de sólidos solubles totales; sin embargo, estas especies no presentan polinización cruzada (Rick *et al.*, 1990; Chetelat *et al.*, 1997) con el jitomate cultivado, por lo que se han estudiado estrategias para superar esta barreras reproductivas; una de ellas es modificar la técnica de polinización, usando una especie silvestre mejorada (*S. pennellii*) para la transferencia de genes mediante hibridación somática (Gradziel y Robinson, 1989; Kobayashi *et al.*, 1996). La fusión de protoplastos en *S. lycopersicoides* se ha realizado con éxito para la transferencia de genes (Moore and Sink, 1988; Hossain *et al.*, 1994), lo que facilitaría la generación de híbridos fértiles.

Cuadro 3. Comparación de medias en 9 especies silvestres de jitomate (*Solanum lycopersicum* L.).

Especie	DF	DM	LH	AH	DT	FR	TI	LR	PF	LF	AF	B	SF
pen	33 bcd	89 bc	20.5 bc	12.4 c	1.19 b	14 e	2 de	25 a	2.6 ab	1.3 b	1.8 b	7.9 ab	197 a
pim	14 e	63 d	19.3 bcd	11.8 c	0.98 bc	16 cde	1 e	14 c	1.4 abc	1.2 b	1.3 c	7 b	27 ef
per	19 e	83 bcd	21.8 bc	12.5 c	0.80 cd	19 cd	2 d	29 a	3.4 a	1.4 b	1.6 bc	6.6 b	123 b
neo	24 de	82 cd	19.8 bc	12.9 c	0.65 d	9 e	1 e	12 c	1.3 bc	1.2 b	1.4 c	6.7 b	98 bc
lyc	39 bc	77 d	13 d	10.6 c	1.13 b	31 b	3 b	16 c	0.2 c	0.8 c	0.8 d	9.5 a	4 f
hab	43 b	93 b	36.5 a	20.8 b	0.97 bc	22 cd	2 cd	17 c	2.9 ab	1.4 b	1.7 bc	8 ab	84 bcd
chm	33 bcd	83 bcd	18.2 cd	11.2 c	0.78 cd	8 e	1 e	15 c	1.5 abc	1.3 b	1.5 bc	8 ab	70 cd
och	102 a	247 a	42.3 a	27.3 a	1.76 a	41 a	6 a	20 abc	2.8 ab	4.1 a	3.5 a	9.7 a	55 de
chil	32 cd	86 bcd	25.7 b	15.2 b	1.02 bc	22 c	3 bc	28 a	1.5 abc	1.2 b	1.4 c	6.5 b	51 de
DMS	10	10.4	6.7	4.8	0.23	8	0.7	9	2.1	0.32	1.21	1.9	41

pen = *Solanum pennelli*; pim = *Solanum pimpinellifolium*; per = *Solanum peruvianum*; neo = *Solanum neorickii*; lyc = *Solanum lycopersicoides*; hab = *Solanum habrochaites*; chm = *Solanum chmielewski*; och = *Solanum ochranthum*; chil = *Solanum chilense*; DMS = Diferencia mínima significativa; DF = Días a floración; DM = Días a madurez; LH = Longitud de hoja (cm); AH = Ancho de hoja (cm); DT = Diámetro de tallo (cm); FR = Número de flores por racimo; TI: Tipo de inflorescencia; LR = Longitud de racimo (cm); PF = Peso de fruto (g); LF = Longitud de fruto (cm); AF = Ancho de fruto (cm); B = Solidos solubles totales (°Brix); SFR = Número de semillas por fruto. Letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas (Tukey $P \leq 0.05$).

Las variables cualitativas (Cuadro 4) evidencian diferencias genotípicas y fenotípicas que existieron entre las especies evaluadas. La forma predominante de los frutos fue muy diferente entre las especies. En las especies *S. peruvianum* y *S. neorickii* se presentaron rayas verdes en los frutos y la pubescencia en los frutos fue densa para *S. habrochaites*. Las especies *S. chilense*, *S. neorickii* y *S. chmielewski* presentaron el estilo inserto. El resto de las especies presentó un estilo exerto. Al respecto, Bergougnoux (2014) afirma que las especies con el estilo exerto son incompatibles y presentan mayor grado de diversidad, debido a que el estigma y estilo exerto así como la incompatibilidad del gametofito contribuyen a una mayor polinización cruzada, dando como resultado mayor diversidad genética, a diferencia de las especies autocompatibles que se caracterizan por poseer baja diversidad, con flores pequeñas y un estilo corto o inserto.

Cuadro 4. Variables cualitativas evaluadas en los parientes silvestres del jitomate (*Solanum lycopersicum* L.)

Especie	FP	RV	PF	PE
<i>S. pennellii</i>	Ach	Aus	Inter	Ex
<i>S. pimpinellifolium</i>	Red	Aus	Esc	Ex
<i>S. peruvianum</i>	L ach	Pres	Esc	Ex
<i>S. neorickii</i>	Ach	Pres	Esc	In
<i>S. lycopersicoides</i>	Ach	Aus	Esc	Ex
<i>S. habrochaites</i>	L ach	Pres/Aus	Den	Ex
<i>S. chmielewski</i>	L ach	Aus	Esc	In
<i>S. ochranthum</i>	R-al	Aus	Esc	Ex

<i>S. chilense</i>	L ach/Ach	Aus	Inter/Esc	In
--------------------	-----------	-----	-----------	----

S = *Solanum*; FP = Forma predominante del fruto; RV = Rayas verdes en el fruto; PF = Pubescencia en el fruto; PE = Posición del estilo. Ach = Achatado; L ach = Ligeramente achatado; Red = Redondo; R-al = Redondo-alargado. Aus = Ausente; Pres = Presente. Esc = escasa; Inter = Intermedia; Den = Densa. In = Inserto; Ex = Exerto.

En cuanto al análisis de componentes principales (Cuadro 5), la matriz de vectores y valores propios mostró que los 3 primeros componentes concentraron el 73% de la variación, donde el primer componente principal (CP 1) explicó el 49% de la variación; las variables relacionadas con el inicio de la floración y las variables asociadas al rendimiento de frutos fueron las variables que contribuyeron en mayor proporción a la varianza explicada. Bonilla-Barrientos *et al.* (2014) señalan a estas variables como las de mayor varianza en la caracterización de jitomate de tipo pimienta y arriñonado. Por su parte, Ríos-Osorio *et al.* (2014), al evaluar cambios biofísicos y la variabilidad de frutos de jitomate, indica que la variable peso de fruto aportó la mayor varianza.

El segundo componente principal (CP 2) explicó el 13 % de la variación, y las variables fenológicas, así como el número de semillas, fueron las que más influyeron en la variabilidad de este segundo componente. El tercer componente principal (CP 3) explicó el 11 % de la variación, donde la variable sólidos solubles, relacionada con la calidad, y la variable relaciona con la precocidad (días a madurez), fueron las que más influyen en la variación. Estos resultados concuerdan con los de Moya *et al.* (2005), quienes realizaron el análisis de componentes principales para la selección y evaluación de nuevas líneas y variedades de jitomate de crecimiento indeterminado con altos rendimientos y calidad de

frutos, donde el peso, altura de planta, diámetro de fruto y días a madurez explicaron la mayor variabilidad.

Cuadro 5. Valores propios de los tres primeros componentes principales (CP).

Variables	CP 1	CP 2	CP 3
Días a floración	-0.33035122	-0.19148068	0.01530868
Días a madurez	-0.36569746	0.06718037	0.03182635
Longitud de hoja	-0.2772359	-0.30390911	-0.30209765
Ancho de hoja	-0.28693488	-0.34647348	-0.25710114
Diámetro de tallo	-0.23173459	-0.05838964	0.01152019
Número de flores por racimo	-0.27387283	-0.00472022	-0.26777533
Tipo de inflorescencia	-0.33340246	0.03831782	-0.11046179
Longitud de racimo	-0.04328199	0.48617456	-0.56671783
Peso de fruto	-0.34987643	0.17075326	0.19436772
Longitud de fruto	-0.34315824	0.1620584	0.22775016
Ancho de fruto	-0.32068505	0.28043827	0.19656086
Sólidos solubles totales	-0.11225296	-0.14551612	0.5474601
Número de semillas por fruto	-0.02436354	0.59153324	0.09046446
Varianza explicada (%)	48.69	13.07	10.84
Varianza acumulada (%)	48.69	61.76	72.60

CP = Componente principal.

En la Figura 1 se representan los tres primeros componentes principales que explicaron el 73 % del total de la variación; se observa que las variables días a floración y días a madurez

resultaron correlacionadas, así como longitud y ancho de hoja; por último, para el peso de fruto, longitud y ancho de fruto (ángulos menores a 90° entre los vectores asociados a cada variable), el número de semillas tuvo una correlación negativa (ángulos mayores a 90° entre los vectores asociados a cada variable) con los sólidos solubles. Las variables longitud y ancho de hoja fueron las que presentaron mayor varianza en el componente 1 (CP 1); en el componente 2 (CP 2) la mayor varianza se relacionó con la calidad de los frutos (sólidos solubles) así como con la longitud del racimo; en el componente 3 (CP 3) el número de semillas por fruto tuvo la mayor varianza. Las variables que aportaron mayor variación concuerdan con las de Morales *et al.* (1996) al evaluar la variabilidad de somaclones generados a partir de una población de jitomate.

