

Universidad Autónoma Chapingo

"ENSEÑAR LA EXPLOTACIÓN DE LA TIERRA, NO LA DEL HOMBRE"

Departamento de Fitotecnia

Instituto de Horticultura

ENDOGAMIA Y HETEROSIS EN CUATRO POBLACIONES DE TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.)

TESIS

Que como requisito parcial
para obtener el grado de:

**DOCTOR EN CIENCIAS
EN HORTICULTURA**

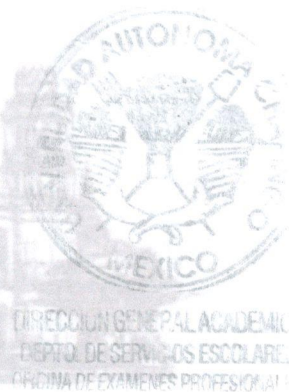
Presenta:

NATANAEL MAGAÑA LIRA

Bajo la supervisión de:

DR. AURELIANO PEÑA LOMELÍ

Chapingo, Estado de México, diciembre de 2019.



**ENDOGAMIA Y HETEROSIS EN CUATRO POBLACIONES DE
TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.)**

Tesis realizada por **Natanael Magaña Lira**, bajo la supervisión del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

Director:



Dr. Aureliano Peña Lomelí

Asesor:



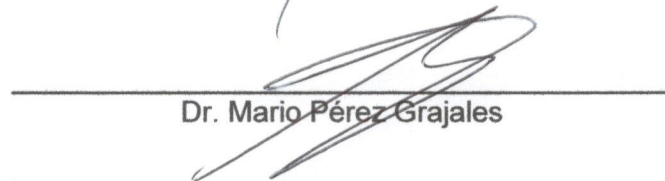
Dr. Jaime Sahagún Castellanos

Asesor:



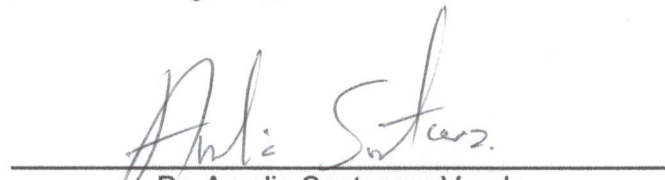
Dr. Juan Enrique Rodríguez Pérez

Asesor:



Dr. Mario Pérez Grajales

Lector Externo:



Dr. Amalio Santacruz Varela

Diciembre de 2019

CONTENIDO

LISTA DE CUADROS.....	v
LISTA DE FIGURAS.....	vi
DEDICATORIAS.....	viii
AGRADECIMIENTOS	ix
DATOS BIOGRÁFICOS	x
RESUMEN GENERAL	xi
GENERAL SUMMARY	xii
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
1.1 Objetivos	2
1.2 Hipótesis	3
CAPÍTULO 2. REVISIÓN DE LITERATURA	4
2.1 Importancia del cultivo	4
2.2 Variedades de uso actual.....	4
2.3 Mejoramiento genético de tomate de cáscara	5
2.4 Diseños de cruza dialélicas.....	6
2.5 Heterosis.....	7
2.6 Modelo para el estudio de la heterosis.....	9
2.7 Estudios sobre heterosis e hibridación en tomate de cáscara	10
2.8 Literatura citada	12
CAPÍTULO 3. POLINIZACIÓN MANUAL EN DOS VARIEDADES DE TOMATE DE CÁSCARA (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.) EN INVERNADERO.....	16
RESUMEN	16
ABSTRACT	17
3.1 Introducción	18

3.2 Materiales y métodos	21
3.3. Resultados y discusión	24
3.3.1 Análisis de varianza.....	24
3.3.2 Comparación de medias de las variedades.....	25
3.3.3 Comparación de medias del tiempo de polinización (días)	26
3.3.4 Análisis de familias en cada variedad.....	27
3.3.5 Interacción variedad x tiempo.....	29
CAPÍTULO 4. MEDIA GENOTÍPICA DE POBLACIONES OBTENIDAS POR APAREAMIENTO ALEATORIO DE FAMILIAS DE MEDIOS HERMANOS MATERNOS	35
RESUMEN	35
ABSTRACT	36
4.1 Introducción	37
4.2 Materiales y métodos.....	39
4.2.1 Estudio teórico.....	39
4.2.2 Verificación práctica	40
4.3 Resultados y discusión	42
4.3.1 Arreglos gaméticos y genotípicos.....	42
4.3.2 Medias genotípicas.....	45
4.3.3 Evaluación en campo	50
4.4 Conclusiones	56
4.5 Referencias.....	57
CAPÍTULO 5. ANÁLISIS DIALÉLICO Y HETEROSIS DE CRUZAS INTERFAMILIARES EN TOMATE DE CÁSCARA (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.)	59
RESUMEN	59
ABSTRACT	60

5.1 Introducción	61
5.2 Materiales y métodos	62
5.3 Resultados y discusión	66
5.3.1 Cruzas entre familias C_0	66
5.4 Conclusiones	86
5.5 Referencias.....	86

LISTA DE CUADROS

Cuadro 3.1. Cuadrados medios del análisis de varianza de las cinco variables evaluadas en dos familias de las variedades Diamante y Manzano Tepetlixpa de tomate de cáscara (otoño-invierno de 2015).....	25
Cuadro 3.2. Comparación de medias de las variables evaluadas en dos variedades de tomate de cáscara (otoño-invierno de 2015).....	26
Cuadro 3.3. Comparación de medias de las variables evaluadas en cinco días diferentes en los que se realizó la polinización manual (otoño-invierno de 2015).....	27
Cuadro 4.1. Cuadrados medios del análisis de varianza para nueve variables evaluadas en de tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.).....	50
Cuadro 4.2. Comparación de medias de nueve variables evaluadas en cuatro poblaciones de tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.).....	52
Cuadro 4.3. Comparación de medias de nueve variables evaluadas en siete generaciones de tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.).....	53
Cuadro 5.1. Identificación de cruzas realizadas entre 11 progenitores C_0 de tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2015.....	63
Cuadro 5.2. Identificación de cruzas realizadas entre 12 progenitores C_4 de tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2017.....	64
Cuadro 5.3. Cuadrados medios del análisis de varianza con el método I de cruzas dialélicas de Griffing (1956) (C_0) para nueve caracteres evaluados en tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2016.....	68

Cuadro 5.4. Aptitud Combinatoria General (ACG) de 11 progenitores C ₀ para nueve caracteres evaluados en tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2016.....	69
Cuadro 5.5. Efecto Materno (EM) de 11 progenitores C ₀ para peso de 10 frutos en el primer corte (PF1) evaluado en tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2016.....	72
Cuadro 5.6. Medias de cruas entre progenitores C ₀ y heterosis respecto al mejor progenitor para rendimiento por planta en tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2016.....	74
Cuadro 5.7. Cuadrados medios del análisis de varianza con el método I de cruas dialélicas de Griffing (1956) (C ₄) para nueve caracteres evaluados en tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2018.....	76
Cuadro 5.8. Aptitud Combinatoria General (ACG) de 12 progenitores (C ₄) para nueve caracteres evaluados en tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2018.....	77
Cuadro 5.9. Medias de cruas entre progenitores C ₄ y heterosis respecto al mejor progenitor para rendimiento por planta en tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2018.....	83
Cuadro 5.10. Medias de cruas entre progenitores C ₄ y heterosis respecto al mejor progenitor para seis variables evaluadas en tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2018.....	84
Cuadro 5.11. Medias de 12 progenitores C ₄ para nueve caracteres evaluados en tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2018.....	85

LISTA DE FIGURAS

Figura 3.1. Número total de semillas (NTS) producidas por frutos de las dos familias de las variedades Diamante y Manzano Tepetlixpa polinizadas manualmente en cinco días diferentes.....	28
Figura 3.2. Peso de 100 Semillas (P100S) de las dos familias de la variedad Diamante y Manzano Tepetlixpa polinizadas manualmente en cinco días diferentes.....	28

Figura 3.3. Peso de Frutos (PF) de las variedades de tomate de cáscara Diamante y Manzano Tepetlixpa polinizadas manualmente en cinco días diferentes.....	29
Figura 3.4. Número total de semillas (NTS) de tomate de cáscara de las variedades Diamante y Manzano Tepetlixpa polinizadas manualmente en cinco días diferentes.....	30
Figura 4.1. Medias genotípicas de la población original, la familia de medios hermanos formada al seleccionar un individuo, y dos incrementos de semilla obtenidos por apareamiento aleatorio dentro de poblaciones.....	46
Figura 4.2. Comparación de medias entre familias dentro de cuatro poblaciones de tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.).....	54
Figura 4.3. Comportamiento del rendimiento por planta en cuatro poblaciones de tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.) en siete generaciones.....	55
Figura 4.4. Comportamiento del tamaño de fruto en cuatro poblaciones de tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.) en siete generaciones.....	56
Figura 5.1. Aptitud Combinatoria Específica (ACE) de cruas entre 11 progenitores C_0 para tres caracteres evaluados en tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2016.....	71
Figura 5.2. Heterosis respecto al progenitor medio de cruas entre 11 progenitores C_0 de tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2016.....	73
Figura 5.3. Aptitud Combinatoria Específica (ACE) de cruas entre 12 progenitores C_4 para cinco caracteres evaluados en tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2018.....	79
Figura 5.4. Heterosis respecto al progenitor medio de cruas entre 12 progenitores C_4 de tomate de cáscara (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2018.....	81

DEDICATORIAS

A mi hija Cristina.

A mi esposa Alma Cristina.

A la memoria de mi padre Felipe.

A mi madre Antonia.

A mis hermanos Elisa, María Guadalupe, Tobías, Esther, María Salomé y Rebeca.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el apoyo otorgado para la realización de mis estudios de doctorado a través del Programa de Fomento, Formación y Consolidación de Capital Humano de Alto Nivel.

A la Universidad Autónoma Chapingo, mi *Alma Mater*, y en especial al Instituto de Horticultura del Departamento de Fitotecnia, por ser un espacio de aprendizaje e intercambio de ideas.

A mi comité asesor, Dr. Aureliano Peña Lomelí, Dr. Jaime Sahagún Castellanos, Dr. Juan Enrique Rodríguez Pérez, Dr. Mario Pérez Grajales y Dr. J. Jesús López Reynoso, por su aporte a mi formación académica y a la culminación de este trabajo.

Al Dr. Amalio Santacruz Varela, por colaboración como lector externo.

A todos los maestros que tomaron parte en mi formación, por su contribución a mi desarrollo académico y profesional.

A César Ayala, Eusebio Moreno y Omar Ramírez, por su amistad y su apoyo invaluable durante la fase de campo.

A los alumnos y tesistas del Programa de Mejoramiento Genético de Tomate de Cáscara, que se han convertido en familia, por su colaboración en el trabajo de campo.

A los alumnos y tesistas de los programas de mejoramiento genético de chile manzano y jitomate, por el apoyo y la convivencia en campo.

A los miembros del *Cacarizos Le Club*, por su amistad y apoyo moral, y porque su recinto ha sido siempre un remanso de paz en los momentos difíciles.

A los alumnos de las carreras de Ingeniería Agronómica Especialista en Fitotecnia y Licenciatura en Agronomía en Horticultura Protegida, por su contribución al desarrollo de este trabajo durante sus prácticas de campo.

DATOS BIOGRÁFICOS

Datos personales

Nombre: Natanael Magaña Lira

Fecha de Nacimiento: 13 de mayo de 1980

Lugar de Nacimiento: Puruándiro, Michoacán, México.

CURP: MALN800513HMNGRT09

Cartilla del S.M.N.: C-3978677

Profesión:

Ingeniero Agrónomo Especialista en Fitotecnia.

Cédula 4215251

Maestro en Ciencias en Horticultura

Cédula 5244824



Desarrollo Académico

Bachillerato: 1995-1998 Preparatoria Agrícola, Universidad Autónoma Chapingo

Licenciatura: 1998-2002 Departamento de Fitotecnia, UACH

Maestría: 2004-2005 Instituto de Horticultura, UACH

Doctorado: 2016-2019 Instituto de Horticultura, UACH

RESUMEN GENERAL

ENDOGAMIA Y HETEROSIS EN CUATRO POBLACIONES DE TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.)¹

El tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.), originario de México, es de las hortalizas más importantes en este país. Se tienen pocas variedades mejoradas por selección, y no existen híbridos de este cultivo debido a la autoincompatibilidad de la especie, que impide formar líneas endogámicas. Para aprovechar la heterosis intervarietal, una alternativa de mejoramiento por hibridación es cruzar familias de diferentes poblaciones. El objetivo fue estudiar los efectos de la endogamia y la heterosis entre familias de medios hermanos maternos (FMHM) de cuatro poblaciones de tomate de cáscara, con el propósito de diseñar una estrategia para obtener variedades híbridas de alto rendimiento de fruto. La investigación constó de tres trabajos. En el primero se planteó determinar el momento óptimo para realizar la polinización manual de manera eficiente en tomate de cáscara. Se encontró que el periodo óptimo de polinización ocurre entre dos y tres días después de haber cubierto los botones florales. En el segundo se estudió de manera teórica y práctica la media genotípica de FMHM de tomate de cáscara y cinco generaciones de incremento de semilla por cruza fraternales. El desarrollo teórico indicó que existe depresión endogámica en la primera generación de incremento, en función del grado de dominancia y la diferencia entre las frecuencias génicas de la planta seleccionada y de la población. En la práctica se verificó la estabilidad de cinco generaciones de incremento de doce FMHM de tomate de cáscara. El tercer trabajo consistió en estudiar la heterosis de cruza entre FMHM de tomate de cáscara, y de las cruza entre las familias en la cuarta generación de incremento por cruza fraternales. Sólo dos cruza entre FMHM superaron a sus progenitores. Seis cruza fueron sobresalientes entre familias de cuarta generación y se identificaron cinco familias promisorias para mejoramiento por hibridación.

Palabras clave: autoincompatibilidad, arreglo gamético, familias de medios hermanos, hibridación, incremento de semilla.

¹ Tesis de Doctorado en Ciencias en Horticultura, Universidad Autónoma Chapingo.
Autor: Natanael Magaña Lira. Director: Dr. Aureliano Peña Lomelí.

GENERAL SUMMARY

INBREEDING AND HETEROSIS IN FOUR TOMATILLO (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.) POPULATIONS²

Tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.), native to Mexico, is one of the most important vegetables in this country. There are few improved varieties obtained by selection, and there are no hybrids of this crop due to the self-incompatibility of the species, which prevents the formation of inbred lines. To take advantage of the intervalrietal heterosis, an alternative for hybridization is to cross families of different populations. The objective was to study the effects of inbreeding and heterosis among half-sibling families (MHSF) from four tomatillo populations, in order to design a strategy to obtain hybrid varieties with high fruit yield. The investigation consisted of three works. The first was to determine the optimal time to carry out manual pollination efficiently in tomatillo. It was found that the optimal period of pollination is between two and three days after having covered the floral buds. In the second, the genotypic mean of tomatillo MHSF and five generations of seed increase by fraternal crosses were studied theoretically and practically. The theoretical development indicated that there is inbreeding depression in the first generation of increase, depending on the degree of dominance and the difference between gene frequencies of the selected plant and of the population. In practice, it was verified the stability of five increase generations of twelve tomatillo MHSF. The third was to study the heterosis of crosses between tomatillo MHSF and crosses among families in the fourth generation of increase by fraternal crosses. Only two crosses among MHSF surpassed their parents. Six crosses were outstanding among fourth generation families and five promising families for tomatillo breeding by hybridization were found.

Keywords: self-incompatibility, gametic arrangement, half-sibling families, hybridization.

² Thesis, Ph.D. in Horticultural Sciences. Universidad Autónoma Chapingo.
Author: Natanael Magaña Lira. Advisor: Dr. Aureliano Peña Lomelí

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

El tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.) es una hortaliza nativa de México, donde también se encuentra su mayor diversidad genética. Antes de los años ochenta, era cultivado principalmente en el centro del país. En consecuencia, su consumo se realizaba prioritariamente en la misma región. A partir de los noventa, la producción y consumo se generalizaron prácticamente a toda la república (Santiaguillo et al., 2012).

Para el cultivo de tomate de cáscara en México se usan principalmente variedades nativas conservadas y multiplicadas por los mismos agricultores. Adicionalmente, algunas empresas comercializan semilla de poblaciones criollas sobresalientes, sin proceso de mejoramiento, aunque sí con un proceso de beneficio (Magaña, Santiaguillo, & Grimaldo, 2011). Esto justifica mantener un programa de mejoramiento genético que garantice nuevas y mejores variedades, tanto por selección como por hibridación, pues el potencial de este tipo de materiales puede incrementar significativamente la productividad del cultivo (Santiaguillo et al., 2012).

Debido a la autoincompatibilidad del tomate de cáscara (Pandey, 1957) no es posible generar líneas autofecundadas de forma convencional, por lo que Peña y Márquez (1990) recomiendan los métodos de selección para hacer mejoramiento en esta especie, los cuales han demostrado ser eficientes (Peña et al., 2002). De hecho, a partir del proceso de selección se han obtenido y registrado 12 variedades mejoradas de polinización libre (Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas [SNICS], 2019).

Peña et al. (1998) encontraron heterosis intervarietal en tomate de cáscara, lo que sugiere la posibilidad de incursionar en el mejoramiento por hibridación mediante cruces

intervarietales. Sin embargo, el sólo hecho de encontrar heterosis no garantiza el éxito comercial de un híbrido, pues se deben tener además consideraciones técnicas y económicas durante la producción de semilla.

Wehner (1999) hace un análisis de la pertinencia del uso de híbridos en hortalizas mediante un agrupamiento por dos criterios, forma de polinización natural y cantidad de semillas por cruce. Además, analiza cada uno de los cuatro grupos formados en función de la heterosis encontrada y la facilidad técnica de producción de semilla en masa. Para las alógamas que producen mucha semilla, como las solanáceas, indica que pueden expresar heterosis significativa, pero es difícil encontrar un mecanismo de hibridación eficiente, y que si existe algún grado de autoincompatibilidad se dificulta además la obtención de líneas por autofecundación.

Tomando en cuenta aspectos técnicos, la principal limitante en el tomate de cáscara se encuentra en la elección y el mantenimiento de los progenitores de un híbrido de alta heterosis que sea, dentro de ciertos parámetros, homogéneo y estable. Una opción es usar como progenitores a poblaciones derivadas de familias de medios hermanos propagadas por cruces fraternales (Hernández, 2017). Se trata de seleccionar las mejores familias de medios hermanos maternos de la generación más avanzada de mejoramiento en poblaciones genéticamente distantes. Posteriormente, mediante cruces fraternales recurrentes, se obtienen sendas poblaciones estables con algún grado de endogamia, producto del origen mono maternal de cada población, las cuales pueden ser usadas como progenitores.

1.1 Objetivos

General

Estudiar los efectos de la endogamia y la heterosis entre familias de medios hermanos maternos de cuatro poblaciones de tomate de cáscara, con el propósito de diseñar una estrategia para obtener variedades híbridas de alto rendimiento de fruto.

Específicos

Determinar el momento óptimo para realizar la polinización manual de manera eficiente en tomate de cáscara para lograr el mayor amarre de frutos y producción de semillas.

Comparar teóricamente los arreglos gaméticos y genotípicos, y la media genotípica, de una familia de medios hermanos maternos y sus subsecuentes generaciones de incremento de semilla.

Comparar en la práctica la media genotípica de doce familias de medios hermanos maternos de tomate de cáscara en cinco generaciones de incremento de semilla por cruzas fraternales.

Hacer el análisis dialélico y estudiar la heterosis de cruzas entre familias de medios hermanos maternos de tomate de cáscara y de las cruzas entre las familias de la cuarta generación de incremento por cruzas fraternales.

1.2 Hipótesis

Es posible lograr progenitores estables mediante cruzas fraternales dentro de familias y encontrar heterosis en cruzas interfamiliares, y establecer una estrategia de hibridación interfamiliar en la que logre la reproducibilidad de variedades híbridas al mantener los efectos de heterosis a través de generaciones de multiplicación de semilla.

CAPÍTULO 2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Importancia del cultivo

El tomate de cáscara se cultiva en 29 de los 32 estados de la República Mexicana. En el año 2018 se sembraron 41,317.56 ha, lo que ubica a esta especie en el quinto lugar en superficie cultivada con respecto a las demás hortalizas. El 79.8 % de la superficie se cultiva bajo riego, principalmente en los estados de Sinaloa, Puebla, Zacatecas, Jalisco, Michoacán, Sonora y Guanajuato; el resto (20.16 %) se siembra bajo condiciones de temporal (secano), donde sobresalen los estados de Jalisco, Estado de México, Morelos y Puebla. Se cultiva tanto en el ciclo primavera-verano (47.3 %) como en el de otoño-invierno (52.7 %) (Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera [SIAP], 2019). El consumo per capita nacional es alto (3.5 kg) y su exportación a Estados Unidos de América y Canadá es cada vez mayor (Santiaguillo et al., 2012).

2.2 Variedades de uso actual

En el proceso de producción de tomate de cáscara se usa fundamentalmente semilla criolla conservada por los agricultores. En algunas regiones del país se están sustituyendo los criollos de tomate de cáscara por variedades comerciales que son vendidas como “mejoradas”. No obstante, estas son criollos sobresalientes que han sido multiplicados y beneficiados, y en algunos casos no están adaptados a las regiones donde se comercializan (Magaña et al., 2011).

En México existen 29 variedades de tomate de cáscara registradas en el SNICS, mismas que han sido descritas con base en la guía publicada por la UPOV en 2007 (Peña et al., 2011). No obstante el diagnóstico del cultivo en México indica que no se

usa semilla certificada, ya que la semilla utilizada es producida por los agricultores, vendida por empresas semilleras sin mediar proceso de mejoramiento, o proporcionada por los comercializadores de la cosecha (Santiaguillo et al., 2012).

Debido a que en México no se usa semilla certificada de tomate de cáscara, las variedades de uso actual carecen de certidumbre en cuanto a identidad, pureza genética, calidad (física, fisiológica, sanitaria y genética), y atributos agronómicos (Santiaguillo et al., 2012). Es importante producir semilla certificada de variedades mejoradas y registradas, para ofrecerlas con la calidad y en los volúmenes adecuados en las regiones agrícolas de producción, pues de esta manera se puede contribuir a que los productores logren rendimientos superiores a $19.9 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ conseguidos actualmente en condiciones de riego (SIAP, 2019) y acercarlos al potencial de $40 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ obtenido con variedades mejoradas (Peña, Ponce, Sánchez, & Magaña, 2014),

2.3 Mejoramiento genético de tomate de cáscara

El programa de mejoramiento genético de tomate de cáscara de la Universidad Autónoma Chapingo se inició en 1985. Desde entonces y hasta la fecha, se ha hecho mejoramiento genético por selección, mediante los métodos de Selección Masal Visual Estratificada, Selección Familiar de Medios Hermanos Maternos y Selección Combinada de Medios Hermanos Maternos (Peña & Márquez, 1990; Peña et al., 2002).

La Universidad Autónoma Chapingo ha registrado 16 variedades, 12 de ellas mejoradas, de las cuales cuenta con 11 títulos de obtentor (SNICS, 2019). Dichas variedades han sido obtenidas por selección, tomando como criterio principal de selección los parámetros productivos como el rendimiento y sus componentes. Es decir, no se ha diseñado una estrategia para obtener variedades por hibridación, ni se han considerado dentro del programa de mejoramiento otros criterios como la resistencia a las principales enfermedades que atacan al cultivo (Santiaguillo et al., 2012).

2.4 Diseños de cruzas dialélicas

Los sistemas de cruzas dialélicas, que consisten en realizar cruzas entre un conjunto de p progenitores, son ampliamente utilizados, ya que ofrecen gran cantidad de información para los fitomejoradores. Dos conceptos ligados directamente a estos diseños son los de Aptitud Combinatoria General (ACG) y Aptitud Combinatoria Específica (ACE). La ACG es el comportamiento promedio de un progenitor en los híbridos que forma. El término ACE se usa para aquellos casos en los que ciertas combinaciones de progenitores (cruzas) son mejores o peores de lo esperado en función del comportamiento promedio de los progenitores involucrados (Griffing, 1956). Ambos conceptos están relacionados con los efectos de genes ubicados en cromosomas del núcleo; ACG, con efectos aditivos, y ACE, con la desviación de dominancia y la epistasis (Bernardo, 2010).

Además de los conceptos de ACG y ACE, se encuentran el Efecto Materno (EM) y el Efecto Recíproco (ER), relacionados con los cromosomas del citoplasma. El EM se asocia a cada progenitor, y se refiere al contraste del comportamiento que tiene un progenitor cuando se usa como hembra y cuando es usado como macho. El ER es un atributo de cada craza, y describe casos en los que ciertas combinaciones de progenitores (P) no se comportan de igual manera al hacer la craza en forma directa ($P_i \times P_j$) que en forma recíproca ($P_j \times P_i$) (Mastache, Martínez & Castillo, 1998b).

Existen diferentes métodos para realizar cruzas dialélicas que difieren en el ensayo de cruzas recíprocas y los progenitores. Cuando existe la posibilidad o se ha confirmado que existen efectos maternos, se deben incluir cruzas recíprocas. Si se desea estudiar el comportamiento de los progenitores *per se*, así como el de sus cruzas, se incluyen los progenitores. Griffing (1956) dividió las p^2 combinaciones entre p progenitores en tres grupos: los p progenitores, las $p(p-1)/2$ cruzas directas y las $p(p-1)/2$ cruzas recíprocas. De acuerdo con los objetivos, diseñó cuatro métodos que usan diferentes combinaciones de estos tres grupos. En el método I se incluyen las p^2 combinaciones y sirve para estudiar ACG, ACE, EM y ER, así como la heterosis, pues permite el estudio

de los progenitores *per se* y la comparación de las cruzas con sus progenitores. El método II incluye los p progenitores y un grupo de $p(p-1)/2$ cruzas directas, por lo que es útil para el estudio de ACG, ACE y heterosis. En el método III se ensayan $p(p-1)/2$ cruzas directas y las $p(p-1)/2$ cruzas recíprocas, que son útiles para estudiar ACG, ACE, EM y ER, mas no heterosis. Finalmente, en el método IV sólo se ensayan las $p(p-1)/2$ cruzas directas, por lo que su uso se limita al estudio de ACG y ACE.

En el desarrollo de programas computacionales ha habido diferentes propuestas. En México, inicialmente se desarrollaron programas para efectuar el análisis de varianza en SAS (Martínez, 1988a, 1988b, 1991). Posteriormente, fue desarrollada una serie de programas para obtener los mejores predictores lineales insesgados (MPLI) empíricos de los efectos de ACG, ACE, EM y ER, en sistemas de cruzas dialélicas, bajo el modelo fijo o aleatorio (Mastache Martínez & Castillo, 1998a, 1998b, 1999a, 1999b; Mastache & Martínez, 2003; Montesino, Martínez, Mastache & Rendón, 2005, 2006), con lo que se pueden hacer estimaciones más precisas y se reduce tiempo empleado en el análisis de experimentos con cruzas dialélicas.

2.5 Heterosis

El concepto de heterosis se atribuye a Shull (1948), quien la define como “El mayor vigor, tamaño, fructificación, velocidad de desarrollo, resistencia a enfermedades y a plagas, o a regiones climáticas de cualquier clase, manifestado por los organismo cruzados al compararse con los organismos endogámicos correspondientes, como resultados específicos de la disimilitud en la constitución de los gametos parentales”.

