UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA

COORDINACIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

COMPATIBILIDAD DE CRUZAS Y HETEROSIS ENTRE FAMILIAS DE HERMANOS COMPLETOS DE TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.)

TESIS PROFESIONAL

QUE COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

PRESENTA:

HÉCTOR LUNA VICENTE

BAJO LA DIRECCIÓN DE:

DR. AURELIANO PEÑA LOMELÍ

CHAPINGO, ESTADO DE MÉXICO, JUNIO DE 2024

COMPATIBILIDAD DE CRUZAS Y HETEROSIS ENTRE FAMILIAS DE HERMANOS COMPLETOS DE TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.)

Tesis realizada por **Héctor Luna Vicente**, 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. Natanael Magaña Lira

ASESOR: _____
Dr. José Luís Rodríguez de la O

ASESOR: _____
Dr. Mario Pérez Grajales

LECTOR EXTERNO: _____
Dr. Onécimo Grimaldo Juárez

CONTENIDO

LISTA DE CUADROS v

DEDICATORIA viii

AGRADECIMIENTOS ix

DATOS BIOGRÁFICOS x

RESUMEN GENERAL xi

GENERAL ABSTRACT xii

I. INTRODUCCIÓN GENERAL 13

1.1 Objetivos 14

1.1.1 General 14

1.1.2 Específicos 15

1.2 Hipótesis 15

II. REVISIÓN DE LITERATURA 15

2.1 Importancia del cultivo 15

2.2 Variedades de uso actual 16

2.3 Mejoramiento genético de tomate de cáscara 17

2.4 Diseño de cruzas Dialélicas 17

2.5 Autoincompatibilidad 19

2.6 Heterosis 21

2.7 Endogamia 26

2.8 Modelo para el estudio de la heterosis 30

2.9 Estudios sobre heterosis e hibridación en tomate de cáscara 32

2.10 Literatura citada 33

III. COMPATIBILIDAD DE CRUZAS PLANTA A PLANTA EN TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.). 42

3.1 RESUMEN 43

3.2 ABSTRACT 44

3.3 Introducción 45

3.4 Materiales y métodos 47

3.5 Resultados y discusión 50

3.6 Conclusiones 63

3.7 Referencias 63

IV. APTITUD COMBINATORIA Y HETEROSIS ENTRE FAMILIAS DE HERMANOS COMPLETOS DE TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) 66

4.1 RESUMEN 67

4.2 ABSTRACT 68

4.3 Introducción 69

4.4 Materiales y métodos 72

4.5 Resultados y discusión 75

4.6 Conclusiones 87

4.7 Referencias 87

LISTA DE CUADROS

Capítulo III

Cuadro 1. Comparación de dos proporciones binomiales de cruzas PaP entre cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2021. 50

Cuadro 2. Comparación de dos proporciones binomiales de cruzas PaP entre familias de cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2021. 51

Cuadro 3. Comparación de dos proporciones binomiales de cruzas PaP entre cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en otoño-invierno de 2021. 52

Cuadro 4. Comparación de dos proporciones binomiales de cruzas PaP entre familias de cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en otoño-invierno de 2021. 54

Cuadro 5. Comparación de dos proporciones binomiales de cruzas PaP entre cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2022. 54

Cuadro 6. Comparación de dos proporciones binomiales de cruzas PaP entre familias de cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.) en primavera-verano de 2022. 55

Cuadro 7. Cuadrados medios del análisis de varianza para dos variables evaluadas en cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2021. 56

Cuadro 8. Comparación de medias entre cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2021. 57

Cuadro 9. Comparación de medias entre familias cada una de cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2021 58
Cuadro 10. Cuadrados medios del análisis de varianza para dos variables evaluadas en cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en otoño-invierno de 2021.....59
Cuadro 11. Cuadrados medios del análisis de varianza para dos variables evaluadas en cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2022. 59
Cuadro 12. Comparación de medias entre cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2022. 60
Cuadro 13. Comparación de medias entre familias cada una de cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2022. 61
Cuadro 14. Comparación de dos proporciones binomiales de cruzas PaP entre generaciones de cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.).....62

Capítulo IV

Cuadro 1. Genealogía de las diez familias de hermanos completos (progenitores) utilizados para el dialélico en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en Chapingo, México de 2018 a 2023.....73
Cuadro 2. Cuadrados medios del análisis de varianza con el método I de cruzas dialélicas de Griffing (1956) para tres caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en Chapingo, México, 2023. 76

Cuadro 3. Mejor predictor lineal insesgado para efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de 10 progenitores para tres caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en Chapingo, México, 2023.....77
Cuadro 4. Medias de diez progenitores, heterosis varietal y heterosis media para tres caracteres de fruto evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en Chapingo, México, 2023.....77
Cuadro 5. Mejor predictor lineal insesgado para efectos maternos (EM) de 10 progenitores para tres caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en Chapingo, México, 2023.....79
Cuadro 6. Mejor predictor lineal insesgado para efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) de las cruzas de diez progenitores (ij = ji) para tres caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en Chapingo, México, 2023.....80
Cuadro 7. Medias de cruzas entre diez progenitores, heterosis respecto al progenitor medio y heterosis específica para tres caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en Chapingo, México, 2023.....82
Cuadro 8. Medias de cruzas entre diez progenitores, heterosis respecto al mejor progenitor para tres caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en Chapingo, México, 2023. 86

DEDICATORIA

A mis padres Don Vicente Luna Neria y a Doña Gelacia Vicente De Dios por su gran ejemplo de superación, su apoyo incondicional, sabios consejos y tanto amor que me demuestran día con día.

A mi s hermanos Edgar y Arisadaíd Luna Vicente por su gran amor y ejemplo de superación.

A Doña Paciana De Dios Josento, mi abuela por su gran ejemplo de trabajo me ha enseñado el valor del trabajo.

A una gran amiga increíblemente, Diana Guadalupe (Gupe) Díaz Ruíz que, con su valiosa compañía en la distancia y su gran apoyo incondicional, me ayudó a culminar mis metas.

A Doña Rosy y a la memoria de Don Carlos que fueron mis segundos padres en Chapingo.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCyT), a la Universidad Autónoma Chapingo y al Instituto de Horticultura del Departamento de Fitotecnia por brindarme la oportunidad de estudiar.

A mi comité asesor: Dr. Aureliano Peña Lomelí, Dr. Natanael Magaña Lira, Dr. José Luis Rodríguez De La O y Dr. Mario Pérez Grajales, por su disposición y colaboración en la conclusión de este trabajo de investigación.

Al Dr. Aureliano Peña Lomelí por su total disposición, confianza, paciencia y apoyo durante mi formación profesional y personal.

Al Dr. Natanael Magaña Lira por valiosos aportes para la mejora de la tesis, gran apoyo en el análisis estadístico y asesorías en mi formación profesional.

Al Dr. José Luis Rodríguez De La O por su completa disposición y confianza en mi formación profesional y personal.

Al Dr. Onécimo Grimaldo Juárez, por su colaboración como lector externo.

A los técnicos Omar Ramírez y de manera muy especial a César Ayala Monsalvo que me brindó su apoyo y compartió experiencias valiosas para mi desarrollo personal y profesional.

Al personal del Laboratorio de Cultivo de Tejidos, en especial a Gisela por su amabilidad, disposición y apoyo para conmigo en este trabajo.

A mis amigos Ismael Hernández H., Plácido Facundo A., Luis Alberto Aragón R., Efrén Cíntora P. y Ariadna Goreti L.M. De manera muy especial a Lucía Juárez R., Luis Enrique Ortiz M., Tranquilino De Jesús P. y Alan Cabañas D. por estar siempre en los buenos y malos momentos.

DATOS BIOGRÁFICOS

Datos personales

Nombre: Héctor Luna Vicente

Fecha de nacimiento: 29 de enero de 1989

Lugar de nacimiento: Xicotepec de Juárez, Puebla.

CURP: LUVH890129HPLNCC04

Profesión: Ingeniero Agrónomo Especialista en Fitotecnia

Cédula profesional: 10889587

Desarrollo académico

Bachillerato: 2004-2007 Bachillerato General Oficial “José Vasconcelos”

Licenciatura: 2007-2011 Universidad del Desarrollo del Estado de Puebla

Licenciatura: 2011-2016 Departamento de Fitotecnia, UACh

Maestría: 2017-2018 Departamento de Fitotecnia, UACh

Doctorado: 2020-2023 Departamento de Fitotecnia, UACh

RESUMEN GENERAL

COMPATIBILIDAD DE CRUZAS Y HETEROSIS ENTRE FAMILIAS DE HERMANOS COMPLETOS DE TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.)

El tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex*. Horm.) es una especie nativa de México y participa con el 4.7 % en la producción nacional de hortalizas. Actualmente hay poca disponibilidad de variedades mejoradas en el mercado; en consecuencia, se demandan variedades más rendidoras. Una alternativa es obtenerlas por hibridación; sin embargo, debido a su autoincompatibilidad no es posible hacerlo de manera clásica con líneas altamente endogámicas. Otra forma es a través de hibridación interfamilial, con familias de distintas variedades. El objetivo del presente trabajo fue estudiar los efectos de la endogamia y la heterosis entre 12 familias de hermanos completos (FHC) de cuatro variedades de tomate de cáscara, con la finalidad de identificar cruzas de alto rendimiento y heterosis para la generación de variedades híbridas. Dicho trabajo está integrado por dos investigaciones experimentales. La primera se llevó a cabo con la finalidad de estudiar la compatibilidad en tres ciclos de cruzas planta a planta (PaP) en cuatro poblaciones de tomate de cáscara y obtener FHC para hibridación interfamilial. Los resultados indicaron que las familias con más ciclos de cruzas PaP expresaron endogamia a través del efecto negativo en la proporción de frutos con semilla y cantidad y peso de semilla por fruto, tanto en FHC como en poblaciones. Además, provocó reducción en la compatibilidad a tal grado que en la FHC 9 de la población Morado no hubo amarre de frutos. En la segunda investigación, se tomaron 10 FHC de las mismas cuatro variedades, para hacer cruzas dialélicas entre las diez familias (p^2 combinaciones). Se estudió su aptitud combinatoria y su heterosis, con el objetivo de identificar a las familias con mayor potencial para hacer híbridos altamente productivos en tomate de cáscara. Se concluyó que es posible obtener híbridos de alto rendimiento y heterosis mediante cruzas entre FHC. Las familias 3 de Tecozautla y 7 de Diamante podrían ser la base para generar variedades híbridas.

Palabras clave: análisis dialélico, aptitud combinatoria, hibridación interfamilial, variedades híbridas.

Tesis de Doctorado en Ciencias en Horticultura, Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo
Autor: Héctor Luna Vicente
Director de Tesis: Dr. Aureliano Peña Lomelí

GENERAL ABSTRACT

CROSS COMPATIBILITY AND HETEROSIS BETWEEN FULL-SIBLING FAMILIES OF HUSK TOMATO (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.)

Husk tomato (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex*. Horm.) is a species native to Mexico and accounts for 4.7 % of the national vegetable production. Currently, there is limited availability of improved varieties in the market; consequently, there is a demand for more productive varieties. One alternative is to obtain them through hybridization; however, due to their self-incompatibility, it is not possible to do so in a classical manner with highly inbred lines. Another way is through interfamilial hybridization, using families from different varieties. The objective of this study was to investigate the effects of inbreeding and heterosis among 12 full-sibling families (FSF) of four husk tomato varieties, in order to identify high-yielding crosses and heterosis for the generation of hybrid varieties. This work consists of two experimental investigations. The first was conducted to study compatibility in three cycles of plant-to-plant crosses (PaP) in four husk tomato populations and to obtain FSF for interfamilial hybridization. The results indicated that families with more cycles of PaP crosses expressed inbreeding through negative effects on the proportion of seeded fruits and the quantity and weight of seeds per fruit, both in FSF and populations. Additionally, it led to a reduction in compatibility to such an extent that in FSF 9 of the Morado population, there was no fruit set. In the second investigation, 10 FSF from the same four varieties were selected to perform diallel crosses among the ten families (p^2 combinations). Their combining ability and heterosis were studied with the aim of identifying families with the greatest potential to produce highly productive hybrids in husk tomato. It was concluded that it is possible to obtain high-yielding hybrids and heterosis through crosses between FSF. Families 3 from Tecozautla and 7 from Diamante could serve as the basis for generating hybrid varieties.

Index words: diallel analysis, combining ability, interfamilial hybridization, hybrid varieties.

Thesis of Doctor of Science in Horticulture, Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo
Author: Héctor Luna Vicente
Advisor: Dr. Aureliano Peña Lomelí

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

México es reconocido como el centro de origen, de diversidad genética y de domesticación del género *Physalis,* lo que implica la existencia de una variabilidad genética amplia de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) (D´Arcy, 1991). De las 90 especies de *Physalis* que se distribuyen en América, México alberga a 70 especies, de las cuales 36 especies se encuentra distribuidas en 26 estados, en altitudes que va de los ocho hasta los 3,350 msnm (Santiaguillo-Hernández et al., 1994).

Debido a la amplia diversidad de tomates de cáscara distribuidos en el país, que en su mayoría están en condición silvestre, esta hortaliza tiene un fuerte arraigo sociocultural y gastronómico tradicional, por lo que se cultiva de manera muy amplia (Santiaguillo-Hernández et al*.,* 2012). En la mayor parte de la producción se obtiene con variedades nativas, lo que se traduce en baja productividad, pues la disponibilidad de variedades mejoradas aun es limitada (Santiaguillo-Hernández et al*.,* 2012).

En 2023 el rendimiento promedio fue de 18.6 $t \cdot ha^{-1}$, la producción fue de 756, 000 toneladas y una quinta parte se exportó principalmente a Estados Unidos. No obstante, se han reportado rendimientos de hasta 49 $t \cdot ha^{-1}$ bajo condiciones de un buen paquete tecnológico de fertirriego y acolchado (López-López et al., 2009; Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera [SIAP], 2023).

Para lograr mayores rendimientos se requieren variedades mucho más productivas. Hasta el momento las variedades actuales se han generado a través del método de mejoramiento por selección, debido a que esta especie presenta autoincompatibilidad gametofítica (Pandey, 1957; Peña-Lomelí & Márquez-Sánchez, 1990). Esta condición dificulta en gran medida el aprovechamiento de otro método de mejoramiento como la hibridación, ya que este explota el vigor híbrido que incrementa sustancialmente la productividad de los cultivos en comparación con las variedades mejoradas por selección (Hochholdinger & Baldauf, 2018).

Se han realizado estudios con la finalidad de explorar la factibilidad de obtener variedades por métodos alternativos a la selección, como la hibridación intervarietal, en cuyos resultados indicaron que es posible generar híbridos sobresalientes que rindieron 14.3 %, 138.7 % y 40.6 % más respecto al mejor progenitor en cruzas entre las variedades Verde Puebla y CHF1-Chapingo, Salamanca por Rendidora y de cruzas planta a planta, respectivamente (Peña-Lomelí et al., 1998; Sahagún-Castellanos et al., 1999; Santiaguillo-Hernández et al., 2004). Adicionalmente, se ha encontrado heterosis respecto al mejor progenitor en cruzas hechas entre familias de medios hermanos maternos (Magaña-Lira, 2019).