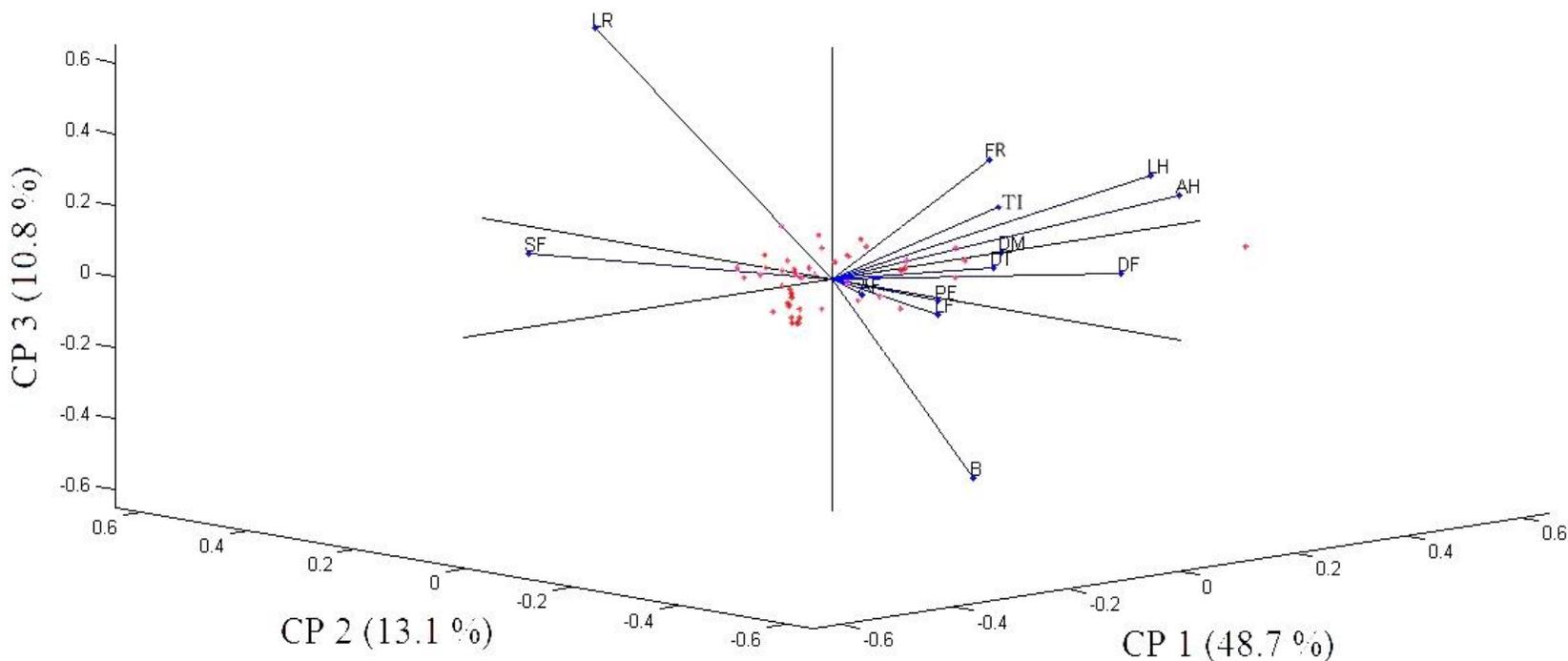


Figura 1. Dispersión de las 46 accesiones de las especies silvestres, en el plano determinado por los tres primeros componentes principales (CP). DF = Días a floración; DM = Días a madurez; LH = Longitud de hoja (cm); AH = Ancho de hoja (cm); DT = Diámetro de tallo (cm); FR = Número de flores por racimo; TI: Tipo de inflorescencia; LR = Longitud de racimo (cm); PF = peso de fruto (g); LF = Longitud del fruto (cm); AF = Ancho de fruto (cm); B = Solidos solubles totales (°Brix); SF = Número de semillas por fruto.

Con base en el análisis de componentes principales, se realizó un análisis de conglomerados utilizando los tres primeros componentes principales que determinaron el mayor porcentaje de variación. En la Figura 2 se presenta el dendrograma resultado del análisis de conglomerados, donde se formaron tres grupos (A, B, C).

El grupo A estuvo compuesto por las especies: *S. pennellii*, *S. peruvianum*, *S. chilense* y dos accesiones de *S. pimpinellifolium* (LA1584, LA1689). Las especies *S. peruvianum* y *S. chilense* están estrechamente relacionadas (Städler *et al.*, 2008), pues ambas especies presentan incompatibilidad (Peralta and Spooner, 2000) y su hábitat se encuentra a 3000 msnm, lo que las hace tan parecidas. *S. pennellii*, es una especie que generalmente es incompatible, aunque la compatibilidad se puede encontrar en algunas accesiones, por lo tanto el grupo quedó definido por las especies que presentan incompatibilidad entre otras características, como el tamaño y color de los frutos, que fue similar para estas especies, como se observa en el Cuadro 2.

El grupo B estuvo representado por las accesiones de las especies *S. pimpinellifolium*, *S. lycopersicoides*, *S. chmielewski* y *S. neorickii*, donde esta última presentó gran similitud con el jitomate cultivado (Nakazato and Housworth, 2011). Las cuatro especies que formaron este grupo presentan autocompatibilidad (Peralta and Spooner, 2001). *S. chmielewski* y *S. neorickii* son especies que se encuentran en el mismo nicho ecológico, por lo tanto las diferencias entre ambas especies fueron mínimas. *S. lycopersicoides* (LA2408) se ubicó en este grupo, ya que comparte la característica de compatibilidad y características morfológicas, como la longitud y el ancho de las hojas. Bretó *et al.* (1993), usando marcadores enzimáticos, demostraron que las especies *S. chmielewski*, *S. neorickii* y *S.*

pimpinellifolium presentan una amplia diversidad, incluso mayor que otras especies silvestres. Rick (1983) realizó un estudio de diversidad genética en las especies silvestres usando marcadores enzimáticos, encontrando que *S. chmielewski* y *S. neorickii* están muy emparentadas, ya que tienen una gran cantidad de genes en común.

La especie *S. habrochaites* formó el grupo C, esta especie al igual que las del grupo A se caracteriza por la incompatibilidad; sin embargo, aspectos como la pubescencia en tallos y frutos, el tipo de crecimiento de la planta y su nicho ecológico contrastan con las otras especies incompatibles (Bergougnoux, 2014). Nakazato and Housworth (2011) estudiaron la influencia geográfica Andina en la especiación de los parientes silvestre del jitomate cultivado, y afirman que las condiciones ecológicas son fundamentales para la evolución fenotípica y especiación, lo que determina la formación de grupos genéticos, mediante caracteres compartidos.

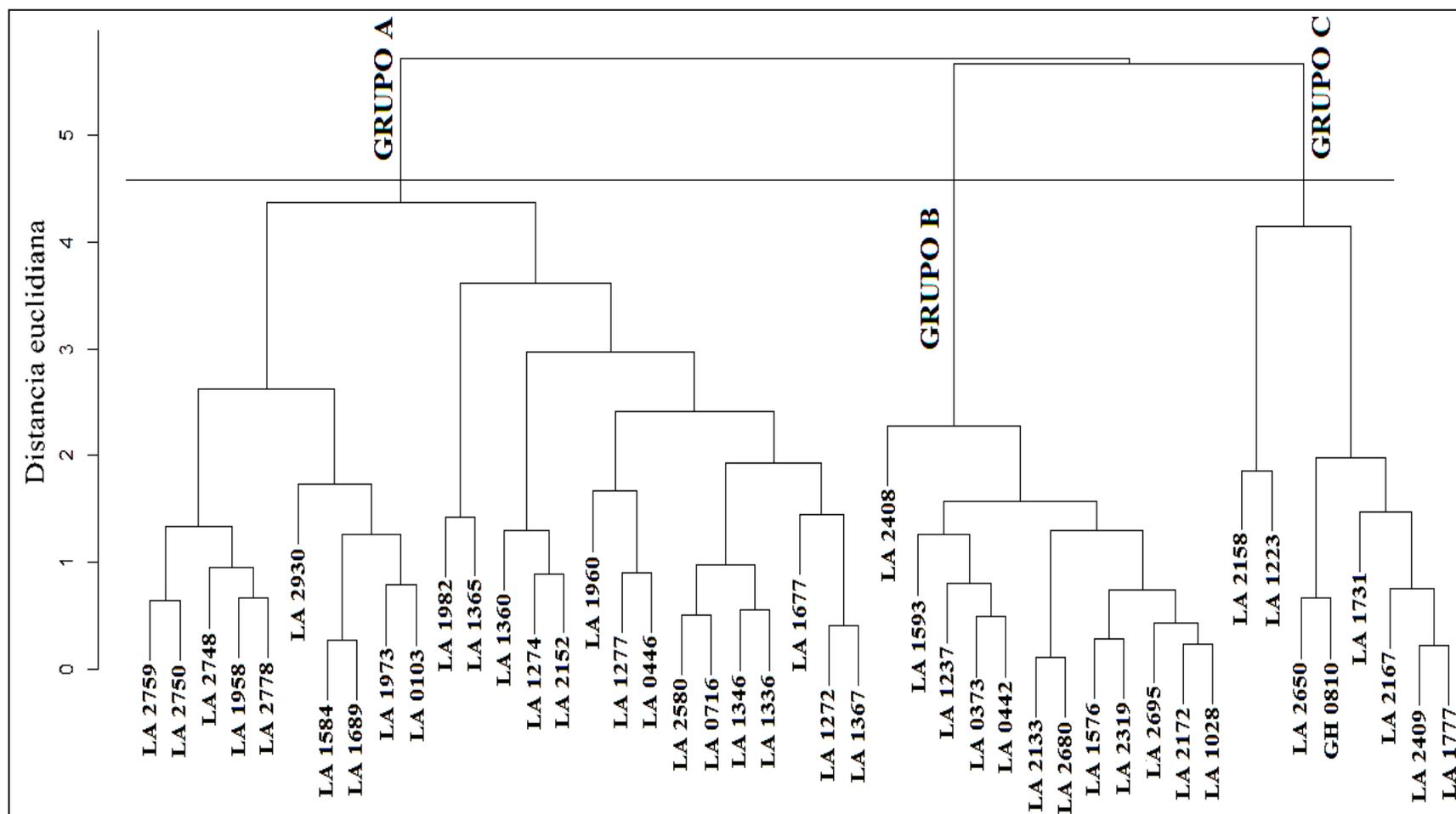


Figura 2. Dendrograma de las accesiones de parientes silvestres de jitomate (*Solanum lycopersicum* L.), con el agrupamiento UPGMA. Las distancias euclidianas derivadas en 13 variables morfológicas evaluadas.

CONCLUSIONES

Entre las especies estudiadas se encontraron diferencias altamente significativas para las variables cuantitativas evaluadas, diferencias que fueron corroboradas en la comparación de medias, lo que da evidencia de que cada una de las especies tiene características potenciales para ser usadas en el mejoramiento genético del jitomate cultivado. Las variables cualitativas de las especies silvestres, como la forma del fruto, la presencia de rayas verdes, la pubescencia en los frutos y la posición del estilo, son factores importantes para decidir qué especie utilizar para mejorar genéticamente determinado carácter.

Los primeros tres componentes principales explicaron la mayor variación entre las especies, donde las variables de rendimiento, precocidad y sólidos solubles influyeron en mayor medida en la variabilidad total.

Mediante el análisis de conglomerados las accesiones de las especies silvestres se agruparon por especies, formando tres grupos genéticos, donde la autoincompatibilidad, la pubescencia y las variables evaluadas permitieron la diferenciación perfectamente de los grupos.

La diversidad genética de los parientes silvestres del jitomate: *Solanum pennellii*, *Solanum pimpinellifolium*, *Solanum peruvianum*, *Solanum neorickii*, *Solanum lycopersicoides*, *Solanum habrochaites*, *Solanum chmielewski*, *Solanum ochranthum*, *Solanum chilense* está distribuida entre y dentro de especies, por lo tanto las especies representan una fuente de variación importante para el mejoramiento de los actuales cultivos de jitomate, no solo para aumentar la producción, sino también para aumentar el valor nutricional de las nuevas variedades.

LITERATURA CITADA

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

Bauchet G, and M. Causse (2012) Genetic Diversity in Tomato (*Solanum lycopersicum*) and Its Wild Relatives, Genetic Diversity in Plants, Prof. Mahmut Caliskan (Ed.), ISBN: 978-953-51-0185-7.

Bergounoux V (2014) The History of Tomato: From Domestication to Biopharming. *Biotechnology Advances*. 32:170–189.

Bonilla-Barrientos O., R. Lobato-Ortiz., J. J. García-Zavala., S. Cruz-Izquierdo., D. Reyes-López., E. Hernández-Leal, y A. Hernández-Bautista (2014) Diversidad agronómica y morfológica de tomates arriñonados y tipo pimiento de uso local en Puebla y Oaxaca, México. *Revista fitotecnia mexicana*. 37:129–139.