Sin embargo, con el tiempo el concepto de heterosis ha sufrido algunas modificaciones en función de cómo es calculada. La forma de cálculo que corresponde con la definición de Shull (1948) es la de heterosis respecto al mejor progenitor (HMP). No obstante, también se tiene la heterosis con respecto del progenitor medio (HPM), en la que se mide la desviación de la F1 de una craza respecto del promedio de sus progenitores. No menos importante es la heterosis respecto de la variedad original (HVo), que mide el

comportamiento de un híbrido respecto de una variedad testigo (Márquez, 1988). La HPM se emplea para conocer los efectos genéticos involucrados en la determinación de un carácter. Cuando su valor es diferente de cero, indica la existencia de efectos no aditivos. En términos productivos son más importantes HMP y HVo, pues la primera es una medida de la ventaja que representa la utilización de un híbrido respecto de sus progenitores, y la segunda mide el comportamiento superior del híbrido respecto de la variedad testigo.

Existen diversas teorías para explicar la heterosis. Al principio el debate se centró en dos teorías: la primera atribuye la heterosis a efectos de sobredominancia, y la segunda, a efectos de dominancia. Según la hipótesis de la sobredominancia, el heterocigoto es superior a cualquiera de los dos homocigotos, por lo que el vigor híbrido aumenta en proporción directa a la cantidad de heterocigosis. En la hipótesis de la dominancia se establece que el grado de heterosis depende del número de loci en condición dominante (Márquez, 1988). En ambos casos, es condición necesaria que los progenitores involucrados sean genéticamente contrastantes y complementarios.

Li et al. (2001) y Luo et al. (2001) muestran preferencia por la teoría de la sobredominancia, mientras que Crow (1999) apoya la teoría de la dominancia, dejando a un lado la teoría planteada por él mismo en 1952, cuando se inclinaba firmemente por la sobredominancia. Tsafaris (1995) menciona que en algunos casos en que se asumía sobredominancia no se trata de ésta, sino de sobredominancia aparente debida a QTL's en condición heterocigótica que se complementan. Es decir, cada locus en particular es dominante, pero en conjunto aparentan sobredominancia, debido a ligamiento en repulsión.

Goodnight (1999) menciona que uno de los motivos por los que las dos teorías anteriores fallan es que consideran únicamente la acción génica intralocus, sin considerar la interacción interloci (epistasia), la cual puede estar involucrada en la parte no explicada de la heterosis. De hecho, Khotyleva, Kilchevsky y Shapturenko (2016) consideran que varios tipos de acción génica se involucran en la determinación de un

fenotipo sobresaliente, por lo que el estudio de la heterosis requiere un enfoque sistemático tan complejo como el fenómeno mismo. Govindaraju (2019) indica que incluso factores epigenéticos y ambientales pueden sumarse al efecto genético en la determinación de la heterosis.

Li et al. (2008) encontraron que en el rendimiento de arroz están involucrados de forma equitativa efectos aditivos, de dominancia y sobredominancia, así como una pequeña parte de efectos epistáticos, los cuales no explican por sí solos la heterosis encontrada, pero su inclusión en el modelo de estudio ayuda para entender la parte no explicada por los efectos de dominancia y sobredominancia. Hablak (2018) y Lippman y Zamir (2006) indican que la heterosis está determinada por mecanismos de dominancia, sobredominancia y epistasis, que no son mutuamente excluyentes. En suma, aunque sus causas no han sido elucidadas con precaución, en todas las teorías postuladas la heterosis se debe a la suma de efectos no aditivos de genes contrastantes y complementarios entre los progenitores de un híbrido.

2.6 Modelo para el estudio de la heterosis

Aun cuando las causas de la heterosis no hayan sido comprendidas del todo, existen modelos para estudiar sus efectos. Uno de los más utilizados es el modelo de Gardner y Heberhart (1966) y Gardner (1967), el cual se describe a continuación:

$$\bar{Y}_{ij\bullet} = \bar{Y}_V + \frac{V_i + V_j}{2} + \theta h_{ij}$$

Donde: $\bar{Y}_{ij\bullet}$ = media de un progenitor cuando $i = j$ y de una craza cuando $i \neq j$; $\bar{Y}_V$ = media de todos los progenitores; V_i y V_j = efecto del i -ésimo y el j -ésimo progenitor, respectivamente; θ = coeficiente, $\theta = 0$ cuando $i = j$ y $\theta = 1$ cuando $i \neq j$; y h_{ij} = efecto de heterosis de la craza entre los progenitores i y j .

El efecto de cada progenitor se calcula como $V_i = Y_i - \bar{Y}_V$, donde: V_i = efecto del i-ésimo progenitor, $\sum_{i=1}^n V_i = 0$; Y_i = media del i-ésimo progenitor, $\bar{Y}_V$ = media de los progenitores.

El efecto de heterosis de una crua se calcula con la fórmula $h_{ij} = Y_{ij} - (Y_i + Y_j)/2$, donde: h_{ij} = efecto de heterosis de la crua entre los progenitores i y j; Y_{ij} = media de la crua entre los progenitores i y j; Y_i y Y_j = media del i-ésimo y el j-ésimo progenitor; respectivamente.

A su vez, el efecto de heterosis de una crua, también conocido como heterosis respecto al progenitor medio, se fragmenta como $h_{ij} = \bar{h} + h_i + h_j + s_{ij}$, donde:

$\bar{h}$ = heterosis media, calculada con la fórmula $\bar{h} = \bar{Y}_H - \bar{Y}_V$, para $\bar{Y}_H$ = media de todas las cruas realizadas; $\bar{Y}_V$ = media de todos los progenitores.

h_i y h_j = heterosis varietal del i-ésimo y el j-ésimo progenitor, respectivamente, calculada como $h_i = (n-1)/(n-2)(\bar{Y}_i - \bar{Y}_H) - (Y_i - \bar{Y}_V)/2$, para n = número de progenitores; $\bar{Y}_i$ = media de las cruas en que interviene el progenitor i; $\bar{Y}_H$ = media de todas las cruas realizadas; Y_i = media del progenitor i; $\bar{Y}_V$ = media de todos los progenitores.

s_{ij} = heterosis específica de la crua entre los progenitores i y j, calculada con la fórmula $s_{ij} = h_{ij} - \bar{h} - h_i - h_j$, para h_{ij} = heterosis con respecto al progenitor medio de cada crua i x j; $\bar{h}$ = heterosis media; h_i y h_j = heterosis de varietal del i-ésimo y el j-ésimo progenitor, respectivamente.

2.7 Estudios sobre heterosis e hibridación en tomate de cáscara

En un estudio sobre heterosis intervarietal, Peña et al. (1998) encontraron que la heterosis media de ocho variedades analizadas en un dialélico fue significativa para peso promedio de fruto, número de frutos y rendimiento total por planta, lo que indicó que en principio es posible obtener híbridos de mayor rendimiento que las variedades.

Concluyeron que los mejores progenitores para un programa de hibridación o de selección recíproca recurrente son las variedades Verde Puebla (raza Puebla), CHF1-Chapingo (raza Rendidora) y Manzano (raza Manzano).

Al estudiar cruzas intervarietales, Sahagún, Gómez y Peña (1999) hallaron que el mayor efecto de ACG para rendimiento, peso de fruto y volumen de fruto ocurrió en la variedad Salamanca. También encontraron heterosis respecto al mejor progenitor de 139 % para el rendimiento de fruto del primer corte en la craza Salamanca x Rendidora.

Posteriormente, Santiaguillo, Cervantes y Peña (2004) en cruzas planta x planta entre individuos de las variedades Verde Puebla x CHF1 Chapingo encontraron heterosis promedio positiva significativa para rendimiento total por planta. En cuanto a heterosis respecto al mejor progenitor, para la misma variable su mejor craza superó en 40.6 % al mejor progenitor. En contraste, cinco caracteres de calidad de fruto la heterosis promedio fue negativa.

Otra alternativa explorada para el aprovechamiento de la heterosis intervarietal en tomate de cáscara ha sido la obtención de plantas dihaploides a partir del cultivo de anteras (Ortuño, Manzo & Peña, 1998), método por el cual se obtuvo una baja respuesta.

Para estudiar la heterosis intravarietal, Peña et al. (1999) realizaron cruzas entre diez familias de medios hermanos derivadas de la variedad CHF1 Chapingo de tomate de cáscara. Encontraron que la heterosis media de los híbridos interfamiliares fue significativa en peso promedio de fruto y rendimiento total por planta, lo que sugiere que existen híbridos con mayor expresión que sus progenitores. Sin embargo, sólo un híbrido rindió más que la mejor familia y los efectos aditivos fueron más importantes que los no aditivos.

2.8 Literatura citada

- Bernardo, R. (2010). *Breeding for quantitative traits in plants*. (3a ed.). Woodbury, MN, USA: Stemma Press.
- Crow, J. F. (1999). Dominance and overdominance. pp. 49-58. En: Coors, J.D.; S. Pandey (eds.). *Genetics and exploitation of heterosis in crops*. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy.
- Gardner, C. O. (1967). Simplified methods for estimating constants and computing sums of squares for a diallel cross analysis. *Fitotecnia Latinoamericana* 4(2), 1 - 12.
- Gardner, C. O. & Eberhart, S. A. (1966). Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22(3), 439-452. doi: 10.2307/2528181
- Goodnight, C. J. (1999). Epistasis and heterosis. pp. 59-68. En: Coors, J.D.; S. Pandey (eds.). *Genetics and exploitation of heterosis in crops*. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy.
- Govindaraju, D. R. (2019). An elucidation of over a century old enigma in genetics- Heterosis. *PLOS Biology* 17(4), e3000215 doi 10.1371/journal.pbio.3000215
- Griffing, B. (1956). Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Science* 9, 463 - 493 <http://www.publish.csiro.au/bi/pdf/BI9560463>
- Hablak, S. (2018). The concept of allelic and nonallelic mechanism of heterosis. *Biochemistry and Molecular Biology* 3(6), 77-82 doi 10.11648/j.bmb.20180306.12
- Hernández C., J. L. (2017). Heterosis en cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). Tesis Profesional. Universidad Autónoma Chapingo, Departamento de Fitotecnia.
- Khotyleva, L. V., Kilchevsky, A. V., & Shapturenko, M. N. (2017). Theoretical aspects of heterosis. *Russian Journal of Genetics: Applied Research* 7(4), 428-439. doi 10.1134/S2079059717040049
- Li, Z.-K.; Luo, L. J., Mei, H. W., Wang, D. L., Shu, Q. Y., Tabien, R., Zhong, D. B., Ying, C. S., Stansel, J. W., Khush, G. S., & Paterson, A. H.. (2001). Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. I. Biomass and grain yield. *Genetics* 158, 1737–1753.

- Li, L., Lu, K., Chen, Z., Mu, T., Hu, Z., & Li, X. (2008). Dominance, overdominance and epistasis condition the heterosis in two heterotic rice hybrids. *Genetics* 180, 1725-1742 doi 10.1534/genetics.108.091942
- Lippman, Z. B., & Zamir, D. (2006). Heterosis: revisiting the magic. *TRENDS in Genetics* 23(2), 60-66. doi 10.1016/j.tig.2006.12.006
- Luo, L. J., Li, Z. K., Mei, H. W., Shu, Q. Y., Tabien, R., Zhong, D. B., Ying, C. S., Stansel, J. W., Khush, G. S., & Paterson, A. H. (2001). Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. II. Grain yield components. *Genetics* 158, 1755–1771.
- Magaña L., N.; Santiaguillo H., J.F., & Grimaldo J., O. (2011). *El mejoramiento participativo de tomate de cáscara como estrategia de conservación in situ*. Mexico, D.F.: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias.
- Márquez S., F. (1988). *Genotecnia vegetal. Métodos, teoría, resultados*. Tomo II. México, D.F.: AGT Editor S.A. de C.V.
- Martínez G., A. (1988a). Análisis de los experimentos dialélicos a través del procedimiento MATRIX de SAS. *Comunicaciones en Estadística y Computo* 7(1), 1-32.
- Martínez G., A. (1988b). Análisis de los experimentos de Griffing usando algoritmos computacionales para el análisis de experimentos factoriales. *Comunicaciones en Estadística y Computo* 7(2), 1-35.
- Martínez G., A. (1991). Análisis de los experimentos dialélicos a través del procedimiento IML de SAS. *Comunicaciones en Estadística y Computo* 10, 1-36.
- Mastache L., A. A., Martínez G., A., & Castillo M., A.(1998a). Los mejores predictores lineales e insesgados (MPLI) en experimentos dialélicos parciales sin efectos maternos. *Revista Fitotecnia Mexicana* 21, 49-60.
- Mastache L., A. A., Martínez G., A., & Castillo M., A. (1998b). Los mejores predictores lineales e insesgados (MPLI) en experimentos dialélicos parciales con efectos maternos. *Revista Fitotecnia Mexicana* 21, 171-184.

- Mastache L., A. A., Martínez G., & Castillo M., A. (1999a). Los mejores predictores lineales e insesgados (MPLI) en los diseños dos y cuatro de Griffing. *Agrociencia* 33(1), 81-90.
- Mastache L., A. A., Martínez G., A., & Castillo M., A. (1999b). Los mejores predictores lineales e insesgados (MPLI) en los diseños uno y tres de Griffing. *Agrociencia* 33(3), 349-359.
- Mastache L., A. A., & Martínez G., A. (2003). Un algoritmo para el análisis, estimación y predicción en experimentos dialélicos balanceados. *Revista Fitotecnia Mexicana* 26(3), 191-200.
- Montesinos L., O. A., Martínez G., A., Mastache L., A. A., & Rendón S., G. (2005). Mejor predictor lineal e insesgado para aptitud combinatoria específica de los diseños dos y cuatro de Griffing. *Revista Fitotecnia Mexicana* 28(4), 369-376.
- Montesinos L., O. A., Martínez G., A., Mastache L., A. A., & Rendón S., G. (2006). Mejor predictor lineal e insesgado para aptitud combinatoria específica y efecto recíproco de los diseños uno y tres de Griffing. *Revista Fitotecnia Mexicana* 29(3), 263 – 270.
- Ortuño O., L., Manzo G., A., Peña L., A. (1998). Cultivo de anteras en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 4, 39-43.
- Pandey, K. K. (1957). Genetics of self incompatibility in *Physalis ixocarpa* Brot: a new system. *Am. J. Bot.* 44, 879-887.
- Peña L., A., & Márquez S., F. (1990). Mejoramiento genético de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) *Revista Chapingo* 15(71-72), 84-88.
- Peña L., A., Molina G., J. D., Cervantes S., T., Márquez S., F., Sahagún C., J., & Ortiz C., J. (1998). Heterosis intervarietal en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 4(1), 31-37.
- Peña L., A., Molina G., J. D., Ortiz C., J., Cervantes S., T., Márquez S., F., & Sahagún C., J. (1999). Heterosis intravarietal en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Fitotecnia Mexicana* 22, 199-213.
- Peña L., A., Molina G., J. D., Márquez S., F., Sahagún C., J., Ortiz C., J., & Cervantes S., T. (2002). Respuestas estimadas y observadas de tres métodos de selección

- en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Fitotecnia Mexicana* 25(2), 171-178.
- Peña L., A.; Magaña L., N., Montes H., S., Sánchez M., J., Santiaguillo H., J. F., Grimaldo J., O., & Contreras R., A. (2011). *Manual gráfico para la descripción varietal de tomate de cáscara (Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). México, D.F.: Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas - Universidad Autónoma Chapingo.
- Peña L., A., Ponce V., J. J., Sánchez C., F., & Magaña L., N. (2014). Desempeño agronómico de variedades de tomate de cáscara en invernadero y campo abierto. *Revista Fitotecnia Mexicana* 37(4), 381-391.
- Sahagún C., J., Gómez R., F., Peña L., A. (1999). Efectos de aptitud combinatoria en poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 5(1), 23-27. doi 10.5154/r.rchsh.1998.07.050
- Santiaguillo H., J. F., Cervantes S., T., & Peña L., A. (2004). Selección para rendimiento y calidad de fruto de cruza planta x planta entre dos variedades de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Fitotecnia Mexicana* 27(1), 85-91.
- Santiaguillo H., J.F.; Vargas P., O., Grimaldo J., O., Magaña L., N., Caro V., J. F., Peña L., A., & Sánchez M., J. (2012). *Diagnóstico del tomate de cáscara*. México, D.F.: Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas - Universidad Autónoma Chapingo.
- Shull, G. H. (1948). What is "heterosis"? *Genetics* 33, 439-446.
- Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas (SNICS). (2019). Consultado 10-11-2019 en <https://www.gob.mx/snics/articulos/catalogo-nacional-de-variedades-vegetales-en-linea>.
- Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). (2019). Consultado 09-11-2019 en <http://www.siap.sagarpa.gob.mx/>.
- Tsaftaris, S. A. (1995). Molecular aspects of heterosis in plants. *Physiologia Plantarum* 94, 362-370.
- Wehner, T. C. (1999). Heterosis in vegetable crops. pp. 387-398. En: Coors, J.D.; S. Pandey (eds.). *Genetics and exploitation of heterosis in crops*. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy.

CAPÍTULO 3. POLINIZACIÓN MANUAL EN DOS VARIEDADES DE TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.) EN INVERNADERO

Artículo publicado en *Revista Chapingo Serie Horticultura* 24(1), 41-52 (2018)

doi 10.5154/r.rchsh.2017.02.011

RESUMEN

La polinización manual utilizada en programas de mejoramiento genético es costosa debido a que requiere de gran cantidad de mano de obra, por lo que es necesario optimizar el proceso. El objetivo del presente estudio fue determinar el momento óptimo para realizar la polinización manual de manera eficiente en tomate de cáscara. Se cubrieron botones florales cerrados con coloración amarilla y se evaluaron cinco tiempos de polinización manual (días uno, dos, tres, cuatro y cinco) y un testigo sin polinizar, en dos familias de las variedades Diamante y Manzano. Se usó un diseño de tratamientos factorial 5 x 2 x 2 en un diseño experimental de bloques completos al azar, con cuatro repeticiones. La unidad experimental consistió de 10 botones florales. Se evaluó el número de frutos (NF), peso de frutos (PF), peso total de semillas (PTS), número total de semillas (NTS) y peso de 100 semillas (P100S). La mayor eficiencia se obtuvo cuando se realizó la polinización manual al segundo y tercer días. La variedad Diamante tuvo mayor NF (7.8), PTS (2,315 mg) y NTS (1,415.8); mientras que Manzano Tepetlixpa presentó mayor PF (420.17 g) y P100S (191.538 mg). La familia uno de la variedad Diamante fue superior en NTS, pero la familia dos tuvo mayor tamaño de semilla. En Manzano Tepetlixpa no se presentaron diferencias entre familias. Por otra parte, Diamante alcanzó su mayor producción de semilla con polinización en el día tres, sin superar estadísticamente al día dos. Manzano tuvo mayor producción de semilla cuando se polinizó el día dos, pero no superó estadísticamente al día tres. Por lo

anterior, se determinó que el periodo óptimo de polinización en tomate de cáscara es entre los dos y tres días de haber cubierto los botones florales.

Palabras clave: Fecundación, autoincompatibilidad, cruzas, razas de tomate.

MANUAL POLLINATION IN TWO TOMATILLO (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.) VARIETIES UNDER GREENHOUSE CONDITIONS

ABSTRACT

Manual pollination used in breeding programs is costly because it requires a large amount of labor, so it is necessary to optimize the process. The aim of this study was to determine the optimal time to carry out manual pollination efficiently in tomatillo. Closed flower buds with yellow coloration were covered and five manual pollination times (days one, two, three, four and five) and one non-pollinated control were evaluated in two families of the Diamante and Manzano varieties. A 5 x 2 x 2 factorial treatment design was used in a randomized complete block experimental design with four replicates. The experimental unit consisted of 10 floral buds. The number of fruits (NF), fruit weight (FW), total seed weight (TSW), total number of seeds (TNS) and weight of 100 seeds (W100S) were evaluated. The highest efficiency was obtained when manual pollination was carried out on the second and third days. The Diamante variety had a higher NF (7.8), TSW (2,315 mg) and TNS (1,415.8), while Manzano Tepetlixpa had higher FW (420.17 g) and W100S (191.538 mg). Family one of the Diamante variety was superior in TNS, but family two had larger seed size. In Manzano Tepetlixpa there were no differences between families. On the other hand, Diamante reached its highest seed production with pollination on day three, without statistically exceeding day two. Manzano had higher seed production when pollinated on day two, but did not statistically exceed day three. Therefore, it was determined that the optimal period of pollination in tomatillo is between two and three days after having covered the floral buds.

Keywords: fertilization, self-incompatibility, crosses, tomato races.

3.1 Introducción

El género *Physalis* tiene una importancia cultural, económica y biológica alta en México. Ha estado presente en la dieta mexicana desde tiempos precolombinos y su uso perdura hasta nuestros días. Se consume principalmente en fresco, aunque también se industrializa, tanto para el mercado nacional como para exportación. Algunas especies de este género tienen usos medicinales y ornamentales, que son escasamente conocidos y aprovechados (Santiaguillo-Hernández & Blas-Yáñez, 2009). En particular, el tomate de cáscara cultivado en México es *Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm. (Santiaguillo-Hernández, Cedillo-Portugal, & Cuevas-Sánchez, 2010). Se puede cultivar tanto en riego como temporal, y prácticamente todo el año (ciclo primavera-verano y otoño-invierno). Asimismo, el tomate se cultiva en condiciones climáticas diversas, lo que sugiere gran adaptabilidad de la especie (Peña-Lomelí & Santiaguillo-Hernández, 1999; Santiaguillo-Hernández et al., 2010).

Entre las hortalizas, el tomate de cáscara ocupa el sexto lugar en cuanto a superficie cultivada en México. De 2006 al 2015 se ha mantenido un promedio de 49,177 ha de superficie sembrada por año (Sistema de Información Agrícola y Pesquera - Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación [SIAP-SAGARPA], 2015). La importancia adquirida por este cultivo se debe al aumento en el consumo per cápita (4.5 kg) a nivel nacional, así como al incremento de su exportación a Estados Unidos de Norteamérica y Canadá, principal mercado del tomate verde, aunque se tienen compras incipientes de Países Bajos y Reino Unido (Peña-Lomelí et al., 2002). El rendimiento promedio nacional ($16.10 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$) se considera bajo en relación con el potencial productivo del cultivo que se estima en $40 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$. Las causas del rendimiento bajo pueden ser el uso de variedades con potencial productivo bajo, técnicas de producción ineficientes, uso de semilla de baja calidad y control ineficiente de plagas y enfermedades (Peña-Lomelí, Ponce-Valerio, Sánchez-del Castillo, & Magaña-Lira, 2014; Peña-Lomelí & Santiaguillo-Hernández, 1999; SIAP-SAGARPA, 2015).

En tomate de cáscara existe autoincompatibilidad, que está dada por dos loci independientes con alelos múltiples. El polen es incompatible cuando uno o más alelos están presentes tanto en el grano de polen como en el estilo. En el proceso entre polinización y fecundación, el polen generalmente no llega a germinar, pero si lo hace, el tubo polínico no puede penetrar a través del estigma (Pandey, 1957). Como consecuencia, su mejoramiento genético por hibridación con base en líneas endogámicas es complicado, sobre todo si no se cuenta con técnicas de polinización adecuadas (Peña-Lomelí, & Márquez-Sánchez, 1990). No obstante, diversas investigaciones indican que el mejoramiento por hibridación interpoblacional es promisorio para el tomate de cáscara, ya que se han obtenido valores altos de heterosis intra e inter varietal (Peña-Lomelí, Molina-Galán, Márquez-Sánchez, & Sahagún-Castellanos, 1999; Peña-Lomelí et al., 1998; Sahagún-Castellanos, Gómez-Ruiz, & Peña-Lomelí, 1999; Santiaguillo-Hernández, Cervantes-Santana, & Peña-Lomelí, 2004). Aprovechar la heterosis en tomate de cáscara implica, entre otras cosas, contar con una técnica eficiente para la realización de cruza manuales. En este sentido, debido a la autoincompatibilidad, la polinización cruzada (ya sea por medio de cruza fraternales o de planta a planta) se facilita, pues en general no es necesario emasculas las flores objeto del cruzamiento (Peña-Lomelí, & Márquez-Sánchez, 1990). Al respecto, Santiaguillo-Hernández, Cervantes-Santana, Peña-Lomelí, Molina-Galán, y Sahagún-Castellanos (2005) mencionan que la autoincompatibilidad en tomate de cáscara no es completa y posiblemente es menor en algunas variedades. Mientras que Mulato-Brito, Peña-Lomelí, Sahagún-Castellanos, Villanueva-Verduzco, y López-Reynoso (2007) reportan la existencia de mutantes autocompatibles, lo cual implicaría la necesidad de emasculas las poblaciones.

Las flores del tomate de cáscara son bisexuales (perfectas o hermafroditas), solitarias y salen de la dicotomía de las ramas. Cuando la planta entra a floración requiere de 30 a 32 °C. Con temperaturas arriba de estos valores, durante la floración, se puede provocar deshidratación del tubo polínico, polinización incompleta y frutos malformados (Saray-Meza, & Loya-Ramírez, 1977). Por lo general, las flores abren antes de que ocurra la dehiscencia de las anteras, entre las 8 y 12 horas del día. La polinización

natural en tomate de cáscara se realiza en su mayoría por insectos, principalmente abejas, aunque también puede ser por el viento. Una vez que la flor ha sido polinizada se cierra y no vuelve a abrirse, luego comienza a marchitarse para enseguida caer (Pérez-Grajales, Márquez-Sánchez, & Peña-Lomelí, 1998). A los 55 días después de la polinización, la semilla de tomate de cáscara se puede considerar fisiológicamente madura (Pérez-Camacho et al., 2012).

Dado que el tomate de cáscara requiere de la polinización cruzada para formar frutos y al interior de un invernadero la circulación del viento es mínima e insuficiente para mover el polen, la polinización natural es deficiente (Santiaguillo-Hernández, Vargas-Ponce, Grimaldo-Juárez, Sánchez-Martínez, & Magaña-Lira, 2009). Esto implica que la producción comercial de tomate de cáscara en invernadero, entre otros factores, no ha sido eficiente debido a que se dificulta la polinización y en consecuencia reduce el rendimiento (Peña-Lomelí et al., 2014; Ponce-Valerio et al., 2012). Sin embargo, cuando se realizan cruzaes manuales para el mejoramiento genético se puede utilizar el invernadero, ya que la baja fecundación natural permite que la mayoría de los frutos en desarrollo sean producto de la polinización manual.

Por lo anterior, cuando se trata de mejoramiento genético, es necesario determinar el tiempo adecuado para realizar la polinización manual en ambientes controlados con el fin de lograr mayor producción de frutos y semillas. Algunos estudios indican que la fecundación manual de tomate de cáscara en invernadero debe hacerse cuando los botones florales están cerrados, pues se ha encontrado que el estigma es más receptivo en esta etapa. En contraste, las anteras liberan polen después de que la flor ha abierto. Esta técnica es usada en programas de mejoramiento genético, sobre todo porque garantiza la pureza de las cruzaes que se realizan. No obstante, se requiere conocimiento preciso para identificar el estado ideal de los botones florales, por lo que su eficiencia en flores polinizadas y semilla producida es baja (Peña-Lomelí et al., 1998; Santiaguillo-Hernández et al., 2005).

Con base en lo antes mencionado, en el presente trabajo se evaluaron tiempos de polinización de botones florales de dos variedades de tomate de cáscara, con el objetivo de determinar el momento óptimo para realizar la polinización manual de manera eficiente en cada una de ellas para lograr el mayor amarre de frutos y producción de semillas. Esto bajo las hipótesis de que el mejor momento será después de que se cubra el botón floral, y de que no habrá diferencia entre las variedades.

3.2 Materiales y métodos

El presente trabajo de investigación se realizó de octubre a diciembre de 2015 en los invernaderos del campo experimental del Departamento de Fitotecnia de la Universidad Autónoma Chapingo (UACH), México (19° 29' 31.0" latitud norte y 98° 52' 20.4" longitud oeste, a 2,250 msnm). De acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1988), el clima es Cb(Wo)(W)b(í'), definido como templado subhúmedo con lluvias en verano, precipitación invernal menor a 5 %, poca oscilación térmica, veranos frescos y régimen de precipitación media anual de 636 mm. La temperatura media anual se ubica entre 12 y 18 °C, con variación menor a 5 °C.