Con las evidencias anteriores, se puede desarrollar un programa de hibridación en tomate de cáscara, ya sea mediante cruzas entre familias de medios hermanos maternos, entre familias de hermanos completos o entre variedades. No obstante, mantener el genotipo de los progenitores a través de múltiples ciclos de propagación para producir semilla híbrida comercial es un problema que puede ser abordado ya sea mediante un protocolo eficiente de cruzas fraternales de las familias, multiplicación asexual auxiliado por micropropagación o de propagación *in vitro* de doble haploides, (Anderson & Carstens, 1977; Manzo-González et al., 1998; Peña-Lomelí & Márquez-Sánchez, 1990; Van & Kroon, 1990).

1.1 Objetivos

1.1.1 General

Estudiar los efectos de la endogamia y la heterosis entre familias de hermanos completos de cuatro variedades de tomate de cáscara, con la finalidad de identificar cruzas de alto rendimiento y heterosis para la generación de variedades híbridas.

1.1.2 Específicos

Estudiar la compatibilidad de las cruzas planta a planta y generar familias endogámicas para un programa de hibridación.

Determinar la importancia relativa de la aptitud combinatoria general y específica sobre el rendimiento y sus componentes.

Evaluar la magnitud de la heterosis interfamilial e identificar los patrones heteróticos potenciales.

1.2 Hipótesis

Es posible generar endogamia a través de cruzas planta a planta en variedades de tomate de cáscara, obtener familias endogámicas de hermanos completos e híbridos interfamiliares de alto potencial productivo y heterosis.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Importancia del cultivo

El tomate de cáscara participó con el 4.7 % de la producción nacional de hortalizas en 2023. En este año agrícola se sembró una superficie de 22,927 hectáreas bajo riego y 8,504 hectáreas de temporal, con un rendimiento promedio de 25.26 $t \cdot ha^{-1}$ bajo riego y un rendimiento promedio de 11.9 $t \cdot ha^{-1}$ bajo temporal (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera, 2024).

Los principales estados productores de tomate de cáscara son Sinaloa, Zacatecas, Jalisco, Puebla, Michoacán, Sonora, Estado de México, Guanajuato, Nayarit y Morelos, de los cuales Sinaloa, Zacatecas, Jalisco, Puebla y Michoacán concentraron el 58 % de las 756, 000 toneladas producidas en 2023. En México se tiene un consumo de esta hortaliza en 4.4 kg *per capita*. El valor económico

que genera su exportación, principalmente hacia los Estado Unidos, ascendió a 99,461,974 dólares (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera, 2024).

2.2 Variedades de uso actual

En el cultivo del tomate de cáscara se emplean principalmente variedades criollas resguardadas y reproducidas por los propios agricultores. En algunas regiones de México, se están reemplazando los criollos por variedades comerciales que son vendidas como “mejoradas”. No obstante, estas son criollos sobresalientes que han sido propagados por algunas empresas semilleras, y en algunos casos no están adaptados a las regiones donde se recomiendan y venden (Magaña-Lira et al., 2011).

Actualmente hay 22 variedades registradas en el Catálogo Nacional de Variedades Vegetales, las cuales fueron obtenidas mediante el método de mejoramiento genético de selección y han sido descritas con base en la guía publicada por la UPOV en 2007 (Peña-Lomelí et al., 2011; Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas, 2022). Pese a estos esfuerzos de tener variedades mejoradas, el diagnóstico del cultivo en nuestro país señala que no se emplea semilla debidamente certificada, por lo cual no existe garantía de la pureza genética, de una buena calidad física, fitosanitaria y fisiológica (Santiaguillo-Hernández et al., 2012).

Por esta razón, es muy importante contribuir a la creación de nuevas variedades más rendidoras que las actuales, con la producción de la semilla certificada y su distribución de acuerdo con las regiones agroecológicas de las zonas productoras del país, que permitan elevar los rendimientos por encima de la media nacional en condiciones de temporal (11.99 $t \cdot ha^{-1}$) y de riego (25.26 $t \cdot ha^{-1}$) enfocada principalmente a los pequeños productores (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera, 2024). Con estas investigaciones se puede desarrollar variedades que expresen el mejor potencial productivo que haga

frente a las nuevas exigencias climáticas y se pueda alcanzar el rendimiento meta de 40 t·ha^{-1} obtenido en trabajos previos (Peña-Lomelí et al., 2014).

2.3 Mejoramiento genético de tomate de cáscara

El mejoramiento genético de tomate de cáscara en la Universidad Autónoma Chapingo comenzó en 1985 y a partir de esa fecha se han realizado estrategias de mejoramiento genético por selección, a través de los métodos de Selección Combinada de Medios Hermanos Maternos, Selección Familial de Medios Hermanos Maternos y Selección Masal Visual Estratificada (Peña-Lomelí & Márquez-Sánchez, 1990).

Se han registrado a la fecha 16 variedades a solicitud de la Universidad Autónoma Chapingo, de las cuales 12 son mejoradas y 11 cuentan con título de obtentor (Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas, 2024). Las variedades mejoradas se han generado mediante el método genotécnico de selección, tomando como criterio principal de selección parámetros tales como el rendimiento y sus componentes (Magaña-Lira, 2019). No obstante, se han realizado trabajos de investigación recientes dirigidos a sentar las bases para iniciar un programa de mejoramiento genético por hibridación, tales como el estudio de la endogamia y la heterosis en cuatro poblaciones de tomate de cáscara, el estudio de la endogamia de cuatro poblaciones obtenidas por cruzas planta a planta y el desarrollo de un protocolo de propagación clonal a través del cultivo *in vitro* de cuatro materiales genéticos élite (Magaña-Lira, 2019; Barrera-Irigoyen et al., 2021; Luna-Vicente et al., 2022).

2.4 Diseño de cruzas Dialélicas

En un programa de mejoramiento genético por hibridación la fase que más consume tiempo y recursos económicos es la identificación de progenitores que podrían producir híbridos superiores cuando son cruzados (patrón heterótico) y

se dice que estos poseen una alta habilidad de combinación (Acquaah, 2012). Para identificar patrones heteróticos se realizan pruebas de aptitud combinatoria, análisis dialélico, para obtener información resultado del estudio y comparación de los desempeños de los progenitores en combinaciones híbridas (Acquaah, 2012).

Al respecto, la aptitud combinatoria es la habilidad de que tienen las líneas parentales de combinarse con otros, comprende la aptitud combinatoria general (ACG), definida como el desempeño promedio de un progenitor en combinaciones híbridas, y la aptitud combinatoria específica (ACE) que hace referencia a aquellos casos en la cual determinadas combinaciones se comportan mejor o peor de lo que se podría esperar con base en el comportamiento promedio de las progenitores que participan en dicha cruza (Sprague y Tatum, 1942). Con relación al tipo de acción génica que implica la aptitud combinatoria de los progenitores, la aditividad está asociada a la ACG mientras que la no aditiva (dominancia y epistasis) está asociada con la ACE (Hallauer et al., 2010). Ahora bien, cuando la ACG es mayor que la ACE los efectos aditivos son más importantes, de lo contrario son más relevantes los efectos no aditivos (dominancia y epistasis) (Peña-Lomelí et al., 1999).

Existen otros dos parámetros que se obtienen del análisis dialélico, estos son los efectos maternos (EM) y los efectos recíprocos (ER). Los EM se refieren al desempeño que tiene un progenitor cuando se usa como hembra o como macho en sus combinaciones híbridas (Mahgoub, 2011). Los ER indican que el material genético del citoplasma puede interactuar más frecuentemente con el del núcleo para producir efectos citoplasmáticos (Kalsy & Sharma, 1971). Adicionalmente, los ER describen casos en los que determinadas combinaciones de progenitores (P) se comportan de forma distinta al realizar la cruza directa ($P_i x P_j$) que en la cruza recíproca ($P_j x P_i$) (Mahgoub, 2011).

Con la aplicación del diseño dialélico basado en la ACG y la ACE y de su análisis estadístico se puede estimar los componentes de varianza, este diseño es un sistema de apareamiento en la cual un conjunto de *p* progenitores son

seleccionados y cruzados entre sí para dar origen a un máximo de p^2 combinaciones. Estas p^2 combinaciones se dividen en tres grupos: 1) los *p* progenitores, 2) el conjunto de *p*(*p*-1) /2 cruzas directas, y 3) el conjunto de *p*(*p*-1)/2 cruzas recíprocas (Griffing, 1956). Además, esta técnica puede variar si son incluidas o no las cruzas parentales o las cruzas F1 recíprocas o ambas. Con estas bases se desarrollaron cuatro métodos experimentales: 1) los progenitores, un conjunto de cruzas directas y un conjunto de cruzas recíprocas son incluidas (todas las combinaciones p^2); 2) solo se incluye los progenitores y un conjunto de cruzas directas p(p+1)/2 combinaciones; 3) solo son incluidas las cruzas directas y la recíprocas p(p-1) combinaciones; y 4) solo están incluidas las cruzas directas p (p-1) /2 combinaciones. Cada tipo requiere su método de análisis (Griffing, 1956).

El uso de los métodos de cruzas dialélicas dependerá de los objetivos de cada proyecto de mejoramiento genético que requiera un cultivo, por ejemplo, si el fitomejorador supone efectos maternos y efectos recíprocos presentes en los caracteres de estudio, será recomendable aplicar el método I que incluye todas las combinaciones posibles entre los *p* progenitores, que le permitirán estimar los efectos de ACG, ACE, EM, ER y la heterosis (Griffing, 1956; Martínez-Garza, 1983).

2.5 Autoincompatibilidad

Desde la perspectiva del mejoramiento genético de plantas las especies se pueden agrupar en dos grandes categorías, las alógamas y las autógamas (Allard, 1960). Una de las diferencias fundamentales entre estos dos grupos es debida a la influencia de la endogamia y de la exogamia en la estructura genética de las poblaciones (Allard, 1960).

En las poblaciones de especies alógamas todas las plantas son heterocigóticas, y casi sin excepción, la endogamia prolongada produce una reducción al vigor y otros efectos perjudiciales (Charlesworth & Willis, 2009). Existen mecanismos

para el control del sistema de reproducción que pueden favorecer la endogamia o la exogamia y se presentan en formas muy diversas en las especies (Bateman, 1952).

Uno de esos mecanismos que evita la endogamia en plantas con flores y fuerzan la polinización cruzada completa o casi completa es la autoincompatibilidad (Liang et al., 2020). Una definición hecha por Netancourt la describió como la inhabilidad de una planta hermafrodita fértil para producir cigotos después de la autopolinización y es causada por un obstáculo fisiológico controlado genéticamente que evita la autofecundación. (Priyadarshan, 2019).

La reacción de incompatibilidad está genéticamente condicionada por un locus *denominado* S, con múltiples alelos que pueden llegar a más de 100 en algunas especies como *Trifolium pretense*. Sin embargo, a diferencia de las especies monoicas y dioicas, todas las plantas hermafroditas producen semillas en especies autoincompatibles (Acquaah, 2012).

Los sistemas de autoincompatibilidad se pueden clasificar en dos tipos básicos: heteromórficos y homomórficos. En la incompatibilidad homomórfica se presentan dos tipos de incompatibilidad según el patrón de herencia del gen *S*: la gametofítica y la esporofítica (Silva & Goring, 2001).

Ambos fenómenos de autoincompatibilidad están controlados por un único locus S, con múltiples alelos (S_1, S_2, S_3, ...S_n) en la mayoría de las especies de plantas, o alelos en dos loci en algunas especies (Silva & Goring, 2001). En el sistema de autoincompatibilidad gametofítico, el fenotipo *S* del polen está determinado por su propio gen *S* haploide y la inhibición de su propio polen ocurre durante el alargamiento del tubo polínico en el estilo del pistilo, en la mayoría de estos sistemas (Watanabe et al., 2012). Las especies de plantas de las familias *Fabaceae, Onagraceae, Poaceae, Rosaceae, Plantaginaceae* y *Solanaceae* exhiben este tipo de autoincompatibilidad (Silva & Goring, 2001).

Su mecanismo de acción gametofítica se describe a continuación, se considera el pistilo diploide que contiene dos alelos de incompatibilidad (S_1S_3, S_3S_4), por lo

que las reacciones ocurrirán si se encuentran alelos idénticos tanto en el polen como en el estilo, en consecuencia, en este sistema sólo se producen heterocigotos para los alelos *S* (Acquaah, 2012).

Este sistema de autoincompatibilidad origina tres tipos principales de polinizaciones: (1) todo el polen es compatible (S_1S_2 X S_3S_4), debido a que todos alelos son distintos; (2) la mitad del polen es compatible (S_1S_2 X S_1S_3), en el que un alelo es diferente; y (3) totalmente incompatible (S_1S_2 X S_1S_2), en la que los dos alelos son iguales (Allard, 1960). En el locus S existe un alelo de autocompatibilidad. Las plantas de genotipo S_fS_x, donde S_x es cualquier otro alelo de la serie, son autocompatibles y se pueden autofecundar (East & Yarnell, 1929).

El tomate de cáscara es una especie autoincompatible y en consecuencia alógama obligada, por lo que es difícil hacer mejoramiento genético por hibridación, excepto que se genere endogamia mediante cruzas planta a planta y se cuente con un protocolo eficiente de multiplicación de los progenitores de un híbrido (Barrera-Irigoyen, 2021; Luna-Vicente et al., 2022; Magaña-Lira, 2019; Pandey, 1957; Peña-Lomelí & Márquez-Sánchez, 1990)

2.6 Heterosis

El fenómeno de heterosis fue reportado por primera vez por Joseph Gottlieb Kolreuter en 1761 cuando realizó cruzas interespecíficas de *Nicotiana,* de este estudio, él concluyó que la fertilización cruzada fue generalmente más benéfica que la auto fertilización (Priyadarshan, 2019). Después Darwin en 1862 realizó cruzas con maíz y notó que las plantas presentaron una mayor altura, peso y fertilidad, esto lo atribuyó a la hibridación y el decremento de estos caracteres se lo atribuyó a la auto fertilización (Baldauf & Hochholdinger, 2018).

Después de varios estudios de hibridación, el comienzo del concepto de heterosis surgió en maíz reportado por Shull en 1909; Shull en 1914 propuso el término heterosis para sustituir el antiguo término heterocigosis, pero este no incluyó una

explicación de los mecanismos genéticos involucrados en su expresión; el término heterosis es sinónimo de vigor híbrido; fue hasta 1952 en donde Shull publicó un resumen de sus estudios y aparentemente fue el primero en interpretar correctamente el fenómeno de depresión endogámica y vigor híbrido (Hallauer et al., 2010)

La heterosis describe el fenómeno por el cual los híbridos originados de cruzas entre especies, o individuos genéticamente diversos de la misma especie, son genéticamente superiores a sus padres en relación con el tamaño, rendimiento, vigor, fecundidad, velocidad de desarrollo, resistencia a enfermedades y plagas de insectos, o a factores climáticos de cualquier tipo (Shull, 1952).