Breto M. P., M. J. Asins., and E. A. Carbonell (1993) Genetic variability in *Lycopersicon* species and their genetic relationships. *Theor Appl Genet* 86:113-120.

Casas-Leal N. E., F. A. Vallejo-cabrera, and E. I. Estrada-Salazar (2013) Mechanisms of resistance to *Neoleucinodes elegantalis* (Guenée) in Wild Germplasm of the Genus *Solanum*. *Agronomia colombiana*. 31:153–160.

Chetelat R.T., P. Cisneros., L. Stamova, and C. M. Rick (1997) A male-fertile *Lycopersicon esculentum* (*Solanum lycopersicoides*) hybrid enables direct backcrossing to tomato at the diploid level. *Euphytica*. 95:99–108.

Cortez-Madrigal H (2010) Resistencia a insectos de tomate injertado en parientes silvestres con énfasis en *Bactericera cockerelli* Sulc. (Hemiptera:Psyllidae). Bioagro. 22:11-16.

Eigenbrode S. D., J. T. Trumble and R. A. Jones (1993) Resistance to beet armyworm (*Spodoptera exigua* [Hubner]), hemipterans, and *Liriomyza* spp. In *Lycopersicum*. Journal of the American Society for Horticultural Science. 118:525-530.

Gradziel T. M, and R. W. Robinson (1989) *Solanum lycopersicoides* gene introgression to tomato, *Lycopersicon esculentum*, through the systematic avoidance and suppression of breeding barriers. Sexual Plant Reproduction. 2:43–52.

Hossain M., S. Imanishi, and A. Matsumoto (1994) Production of somatic hybrids between tomato (*Lycopersicon esculentum*) and nightshade (*Solanum lycopersicoides*) by electrofusion. Breeding Science. 44:405– 412.

IPGRI. Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos (1996) Descriptores de Tomate (*Lycopersicon* spp.). Ed. Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos, Roma Italia. 49.

Kobayashi S. R., J. R. Stommell, and S. L. Sinden (1996) Somatic hybridization between *Solanum ochranthum* and *Lycopersicon esculentum*. Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 45:73-78.

Moore B. R., and M. Donoghue (2007) Correlates of diversification in the plant clade Dipsicales: geographic movement and evolutionary innovations. The American Naturalist. 140:28–55.

Moore P. P, and K. C. Sink (1988) Characterization of a *Lycopersicon esculentum* (*Solanum lycopersicoides*) somatic hybrid lacking a glutamate oxaloacetate transaminase isozyme. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 13:39–47.

Morales N. S., X. Xiqués., I. Reynaldo., B. Martines., S. Pérez., M. .I Roman, y J. Rodríguez (1996) Variabilidad en somaclones de tomate provenientes del cultivar Campbell-28. *Cultivos Tropicales*. 17:67–71.

Moya C., M. Álvares., D. Plana., M. Florido, y C. J. B. Lawrence (2005) Evaluación y selección de nuevas líneas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) con altos rendimientos y frutos de alta calidad. *Cultivos Tropicales*. 26:39–43.

Nakazato T, and E. A. Housworth (2011) Spatial Genetics of Wild Tomato Species Reveals Roles of the Andean Geography on Demographic History. *American Journal of Botany*. 98:88-98.

Peralta E. I. and D. M. Spooner (2001) granule-bound starch synthase (GBSSI) gene phylogeny of wild tomatoes (*Solanum* l. section *lycopersicon* [mill.] wettst. subsection *lycopersicon*). *American Journal of Botany*. 88:1888-1902.

Peralta I. E, and D. M. Spooner (2000) Classification of Wild Tomatoes: A Review. *Kurtziana*. 28:45–54.

Peralta I. E. and D. M. Spooner (2007) History, Origin and Early Cultivation of Tomato (*Solanaceae*). In: *Genetic Improvement of Solanaceous Crop*, Vol. 2: Tomato. M. K. Razdan and A. K. Mattoo (eds). Science Publishers. Enfield, New Hampshire, USA. 3:1-24.

Peralta I. E., D. M. Spooner., and S Knapp (2008) Taxonomy of wild tomatoes and their relatives (*Solanum* sect. *Lycopersicoides*, sect. *Juglandifolia*, and sect. *Lycopersicon*; Solanaceae). Systematic Botany Monographs. 84:1-186.

Peralta I. E., S. Knapp, and D. M. Spooner (2005) New species of wild tomatoes (*Solanum* Section *Lycopersicon*: Solanaceae) from Northern Peru. Systematic Botany. 30:424–34.

Pérez C. A., D. M Jose, and F. Nuez (2007) Inheritance of tomato yellow leaf curl virus resistance derived from *Solanum pimpinellifolium* UPV16991. Plant Disease. 879-885.

R Development Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.Rproject.org/>.

Restrepo S. E. F., C. F. A. Vallejo, y A. M. Lobo (2006) Evaluación de la resistencia al pasador del fruto *Neoleucinodes elegantalis* y caracterización morfoagronómica de germoplasma silvestre de *Lycopersicon* spp. Acta agronómica. 55:15-21.

Rick C. M. and M. Holle (1990) Andean *Lycopersicum esculentum* var. *cerasiforme*: Genetic Variation and Its Evolutionary Significance. Economic Botany 44:69-78.

Rick C. M., J. W. DeVema, and R. T. Chetelat (1990) Experimental introgression to the cultivated tomato from related wild nightshades. In: Bennett AB & O'Neill SD (eds) Horticultural Biotechnology. 4:19-30.

Rick C. M (1983) Tomato (*Lycopersicon*). In: Tanksley SD, Orton TJ (eds) Isozymes in plant genetics and breeding. Elsevier Sci Publ, Amsterdam. 147-165.

Ríos-Osorio O., J. L. Chávez-Servia., J. C. Carrillo-Rodríguez., A. M. Vera-Guzmán (2014) Variación agromorfológica y cambios biofísicos poscosecha en frutos de tomate (*Solanum lycopersicum* L.). Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias. 46:29-44.

Rodríguez G., G. Pratta., R. Zorzoli y L. A. Picard (2005) Caracterización de la generación segregante de un híbrido de tomate con genes nor y silvestres. Pesq. agropec.40:41-46.

SAS Institute. (2002) User's guide of SAS (Statistical Analysis System). SAS Institute Inc. Cary, N. C. USA. 550.

Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP) (2015) Anuario estadístico de la producción agrícola. <http://www.siap.gob.mx/cierre-de-la-produccion-agricola-por-cultivo/>. (Julio 2015).

Städler T., U. Arunyawat., and W. Stephan (2008) Population Genetics of Speciation in Two Closely Related Wild Tomatoes (*Solanum* Section *Lycopersicon*). Genetics. 178:339-350.

Steiner A. A. (1984) The Universal Nutrient Solution. In: Proceedings 6th International Congress on Soilless Culture. Wageningen, The Netherlands. 633-650.

Warnock S. J. (1988) A review of taxonomy and phylogeny of the genus *Lycopersicon*. HortScience. 23:669-673.

**CAPITULO II. DIVERSIDAD GENÉTICA EN ESPECIES SILVESTRES DE
Solanum Y SU POTENCIAL EN EL MEJORAMIENTO GENÉTICO DEL
JITOMATE COMERCIAL**

**Luis Antonio Flores-Hernández¹, Ricardo Lobato-Ortiz^{1*}, J. Jesús García-Zavala¹,
Dora Ma. Sargerman-Jarquín², José D. Molina Galán¹**

Autor para correspondencia *(rlobato@colpos.mx)

¹Postgrado de Recursos Genéticos y Productividad-Genética, Campus Montecillo, Colegio de Postgraduados. Km. 36.5 Carr. México-Texcoco. 56230, Montecillo, Texcoco, Edo. De México. Tel. (595) 20200 Ext. 1534. ² Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Campo experimental Valle de México, Carr. Los Reyes- Texcoco. Km 13.5 Coatlichán, Texcoco, Edo. de México. C.P. 56250, A.P 10 y 307. Tel (595) 9212681

RESUMEN

El jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) ha sufrido severos cuellos de botella genéticos durante su proceso de domesticación y su mejoramiento genético moderno. Esta reducida base genética del jitomate cultivado ha sido ampliamente documentada mediante marcadores de ADN en las líneas, híbridos y variedades existentes en el mercado, tanto a nivel nacional como internacional. Ante esta situación, los mejoradores y genetistas han planteado y han hecho uso de la variación genética presente en especies silvestres emparentadas con el jitomate cultivado, por ello es necesario seguir estudiando las accesiones de las especies silvestres. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue describir la diversidad de accesiones dentro de las especies *Solanum pennellii*, *Solanum pimpinellifolium*, *Solanum peruvianum*, *Solanum chilense* y *Solanum habrochaites* con fines de su futura incorporación en programas de mejoramiento genético de *S. lycopersicum*, para ampliar su base genética y hacerlo menos vulnerable al cambio climático y más resistente a factores bióticos y abióticos adversos. Las especies se evaluaron bajo invernadero en un diseño experimental completamente al azar con cuadro repeticiones. Se midieron 13 variables: días a floración, días a madurez, longitud y ancho de hoja, diámetro de tallo, número de flores por racimo, longitud del racimo; peso, longitud y ancho del fruto, sólidos solubles totales, número de semillas por fruto y tipo de inflorescencia. Para describir la variación existente entre las accesiones de cada una de las especies evaluadas, se aplicó un análisis de varianza y una comparación de medias a los datos. Los resultados mostraron alta significancia entre las accesiones de cada una de las especies evaluadas para todas las variables y sus promedios; esto demuestra que sí existe un

gran potencial en cada una de las accesiones de las especies para aprovecharlas genéticamente en el mejoramiento de *S. lycopersicum*.

Palabras clave: Parientes silvestres del jitomate, *Solanum pennellii*, *Solanum pimpinellifolium*, *Solanum peruvianum*, *Solanum chilense*, *Solanum habrochaites*, Recursos fitogenéticos.

SUMMARY

Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) has suffered severe genetic bottlenecks during the process of its domestication and modern breeding. This narrow genetic basis of the cultivated tomato has been widely documented by DNA markers on lines, hybrids and varieties currently on the market, both nationally and internationally. Before this situation, breeders and geneticists have proposed and have made use of the genetic variation present in wild species related to the cultivated tomato, it is therefore necessary to continue studying the accessions of wild species. Therefore, the objective of this work was to describe the diversity of accessions within species *Solanum pennellii*, *Solanum pimpinellifolium*, *Solanum peruvianum*, *Solanum chilense* and *Solanum habrochaites* with the aid of its future incorporation into breeding programs of *S. lycopersicum*, to expand its genetic basis and make it less vulnerable to the climate change effects and more resistant to adverse biotic and abiotic factors. The accessions were evaluated under greenhouse in a randomized complete block design with four repetitions. 13 traits were measured: days to flowering, days to maturity, length and width of leaf, stem diameter, number of flowers per cluster, length of the cluster; weight, length and width of the fruit, total soluble solids, number of seeds per fruit and inflorescence type. To describe the existing variation among

accessions of each of the species evaluated, an analysis of variance and mean comparisons were performed. The results showed high significance among the accessions of each of the species evaluated for all traits and their means. This shows the great genetic potential of each one of the accessions within species for the tomato breeding programs.