Las variedades utilizadas en este estudio fueron Diamante y Manzano Tepetlixpa, ambas registradas a nombre de la Universidad Autónoma Chapingo (Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas [SNICS], 2016) con título de obtentor 1583 y 1584, respectivamente. Para cada una se seleccionaron dos familias de medios hermanos maternos (FMHM) de alto rendimiento, con el propósito de generar endogamia por medio de cruza fraternal y heterosis por hibridación interfamiliar. Las cuatro familias obtenidas fueron las estudiadas en el presente trabajo.

Diamante es resultado de la mejora por selección y surge de la hibridación de las variedades CHF1 Chapingo y Puebla SM3. Su nombre deriva de la brillantez del color del fruto y presenta una vida de anaquel corta. Es una planta precoz de porte semierecto con hojas elípticas de color verde y flores de tamaño medio. Sus frutos son grandes con tres lóculos, verdes y firmeza media, con cobertura del cáliz

completamente cerrado y con semillas de color amarillo pardo. Se adapta a las condiciones climáticas de la región Valles Altos (México, Tlaxcala, Puebla e Hidalgo) en el ciclo primavera-verano, y tiene un rendimiento de $30 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ o más en condiciones de riego con acolchado (Sánchez-Martínez & Peña-Lomelí, 2015).

Por otro lado, Manzano Tepetlixpa es una variedad mejorada por selección y su nombre deriva del poblado donde se colectó el material original (Tepetlixpa, municipio del estado de México). Es una planta precoz, de porte erecto, con hojas elípticas de color verde y flores de tamaño medio. Sus frutos tienen tres lóculos, son grandes, dulces, de color amarillo y firmeza media, con cobertura del cáliz completamente cerrada y acostillado. Presenta semillas medianas de color amarillo pardo. Se distribuye principalmente en México y Morelos (Cuautla) y tiene un rendimiento de $30 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ o más en condiciones de riego y espaldera. (Sánchez-Martínez & Peña-Lomelí, 2015).

Los factores estudiados fueron tres. El primero fue tiempo (en días), con cinco niveles, que fueron los cinco días en que se polinizó diariamente. El segundo fue variedad, al cual correspondieron dos poblaciones de tomate de cáscara (Diamante y Manzano Tepetlixpa). El tercero fue familia, que constó de dos niveles dentro de cada variedad (F1 y F2). Esto generó un diseño de tratamientos factorial completo $5 \times 2 \times 2$. Adicionalmente, se incluyó un testigo, el cual consistió en flores cubiertas sin polinizar, con el fin de verificar que no existieran mutantes autocompatibles dentro de las poblaciones estudiadas (Mulato-Brito et al., 2007).

El experimento se estableció en el ciclo otoño-invierno de 2015, bajo un diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. La unidad experimental constó de diez botones florales por tratamiento. El cultivo se desarrolló bajo invernadero con hidroponía; como sustrato se usó tezontle rojo de grano fino y la solución nutritiva utilizada fue la de Steiner (Steiner, 1984).

Para el proceso de polinización, se cubrieron diez botones florales de cada unidad experimental con bolsas de glassine planas de 4 cm de ancho por 7 cm de largo, las

cuales se cerraron mediante un dobléz con la ayuda de un clip del número tres. El criterio para elegir las flores fue que estuvieran completamente cerradas, pero que los pétalos ya presentaran tonalidad amarilla. De acuerdo con el tratamiento asignado a cada unidad experimental, se realizó la polinización manual en los días uno (que corresponde al momento en que se cubrieron los botones), dos, tres, cuatro y cinco. En el testigo las flores se dejaron cubiertas todo el tiempo.

Para realizar la polinización se colectó polen (en una caja de Petri de 6 cm de diámetro) de las flores abiertas de todas las plantas de la repetición para cada familia. Posteriormente, se identificaron las flores correspondientes a ese día y se polinizaron una a una. Para ello, se retiró la bolsa, después, con la ayuda de un pincel de pelo de camello del número 0, se colocó polen en el estigma y se volvió a cubrir la flor con la bolsa. Una vez que ocurrió la fecundación, la corola se secó e inició el desarrollo del cáliz (diez días después de la polinización). En ese momento, se retiró la bolsa con el propósito de no impedir la formación del fruto. Los frutos en desarrollo se identificaron con etiquetas de colgar del número dos.

La cosecha se realizó a los 75 días después de haber realizado la polinización. Las variables evaluadas se describen a continuación. Número de frutos (NF), se cuantificaron los frutos amarrados por cada tratamiento. Peso de frutos (PF, g), se pesaron los frutos obtenidos de cada unidad experimental en una balanza digital marca OHAUS® 5 K. Peso total de semillas (PTS, mg) y peso de 100 semillas (P100S, mg) de cada unidad experimental. Ambas evaluaciones se hicieron en el laboratorio de ecología del Departamento de Fitotecnia de la UACH con una balanza precisión laboratorio GRAM SVI®. Finalmente, se determinó el número total de semillas (NTS) de forma indirecta utilizando la ecuación siguiente:

$$NTS = \frac{\text{Peso total de semilla}}{\text{Peso de 100 semillas}} \times 100$$

Para el caso de las unidades experimentales en que se obtuvo un reducido número de semillas se procedió a hacer el conteo directamente.

Con los datos obtenidos, se realizó un análisis de varianza de acuerdo con el diseño experimental de bloques completos al azar, para lo cual se usó el paquete estadístico *Statistical Analysis System* (SAS) versión 9.0 (SAS Institute, 2002). Posteriormente, se realizaron comparaciones de medias de Tukey ($\alpha \leq 0.05$) para los factores cuyo efecto fue significativo. En aquellas variables que presentaron interacciones significativas, se efectuaron pruebas de comparación de medias de los niveles de un factor en cada uno de los niveles del otro factor.

3.3. Resultados y discusión

3.3.1 Análisis de varianza

El análisis de varianza (Cuadro 3.1) indica que para el factor variedad (VAR) se tuvieron efectos altamente significativos ($\alpha \leq 0.01$), lo cual implica que las cinco variables evaluadas se comportan de forma distinta para cada variedad. Este mismo efecto se observó en el factor tiempo (TIE) sobre NF, PF, PTS y NTS, lo que indica que el tiempo de polinización afecta la cantidad de frutos y semillas que se cosechan, mas no su tamaño. En lo que respecta a la familia anidada en variedad [FAM(VAR)], se encontraron efectos altamente significativos ($\alpha \leq 0.01$) en el NTS y P100S, lo que quiere decir que existe diferencia entre familias de la misma variedad, que se ve reflejada en distinta cantidad y tamaño de semilla.

La interacción variedad x tiempo fue significativa ($\alpha \leq 0.05$) para las variables PF y NTS, lo que implica que existe diferente tiempo óptimo de polinización para cada variedad. Por ello, es necesario estudiar cada nivel del factor tiempo dentro de cada variedad para identificar el momento óptimo de polinización que maximice la cantidad de semillas cosechadas.

Cuadro 3.1. Cuadrados medios del análisis de varianza de las cinco variables evaluadas en dos familias de las variedades Diamante y Manzano Tepetlixpa de tomate de cáscara (otoño-invierno de 2015).

FV ¹	GL	NF	PF (g)	PTS (mg)	NTS	GL	P100S (mg)
BLO	3	4.98	40752.9	1241434.6	319342.4	3	235.2
VAR	1	17.11**	109076.5*	8070851.3**	6276480.8**	1	13852.3**
FAM(VAR)	2	0.16	35805.1	1487656.3	1095696.1*	2	2802.4**
TIE	4	13.96**	326066.5**	13490055.0**	4996175.5**	4	787.7
VAR*TIE	4	1.27	75718.7**	1123876.3	528129.6*	4	357.6
Error	65	1.83	20408.5	859192.3	246529.9	64	345.2
Total	79					78	
CV		17.11	31.77	37.67	34.99		10.44

¹FV: fuente de variación; BLO: bloque; VAR: variedad; FAM(VAR): familia anidada en variedad; TIE: tiempo; VAR*TIE: interacción variedad x tiempo; CV: coeficiente de variación; GL: grados de libertad; NF: número de frutos; PF: peso de frutos; PTS: peso total de semillas; NST: número total de semillas; P100S: peso de 100 semillas.

*, **: significativo con $P \leq 0.05$ y $P \leq 0.01$, respectivamente.

3.3.2 Comparación de medias de las variedades

Los resultados de la comparación de medias entre variedades (Cuadro 3.2) muestran que Diamante presentó mayor NF, PTS y NTS, pero menor PF y P100S, lo que indica que esta variedad tuvo frutos de menor peso con más semillas de menor tamaño. Para Manzano Tepetlixpa se obtuvieron los mayores valores ($\alpha \leq 0.05$) en las variables PF y P100S, lo cual muestra que esta variedad es de frutos más grandes con respecto de Diamante, pero con menos semillas y más grandes. Al respecto, Peña-Lomelí et al. (2014) mencionan que la variedad Diamante presenta frutos grandes ($41 \text{ g} \cdot \text{fruto}^{-1}$) y un rendimiento de $787 \text{ g} \cdot \text{planta}^{-1}$, mientras que Manzano Tepetlixpa tiene rendimiento de $972 \text{ g} \cdot \text{planta}^{-1}$ con frutos de tamaño mediano. La diferencia en el tamaño del fruto puede deberse a que en este trabajo se evaluaron familias selectas Manzano Tepetlixpa.

Cuadro 3.2. Comparación de medias de las variables evaluadas en dos variedades de tomate de cáscara (otoño-invierno de 2015).

Variedad	NF	PF (g)	PTS (mg)	NTS	P100S (mg)
Diamante	8.38 a ^z	412.8 b	2778.0 a	1699.0 a	164.9 b
Manzano Tepetlixpa	7.45 b	486.6 a	2142.8 b	1138.8 b	191.5 a
DMSH	0.60	63.8	414.0	221.7	8.4

NF: número de frutos; PF: peso de frutos; PTS: peso total de semillas; NTS: número total de semillas; P100S: peso de 100 semillas; DMSH: diferencia mínima significativa honesta.

^zMedias con la misma letra dentro de columna no difieren estadísticamente (Tukey, $\alpha \leq 0.05$).

3.3.3 Comparación de medias del tiempo de polinización (días)

La polinización al segundo día produjo el mayor ($\alpha \leq 0.05$) PF y PTS, mientras que la del día tres fue mayor ($\alpha \leq 0.05$) en NF y NTS (Cuadro 3.3). Sin embargo, los resultados obtenidos de estas variables en ambos días no difieren estadísticamente. Esto implica que polinizar manualmente al segundo o tercer día, después de que el botón floral ha sido cubierto, arroja los mejores resultados y puede utilizarse como práctica en programas de mejoramiento genético.

En las polinizaciones realizadas a partir del cuarto día, las variables de PF, PTS y NTS presentaron un decremento significativo con respecto del segundo y tercer día. Esto mismo ocurrió el primer día. Lo anterior indica que polinizar botones florales cerrados, como lo recomiendan Pérez-Grajales et al. (1998), no es la mejor técnica para hacer cruza en tomate de cáscara, pues estos deben ser cubiertos y polinizados al día siguiente.

En el testigo (botones cubiertos no polinizados) sólo se desarrollaron frutos partenocárpicos, por lo que fue posible cuantificar el NF y PF (datos no mostrados), pero no se obtuvieron datos del PTS, NTS y P100S. Esto confirma que en las poblaciones utilizadas no se presentaron mutantes autocompatibles que alteraran los resultados, como los reportados por Mulato-Brito et al. (2007).

Cuadro 3.3. Comparación de medias de las variables evaluadas en cinco días diferentes en los que se realizó la polinización manual (otoño-invierno, 2015).

Tiempo (día)	NF ¹	PF (g)	PTS (mg)	NTS	P100S (mg)
1	8.19 a ²	410.8 b	1,740.6 bc	946.5 c	188.4 a
2	8.50 a	608.2 a	3,345.0 a	1,916.8 ab	176.3 ab
3	8.63 a	548.9 ab	3,311.3 a	2,000.3 a	169.4 b
4	7.94 a	443.1 b	2,597.5 ab	1,473.1 b	180.6 ab
5	6.31 b	237.6 c	1,307.5 c	757.8 c	175.3 ab
DMSH	1.34	141.7	919.5	492.6	18.6

¹NF: número de frutos; PF: peso de frutos; PTS: peso total de semillas; NTS: número total de semillas; P100S: peso de 100 semillas; DMSH: diferencia mínima significativa honesta.

²Medias con la misma letra dentro de columna no difieren estadísticamente (Tukey, $\alpha \leq 0.05$).

3.3.4 Análisis de familias en cada variedad

Este factor tuvo efectos significativos para las variables NST y P100S. En la Figura 3.1 se puede observar que la familia uno de la variedad Diamante obtuvo significativamente mayor NST que la familia dos, mientras que, las familias de Manzano Tepetlixpa no presentaron diferencia significativa en esta misma variable.

El P100S obtenido de la familia uno fue significativamente mayor al de la familia dos, ambas de la variedad Diamante, diferencia que no se observó en Manzano Tepetlixpa (Figura 3.2).

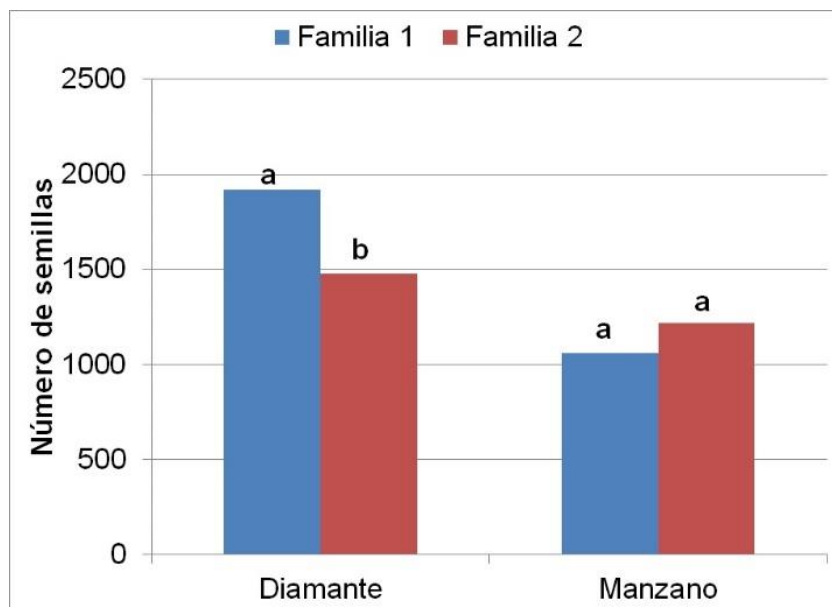


Figura 3.1. Número total de semillas (NTS) producidas por frutos de las dos familias de las variedades Diamante y Manzano Tepetlixpa polinizadas manualmente en cinco días diferentes.

Dentro de cada variedad, barras con la misma letra no difieren estadísticamente (Tukey, $\alpha \leq 0.05$).

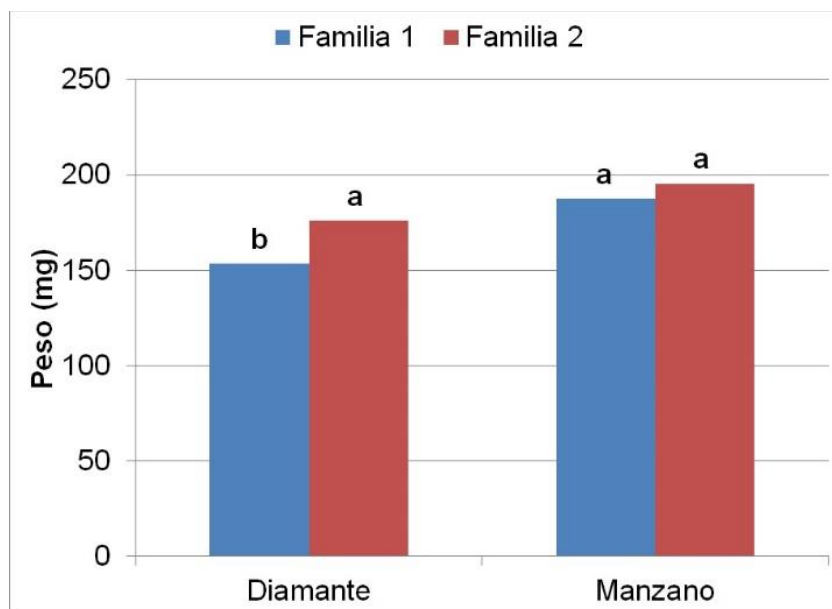


Figura 3.2. Peso de 100 Semillas (P100S) de las dos familias de la variedad Diamante y Manzano Tepetlixpa polinizadas manualmente en cinco días diferentes.

Dentro de cada variedad, barras con la misma letra no difieren estadísticamente (Tukey, $\alpha \leq 0.05$).

3.3.5 Interacción variedad x tiempo

Esta interacción se encontró en el PF y el NST e indica que el comportamiento de los cultivares varía con el día en el que se realizó la polinización manual.

Al realizar la polinización el tercer día, Diamante logró alcanzar un mayor PF (Figura 3.3), pero no difirió estadísticamente de los días uno, dos y cuatro, lo cual indica que con la polinización durante los primeros cuatro días se obtienen frutos de peso similar en la variedad Diamante. Por otra parte, Manzano Tepetlixpa alcanzó su PF mayor el segundo día, aunque no superó estadísticamente al tercer día.

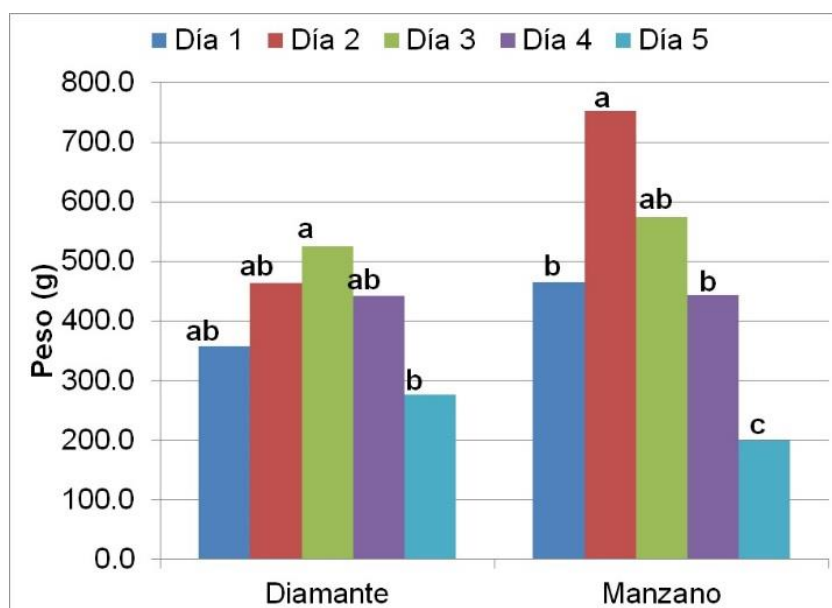


Figura 3.3. Peso de Frutos (PF) de las variedades de tomate de cáscara Diamante y Manzano Tepetlixpa polinizadas manualmente en cinco días diferentes.

Dentro de cada variedad, barras con la misma letra no difieren estadísticamente (Tukey, $\alpha \leq 0.05$)

En Diamante el mayor NTS se obtuvo al polinizar la flor al tercer día, aunque este valor no difirió estadísticamente de los obtenidos el día dos y cuatro. Para la variedad Manzano Tepetlixpa, en el segundo día de polinización se logró obtener un mayor NTS, aunque similar al día tres (Figura 3.4).

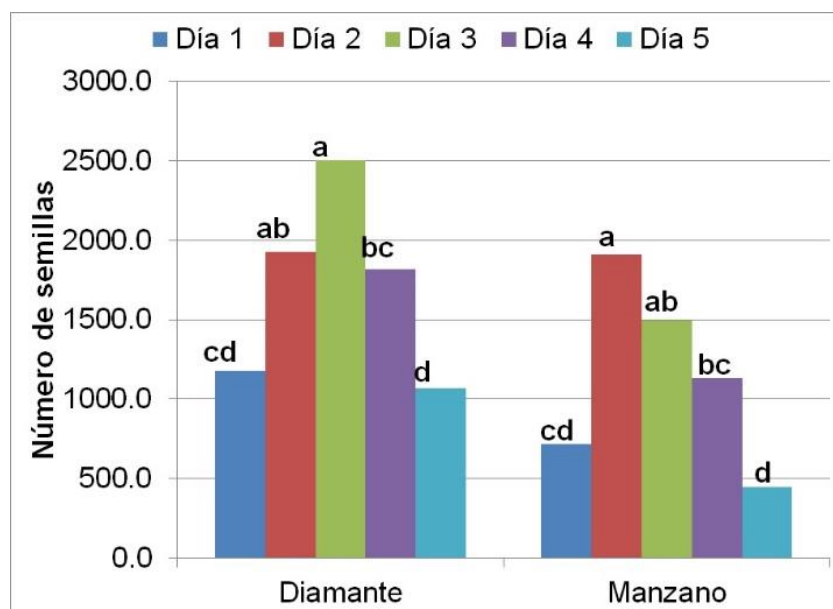


Figura 3.4. Número total de semillas (NTS) de tomate de cáscara de las variedades Diamante y Manzano Tepetlixpa polinizadas manualmente en cinco días diferentes.

Dentro de cada variedad, barras con la misma letra no difieren estadísticamente (Tukey, $\alpha \leq 0.05$).

Al analizar en conjunto las variables PF y NTS, se puede identificar que para ambas variedades se obtuvieron mejores resultados en los días dos y tres de polinización, pues es cuando se logra un mejor desarrollo de los frutos y la mayor cantidad de semilla. Esto indica que la mayor cantidad de semilla se obtiene al realizar la polinización el día tres para Diamante y en el día dos para Manzano Tepetlixpa. Lo anterior difiere de lo reportado por Pérez-Grajales et al. (1998), quienes señalan que la polinización debe hacerse en botones florales cerrados, lo que posiblemente se debe a que usaron diferentes variedades.

En suma, los hallazgos de esta investigación han ayudado a esclarecer el intervalo de tiempo adecuado para realizar la polinización manual del tomate de cáscara. Al polinizar las flores a los dos y tres días después de haber cubierto los botones no se incrementa significativamente el amarre de fruto respecto del día uno recomendado por Pérez-Grajales et al. (1998), pero sí se duplica la producción de semilla. Esto representa una mejora sustantiva en la eficiencia de las cruas manuales, ya sea dentro

de un programa de mejoramiento genético o en la regeneración de accesiones resguardadas en bancos de germoplasma.

3.4 Conclusiones

La variedad Diamante produjo bastantes semillas por fruto, mientras que con Manzano Tepetlixpa se obtuvieron frutos con pocas semillas pero de mayor peso.

El periodo sugerido para la polinización manual es entre los dos y tres días después de haber cubierto los botones florales. Para Manzano Tepetlixpa se obtuvieron mejores resultados el día dos, y para Diamante, el día tres.

En Diamante se encontraron diferencias entre familias para número de semillas y peso de 100 semillas, esto implica que existe diversidad entre las familias de esta variedad, a diferencia de las de Manzano Tepetlixpa que no difirieron entre las mismas variables.

3.5 Referencias

- García, E. (1988). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen (para adaptarlo a la República Mexicana)*. Ciudad de Mexico: Universidad Autónoma de México. Retrieved from http://www.igeograf.unam.mx/sigg/utilidades/docs/pdfs/publicaciones/geo_siglo21/serie_lib/modific_al_sis.pdf
- Mulato-Brito, J., Peña-Lomelí, A., Sahagún-Castellanos, J., Villanueva-Verduzco, C., & López-Reynoso, J. J. (2007). Self compatibility inheritance in tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot). *Vegetable Crops Research Bulletin*, 67, 17-24. doi: 10.2478/v10032-007-0026-4
- Pandey, K. K. (1957). Genetics of self-Incompatibility in *Physalis ixocarpa* Brot.- A new system. *American Journal of Botany*, 44(10), 879-887. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2438909>

- Peña-Lomelí, A., Ponce-Valerio, J. J., Sánchez-del Castillo, F., & Magaña-Lira, N. (2014). Desempeño agronómico de variedades de tomate de cáscara en invernadero y campo abierto. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 37(4), 381-391. Retrieved from <http://www.revistafitotecniamexicana.org/documentos/37-4/9r.pdf>
- Peña-Lomelí, A., Molina-Galán, J. D., Márquez-Sánchez, F., Sahagún-Castellanos, J., Ortiz-Cereceres, J., & Cervantes-Santana, T. (2002). Respuestas estimadas y observadas de tres métodos de selección en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Fitotecnia Mexicana*, 25(2), 171-178. Retrieved from <http://www.revistafitotecniamexicana.org/documentos/25-2/7a.pdf>
- Peña-Lomelí, A., Molina-Galán, J. D., Márquez-Sánchez, F., & Sahagún-Castellanos, J. (1999). Heterosis intravarietal en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Fitotecnia Mexicana*, 22(2), 187-199.
- Peña-Lomelí, A., & Sanatiaguillo-Hernández, F. (1999). *Variabilidad genética de tomate de cáscara. Boletín técnico*, 3. México: Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo.
- Peña-Lomelí, A., Molina-Galán, J. D., Cervantes-Santana, T., Márquez-Sánchez, F., Sahagún-Castellanos, J., & Ortiz-Cereceres, J. (1998). Heterosis intervarietal en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 4(1), 31-37. doi: 10.5154/r.rchsh.1997.12.093
- Peña-Lomelí, A., & Márquez-Sánchez, F. (1990). Mejoramiento genético de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) *Revista Chapingo*, 15(71-72), 84-88.
- Pérez-Grajales, M., Márquez-Sánchez, F., & Peña-Lomelí, A. (1998). *Mejoramiento genético de hortalizas*. Ciudad de México, México: Mundi Prensa.
- Pérez-Camacho, I., González-Hernández, V. A., Ayala-Garay, Ó. J., Carillo-Salazar, J. A., García-de los Santos, G., Peña-Lomelí, A., & Cruz-Crespo, E. (2012). Calidad fisiológica de semillas de *Physalis ixocarpa* en función de madurez a cosecha y condiciones de almacenamiento. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 3(1), 67-78. Retrieved from <http://cienciasagricolas.inifap.gob.mx/editorial/index.php/agricolas/article/view/720/692>

- Ponce-Valerio, J. J., Peña-Lomelí, A., Rodríguez-Pérez, J. E., Mora-Aguilar, R., Castro-Brindis, R., & Magaña-Lira, N. (2012). Densidad y poda en tres variedades de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.) cultivado en invernadero. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 18(3), 325-332. doi: 10.5154/r.rchsh.2010.08.028
- Sahagún-Castellanos, J., Gómez-Ruiz, F., & Peña-Lomelí, A. (1999). Efectos de aptitud combinatoria en poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 5(1), 23-27. doi: 10.5154/r.rchsh.1998.07.050
- Sánchez-Martínez, J., & Peña-Lomelí, A. (2015). *Variedades de uso comun; un breve mirar a la riqueza mexicana*. México: SNICS-SAGARPA.
- Santiaguillo-Hernández, J. F., Cedillo-Portugal, E., & Cuevas-Sánchez, J. A. (2010). *Distribucion Geográfica de Physalis spp. en Mexico*. México: Universidad Autónoma Chapingo-Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas.
- Santiaguillo-Hernández, J. F., Vargas-Ponce, O., Grimaldo-Juárez, O., Sánchez-Martínez, J., & Magaña-Lira, N. (2009). *Aprovechamiento tradicional y moderno de tomate (Physalis) en México*. Chapingo, México: Universidad Autónoma Chapingo.
- Santiaguillo-Hernández, J. F., & Blas-Yáñez, S. (2009). Aprovechamiento tradicional de las especies de *Physalis* en México. *Revista de Geografía Agrícola*, 43, 81-86. Retrieved from <https://chapingo.mx/revistas/revistas/articulos/doc/rga-1418.pdf>
- Santiaguillo-Hernández, J. F., Cervantes-Santana, T., Peña-Lomelí, A., Molina-Galán, J. D., & Sahagún-Castellanos, J. (2005). Polinización controlada en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 11(1), 67-71. doi: 10.5154/r.rchsh.2003.10.064
- Santiaguillo-Hernández, J. F., Cervantes-Santana, T., & Peña-Lomelí, A. (2004). Selección para rendimiento y calidad de fruto de cruza planta x planta entre dos variedades de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Fitotecnia Mexicana*, 27(1), 85-91. Retrieved from <http://www.revistafitotecniamexicana.org/documentos/27-1/11a.pdf>