La heterosis es un rasgo complejo que involucra muchos genes y representa la suma total de muchos rasgos fisiológicos y fenotípicos, incluida la tasa de crecimiento vegetativo, el tiempo de floración, el rendimiento y la resistencia al estrés ambiental biótico y abiótico (Priyadarshan, 2019). Esta puede ser positiva o negativa y predomina en plantas alógamas que autógamas. La heterosis se limita a la generación F1, ya que, debido a la segregación y recombinación, esta disminuye en las siguientes generaciones. La heterosis se rige principalmente por genes nucleares o por la interacción entre genes nucleares y citoplásmicos (Priyadarshan, 2019).

El comportamiento de los híbridos en relación con sus progenitores puede ser medida a través de la heterosis respecto al progenitor medio, donde comportamiento de un híbrido está en relación con el comportamiento promedio de sus padres, y de la heterosis respecto al mejor progenitor, en la cual el comportamiento de un híbrido está en relación con el comportamiento de su mejor progenitor (Hallauer., 2010). Adicionalmente, si se considera un fenotipo, este puede ser aditivo (no significativamente diferente del promedio de los dos padres) o no aditivo. De acuerdo con los fenotipos de ambos padres, los fenotipos no aditivos se pueden clasificar aún más: parcialmente dominantes (se diferencian de los padres intermedios, pero no alcanzan los niveles de los padres); dominantes (no son significativamente diferentes de uno de los padres),

o sobre e infra dominantes (sustancialmente fuera del intervalo de los fenotipos de los padres) (Priyadarshan, 2019)

La heterosis es un fenómeno que no ha sido bien entendido, si bien se han propuesto modelos como la dominancia y sobredominancia para explicar la base genética del vigor híbrido, el debate sobre estos modelos aún sigue vigentes. Para poder ofrecer una mayor comprensión del fenómeno del vigor híbrido se han desarrollado varias teorías (Priyadarshan, 2019).

Las comúnmente conocidas son la dominancia y la sobredominancia. La hipótesis de dominancia se basa en que en muchos genes los alelos recesivos deletéreos se complementan con alelos dominantes superiores en los híbridos, donde los dominantes son superiores y ocultan a los recesivos deletéreos, por lo que, a mayor número de alelos dominantes en la F1, este expresará más vigor (Bruce, 1910; Crow 1998; Davenport, 1910; Jones, 1917). La hipótesis de sobredominancia se le atribuye al fenómeno de la superioridad del heterocigoto en relación con los dos homocigotos, por lo que la heterocigosidad es responsable de la heterosis y a mayor heterocigosidad en el híbrido este presentará mayor heterosis (Shull, 1908).

La tercera sugerencia es la hipótesis de la epistasis, en la que las interacciones entre dos o más genes no alélicos derivados de las líneas parentales generan heterosis (Powers, 1944; Richey, 1942; Williams, 1959). La interacción entre alelos de dos o más loci diferentes también llamada interacción no alélica, implica efectos de dominancia. Muchas relaciones epistáticas heteróticas pueden ocurrir en híbridos F1 cuando un alelo se complementa y su producto genético afecta la función de uno o más productos de otros genes (Juenger et al., 2005).

Recientemente, con el uso de la biología molecular y técnicas genéticas moleculares, se han desarrollado investigaciones para abordar la explicación de la heterosis y generar las bases moleculares que ayudan a entenderla, como las modificaciones epigenéticas que incluyen a la metilación de ADN, modificación de histonas y pequeños ARNs (Groszmann et al., 2013).

Al respecto, Shen et al. (2012) encontraron en híbridos de *Arabidopsis* que los niveles de metilación de los híbridos tienden a aumentar y propusieron que la disminución de los niveles de metilación en los híbridos puede afectar el vigor del crecimiento. En otro estudio, el análisis de la heterosis del rendimiento de brócoli indicó que la tasa de metilación del ADN de los híbridos es mayor que la de sus padres (Li et al., 2018). Además, Xiong et al. (1999) encontraron que el nivel de metilación del híbrido de arroz F1 (18 %) es mayor que el nivel de metilación promedio de sus padres (16.3 %).

A pesar del uso combinado de la genómica, transcriptómica, proteómica y metabolómica para analizar la expresión de los genes relacionados a los procesos de fotosíntesis y el metabolismo de la energía, no pueden dar una explicación completa sobre el mecanismo molecular que origina la heterosis (Wu et al., 2021). El desarrollo de la biotecnología y el incremento de métodos de las ciencias ómicas permitirán comprender mejor las redes metabólicas, funciones de los genes, rutas bioquímicas y sus correlaciones, y establecer una interdependencia entre los diferentes componentes celulares para describir mejor el fenómeno de la heterosis desde la perspectiva molecular (Wu., 2021).

Otro elemento por considerar es la correlación que existe entre la distancia genética entre los progenitores y el nivel de heterosis que se expresa en la progenie. En este sentido, Moll et al. (1965) encontraron en maíz que en las cruzas de líneas parentales genéticamente más divergentes conducían a una mayor heterosis. Esto implicó que hubo una correlación positiva entre la distancia genética y la heterosis dentro de un rango de líneas parentales divergentes, aunque hubo una correlación negativa entre la distancia genética y la heterosis cuando la distancia genética era extremadamente alta.

Sin embargo, no siempre se observa una correlación positiva entre la distancia genética y la heterosis, como lo demostraron Kawamura et al. (2016) al utilizar marcadores de ADN para evaluar la distancia genética entre líneas endogámicas con el fin de desarrollar métodos para seleccionar las mejores líneas parentales para la producción de híbridos en *Brassica rapa* L. var. *pekinensis*. Por el

contrario, no hubo correlación entre la distancia genética y la heterosis respecto al progenitor medio o al mejor progenitor, lo que indicó que la distancia genética no predice el fenotipo de la heterosis.

No obstante, considerando las hipótesis ampliamente aceptadas la dominancia, sobredominancia y epistasis, existen varios estudios que intentaron dilucidar que mecanismo explica mejor la heterosis. Por ejemplo, Xiao et al. (1995) encontraron, basándose en un análisis de locus de rasgos cuantitativos (QTL) asistido por marcadores, que la dominancia es la principal base genética de la heterosis para los componentes del rendimiento en arroz. En contraste, resultados en otro estudio en el que se utilizó un enfoque QTL similar en otra población de arroz concluyeron que la sobredominancia y epistasis fueron los principales componentes de la heterosis (Li et al., 2001). Mientras que, Yu et al. (1997) estudiaron la heterosis en un híbrido de arroz a través de un mapa de ligamiento molecular y sus resultados arrojaron pruebas concretas de que la epistasis desempeñó un papel importante como base genética de la heterosis. Por su parte, Li et al. (2008) determinaron en dos híbridos de arroz que los efectos aditivos, de dominancia, sobredominancia y epistasis contribuyeron a la heterosis. Otros investigadores como Stuber et al. (1992) estudiaron la heterosis sobre el rendimiento en Maíz y Krieger et al. (2010) sobre el rendimiento en *Solanum lycopersicum,* concluyeron que la sobredominancia es el principal factor que impulsó la heterosis.

Las hipótesis de dominancia, sobredominancia y epistásis (base genética) y los mecanismos epigenéticos (bases moleculares) han sido fundamentales para la investigación de la heterosis, pero no está claro que algún modelo explique su mecanismo genético y molecular (Schnable & Springer, 2013). Además, no son mutuamente excluyentes y es posible que la heterosis sea una acumulación o interacción de alelos con contribuciones de cada mecanismo (Fujimoto et al., 2018).

Finalmente, el análisis de los conceptos teóricos que explican la heterosis demuestran el papel fundamental que desempeñan los distintos tipos de acción

génica en la formación de un fenotipo superior (Khotyleva et al., 2016). Con esto, surge la necesidad de abordar el estudio de este fenómeno complejo y único desde un enfoque sistemático (Khotyleva et al., 2016), ya que su manifestación está influenciada por una combinación de factores genéticos, epigenéticos, fenotípicos y ambientales (Govindaraju, 2019).

2.7 Endogamia

La endogamia se refiere al proceso de apareamiento entre individuos que están relacionados entre sí por ascendencia (Falconer & Mackay, 1996). Esto fenómeno también se da en plantas que se autopolinizan (Charlesworth & Willis, 2009). Si el nivel de endogamia aumenta en las poblaciones, puede haber una reducción en la supervivencia y la fertilidad de la descendencia de individuos emparentados, lo que se conoce como depresión endogámica (Frankham, 2005). Esto indica que la variación genética existe en las especies para alelos que afectan la aptitud, por lo que este fenómeno tiene un papel importante en la evolución en los sistemas de apareamiento exogámicos y en la heterosis, ya que el cruzamiento entre individuos endogámicos distintos mejora su expresión (Charlesworth & Willis, 2009).

La heterosis y la depresión endogámica han sido considerados como dos aspectos del mismo fenómeno, ya que la pérdida de aptitud por la endogamia tiende a ser restaurada en la hibridación (Falconer & Mackay, 1996). La endogamia incrementa el nivel de homocigosidad en la generación de descendencia, lo que conduce a una reducción de la variación genética en la población y a un incremento en la expresión de alelos deletéreos recesivos (Schrieber et al. 2021).

El efecto de la endogamia es medida comúnmente por el coeficiente de endogamia (F) definido por Wright (1922) como la correlación entre los gametos que se unen para formar el cigote. Otra forma para expresar dicho coeficiente es considerando una población panmíctica en equilibrio Hardy-Weinberg (H-W), en

la cual el coeficiente de endogamia mide la proporción en que se disminuye la frecuencia de heterocigotos de una población en equilibrio H-W al someterla a endogamia; en ésta los homocigotos aumentan en la misma proporción en que disminuyen los heterocigotos, por lo que también mide la proporción en que aumenta la frecuencia de los homocigotos por cada ciclo de apareamiento endogámico (Molina-Galán, 1992). El rango de F va de cero (no hay endogamia: apareamiento aleatorio) a uno (autofecundación prolongada) (Acquaah, 2012).

Malécot (1948) definió al coeficiente de endogamia como la probabilidad de que dos genes en un mismo locus sean idénticos por descendencia. Dos alelos son idénticos por descendencia si son réplicas de un solo alelo en un ancestro común que pueden unirse mediante el apareamiento de parientes para producir una progenie homocigótica (Merrick et al., 2023). En contraste, dos alelos son idénticos en estado sí que tienen la misma función, pero que no derivan de la replicación de un solo gen ancestral (Merrick et al., 2023).

Existe otro método para calcular el coeficiente de endogamia, que es el coeficiente de coancestría o coascendencia o “coefficient de parenté” de Malécot, cuyo parámetro mide el grado de parentesco entre dos individuos (Márquez-Sánchez, 1988). Dicho coeficiente se define como la probabilidad de que un gen aleatorio de un individuo X sea idéntico por descendencia con un alelo aleatorio en el mismo locus de un individuo Y (Beavis et al., 2023). El coeficiente de endogamia de un individuo depende de la cantidad de ascendencia común que tenga sus dos padres, por lo que el coeficiente de coascendencia es idéntico con el coeficiente de endogamia de la progenie, y es la probabilidad de que dos gametos tomados uno de un padre y otro del otro padre contengan alelos que sean idénticos por descendencia (Falconer & Mackay, 1996).

Una consecuencia evidente de la endogamia es la reducción del valor fenotípico medio, expresado por caracteres conectados con la capacidad reproductiva o con la eficiencia fisiológica conocida como depresión endogámica, y en general la endogamia tiende a reducir la aptitud (Falconer & Mackay, 1996).

La endogamia da como resultado una mayor homocigosidad y en especies de polinización cruzada el aumento de la homocigosidad da como resultado una depresión endogámica (Merrick et al., 2023). Los síntomas de la depresión endogámica pueden incluir: reducción del vigor de la planta, tamaño más pequeño de la planta, disminución de la fertilidad, producción suprimida de semillas, disminución de la producción de polen, calidad inferior de las semillas, mayor susceptibilidad al daño de insectos o patógenos o peor estabilidad en los ambientes (Merrick et al., 2023).

Los caracteres relacionados con la aptitud se ven mermados debido a una mayor homocigosidad, ya que la expresión de alelos recesivos perjudiciales puede expresarse por una fijación que había sido enmascarada por alelos dominantes más favorables, o puede ser causada por una sobredominancia en la que los homocigotos son menos aptos, lo que resulta en un peor comportamiento de las líneas endogámicas (Merrick et al., 2023).

La severidad de la depresión endogámica varía entre especies. En las especies que son autógamas tendrían la oportunidad de purgar los alelos no aptos para la supervivencia y, por lo tanto, tienen menos carga genética no apta (es decir, tienen más alelos aptos) que las especies alógamas. Además, las especies autógamas son más tolerantes a la endogamia, mientras que las especies alógamas tienden a ser más intolerantes a la endogamia que se ve exhibida en la depresión endogámica (Merrick et al., 2023).

Existen diversos estudios que comprueban las afirmaciones anteriores. Por ejemplo, en una especie alógama se comparó la magnitud de la depresión endogámica en poblaciones autocompatibles y autoincompatibles de *Leavenworthia alabamica* y se encontró que, en comparación con la polinización cruzada, la autofecundación condujo a la producción de muy pocas y más pequeñas semillas dentro de la población autoincompatible (Busch, 2005). Además, la depresión endogámica fue observada en ocho de los 11 rasgos estudiados en la descendencia dentro la población autoincompatible. En contraste, la depresión endogámica solo fue significativa en la variable número

de flores dentro de la población autocompatible de *Leavenworthia alabamica* (Busch, 2005)

Para generar endogamia se utilizan comúnmente tres sistemas de apareamiento que son la autofecundación, el apareamiento entre hermanos completos y el apareamiento entre medios hermanos (Márquez-Sánchez, 1988). La autofecundación acelera la endogamia; no obstante, los últimos dos sistemas de apareamiento también generan endogamia, pero a tasas más lentas que la autofecundación y, por lo tanto, se generan líneas endogámicas (Márquez-Sánchez, 1988). Cualquier sistema de apareamiento entre individuos emparentados conduce a la homocigosis (todos o casi todos los loci homocigotos), mientras que la endogamia extrema mediante autofecundación conduce a una ausencia total de heterocigosis (todos o casi todos los loci heterocigotos) (Acquaah, 2012; Márquez-Sánchez, 1988).

Existen otras formas de generar endogamia como las poblaciones pequeñas y la deriva genética. Para el caso del tamaño de la población, en poblaciones pequeñas y aisladas, a menudo se observa endogamia, y los individuos que se aparean tienen mayor similitud genética que los individuos que se cruzan aleatoriamente en una población grande (Hedrick & Kalinowski, 2000). Cualquier par de individuos está emparentado entre sí a través de uno o más ancestros comunes en un pasado más o menos remoto; y mientras más pequeño sea el tamaño de la población en generaciones previas menos remotos serán los ancestros comunes (Falconer, 1971). Por tanto, los individuos que se aparean al azar están más estrechamente emparentadas entre sí en una población pequeña que en una grande. En consecuencia, las poblaciones pequeñas también son una forma de generar endogamia (Falconer, 1971).