Key words: Tomato wild relatives, *Solanum pennellii*, *Solanum pimpinellifolium*, *Solanum peruvianum*, *Solanum chilense*, *Solanum habrochaites*, Plant genetic resources.

INTRODUCCIÓN

Los parientes silvestres del jitomate (*S. lycopersicum* L.) se distribuyen en América del Sur a través de Ecuador, de Perú, el norte de Chile y las islas Galápagos (Peralta y Spooner, 2001). El ancestro del jitomate cultivado se distribuye en Bolivia, Colombia y México, entre otros países de América del Sur (Rick y Holle, 1990). Los jitomates silvestres crecen en una variedad de hábitats, desde el nivel del mar hasta cerca de 3300 m de altitud (Rick, 1973; Taylor, 1986).

Las especies evaluadas en este trabajo tienen una amplia distribución. *S. pennellii* es una especie que crece al oeste de Perú; sus hábitats no se dispersan de manera uniforme, pero se agrupan en los arroyos del oeste del país y preferentemente se encuentran en altitud de 500 a 1500 msnm (Rick, 1973). *S. pimpinellifolium* se distribuye a través de las costas de Perú y Ecuador, y ha sido utilizado de manera amplia en el mejoramiento genético del jitomate. El área de distribución natural de *S. peruvianum* es principalmente Perú, donde está muy extendido a lo largo de la costa oeste en los Andes, hasta el norte de Chile (Chételat *et al.*, 2009). *S. chilense* se localiza al Sur de Perú hasta el Norte de Chile, desde 0-3000 msnm, y

S. habrochaites desde el Suroeste de Ecuador a la parte Sur de Perú, entre una altitud de 500 a 3300 msnm (Spooner *et al.*, 2005).

La evolución de los parientes silvestres (*Solanum spp.*) hacia el jitomate cultivado (*Solanum lycopersicum* L.) dio lugar a un aumento de la productividad y al mismo tiempo se redujo la base genética de las variedades actuales (Ladizinsky, 1998), por lo que las variedades cultivadas se han visto afectadas por factores bióticos y abióticos. Entonces, para ampliar la base genética reducida del jitomate cultivado se requiere del empleo de sus parientes silvestres para la introgresión de nuevas combinaciones alélicas que incrementen su productividad, calidad y resistencia o tolerancia a factores bióticos y abióticos. Algunos autores señalan que la diversidad genética obtenida a partir de los parientes silvestres del jitomate es del 95%, mientras que en *Solanum lycopersicum* únicamente se tiene el 5%. Actualmente, uno de los objetivos en el mejoramiento genético del jitomate es emplear la diversidad que se perdió durante los procesos de domesticación de las variedades actuales (Lee y Iwase, 1998; Zamir, 2001). Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue caracterizar agronómicamente, en condiciones de invernadero, accesiones silvestres de *Solanum* para su incorporación en programas de mejoramiento genético.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se evaluaron accesiones de 5 especies silvestres parientes del jitomate cultivado, dando un total de 39 accesiones evaluadas (Cuadro 1). Las accesiones utilizadas fueron proporcionadas por el Tomato Genetics Resource Center (TGRC) de la Universidad de Davis California.

Cuadro 1. Especies, accesiones y origen de colecta de las especies silvestres relacionadas con jitomate (*Solanum lycopersicum* L.) usadas en la investigación.

Especie	Accesión	Origen de la colecta	Accesión	Origen de la colecta
<i>S. pennellii</i>	LA2580	Valle de Casma, Ancash, Perú	LA1272	Pisaquera, Lima, Perú
	LA0716	Atico, Arequipa, Perú	LA1277	Trapiche, Lima, Perú
	LA1367	Santa Eulalia, Lima, Perú		
<i>S. pimpinellifolium</i>	LA1584	Jayanca de La vina, Lambayeque, Perú	LA0373	Culebras #1, Ancash, Perú
	LA1689	Castilla #1, Piura, Perú	LA0442	Sechin, Ancash, Perú
	LA1237	Atacames, Esmeraldas, Ecuador	LA1576	Manchay, Alta Lima, Perú
	LA1593	Puente Chao, La Libertad, Perú		
	LA2172	Cuyca, Cajamarca, Perú	LA0446	Atiquipa, Arequipa, Perú
LA1982	Huallanca, Ancash, Perú	LA1346	Casmiche, La Libertad, Perú	

<i>S. peruvianum</i>	LA1677	Fundo Huadquina, Topara, Ica, Perú	LA1336	Atico, Arequipa, Perú
	LA1973	Yura, Arequipa, Perú	LA1274	Pacaibamba, Lima, Perú
	LA1360	Pariacoto, Ancash, Perú	LA1365	Caranquillo, Ancash, Peru
	LA0103	Cajamarquilla, Lima, Perú	LA2152	San Juan #1, Cajamarca, Perú
	LA2409	Miraflores, Lima, Perú	LA1223	Alausi, Chimborazo, Ecuador
<i>S. habrochaites</i>	LA1731	Rio San Juan, Huancavelica, Perú	LA1777	Rio Casma, Ancash, Perú
	LA2650	Ayabaca, Piura, Perú	GH0810	
	LA2158	Rio Chotano, Cajamarca, Perú	LA2167	Cimentario, Cajamarca, Perú
	LA2930	Guatacondo, Tarapaca, Chile	LA1958	Pampa de la Clemesi, Moquegua, Perú
<i>S. chilense</i>	LA2750	La Despreciada, Antofagasta, Chile	LA2778	Chapiquina, Tarapaca, Chile
	LA1960	Rio Osmore, Moquegua, Perú	LA2748	Soledad, Tarapaca, Chile
	LA2759	Tarapaca, Chile		

S: Solanum

La evaluación de las accesiones se realizó en las instalaciones del Colegio de Postgraduados, Campus Motecillo, Texcoco, Estado de México (19° 27' N, 98° 54' O, altitud 2246 msnm), en los invernaderos del **Programa de Conservación y Mejoramiento de los Recursos Genéticos del Jitomate en México del COLPOS**, el cual es dirigido por el Dr. Ricardo Lobato Ortiz. Se usó un diseño experimental completamente al azar con 4 repeticiones y 10 plantas por repetición. La siembra se realizó el 28 de mayo de 2014, y el trasplante a bolsas de polietileno (12 l) se realizó 36 días después de la siembra, usando como sustrato tezontle rojo. Las plantas se regaron con la solución nutritiva Steiner (1984) al 25 % durante la tapa vegetativa, al 50 % en floración y 100 % durante la madurez de frutos. Se utilizaron productos químicos como Captan®, Confidor® y Ampligo® para el control de hongos y mosca Blanca (*Bemisia tabaci* Gennadius).

Se evaluaron 13 variables: días a floración (DF), días a madurez (DM), longitud (LH) y ancho de hoja (AH), diámetro de tallo (DT), número de flores por racimo (FR), longitud del racimo (LR), peso de fruto (PF), longitud del fruto (LF), ancho de fruto (AF), sólidos solubles totales (B), número de semillas por fruto (SF) y tipo de inflorescencia (TI). Para evaluar los sólidos solubles totales se usó un refractómetro digital marca PAL-1® con un rango 0.0 a 53.0 °Brix.

Se realizó un análisis de varianza y una comparación de medias con la prueba Tukey ($p \leq 0.05$) con el paquete estadístico SAS v.9.0 (2002), con la finalidad de determinar si existen diferencias estadísticas significativas dentro de las especies evaluadas e identificar aquellas que tuvieron los más altos y bajos parámetros.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En la especie *S. pennellii* se detectó significancia ($p \leq 0.05$) para los días a madurez, longitud de la hoja, diámetro de tallo, peso de fruto, grados Brix y semillas por fruto; para el resto de las variables no hubo significancia. Las accesiones LA0716 y LA2580 de esta especie se encuentran a 50 msnm y fueron autocompatibles, mientras que el resto de accesiones fueron autoincompatibles y se encuentran a 500 y 1500 msnm, por lo que han estado aisladas unas de otras; entonces, las diferencias observables son producto del nicho ecológico y adaptabilidad de las accesiones a cada uno de los ambientes. Al respecto, Rick y Tanksley (1981) compararon la diversidad de *S. pennellii* con *S. pimpinellifolium* y *S. hirsutum* encontrando que *S. pennellii* ha colonizado por un tiempo prolongado las áreas geográficas donde se ha establecido, ya que posee características estables (menos variables entre individuos y accesiones).

Por otro lado, Mercer y Perales (2010), con respecto a la respuesta de las variedades al cambio climático, afirman que la variación genética de los individuos está influenciada por el tipo de reproducción ya que los individuos que presenten sistemas de autoincompatibilidad presentan menor variación dentro de la población y más entre poblaciones; sin embargo, las accesiones LA2580 y LA0716 no mostraron diferencias estadísticas significativas para la mayoría de las variables evaluadas con respecto al resto de las accesiones autoincompatibles.

En cuanto a la calidad de fruto, Fernie *et al.* (2006) indican que el aumento de sólidos solubles en *S. pennellii* es resultado de un incremento de la sacarosa y la glucosa. En nuestro trabajo, las accesiones LA1272 y LA1367 tuvieron el mayor contenido de sólidos

solubles y con esto mayor cantidad de sacarosa y glucosa (Cuadro 2). Esto representa una característica importante para aprovecharse en el mejoramiento de la calidad de los frutos de las variedades élite de jitomate.

Cuadro 2. Comparación de medias entre accesiones de *Solanum pennellii* para 13 variables. Montecillo, 2014.

Accesión	DF	DM	LH	AH	DT	FR	TI	LR	PF	LF	AF	B	SF
LA2580	33.3 a	86 b	22.6 ab	13.1 a	1.22 ab	16.9 a	2 a	26 a	1.7 c	1.4 a	1.7 a	6.6 b	192 ab
LA0716	34.6 a	97 a	18 b	11.2 a	1.25 a	14.8 a	2 a	25.4 a	3.7 a	1.4 a	1.8 a	6.5 b	149 b
LA1272	31 a	98 a	18.8 ab	13 a	1.21 ab	13.2 a	2 a	24.6 a	2.6 b	1.3 a	1.8 a	9.3 a	233 a
LA1367	34 a	78 c	19.7 ab	12 a	1.19 ab	12.9 a	2 a	23.8 a	2.5 bc	1.3 a	1.8 a	9.7 a	218 a
LA1277	33.6 a	85 b	23.6 a	12.8 a	1.08 b	11.1 a	2 a	26.8 a	2.4 bc	1.3 a	1.7 a	8.4 a	193 ab
DMS	6.3	6.4	4.9	4.3	0.15	6.2	0.7	8	0.7	0.35	0.23	1.4	44

DMS = Diferencia mínima significativa; DF = Días a floración; DM = Días a madurez; LH = Longitud de hoja (cm); AH = Ancho de hoja (cm); DT = Diámetro de tallo (cm); FR = Número de flores por racimo; TI: Tipo de inflorescencia; LR = Longitud de racimo (cm); PF = Peso de fruto (g); LF = Longitud de fruto (cm); AF = Ancho de fruto (cm); B = Sólidos solubles totales (°Brix); SFR = Número de semillas por fruto. Medias con letra igual dentro de columna no son estadísticamente diferentes ($p \leq 0.05$).