- Saray-Meza, C. R., & Loya-Ramírez, J. (1977). *El cultivo del tomate de cáscara en el estado de Morelos*. México: INIA-CIAMEC. Retrieved from <http://www.cofupro.org.mx/cofupro/images/contenidoweb/indice/unidadmorelos/libros/tomate/tomate1.pdf>
- SAS Institute. (2002). *Statistical Analysis System* 9.0. Retrieved from <https://www.sas.com> (consultado en noviembre 2017).
- Sistema de Información Agrícola y Pesquera - Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SIAP-SAGARPA). (2015). *Cierre de la producción agrícola por cultivo*. México: SIAP-SAGARPA. Retrieved from <http://www.siap.gob.mx> (consultado en noviembre 2016).
- Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas (SNICS). (2016). *Catálogo Nacional de Variedades Vegetales*. Ciudad de México, México: Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación - Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas.
- Steiner, A. A. (1984). The universal nutrient solution. In: *Proceedings 6th International Congress on Soilless Culture* (pp. 633-650). Nueva York, USA: International Society for Soilless Culture

CAPÍTULO 4. MEDIA GENOTÍPICA DE POBLACIONES OBTENIDAS POR APAREAMIENTO ALEATORIO DE FAMILIAS DE MEDIOS HERMANOS MATERNOS

RESUMEN

En especies autoestériles, donde no se pueden obtener líneas endogámicas por autofecundación, es posible hacer híbridos entre familias de medios hermanos maternos (FMHM). La disponibilidad de semilla de estas poblaciones es limitada, y como están en desequilibrio gamético, habrá cambios al realizar incrementos de semilla. Los objetivos fueron comparar teóricamente los arreglos gamético y genotípico, así como la media genotípica, de una FMHM y sus subsecuentes generaciones de incremento de semilla, y comparar en la práctica la media genotípica de doce familias de medios hermanos de tomate de cáscara en cinco generaciones de incremento. En la parte teórica se usó el modelo de un locus con n alelos para especies diploides que se reproducen por apareamiento aleatorio. Se consideró una población original, de la cual se seleccionaron plantas, que originaron sendas FMHM (C_0). A partir de ellas se obtuvieron dos generaciones de incremento de semilla por apareamiento aleatorio (C_1 y C_2). Para cada población, se estudiaron los arreglos gamético ($AGA_{C_0}, AGA_{C_1}, AGA_{C_2}$) y genotípico ($AGE_{C_0}, AGE_{C_1}, AGE_{C_2}$), y su media genotípica (MG). En la verificación práctica, se seleccionaron las tres mejores FMHM en cada una de cuatro poblaciones (Tecoautla, Diamante, Manzano y Morado). Teóricamente, la primera generación de incremento de semilla presenta depresión endogámica, que tiene relación directa con el grado de dominancia y la diferencia de frecuencias entre la planta seleccionada y la población. A pesar de que C_0 y C_1 presentan medias genotípicas y arreglos genotípicos diferentes ($AGE_{C_1} \neq AGE_{C_0}$), sus arreglos gaméticos son iguales ($AGA_{C_1} = AGA_{C_0}$), por lo que, para un locus, las cruas hechas a partir de C_0 tendrán el mismo arreglo

genotípico que las realizadas a partir de las subsecuentes generaciones de incremento. En la práctica verificó la estabilidad de la media de cinco generaciones de incremento de semilla de doce FMHM de tomate de cáscara, progenitoras de híbridos interfamiliares.

Palabras clave: autoestéril, arreglo gamético, arreglo genotípico, hibridación.

GENOTYPIC MEAN OF POPULATIONS OBTAINED BY RANDOM MATING OF MATERNAL HALF-SIB FAMILIES

ABSTRACT

In self-sterile species, where inbreeding lines cannot be obtained by self-fertilization, it is possible to make hybrids between maternal half-sib families (MHSF). Seed availability of these populations is limited, and since they are in gametic disequilibrium, there will be changes when doing seed increases. The objectives were to theoretically compare the gametic and genotypic arrangements, as well as the genotypic mean, of an MHSF and its subsequent generations of seed increase, and compare in practice the genotypic mean of twelve tomatillo half-sib families in five generations of seed increase. In the theoretical part, a one locus model with n alleles was used for diploid species that reproduce by random mating. An original population was considered, from which plants were selected, which originated MHSF (C_0). From them two generations of seed increase were obtained by random mating (C_1 and C_2). For each population, the gametic ($AGA_{C_0}, AGA_{C_1}, AGA_{C_2}$) and genotypic ($AGE_{C_0}, AGE_{C_1}, AGE_{C_2}$) arrangements, as well as their genotypic mean (GM) were studied. For the practical verification, the three best MHSF were selected in each of four populations (Tecozautla, Diamante, Manzano and Morado). Theoretically, the first generation of seed increase presents inbreeding depression, which is directly related to the degree of dominance and the difference in frequencies between the selected plant and the population. Although C_0 and C_1 have different genotypic averages and genotypic arrangements ($AGE_{C_1} \neq AGE_{C_0}$), their

gametic arrangements are the same ($AGA_{C_1} = AGA_{C_0}$), so crosses made from C_0 will have the same genotypic arrangement as those made from subsequent generations of increase. In practice, it was verified the mean stability of five seed increase generations of twelve MHSF in tomatillo, parents of interfamilial hybrids.

Keywords: self-sterile, gametic arrangement, genotypic arrangement, hybridization.

4.1 Introducción

La hibridación, como método genotécnico en las plantas, es el aprovechamiento de la generación F_1 proveniente del cruzamiento entre dos poblaciones paternas. Dichas poblaciones pueden ser, entre otras, líneas endogámicas, variedades de polinización libre, variedades sintéticas, o también las poblaciones F_1 mismas (Márquez, 1988). En la hibridación clásica se utilizan como progenitores líneas altamente endogámicas obtenidas por autofecundación, con el fin de obtener híbridos homogéneos en los que se aproveche al máximo la heterosis (Pérez, Márquez & Peña, 1998).

Sin embargo, existen especies autoestériles en las que no es posible obtener líneas por autofecundación, tal como el tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.), que presenta auto-incompatibilidad gametofítica, y algunas especies de ornato del género *Primula* (Sahagún-Castellanos, 2008). En dichos casos, la hibridación clásica no es una opción, pues se dificulta obtener líneas endogámicas (Peña & Márquez, 1990). En tomate de cáscara, se han realizado estudios sobre heterosis intervarietal. Peña et al. (1998) encontraron que la heterosis media de ocho variedades analizadas en un dialélico fue significativa para peso promedio de fruto, número de frutos y rendimiento total por planta, lo que indicó que es posible obtener híbridos de mayor rendimiento que las variedades.

Por lo anterior, es posible aprovechar la heterosis intervarietal mediante el uso de familias de medios hermanos maternos (FMHM) como progenitores de híbridos. Sin embargo, como la FMHM proviene de la polinización libre de un individuo seleccionado

dentro de la población, su estructura es similar a la del producto de la cruce entre dos poblaciones. Molina (1992) indica que cuando dos poblaciones se cruzan se genera una nueva población que está en desequilibrio, ya sea que las dos estén o no en equilibrio. Bajo este esquema no es posible incrementar semilla de los progenitores de un híbrido, pues el arreglo genotípico de la FMHM cambiará en la siguiente generación de apareamiento aleatorio.

Si se desea optar por la hibridación interfamiliar, se requiere estudiar el comportamiento de las frecuencias gaméticas y genotípicas, así como la media genotípica, de las FMHM y las posteriores generaciones de incremento de semilla obtenidas por apareamiento aleatorio entre sus individuos. Sahagún-Castellanos, Rodríguez Pérez y Escalante-González (2013) proponen que si en una población la frecuencia del alelo A_i ($i = 1, 2, \dots, n$) es p_i , los arreglos gamético (AGA) y genotípico (AGE) se pueden expresar como:

$$AGA = \sum_{i=1}^n p_i A_i \text{ y } AGE = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n p_i p_j A_i A_j$$

Para propósitos de deducción, Falconer y Mackay (2001) asignan valores arbitrarios a los genotipos. Considerando un locus con dos alelos, A_1 y A_2 , y asumiendo que el alelo A_1 favorece el incremento de la media, el valor del homocigoto A_1A_1 es $g_{11} = +a$, el del homocigoto A_2A_2 es $g_{22} = -a$, y el de los heterocigotos A_1A_2 y A_2A_1 es $g_{12} = g_{21} = d$. El valor de a es igual un medio de la diferencia entre los valores genotípicos de ambos homocigotos, de forma tal que depende de la escala de medición del carácter en estudio, mientras que d es una función del grado de dominancia (Bernardo, 2010). Si no hay dominancia, $d=0$; si A_1 es dominante sobre A_2 , $d>0$, y si A_2 es dominante sobre A_1 , $d<0$. Si la dominancia es completa, $d=+a$, o $d=-a$; si hay sobredominancia, $d>+a$, o $d<-a$. Así, el grado de dominancia se expresa como d/a (Falconer y Mackay, 2001).

La media genotípica (MG) de una población es igual a la suma de los productos de los valores genotípicos por sus correspondientes frecuencias (Bernardo, 2010). Si en el AGE se sustituyen los genotipos (A_iA_j) por sus respectivos valores genotípicos (g_{ij}), la MG puede calcularse a partir de la siguiente expresión:

$$MG = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n p_i p_j g_{ij}$$

Con base en lo anterior, los objetivos de la presente investigación fueron comparar teóricamente los arreglos gaméticos y genotípicos de una familia de medios hermanos maternos y en sus subsecuentes generaciones de incremento de semilla, estudiar la media genotípica a lo largo de dichas generaciones con diferentes frecuencias génicas y tipos de acción génica, y comparar en la práctica la media genotípica de doce familias de medios hermanos de tomate de cáscara en cinco generaciones de incremento de semilla realizadas en invernadero.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Estudio teórico

Se basó en el modelo de un locus con n alelos [A_i ($i = 1, 2, \dots, n$)] para especies diploides que se reproducen por apareamiento aleatorio. Se consideró el establecimiento de una población original en un lote aislado, dentro del cual se seleccionaron plantas que fueron polinizadas de manera aleatoria, lo que originó sendas familias de medios hermanos maternos (FMHM) (C_0). Se determinó el arreglo genotípico de una FMHM (AGE_{C_0}) a partir de los AGA de la población original (AGA_{PO}) y de la respectiva planta seleccionada (AGA_S).

Se determinó el arreglo gamético de la FMH (AGA_{C_0}), considerando que dicha población no necesariamente está en equilibrio, dado que proviene de la polinización aleatoria de un solo progenitor femenino dentro de la población. Posteriormente, se

obtuvo mediante apareamiento aleatorio dentro de la FMH (C_0) una generación de incremento de semilla (C_1), cuyo arreglo genotípico (AGE_{C_1}) depende de AGA_{C_0} . De igual manera, se determinó el arreglo gamético de C_1 (AGA_{C_1}) y se obtuvo mediante apareamiento aleatorio dentro de C_1 una segunda generación de incremento (C_2), cuyo arreglo genotípico (AGE_{C_2}) depende de AGA_{C_1} . Se consideró que en especies autoincompatibles, la falta de autofecundación sólo afecta a los genes ligados con los de autoincompatibilidad, por lo que el resto de los genes tienen apareamiento aleatorio.

Para estudiar las medias genotípicas de las diferentes poblaciones consideradas se usó el modelo de un locus con dos alelos (Falconer y Mackay, 2001). Se fijó el valor de $a=1$ y se asignaron cuatro valores a d (0, 0.5, 1 y 1.5), de forma que el grado de dominancia (d/a) correspondió a los tipos de acción génica de aditividad, dominancia parcial, dominancia completa y sobredominancia, respectivamente. Se partió de tres diferentes poblaciones originales, en función de sus frecuencias génicas (p_{ip}): una con mayor frecuencia del alelo A_1 ($p_{1p}=0.8$, $p_{2p}=0.2$), otra con frecuencias génica idénticas ($p_{1p}=p_{2p}=0.5$), y por último una con mayor frecuencia del alelo A_2 ($p_{1p}=0.2$, $p_{2p}=0.8$). También se consideraron tres genotipos posibles para la planta seleccionada: homocigoto A_1A_1 ($p_{1s}=1$, $p_{2s}=0$), heterocigoto A_1A_2 ($p_{1s}=p_{2s}=0.5$) y homocigoto A_2A_2 ($p_{1s}=0$, $p_{2s}=1$).

4.2.2 Verificación práctica

Se seleccionaron las tres mejores familias de medios hermanos maternos (C_0) del ciclo más avanzado de selección de cada una de las poblaciones Tecozautla, Diamante, Manzano y Morado, con base en los resultados de evaluación del ciclo primavera-verano 2015. A partir del ciclo otoño-invierno 2015-2016 y hasta el ciclo otoño invierno 2017-2018 se obtuvieron dos ciclos de incremento de semilla por año, hasta llegar al quinto (C_5). Para ello, se establecieron en hidroponia bajo invernadero 50 plantas de cada una de las doce familias y se realizaron cruza fraternal, mediante la técnica

descrita por Peña-Lomelí, Magaña-Lira, Gámez-Torres, Mendoza-Celino y Pérez-Grajales (2018).

En el ciclo primavera-verano de 2018 se realizó la evaluación en campo. Se sembraron las cuatro poblaciones originales (PO), las doce familias seleccionadas (C_0) y cinco generaciones de incremento (C_1 , C_2 , C_3 , C_4 y C_5) de cada una de las doce familias. La siembra se realizó el 3 de marzo. Se colocaron tres semillas por cavidad en charolas de poliestireno de 200 cavidades con turba como sustrato. La plántula se mantuvo en condiciones de invernadero y se le suministró riego cada tercer día con solución nutritiva de Steiner (1984) al 50 % por 21 días, y posteriormente los riegos fueron diarios con la misma solución nutritiva al 100 %. A los 14 días después de la siembra se realizó un aclareo para dejar sólo una planta por cavidad.

El establecimiento definitivo se hizo en el lote X-1 del Campo Agrícola Experimental de la Universidad Autónoma Chapingo (19° 29' 25" N, 98° 52' 45"). El terreno se preparó con barbecho, rastreo y surcado. Se fertilizó de fondo con la fórmula 100 N – 100 P_2O_5 – 50 K_2O , con Urea, Fosfato Diamónico y Cloruro de Potasio. En cada surco se colocó una manguera de 16 mm de diámetro, con goteros distanciados a 30 cm. El 8 de abril se realizó el trasplante a una distancia de 30 cm entre plantas y 1.2 m entre surcos, lo que correspondió a una densidad de 27,778 plantas ha^{-1} , la cual es usada comúnmente en producción comercial. Se usó un diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. La unidad experimental consistió de un surco de 6.3 m con 22 plantas.

Durante el desarrollo del cultivo se aplicaron semanalmente 50 kg de urea por hectárea a través del riego, así como fertilizantes foliares para corregir deficiencias de microelementos empleando Bayfolan Forte® + Surfactante. Se hicieron aplicaciones preventivas para plagas y enfermedades, empleando productos químicos como Confidor® (Imidacloprid) y Lannate® (Metomilo). Las malezas fueron controladas inicialmente con dos escardas y dos deshierbes, y tras el aporque se aplicó el herbicida Provence 75 WG® (Isoxaflutole) a razón de 112.5 g i.a. ha^{-1} .

La cosecha se efectuó en dos cortes, el primero del 19 al 22 de junio y el segundo del 02 a 04 de julio. Se evaluó el rendimiento por planta en cada uno de los cortes (RC1 y RC2). De la suma de ambos valores se obtuvo el rendimiento total por planta (RTP). También se tomó el peso de 10 frutos (g) seleccionados al azar en cada uno de los cortes (PF1 y PF2), y el peso promedio de 10 frutos (PPF). A partir de los datos de peso de 10 frutos y rendimiento por planta se estimó el número de frutos por planta en cada uno de los cortes (NF1 y NF2), así como el total de frutos por planta (NTF).

El análisis de varianza se realizó según el modelo $Y_{ijkl} = \mu + \beta_l + P_i + F_{j(i)} + G_k + PG_{ik} + \varepsilon_{ijkl}$, donde: Y_{ijkl} = valor observado de la variable Y , μ = media general, β_l = efecto del bloque l , P_i = efecto de la población i , $F_{j(i)}$ = efecto de la familia j anidada en población i , G_k = efecto de la generación k , PG_{ik} = interacción población x generación y ε_{ijkl} = error aleatorio. Se hicieron pruebas de comparación de medias (Tukey, $p = 0.05$) entre poblaciones, entre familias dentro de cada población, y entre generaciones.

4.3 Resultados y discusión

4.3.1 Arreglos gaméticos y genotípicos

En una especie diploide, los arreglos gaméticos para un locus con n alelos [A_i ($i = 1, 2, \dots, n$)] de una población (AGA_P) y de una planta seleccionada (AGA_S) dentro de la misma se expresan, respectivamente, como:

$$AGA_{PO} = \sum_{i=1}^n p_{ip} A_i \quad (1)$$

y

$$AGA_S = \sum_{i=1}^n p_{is} A_i \quad (2)$$

Donde p_{ip} y p_{is} representan la frecuencia del alelo A_i ($i = 1, 2, \dots, n$) en la población original (PO) y la planta seleccionada (S), respectivamente.

Si la planta seleccionada fue polinizada aleatoriamente en un lote aislado, la progenie de dicha planta forma una familia de medios hermanos maternos, cuyo arreglo genotípico (AGE_{C_0}) es:

$$AGE_{C_0} = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n p_{ip} p_{js} A_i A_j \quad (3)$$

El arreglo gamético de la FMH (AGA_{C_0}) se obtiene a partir del AGE_{C_0} . Si la frecuencia del alelo A_k ($k = 1, 2, \dots, n$) en la FMH es p_{k0} , cada homocigoto con dicho alelo en AGE_{C_0} [$A_i A_j$ ($i=j=k$)] produce gametos que lo contienen, pero ese mismo tipo de gameto es producido también en frecuencia de un medio a partir de los heterocigotos portadores del alelo en cuestión. Estos heterocigotos pueden haber recibido este alelo de la población original [$A_i A_j$ ($i=k \neq j$)], o de la planta seleccionada [$A_i A_j$ ($i \neq j=k$)], por lo que p_{k0} se determina a partir de las frecuencias de los genotipos mencionados, tomadas de la Ecuación 3 como:

$$\begin{aligned} p_{k0} &= p_{ip} p_{js} + \frac{1}{2} \sum_{j=1}^n p_{ip} p_{js} + \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n p_{ip} p_{js} \\ &\quad \substack{i=j=k} \quad \substack{i=k \neq j} \quad \substack{i \neq j=k} \\ &= \frac{1}{2} p_{ip} \sum_{j=1}^n p_{js} + \frac{1}{2} p_{jp} \sum_{i=1}^n p_{is} \\ &\quad \substack{i=k} \quad \substack{j=k} \\ p_{k0} &= \frac{p_{ip} + p_{js}}{2} \\ &\quad \substack{i=j=k} \end{aligned} \quad (4)$$

De esta manera, el AGA_{C_0} se representa como:

$$AGA_{C_0} = \sum_{k=1}^n p_{k0} A_k \quad (5)$$

Donde de acuerdo con la Ecuación 4, $p_{k0} = (p_{ip} + p_{js})/2$ para $i = j = k$, lo que significa que AGA_{C_0} está determinado por las frecuencias génicas de la población original y de la planta seleccionada.

Al realizar apareamiento aleatorio únicamente entre los individuos del C_0 , se genera una nueva población (C_1) cuyo arreglo genotípico (AGE_{C_1}) es:

$$AGE_{C_1} = \sum_{k=1}^n \sum_{l=1}^n p_{k0} p_{l0} A_k A_l \quad (6)$$

Como se trata de apareamiento aleatorio entre individuos de la misma población, $p_{k0} = p_{l0}$ para $k = l$. Dado que, de acuerdo con la Ecuación 4, $p_{k0} = (p_{ip} + p_{js})/2$, si $p_{ip} = p_{js}$ para $i = j$, entonces $AGE_{C_1} = AGE_{C_0}$; si por el contrario $p_{ip} \neq p_{js}$ para $i = j$, entonces $AGE_{C_1} \neq AGE_{C_0}$. Como es poco probable el caso de que las frecuencias génicas de la población original y de la planta seleccionada sean exactamente iguales, se puede decir que, en general, el arreglo genotípico de C_1 (Ecuación 6) será diferente que el de C_0 que le dio origen (Ecuación 3).

El arreglo gamético del C_1 (AGA_{C_1}) se obtiene a partir del AGE_{C_1} (Ecuación 6) y se representa como:

$$AGA_{C_1} = \sum_{k=1}^n p_{k1} A_k \quad (7)$$

Por analogía de la Ecuación 4, $p_{k1} = (p_{i0} + p_{j0})/2$ para $i = j = k$. Como $p_{i0} = p_{j0}$ para $i = j$, entonces $p_{k1} = p_{k0}$, y por lo tanto $AGA_{C_1} = AGA_{C_0}$. De esta manera, AGA_{C_1} se puede representar también como:

$$AGA_{C_1} = \sum_{k=1}^n p_{k0} A_k \quad (8)$$

Dado que $AGA_{C_1} = AGA_{C_0}$, las frecuencias génicas permanecerán constantes y después de m generaciones de incremento serán las mismas de la FMHM ($AGA_{C_m} = AGA_{C_0}$). De esta manera, si se realizan cruza con la generación m de incremento de semilla por cruza fraternales se espera que se obtenga el mismo resultado que con las FMHM seleccionadas, para caracteres de herencia simple.

4.3.2 Medias genotípicas

Si se parte de una población original (PO) con mayor frecuencia del alelo A_1 y la planta seleccionada tiene genotipo homocigoto A_1A_1 (Figura 4.1a), la media de C_0 supera a la de PO, aunque este incremento en la media es mayor en el caso de aditividad ($d/a = 0$) y casi imperceptible para sobredominancia ($d/a = 1.5$). Cuando hay dominancia ($d/a \neq 0$) se observa un ligero descenso en la media genotípica al pasar de C_0 a C_1 , pero la media se estabiliza cuando se obtiene C_2 . En el caso de aditividad la media genotípica se estabiliza desde C_0 .

Partiendo de la misma población con alta frecuencia del alelo A_1 , pero si se selecciona un individuo heterocigoto A_1A_2 (Figura 4.1b), la media de C_0 es menor que la de PO. Esta diferencia es mayor para aditividad y muy ligera para sobredominancia. Cuando existe algún grado de dominancia, al pasar de C_0 a C_1 la media genotípica desciende ligeramente y se estabiliza al obtener C_2 . Bajo aditividad, la media genotípica se mantiene constante desde C_0 .

Una vez más, se toma como punto de partida la población con alta frecuencia de A_1 , y ahora se selecciona una planta de genotipo homocigoto A_2A_2 (Figura 4.1c). Se nota la misma tendencia de descenso en la media que al seleccionar el individuo heterocigoto cuando se pasa de PO a C_0 , pero la magnitud de la caída es más grande. Con dominancia, la disminución de la media continúa de forma importante cuando se pasa de C_0 a C_1 . En el caso de sobredominancia la caída en este punto es más drástica que en la generación anterior, mientras que con dominancia parcial se tiene el

comportamiento inverso. Una vez más, bajo aditividad la media genotípica se estabiliza desde C_0 .

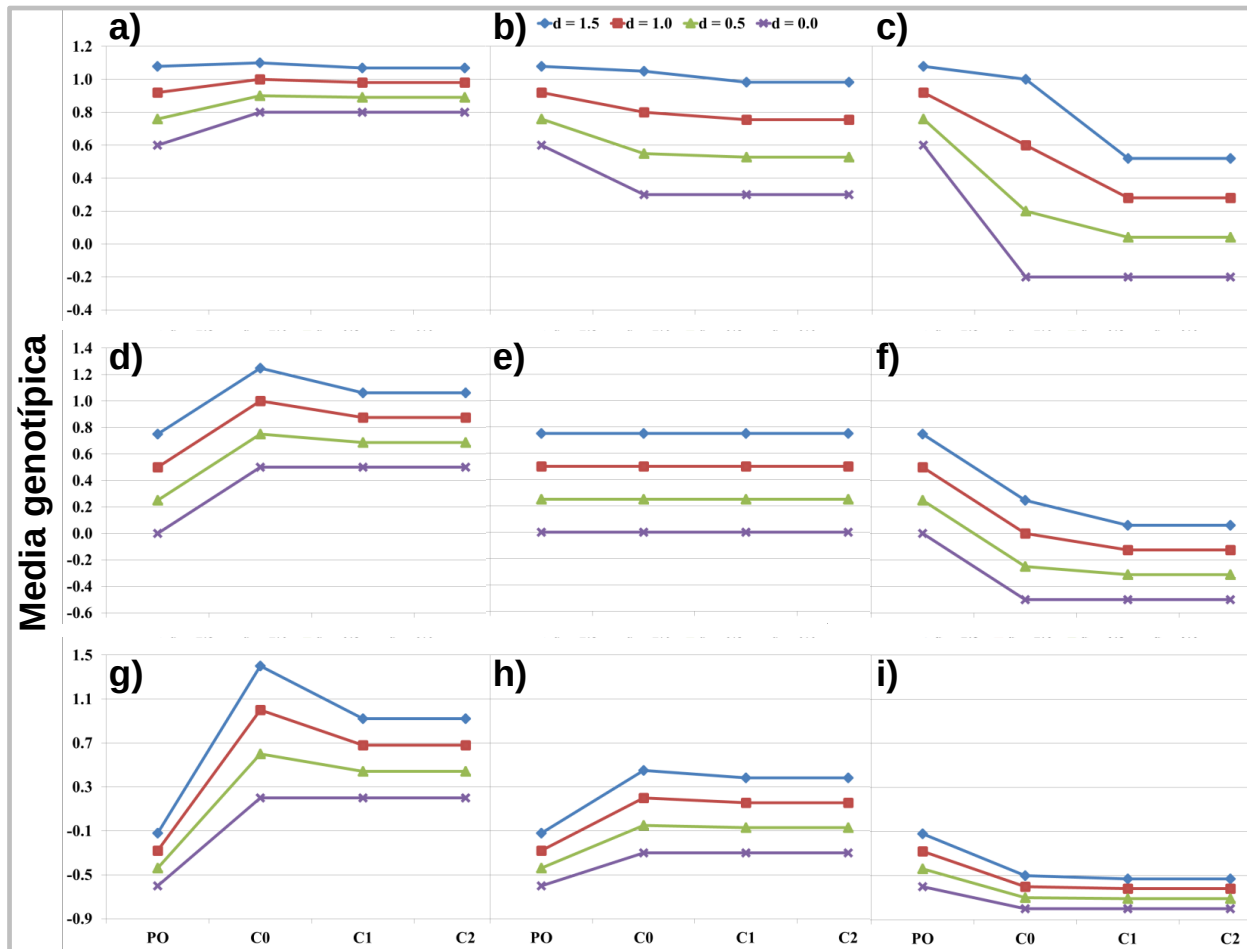


Figura 4.1. Medias genotípicas de la población original, la familia de medios hermanos formada al seleccionar un individuo, y dos incrementos de semilla obtenidos por apareamiento aleatorio dentro de poblaciones. Se considera la selección de a) un individuo homocigoto A_1A_1 en una población con $p_{1p} = 0.8$, b) un individuo heterocigoto A_1A_2 en una población con $p_{1p} = 0.8$, c) un individuo homocigoto A_2A_2 en una población con $p_{1p} = 0.8$, d) un individuo homocigoto A_1A_1 en una población con $p_{1p} = 0.5$, e) un individuo heterocigoto A_1A_2 en una población con $p_{1p} = 0.5$, g) un individuo homocigoto A_2A_2 en una población con $p_{1p} = 0.5$, g) un individuo homocigoto A_1A_1 en una población con $p_{1p} = 0.2$, h) un individuo heterocigoto A_1A_2 en una población con $p_{1p} = 0.2$, i) un individuo homocigoto A_2A_2 en una población con $p_{1p} = 0.2$. Se fijó el valor $a = 1$ y se toman cuatro valores de d que corresponden a sobredominancia, dominancia completa, dominancia parcial y aditividad, respectivamente. PO: población original; C₀: familia de medios hermanos; C₁: incremento de semilla a partir de C₀; C₂: incremento de semilla a partir de C₁.