Respecto a la deriva genética, el equilibrio H-W se establece solo en poblaciones muy grandes; sin embargo, en la práctica solo se maneja muestras derivadas de ellas (Molina-Galán, 1992). La toma de muestras pequeñas dirige a un proceso de cambios aleatorios de las frecuencias génicas conocida como deriva genética (Wright, 1931). El efecto que tiene este proceso en varias generaciones de

muestreo se puede ver reflejado en una disminución de la variabilidad genética dentro de la muestra y un aumento progresivo de la endogamia entre los individuos de una misma muestra (Molina-Galán, 1992).

Por último, los estudios genéticos clásicos y los enfoques evolutivos moleculares actuales sugieren que la depresión endogámica es causada predominantemente por la presencia de mutaciones deletéreas recesivas que están presentes en bajas frecuencias en las poblaciones. (Charlesworth & Willis, 2009).

2.8 Modelo para el estudio de la heterosis

Gardner y Eberhart (1966) aportaron una mayor comprensión de la heterosis intervarietal representada como componentes de las medias. Ellos expresaron la media de una cruza intervarietal compuesta por la media de las variedades parentales, el promedio de los efectos de los progenitores de la cruza y su heterosis total. Este último factor se puede dividir en tres componentes: la heterosis media de todas las cruzas, la heterosis varietal de cada progenitor de dicha cruza y su heterosis específica correspondiente. (Hallauer et al., 2010). El estudio de la heterosis en el modelo de Gardner & Eberhart (1966) se indica a continuación:

$$Y_{ij} = \bar{Y}_v + \left(\frac{(V_i + V_j)}{2}\right) + \theta \cdot h_{ij}$$

Donde:

Y_{ij} = Media de cada un progenitor cuando i = j y de una cruza cuando i ≠ j;

$\bar{Y}_v$ = Media de todos los progenitores;

V_i = Efecto de la i-ésima variedad;

V_j = Efecto de la j-ésima variedad;

θ = Coeficiente, $\theta = 0$ cuando i = j y $\theta = 1$ cuando i ≠ j; y

h_{ij} = Efecto de heterosis de la cruza entre las variedades ***i*** y ***j***.

$$V_i = Y_i - \bar{Y}_V$$

Donde:

V_i = Efecto de la i-ésima variedad, $\sum_{i=1}^{n} V_i = 0$;

Y_i = Media de la i-ésima variedad; y

$\bar{Y}_V$ = Media de las variedades

$$h_{ij} = Y_{ij} + \left(\frac{(Y_i + Y_j)}{2}\right)$$

Donde:

h_{ij} = Efecto de heterosis de la cruza entre las variedades i y j;

Y_{ij} = Media de la cruza entre las variedades i y j;

Y_i = Media de la i-ésima variedad; y

Y_j = Media de la j-ésima variedad.

$$h_{ij} = \bar{h} + h_i + h_j + s_{ij}$$

$\bar{h}$ = Heterosis media $\bar{h} = \bar{Y}_H - \bar{Y}_V$

$\bar{Y}_H$ = Medias de todas las cruzas realizadas;

$\bar{Y}_V$ = Media de todas las variedades progenitoras.

$h_i =$ Heterosis varietal $\quad h_i = \left(\frac{n-1}{n-2}\right)(\bar{Y}_i - \bar{Y}_H) - \left(\frac{Y_i - \bar{Y}_V}{2}\right)$

Donde:

$n =$ Número de variedades progenitoras;

$\bar{Y}_i =$ Medias de las cruzas en que interviene el progenitor i;

$\bar{Y}_H =$ Media de todas las cruzas realizadas;

$Y_i =$ Media de la variedad progenitora i;

$\bar{Y}_V =$ Media de todas las variedades progenitoras.

$s_{ij} =$ Heterosis específica $\quad s_{ij} = h_{ij} - \bar{h} - h_i - h_j$

$h_{ij} =$ Heterosis con respecto al progenitor medio de cada cruza i x j;

$\bar{h} =$ Heterosis media;

$h_i =$ Heterosis varietal del i-ésimo progenitor; y

$h_j =$ Heterosis varietal del j-ésimo progenitor;

2.9 Estudios sobre heterosis e hibridación en tomate de cáscara

A pesar de que no se puede generar líneas altamente endogámicas debido a la autoincompatibilidad que presenta el tomate de cáscara, se han hecho estudios sobre hibridaciones intervarietales a través de los cuales se ha logrado obtener híbridos sobresalientes entre progenitores genéticamente distintos.

Peña-Lomelí et al. (1998) encontraron, en un dialélico entre ocho variedades de tomate de cáscara, que la cruza entre la Verde Puebla y CHF1-Chapingo rindió 14.29 % más respecto al mejor progenitor (Verde Puebla), mismo que fue el mejor de todos los progenitores. Esto debido a los efectos de aptitud combinatoria general y específica.

Por otra parte, Sahagún-Castellanos et al. (1999) al realizar cruzas intervarietales entre tres genotipos, hallaron que la cruza entre Salamanca y Rendidora rindió 138.7 % más respecto al mejor progenitor (Salamanca), que a su vez fue el mejor progenitor de todos.

Además, Peña-Lomelí et al. (1999) al evaluar diez familias de medios hermanos derivadas de la variedad CHF1-Chapingo y sus cruzas fraternales, encontraron heterosis media significativa de los híbridos interfamiliales en peso promedio por fruto (6.7 %) y en rendimiento total por planta (4.3 %), y solo un híbrido presentó un rendimiento de 4.5 % más que la mejor familia progenitora.

Por su parte, Santiaguillo-Hernández et al. (2004) al evaluar cruzas planta x planta entre las variedades CHF1-Chapingo y Verde Puebla de tomate de cáscara, encontraron que en rendimiento total la heterosis promedio fue de 0.36 kg · planta^{-1} (21.4 %) y un híbrido (C127) entre dos plantas (una de cada variedad) rindió 40.6 % (0.82 kg · planta^{-1}) más respecto al mejor progenitor (CHF1-Chapingo).

También se ha estudiado la generación de endogamia en familias de hermanos completos de cuatro poblaciones, obtenidas por cruzamientos planta a planta en dos ciclos de apareamiento. La endogamia se expresó en disminución del rendimiento, tamaño y volumen de fruto (Barrera-Irigoyen et al., 2021). Esto indica que es posible generar familias endogámicas que pueden ser utilizadas para cruzas dialélicas con la finalidad de evaluar su heterosis.

2.10 Literatura citada

Acquaah, G. (2012). *Principles of plant genetics and breeding* (2nd ed.). Wiley.

Allard, R. W. (1960). *Principles of Plant Breeding*. John Wiley and Sons, Inc.

Anderson, W. C., & Carstens, J. B. (1977). Tissue culture propagation of broccoli, *Brassica oleracea* (Italica Group), for use in F1 hybrid seed production. *Journal of the American Society for Horticultural Science, 102*(1), 69-73. https://doi.org/10.21273/JASHS.102.1.69

Barrera-Irigoyen, C. A., Peña-Lomelí, A., Magaña-Lira, N., Sahagún-Castellanos, J., & Pérez-Grajales, M. (2021). Study of inbreeding in tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.). *Revista Chapingo Serie Horticultura, 27*(3), 185-198. http://dx.doi.org/10.5154/r.rchsh.2021.03.006

Bateman, A. (1952). Self-incompatibility systems in angiosperms. *Heredity, 6,* 285–310. https://doi.org/10.1038/hdy.1952.40

Beavis, W., Lamkey, K., & Mahama, A. A. (2023). Resemblance between relatives. In W. P. Suza, & K. R. Lamkey (Eds.), *Quantitative genetics for plant breeding* (pp. 28-39). Iowa State University Digital Press. https://doi.org/10.31274/isdup.2023.14

Bruce, A. (1910). The mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. *Science*, *32*(827), 627–628. https://doi.org/10.1126/science.32.827.627-a

Busch J. W. (2005). Inbreeding depression in self-incompatible and self-compatible populations of *Leavenworthia alabamica*. *Heredity*, *94*(2), 159–165. https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800584.

Charlesworth, D., & Willis, J. H. (2009). The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics, 10*, 783–796. https://doi.org/10.1038/nrg2664

Crow, J.F. (1998). 90 years ago: The beginning of hybrid maize. *Genetics*, *148*, 923–928. https://doi.org/10.1093/genetics/148.3.923

D'Arcy, W. G. (1991). The Solanaceae since 1976, with a review of its biogeography. In J.G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee, & N. Estrada (Eds.), *Solanaceae III: Taxonomy, chemistry, evolution* (pp. 75-138). Royal Botanic Gardens.

Davenport, C.B. (1908). Degeneration, albinism and inbreeding. *Science*, *28*(708), 454–455. https://doi.org/10.1126/science.28.718.454-b

East, E. M., & Yarnell, S. H. (1929). Studies on self-sterility. VIII. self-sterility allelomorphs. *Genetics*, *14*(5), 455–487. https://doi.org/10.1093/genetics/14.5.455

Falconer, D., & Mackay, T. (1996). *Introduction to quantitative genetics*. Longman Group Limited.

Frankham R. (2005). Genetics and extinction. *Biological Conservation, 126*(2),131–140. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.002

Fujimoto, R., Uezono, K., Ishikura, S., Osabe, K., Peacock, W. J., & Dennis, E. S. (2018). Recent research on the mechanism of heterosis is important for crop and vegetable breeding systems. *Breeding Science, 68*(2), 145–158. https://doi.org/10.1270/jsbbs.17155

Gardner, C. O., & Eberhart, S. A. (1966). Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*, *22*(3), 439–452. https://doi.org/10.2307/2528181

Govindaraju D. R. (2019). An elucidation of over a century old enigma in genetics-Heterosis. *PLoS Biology*, *17*(4), Article e3000215. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000215

Griffing, B. A. (1956). Generalised treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. *Heredity, 10*, 31–50. https://doi.org/10.1038/hdy.1956.2

Groszmann, M., Greaves, I.K., Fujimoto, R., Peacock, W. J., & Dennis, E.S. (2013). The role of epigenetics in hybrid vigour. *Trends Genetics*, *29*(12). 684–690. https://doi.org/10.1016/j.tig.2013.07.004.

Hallauer, A., Carena, M., & Miranda, F. J. (2010). *Quantitative genetics in maize* breeding. Springer.

Hochholdinger, F., & Baldauf, J. A. (2018). Heterosis in plants. *Current Biology*, *28*(18), R1089–R1092. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.06.041

Jones, D.F. (1917). Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Genetics,* *2*(5), 466-479. https://doi.org/10.1093/genetics/2.5.466.

Juenger T. E., Sen S., Stowe K. A., & Simms E. L. (2005). Epistasis and genotype-environment interaction for quantitative trait loci affecting flowering time in *Arabidopsis thaliana*. *Genetica, 123*, 87–105. https://doi.org/10.1007/s10709-003-2717-1

Kalsy, H. S. & Sharma, D. (1972). Study of cytoplasmic effects in reciprocal crosses of divergent varieties of maize (*Zea mays* L.). *Euphytica 21*,527–533. https://doi.org/10.1007/BF00039351

Kawamura, K., Kawanabe, T., Shimizu, M., Nagano, A.J., Saeki, N., Okazaki, K., Kaji, M., Dennis, E.S., Osabe, K. & Fujimoto, R. (2016). Genetic distance of inbred lines of Chinese cabbage and its relationship to heterosis. *Plant Gene, 5*, 1–7. https://doi.org/10.1016/j.plgene.2015.10.003

Khotyleva, L.V., Kilchevsky, A.V., & Shapturenko, M.N. (2017). Theoretical aspects of heterosis. *Russian Journal of Genetics: Applied Research, 7*, 428–439. https://doi.org/10.1134/S2079059717040049

Krieger, U., Lippman, Z. B., & Zamir, D. (2010). The flowering gene SINGLE FLOWER TRUSS drives heterosis for yield in tomato. *Nature Genetics*, *42*(5), 459–463. https://doi.org/10.1038/ng.550

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*(3), 1725–1742. https://doi.org/10.1534/genetics.108.091942

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*(4), 1737–1753. https://doi.org/10.1093/genetics/158.4.1737

Liang, M., Cao, Z., Zhu, A., Liu, Y., Tao, M., Yang, H., Xu, Q., Jr, Wang, S., Liu, J., Li, Y., Chen, C., Xie, Z., Deng, C., Ye, J., Guo, W., Xu, Q., Xia, R., Larkin, R. M., Deng, X., Bosch, M., … Chai, L. (2020). Evolution of self-compatibility by a mutant S_m-RNase in citrus. *Nature Plants*, *6*(2), 131–142. https://doi.org/10.1038/s41477-020-0597-3

López-López, R., Arteaga-Ramírez, R., Vázquez-Peña, M. A., López-Cruz, I. L., & Sánchez-Cohen, I. (2009). Producción de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) basado en láminas de riego y acolchado plástico. *Revista Chapingo. Serie Horticultura, 15*(1), 83-89. https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2009.15.011

Luna-Vicente, H., Peña-Lomelí, A., Magaña-Lira, N., Rodríguez-de la O, J. L., & Martínez-Solís, J. (2022). *In vitro* propagation of select tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) plant families. *Revista Chapingo Serie Horticultura, 28*(1), 35-49. http://dx.doi.org/10.5154/r.rchsh.2021.03.004

Magaña-Lira, N.; Santiaguillo-Hernández, J.F., & Grimaldo-Juárez, O. (2011). *El mejoramiento participativo de tomate de cáscara como estrategia de conservación in situ.* Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias.

Magaña-Lira, N. (2019). *Endogamia y heterosis en cuatro poblaciones de tomate de cáscara* (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) Tesis Doctoral. Universidad Autónoma Chapingo. https://chapingo.orex.es/cgi-bin/koha/opac-detail.pl?biblionumber=218708&query_desc=natanael%20maga%C3%B1a%20lira

Mahgoub, G. M. A. (2011). Partitioning of general and specific combining ability effects for estimating maternal and reciprocal effects. Journal of Agricultural Science, 3(2), 213-22. https://doi.org/10.5539/jas.v3n2p213

Manzo-González, A., Ledesma-Hernández, A., Villatoro-López, J. C., Álvarez-Escareño, I., Rodríguez-de la O, J. L., & Peña-Lomelí, A. (1998). Regeneración *in vitro* de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura* , 4(1), 45-49. https://doi.org/10.5154/r.rchsh.1997.06.044

Márquez-Sánchez, F. (1988). *Genotecnia vegetal. Métodos, teoría, resultados. Tomo II.* AGT Editor S.A. de C.V.

Martínez-Garza, A. (1983). *Diseño y análisis de experimentos de cruzas dialélicas*. Colegio de Postgraduados.