Entre accesiones de *S. pimpinellifolium* hubo significancia ($p \leq 0.05$) para la mayoría de las variables, excepto para días a floración, tipo de inflorescencia y peso de fruto. Rick y Chételat (1995) indican que en *S. pimpinellifolium* el tipo de inflorescencia, diámetro de tallo, días a floración y madurez son muy parecidos a las del jitomate cultivado, lo que hace que *pimpinellifolium* sea la especie silvestre más utilizada en la hibridación del jitomate. Además, ambas especies son autocompatibles y de fruto rojo, por lo que la forma y el tamaño de los frutos es un factor relevante en el mejoramiento genético (Rick y Fobes, 1975). Galiana-Balaguer *et al.* (2006) afirman que el contenido de sólidos solubles en *S. pimpinellifolium* es alto. Nuestra accesión LA1576 tuvo 9.3 °Brix, por lo que puede ser una de las mejores para mejorar la calidad de los frutos de jitomate. En general, todas las accesiones de *S. pinpinellifolium* tuvieron sólidos solubles totales superiores a los que comúnmente presentan los híbridos tipo saladette, que oscilan entre 3.9 y 5.2 °Brix (Hernández-Leal *et al.*, 2013; Bonilla *et al.*, 2014).

Rodríguez *et al.* (2006) observaron en líneas recombinantes de *S. lycopersicum* cv. Caiman y la accesión LA722 de *S. pimpinellifolium* que el menor número de flores por racimo produce frutos menos ácidos y tamaño de frutos y vida de anaquel superiores respecto al progenitor silvestre. *S. pimpinellifolium* es una especie autocompatible y posee una amplia diversidad, como se muestra en la comparación de medias (Cuadro 3), lo cual concuerda con Rick (1978), quien afirma que las accesiones silvestres poseen una amplia diversidad.

Zuriaga *et al.* (2009) estudiaron la variación genética y bioclimática con 10 microsatélites, y afirman que el clima y la ecología pueden ser más informativos al explicar las diferencias genéticas dentro de *S. pimpinellifolium*.

Cuadro 3. Comparación de medias entre accesiones de *S. pimpinellifolium* para trece variables. Montecillo, 2014.

Accesión	DF	DM	LH	AH	DT	FR	TI	LR	PF	LF	AF	B	SF
LA1584	16 a	81 a	22 a	13.1 ab	1.1 a	15 abc	1 a	21.4 a	1.3 a	1.2 ab	1.2 b	6.5 c	37.3 a
LA1689	15 a	82 a	21 ab	13.2 ab	1.1 a	15 abc	1 a	21.6 a	1.2 a	1.2 ab	1.2 b	6.6 bc	37.7 a
LA1237	15 a	54 cd	20 ab	14.5 a	1.2 a	12 c	1 a	7.6 c	1.8 a	1.2 ab	1.6 a	6.5 c	17.7 de
LA1593	13 a	57 bc	16.7 b	9 b	0.85 b	13 bc	1 a	10.7 bc	1.1 a	1.1 b	1.2 b	6.7 bc	15.7 e
LA1576	15 a	60 b	16.6 b	9.7 ab	0.84 b	20 ab	1 a	13.3 b	1.2 a	1.2 ab	1.3 b	9.3 a	21.7 cd
LA0373	12 a	50 d	18.6 ab	11.2 ab	0.94 b	22 a	1 a	13.4 b	1.7 a	1.3 a	1.5 ab	7.7 b	24.7 bc
LA0442	11 a	54 cd	20 ab	11.8 ab	0.84 b	14 abc	1 a	11.5 bc	1.5 a	1.3 ab	1.4 ab	6.5 c	30.3 b
DMS	5.4	4.7	4.2	4.8	0.18	6.6	0	5.7	0.83	0.25	0.28	1.2	6

DMS = Diferencia mínima significativa; DF = Días a floración; DM = Días a madurez; LH = Longitud de hoja (cm); AH = Ancho de hoja (cm); DT = Diámetro de tallo (cm); FR = Número de flores por racimo; TI: Tipo de inflorescencia; LR = Longitud de racimo (cm); PF = Peso de fruto (g); LF = Longitud de fruto (cm); AF = Ancho de fruto (cm); B = Sólidos solubles totales (°Brix); SF = Semillas por fruto. Medias con letra igual dentro de columna no son estadísticamente diferentes ($p \leq 0.05$).

Con respecto a la especie *S. peruvianum*, esta posee una amplia variación genética debido a su sistema de reproducción (autoincompatible). Dado que la polinización cruzada es obligada en los individuos, estos poseen mayor variación con respecto a individuos autocompatibles (Rick, 1988), lo que se puede observar en el Cuadro 4, donde únicamente el ancho de hoja no presentó significancia ($p \leq 0.05$). La accesión LA1982 tuvo la floración más tardía, lo que desde el punto de vista de precocidad tiene implicaciones en el mejoramiento genético.

Chételat *et al.* (2009) estudiaron los parientes silvestres del norte de Chile, y encontraron que *S. peruvianum* posee una amplia variación, incluso entre individuos de una misma accesión. Por ejemplo, para número de semillas por fruto, encontraron que las accesiones LA1609 y LA1537 tuvieron de 50 a 30 semillas por fruto, un número muy bajo en comparación con el número de semillas por fruto de las accesiones aquí evaluadas, el cual varió de 77 a 166.

Para Rick (1986), la variación en las accesiones de *S. peruvianum* es resultado de las condiciones edáficas en las que se encuentran, ya que se encuentran desde los 100 a 2500 msnm (Peralta *et al.*, 2001). Esta especie tiene resistencia a virus, bacterias, hongos, áfidos y nemátodos, además tiene la capacidad de cruzarse con el jitomate cultivado (Spooner *et al.*, 2005), cualidades que la hacen importante para el mejoramiento genético del jitomate (Foolad, 2007).

Cuadro 4. Comparación de medias entre accesiones de *S. peruvianum* para 13 variables. Montecillo, 2014.

Accesión	DF	DM	LH	AH	DT	FR	TI	LR	PF	LF	AF	B	SF
LA2172	16 cd	82bcd	19.4 ef	11.9 a	0.89 abc	9 e	1 b	11.2 d	1.2 e	1.2 f	1.3 d	8.8 a	83 c
LA1982	40 a	89 a	30.2 a	16 a	0.99 a	20 bc	2 ab	41 a	2.5 cde	1.2 def	1.5 cd	7.1 bc	129 b
LA1677	18 bcd	80 cd	18.3 f	11.6 a	0.79 cdef	31 a	3 ^a	22.1 c	8.2 a	2.2 a	1.9 ab	6.7 bcd	126 b
LA1973	18 bcd	85 ab	21.3 cde	13.4 a	0.82 bcde	18 bcde	2 ab	27 c	1.8 de	1.2 f	1.4 cd	6 de	77 c
LA1360	21 b	80 cd	23.2 bc	13.4 a	0.92 ab	25 ab	1 b	39 ab	2.5 cde	1.1 f	1.4 cd	7.5 b	137 ab
LA0103	21 bc	81 bcd	23 bcd	14.2 a	0.79 cdef	17 bcde	2 ab	26.8 c	2.7 cde	1.5 bcde	1.4 cd	6.3 cde	79 c
LA0446	14 d	83 bc	20.7 e	12.1 a	0.71 efg	15 cde	2 ab	24.5 c	3.9 c	1.5 bcd	1.7 bc	7.1 bc	90 c
LA1346	15 d	88 a	20 ef	10.6 a	0.72 efg	20 bc	2 ab	28 c	3.1 cd	1.5 bc	1.9 ab	6.5 cde	152 ab
LA1336	15 d	78 d	21.2 cde	11.6 a	0.62 g	19 bcd	2 ab	25.8 c	6.1 b	1.7 b	2.1 a	5.9 de	155 ab
LA1274	17 bcd	82 bcd	21 de	11.4 a	0.67 fg	17 bcde	2 ab	31 bc	3.6 c	1.4 cdef	1.7 bc	6.1 de	166 a
LA1365	17 bcd	85 ab	25 b	13.6 a	0.86 bcd	30 a	2 ab	42 a	3.9 c	1.5 bcde	1.9 ab	5.8 de	148 ab
LA2152	17 bcd	85 ab	17.9 f	10.2 a	0.76 def	10 de	1 b	24.5 c	1.7 de	1.2 ef	1.4 d	5.6 e	138 ab
DMS	6	4.7	2.2	6	0.13	9.2	1	9.2	1.6	0.26	0.29	0.9	30

DMS = Diferencia mínima significativa; DF = Días a floración; DM = Días a madurez; LH = Longitud de hoja (cm); AH = Ancho de hoja (cm); DT = Diámetro de tallo (cm); FR = Número de flores por racimo; TI: Tipo de inflorescencia; LR = Longitud de racimo (cm); PF = Peso de fruto (g); LF = Longitud de fruto (cm); AF = Ancho de fruto (cm); B = Sólidos solubles totales (°Brix); SF = Número de semillas por fruto. Medias con letra igual dentro de columna no son estadísticamente diferentes ($p \leq 0.05$).

Entre las ocho accesiones de *S. habrochaites* hubo significancia ($p \leq 0.05$) para doce de las variables evaluadas, excepto para número de flores por racimo. Siete accesiones de esta especie se caracterizan por ser autoincompatibles, y su propagación es a través de polinización cruzada (alogamia) lo que genera una mayor diversidad (Peralta *et al.*, 2001), y únicamente la accesión LA1223 produjo frutos sin la necesidad de hacer polinizaciones cruzadas de manera manual.

Carter *et al.* (1989) estudiando la tolerancia al escarabajo colorado (*Leptinotarsa decemlineata* Say), concluyeron que las hojas de *S. habrochaites* poseen zingibereno, un compuesto que promueve la tolerancia parcial a este insecto. En nuestro trabajo, las hojas de mayor tamaño se encontraron en la accesión LA2650, por lo ésta representa una alternativa para la tolerancia a esta plaga, al asociarse el tamaño de la hoja con una mayor producción del compuesto.

La accesión LA1777 ha sido ampliamente utilizada en el mejoramiento genético del jitomate, ya que posee alelos que aumentan el rendimiento de frutos y el aumento de °Brix detectados en el cromosoma 1 y 4, respectivamente (Bernacchi *et al.*, 1998; Monforte y Tanksley 2000). En nuestro estudio encontramos que la accesión LA2158 tuvo un peso y tamaño mayores estadísticamente diferentes a los de LA1777, por lo que podría resultar una mejor alternativa.

La tolerancia a insectos en jitomate está asociada con la pubescencia en tallos, hojas y frutos, y un mayor diámetro de tallo en *S. habrochaites* está asociado a una mayor tolerancia a insectos (Quiros *et al.*, 1977), por lo que todas las accesiones evaluadas aquí pueden ser aprovechadas en el mejoramiento genético para tolerancia a insectos en jitomate.

Cuadro 5. Comparación de medias entre accesiones de *S. habrochaites* para 13 variables. Montecillo, 2014.