Ahora bien, si se considera una PO con idénticas frecuencias para los alelos A_1 y A_2 , donde se selecciona una planta de genotipo homocigoto A_1A_1 (Figura 4.1d), se observa un incremento considerable en la media genotípica de C₀ respecto de PO. Cuando se

tiene cierto grado de dominancia, el paso de C_0 a C_1 representa una disminución en la media, pero a partir de C_2 no hay cambio. Sin dominancia la media se mantiene estable desde C_0 .

Para el mismo caso de una PO con frecuencias idénticas de los alelos A_1 y A_2 , si se selecciona un individuo heterocigoto A_1A_2 (Figura 4.1e), la media genotípica se mantiene constante en las cuatro poblaciones comparadas para cada tipo de acción génica.

También para la PO que tiene frecuencias iguales de los alelos A_1 y A_2 , pero si se selecciona una planta con genotipo homocigoto A_2A_2 (Figura 4.1f), se observa un drástico decremento en la media de la C_0 respecto de la PO. Si existe algún grado de dominancia, se puede apreciar un ligero descenso adicional cuando se pasa a C_1 , pero a partir de C_2 ya no hay cambio en la media. En ausencia de dominancia la media genotípica se mantiene constante desde C_0 .

Si ahora se considera una PO donde la frecuencia del alelo A_1 es baja, y se selecciona una planta de genotipo homocigoto A_1A_1 (Figura 4.1g), la media genotípica de la C_0 presenta un incremento importante respecto de PO. Para los casos con dominancia, se presenta también un notable descenso en la media cuando se obtiene C_1 , y la media se mantiene estable para C_2 .

En la misma población, al seleccionar un individuo heterocigoto A_1A_2 (Figura 4.1h), se observa la misma tendencia observada en la Figura 4.1d, aunque con valores más bajos de media genotípica. Finalmente, si en esta población se selecciona una planta de genotipo homocigoto A_2A_2 (Figura 4.1i), se observa una tendencia similar a la de la Figura 4.1f, pero en este caso todos los valores de las medias son negativos.

Observando todos los casos en conjunto, se pueden encontrar algunas tendencias. En primer lugar, se confirma que en el remoto caso de que las frecuencias génicas de la

población y de la planta seleccionada sean iguales ($p_{ip} = p_{js}$ para $i = j$), los arreglos genotípicos se mantendrán constantes entre generaciones. Por lo tanto, no habrá cambio en la media genotípica (Figura 4.1e), tal como lo menciona Molina (1992) para el caso particular de la cruce de dos poblaciones con idénticas frecuencias génicas y sin desequilibrio de ligamiento.

El arreglo genotípico de la C_0 depende de los arreglos gaméticos de la PO y la planta seleccionada (Ecuación 3). Es por ello que, invariablemente, si las frecuencias de la PO y la planta seleccionada son diferentes ($p_{ip} \neq p_{js}$ para $i = j$), la C_0 presenta un cambio en la media respecto de la PO, el cual tiene una relación directa con la diferencia de frecuencias del alelo A_1 entre la planta seleccionada y la PO. Si la frecuencia del alelo A_1 es mayor en la planta seleccionada [$p_{js} > p_{ip}$ para $i = j = 1$], la media genotípica de la C_0 es mayor que la de la PO (Figuras 4.1a, 4.1d, 4.1g y 4.1h). Si por el contrario, la frecuencia del alelo A_1 es menor en la planta seleccionada [$p_{js} < p_{ip}$ para $i = j = 1$], la media de la FMH es menor que la de la PO (Figuras 4.1b, 4.1c, 4.1f y 4.1i).

Se confirma también que si las frecuencias de la PO y la planta seleccionada son diferentes ($p_{ip} \neq p_{js}$ para $i = j$), entonces $AGE_{C_1} \neq AGE_{C_0}$, por lo que se considera que la C_0 no se encuentra en equilibrio. Lo anterior confirma lo expuesto por Molina (1992), quien menciona que si se cruzan dos poblaciones con diferentes frecuencias génicas el resultado será invariablemente una población en desequilibrio. El hecho de que $AGE_{C_1} \neq AGE_{C_0}$ implica que habrá también un cambio en la media genotípica al pasar de C_0 a C_1 . En la Figura 4.1 es evidente que este cambio sólo se da si existe algún grado de dominancia y siempre será a la baja. Como en la C_0 todos los individuos tienen un progenitor en común, al realizar apareamiento entre ellos se espera que exista depresión endogámica (Márquez, 1988), lo cual se confirma con el decremento en la media observado después de una generación de incremento de semilla por apareamiento aleatorio.

La magnitud de la depresión endogámica tiene una relación directa con la magnitud de la diferencia en frecuencias génicas entre la PO y la planta seleccionada. Si dicha diferencia es pequeña, la depresión es mínima (Figuras 4.1a, 4.1b, 4.1h y 4.1i), pero si la diferencia es grande, se obtendrá una depresión considerable (Figuras 4.1c, 4.1d, 4.1f y 4.1g). También tiene una relación directa con el grado de dominancia, pues en todos los casos la depresión es más evidente con sobredominancia que con dominancia parcial, y desaparece en ausencia de dominancia.

Cabe señalar que en todos los casos a partir de C_1 la media genotípica permanece constante debido a que no existe cambio en las frecuencias gaméticas, por lo que a partir de esta generación se tiene una población en equilibrio.

Un resultado interesante es $AGA_{C_1} = AGA_{C_0}$, pues implica que aunque los arreglos genotípicos de C_0 y C_1 son diferentes, sus arreglos gaméticos son iguales. Esto tiene aplicación en un eventual programa de mejoramiento por hibridación, pues se espera que las cruzas hechas a partir de familias de medios hermanos tengan el mismo arreglo genotípico que las hechas a partir de las generaciones de incremento de semilla obtenidas por apareamiento aleatorio dentro de las mismas familias.

De acuerdo con los resultados, para especies autoestériles, donde no se pueden obtener líneas por autofecundación, es posible incrementar la semilla de FMH progenitoras de un híbrido interfamililar mediante apareamiento aleatorio. Los resultados también sugieren que dichas familias deben provenir de poblaciones que tengan un proceso de mejoramiento previo, pues la depresión endogámica que se observa tras la primera generación de incremento es menor cuando una planta con alta media genotípica es seleccionada en una población con alta frecuencia del alelo favorable (A_1). Otra implicación de los resultados obtenidos es que se requiere evaluar las FMH antes de usarlas como progenitores, y no hacerlo únicamente por el fenotipo de las plantas seleccionadas. Esto es porque así se podrá identificar las familias cuya frecuencia de alelos favorables sea mayor.

4.3.3 Evaluación en campo

En todas las variables evaluadas se observó efecto altamente significativo ($p \leq 0.01$) de la población (Cuadro 4.1), lo cual indica variabilidad genética entre las poblaciones y es consecuente con las características distintivas de las mismas, puesto que se evaluaron poblaciones con distintos tamaños de fruto y con diferente potencial de rendimiento.

Cuadro 4.1. Cuadros medios del análisis de varianza para nueve variables evaluadas en de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.).

Fuente	GL	RP1	RP2	RTP	PF1	PF2
Bloque	3	0.200 *	0.181 **	0.692 **	20590.9 NS	39810.4 **
Población	3	2.605 **	0.752 **	5.938 **	3354916.0 **	1780027.7 **
FAM(POB)	8	0.106 NS	0.070 NS	0.125 NS	78786.1 **	34515.7 **
Generación	6	0.070 NS	0.105 *	0.270 **	93168.1 **	33461.9 **
POB*GEN	18	0.104 *	0.037 NS	0.174 *	34296.8 **	15363.7 **
Error	297	0.063	0.039	0.089	9803.5	7090.6
Total	335					
CV		26.82	39.54	20.80	19.53	22.85

		PPF	NF1	NF2	NTF
Bloque	3	22050.7 **	131.8 NS	117.3 NS	422.0 NS
Población	3	2504538.1 **	4421.3 **	1938.3 **	12143.3 **
FAM(POB)	8	47377.1 **	164.4 *	70.2 NS	254.3 NS
Generación	6	58532.6 **	131.3 NS	51.1 NS	272.1 NS
POB*GEN	18	19909.8 **	121.6 NS	34.4 NS	179.6 NS
Error	297	5212.4	74.8	53.5	130.7
Total	335				
CV		16.49	40.71	47.44	31.19

** y *. Significativo con $p = 0.01$ y $p = 0.05$, respectivamente; NS: No significativo.

Fuente: fuente de variación; FAM(POB): familias anidadas dentro de poblaciones; POB*GEN: interacción población x generación, CV: coeficiente de variación; GL: grados de libertad; RP1 y RP2: rendimiento por planta en el corte 1 y 2, respectivamente (kg), RTP: rendimiento total por planta (kg); PF1 y PF2: peso de 10 frutos en el corte 1 y 2, respectivamente (g); PPF: peso promedio de 10 frutos (g); NF1 y NF2: número de frutos por planta en el corte 1 y 2, respectivamente; NTF: número total de frutos.

La familia anidada en población tuvo efecto altamente significativo ($p \leq 0.01$) sobre las variables de tamaño de fruto, y significativo ($p \leq 0.05$) sobre el número de frutos en el

primer corte. Dado que esta fuente no fue significativa para rendimiento (Cuadro 4.1) se puede considerar que las familias de cada población presentan rendimientos similares, aunque entre ellas puede haber diferencias en tamaño de fruto.

La generación tuvo efecto altamente significativo ($p \leq 0.01$) sobre el rendimiento total por planta y las variables de tamaño de fruto, y significativo ($p \leq 0.05$) sobre el rendimiento de segundo corte. La interacción población x generación fue altamente significativa ($p \leq 0.01$) para las variables de tamaño de fruto, y significativa ($p \leq 0.05$) para rendimiento en el primer corte y rendimiento total (Cuadro 4.1).

Diamante fue superior ($p = 0.05$) en el rendimiento del primer corte, aunque para el segundo corte y rendimiento total no fue diferente de Tecozautla. El rendimiento más bajo correspondió a Morado. En tamaño de fruto Tecozautla superó significativamente al resto, seguida de Diamante y Manzano, mientras que Morado tuvo el tamaño menor. En cuanto al número de frutos, Morado tuvo los valores más altos, seguida de Diamante, y los más bajos correspondieron a Tecozautla y Manzano (Cuadro 4.2).

Los resultados obtenidos concuerdan con las características de dichas poblaciones, pues Diamante es la más precoz, Tecozautla y Diamante las de mayor potencial de rendimiento, y Morado la que se incorporó más recientemente al programa de mejoramiento genético. También hay consistencia en cuanto a tamaño de fruto, pues la población Tecozautla es de fruto muy grande, Diamante y Manzano son de fruto grande y Morado es de fruto mediano. Por otro lado, se observa que Diamante tiene mayor número de frutos que Manzano, lo que se refleja en un rendimiento superior. En lo que respecta a Tecozautla, no difiere de Manzano en número de frutos, pero sí en tamaño, lo cual le confiere también mayor rendimiento.

El comportamiento del rendimiento total entre generaciones sigue el patrón descrito en la parte teórica de este estudio, pues la C_0 tiene el valor más alto, pero no existe diferencia entre las medias desde C_1 hasta C_5 (Cuadro 4.3). Esto confirma que a pesar de que ocurra una ligera reducción en la media al pasar de C_0 a C_1 , a partir de la

primera generación de incremento por cruzas fraternales la población entra en equilibrio.

Cuadro 4.2. Comparación de medias de nueve variables evaluadas en cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.).

Población	RP1	RP2	RTP	PF1	PF2
Tecozautla	1.016 b	0.594 a	1.609 a	728.7 a	535.9 a
Diamante	1.126 a	0.566 a	1.692 a	524.0 b	377.6 b
Manzano	0.870 c	0.451 b	1.321 b	532.4 b	380.2 b
Morado	0.721 d	0.394 b	1.115 c	242.9 c	180.5 c
DMSH	0.100	0.079	0.119	39.5	33.6
	PPF	NF1	NF2	NTF	
Tecozautla	632.3 a	14.8 c	12.0 c	26.9 c	
Diamante	450.8 b	22.2 b	15.2 b	37.5 b	
Manzano	456.3 b	16.8 c	12.1 c	29.0 c	
Morado	211.7 c	31.1 a	22.3 a	53.3 a	
DMSH	28.8	3.4	2.9	4.6	

Medias con la misma letra no son diferentes (Tukey, 0.05).

DMSH: diferencia mínima significativa honesta; RP1 y RP2: rendimiento por planta en el corte 1 y 2, respectivamente (kg), RTP: rendimiento total por planta (kg); PF1 y PF2: peso de 10 frutos en el corte 1 y 2, respectivamente (g); PPF: peso promedio de 10 frutos (g); NF1 y NF2: número de frutos por planta en el corte 1 y 2, respectivamente; NTF: número total de frutos.

El tamaño de fruto también se comportó de manera similar entre generaciones, pues los valores más altos corresponden a C_0 , las generaciones de C_1 a C_5 , con excepción de la C_2 , no difieren estadísticamente (Cuadro 4.3). El comportamiento de C_2 puede considerarse aleatorio, ya que el resto de las generaciones fue consistente con el resultado esperado de acuerdo con la parte teórica de este estudio. Una vez más, los datos de campo fueron útiles para verificar que a partir de C_1 se obtiene una población en equilibrio que puede incrementarse por cruzas fraternales sin alterar la media. Cabe resaltar que el número de frutos por planta se mantuvo estable en todas las generaciones evaluadas (Cuadro 4.3).

Cuadro 4.3. Comparación de medias de nueve variables evaluadas en siete generaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.).

Generación	RP1	RP2	RTP	PF1	PF2
PO	0.947 a	0.570 a	1.517 ab	545.8 ab	387.9 ab
C₀	0.984 a	0.565 a	1.549 a	555.2 a	401.3 a
C₁	0.946 a	0.494 a	1.440 ab	504.0 abc	359.5 abc
C₂	0.872 a	0.480 a	1.353 b	548.6 a	391.7 ab
C₃	0.893 a	0.466 a	1.358 b	488.4 bc	364.8 abc
C₄	0.954 a	0.466 a	1.420 ab	454.6 c	328.7 c
C₅	0.938 a	0.466 a	1.404 ab	452.4 c	345.8 bc
DMSH	0.152	0.120	0.181	60.0	51.0
	PPF	NF1	NF2	NTF	
PO	466.8 ab	19.7 a	16.3 a	36.0 a	
C₀	478.3 a	22.8 a	16.8 a	39.7 a	
C₁	431.8 bc	22.1 a	15.6 a	37.7 a	
C₂	470.2 ab	19.1 a	14.4 a	33.5 a	
C₃	426.6 bc	19.7 a	14.1 a	33.8 a	
C₄	391.7 c	23.0 a	16.0 a	38.9 a	
C₅	399.1 c	22.2 a	14.7 a	36.9 a	
DMSH	43.8	5.2	4.4	6.9	

Medias con la misma letra no son diferentes (Tukey, 0.05).

PO: población original; C₀: familias de medios hermanos maternos; C₁, C₂, C₃, C₄ y C₅: incrementos de semilla sucesivos realizados por cruza fraternal. DMSH: diferencia mínima significativa honesta; RP1 y RP2: rendimiento por planta en el corte 1 y 2, respectivamente (kg), RTP: rendimiento total por planta (kg); PF1 y PF2: peso de 10 frutos en el corte 1 y 2, respectivamente (g); PPF: peso promedio de 10 frutos (g); NF1 y NF2: número de frutos por planta en el corte 1 y 2, respectivamente; NTF: número total de frutos.

Para las tres variables de tamaño de fruto (PF1, PF2 y PPF) las poblaciones Tecozautla y Manzano presentaron diferencias entre sus respectivas familias ($p = 0.05$), en tanto que las familias de Diamante y Morado fueron más homogéneas (Figuras 4.2a, 4.2b y 4.2c). Por otro lado sólo en la población Morado se encontraron diferencias entre

familias para número de frutos (Figura 4.2d). Cuando se encuentran diferencias entre familias de una misma población se debe a que las poblaciones presentan diversidad para dicho carácter, en tanto que dentro de cada familia las plantas son altamente homogéneas debido a que la variación para esa variable es reducida o ya se ha agotado.

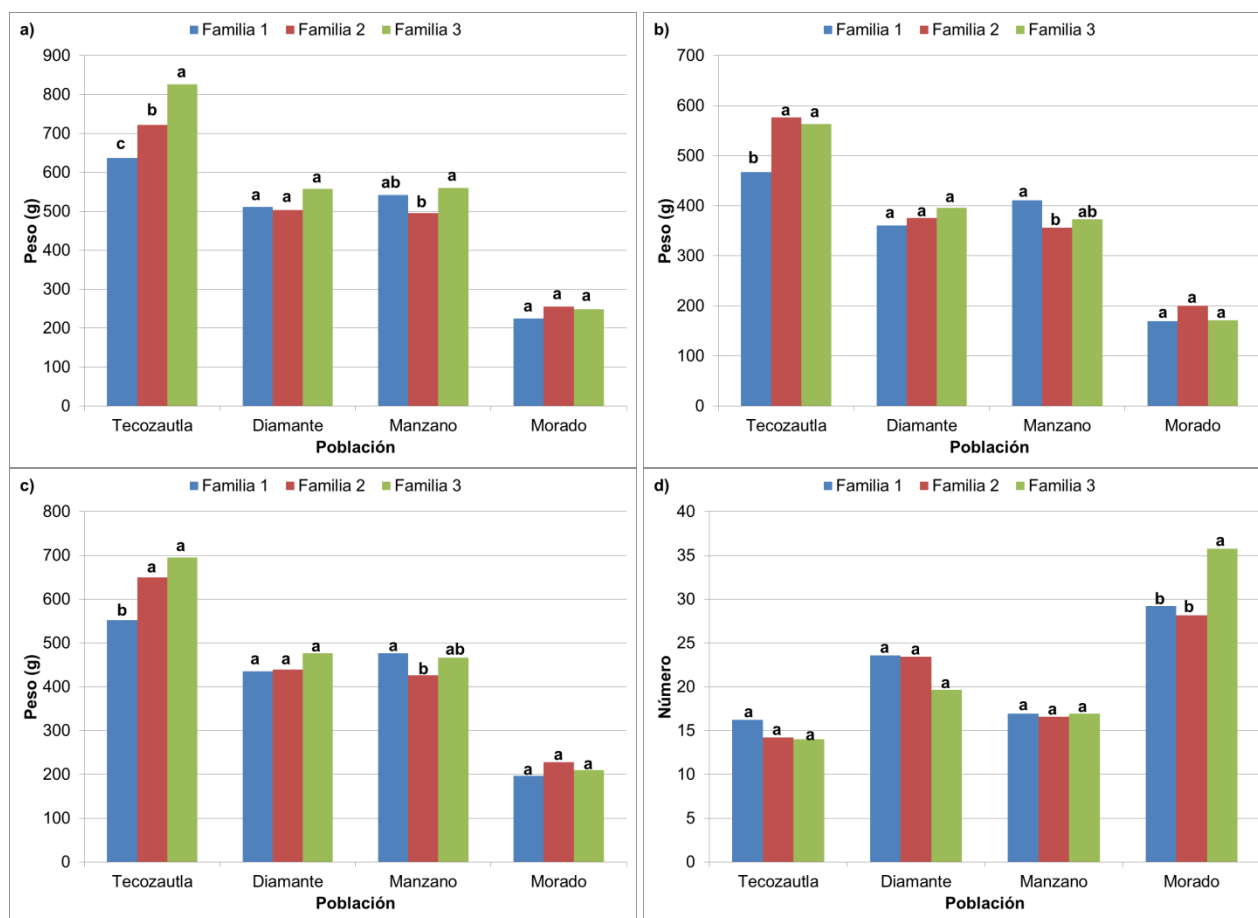


Figura 4.2. Comparación de medias entre familias dentro de cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). a) Peso de 10 frutos en el corte 1; b) peso de 10 frutos en el corte 2; c) peso promedio de 10 frutos; d) número de frutos por planta en el corte 1. Medias con la misma letra, en cada población, no son diferentes (Tukey, 0.05).

El rendimiento por planta sigue una tendencia horizontal entre generaciones en las cuatro poblaciones estudiadas. Sin embargo, el análisis de varianza detectó interacción población x generación debido a que las poblaciones de mayor rendimiento invierten su tendencia en C₂, en la que Tecozautla se aleja notoriamente de Diamante, lo cual puede considerarse un evento aleatorio que no interfiere con la tendencia general. Esto es, dado que la familia se originó a partir de una sola planta, algunos de los alelos

recesivos de la misma pueden entrar en homocigosis en generaciones futuras y afectar negativamente, pero como todas las plantas se aparean de forma aleatoria, dicha homocigosis puede no volver a presentarse. De hecho, a partir de C_3 el comportamiento es bastante estable (Figura 4.3).

El tamaño de fruto también tiene una tendencia horizontal en las poblaciones a través de generaciones, con excepción de Tecozautla en C_0 , en la que presenta un incremento notable en el tamaño del fruto (Figura 4.4). Esta parece ser la causa de que se haya detectado la interacción población x generación. Sin embargo, el comportamiento general de la variable corresponde a lo esperado de acuerdo a la teoría.

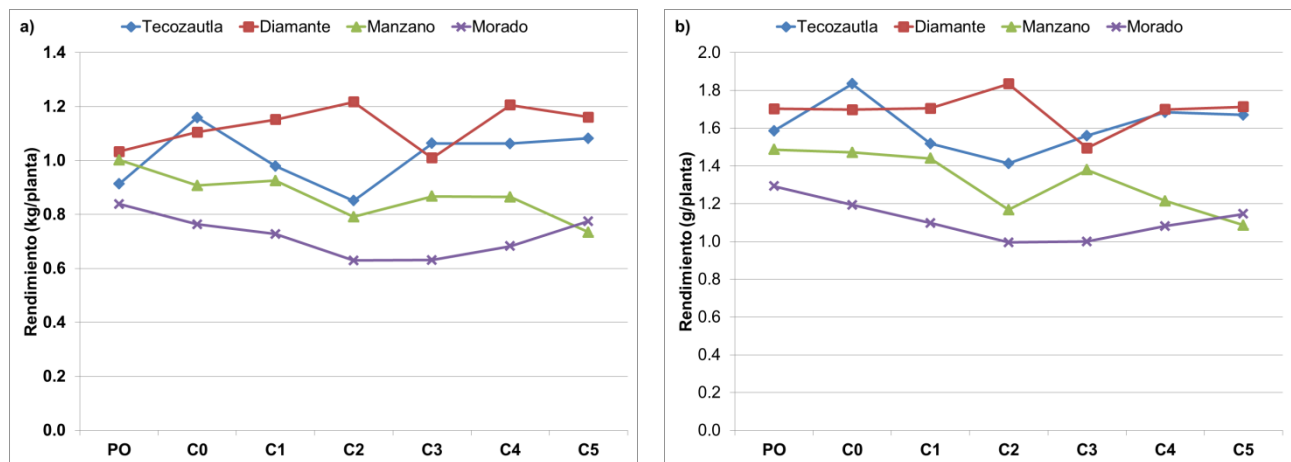


Figura 4.3. Comportamiento del rendimiento por planta en cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.) en siete generaciones. a) rendimiento por planta en el corte 1; b) rendimiento total por planta. PO: población original; C_0 : familias de medios hermanos maternos; C_1 , C_2 , C_3 , C_4 y C_5 : incrementos de semilla sucesivos realizados por cruza fraternal.

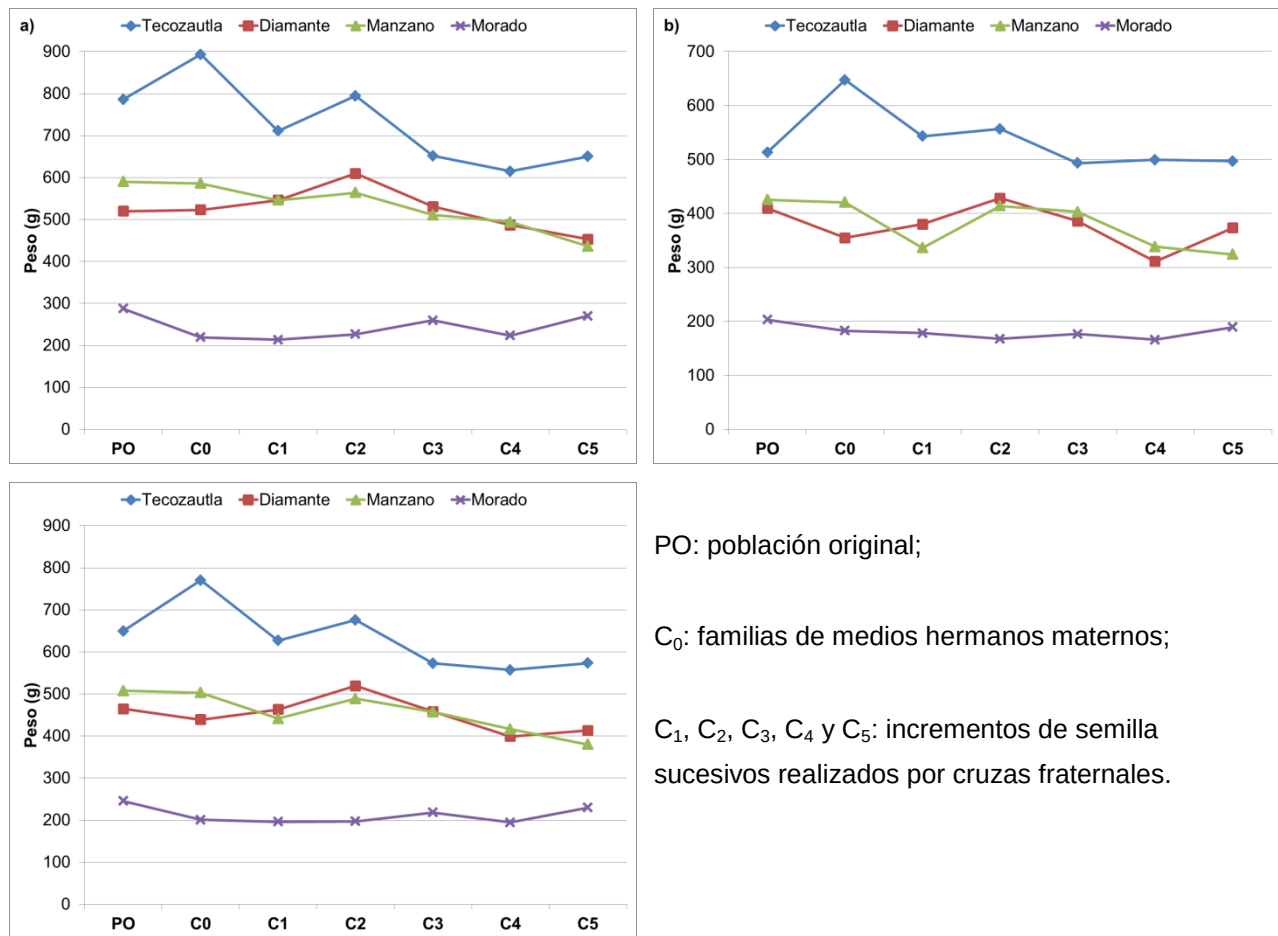


Figura 4.4. Comportamiento del tamaño de fruto en cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.) en siete generaciones. a) peso de 10 frutos en el corte 1; b) peso de 10 frutos en el corte 2; c) peso promedio de 10 frutos.