Merrick, L., W. Beavis, J. Edwards, T. Lübberstedt, A. Campbell, D. Muenchrath, & S. Fei. (2023). Inbreeding and heterosis. In W. P. Suza, & K. R. Lamkey (Eds.), *Crop genetics* (pp. 177-199). Iowa State University Digital Press. https://doi.org/10.31274/isudp.2023.13

Molina-Galán. J. D. (2006). *Introducción a la genética de poblaciones y cuantitativa: algunas implicaciones en genotecnia*. Editorial AGT, S.A.

Moll, R. H., Lonnquist, J. H., Fortuno, J. V., & Johnson, E. C. (1965). The relationship of heterosis and genetic divergence in maize. *Genetics*, *52*(1), 139–144. https://doi.org/10.1093/genetics/52.1.139

Pandey, K. K. (1957). Genetics of Self-incompatibility in *Physalis ixocarpa* Brot. a new system. *American Journal of Botany*, *44*(10), 879-887. https://doi.org/10.2307/2438909

Peña-Lomelí, A., & Márquez-Sánchez, F. (1990). Mejoramiento genético de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo*, *15*(71-72), 84-88.

Peña-Lomelí, A., Magaña-Lira, N., Montes-Hernández, S., Sánchez-Martínez, J., Santiaguillo-Hernández, J. F., Grimaldo-Juárez, O., & Contreras-Rodríguez, A. (2011). *Manual gráfico para la descripción varietal de tomate de cáscara* (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.). SNICS-SAGARPA y Universidad Autónoma Chapingo.

Peña-Lomelí, A., Molina-Galán, J. D., Cervantes-Santana, T., Márquez-Sánchez, F., Sahagún-Castellanos, J., & Ortíz-Cereceres, J. (1998). Heterosis intervarietal en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura,* *4*(1), 31-37. https://doi.org/10.5154/r.rchsh.1997.12.093

Peña-Lomelí, A., Molina-Galán, J. D., Ortíz-Cereceres, J., Cervantes-Santana, T., Márquez-Sánchez, F., & Sahagún-Castellanos, J. (1999). Heterosis intravarietal en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brote). *Revista Fitotecnia Mexicana,* *22*(2). 199-213. https://doi.org/10.35196/rfm.1999.2.199

Peña-Lomelí., A., Ponce-Valerio., J. J., Sánchez-del-Castillo, C., F., & Magaña-LiraL., N. (2014). Desempeño agronómico de variedades de tomate de cáscara en invernadero y campo abierto. *Revista Fitotecnia Mexicana,* 37(4), 381-391. chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcglclefindmkaj/https://revistafitotecniamexicana.org/documentos/37-4/9a.pdf

Powers, L. (1944). An expansion of Jones's theory for the explanation of heterosis. *The American Nataturalist, 78*(776), 275–280. https://doi.org/10.1086/281199

Priyadarshan, P.M. (2019). *Plant breeding: Classical to modern*. Springer Nature. https://link.springer.com/book/10.1007/978-981-13-7095-3

Richey F. D. (1942). Mock-dominance and hybrid vigor. *Science, 96*(2490), 280–281. https://doi.org/10.1126/science.96.2490.280

Sahagún-Castellanos, J., Gómez-Ruíz, F., & Peña-Lomelí, A. (1999). Efectos de aptitud combinatoria en poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura, 5*(1), 19-23. https://doi.org/10.5154/r.rchsh.1998.07.050

Santiaguillo-Hernández, J. F., Cervantes-Santana, T., & Peña- Lomelí, A. (2004). Selección para rendimiento y calidad de fruto de cruzas planta x planta entre dos variedades de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Fitotecnia Mexicana*, *27*(1), 85-91. https://doi.org/10.35196/rfm.2004.1.85

Santiaguillo-Hernández, J. F., Vargas-Ponce, O., Grimaldo- Juárez, O., Magaña-Lira, N., Caro-Velarde, F., Peña-Lomelí, A., & Sánchez-Martínez, J. (2012). *Perfil del Diagnóstico de la red de tomate de cáscara*. Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas - Universidad Autónoma Chapingo. https://www.researchgate.net/publication/283492117_Diagnostico_del_Tomate_de_Cascara

Santiaguillo-Hernández, J.F., López-Moreno, R., Peña-Lomelí, A., Cuevas-Sanchez, J. A., & Sahagún-Castellanos, J. (1994). Distribución, colecta y conservación de germoplasma de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura, 2*, 125-129. https://doi.org/10.5154/r.rchsh.1993.07.052

Schnable, P. S., & Springer, N. M. (2013). Progress toward understanding heterosis in crop plants. *Annual Review of Plant Biology*, *64*, 71–88. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103827

Schrieber, K., Paul, S. C., Höche, L. V., Salas, A. C., Didszun, R., Mößnang, J., Müller, C., Erfmeier, A., & Eilers, E. J. (2021). Inbreeding in a dioecious plant has sex- and population origin-specific effects on its interactions with pollinators. *eLife*, *10*, Article e65610. https://doi.org/10.7554/eLife.65610

Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. (2023). *Avance de siembras y cosechas: Resumen nacional por cultivo.* Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural. https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/

Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas. (2023). *Catálogo nacional de variedades vegetales*. Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural. https://www.gob.mx/snics/es/articulos/catalogo-nacional-de-variedades-vegetales-en-linea

Shull G. H. (1952). Beginnings of the heterosis concept. In J. Gowen (ed.), *Heterosis, a record of research directed toward explaining and utilizing the vigor of hybrids* (pp. 14–48.). Iowa State College Press. https://www.iastatedigitalpress.com/plugins/books/35/chapter/256

Shull, G. H. (1908). The composition of a field of maize. *Journal of Heredity*, *4*(1), 296–301. https://doi.org/10.1093/jhered/os-4.1.296

Silva, N. F., & Goring, D. R. (2001). Mechanisms of self-incompatibility in flowering plants. *Cellular and Molecular Life Sciences, 58*(14), 1988–2007. https://doi.org/10.1007/PL00000832

Sprague, G.F., & Tatum, L.A. (1942). General vs combining ability in single crosses of corn. *Journal American Society Agronomy, 34*(10), 923-932. https://doi.org/10.2134/agronj1942.00021962003400100008x

Stuber, C. W., Lincoln, S. E., Wolff, D. W., Helentjaris, T., & Lander, E. S. (1992). Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers. *Genetics, 132*(3), 823–839. https://doi.org/10.1093/genetics/132.3.823

Van, G. J., & De Kroon, H. 1990. *Clonal growth in plants: Regulation and function*. S.P.B. Academic Publishing. The Hague, The Netherlands. Watanabe, M., Suwabe, K., & Suzuki, G. (2012). Molecular genetics, physiology and biology of self-incompatibility in Brassicaceae. *Proceedings of the Japan*

Academy. Series B, Physical and Biological Sciences, *88*(10), 519–535. https://doi.org/10.2183/pjab.88.519

Williams, W. (1959) Heterosis and the genetics of complex characters. *Nature, 184,* 527–530. https://doi.org/10.1038/184527a0

Wright S. (1931). Evolution in mendelian populations. *Genetics*, *16*(2), 97–159. https://doi.org/10.1093/genetics/16.2.97

Wright, S. (1922). Coefficients of inbreeding and relationship. *The American Naturalist, 56*(645), 330–338. http://www.jstor.org/stable/2456273

Wu, X., Liu, Y., Zhang, Y., & Gu, R. (2021). Advances in research on the mechanism of heterosis in plants. *Frontiers in Plant Science, 12*, 745726. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.745726

Xiao, J., Li, J., Yuan, L., & Tanksley, S. D. (1995). Dominance is the major genetic basis of heterosis in rice as revealed by QTL analysis using molecular markers. *Genetics, 140*(2), 745–754. https://doi.org/10.1093/genetics/140.2.745Yu, S.

Xiong, L. Z., Xu, C. G., Saghai Maroof, M. A., & Zhang, Q. (1999). Patterns of cytosine methylation in an elite rice hybrid and its parental lines, detected by a methylation-sensitive amplification polymorphism technique. *Molecular & General Genetics, 261*(3), 439–446. https://doi.org/10.1007/s004380050986

Yu, S. B., Li, J. X., Xu, C. G., Tan, Y. F., Gao, Y. J., Li, X. H., Zhang, Q., & Saghai Maroof, M. A. (1997). Importance of epistasis as the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *94*(17), 9226–9231. https://doi.org/10.1073/pnas.94.17.9226

III. COMPATIBILIDAD DE CRUZAS PLANTA A PLANTA EN TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.).

COMPATIBILIDAD DE CRUZAS PLANTA A PLANTA EN TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm).

3.1 RESUMEN

En tomate de cáscara es posible realizar hibridación entre familias para obtener mejores variedades. El objetivo fue estudiar la compatibilidad de las cruzas y generar líneas endogámicas para un programa de hibridación. Se estudiaron las variedades Diamante, Manzano, Morado San Miguel y Tecozautla, cada una representada por dos familias. Se realizaron tres generaciones de cruzas planta a planta (PaP) entre el ciclo primavera-verano de 2021 y el ciclo primavera-verano de 2022. Las plantas se cultivaron en hidroponía bajo invernadero. Se usó un diseño completamente al azar con cuatro repeticiones, y se evaluó número de flores polinizadas, frutos amarrados, frutos con semilla y partenocárpicos, con las cuales se calcularon proporciones de frutos amarrados, con semilla y partenocárpicos. Además, se evaluó el peso total de semillas y de 100 semillas. En ciclos más avanzados de cruzas PaP se tuvo efecto negativo sobre la proporción de frutos con semilla, en la cantidad y el peso de semilla por fruto. La familia 9 de Morado presentó autocompatibilidad total en la tercera generación de cruzas PaP. Las familias S_0 presentaron mayor proporción de frutos amarrados y con semilla y menor proporción de frutos partenocárpicos que las familias S_1, S_2, S_3 y S_4, lo que indica que a mayor número de generaciones de cruzas PaP menor compatibilidad.

Palabras clave: familias de hermanos completos, amarre de fruto, frutos con semilla, frutos partenocárpicos, líneas endogámicas.

Tesis de Doctorado en Ciencias en Horticultura, Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo
Autor: Héctor Luna Vicente
Director de Tesis: Dr. Aureliano peña Lomelí
Artículo enviado para publicación en la Revista Chapingo Serie Horticultura, enviado 29 de noviembre de 2023.

COMPATIBILITY OF PLANT-TO-PLANT CROSSES IN TOMATILLO (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.).

3.2 ABSTRACT

In tomatillo, it is possible to perform hybridization between families to obtain improved varieties. The objective was to study the compatibility of crosses and to generate inbred lines for a hybridization program. The varieties Diamante, Manzano, Morado San Miguel, and Tecozautla were studied, each represented by two families. Three generations of plant-to-plant crosses (PaP) were performed between the spring-summer cycle of 2021 and the spring-summer cycle of 2022. The plants were grown hydroponically under greenhouse conditions. A completely randomized design with four replications was used, and the number of pollinated flowers, tied fruits, seeded fruits, and parthenocarpic fruits were evaluated, from which proportions of tied fruits, seeded fruits, and parthenocarpic fruits were calculated. Additionally, the total weight of seeds and 100 seeds were evaluated. In more advanced cycles of PaP crosses, there was a negative effect on the proportion of seeded fruits, in the quantity and weight of seeds per fruit. Family 9 of Morado showed total self-compatibility in the third generation of PaP crosses. The S_0 families had a higher proportion of tied and seeded fruits and a lower proportion of parthenocarpic fruits than the S_1, S_2, S_3, and S_4 families, indicating that with a greater number of generations of PaP crosses, there is lower compatibility.

Index words: full-sibling families, fruit set, seeded fruits, parthenocarpic fruits, inbred lines.

Doctoral Thesis in Science, in Horticulture, Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo
Author: Héctor Luna Vicente
Advisor: Dr. Aureliano peña Lomelí
Artícle sent to publication in Revista Chapingo Serie Horticultura, 29 Nov 2023.

3.3 Introducción

La producción de tomate de cáscara en México fue de 825,000 toneladas en 2021. El consumo per cápita es de 5 kg y su participación en la producción nacional de hortalizas fue del 5.2 %. La superficie sembrada en 2021 fue de 42,673 hectáreas con un rendimiento promedio de 20.56 t ha^{-1} bajo riego (Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera [SIAP], 2022).

Actualmente hay 22 variedades registradas en el Catálogo Nacional de Variedades Vegetales, las cuales fueron obtenidas mediante el método de mejoramiento genético de selección (Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas [SNICS], 2022). Esto se debe a que la especie presenta el problema de autoincompatibilidad gametofítica que es controlada por un solo gen, S, que tiene muchas formas alélicas (Pandey, 1957). Debido a esto, los métodos genotécnicos más adecuados para su mejoramiento genético son la selección familial de medios hermanos, la selección familial combinada de medios hermanos y la selección masal (Peña-Lomelí & Márquez-Sánchez, 1990).

Pese que no se pueden formar líneas puras, debido a su autoincompatibilidad, para hacer una hibridación clásica, se ha estudiado la heterosis en tomate de cáscara a través de cruzas intervarietales, planta a planta e interfamiliares, y se ha obtenido rendimientos que superan a las variedades mejoradas (Peña et al., 1998; Santiaguillo-Hernández, Cervantes-Santana, Peña-Lomelí, 2004).

La hibridación es el método genotécnico en el cual se aprovecha la generación F_1 que se genera al cruzar dos poblaciones (P_1 y P_2) (Márquez-Sánchez, 1988). Estas poblaciones de la misma especie pueden ser líneas endogámicas, variedades de polinización libre o sintéticas, incluso las mismas poblaciones F_1 (Márquez-Sánchez, 1988). Las líneas endogámicas son el conjunto de individuos obtenidos bajo un sistema regular de apareamiento endogámico en una determinada generación. Estos sistemas de apareamiento son la autofecundación, cruzas entre hermanos completos (cruzas planta

a planta), las cruzas entre medios hermanos (fraternales) y la retrocruza (Márquez-Sánchez, 1988; Acquaah, 2012).

Al realizar el apareamiento de individuos que están emparentados entre sí por ascendencia (como las cruzas entre hermanos completos), se genera endogamia que produce efectos negativos debido a la presencia alelos recesivos en estado homocigótico (Falconer & Mackay, 1996). Estos efectos son la reducción de vigor y fertilidad, incluso algunas plantas pueden llegar a morir. A esto se le conoce como depresión endogámica (Allard, 1999; Falconer & Mackay, 1996).

En especies autoincompatibles, para obtener poblaciones endogámicas antes de iniciar un programa de generación de variedades híbridos, se pueden realizar apareamientos entre hermanos completos por cruzas planta a planta (PaP) (Allard, 1999). A pesar de ser menos eficaz que la auto fecundación para la generación de homocigosis, este sistema de apareamiento genera endogamia, pero a tasas más bajas (Allard, 1999; Hallauer et al., 2010).