Accesión	DF	DM	LH	AH	DT	FR	TI	LR	PF	LF	AF	B	SF
LA2409	44 bc	85 e	30.4 cd	16.7 de	1.01 ab	26 a	3 a	20.9 a	1.9 d	1.4 bcd	1.5 de	8.6 b	74 cd
LA1731	46 a	93 cd	39 b	22.9 abc	0.95 ab	25 a	2 ab	14 cd	2.5 cd	1.5 b	1.8 b	8.5 b	56 de
LA2650	47 b	92 cd	47.1 a	25.9 ab	0.98 ab	18 a	2 ab	13.4 d	2.8 bc	1.4 bc	1.8 b	6.5 c	57 de
LA2158	28 d	90 d	30.1 cd	18.3 cde	0.87 b	20 a	2 ab	14.8 bcd	7.1 a	1.9 a	2.3 a	9.1 b	129 a
LA2167	53 a	95 bc	36.1 bc	21.1 bcd	0.94 b	20 a	2 ab	18.7 abc	1.7 d	1.3 d	1.4 e	6.6 c	109 b
LA1223	43 bc	90 d	28.7 d	14.7 e	0.98 ab	25 a	2 ab	15.6 bcd	2 d	1.3 cd	1.5 de	10.3 a	88 c
LA1777	44 bc	100 a	39 b	19.8 cde	0.91 b	18 a	2 ab	17.9 abcd	3.3 b	1.4 bc	1.7 bc	7 c	112 ab
GH0810	39 c	98 ab	41.5 ab	26.7 a	1.1 a	22 a	2 b	19.7 ab	2.2 cd	1.2 d	1.7 cd	6.7 c	49 e
DMS	4.7	3.8	6.5	5.6	0.15	10.7	0.86	5.1	0.8	0.17	0.14	1.1	18

DMS = Diferencia mínima significativa; DF = Días a floración; DM = Días a madurez; LH = Longitud de hoja (cm); AH = Ancho de hoja (cm); DT = Diámetro de tallo (cm); FR = Número de flores por racimo; TI: Tipo de inflorescencia; LR = Longitud de racimo (cm); PF = Peso de fruto (g); LF = Longitud de fruto (cm); AF = Ancho de fruto (cm); B = Sólidos solubles totales (°Brix); SF = Número de semillas por fruto. Medias con letra igual dentro de columna no son estadísticamente diferentes ($p \leq 0.05$).

Entre las siete accesiones de *S. chilense* hubo significancia para la mayoría de las variables, excepto para tipo de inflorescencia y peso de fruto. LA1960 presentó el mayor valor para número de semillas por fruto (82); LA2748 y LA2759 presentaron el mayor número de flores por racimo. Estos rasgos son algunos de los más importantes para determinar el flujo de genes, y por lo tanto la estructura genética y evolutiva de las especies y poblaciones (Barrett, 2008).

La especie *S. chilense* es autoincompatible y posee una amplia variabilidad (Breto *et al.*, 1993), la cual es generada porque su autoincompatibilidad promueve la polinización cruzada, y esta a su vez incrementa la diversidad genética entre y dentro de las accesiones. Como resultado, el promedio de la mayoría de las variables fueron estadísticamente diferentes entre las accesiones.

Chételat *et al.* (2009) encontraron de 20 a 50 semillas en colectas realizadas en el desierto de Atacama al norte de Chile, rango en el cual entran los valores de las especies aquí evaluadas. Rick (1988) también indica que *chilense* es una especie que posee una amplia diversidad, ya que la polinización cruzada es obligada. Entonces, estas accesiones representan una amplia fuente de genes, no solo para las variables evaluadas, pues también se ha demostrado que tiene resistencia a enfermedades virales (Stamova y Chételat, 2000; Griffith y Scott, 2001)

Cuadro 6. Comparación de medias entre accesiones de *S. chilense* para 13 variables. Montecillo, 2014.

Accesión	DF	DM	LH	AH	DT	FR	TI	LR	PF	LF	AF	B	SF
LA2930	40 a	86 a	23.3 bc	14.8 ab	0.88 bc	15 d	2 a	34.4 a	1.6 a	1.1 cd	0.9 b	5.5 c	21 c
LA1960	40 a	88 a	23.6 bc	10.6 b	1 b	19 bcd	3 a	24 b	1.7 a	1.4 a	1.6 a	8.5 a	82 a
LA2759	29 b	87 a	15.1 abc	12.7 ab	0.96 bc	28 a	3 a	30 ab	1.7 a	1.3 ab	1.5 a	7.2 ab	56 b
LA1958	37 a	87 a	27.7 abc	18.2 a	0.9 bc	25 ab	3 a	29 ab	1.2 a	0.97 d	1 b	6.7 bc	50 b
LA2778	30 b	85 a	30.2 a	16.6 ab	0.78 c	24 abc	2 a	24.7 b	1.6 a	1.2 bc	1.5 a	6.1 bc	53 b
LA2748	24 b	88 a	28.3 ab	17.8 ab	0.91 bc	28 a	3 a	28.3 ab	1.8 a	1.1 cd	1.5 a	5.7 c	46 b
LA2750	15 c	79 b	21.7 c	15.8 ab	1.6 a	16 cd	2 a	26 b	1.5 a	1.3 bc	1.6 a	5.6 c	54 b
DMS	5.6	3.4	6.5	7.2	0.2	8	1	7.1	0.8	0.17	0.15	1.3	14

DMS = Diferencia mínima significativa; DF = Días a floración; DM = Días a madurez; LH = Longitud de hoja (cm); AH = Ancho de hoja (cm); DT = Diámetro de tallo (cm); FR = Número de flores por racimo; TI: Tipo de inflorescencia; LR = Longitud de racimo (cm); PF = Peso de fruto (g); LF = Longitud de fruto (cm); AF = Ancho de fruto (cm); B = Sólidos solubles totales (°Brix); SFR = Número de semillas por fruto. Medias con letra igual dentro de columna no son estadísticamente diferentes ($p \leq 0.05$).

CONCLUSIONES

La especie *Solanum peruvianum* presentó la mayor significancia entre sus accesiones para todas las variables, mientras que *Solanum pennellii* presentó entre sus accesiones el menor número de variables con significancia estadística. El peso de los frutos y tipo de inflorescencia no presentaron diferencias estadísticas entre las accesiones de las especies *Solanum pimpinellifolium*, *Solanum habrochaites*, y *Solanum chilense*, por lo que estos caracteres fueron los menos contrastantes y menos variables.

Las accesiones dentro de especies mostraron una amplia diversidad en las variables evaluadas, lo que las constituye como germoplasma promisorio para usarse en el desarrollo de programas de mejoramiento genético; existen, además, características como la resistencia a factores bióticos y abióticos distintivas de cada especie y accesión, que pueden ser fundamentales al elegir el programa de introgesión de genes a variedades elite de jitomate.

La diversidad presente entre las accesiones de cada especie, susceptible de ser aprovechada, está fundamentada en el tipo de respuesta al nicho ecológico en el que se encuentran, por lo que cada accesión representa diversos niveles de adaptabilidad a los ambientes. Además, una característica sobresaliente en varias especies y accesiones fueron los valores altos de grados °Brix, como en *S. habrochaites*, *S. pennelli*, *S. pimpinellifolium*, *S. chilense* y *S. peruvianum*, característica de mucho valor en el mejoramiento genético del jitomate cultivado.

LITERATURA CITADA

Barrett, S. C. H (2008) Major evolutionary transitions in flowering plant reproduction: an overview. *Int. J. Plant Sci.* 169:1–5.

Bernacchi D., Beck-Bunn T., Emmaty D., Eshed Y., Inai S., Lopez J., Petiard V., Sayama H., Uhlig J., Zamir D., Tanksley S (1989) Advanced backcross QTL analysis of tomato. II. Evaluation of near-isogenic lines carrying single-donor introgressions for desirable wild QTL-alleles derived from *L. hirsutum* and *L. pimpinellifolium*. *Theor Appl Genet* 97:170-180.

Bonilla-Barrientos O., R. Lobato-Ortiz, J. J. García-Zavala, S. Cruz-Izquierdo, D. Reyes-López, E. Hernández-Leal y A. Hernández-Bautista (2014) Diversidad agronómica y morfológica de tomates arriñonados y tipo pimiento de uso local en Puebla y Oaxaca, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 37: 129 – 139.

Breto M. P., M. J. Asins., and E. A. Carbonell (1993) Genetic variability in *Lycopersicon* species and their genetic relationships. *Theor Appl Genet* 86:113-120.

Carter C. D., T. J. Gianiagna, J. N. Sacalis (1989) Sesquiterpenes in glandular trichomes of a wild tomato species and toxicity to the Colorado potato beetle. *Journal of Agriculture and Food Chemistry.* 37: 1425.

Chételat R. T., R. A. Pertuze, L. Faundez, E. B. Graham and C. M. Jones (2009) Distribution, ecology and reproductive biology of wild tomatoes and related nightshades from the Atacama Desert region of northern Chile. *Euphytica* 167:77–93.

Chetelat R. T., R. A. Pertuze, L. Faundez, E. B. Graham, C. M. Jones (2009)

Distribution, ecology and reproductive biology of wild tomatoes and related nightshades from the Atacama Desert region of northern Chile. *Euphytica* 167:77-93.

Fernie A. R., Y. Tadmor y 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*. 1:1-52.

Griffiths P. D. and J.W. Scott (2001) Inheritance and Linkage of Tomato Mottle Virus Resistance Genes Derived from *Lycopersicon chilense* Accession LA 1932. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 126:462-467.

Hernández-Leal E., R. Lobato-Ortiz, J. J. García-Zavala, D. Reyes- López, A. Méndez-López, O. Bonilla-Barrientos y A. Hernández-Bautista (2013) Comportamiento agronómico de poblaciones F₂ de híbridos de tomate (*Solanum lycopersicum L.*). *Revista Fitotecnia Mexicana* 36:209-215.

Ladizinsky G (1998) Plant evolution under domestication. Dordrecht: Kluwer Academic Press. 262.

Lee S. W. and T. Iwase (1998) Multiple linear regression analysis of factors determining sugar content of tomatoes. *RDA J. Horticult. Sci.* 40: 48-54.

Mercer K. L. and H. R. Perales (2010) Evolutionary response of landraces to climate change in centers of crop diversity. *Evolutionary Applications* 3:480-493.

Monforte A, and S. D. Tanksley (2000) Development of a set of near isogenic and backcross recombinant inbred lines containing most of the *Lycopersicon hirsutum* genome in a *L. esculentum* genetic background: a tool for gene mapping and gene discovery. *Genome* 43: 803–813.

Peralta E. I. and D. M. Spooner (2001) granule-bound starch synthase (GBSSI) gene phylogeny of wild tomatoes (*Solanum* l. section *lycopersicon* [mill.] wettst. subsection *lycopersicon*). *American Journal of Botany*. 88:1888–1902.

Peralta E. I. and D. M. Spooner (2001) granule-bound starch synthase (GBSSI) gene phylogeny of wild tomatoes (*Solanum* l. section *lycopersicon* [mill.] wettst. subsection *lycopersicon*). *American Journal of Botany*. 88:1888-1902.

Peralta I. E. and D. M. Spooner (2007) History, Origin and Early Cultivation of Tomato (*Solanaceae*). In: *Genetic Improvement of Solanaceous Crop*, Vol. 2: Tomato. M. K. Razdan and A. K. Mattoo (eds). Science Publishers. Enfield, New Hampshire, USA. 3:1-24.