4.4 Conclusiones

La diferencia en el arreglo genotípico, y la media genotípica, entre una población y una familia de medios hermanos maternos obtenida a partir de la misma tiene una relación directa con la diferencia de frecuencias gaméticas entre la planta seleccionada y la población original.

La generación de incremento de semilla obtenida por apareamiento aleatorio entre individuos de una familia de medios hermanos maternos presenta depresión

endogámica si existe algún grado de dominancia. Dicha depresión tiene una relación directa con la magnitud de la diferencia en frecuencias gaméticas entre la población original y la planta seleccionada, así como con el grado de dominancia.

Debido a que, para un locus, los arreglos gaméticos de la familia de medios hermanos y la primera generación de incremento son iguales, a partir de la primera generación de incremento de semilla por apareamiento aleatorio la población se encuentra en equilibrio, y las cruzas hechas a partir de familias de medios hermanos tendrán el mismo arreglo genotípico que las realizadas a partir de las generaciones de incremento.

En tomate de cáscara, la depresión endogámica observada al realizar el primer incremento a partir de una familia de medios hermanos maternos fue mínima, y las siguientes generaciones de incremento se comportaron de manera estable. Por lo tanto, es posible incrementar semilla de progenitores de híbridos interfamiliales mediante cruzas fraternales recurrentes.

4.5 Referencias

- Bernardo, R. (2010). *Breeding for quantitative traits in plants*. (3a ed.). Woodbury, MN, USA: Stemma Press.
- Falconer, D. S., & Mackay, T. F. C. (2001). *Introducción a la genética cuantitativa*. (3a ed.). Zaragoza, España: Longman Group Limited.
- Márquez S., F. (1988). *Genotecnia Vegetal: métodos, teoría, resultados*. Tomo II (1a ed.). México, D.F.: AGT Editor, S.A.
- Molina, G. J. D. (1992). *Introducción a la genética de poblaciones y cuantitativa (algunas implicaciones en genotecnia)* (1a ed.). México, D.F.: AGT Editor, S.A.
- Peña L., A., & Márquez S., F. (1990). Mejoramiento genético de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo* 15(71-72), 84-88.

- Peña L., A., Molina G., J. D., Cervantes S., T., Márquez S., F., Sahagún C., J., & Ortiz C., J. (1998). Heterosis intervarietal en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 4(1), 31-37.
- Peña-Lomelí, A., Magaña-Lira, N., Gámez-Torres, A., Mendoza-Celino, F. A., & Pérez-Grajales, M. (2018). Manual pollination in two tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.) varieties under greenhouse conditions. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 24(1), 41-52. doi 10.5154/r.rchsh.2017.02.011
- Pérez G., M., Márquez S., F., & Peña L., A. (1998). *Mejoramiento genético de hortalizas* (2a ed.). México, D.F., México: Mundi Prensa.
- Sahagún-Castellanos, J. (2008). Coeficiente de endogamia de una población autoestéril con muestreo de familias. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 14(3), 257-262.
- Sahagún-Castellanos, J., Rodríguez-Pérez, J. E., & Escalante-González, J. L. (2013). Yield prediction and inbreeding of maize synthetics generated with lines and single crosses. Classic probability. *Rev. FCA UNCUYO* 45(2), 75–84.
- Steiner, A. A. (1984). The universal nutrient solution. In: *Proceedings 6th International Congress on Soilless Culture* (pp. 633-650). Nueva York, USA: International Society for Soilless Culture

CAPÍTULO 5. ANÁLISIS DIALÉLICO Y HETEROSIS DE CRUZAS INTERFAMILIARES EN TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.)

RESUMEN

Ante la imposibilidad de obtener líneas endogámicas en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.), por su autoincompatibilidad, existe la alternativa de hacer híbridos interfamiliares. El objetivo fue hacer el análisis dialélico y estudiar la heterosis de cruza entre familias de medios hermanos maternos (FMHM) de tomate de cáscara y de las cruza entre las familias de la cuarta generación de incremento por cruza fraternales. Se seleccionaron las tres mejores FMHM en cada una de cuatro poblaciones (Tecoautla, Diamante, Morado y Manzano). En 2015 se realizaron cruza dialélicas entre las FMHM originales (C_0), que se evaluaron en primavera-verano 2016. De 2015 a 2017 se incrementaron dichas familias por cuatro generaciones de cruza fraternales (C_1 , C_2 , C_3 y C_4), dos ciclos por año. En 2017 se hicieron cruza dialélicas entre familias de la generación cuatro (C_4) y se evaluaron en primavera-verano 2018. En ambos ensayos se usó un el diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones y se evaluó en dos cortes el rendimiento por planta, peso de 10 frutos y número de frutos por planta, así como los totales de ambos cortes. Se estimó aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE), efecto materno (EM), efecto recíproco (ER), heterosis respecto al progenitor medio (HPM) y respecto al mejor progenitor (HMP). En ambas evaluaciones los efectos de más importantes fueron de ACG. En el dialélico entre familias C_0 sólo dos cruza (6x7 y 9x10) tuvieron HMP significativa para rendimiento total por planta. Seis cruza entre familias C_4 (2x3, 4x2, 4x12, 6x2, 6x3 y 12x2) tuvieron mayor HMP Las familias promisorias para mejoramiento por hibridación son 2 y 3, de Tecoautla; 4 y 6, de Diamante, y 12, de Manzano.

Palabras clave: aptitud combinatoria general, hibridación, familias de medios hermanos.

DIALLELIC ANALYSIS AND HETEROSIS OF CROSSES AMONG FAMILIES IN TOMATILLO (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.)

ABSTRACT

Given the impossibility of obtaining inbred lines in tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.) by self-pollination, due to its self-incompatibility, there is the alternative of making interfamilial hybrids. The objective was to make the diallelic analysis and to study the heterosis of both crosses between maternal half-sibling families (MHSF) of husk tomato and crosses between families after four generations of increase by fraternal crosses. The three best MHSF were selected in each of four populations (Tecoautla, Diamante, Morado and Manzano). In 2015, diallelic crosses were made between the original MHSF (C_0), which were evaluated in spring-summer 2016. From 2015 to 2017, these families were increased by four generations of fraternal crosses (C_1 , C_2 , C_3 and C_4), two cycles per year. In 2017, diallelic crosses were made between families of generation four (C_4) and evaluated in spring-summer 2018. In both trials, the randomized complete block design with four repetitions was used and in two harvests the evaluated variables were fruit yield per plant, weight of 10 fruits, and number of fruits per plant, as well as the total in both harvests. General combining ability (GCA), specific combining ability (SCA), maternal effect (ME), reciprocal effect (RE), heterosis with respect to the average parent (HAP) and with respect to the best parent (HBP) were estimated. In both evaluations the GCA effects were more important. In the diallelic among C_0 families only two crosses (6x7 and 9x10) had significant HBP for total yield per plant. Six crosses between C_4 families (2x3, 4x2, 4x12, 6x2, 6x3 and 12x2) had higher HBP. Promising families for hybridization breeding are 2 and 3, from Tecoautla; 4 and 6, from Diamante, and 12, from Manzano.

Keywords: general combining ability, hybridization, half-sibling families.

5.1 Introducción

El tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.) es una de las hortalizas más importantes de México. En su producción se utilizan principalmente variedades nativas, pues existen pocas variedades mejoradas y la disponibilidad de semilla de estas es escasa en comparación con la demanda (Santiaguillo *et al.*, 2012). Todas las variedades de tomate registradas en el Catálogo Nacional de Variedades Vegetales (Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas [SNICS], 2019) han sido obtenidas por selección (Pérez, Márquez & Peña, 1998), por lo que actualmente no se tienen híbridos disponibles. Esto se debe a que el tomate de cáscara es una especie autoincompatible (Pandey, 1957), lo cual impide la autofecundación, la formación de líneas endogámicas, y por ende la hibridación convencional (Peña & Márquez, 1990).

En tomate de cáscara, se han realizado estudios sobre heterosis intervarietal. Peña *et al.* (1998) encontraron que la heterosis media de las ocho variedades analizadas en el dialélico fue significativa para peso promedio de fruto, número de frutos y rendimiento total por planta, lo que indicó que en principio es posible obtener híbridos intervarietales de mayor rendimiento que las variedades. Santiaguillo, Cervantes y Peña (2004) encontraron heterosis positiva en cruza planta a planta entre las variedades Verde Puebla x CHF1 Chapingo.

Como no se pueden tener líneas endogámicas, es posible explotar la heterosis intervarietal usando como progenitores a familias de medios hermanos maternos (FMHM). Sin embargo, estas tienen una estructura genética similar a la del producto de la cruce de dos poblaciones, por lo que se encontrarán en desequilibrio gamético (Molina, 1992). Teniendo en cuenta esto, no es posible incrementar semilla de los progenitores de un híbrido entre FMHM, pues el arreglo genotípico cambiará en la siguiente generación de apareamiento aleatorio.

Por lo anterior, el presente estudio tiene como objetivo estudiar la heterosis tanto de cruzas entre familias de medios hermanos maternos de tomate de cáscara como de las cruzas entre las familias después de cuatro generaciones de incremento por cruzas fraternales.

5.2 Materiales y métodos

Se seleccionaron las tres mejores familias de medios hermanos maternos (C_0) del ciclo más avanzado de selección de cada una de las poblaciones Tecozautla (T1, T2, T3), Diamante (D1, D2, D3), Morado (S1, S2, S3) y Manzano (M1, M2, M3), con base en los resultados de ensayos de evaluación realizados en el ciclo primavera-verano 2015. Las familias seleccionadas fueron enumeradas en forma consecutiva para identificarlas como progenitores, de la siguiente manera: 1 = T1, 2 = T2, 3 = T3, 4 = D1, 5 = D2, 6 = D3, 7 = S1, 8 = S2, 9 = S3, 10 = M1, 11 = M2, 12 = M3.

En el ciclo otoño-invierno 2015-2016 se realizaron cruzas directas y recíprocas entre las familias C_0 . Sólo se incluyeron 11 progenitores, pues no se tuvo sincronía de floración con uno de ellos, y se hicieron únicamente cruzas entre progenitores provenientes de diferente población (Cuadro 5.1). Para la polinización se usó la técnica recomendada por Peña-Lomeí, Magaña-Lira, Gámez-Torres, Mendoza-Celino y Pérez-Grajales (2018) para tomate de cáscara.

A partir del ciclo otoño-invierno 2015-2016 y hasta el ciclo primavera-verano 2017 se obtuvieron dos ciclos de incremento de semilla por año, hasta llegar al cuarto (C_4). Para ello, se establecieron en hidroponia bajo invernadero 50 plantas de cada una de las doce familias y se realizaron cruzas fraternales. En el ciclo otoño-invierno 2017-2018 se realizaron cruzas directas y recíprocas entre las 12 familias C_4 obtenidas en el ciclo anterior, de acuerdo con el método I de cruzas dialélicas de Griffing (1956) (Cuadro 5.2). En ambos casos se utilizó la técnica de polinización controlada para tomate de cáscara descrita por Peña-Lomelí et al. (2018).

Cuadro 5.1. Identificación de cruzas realizadas entre 11 progenitores C₀ de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2015.

Cruza	i	j	Dial	Cruza	i	j	Dial	Cruza	i	j	Dial	Cruza	i	j	Dial
1	1	1	1	28	4	1	2	55	7	1	5	82	10	1	8
2	1	4	2	29	4	2	11	56	7	2	14	83	10	2	17
3	1	5	3	30	4	3	20	57	7	3	23	84	10	3	26
4	1	6	4	31	4	4	28	58	7	4	29	85	10	4	32
5	1	7	5	32	4	7	29	59	7	5	35	86	10	5	38
6	1	8	6	33	4	8	30	60	7	6	41	87	10	6	44
7	1	9	7	34	4	9	31	61	7	7	46	88	10	7	47
8	1	10	8	35	4	10	32	62	7	10	47	89	10	8	50
9	1	11	9	36	4	11	33	63	7	11	48	90	10	9	53
10	2	2	10	37	5	1	3	64	8	1	6	91	10	10	55
11	2	4	11	38	5	2	12	65	8	2	15	92	11	1	9
12	2	5	12	39	5	3	21	66	8	3	24	93	11	2	18
13	2	6	13	40	5	5	34	67	8	4	30	94	11	3	27
14	2	7	14	41	5	7	35	68	8	5	36	95	11	4	33
15	2	8	15	42	5	8	36	69	8	6	42	96	11	5	39
16	2	9	16	43	5	9	37	70	8	8	49	97	11	6	45
17	2	10	17	44	5	10	38	71	8	10	50	98	11	7	48
18	2	11	18	45	5	11	39	72	8	11	51	99	11	8	51
19	3	3	19	46	6	1	4	73	9	1	7	100	11	9	54
20	3	4	20	47	6	2	13	74	9	2	16	101	11	11	56
21	3	5	21	48	6	3	22	75	9	3	25				
22	3	6	22	49	6	6	40	76	9	4	31				
23	3	7	23	50	6	7	41	77	9	5	37				
24	3	8	24	51	6	8	42	78	9	6	43				
25	3	9	25	52	6	9	43	79	9	9	52				
26	3	10	26	53	6	10	44	80	9	10	53				
27	3	11	27	54	6	11	45	81	9	11	54				

i: progenitor femenino; j: progenitor masculino; Dial: dialelo.

En el ciclo primavera-verano de 2016 se hizo la evaluación en campo de las cruzas hechas entre las familias originales C₀ (fecha de siembra 27 de febrero), mientras que en el ciclo primavera verano de 2018 se evaluaron las cruzas entre las familias C₄ (fecha de siembra 3 de marzo). En ambos casos se incluyeron los progenitores correspondientes.

Cuadro 5.2. Identificación de cruzas realizadas entre 12 progenitores C₄ de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2017.

Cruza	i	j	Dial	Cruza	i	j	Dial	Cruza	i	j	Dial	Cruza	i	j	Dial
1	1	1	1	37	4	1	4	73	7	1	7	109	10	1	10
2	1	2	2	38	4	2	15	74	7	2	18	110	10	2	21
3	1	3	3	39	4	3	25	75	7	3	28	111	10	3	31
4	1	4	4	40	4	4	34	76	7	4	37	112	10	4	40
5	1	5	5	41	4	5	35	77	7	5	45	113	10	5	48
6	1	6	6	42	4	6	36	78	7	6	52	114	10	6	55
7	1	7	7	43	4	7	37	79	7	7	58	115	10	7	61
8	1	8	8	44	4	8	38	80	7	8	59	116	10	8	66
9	1	9	9	45	4	9	39	81	7	9	60	117	10	9	70
10	1	10	10	46	4	10	40	82	7	10	61	118	10	10	73
11	1	11	11	47	4	11	41	83	7	11	62	119	10	11	74
12	1	12	12	48	4	12	42	84	7	12	63	120	10	12	75
13	2	1	2	49	5	1	5	85	8	1	8	121	11	1	11
14	2	2	13	50	5	2	16	86	8	2	19	122	11	2	22
15	2	3	14	51	5	3	26	87	8	3	29	123	11	3	32
16	2	4	15	52	5	4	35	88	8	4	38	124	11	4	41
17	2	5	16	53	5	5	43	89	8	5	46	125	11	5	49
18	2	6	17	54	5	6	44	90	8	6	53	126	11	6	56
19	2	7	18	55	5	7	45	91	8	7	59	127	11	7	62
20	2	8	19	56	5	8	46	92	8	8	64	128	11	8	67
21	2	9	20	57	5	9	47	93	8	9	65	129	11	9	71
22	2	10	21	58	5	10	48	94	8	10	66	130	11	10	74
23	2	11	22	59	5	11	49	95	8	11	67	131	11	11	76
24	2	12	23	60	5	12	50	96	8	12	68	132	11	12	77
25	3	1	3	61	6	1	6	97	9	1	9	133	12	1	12
26	3	2	14	62	6	2	17	98	9	2	20	134	12	2	23
27	3	3	24	63	6	3	27	99	9	3	30	135	12	3	33
28	3	4	25	64	6	4	36	100	9	4	39	136	12	4	42
29	3	5	26	65	6	5	44	101	9	5	47	137	12	5	50
30	3	6	27	66	6	6	51	102	9	6	54	138	12	6	57
31	3	7	28	67	6	7	52	103	9	7	60	139	12	7	63
32	3	8	29	68	6	8	53	104	9	8	65	140	12	8	68
33	3	9	30	69	6	9	54	105	9	9	69	141	12	9	72
34	3	10	31	70	6	10	55	106	9	10	70	142	12	10	75
35	3	11	32	71	6	11	56	107	9	11	71	143	12	11	77
36	3	12	33	72	6	12	57	108	9	12	72	144	12	12	78

i: progenitor femenino; j: progenitor masculino; Dial: dialelo.

Se colocaron tres semillas por cavidad en charolas de poliestireno de 200 cavidades con turba como sustrato. La plántula se mantuvo en condiciones de invernadero y se le suministró riegos cada tercer día con solución nutritiva de Steiner al 50 % por tres semanas, y posteriormente los riegos fueron diarios con la solución nutritiva de Steiner al 100 % (Steiner, 1984). En la segunda semana se realizó un aclareo para dejar sólo una planta por cavidad.

En 2016 la evaluación se estableció en el lote X3 (19° 29' 20" N, 98° 52' 27" O), y en 2018, en el lote X-1 (19° 29' 25" N, 98° 52' 45" O) del Campo Agrícola Experimental de la Universidad Autónoma Chapingo. El terreno se preparó con barbecho, rastreo y surcado a 1.2 m de distancia. Se fertilizó de fondo con la fórmula 100 N – 100 P₂O₅ – 50 K₂O, con Urea, Fosfato Diamónico y Cloruro de Potasio. En cada surco se colocó una manguera de 16 mm de diámetro, con goteros a 30 cm. En 2016 se trasplantó el 02 de abril, mientras que en 2018 se hizo el 08 de abril. Se estableció a una distancia de 30 cm entre plantas, para lograr una densidad de 27,778 plantas ha⁻¹, la cual es usada comúnmente en producción comercial. Se usó el diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. Cada unidad experimental consistió de un surco de 6.3 m (22 plantas). Durante el desarrollo del cultivo se aplicaron semanalmente 50 kg de Urea por hectárea a través del riego y fertilizantes foliares (Bayfolan Forte®). Se hicieron aplicaciones preventivas para plagas y enfermedades [Confidor® (Imidacloprid) y Lannate® (Metomilo)]. Las malezas fueron controladas inicialmente con dos escardas y dos deshierbes, y tras el aporque se aplicó el herbicida Provence 75 WG® (Isoxaflutole) 112.5 g i.a. ha⁻¹.

La cosecha se efectuó en dos cortes. En 2016 fueron del 09 al 11 y del 20 a 22 de junio. Para 2018 se cosechó del 19 al 22 de junio y del 02 a 04 de julio. Se evaluó el rendimiento por planta (kg) en cada uno de los cortes (RC1 y RC2). De la suma de ambos valores se obtuvo el rendimiento total por planta (RTP). También se tomó el peso de 10 frutos (g) seleccionados al azar en cada uno de los cortes (PF1 y PF2), y el peso promedio de 10 frutos (PPF). A partir de los datos de peso de 10 frutos y

rendimiento por planta se estimó el número de frutos por planta en cada uno de los cortes (NF1 y NF2), así como el total de frutos por planta (NTF).

Con el fin de estudiar la significancia de los efectos de aptitud combinatoria general (ACG), aptitud combinatoria específica (ACE), efectos maternos (EM) y efectos recíprocos (ER), se hizo el análisis de varianza con el modelo fijo del método I de Griffing (1956), mediante el programa desarrollado en el módulo IML del paquete Statistical Analysis System por Mastache y Martínez (2003), mismo que también fue utilizado para obtener los mejores predictores lineales insesgados (MPLI) empíricos de ACG, ACE, EM y ER, bajo el modelo:

$$\bar{Y}_{ij\bullet} = \mu + g_i + g_j + m_i - m_j + s_{ij} + r_{ij} + e_{ij\bullet}$$

Donde: $\bar{Y}_{ij\bullet}$ = media de la craza entre los progenitores i-ésimo y j-ésimo (ixj); μ = efecto general, común a todas las observaciones; g_i y g_j = efecto de ACG del i-ésimo y el j-ésimo progenitor, respectivamente; m_i y m_j = efecto materno del i-ésimo y el j-ésimo progenitor, respectivamente; s_{ij} = efecto de ACE de la craza entre los progenitores i-ésimo y j-ésimo ($s_{ij} = s_{ji}$); r_{ij} = efecto recíproco de la craza entre los progenitores i-ésimo y j-ésimo ($r_{ij} = -r_{ji}$); $e_{ij\bullet}$ = error asociado a la craza ixj.

Para el estudio de la heterosis se utilizó el modelo de Gardner y Heberhart (1966) y Gardner (1967). El efecto de heterosis de una craza se calculó con la fórmula $h_{ij} = Y_{ij} - (Y_i + Y_j)/2$, donde: h_{ij} = efecto de heterosis de la craza entre los progenitores i y j; Y_{ij} = media de la craza entre los progenitores i y j; Y_i y Y_j = media del i-ésimo y el j-ésimo progenitor, respectivamente.

5.3 Resultados y discusión

5.3.1 Cruzas entre familias C_0

En el análisis de varianza se encontraron efectos altamente significativos ($p \leq 0.01$) de las cruza sobre las nueve variables evaluadas. El revisar el desglose de dicha fuente

de variación, se advierte que los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) son los más importantes, pues resultaron altamente significativos en todas las variables asociadas al rendimiento, tamaño de fruto y número de frutos, lo que coincide con lo reportado por Peña et al. (1999) y Sahagún, Gómez y Peña (1999). Los efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) fueron significativos sobre RP2 ($p \leq 0.01$) y para PF1 y PPF ($p \leq 0.05$). Los efectos maternos (EM) sólo resultaron significativos sobre PF1, mientras que los efectos recíprocos no mostraron significancia en los caracteres evaluados (Cuadro 5.3). Dado que el mayor peso del efecto de cruza se debe a ACG, se advierte que las variables evaluadas son controladas principalmente por genes ubicados en el núcleo, y también que existe un alto componente de acción génica aditiva en la determinación de dichas características, pues los efectos de ACG están relacionados con variación genética aditiva de genes nucleares (Bernardo, 2010).

Para RP1 sólo dos progenitores tuvieron efecto de ACG ($p \leq 0.05$), el progenitor 4 (D1) que tuvo efecto positivo, y el progenitor 8 (S2) que presentó efecto negativo. En RP2, dos progenitores presentaron efecto de ACG significativo, el progenitor 1 (T1) con efecto positivo y el 10 (M1) con efecto negativo. Los efectos de los progenitores 4 y 8 sobre RP1 se vieron también reflejados sobre RTP. Adicionalmente, se encontraron dos progenitores más con efectos significativos de ACG para RTP, el progenitor 5 (D2), con efectos positivos, y el progenitor 9 (S3) con efectos negativos (Cuadro 5.4).

En las tres variables de tamaño de fruto (PF1, PF2 y PPF) se observó la misma tendencia con los efectos de ACG significativos ($p \leq 0.05$) de cinco progenitores. Los progenitores 2 (T2) y 3 (T3) tuvieron efecto positivo, mientras que los progenitores 7 (S1), 8 (S2) y 9 (S3) presentaron efecto negativo (Cuadro 5.4). En este caso, dicho efecto corresponde a características inherentes al origen de los progenitores, pues los progenitores 2 y 3 provienen de la población Tecozautla, que es de fruto muy grande, en tanto que los progenitores 7, 8 y 9 se obtuvieron de la población Morado, cuyo fruto es mediano. Ambas poblaciones contrastan para esta característica con las otras dos, Diamante y Manzano, que son de fruto grande.

Cuadro 5.3. Cuadrados medios del análisis de varianza con el método I de cruza dialélicas de Griffing (1956) (C_0) para nueve caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2016.

FV	GL	RP1	RP2	RTP
Bloques	3	1.0364 **	0.7658 **	0.0797
Cruzas	100	0.0509 **	0.0559 **	0.0711 **
ACG	10	0.2329 **	0.1252 **	0.2568 **
ACE	55	0.0313	0.0521 **	0.0451
EM	10	0.0180	0.0180	0.0183
ER	45	0.0191	0.0286	0.0419
Error	300	0.0289	0.0300	0.0394
Total	403			
CV		21.79	35.95	15.73

		PF1	PF2	PPF
Bloques	3	13461.81	30483.40 **	15036.53 **
Cruzas	100	54968.84 **	42676.05 **	45616.25 **
ACG	10	473402.70 **	360518.38 **	409398.45 **
ACE	55	8735.25 *	6169.11	5415.19 *
EM	10	13408.94 *	5629.35	6105.15
ER	45	3296.20	5929.48	2416.74
Error	300	6036.23	6734.31	3849.91
Total	403			
CV		18.61	21.62	15.57

		NF1	NF2	NTF
Bloques	3	662.12 **	520.62 **	189.27 *
Cruzas	100	124.88 **	85.25 **	302.72 **
ACG	10	823.81 **	484.87 **	2361.43 **
ACE	55	50.44	36.49	62.16
EM	10	41.10	21.80	53.62
ER	45	23.66	32.27	60.06
Error	300	37.58	29.34	53.04
Total	403			
CV		29.86	39.42	21.25

** y *: Significativo con $p \leq 0.01$ y $p \leq 0.05$, respectivamente.

FV: fuente de variación; ACG: aptitud combinatoria general; ACE: aptitud combinatoria específica; EM: efecto materno; ER: efecto recíproco; CV: coeficiente de variación; GL: grados de libertad; RP1 y RP2: rendimiento por planta en el corte 1 y 2, respectivamente; RTP: rendimiento total por planta; PF1 y PF2: peso de 10 frutos en el corte 1 y 2, respectivamente; PPF: peso promedio de 10 frutos; NF1 y NF2: número de frutos por planta en el corte 1 y 2, respectivamente; NTF: número total de frutos.

Cuadro 5.4. Aptitud Combinatoria General (ACG) de 11 progenitores C₀ para nueve caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2016.

P	RP1	RP2	RTP	PF1	PF2
1	-0.053	0.036 *	-0.003	64.03	64.17
2	0.030	0.017	0.047	106.36 *	88.53 *
3	0.043	0.008	0.048	109.63 *	96.34 *
4	0.070 *	-0.002	0.066 *	-12.43	15.00
5	0.056	0.012	0.070 *	-8.50	-1.09
6	-0.020	0.032	0.029	27.72	39.93
7	-0.046	0.002	-0.040	-112.84 *	-107.70 *
8	-0.076 *	-0.008	-0.082 *	-128.91 *	-109.39 *
9	-0.051	-0.014	-0.068 *	-134.48 *	-116.30 *
10	0.040	-0.053 *	-0.036	42.37	-1.61
11	0.004	-0.022	-0.026	38.28	29.07

	PPF	NF1	NF2	NTF
1	64.69	-4.19 *	-1.10	-5.49
2	98.02 *	-4.14 *	-2.33	-6.77 *
3	104.19 *	-3.33	-2.81 *	-6.39 *
4	0.71	2.35	-0.50	1.90
5	-5.16	1.51	0.21	1.80
6	33.67	-1.96	0.19	-1.83
7	-110.73 *	4.29 *	4.12 *	8.74 *
8	-119.56 *	3.63 *	3.76 *	7.75 *
9	-125.70 *	5.40 *	3.58 *	9.39 *
10	20.54	-1.45	-2.64	-4.26
11	33.46	-1.77	-1.97	-3.92

*: Significativo con $p \leq 0.05$.