Para comenzar un proceso de generación de endogamia es fundamental conocer el sistema de autoincompatibilidad que presenta la especie. Para en tomate de cáscara esta es de control gametofítico en la cual están presentes dos genes, cado uno con múltiples alelos. En este control el polen es incompatible si uno o ambos alelos presentes en el polen también están presentes en el estilo (Pandey, 1957). La autoincompatibilidad gametofítica se da por la expresión del genotipo haploide del grano de polen. Cuando el grano de polen presenta un alelo que coincide con los alelos presentes en el pistilo diploide, habrá un rechazo del polen expresado mediante la inhibición del crecimiento del tubo polínico a nivel del estilo (Charlestown, 2010). Por este fenómeno esta especie se transforma en un alógama obligada.

El sistema gametofítico origina tres principales tipos de polinizaciones: incompatibilidad completa, cuando los alelos de hembra y macho son comunes; semicompatibilidad, cuando solo uno de los dos alelos del macho es diferente a los de la hembra, y

compatibilidad total, cuando los dos alelos del macho son diferentes a los de la hembra (Allard, 1999). Por lo anterior, al cruzar dos plantas con genotipos distintos en relación con el locus S, puede generar descendencia con semilla fértil (Allard, 1999).

En tomate de cáscara, es posible hacer hibridación con líneas endogámicas obtenidas mediante el sistema de apareamiento de cruzas planta a planta en generaciones avanzadas, evaluar la heterosis y hallar a los progenitores con mayor aptitud combinatoria específica. Una vez hecho esto, debido a la autoincompatibilidad, la forma más viable para el mantenimiento y reproducción de las líneas para la producción comercial de la F_1 es a través de la micropropagación (Manzo et al., 1998). Este protocolo de propagación *in vitro* se desarrolló y aplicó eficazmente en cuatro poblaciones de tomate de cáscara, se aclimataron y se estudió en su desarrollo fenológico en invernadero (Luna et al., 2019).

Con base en lo anterior, en el presente trabajo se evaluaron tres ciclos de cruzas planta a planta de cuatro poblaciones de tomate de cáscara con el objetivo de estudiar la compatibilidad de las cruzas y generar líneas endogámicas para un programa de hibridación. Esto bajo la hipótesis de que a mayor nivel de endogamia mayor probabilidad de que no haya amarre de frutos en las cruzas planta a planta de familias de hermanos completos.

3.4 Materiales y métodos

Se utilizaron seis familias de hermanos completos (FHC) con un avance de endogamia de seis generaciones de cruzas fraternales y dos de cruzas planta a planta (PaP). Además de tres familias de medios hermanos maternos (FMHM) con seis generaciones de cruzas fraternales. Estas nueve familias se derivaron de cuatro poblaciones de tomate de cáscara: Manzano, Tecozautla, Diamante y Morado San Miguel (Morado). Las nueve familias (seis FHC: la 1 y 2 de Manzano, la 3 y 4 de Tecozautla, la 5 de Diamante y la 9 de Morado, y tres FMHM: la 8 de Tecozautla, la 7 de Diamante y la 6 de Morado) se avanzaron tres generaciones más de cruzas PaP bajo invernadero para mayor control de

las polinizaciones. Las cruzas se realizaron a través de la técnica de polinización controlada descrita por Peña-Lomelí, Magaña-Lira, Gámez-Torres, Mendoza-Celino, y Pérez-Grajales (2018). El sustrato utilizado fue tezontle y los riegos fueron diarios con la solución nutritiva de Steiner al 100 % (Steiner, 1984).

En el ciclo primavera-verano de 2021 se sembraron las nueve familias que se describen a continuación: en la variedad Tecozautla dos FHC y una FMHM; en Diamante una FHC y otra FMHM; para la variedad Manzano dos FHC, y en Morado SM una FHC y otra de FMHM. Se trasplantaron cuatro plantas por maceta de cada familia (19 macetas por familia). A los siete días después del trasplante (ddt) en cada maceta se eliminaron plántulas cada semana, bajo el criterio de plantas enfermas (virus), de vigor reducido y con menor número de flores. De cada familia, se establecieron tres surcos con 19 macetas cada una con un total de 27 surcos. De estas familias se seleccionaron las diez mejores plantas para hacer el cruzamiento PaP bajo el criterio de planta sana, vigorosa y de mayor número de flores, con estas se hicieron cinco cruzas PaP y se formaron cinco FHC. Las flores polinizadas de cada una de las plantas hembra por familia se etiquetaron con estambres de color para facilitar su identificación y cosecha. Posteriormente los frutos se molieron por cada hembra y se extrajo la semilla correspondiente para el próximo ciclo.

El segundo ciclo de cruzamientos se cultivó en otoño-invierno de 2021. Se sembraron las cinco familias obtenidas en cada una de las nueve familias originales, cada una en una línea de 19 macetas (45 FHC ciclo uno), dejando entre cada cinco familias un bordo de una línea de 19 macetas. Por familia, se seleccionaron seis plantas bajo los criterios arribas mencionados y se polinizaron tres plantas hembra. Sólo se establecieron 42 familias debido a que se perdieron tres hembras de las familias originales de la variedad Manzano.

El tercer ciclo de cruzamientos PaP se realizó en primavera-verano de 2022. Se seleccionaron tres familias de cada una de las cuatro variedades, para un total de 12 familias, tomando como criterio la abundancia de semilla. Las familias se sembraron en charolas de poliestireno y posteriormente se trasplantaron en macetas con tezontle en un

invernadero con sistema hidropónico, excepto la familia tres de la variedad Manzano debido a su escaza germinación y emergencia. Se usó un diseño experimental completamente al azar con cuatro repeticiones, donde la unidad experimental fue una línea con 19 macetas. Para el cruzamiento se seleccionaron seis plantas por unidad experimental, tres hembras y tres machos, con las que se hicieron nuevamente tres cruzas PaP.

Las variables que se midieron fueron número de flores polinizadas, numero de frutos amarrados, numero de frutos con semilla y partenocárpicos, peso total de semillas por cruza y peso de 100 semillas. Las flores polinizadas se generaron mediante polinización manual controlada con bolsas glassine, clip, caja petri y pincel, como lo describieron Peña-Lomelí et al. (2018). Los frutos amarrados se contaron dos semanas después de la polinización, cuando estos alcanzaron un diámetro mayor a medio centímetro. Se calculó la proporción de frutos amarrados (PFA) como el cociente del número de frutos amarrados entre el número de flores polinizadas. Los frutos fueron cosechados por cada hembra, los cuales se partieron a la mitad para contar los que tuvieron semilla y los que no. Se calculó la proporción de frutos con semilla (PFS) dividiendo el número de frutos con semilla entre el número de frutos amarrados, y la proporción de frutos partenocarpicos (PFP), dividiendo el número de frutos sin semilla entre el número de frutos amarrados. Para el peso de semillas, se extrajo la semilla de todos los frutos por cada hembra y se secaron a la sombra en bolsas de papel. Se pesó la semilla total extraída por planta y de esa semilla se tomó una muestra de 100 semillas para pesarlas con una báscula Noval modelo MH300.

Con las proporciones calculadas de frutos amarrados, frutos con semillas y frutos partenocárpicos se realizaron pruebas de comparación de dos proporciones binomiales bajo el estadístico Z_0 para determinar si dos poblaciones tienen la misma proporción (Infante & Zárate, 2011). Para el peso total de semillas y de 100 semillas se desarrolló un análisis de varianza y pruebas de comparación de medias de Tukey (P = 0.05).

3.5 Resultados y discusión

Comparación de proporciones del ciclo primavera-verano de 2021

La compatibilidad de las cruzas planta a planta (PaP) se estudió con la proporción de frutos amarrados (PFA), de frutos con semilla (PFS) y frutos partenocárpicos (PFP). Las poblaciones Tecozautla y Diamante presentaron la mayor proporción para PFA, las cuales no difirieron estadísticamente entre sí (P = 0.05), mientras que Manzano y Morado presentaron el menor valor. En PFS, Diamante y Morado tuvieron el mayor valor, las cuales no difirieron estadísticamente entre sí (P = 0.05), en tanto que Tecozautla y Manzano presentaron el menor valor. La PFP no fue diferente entre Tecozautla, Diamante y Manzano, pero las tres fueron superiores a Morado (Cuadro 1).

Cuadro 1. Comparación de dos proporciones binomiales de cruzas PaP entre cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2021.

Población	PFA		PFS		PFP	
Tecozautla	0.96	a[z]	0.83	b	0.05	a
Diamante	0.94	a	0.89	a	0.04	a
Manzano	0.86	b	0.80	b	0.07	a
Morado	0.82	b	0.88	a	0.02	b

PFA: proporción de frutos amarrados; PFS: proporción de frutos con semilla; NFP: proporción de frutos partenocárpicos. [z]Proporciones con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente (estadístico Z_0, $P = 0.05$).

La PFA no fue diferente entre las familias 4 y 5 de Tecozautla y la familia 6 de Diamante, de las cuales solo la 5 de Tecozautla resultó superior a las demás familias y la 1 de Manzano y la 9 de Morado fueron las de menor valor. En cuanto a PFS las familias 2 de Manzano, 5 de Tecozautla, 6 de Diamante y la 8 de Morado fueron las de mayor valor, pero solo la 8 de Morado superó significativamente a las cinco familias de menor PFS. Para la variable proporción de frutos partenocárpicos (PFP), las familias 8 de Morado, 7

de Diamante y 5 de Tecozautla presentaron la menor PFP, pero no fueron estadísticamente diferentes entre sí (P = 0.05) (Cuadro 2).

Comparación de proporciones del ciclo otoño-invierno de 2021

Las poblaciones Diamante, Tecozautla y Morado presentaron la mayor PFA, las cuales no difirieron estadísticamente entre sí (P = 0.05), en tanto que Manzano fue la menor proporción. En PFS, Morado tuvo el mayor valor, mientras que Tecozautla y Manzano presentaron el menor valor, las cuales no difirieron estadísticamente entre sí (P = 0.05). Respecto a PFP, no fue diferente entre Diamante, Tecozautla y Manzano, pero las tres fueron superiores a Morado (Cuadro 3).

Cuadro 2. Comparación de dos proporciones binomiales de cruzas PaP entre familias de cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2021.

Población	PFA	PFS	PFP
1 Manzano S_2	0.78 d[z]	0.69 f	0.11 a
2 Manzano S_2	0.94 bc	0.89 abcd	0.04 bc
3 Tecozautla S_2	0.93 bc	0.75 ef	0.08 abc
4 Tecozautla S_2	0.97 ab	0.83 cde	0.08 abc
5 Tecozautla S_0	0.99 a	0.90 ab	0.01 d
6 Diamante S_2	0.95 abc	0.89 abc	0.09 ab
7 Diamante S_0	0.93 bc	0.89 bcd	0.01 d
8 Morado S_0	0.90 c	0.94 a	0.00 d
9 Morado S_2	0.74 d	0.82 de	0.04 c

S_2: dos ciclos de cruzas PaP; S_0: cero ciclos de cruzas PaP; PFA: proporción de frutos amarrados; PFS: proporción de frutos con semilla; PFP: proporción de frutos partenocárpicos. [z]Proporciones con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente (estadístico Z_0, P = 0.05).

Cuadro 3. Comparación de dos proporciones binomiales de cruzas PaP entre cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en otoño-invierno de 2021.

Población	PFA	PFS	PFP
Diamante	0.91 a[z]	0.70 b	0.19 a
Tecozautla	0.89 a	0.66 bc	0.21 a
Morado	0.88 a	0.86 a	0.08 b
Manzano	0.80 b	0.60 c	0.24 a

PFA: proporción de frutos amarrados; PFS: proporción de frutos con semilla; PFP: proporción de frutos partenocárpicos. [z]Proporciones con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente (estadístico Z_0, $P = 0.05$).

La PFA no resultó diferente entre las familias 4 y 5 de Tecozautla, 7 y 8 de Diamante, y 10 de Morado, de las cuales solo la 7 de Diamante fue superior a las demás familias, mientras que las familias 1 y 2 de Manzano, 3 de Tecozautla, 6 de Diamante y 9 de Morado fueron las de valor inferior, las cuales no fueron diferentes entre sí. En NFS, no fue diferente entre las familias 9 y 10 de Morado, las cuales presentaron la mayor proporción, en tanto que las familias 1 y 2 de Manzano, la familia 3 de Tecozautla y la familia 8 de Diamante, que no difirieron estadísticamente entre sí (P = 0.5) presentaron la menor proporción. Para NFP, las familias 9, 10 y 11 de Morado tuvieron la menor proporción de número de frutos partenocárpicos (NFP), fueron estadísticamente iguales entre sí e inferiores al (P = 0.5) resto de las familias, excepto la 11 de morado que no fue diferente a la 4 de Tecozautla y a la 6 y 7 de Diamante (Cuadro 4)**.** En resumen, las familias S_3 presentaron mayor proporción de frutos partenocárpicos y menor proporción de frutos con semilla que la familia S_1. Esto implica que el mayor nivel de endogamia tiene efecto en la compatibilidad. No obstante, las familias S_3 y S_1 tuvieron una proporción de frutos amarrados similar, lo cual significa en este ciclo avanzado de cruzas PaP es factible continuar con estas cruzas en el próximo ciclo para generar más endogamia.

Comparación de proporciones del ciclo primavera-verano 2022

La población Diamante presentó la proporción superior en PFA, mientras que las poblaciones Morado y Manzano fueron las de proporción inferior, las cuales no difirieron estadísticamente entre sí (P = 0.05). En PFS, Diamante fue superior al resto, mientras que Tecozautla y Manzano fueron inferiores, las cuales no difirieron estadísticamente entre sí (P = 0.05). Respecto a PFP, no fue diferente entre Diamante, Morado y Manzano, pero las tres fueron inferiores a Tecozautla (Cuadro 5).

En el Cuadro 6 se puede observar que la familia 7 de Diamante fue la de mayor PFA, mientras que la familia 9 de Morado tuvo la menor proporción (P = 0.05). En PFS, las familias 3 de Tecozautla, 7 y 8 de Diamante y 10 de Morado, que no difirieron estadísticamente entre sí (P = 0.5) tuvieron la mayor proporción, y la familia 9 de Morado fue la menor proporción. Con relación a la PFP, la familia 9 de Morado fue superior a las demás familias, mientras que las familias 10 y 11 de Morado fueron las de menor valor, las cuales no difirieron estadísticamente entre sí (P = 0.05). Cabe destacar que las plantas progenitoras que dieron origen a la familia 9 de Morado cuentan con cuatro ciclos de cruzas PaP (S_4), lo que implica un avance significativo de endogamia, misma que se reflejó en la proporción cero en PFS, 0.1 en PFA y 0.73 en PFP (Cuadro 6), esto se debe a la presencia de ambos alelos comunes en estos progenitores que dieron como resultado una cruza incompatible (Pandey, 1957).

Cuadro 4. Comparación de dos proporciones binomiales de cruzas PaP entre familias de cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en otoño-invierno de 2021.