Quiros C. F., M. A. Stevens, C. M. Rick, M. L. Kok-Yokomi (1977) Resistance in the tomato to the pink form of the potato aphid (*Macrosiphum euphorbiae* Thomas): the role of anatomy, epidermal hairs, and foliage composition. *Journal of the American Society of Horticulture and Science* 102: 166.

Rick C. M (1973) Potential genetic resources in tomato species: clues from observations in native habitats. In: A. M. Srb (ed.), *Genes, Enzymes, and Populations*. Plenum Press, New York. pp. 255-269.

Rick C. M (1988) Tomato-like nightshades: affinities, auto-ecology, and breeders opportunities. *Economic Botany* 42: 145-154.

Rick C. M. (1978) The tomato. *Science American*, vol. 23, pp. 76–87.

Rick C. M. (1986) Germplasm resources in the wild tomato species. *Acta Horticulturae* 190:39-48.

Rick C. M. (1988) Tomato-like nightshades: affinities, autoecology, and breeders opportunities. *Econ Bot* 42:145-154.

Rick C. M. and J. F. Forbes (1975) Allozyme variation in the cultivated tomato and closely related species. *Bull. Torrey Bot. Club* 102:376-384.

Rick C. M. and M. Holle (1990) Andean *Lycopersicum esculentum* var. *cerasiforme*: Genetic Variation and Its Evolutionary Significance. *Economic Botany* 44:69-78.

Rick C. M. and R. T. Chetelat (1995) Utilization of related wild species for tomato improvement. *Acta Horticulturae* 412: 21-38.

Rick C. M. and S. D. Tanksley (1981) Genetic variation in *Solanum pennellii*: comparisons with two other sympatric tomato species. *Plant Syst Evol* 139:11-45.

Rodríguez R. G., G. R. Pratta, R. Zorzoli y A. L. Picardi (2006) Evaluation of plant and fruit traits in recombinant inbred lines of tomato obtained from a cross between *Lycopersicon esculentum* and *L. pimpinellifolium*. *Ciencia e Investigación Agraria*. 33:111-118.

SAS Institute. (2002) User's guide of SAS (Statistical Analysis System). SAS Institute Inc. Cary, N. C. USA. 550.

Spooner D. M., I. E. Peralta, S. Knapp (2005) Comparison of AFLPs with other markers for phylogenetic inference in wild tomatoes [*Solanum L.* section *Lycopersicon* (Mill.) Wettst.]. *Taxon*. 54:43-61

Stamova B. S. and Chetelat R. T (2000) Inheritance and genetic mapping of cucumber mosaic virus resistance introgressed from *Lycopersicon chilense* into tomato. *Theor Appl Genet* 101:527-537.

Steiner A. A. (1984) The Universal Nutrient Solution. In: Proceedings 6th International Congress on Soilless Culture. Wageningen, The Netherlands. 633-650.

Taylor, I. B (1986) Biosystematic of the tomato, in .I. G. Atherton & .I. Rudich (eds.). *The tomato crop: a scientific basis for improvement*. Chapman and Hall, London. 1- 34

Zamir D (2001) Improving plant breeding with exotic genetic libraries. *Nat Rev Genet* 2: 983-989.

Zuriaga E, J. Blanca y F. Nuez (2009) Classification and phylogenetic relationships in *Solanum* section *Lycopersicon* based on AFLP and two nuclear gene sequences. *Genet. Resour. Crop Evol.* 56: 663-678.

CONCLUSIONES GENERALES

Las especies silvestres de *Solanum* emparentadas con el jitomate cultivado representan una importante fuente de genes que pueden usarse en el mejoramiento genético de la especie *lycopersicum*, ampliando con ello su reducida base genética.

De las nueve especies evaluadas, las especies *Solanum ochranthum* y *Solanum lycopersicoides* fueron las que presentaron los más altos contenidos de sólidos solubles totales, en promedio de accesiones por especie. Esto las hace una fuente muy importante para mejorar la calidad de cultivares modernos de *Solanum lycopersicum*.

Los primeros tres componentes principales explicaron la mayor variación entre las especies, donde las variables de rendimiento, precocidad y sólidos solubles influyeron en mayor medida en la variabilidad total explicada, que fue del 73%.

Mediante el análisis de conglomerados, las accesiones de las especies silvestres se agruparon por especies, formando tres grupos genéticos, donde la autoincompatibilidad, la pubescencia y las variables evaluadas permitieron la diferenciación perfectamente de los grupos.

Las especies autocompatibles presentaron una menor diversidad, comparadas con las especies autoincompatibles, ya que estas últimas tienen la capacidad de recombinarse con individuos diferentes; esto se observó en *Solanum pimpinellifolium*, especie autocompatible que presentó menor diversidad en comparación con *Solanum peruvianum*, especie en donde doce de las trece variables resultaron con diferencias estadísticas significativas entre sus accesiones.

LITERATURA CITADA GENERAL

FAO (Food and Agricultural organization of United Nations) (2013) Statical Database: Faostat. <http://faostat.fao.org/>. (Consultado 04 de Diciembre 2015).

Hoyt E (1992) Conservando los parientes silvestres de las plantas cultivadas. Addison-Wesley Iberoamericana S. A. Wilmington, Delaware, U S A. 52.

Jenkins J. A (1948) The origin of the cultivated tomato. *Economy Botany*.2:379-392.

Miller J. C. and S.D. Tanksley (1990) RFLP analysis of phylogenetic relationships and genetic variation in the genus *Lycopersicon*. *Theoretical and Applied Genetics* 80:437-448.

Miller P (1754) The gardener's dictionary, Abridged 4th ed. London: John and James Rivington.

Nesbitt T. C. and 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.

Peralta E. I. and M. D. Spooner (2001) Granule-bound starch synthesis (GBSSI) gene phylogeny of wild tomatoes (*Solanum L.* section *Lycopersicon* [Mill.] Wettst. subsection *Lycopersicon*). *American Journal Botany*.88:1888-1902.

Peralta I. E., D. M. Spooner and S. Knapp (2008) Taxonomy of wild tomatoes and their relatives (*Solanum* sect. *Lycopersicoides*, sect. *Juglandifolia*, sect. *Lycopersicon*;

Solanaceae). Systematic Botany Monographs Vol. 84. American Society of Plant Taxonomists, USA. 186.

Peralta I. E., Knapp S., Spooner D. M (2006) Nomenclature for wild and cultivated tomatoes. Tomato Genetics Cooperative Report 56: 6-12.

Rick C. M (1979) Biosystematic studies in *Lycopersicon* and Closely Related Species of Solanum. In: Hawkes, J., G. Lester and A. D. Skelding (Eds). The biology and taxonomy of the Solanaceae, Linnean. Society of London, London, U. K: 667-677.

Rick C. M (1988) Tomato-like nightshades: affinities, auto-ecology, and breeders opportunities. Economic Botany. 42:145-154.

Taylor I. B (1986) Biosystematics of the tomato. In: Atherton JG, Rudich J (eds) The tomato crop: a scientific basis for improvement. Chapman and Hall, London, pp 1-34.

Williams C. E. and St. Clair D. A (1993) Phenetic relationships and levels of variability detected by restriction fragment length polymorphism and random amplified DNA analysis of cultivated and wild accessions of *Lycopersicon esculentum*. Genome. 36:619-630.

ANEXOS

Anexo 1. Análisis de varianza para las variables de las accesiones de *Solanum pennellii*.

Fuente de variación	CM	ERROR	CV %	INT	MEDIA	DE
Días a floración	5.8 ns	5	6.7	30-39	33	2.4
Días a madurez	218*	5	2.5	77-98	89	8
Longitud de hoja	18*	3	8.4	15-27	20.5	3
Ancho de hoja	1.9 ns	2.3	12	10-15	12.4	1.4
Diámetro de tallo	0.012*	0.0029	4.5	1-1.3	1.19	0.08
Número de flores por racimo	14 ns	5	16	9-19	13.8	2.7
Tipo de inflorescencia	0.066 ns	0.066	16	1-2	1.6	1
Longitud de racimo	4 ns	8.2	11	21-31	25	2.6
Peso de fruto	1.5*	0.07	10	1.5-3.9	2.5	0.7
Longitud de fruto	0.0044 ns	0.015	9.3	1.1-1.6	1.3	0.1
Ancho de fruto	0.014 ns	0.006	4.6	1.6-1.9	1.7	0.1
Sólidos solubles totales	6.7**	0.14	6.3	6.2-10.2	8.1	1.5
Número de semillas por fruto	3049*	246	8	140-258	197	32
GL	4	38				

CM = cuadrado medio; GL = Grados de libertad; *P ≤ 0.05 **; P ≤ 0.01; DE = Desviación estándar; INT = Intervalo.

Anexo 2. Análisis de varianza para las variables de las accesiones de *Solanum pimpinellifolium*.

Fuente de variación	CM	ERROR	CV %	MEDIA	INT	DE
Días a floración	8.7 ns	3.6	13.7	13.8	10-17	2
Días a madurez	540*	3	2.7	63	49-83	13
Longitud de hoja	12*	2.2	7.7	19	14-25	3
Ancho de hoja	12*	3	14	11.8	7.5-15	2.3
Diámetro de tallo	0.07*	0.003	6	0.98	0.8-1.3	0.15
Número de flores por racimo	30*	5	14.5	15.6	10-24	3.6
Tipo de inflorescencia	1	0	0	1	1	0
Longitud de racimo	86*	4	14	14.2	7-24	5.3
Peso de fruto	0.25*	0.08	21	1.4	0.9-2	0.36
Longitud de fruto	0.025*	0.008	7.5	1.2	1-1.45	0.11
Ancho de fruto	0.07*	0.01	7.6	1.3	1.1-1.8	0.16
Sólidos solubles totales	10*	0.13	6	6.5	5.8-9.4	1.13
Número de semillas por fruto	239*	4	7.6	26	15-41	8.8
GL	6	12				

CM = cuadrado medio; GL = Grados de libertad; *P ≤ 0.05 **; P ≤ 0.01; DE = Desviación estándar; INT = Intervalo.

Anexo 3. Análisis de varianza para las variables de las accesiones de *Solanum peruvianum*.

Fuente de variación	CM	ERROR	CV %	INT	MEDIA	DE
Días a floración	148**	4	10	13-44	19	7
Días a madurez	33.5**	2.4	1.9	76-89	83	3.4
Longitud de hoja	33.4**	0.6	3.4	15-32.5	22	3.8
Ancho de hoja	8*	4	16	8.6-21	12.5	2.6
Diámetro de tallo	0.03**	0.002	5	0.6-1.1	0.8	0.1
Número de flores por racimo	140**	10	16	8-35	19	7.1
Tipo de inflorescencia	0.68*	0.11	19	1-3	1.7	0.35
Longitud de racimo	229**	10	11	9.5-49	29	9
Peso de fruto	12**	0.3	15	1-9.8	3.4	2
Longitud de fruto	0.28**	0.008	6	1-2.3	1.4	0.3
Ancho de fruto	0.21**	0.009	6	1.2-2.2	1.6	0.3
Sólidos solubles totales	2.5**	0.1	5	5.4-8.9	6.6	0.9
Número de semillas por fruto	3142**	100	8	73-183	123	32
GL	11	22				

CM = cuadrado medio; GL = Grados de libertad; * $P \leq 0.05$ **; $P \leq 0.01$; DE = Desviación estándar; INT = Intervalo.