P: progenitores; RP1 y RP2: rendimiento por planta en el corte 1 y 2, respectivamente (kg); RTP: rendimiento total por planta (kg); PF1 y PF2: peso de 10 frutos en el corte 1 y 2, respectivamente (g); PPF: peso promedio de 10 frutos (g); NF1 y NF2: número de frutos por planta en el corte 1 y 2, respectivamente; NTF: número total de frutos.

Los progenitores 7 (S1), 8 (S2) y 9 (S3) tuvieron efecto de ACG significativo ($p \leq 0.05$) y positivo sobre número de frutos (NF1, NF2 y NTF). Los progenitores 1 (T1) y 2 (T2) presentaron efecto negativo sobre NF1, el progenitor 3 (T3) tuvo efecto significativo negativo en NF2, mientras que para NTF se observó efecto negativo de los progenitores 2 (T2) y 3 (T3) (Cuadro 5.4). Al igual que para el tamaño de fruto, el comportamiento de los efectos de ACG para las variables de número de frutos obedece a las poblaciones de origen. Los progenitores 7, 8 y 9 provienen de la población

Morado, que presenta entrenudos cortos y un gran número de frutos por planta, aunque de tamaño mediano. Por otro lado, los progenitores 1, 2 y 3 fueron obtenidos de la población Tecozautla, cuya principal característica es un fruto muy grande, pero con menor cantidad de frutos por planta.

Los dialelos 6x7 y 6x8 tuvieron efectos de ACE significativos ($p \leq 0.05$) y positivos sobre RP2, al igual que el progenitor 2 (T2). Los dialelos 1x10 y 5x10 mostraron efectos de ACE negativos (Figura 5.1a). Para PF1, los dialelos 2x11 y 3x6, así como el progenitor 3 (T3) presentaron efectos de ACE positivos (Figura 5.1b). A pesar de que el análisis de varianza detectó efecto significativos de ACE para PPF, no fue posible identificar un dialelo cuyo efecto fuera diferente de cero (Figura 5.1c). Los efectos de ACE están relacionados con genes nucleares y variación de tipo no aditiva (Bernardo, 2010). Los dialelos con efectos positivos significan combinaciones favorables de genes no aditivos, mientras que los efectos negativos corresponden con combinaciones indeseables. El hecho de haber encontrado pocos dialelos con efectos significativos de ACE sugiere que las variables evaluadas tienen un fuerte componente de efectos aditivos, y en menor medida están determinados por efectos de dominancia y epistáticos (Falconer & Mackay, 2001).

El efecto materno (EM) sólo fue significativo para PF1, con valor positivo en el progenitor 11 (M2), y negativo en el progenitor 2 (T2) (Cuadro 5.5). El EM está asociado a los genes del citoplasma y es estimado para cada progenitor (Mastache, Martínez & Castillo, 1998). Cuando el EM es positivo, es deseable usar dicho progenitor como hembra, caso contrario a cuando el EM es negativo.

Se observó heterosis respecto al progenitor medio (HPM) significativa ($p \leq 0.05$) positiva para RP1 en cuatro cruzas (1x8, 8x1, 9x10 y 10x1) y negativa para la craza 2x6. En RP2 se encontró HPM positiva en las cruzas 6x7, 6x8, 8x6 y 9x5, y negativa para 10 cruzas. Para RTP la HPM fue positiva en cuatro cruzas (6x7, 8x6, 9x10 y 11x8) y negativa en siete (Figuras 5.2a, 5.2b, 5.2c). En PF1, la HPM fue positiva en las cruzas 2x11, 11x2 y 11x4, pero negativa en 14 cruzas. Para PF2 se observó HPM positiva sólo

en dos cruzas (10x6 y 11x2) y negativa en cuatro. En PPF sólo las cruzas 11x2 y 11x6 tuvieron HPM positiva, mientras que se observó HPM negativa en 14 cruzas (Figuras 5.2d, 5.2e, 5.2f). Seis cruzas (1x8, 5x9, 5x11, 8x1, 9x10 y 10x1) presentaron HPM positiva para NF1, y en cuatro la HPM fue negativa. En NF2, la HPM fue positiva en las cruzas 6x7, 8x4 y 8x6, y negativa en otra seis. Para NTF la HPM se observó positiva en las cruzas 3x10, 5x9, 8x6 y 9x10, y negativa en cinco cruzas (Figuras 5.2g, 5.2h, 5.2i). La mayoría de las cruzas con valores positivos de HPM en rendimiento también los tiene para número de frutos, por lo que se puede atribuir el incremento en rendimiento a un mayor amarre de fruto.

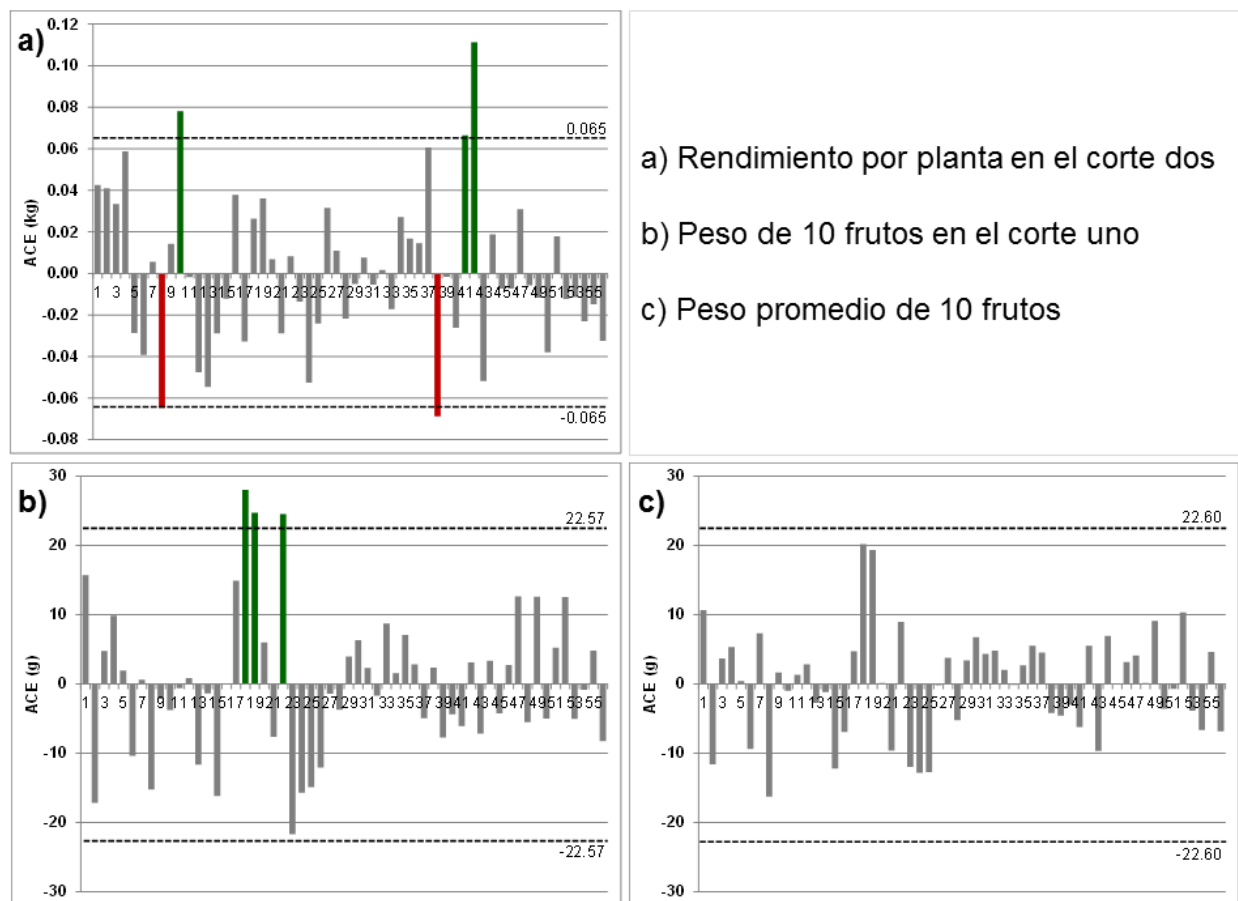


Figura 5.1. Aptitud Combinatoria Específica (ACE) de cruzas entre 11 progenitores C_0 para tres caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2016. Línea punteada: $\pm$ DMS ($p = 0.05$); barra verde: efecto significativo positivos; barra roja: efecto significativo negativo; barra gris: efecto no significativo.

Cuadro 5.5. Efecto Materno (EM) de 11 progenitores C_0 para peso de 10 frutos en el primer corte (PF1) evaluado en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2016.

Progenitor	PF1
1	9.41
2	-17.16 *
3	-3.12
4	-10.26
5	3.79
6	1.94
7	-3.45
8	3.84
9	1.14
10	-0.60
11	14.46 *

*: Significativo con $p \leq 0.05$.

PF1: peso de 10 frutos (g) en el corte 1.

Al analizar la descomposición de la HPM en heterosis media, heterosis varietal y heterosis específica (Gardner, 1967; Gardner & Heberhart, 1966), se encontró que ni la heterosis media ni la varietal fueron significativas en ninguna de las variables, por lo que la HPM observada (Figura 5.2) corresponde únicamente a heterosis específica.

De las cruzas que presentaron HPM positiva para RP1, sólo en 1x8 y 8x1 fue significativa ($p \leq 0.05$) y positiva la heterosis respecto al mejor progenitor (HMP). En el caso de RP2, la HMP fue positiva para las cruzas 6x7 y 8x6. Para RTP sólo las cruzas 6x7 y 9x10 tuvieron efecto positivo y significativo de HMP (Cuadro 5.6).

Para las variables de peso de fruto (PF1, PF2 y PPF) y número de frutos (NF1, NF2 y NTF) no se encontró ninguna crusa con valores positivos y significativos de HMP. Esto implica que ninguna de las cruzas evaluadas superó a sus progenitores para dichas características.

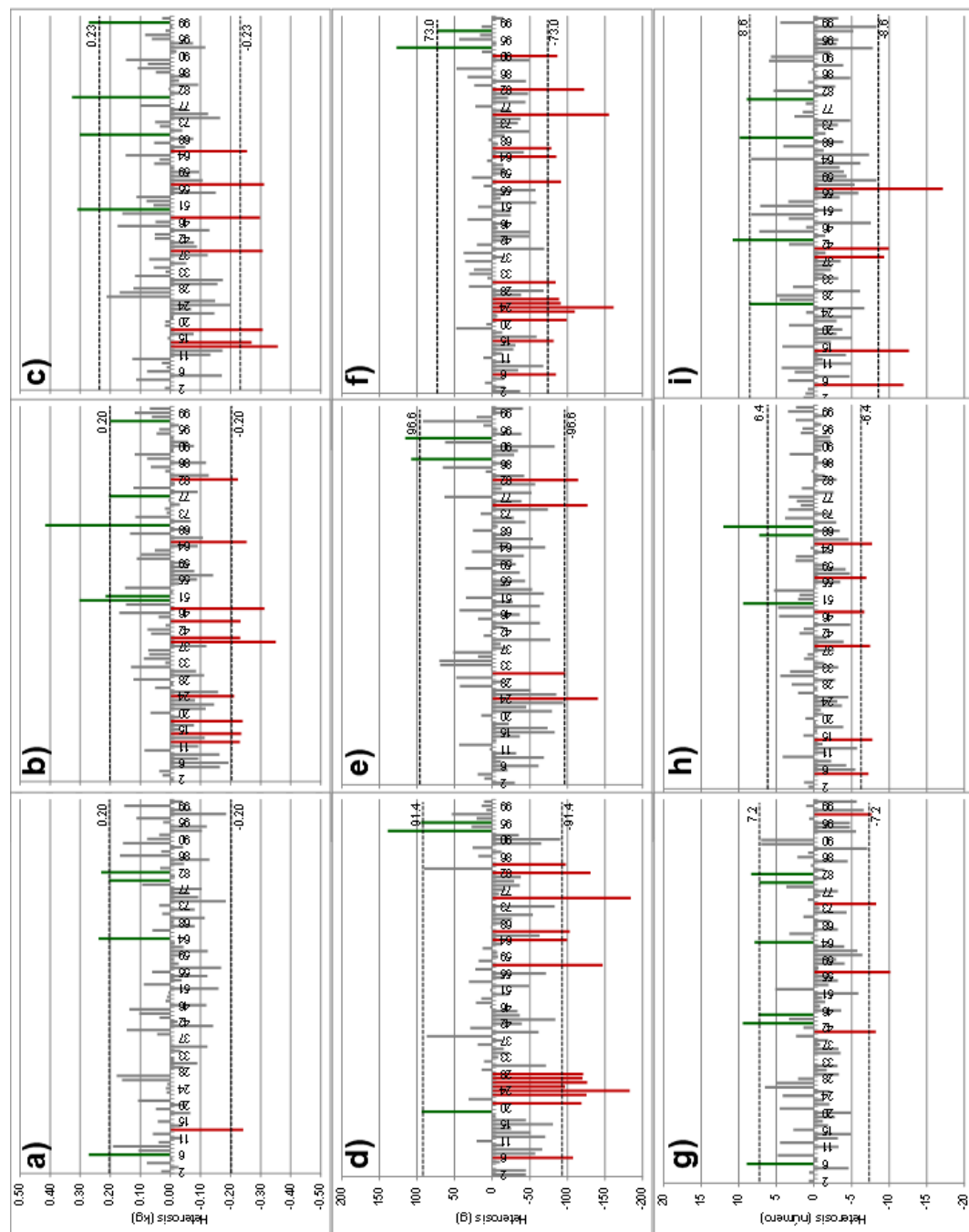


Figura 5.2. Heterosis respecto al progenitor medio de cruza entre 11 progenitores C_0 de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2016. a, b, c: rendimiento por planta (kg) en corte uno, dos y total, respectivamente; d, e , f: peso de 10 frutos (g) en corte uno, dos y promedio de cortes, respectivamente; g, h, i: número de frutos por planta en corte uno, dos y total, respectivamente. Línea punteada: +/- DMS ($p = 0.05$); barra verde: efecto significativo positivo; barra roja: efecto significativo negativo; barra gris: efecto no significativo.

Cuadro 5.6. Medias de cruzas entre progenitores C_0 y heterosis respecto al mejor progenitor para rendimiento por planta en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2016.

Cruza	i	j	RP1		RP2		RTP	
			Media	HMP	Media	HMP	Media	HMP
6	1	8	0.821 a	0.259 *	0.371 bc	-0.333 *	1.190 a	-0.049
50	6	7	0.793 a	-0.035	0.761 abc	0.301 *	1.554 a	0.271 *
51	6	8	0.535 a	-0.293 *	0.657 abc	0.202	1.191 a	-0.092
64	8	1	0.788 a	0.226 *	0.474 abc	-0.230 *	1.262 a	0.023
69	8	6	0.580 a	-0.248 *	0.857 a	0.402 **	1.437 a	0.154
77	9	5	0.659 a	-0.212 *	0.711 abc	0.109	1.369 a	-0.103
80	9	10	0.926 a	0.139	0.490 abc	0.080	1.416 a	0.305 *
82	10	1	0.891 a	0.104	0.290 c	-0.414 **	1.181 a	-0.058
99	11	8	0.827 a	0.041	0.494 abc	0.068	1.321 a	0.210
DMSH			0.423		0.431		0.493	

** y *: Significativo con $p \leq 0.01$ y $p \leq 0.05$, respectivamente. Medias con la misma letra en cada columna no son diferentes (Tukey, 0.05). DMSH: diferencia mínima significativa honesta. i: progenitor femenino; j: progenitor masculino; RP1 y RP2: rendimiento por planta en el corte 1 y 2, respectivamente (kg), RTP: rendimiento total por planta (kg); HMP: Heterosis respecto al mejor progenitor.

En las cruzas hechas a partir de las familias de medios hermanos originales (C_0) se encontró que los valores positivos significativos de ACE para RP2 (dialelos 6x7 y 6x8) corresponden con las dos cruzas que tuvieron HMP significativa para la misma variable (cruzas 6x7 y 8x6). Sólo se encontraron dos cruzas (6x7 y 9x10) cuyo RTP fue superior a ambos progenitores. La craza 6x7 es entre las familias D3 y S1, la primera de la población Diamante y la segunda de Morado. La craza 9x10 corresponde a las familias S3 y M1, de las poblaciones Morado y Manzano, respectivamente. Para el tamaño de fruto cabe resaltar que se encontró una gran número de cruzas con HPM negativa para, lo cual sugiere que existe variación no aditiva asociada a dicha característica, pero en este caso se encontró una gran cantidad de combinaciones no favorables entre los progenitores.

Cruzas entre familias C_4

En el análisis de varianza se observaron efectos altamente significativos ($p \leq 0.01$) de las cruzas sobre las nueve variables evaluadas. Los efectos de ACG fueron altamente significativos sobre todas las características. Se observaron efectos de ACE

significativos ($p \leq 0.05$) para NF1, y altamente significativos para RP1, RP2, PF1 y PPF. El EM sólo fue significativo para PPF, mientras que el ER fue significativo para RP1, PF2, NF1 y NF2, y altamente significativo para RP2, RTP, PF1, PPF y NTF (Cuadro 5.7).

Al igual que para las cruzas con C_0 , se observa fuerte influencia de los efectos de ACG sobre las variables evaluadas, como lo reportaron Peña et al. (1999) y Sahagún et al. (1999), lo que refuerza la hipótesis de que las características estudiadas están determinadas primordialmente por genes nucleares con acción génica de tipo aditivo. Sin embargo, en las cruzas con C_4 se han encontrado efectos de ACE y ER que sugieren también la influencia de genes nucleares con efectos no aditivos (Bernardo, 2010) y plasmagenes en la determinación de dichas características.

Para RP1 sólo tres progenitores tuvieron efecto de ACG significativo ($p \leq 0.05$), los progenitores 3 (T3) y 4 (D1) que tuvieron efectos positivos, y el progenitor 7 (S1) que presentó efecto negativo. En RP2, dos progenitores presentaron efecto de ACG significativo, el progenitor 2 (T2) con efecto positivo y nuevamente el progenitor 7 (S1) con efecto negativo. El progenitor 5 (D2) mostró efecto positivo de ACG sobre RTP, y el efecto negativo del progenitor 7 (S1) se reflejó también sobre RTP (Cuadro 5.8).

En las variables de tamaño de fruto (PF1, PF2 y PPF) se observó comportamiento similar al observado con las cruzas entre familias C_0 para los efectos de ACG. Los progenitores 2 (T2) y 3 (T3) tuvieron efecto significativo ($p \leq 0.05$) positivo sobre PF1 y PPF, y progenitor 2 (T2) lo tuvo además sobre PF2, mientras que los progenitores 7 (S1), 8 (S2) y 9 (S3) presentaron efecto negativo (Cuadro 5.8). Se refuerza en este caso la explicación de que el comportamiento observado se debe a que los progenitores 2 y 3 provienen de la población Tecozautla, que es de fruto muy grande, mientras que los progenitores 7, 8 y 9 se originaron en la población Morado, de fruto mediano.

Cuadro 5.7. Cuadrados medios del análisis de varianza con el método I de cruza dialélicas de Griffing (1956) (C₄) para nueve caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2018.

FV	GL	RP1	RP2	RTP
Bloques	3	0.7018 **	0.7210 **	1.8562 **
Cruzas	143	0.1624 **	0.0716 **	0.2876 **
ACG	11	1.1233 **	0.4206 **	2.4700 **
ACE	66	0.0915 **	0.0371	0.1088 **
EM	11	0.0631	0.0116	0.0572
ER	55	0.0751 *	0.0552 **	0.1118 **
Error	429	0.0499	0.0333	0.0717
Total	575			
CV		20.83	37.48	17.17

		PF1	PF2	PPF
Bloques	3	42099.04 **	44952.98 **	17129.47 **
Cruzas	143	72746.38 **	35559.94 **	48484.65 **
ACG	11	735959.16 **	370052.07 **	526349.53 **
ACE	66	21242.34 **	7359.53	9913.54 **
EM	11	9532.57	8050.65	7856.72 *
ER	55	14551.43 **	8003.86 *	7322.59 **
Error	429	8674.36	5578.97	3983.58
Total	575			
CV		19.61	21.66	15.40

		NF1	NF2	NTF
Bloques	3	406.72 **	334.65 **	1197.75 **
Cruzas	143	127.35 **	62.09 **	262.48 **
ACG	11	942.15 **	299.42 **	2132.53 **
ACE	66	58.71 *	30.51	90.40
EM	11	53.74	39.55	115.15
ER	55	61.49 *	57.03 *	124.43 **
Error	429	40.73	38.54	71.90
Total	575			
CV		26.28	41.63	21.63

** y *: Significativo con $p \leq 0.01$ y $p \leq 0.05$, respectivamente.

FV: fuente de variación; ACG: aptitud combinatoria general; ACE: aptitud combinatoria específica; EM: efecto materno; ER: efecto recíproco; CV: coeficiente de variación; GL: grados de libertad; RP1 y RP2: rendimiento por planta en el corte 1 y 2, respectivamente (kg), RTP: rendimiento total por planta (kg); PF1 y PF2: peso de 10 frutos en el corte 1 y 2, respectivamente (g); PPF: peso promedio de 10 frutos (g); NF1 y NF2: número de frutos por planta en el corte 1 y 2, respectivamente; NTF: número total de frutos.

Cuadro 5.8. Aptitud Combinatoria General (ACG) de 12 progenitores C₄ para nueve caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2018.

P	RP1	RP2	RTP	PF1	PF2
1	0.014	0.074	0.090	77.42	63.39
2	0.029	0.081 *	0.116	116.55 *	98.75 *
3	0.142 *	0.013	0.162	129.33 *	68.68
4	0.122 *	0.045	0.173	30.32	22.83
5	0.107	0.073	0.188 *	-3.24	20.84
6	0.046	0.040	0.089	-27.76	-11.56
7	-0.171 *	-0.074 *	-0.255 *	-126.49 *	-82.59 *
8	-0.085	-0.046	-0.139	-119.65 *	-77.93 *
9	-0.082	-0.047	-0.134	-92.25	-81.64 *
10	-0.083	-0.048	-0.137	9.09	23.21
11	-0.080	-0.039	-0.124	-14.60	-22.46
12	0.041	-0.072	-0.030	21.26	-21.53
	PPF	NF1	NF2	NTF	
1	70.71	-3.43	-0.41	-3.97	
2	108.45 *	-4.32 *	-1.15	-5.67 *	
3	99.50 *	-2.42	-1.75	-4.38	
4	26.40	0.93	0.16	1.09	
5	8.87	2.21	1.02	3.39	
6	-19.35	1.76	1.57	3.48	
7	-105.20 *	2.48	1.25	3.94	
8	-99.25 *	5.23 *	1.74	7.23 *	
9	-87.39 *	2.44	2.22 *	4.96	
10	15.94	-2.61	-2.35 *	-5.24	
11	-18.48	-1.52	-0.70	-2.31	
12	-0.19	-0.76	-1.63	-2.52	

*: Significativo con $p \leq 0.05$.

P: progenitores; RP1 y RP2: rendimiento por planta en el corte 1 y 2, respectivamente (kg); RTP: rendimiento total por planta (kg); PF1 y PF2: peso de 10 frutos en el corte 1 y 2, respectivamente (g); PPF: peso promedio de 10 frutos (g); NF1 y NF2: número de frutos por planta en el corte 1 y 2, respectivamente; NTF: número total de frutos.

El progenitor 8 (S2) tuvo efecto de ACG significativo ($p \leq 0.05$) positivo sobre NF1 y NTF, mientras que el efecto del progenitor 9 (S3) lo fue para NF2. El progenitor 2 (T2) presentó efecto negativo sobre NF1 y NTF, y el progenitor 10 (M1) tuvo efecto negativo sobre NF2 (Cuadro 5.8). Sin ser tan marcada la tendencia como con las cruza de familias C₀, el comportamiento de los efectos de ACG para las variables de número de frutos obedece a las poblaciones de origen. Los progenitores 8 y 9 se seleccionaron en

la población Morado, que es entrenudos cortos y un gran número de frutos por planta. Por su parte, el progenitor 2 se obtuvo de la población Tecozautla, que sobresale por el tamaño de sus frutos más que por la cantidad de frutos por planta, y el progenitor 10 es de la población Manzano, que tiene entrenudos más largos y menor número de frutos por planta.

Los dialelos 2x10, 4x12 y 6x12 tuvieron efectos de ACE significativos ($p \leq 0.05$) y positivos sobre RP1. Los dialelos 1x2 y 6x7 mostraron efectos de ACE negativos (Figura 5.3a). En RTP sólo se observó efecto negativo del dialelo 1x2 (Figura 5.3b). Para PF1, los dialelos 2x3, 2x10 y 4x12 presentaron efectos de ACE positivos, mientras que en los dialelos 1x10, 3x7 y 3x8, así como en el progenitor 2, se tuvo efecto negativo. Los dialelos 1x7, 1x9, 2x3 y 2x10 mostraron efecto positivo para PPF, en tanto que los dilelos 1x10, 2x7, 2x9 y 3x8 tuvieron efecto negativo (Figuras 5.3c, 5.3d). Para NF1 sólo hubo efecto significativo positivo en el dialelo 5x8 (Figura 5.3e). Como se puede apreciar, se encontraron pocos dialelos con efectos significativos de ACE, lo que sugiere baja influencia de genes nucleares con acción génica no aditiva involucrados en la determinación de estas características (Bernardo, 2010).

A pesar de que el análisis de varianza detectó que el EM fue significativo para PPF, esto no se apreció en el análisis por progenitor, pues ninguna de las predicciones de los progenitores resultó ser diferente de cero. Tampoco se detectó ER diferente de cero en ninguno de los dialelos, por lo que se asume que las características estudiadas están determinadas principalmente por genes nucleares.

Se observó heterosis respecto al progenitor medio (HPM) significativa ($p \leq 0.05$) positiva para RP1 en 36 cruzas, de las cuales sobresalen 12 por haberse encontrado entre las de mayor HPM en RTP (2x3, 2x10, 4x12, 5x2, 7x3, 7x10 y 7x11, 10x3, 11x2, 12x2, 12x3, 12x9). Para RP2 la HPM fue positiva en siete cruzas, donde destacan tres que se reflejaron en RTP (3x1, 10x4 y 11x4).