Familia	PFA	PFS	PFP
1 Manzano S_3	0.78 e[z]	0.60 de	0.25 a
2 Manzano S_3	0.83 de	0.59 de	0.23 ab
3 Tecozautla S_3	0.85 bcde	0.49 e	0.25 ab
4 Tecozautla S_3	0.90 abcd	0.79 b	0.15 bc
5 Tecozautla S_3	0.92 abc	0.65 cd	0.24 ab
6 Diamante S_3	0.85 cde	0.75 bc	0.13 c
7 Diamante S_3	0.96 a	0.75 bc	0.20 abc
8 Diamante S_3	0.93 abc	0.60 de	0.23 ab
9 Morado S_3	0.84 cde	0.83 ab	0.03 d
10 Morado S_3	0.93 ab	0.93 a	0.05 d
11 Morado S_1	0.88 bcd	0.79 b	0.12 cd

S_3*:* tres ciclos de cruzas PaP; S_1*:* un ciclo de cruzas PaP; PFA*:* proporción de frutos amarrados; PFS*:* proporción de frutos con semilla; PFP*:* proporción de frutos partenocárpicos. [z]Proporciones con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente (estadístico Z_0, $P = 0.05$)

Cuadro 5. Comparación de dos proporciones binomiales de cruzas PaP entre cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2022.

Población	PFA	PFS	PFP
Diamante	0.78 a[z]	0.85 a	0.05 b
Tecozautla	0.69 b	0.68 c	0.19 a
Morado	0.40 c	0.78 b	0.08 b
Manzano	0.40 c	0.72 c	0.06 b

PFA: proporción de frutos amarrados; PFS: proporción de frutos con semilla; PFP: proporción de frutos partenocárpicos. [z]Proporciones con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente (estadístico Z_0, $P = 0.05$)

Cuadro 6. Comparación de dos proporciones binomiales de cruzas PaP entre familias de cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.) en primavera-verano de 2022.

Familias	PFA	PFS	PFP
1 Manzano S_4	0.29 g[z]	0.71 de	0.03 d
2 Manzano S_4	0.51 f	0.72 d	0.08 c
3 Tecozautla S_4	0.70 cd	0.88 a	0.05 cd
4 Tecozautla S_4	0.59 e	0.60 ef	0.25 b
5 Tecozautla S_4	0.79 b	0.55 f	0.27 b
6 Diamante S_4	0.71 cd	0.77 cd	0.04 d
7 Diamante S_4	0.88 a	0.88 a	0.07 c
8 Diamante S_4	0.74 bc	0.90 a	0.03 d
9 Morado S_4	0.11 h	0.00 g	0.73 a
10 Morado S_4	0.65 de	0.88 ab	0.00 e
11 Morado S_2	0.45 f	0.82 bc	0.02 de

S_4*:* cuatro ciclos de cruzas PaP; S_2*:* dos ciclos de cruzas PaP; PFA*:* proporción de frutos amarrados; PFS*:* proporción de frutos con semilla; PFP*:* proporción de frutos partenocárpicos. [z]Proporciones con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente (estadístico Z_0, P = 0.05).

Análisis de varianza

En el análisis de varianza (Cuadro 7) muestra que Población no tuvo efecto significativo en peso total de semillas (PTS) y sí tuvo efecto significativo (P ≤ 0.05) en peso de 100 semillas (P100S), lo que indica que la variable P100S se comporta de forma distinta para cada población. El efecto del factor Familia anidada en Población fue significativo (P ≤ 0.05) en PTS y P100S, lo cual implica que existe diferencia entre familias de la misma variedad, lo que se reflejó en la cantidad y tamaño de las semillas.

Las poblaciones no difirieron estadísticamente entre sí (P = 0.05) en relación con el peso total de semillas (PTS). Respecto al peso de 100 semillas (P100S), Morado SM fue superior a las demás poblaciones, seguida de Diamante y Tecozautla que no difirieron

estadísticamente entre sí (P = 0.05), y Manzano fue la de menor valor para esta misma variable (Cuadro 8).

Cuadro 7. Cuadrados medios del análisis de varianza para dos variables evaluadas en cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2021.

Fuente de variación	GL	PTS		P100S	
Población	3	98.20		2238.95	*
Familia (Población)	5	106.95	*	2009.17	*
Error	34	34.51		727.50	
Total	42				
Coeficiente de variación (%)		88.17		19.30	

Familia (Población): familia anidad en población; GL: grados de libertad; PTS: peso total de semilla (g); P100S: Peso de 100 semillas (mg). * = significativo con P ≤ 0.05.

Para las familias comparadas en cada una de las poblaciones respecto a la variable del peso total de semilla (PTS), la familia 7 de la población Diamante fue superior en PTS que la familia 6; mientras que, en Tecozautla la familia 5 fue la de mayor valor y las familias 3 y 4 fueron de las de menor valor; por su parte, las familias de la población Manzano y las familias Morado, no presentaron diferencia significativa en esta misma variable. En relación con el peso de 100 semillas (P100S), la familia 1 de Manzano obtuvo significativamente mayor P100S que la familia; en contraste, las familias de Tecozautla, Diamante y Morado no reflejaron diferencia significativa en P100S. De manera general, la cantidad de semilla producida por las cruzas fue mayor en las familias S_0, las cuales no tienen ningún ciclo de cruzas PaP, lo cual implica que la endogamia es menor en las familias S_0 que en las S_2, y esto favorece la compatibilidad entre las plantas progenitoras (Allard, 1999; Molina, 2006).

Cuadro 8. Comparación de medias entre cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2021.

Población	PTS	P100S
Morado SM	9.55 a[z]	153 a
Diamante	8.96 a	137 ab
Tecozautla	5.38 a	145 ab
Manzano	2.58 a	116 b
DMSH	7.02	32

PTS: peso total de semilla (g); P100S: peso de 100 semillas (mg). DMSH: diferencia mínima significativa honesta. [z]Medias con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente (Tukey, *P* = 0.05).

En el análisis de varianza (Cuadro 10) muestra que Población no tuvo un efecto significativo (P ≤ 0.05) en las variables PTS y P100S, lo cual implica que las variables se comportan de forma similar en cada población. El efecto del factor Familia anidada en Población no fue significativo (P ≤ 0.05) en las dos variables, PTS y P100S, lo que quiere decir que no existe diferencia entre las familias de la misma variedad y esto no tuvo efecto en la cantidad y tamaño de las semillas.

En el análisis de varianza (Cuadro 11) muestra que Población tuvo un efecto significativo (P ≤ 0.05) en PTS y en P100S, lo que indica que estas variables se comportan de manera distinta en cada población. El efecto del factor Familia anidada en Población no fue significativo en PTS, mientras que en P100S el efecto fue significativo (P ≤ 0.05), lo que implica que hay diferencia entre familias para la misma variedad, que se ve reflejada en distinta cantidad y tamaño de semilla.

Cuadro 9. Comparación de medias entre familias cada una de cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2021

Familia	PTS	P100S
1 Manzano S_2	4.06 a[z]	138 a
2 Manzano S_2	1.10 a	95 b
DMSH	8.48	39
3 Tecozautla S_2	2.69 b	126 a
4 Tecozautla S_2	1.86 b	162 a
5 Tecozautla S_0	11.60 a	148 a
DMSH	9.16	42
6 Diamante S_2	4.22 b	120 a
7 Diamante S_0	13.71 a	154 a
DMSH	7.59	35
8 Morado S_0	9.64 a	148 a
9 Morado S_2	9.47 a	158 a
DMSH	7.59	35

S_2: dos ciclos de cruzas PaP; S_0: cero ciclos de cruzas PaP; PTS: peso total de semilla (g); P100S: peso de 100 semillas (mg). DMSH: diferencia mínima significativa honesta. [z]Medias con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente (Tukey, $P = 0.05$).

El peso total de semilla (PTS), no resultó diferente entre las poblaciones de Morado, Diamante y Manzano, las cuales fueron superiores a Tecozautla. En el peso de 100 semillas (P100S), Diamante, Morado y Tecozautla presentaron el mayor valor, y Manzano fue la de menor P100S (Cuadro 12).

Cuadro 10. Cuadrados medios del análisis de varianza para dos variables evaluadas en cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en otoño-invierno de 2021.

Fuente de variación	GL	PTS	P100S
Población	3	11.02	324.69
Familia (Población)	7	7.80	2215.08
Error	16	11.60	968.75
Total	26		
Coeficiente de variación (%)		101.99	20.93

Familia (Población): familia anidad en población; GL: grados de libertad; PTS: peso total de semilla (g); P100S: Peso de 100 semillas (mg). *: significativo con $P \leq 0.05$.

Cuadro 11. Cuadrados medios del análisis de varianza para dos variables evaluadas en cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2022.

Fuente de variación	GL	PTS	P100S
Población	3	25.36 *	3456.03 *
Familia (Población)	6	4.63	6959.35 *
Error	81	5.03	1020.69
Total	90		
Coeficiente de variación (%)		84.96	21.30

Familia (Población): familia anidad en población; GL: grados de libertad; PTS: peso total de semilla (g); P100S: Peso de 100 semillas (mg). *: significativo con $P \leq 0.05$.

El factor familia tuvo efecto solo en la variable peso de 100 semillas (P100S). En el cuadro 13, se puede observar que en la población Diamante la familia 6 fue significativamente mayor en P100S que las familias 7 y 8 de la misma población; mientras que las familias de Manzano, Tecozautla y Morado no presentaron diferencia significativamente en esta misma variable. Por lo anterior, se puede afirmar que la población Morado presentó la mayor cantidad de semilla, en parte se puede relacionar esta característica sobresaliente a que tiene una familia con tan solo dos generaciones PaP a diferencia del resto, que

tienen cuatro generaciones de PaP y por otra, a la característica de gran cantidad de frutos que produce propio de esta población.

Cuadro 12. Comparación de medias entre cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2022.

Población	PTS	P100S
Morado	4.18 a[z]	152 ab
Diamante	2.65 ab	159 a
Manzano	2.67 ab	125 b
Tecozautla	1.61 b	151 ab
DMSH	1.84	26

PTS: peso total de semilla por cruza (g); P100S: peso de 100 semillas (mg). DMSH: diferencia mínima significativa honesta. [z]Medias con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente (Tukey, P = 0.05).

En el Cuadro 14 se presenta una comparación de dos proporciones binomiales de PFA, PFS y PFP a través de las generaciones cruzas PaP, independientemente de la población a la que pertenecen las familias y del ciclo de cruzas analizados. En PFA las generaciones S_0 y S_1 obtuvieron la mayor proporción, las cuales no difirieron estadísticamente entre sí (P = 0.05), mientras que la generación S_4 tuvo el menor valor. Para PFS la mayor proporción fue para la S_0, en tanto que la S_3 fue la menor. Las proporciones de PFP no fue diferente entre las generaciones S_1 y S_3, de las cuales S_3 resultó superior y la S_0 fue la de menor valor. En general, las familias S_0 presentaron la mayor proporción de frutos amarrados y con semilla y menor proporción de frutos partenocárpicos que las familias S_1, S_2, S_3 y S_4, lo que indica que a mayor número de generaciones de cruzas PaP menor compatibilidad.

De manera general, la población Diamante a pesar de que tiene más ciclos de PaP, lo cual implica mayor nivel de endogamia, presentó mayor PFA y PFS en los tres ciclos, excepto para el segundo ciclo en PFS (Cuadros 1, 3 y 5), esto puede deberse a que en origen es la cruza entre Puebla SM3 y CHF1 Chapingo, y esta última variedad la

autoincompatibilidad no es completa (Sánchez-Martínez & Peña-Lomelí, 2015; Santiaguillo-Hernández et al., 2005).

Cuadro 13. Comparación de medias entre familias cada una de cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en primavera-verano de 2022.

Familia	P100S
1 Manzano S_4	130 a[z]
2 Manzano S_4	121 a
DMSH	35
3 Tecozautla S_4	150 a
4 Tecozautla S_4	142 a
5 Tecozautla S_4	159 a
DMSH	35
6 Diamante S_4	206 a
7 Diamante S_4	130 b
8 Diamante S_4	133 b
DMSH	34
10 Morado S_4	159 a
11 Morado S_2	143 a
DMSH	29

S_4: cuatro ciclos de cruzas PaP; S_2: dos ciclos de cruzas PaP; P100S: peso de 100 semillas (mg). DMSH: diferencia mínima significativa honesta. [z]Medias con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente (Tukey, $P = 0.05$).

Se presentó una proporción promedio de 0.12 de frutos partenocárpicos en todas las familias durante los tres ciclos que duró el experimento (Cuadro 14), probablemente debido a la presencia de un alelo en común en el polen con el genotipo del pistilo que originó que esas polinizaciones fueran incompatibles y produjeran frutos partenocárpicos

(Allard, 1999; Montalt, et al. 2021). Esta partenocarpia se ha presentado en variedades como Verde Puebla y CHF1 Chapingo bajo condiciones de plantas y ramas que fueron cubiertas para evaluar el grado de autocompatibilidad (Santiaguillo, et al., 2004).

Cuadro 14. Comparación de dos proporciones binomiales de cruzas PaP entre generaciones de cuatro poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.).

Generaciones	PFA	PFS	PFP
S_0	0.94 a[z]	0.91 a	0.00 d
S_1	0.94 a	0.79 bc	0.12 ab
S_2	0.76 c	0.82 b	0.06 c
S_3	0.88 b	0.69 d	0.19 a
S_4	0.71 d	0.77 c	0.11 b

S_4: cuatro ciclos de cruzas PaP; S_3: tres ciclos de cruzas PaP; S_2: dos ciclos de cruzas PaP; S_1: un ciclo de cruzas PaP; S_0: cero ciclos de cruzas PaP; PFA: proporción de frutos amarrados; PFS: proporción de frutos con semilla; PFP: proporción de frutos partenocárpicos. [z]Proporciones con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente (estadístico Z_0, $P = 0.05$).

No obstante, a mayor avance de endogamia en la S_4, se logró una proporción de 0.90 de frutos con semilla en la familia 8 de Diamante (Cuadro 6), posiblemente esta tiene menor cantidad de alelos comunes en uno o en ambos loci de autoincompatibilidad, lo que permitió el cruzamiento viable pese al problema de autoincompatibilidad que presenta esta especie (Santiaguillo et al., 2004).

En el primer ciclo, que todas las familias S_2 (1 de Manzano, 3 y 4 de Tecozautla y 6 de Diamante), excepto la 2 de Manzano y la 9 de Morado, presentaron las mayores proporciones de frutos partenocárpicos, debido a que contaron con dos generaciones de cruzas PaP. En contraste, las familias S_0 (8 de Morado, 7 de Diamante y 5 de Tecozautla) que no tienen ninguna generación de cruzas PaP presentaron las menores proporciones, por lo que el nivel de endogamia es mayor en las familias S_2 que en las S_0; es decir, las generaciones de cruzas PaP tienen efecto en la compatibilidad ya que presentaron mayor

proporción de frutos partenocárpicos derivados de cruzas autoincompatibles (Allard, 1999).

3.6 Conclusiones

La endogamia generada a través de cruzas PaP tuvo efecto negativo en la proporción de frutos con semilla, y en la cantidad y el peso de semilla por fruto, tanto en poblaciones como en familias, lo que indica que a mayor número de generaciones de cruzas PaP la compatibilidad se reduce.