Anexo 4. Análisis de varianza para las variables de las accesiones de *Solanum neorickii*.

Fuente de variación	CM	ERROR	CV %	INT	MEDIA	DE
Días a floración	8.6 ns	36	37	12-32	24	7.3
Días a madurez	8 ns	0.4	1	80-83	82	1.5
Longitud de hoja	0.32 ns	1.8	7	18-21.4	20	1.4
Ancho de hoja	0.08*	0.002	0.4	11-14.5	13	1.5
Diámetro de tallo	0.002 ns	0.0007	4	0.61-0.7	0.7	0.03
Número de flores por racimo	4 ns	0.66	9	8-11	9	1.1
Longitud de racimo	21*	0.8	8	9-15.2	11.5	2.3
Peso de fruto	1.2*	0.02	9	0.8-1.8	1.3	0.5
Longitud de fruto	0.02 ns	0.007	7	1-1.4	1.2	0.01
Ancho de fruto	0.11*	0.002	3.4	1.2-1.6	1.3	0.2
Sólidos solubles totales	0.7 ns	0.13	5	6.3-7.5	7	0.5
Número de semillas por fruto	988*	54	7.5	83-117	98	15
GL	1	2				

CM = cuadrado medio; GL = Grados de libertad; * $P \leq 0.05$ **; $P \leq 0.01$; DE = Desviación estándar; INT = Intervalo.

Anexo 5. Análisis de varianza para las variables de las accesiones de *Solanum habrochaites*.

Fuente de variación	CM	ERROR	CV %	INT	MEDIA	DE
Días a floración	166**	3	3.8	26-54	43	7.6
Días a madurez	68**	2	1.4	85-100	92	4.5
Longitud de hoja	124**	5	6	26-50.3	36	7
Ancho de hoja	53**	4	9	13-28	20	4
Diámetro de tallo	0.013*	0.003	5	0.8-1.1	0.96	0.08
Número de flores por racimo	29 ns	14	17	16-32	22	4.4
Tipo de inflorescencia	0.23*	0.89	14	1-3	2	0.4
Longitud de racimo	23*	3.1	11	12-23.7	16.5	3
Peso de fruto	9.5**	0.08	9	1.5-7.5	3	1.8
Longitud de fruto	0.1**	0.004	4	1.2-1.9	1.4	0.2
Ancho de fruto	0.3**	0.002	3	1.4-2.4	1.7	0.3
Sólidos solubles totales	9**	0.2	4.6	6.3-11.5	8.2	1.6
Número de semillas por fruto	2699**	41	7.5	51-143	84	29.5
GL	6	12				

CM = cuadrado medio; GL = Grados de libertad; * $P \leq 0.05$ **; $P \leq 0.01$; DE = Desviación estándar; INT = Intervalo.

Anexo 6. Análisis de varianza para las variables de las accesiones de *Solanum chmielewskii*.

Fuente de variación	CM	ERROR	CV %	INT	MEDIA	DE
Días a floración	19*	0.33	1.7	30-36	33	2.3
Días a madurez	11.4*	1.4	2	80-85	82	2.2
Longitud de hoja	0.6 ns	2	8	16.5-20	18	1.2
Ancho de hoja	1.6 ns	2.6	15	9.5-14	11	1.6
Diámetro de tallo	0.002 ns	0.0017	5	0.7-0.9	0.8	0.04
Número de flores por racimo	0.11 ns	0.3	7	7-9	8	0.9
Longitud de racimo	58*	4	14	9-20.3	14.5	4
Peso de fruto	0.05*	0.007	5	1.2-1.8	1.5	0.2
Longitud de fruto	0.004 ns	0.003	5	1.2-1.4	1.2	0.06
Ancho de fruto	0.05*	0.002	3.2	1.3-1.6	1.5	0.1
Sólidos solubles totales	0.3 ns	0.2	5	7.2-8.8	8	0.5
Número de semillas por fruto	1064**	3	2.3	52-91	70	16
GL	2	4				

CM = cuadrado medio; GL = Grados de libertad; *P ≤ 0.05 **; P ≤ 0.01; DE = Desviación estándar; INT = Intervalo.

Anexo 7. Análisis de varianza para las variables de las accesiones de *Solanum chilense*.

Fuente de variación	CM	ERROR	CV %	INT	MEDIA	DE
Días a floración	257**	4	7	14-41	31	9
Días a madurez	29**	1.4	1.4	79-88	86	3
Longitud de hoja	29*	5	9	19-33.6	26	4
Ancho de hoja	23*	7	18	10-21.3	15	3.3
Diámetro de tallo	0.24**	0.004	7	0.75-1.6	1	0.3
Número de flores por racimo	84*	8	13	13-33	22	5.6
Tipo de inflorescencia	0.4*	0.13	14	2-3	2.5	0.5
Longitud de racimo	39*	6	9	20-36	28	4
Peso de fruto	0.15 ns	0.08	18	0.9-2.2	1.5	0.3
Longitud de fruto	0.07**	0.004	5	0.9-1.5	1.2	0.2
Ancho de fruto	0.23**	0.003	4	0.8-1.6	1.4	0.3
Sólidos solubles totales	3.5**	0.22	7	5.3-9.4	6.5	1.1
Número de semillas por fruto	964**	25	10	18-87	52	17
GL	6	12				

CM = cuadrado medio; GL = Grados de libertad; * $P \leq 0.05$ **; $P \leq 0.01$; DE = Desviación estándar; INT = Intervalo.

Anexo 8. Comparación de medias para las variables de las accesiones de *Solanum neorickii*.

Accesión	DF	DM	LH	AH	DT	FR	TI	LR	PF	LF	AF	B	SF
LA 2319	25 a	81 a	19.5 a	12.8 b	0.63 a	10 a	1 a	10 b	0.87 b	1.1 a	1.2 b	7.1 a	85 a
LA 2133	23 a	83 a	20 a	13 a	0.67 a	8 a	1 a	13 a	1.8 a	1.3 a	1.5 a	6.4 a	111 a
DMS	31	2.1	4.7	0.14	0.09	2.8	0.2	3.1	0.43	0.3	0.16	1.2	26

Anexo 9. Comparación de medias para las variables de las accesiones de *Solanum chmielewskii*.

Accesión	DF	DM	LH	AH	DT	FR	TI	LR	PF	LF	AF	B	SF
LA 2680	33 b	83 ab	18 a	11.5 a	0.76 a	8 a	1 a	18.7 a	1.7 a	1.3 a	1.5 a	7.8 a	66 b
LA 2695	35 a	80 b	17.8 a	10.3 a	0.78 a	8 a	1 a	14.6 b	1.5 ab	1.3 a	1.5 a	8 a	54 c
LA 1028	30 c	84 a	18.7 a	11.6 a	0.81 a	8 a	1 a	10 b	1.4 b	1.2 a	1.3 b	8.4 a	91 a
DMS	1.7	3.5	4.2	4.6	0.12	1.2	0.4	5.8	0.23	0.16	0.13	1.2	4.7

DMS = Diferencia mínima significativa; DF = Días a floración; DM = Días a madurez; LH = Longitud de hoja (cm); AH = Ancho de hoja (cm); DT = Diámetro de tallo (cm); FR = Número de flores por racimo; TI: Tipo de inflorescencia; LR = Longitud de racimo (cm); PF = Peso de fruto (g); LF = Longitud de fruto (cm); AF = Ancho de fruto (cm); B = Sólidos solubles totales (°Brix); SFR = Número de semillas por fruto. Medias con letra igual dentro de columna no son estadísticamente diferentes ($p \leq 0.05$).

Anexo 10. Sistema de reproducción en las accesiones evaluadas.

Especie	Accesión	Sistema de reproducción
<i>Solanum pennellii</i>	LA2580	Autoincompatible
<i>Solanum pennellii</i>	LA0716	Autocompatible
<i>Solanum pennellii</i>	LA1272	Autoincompatible
<i>Solanum pennellii</i>	LA1367	Autocompatible
<i>Solanum pennellii</i>	LA1277	Autocompatible
<i>Solanum pimpinellifolium</i>	LA1584	Autocompatible
<i>Solanum pimpinellifolium</i>	LA1689	Autocompatible
<i>Solanum pimpinellifolium</i>	LA1237	Autocompatible
<i>Solanum pimpinellifolium</i>	LA1593	Autocompatible
<i>Solanum pimpinellifolium</i>	LA1576	Autocompatible
<i>Solanum pimpinellifolium</i>	LA0373	Autocompatible
<i>Solanum pimpinellifolium</i>	LA0442	Autocompatible
<i>Solanum peruvianum</i>	LA2172	Autoincompatible
<i>Solanum peruvianum</i>	LA1982	Autoincompatible
<i>Solanum peruvianum</i>	LA1677	Autoincompatible
<i>Solanum peruvianum</i>	LA1973	Autoincompatible
<i>Solanum peruvianum</i>	LA1360	Autocompatible
<i>Solanum peruvianum</i>	LA0103	Autocompatible
<i>Solanum peruvianum</i>	LA0446	Autocompatible
<i>Solanum peruvianum</i>	LA1346	Autocompatible
<i>Solanum peruvianum</i>	LA1336	Autoincompatible
<i>Solanum peruvianum</i>	LA1274	Autocompatible

<i>Solanum peruvianum</i>	LA1365	Autoincompatible
<i>Solanum peruvianum</i> var. <i>humifusum</i>	LA2152	Autocompatible
<i>Solanum neorickii</i>	LA2319	Autocompatible
<i>Solanum neorickii</i>	LA2133	Autocompatible
<i>Solanum lycopersicoides</i>	LA2408	Autoincompatible
<i>Solanum habrochaites</i>	LA2409	Autoincompatible
<i>Solanum habrochaites</i>	LA1731	Autocompatible
<i>Solanum habrochaites</i>	LA2650	Autocompatible
<i>Solanum habrochaites</i>	LA2158	Autocompatible
<i>Solanum habrochaites</i>	LA2167	Autoincompatible
<i>Solanum habrochaites</i> (glabratum)	LA1223	Autocompatible
<i>Solanum habrochaites</i>	LA1777	Autocompatible
<i>Solanum habrochaites</i> 2007-GH0810	GH0810	Autoincompatible
<i>Solanum chmielewski</i>	LA2680	Autocompatible
<i>Solanum chmielewski</i>	LA2695	Autocompatible
<i>Solanum chmielewski</i>	LA1028	Autocompatible
<i>Solanum ochranthum</i>	LA2162	Autoincompatible
<i>Solanum chilense</i>	LA2930	Autoincompatible
<i>Solanum chilense</i>	LA 1960	Autoincompatible
<i>Solanum chilense</i>	LA2759	Autoincompatible
<i>Solanum chilense</i>	LA1958	Autoincompatible
<i>Solanum chilense</i>	LA2778	Autoincompatible
<i>Solanum chilense</i>	LA2748	Autoincompatible
<i>Solanum chilense</i>	LA2750	Autoincompatible