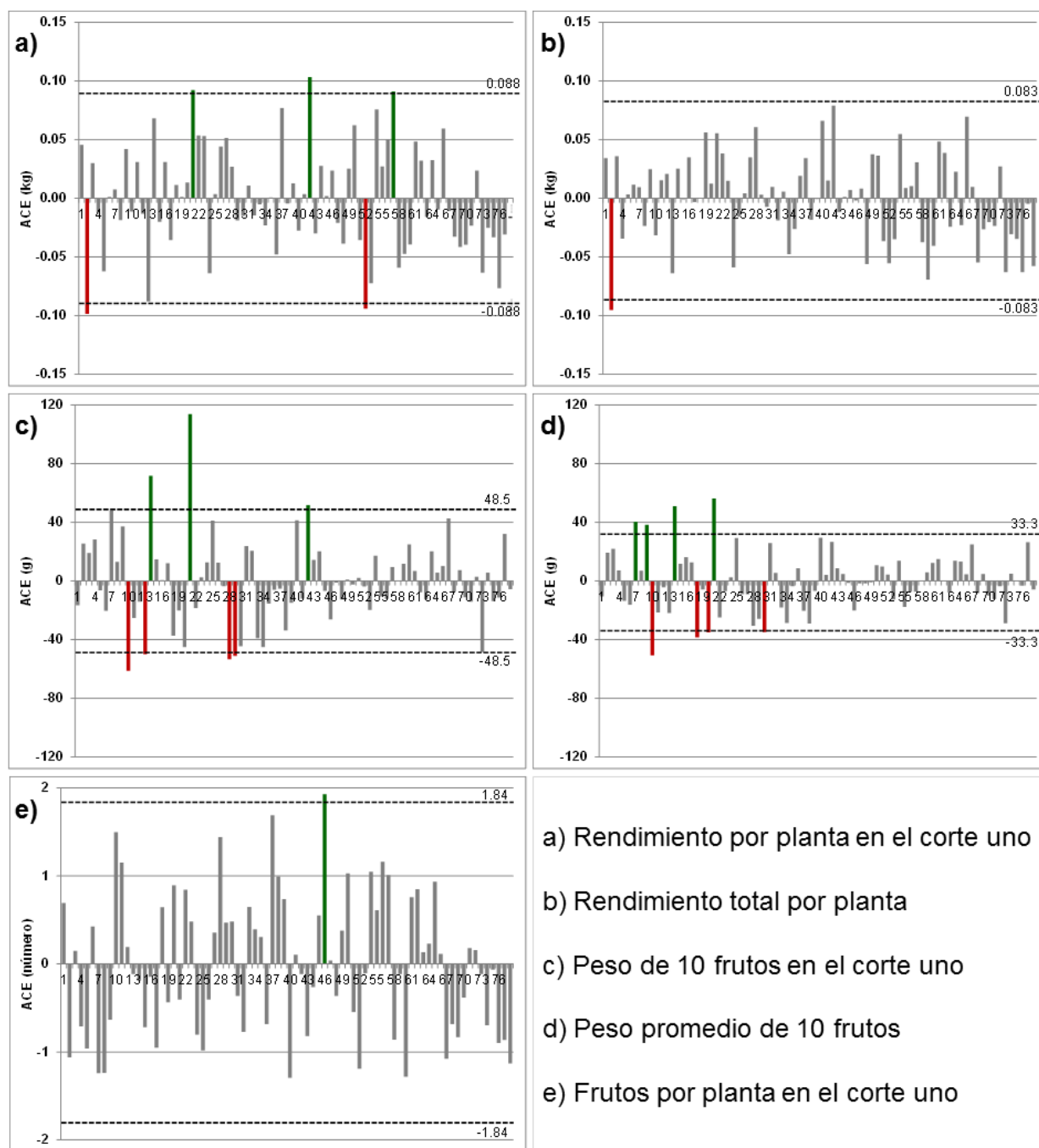


Figura 5.3. Aptitud Combinatoria Específica (ACE) de cruza entre 12 progenitores C_4 para cinco caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2018. Línea punteada: $\pm$ DMS ($p = 0.05$); barra verde: efecto significativo positivos; barra roja: efecto significativo negativo; barra gris: efecto no significativo.

Hubo 30 cruza con HPM significativa ($p \leq 0.05$) y positiva, entre las que se encuentran las quince ya mencionadas para RP1 y RP2, que junto con la cruza 4x2 tuvieron una

HPM que superó los 400 g de RTP. En las variables de rendimiento la única HPM significativa negativa se observó para RP1 en la craza 5x1 (Figuras 5.4a, 5.4b, 5.4c).

En PF1, la HPM fue significativa ($p \leq 0.05$) positiva para 19 cruzas, de las que destacan siete (1x7, 2x1, 2x10, 3x2, 4x3, 10x2 y 10x4), y fue negativa para cinco cruzas. Para PF2 se observó HPM positiva en siete cruzas, de las que sobresalen cuatro (1x7, 3x2, 4x3 y 10x3), y únicamente fue negativa para la craza 10x6. En PPF 16 cruzas tuvieron HPM positiva, ocho de las cuales corresponden a las ya mencionadas para PF1 y PF2, mientras que se observó HPM negativa sólo tres cruzas (Figuras 4d, 4e, 4f). En NF1 se encontraron 18 cruzas con HPM significativa ($p \leq 0.05$) positiva, de las cuales cinco sobresalen también en NTF (3x7, 7x11, 9x5, 9x8, 12x3), y dos (6x9 y 8x5) tienen valores altos para HPM en NF1 que no se reflejan en NTF. Tres cruzas presentaron valores positivos de NF2 (6x8, 10x4 y 10x6), aunque estas no destacan en NTF. Sólo se encontró una craza con valor negativo de HPM para NF1, dos para NF2 y tres para NTF (Figuras 5.4g, 5.4h, 5.4i).

A diferencia de las cruzas entre las familias C_0 , en las cruzas entre familias C_4 se obtuvieron pocos registros significativos negativos de heterosis. Una posible causa es que las familias C_0 se hayan encontrado en desequilibrio de ligamiento (Molina, 1992), por lo que al pasar cuatro generaciones de apareamiento aleatorio las frecuencias gaméticas se modificaron y las frecuencias genotípicas de las cruzas entre las familias C_0 no corresponden con las de las cruzas entre familias C_4 . Por lo anterior, una estrategia de hibridación interfamiliar debería llevar a equilibrio gamético las familias progenitoras antes de ensayar cruzamientos, de forma que los híbridos que se obtengan sean estables.

Al igual que en las cruzas entre familias C_0 , para las cruzas entre familias C_4 no fueron significativas las heterosis media y varietal en ninguna de las variables evaluadas, lo cual confirma que la HPM observada en las cruzas sólo se debe a heterosis específica (Gardner & Heberhart, 1966).

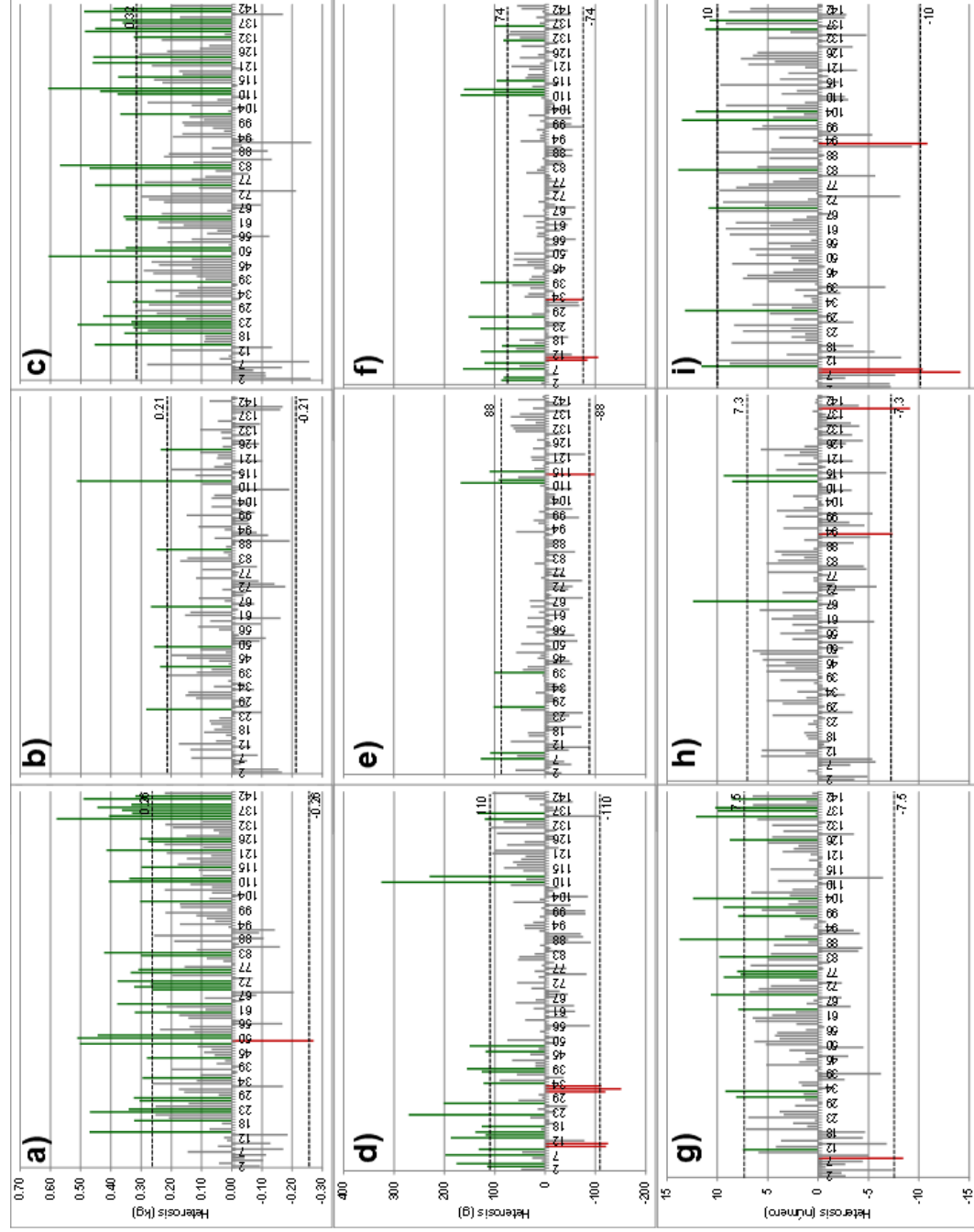


Figura 5.4. Heterosis respecto al progenitor medio de cruza entre 12 progenitores C₄ de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2018. a, b, c: rendimiento por planta (kg) en corte uno, dos y total, respectivamente; d, e, f: peso de 10 frutos (g) en corte uno, dos y promedio de cortes, respectivamente; g, h, i: número de frutos por planta en corte uno, dos y total, respectivamente. Línea punteada: +/- DMS ($p = 0.05$); barra verde: efecto significativo positivo; barra roja: efecto significativo negativo; barra gris: efecto no significativo.

De las 36 cruzas con HPM positiva para RP1, en 14 fue significativa ($p \leq 0.05$) y positiva la heterosis respecto al mejor progenitor (HMP), entre las que destaca la cruza 12x2 (Cuadro 5.9), que fue altamente significativa ($p \leq 0.01$) con un RP1 572 g (67.5 %) más alto que su mejor progenitor (Cuadro 5.11). Para RP2, la HMP fue positiva para las tres cruzas de las siete con valores positivos de HPM. Destaca la cruza 10x4, pues superó con 438 g (98.6 %) el RP2 de su mejor progenitor. De las 29 cruzas que mostraron HPM positiva par RTP nueve tuvieron efecto positivo y significativo de HMP (Cuadro 5.9). Las cruzas 2x3 (24.6 %), 4x2 (18.9 %) y 4x12 (22.6 %) además de tener valores significativos positivos de HMP, también tuvieron media superior a 2.0 kg por planta (Cuadro 5.9), lo que con la densidad evaluada representa un rendimiento potencial de 54 t ha^{-1} , que es tres veces mayor que la media nacional de 18.9 t ha^{-1} (Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera [SIAP], 2019) y 35 % superior al potencial productivo reportado para las variedades mejoradas de tomate de cáscara en fertirriego (Peña, Ponce, Sánchez & Magaña, 2014).

La cruza 2x3 fue entre las familias T2 y T3, ambas de la población Tecozautla, lo que deja abierta la probabilidad de encontrar familias complementarias que den alta heterosis dentro de una misma población, como lo reportaron Peña et al. (1999). La cruza 4x2 se realizó entre las familias D1 y T2, la primera de la población Diamante y la segunda de la población Tecozautla. La cruza 4x12 corresponde a las familias D1 y M3, de las poblaciones Diamante y Manzano, respectivamente. Cabe destacar también las cruzas 5x2 y 5x3, que tuvieron HMP significativa para RP1 y, al igual que la cruza 3x1, su media para RTP rondó los 2.1 kg por planta (Cuadro 5.9). A pesar de su elevado RTP, la HMP para estas cruzas no resultó significativa porque sus progenitores tienen una media muy elevada (Cuadro 5.11). Sin embargo, el rendimiento de la cruza 3x1 es 58.9 t ha^{-1} , igual al de la mejor cruza planta x planta reportado por Santiaguillo et al. (2004), por lo que se considera necesario estudiarla con más detalle. La cruza 3x1 se hizo entre las familias T1 y T3, que son de la población Tecozautla. Las cruzas 5x2 y 5x3 tienen a la familia D2 como hembra, con los machos T2 y T3, respectivamente.

Cuadro 5.9. Medias de cruzas entre progenitores C₄ y heterosis respecto al mejor progenitor para rendimiento por planta en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2018.

Cruza	i	j	RP1		RP2		RTP	
			Media	HMP	Media	HMP	Media	HMP
15	2	3	1.471 abcd	0.318 *	0.541 abcd	-0.111	2.011 ab	0.397 *
21	2	10	1.245 abcd	0.398 *	0.515 abcd	-0.137	1.760 ab	0.261
25	3	1	1.342 abcd	0.095	0.839 abc	0.190	2.181 a	0.285
28	3	4	1.522 ab	0.279 *	0.442 bcd	-0.021	1.964 ab	0.276
38	4	2	1.244 abcd	0.001	0.763 abcd	0.110	2.006 ab	0.319 *
48	4	12	1.541 ab	0.298 *	0.528 abcd	0.084	2.069 ab	0.381 *
49	5	1	0.948 cd	-0.300 *	0.928 a	0.237 *	1.876 ab	-0.020
50	5	2	1.531 ab	0.341 *	0.613 abcd	-0.079	2.143 a	0.262
51	5	3	1.615 a	0.425 *	0.484 abcd	-0.208	2.099 a	0.218
62	6	2	1.163 abcd	0.114	0.723 abcd	0.071	1.886 ab	0.316 *
63	6	3	1.480 abc	0.327 *	0.471 bcd	-0.050	1.950 ab	0.335 *
64	6	4	1.110 abcd	-0.133	0.750 abcd	0.230 *	1.861 ab	0.173
72	6	12	1.319 abcd	0.269 *	0.285 d	-0.235 *	1.604 ab	0.034
82	7	10	0.922 d	0.218	0.487 abcd	0.149	1.410 b	0.411 *
83	7	11	1.026 bcd	0.359 *	0.495 abcd	0.137	1.521 ab	0.496 *
110	10	2	1.182 abcd	0.335 *	0.445 bcd	-0.208	1.627 ab	0.127
112	10	4	1.069 abcd	-0.174	0.882 ab	0.438 **	1.951 ab	0.264
122	11	2	1.172 abcd	0.325 *	0.551 abcd	-0.102	1.722 ab	0.223
134	12	2	1.419 abcd	0.572 **	0.435 bcd	-0.217 *	1.854 ab	0.355 *
138	12	6	1.386 abcd	0.336 *	0.419 bcd	-0.102	1.804 ab	0.234
141	12	9	1.295 abcd	0.464 *	0.397 cd	-0.008	1.692 ab	0.455 *
DMSH			0.555		0.453		0.665	

** y *: Significativo con $p \leq 0.01$ y $p \leq 0.05$, respectivamente. Medias con la misma letra en cada columna no son diferentes (Tukey, 0.05). DMSH: diferencia mínima significativa honesta. i: progenitor femenino; j: progenitor masculino; RP1 y RP2: rendimiento por planta en el corte 1 y 2, respectivamente (kg), RTP: rendimiento total por planta (kg); HMP: Heterosis respecto al mejor progenitor.

Se encontraron seis cruzas con valores significativos ($p \leq 0.05$) positivos de HMP para PF1, dentro de las que destaca la craza 10x2, con HMP altamente significativa ($p \leq 0.01$) y una media de PF1 que superó por 219.5 g (36.9 %) a la de su mejor progenitor. Para PF2 sólo dos cruzas presentaron valores positivos de HMP. En PPF se encontraron cinco cruzas con HMP positiva, y en una de ellas (10x4) el valor fue altamente significativo con una media de PPF 150.5 g (40.5 %) más alta que la de su mejor progenitor. Para NF1 cinco cruzas tuvieron HMP positiva, en tanto que en NF2 sólo la craza 6x8 presentó valor positivo de HMP. Finalmente, para NTF sólo la craza 9x5 tuvo HMP positiva (Cuadro 5.10).

Cuadro 5.10. Medias de cruzas entre progenitores C₄ y heterosis respecto al mejor progenitor para seis variables evaluadas en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2018.

Cruza	i	j	PF1		PF2		PPF	
			Media	HMP	Media	HMP	Media	HMP
13	2	1	781.0 ab	186.5 *	581.0 ab	19.5	681.0 ab	103.0 *
22	2	10	760.0 ab	165.5 *	452.0 abc	-109.5 *	606.0 abcd	28.0
26	3	2	880.0 a	117.5 *	616.0 a	54.5	748.0 a	133.5 *
48	4	12	619.0 b	114.0 *	300.5 c	-63.0	459.8 d	61.3
110	10	2	814.0 ab	219.5 **	476.5 abc	-85.0	645.3 abc	67.3
111	10	3	610.0 b	-152.5 *	587.0 a	120.5 *	598.5 abcd	-16.0
112	10	4	638.0 b	204.5 *	460.0 abc	88.5 *	549.0 bcd	150.5 **
130	11	10	508.5 b	88.0	400.5 bc	29.0	454.5 d	77.3 *
136	12	4	604.0 b	99.0	394.0 bc	30.5	499.0 cd	100.5 *
DMSH			231.4		185.6		156.8	

			NF1		NF2		NTF	
			Media	HMP	Media	HMP	Media	HMP
68	6	8	28.1 a	-7.8 *	29.1 a	10.3 *	57.2 a	2.5
69	6	9	35.6 a	10.6 *	18.4 ab	-3.4	54.0 a	7.4
77	7	5	32.7 a	7.9 *	17.6 ab	-2.5	50.2 a	5.4
89	8	5	44.0 a	8.0 *	14.5 ab	-4.3	58.5 a	3.7
101	9	5	34.1 a	9.2 *	23.7 ab	1.9	57.8 a	11.1 *
135	12	3	28.2 a	11.3 *	11.3 b	-2.7	39.5 a	8.7
DMSH			15.9		15.4		21.1	

** y *: Significativo con $p \leq 0.01$ y $p \leq 0.05$, respectivamente. Medias con la misma letra en cada columna no son diferentes (Tukey, 0.05). DMSH: diferencia mínima significativa honesta. i: progenitor femenino; j: progenitor masculino; PF1 y PF2: peso de 10 frutos en el corte 1 y 2, respectivamente (g); PPF: peso promedio de 10 frutos (g); NF1 y NF2: número de frutos por planta en el corte 1 y 2, respectivamente; NTF: número total de frutos; HMP: heterosis respecto al mejor progenitor.

Los resultados obtenidos en las cruzas entre familias C₄ son sobresalientes, respecto de otros estudios hechos con cruzas intervarietales en tomate de cáscara. Peña et al. (1998) reportan 14.3 % de HMP para su mejor cruza, con un RTP de 0.667 kg, el cual es inferior a la media de todos los progenitores del presente ensayo. Sahagún et al. (1999) obtuvieron una HMP de 138.7 % para RP1 en su mejor cruza, con una media de 0.154 kg. Como se puede apreciar, aunque las heterosis observadas en dichos estudios son significativas, la media de los progenitores es inferior a la de las familias C₄ de este ensayo. La diferencia radica, probablemente, en que en este ensayo se incluyeron

familias seleccionadas en poblaciones que tienen un proceso de mejoramiento previo, por lo que han tenido acumulación de efectos aditivos durante varios ciclos, mientras que en los otros ensayos se hicieron cruza entre poblaciones y no se seleccionaron plantas o familias.

Cuadro 5.11. Medias de 12 progenitores C₄ para nueve caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.). Chapingo, México, 2018.

P	RP1	RP2	RTP	PF1	PF2	PPF	NF1	NF2	NTF
1	1.247	0.649	1.896	592.5	463.5	528.00	21.03	14.73	35.73
2	0.847	0.653	1.500	594.5	561.5	578.00	15.05	12.60	27.65
3	1.152	0.463	1.615	762.5	466.5	614.50	15.28	10.50	25.78
4	1.243	0.444	1.688	433.5	363.5	398.50	28.20	12.48	40.70
5	1.190	0.692	1.882	501.5	393.5	447.50	24.45	17.30	41.80
6	1.050	0.520	1.570	424.5	362.0	393.25	24.98	14.55	39.53
7	0.541	0.338	0.879	221.5	180.0	200.75	24.78	20.05	44.85
8	1.007	0.378	1.385	282.0	203.0	242.50	35.95	18.83	54.78
9	0.777	0.395	1.172	307.5	184.5	246.00	24.85	21.80	46.63
10	0.704	0.295	0.999	383.0	371.5	377.25	18.48	7.90	26.40
11	0.667	0.359	1.025	420.5	312.0	366.25	16.60	12.05	28.58
12	0.832	0.405	1.237	505.0	288.5	396.75	16.90	13.98	30.85

P: progenitores; RP1 y RP2: rendimiento por planta en el corte 1 y 2, respectivamente (kg), RTP: rendimiento total por planta (kg); PF1 y PF2: peso de 10 frutos en el corte 1 y 2, respectivamente (g); PPF: peso promedio de 10 frutos (g); NF1 y NF2: número de frutos por planta en el corte 1 y 2, respectivamente; NTF: número total de frutos.

Al observar los progenitores de las cruza con HMP significativa positiva para RTP se puede identificar que cinco de ellos participan en al menos dos de las seis cruza con media más alta. Estos son los progenitores 2 (T2) y 3 (T3) de la población Tecozautla, 4 (D1) y 6 (D3) de la población Diamante y 12 (M3) de la población Manzano. Con estos cinco progenitores es factible hacer pruebas semicomerciales de producción de híbridos interfamiliales a partir de las cruza con mayor HMP. Con estas mismas familias se puede comenzar un programa de selección recíproca para formar nuevos híbridos en el futuro, pues de acuerdo con Márquez (1988), este método permite aprovechar efectos de ACG y ACE, y mejorar simultáneamente dos poblaciones que muestran alta heterosis en sus cruza. Los nuevos híbridos podrían ser interfamiliales entre nuevas familias derivadas a partir de semilla de plantas sobresalientes de las familias actuales, o interclonales si se propagan *in vitro* las plantas seleccionadas.

5.4 Conclusiones

Para las variables evaluadas fueron mayores los efectos de aptitud combinatoria general, lo que implica que dichas características se encuentran determinadas en mayor medida por genes nucleares de efectos aditivos.

Los resultados de las cruzas entre las familias originales y las familias después de cuatro generaciones de incremento fueron diferentes, lo cual indica desequilibrio gamético en las familias originales. Esto implica que para lograr híbridos estables primero se tienen que llevar a equilibrio gamético las familias y posteriormente realizar la evaluación de las cruzas.

En el dialélico entre familias originales sólo las cruzas 6x1 y 9x10 tuvieron heterosis respecto al mejor progenitor significativa para rendimiento total por planta. Las cruzas entre familias incrementadas por cuatro generaciones con mayor heterosis respecto al mejor progenitor fueron 2x3, 4x2, 4x12, 6x2, 6x3 y 12x2.

Las familias promisorias para mejoramiento por hibridación son 2 (T2) y 3 (T3), de la población Tecozautla, 4 (D1) y 6 (D3) de la población Diamante, y 12 (M3), de la población Manzano. Estas cinco familias pueden ser la base de un programa de mejoramiento genético por hibridación para tomate de cáscara.

5.5 Referencias

- Bernardo, R. (2010). *Breeding for quantitative traits in plants*. (3a ed.). Woodbury, MN, USA: Stemma Press.
- Falconer, D. S., & Mackay, T. F. C. (2001). *Introducción a la genética cuantitativa*. (3a ed.). Zaragoza, España: Longman Group Limited.

- Gardner, C. O. (1967). Simplified methods for estimating constants and computing sums of squares for a diallel cross analysis. *Fitotecnia Latinoamericana* 4(2), 1 - 12.
- Gardner, C. O. & Eberhart, S. A. (1966). Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22(3), 439-452. doi: 10.2307/2528181
- Griffing, B. (1956). Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Science* 9, 463 - 493
<http://www.publish.csiro.au/bi/pdf/BI9560463>
- Márquez S., F. (1988). *Genotecnia vegetal. Métodos, teoría, resultados*. Tomo II. México, D.F.: AGT Editor S.A. de C.V.
- Mastache L., A. A., Martínez G., A., & Castillo M., A. (1998). Los mejores predictores lineales e insesgados (MPLI) en experimentos dialélicos parciales con efectos maternos. *Revista Fitotecnia Mexicana* 21, 171-184.
- Mastache L., A. A., & Martínez G., A. (2003). Un algoritmo para el análisis, estimación y predicción en experimentos dialélicos balanceados. *Revista Fitotecnia Mexicana* 26(3), 191-200.
- Molina, G. J. D. (1992). *Introducción a la genética de poblaciones y cuantitativa (algunas implicaciones en genotecnia)* (1a ed.). México, D.F.: AGT Editor, S.A.
- Pandey, K. K. 1957. Genetics of self incompatibility in *Physalis ixocarpa* Brot: a new system. *Am. J. Bot.* 44: 879-887.
- Peña L., A., & Márquez S., F. (1990). Mejoramiento genético de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) *Revista Chapingo* 15(71-72), 84-88.
- Peña L., A., Molina G., J. D., Cervantes S., T., Márquez S., F., Sahagún C., J., & Ortiz C., J. (1998). Heterosis intervarietal en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 4(1), 31-37.
- Peña L., A., Molina G., J. D., Ortiz C., J., Cervantes S., T., Márquez S., F., & Sahagún C., J. (1999). Heterosis intravarietal en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Fitotecnia Mexicana* 22, 199-213.
- Peña L., A., Ponce V., J. J., Sánchez C., F., & Magaña L., N. (2014). Desempeño agronómico de variedades de tomate de cáscara en invernadero y campo abierto. *Revista Fitotecnia Mexicana* 37(4), 381-391.

- Peña-Lomelí, A., Magaña-Lira, N., Gámez-Torres, A., Mendoza-Celino, F. A., & Pérez-Grajales, M. (2018). Manual pollination in two tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.) varieties under greenhouse conditions. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 24(1), 41-52. doi 10.5154/r.rchsh.2017.02.011
- Pérez G., M., Márquez S., F., & Peña L., A. 1998. *Mejoramiento genético de hortalizas* (2a ed.). México, D.F., México: Mundi Prensa.
- Steiner, A. A. (1984). The universal nutrient solution. *In: Proceedings 6th International Congress on Soilless Culture* (pp. 633-650). Nueva York, USA: International Society for Soilless Culture
- Sahagún C., J., Gómez R., F., Peña L., A. (1999). Efectos de aptitud combinatoria en poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 5(1), 23-27. doi 10.5154/r.rchsh.1998.07.050
- Santiaguillo H., J. F., Cervantes S., T., & Peña L., A. (2004). Selección para rendimiento y calidad de fruto de cruza planta x planta entre dos variedades de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Fitotecnia Mexicana* 27(1), 85-91.
- Santiaguillo H., J. F.; Vargas P., O., Grimaldo J., O., Magaña L., N., Caro V., J. F., Peña L., A., & Sánchez M., J. (2012). *Diagnóstico del tomate de cáscara*. México, D.F.: Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas - Universidad Autónoma Chapingo.
- Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas (SNICS). (2019). Consultado 10-11-2019 en <https://www.gob.mx/snics/articulos/catalogo-nacional-de-variedades-vegetales-en-linea>.
- Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). (2019). Consultado 09-11-2019 en <http://www.siap.sagarpa.gob.mx/>.