En el ciclo más avanzados de cruzas PaP la familia 9 de la población Morado presentó autoincompatibilidad total, lo que evidencia diferencia de compatibilidad entre familias.

La proporción de frutos con semilla disminuyó conforme se avanzó en la endogamia en las familias y poblaciones, por lo que a mayor endogamia menor compatibilidad de cruzas PaP.

Las familias S_0 presentaron mayor proporción de frutos amarrados y con semilla y menor proporción de frutos partenocárpicos que las familias S_1, S_2, S_3 y S_4, lo que indica que a mayor número de generaciones de cruzas PaP menor compatibilidad.

3.7 Referencias

Acquaah, G. (2012). *Principles of plant genetics and breeding* (2nd ed.). Wiley.

Allard, W. R. (1999). *Principles of plant breeding* (2nd ed.). John Wiley & Sons.

Charlesworth D. (2010). Self-incompatibility. *F1000 Biology Reports. 68*(2), 1-6. https://doi.org/10.3410/B2-68

Falconer, D., & Mackay, T. (1996). *Introduction to quantitative genetics*. Longman Group Limited.

Hallauer, A., Carena, M., & Miranda, F. J. (2010). *Quantitative genetics in maize breeding*. Springer.

Luna-Vicente, H., Peña-Lomelí, A., Magaña-Lira, N., Rodríguez-de la O, J. L., & Martínez-Solís, J. (2022). *In vitro* propagation of select tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) plant families. *Revista Chapingo Serie Horticultura, 28*(1), 35-49. doi: 10.5154/r.rchsh.2021.03.004

Manzo-González, A., Ledesma-Hernández, A., Villatoro-López, J. C., Álvarez-Escareño, I., Rodríguez-de la O, J. L., & Peña-Lomelí, A. (1998). Regeneración *in vitro* de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura, 4*(1), 45-49. doi: 10.5154/r.rchsh.1997.06.044

Márquez, S. F. (1988). *Genotecnia Vegetal: métodos, teoría, resultados*. Tomo II (1ª ed.). AGT Editor, S.A.

Molina, G. J. D. (2006). *Introducción a la genética de poblaciones y cuantitativa: algunas implicaciones en genotecnia*. Editorial AGT, S.A.

Montalt, R., Vives, M. C., Navarro, L., Ollitrault, P., & Aleza, P. (2021). Parthenocarpy and self-Incompatibility in mandarins. *Agronomy, 11*(10), 2023. MDPI AG. Retrieved from http://dx.doi.org/10.3390/agronomy11102023

Pandey, K. K. (1957). Genetics of Self-incompatibility in *Physalis ixocarpa* Brot. a new system. *American Journal of Botany, 44*(10), 879-887. doi: 10.2307/2438909

Peña-Lomelí, A., & Márquez-Sánchez, F. (1990). Mejoramiento genético de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo*, *15* (71-72), 84-88.

Peña-Lomelí, A., Molina-Galán, J. D., Cervantes-Santana, T., Márquez-Sánchez, F., Sahagún-Castellanos, J., & Ortíz-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., Magaña-Lira, N., Gámez-Torres, A., Mendoza-Celino, F. A., & Pérez-Grajales, M. (2018). Polinización manual en dos variedades de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en invernadero. *Revista Chapingo Serie Horticultura, 24*(1), 5-12. doi: 10.5154/r. rchsh.2017.02.011

Said-Infante, G., & Zárate-de Lara, G.P. (2011). *Métodos estadísticos: un enfoque inter-disciplinario*. Ed. Trillas.

Sánchez-Martínez, J., & Peña-Lomelí, A. (2015). *Variedades de uso común: un breve mirar a la riqueza mexicana*. México: SAGARPA- SNICS- SINAREFI.

https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/231855/Variedades_de_uso_comun_vol_II_tomate_de_cascara.pdf

Santiaguillo-Hernández, J. F., Cervantes-Santana, T., & Peña- Lomelí, A. (2004). Selección para rendimiento y calidad de fruto de cruzas planta x planta entre dos variedades de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Fitotecnia Mexicana, 27*(1), 85-91. Retrieved from https:// www.revistafitotecniamexicana.org/documentos/27- 1/11a.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

Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas (SNICS). (2022). *Catálogo nacional de variedades vegetales*. SNICS-SADER https://www.gob.mx/snics/articulos/catalogo-nacional-de-variedades-vegetales-cnvv-2022

Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). (2022). *Cierre de la producción agrícola.* SADER. https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/

Steiner, A. A. (1984). The universal nutrient solution. In *Proceedings 6th International Congress on Soilless Culture* (pp. 633-650). International Society for Soilless Culture.

IV. APTITUD COMBINATORIA Y HETEROSIS ENTRE FAMILIAS DE HERMANOS COMPLETOS DE TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.)

APTITUD COMBINATORIA Y HETEROSIS ENTRE FAMILIAS DE HERMANOS COMPLETOS DE TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.)

4.1 RESUMEN

Es posible hacer hibridación en *Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm. entre familias de hermanos completos (FHC), pese a su autoincompatibilidad. El objetivo fue evaluar la magnitud de la heterosis interfamilial, identificar los patrones heteróticos potenciales y determinar la importancia relativa de la aptitud combinatoria general y específica sobre el rendimiento y sus componentes. Se seleccionaron diez FHC de cuatro variedades: dos de Morado y dos de Manzano, tres Tecozautla y tres de Diamante, cada uno con seis ciclos de cruzas fraternales y cinco de planta a planta (PaP). En 2022 se realizaron cruzas dialélicas y se avaluaron en 2023 bajo un diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. Se evaluó en dos cortes el rendimiento total por planta (RTP), el peso promedio de frutos (PPF) y número total de frutos por planta (FTP). Se estimó aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE), efecto materno (EM), efecto recíproco (ER), heterosis media (h), específica (Sij), varietal (hi), respecto al progenitor medio (Hij) y al mejor progenitor (HSij). Los efectos de ACG fueron más importantes que los de ACE para RTP, PPF y FTP. La significancia de EM implica que los genes del citoplasma están involucrados en la expresión de los tres caracteres. Las FHC potenciales para mejoramiento por hibridación son la 10 de Morado, la 8 de Diamante, y la 2 de Manzano. La cruza 3 x 7 fue la de mayor HSij (102.6 %) para RTP. Es posible obtener híbridos de alto rendimiento y heterosis mediante cruzas entre FHC.

Palabras clave: efectos genéticos, cruzas dialélicas, efectos maternos, hibridación.

Tesis de Doctorado en Ciencias en Horticultura, Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo
Autor: Héctor Luna Vicente
Director de Tesis: Dr. Aureliano peña Lomelí
Artículo enviado para publicación en la Revista Chapingo Serie Horticultura, enviado 28 de mayo de 2024.

COMBINATIVE ABILITY AND HETEROSIS BETWEEN FULL-SIBLING FAMILIES OF TOMATILLO (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.)

4.2 ABSTRACT

It is possible to hybridize *Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm. between full-sibling families (FSF), despite its self-incompatibility. The objective was to assess the magnitude of interfamilial heterosis, identify potential heterotic patterns, and determine the relative importance of general and specific combining ability on yield and its components. Ten FSF were selected from four varieties: two from Morado and two from Manzano, three from Tecozautla and three from Diamante, each with six cycles of fraternal crosses and five of plant-to-plant (PaP) crosses. In 2022, diallel crosses were performed and evaluated in 2023 under a randomized complete block design with four replications. Total yield per plant (RTP), average fruit weight (PPF), and total number of fruits per plant (FTP) were evaluated in two harvests. General combining ability (GCA) and specific combining ability (SCA), maternal effect (ME), reciprocal effect (RE), average heterosis (h), specific heterosis (Sij), varietal heterosis (hi), relative to the mid-parent (Hij), and to the best parent (HSij) were estimated. GCA effects were more important than SCA effects for RTP, PPF, and FTP. The significance of ME implies that cytoplasmic genes are involved in the expression of all three traits. The potential FSF for improvement through hybridization are the 10th from Morado, the 8th from Diamante, and the 2nd from Manzano. Cross 3 x 7 had the highest HSij (102.6 %) for RTP. High-yielding hybrids and heterosis can be obtained through crosses between FSF.

Index words: genetic effects, diallel crosses, maternal effects, hybridization.

Doctoral Thesis in Science, in Horticulture, Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo
Author: Héctor Luna Vicente
Advisor: Dr. Aureliano peña Lomelí
Artícle sent to publication in Revista Chapingo Serie Horticultura, 28 May 2024.

4.3 Introducción

En México se encuentra una amplia variabilidad genética de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.), distribuida en todo el país (Santiaguillo-Hernández et al., 1994). En general, los agricultores que cultivan esta hortaliza obtienen sus semillas de variedades nativas debido a la baja disponibilidad en el mercado de semillas mejoradas (Santiaguillo-Hernández et al., 2012).

En 2023, los productores cosecharon 756,000 toneladas con rendimiento promedio de 18.6 $t \cdot ha^{-1}$. Del total, el 23.7 % se destinó al comercio exterior (Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera [SIAP], 2023). El rendimiento promedio potencial bajo riego fue de 49.4 $t \cdot ha^{-1}$(López-López et al., 2009). Por esta situación, surge la necesidad de generar variedades más productivas.

Actualmente hay 21 variedades registradas de las cuales 12 fueron mejoradas por selección (Peña-Lomelí & Márquez-Sánchez, 1990; Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas [SNICS], 2023). Esto se debe a que la especie presenta autoincompatibilidad gametofítica (Pandey, 1957) que dificulta la generación de líneas altamente endogámicas necesarias para una hibridación clásica (Bernardo, 1994), donde los híbridos rinden más que las variedades mejoradas (Hochholdinger & Baldauf, 2018; Russell, 1991).

Sin embargo, a través de hibridaciones intervarietales se ha logrado obtener híbridos sobresalientes de tomate de cáscara. Peña-Lomelí et al. (1998) encontraron en un dialélico entre ocho variedades de tomate de cáscara que la cruza entre las variedades Verde Puebla y CHF1-Chapingo rindió 14.29 % más respecto al mejor progenitor (Verde Puebla), mismo que fue el mejor de todos los progenitores.

Por otra parte, Sahagún-Castellanos et al. (1999) al realizar cruzas intervarietales entre tres genotipos hallaron que la cruza entre Salamanca y Rendidora rindió 138.7 % más respecto al mejor progenitor (Salamanca), que a su vez fue el mejor progenitor de todos.

Santiaguillo-Hernández et al. (2004) encontraron un híbrido (C127) obtenido de cruzas planta a planta (PaP) entre dos variedades que rindió 40.6 % más respecto al mejor progenitor (CHF1-Chapingo).

En tomate de cáscara no es posible generar endogamia por autofecundación recurrente, pero sí mediante apareamiento en familias de hermanos completo. De hecho, se ha generado endogamia a través de cruzas planta a planta en familias de cuatro variedades, lo que disminuyó el rendimiento (Barrera-Irigoyen et al., 2021).

Con el objeto de identificar progenitores para la formación de híbridos sobresalientes es necesario conocer la aptitud combinatoria (Sahagún-Castellanos et al., 1999). Esta se define como la capacidad de una línea endogámica para transmitir el comportamiento deseable a la progenie híbrida, se divide en aptitud combinatoria general (ACG), que se debe a efectos aditivos, y específica (ACE), debida a efectos de dominancia e interacción epistática (Sprague & Tatum, 1942). Ambos tipos de acción génica son fundamentales en el control genético de los caracteres y la estimación de su contribución relativa es esencial para definir el sistema de mejoramiento a emplear, ya sea selección recurrente o hibridación (Lynch & Walsh, 1998).

Un procedimiento muy útil para obtener esta información son las cruzas dialélicas (Aquaach, 2012), que consisten en realizar cruzas entre un grupo de p progenitores. El más utilizado es el propuesto por Griffing (1956) en sus cuatro métodos: 1) los p^2 combinaciones, 2) los p progenitores y las $p(p-1)/2$ cruzas directas, 3) las $p(p-1)/2$ cruzas directas y las $p(p-1)/2$ cruzas recíprocas, y 4) las $p(p-1)/2$ cruzas directas. En el caso del método 1, permiten estimar efectos de ACG, ACE, efectos maternos, efectos recíprocos y heterosis.

Es importante estudiar la heterosis intervarietal en tomate de cáscara, ya que la presencia de alta heterosis permitirá encaminar los esfuerzos hacia el inicio de un programa de hibridación (Peña-Lomelí et al., 1998).

La explotación de la heterosis en la agricultura tiene una destacada importancia económica, pues esta describe al fenómeno por el cual los híbridos que resultan de cruzas entre progenitores genéticamente divergentes son generalmente superiores a sus progenitores (East & Jones, 1919; Shull, 1908). Para explicar este fenómeno, se propusieron tres hipótesis: la dominancia (Bruce, 1910; Davenport, 1908), sobredominancia (East 1908; Shull, 1908) y epistasis (Jinks & Jones, 1958). Diversos estudios han señalado que las tres hipótesis contribuyeron en cierta forma a este fenómeno (García et al., 2008; He & Zhang, 2011; Xiao et al., 2021).

La medición cuantitativa de la heterosis se realiza respecto al progenitor medio y al mejor progenitor, pero sólo esta última tiene el mayor interés comercial (Hallauer et al. 2010). Gardner & Eberhart (1966) aportaron una mayor comprensión de la heterosis en cruzas dialélicas intervarietales representada como componentes de las medias. La heterosis total de una cruza dialélica, se puede dividir en tres componentes: la heterosis media de todas las cruzas, la heterosis varietal de cada progenitor involucrado en la cruza y su heterosis específica correspondiente (Hallauer et al., 2010).

En tomate de cáscara se puede desarrollar un programa de hibridación, ya sea mediante cruzas entre familias de hermanos completos o entre doble haploides obtenidos *in vitro* (Peña-Lomelí & Márquez-Sánchez, 1990). No obstante, mantener la estabilidad genética de los progenitores a lo largo de los ciclos de incremento de su semilla es un problema que puede ser abordado mediante un protocolo eficiente de cruzas fraternales de las familias o de propagación *in vitro* de los doble haploides, para mantener el genotipo de los progenitores (Hartman & Kester, 2017; Manzo-González et al., 1998; Van & Kroon, 1990).

Con base en lo anterior, en el presente trabajo se realizó un experimento bajo el método uno del diseño dialélico de Griffing (1956), entre diez familias de hermanos completos de cuatro variedades, con los objetivos de evaluar la magnitud de la heterosis intervarietal, identificar los patrones heteróticos potenciales, y determinar la importancia relativa de la aptitud combinatoria general y específica sobre el rendimiento y sus componentes, bajo

la hipótesis de que existe divergencia genética entre las familias de hermanos completos de las cuatro variedades, con potencial para producir híbridos de alta heterosis respecto al mejor progenitor.

4.4 Materiales y métodos

El presente estudió se realizó en otoño-invierno 2022-2023 en un invernadero y en primavera-verano de 2023 en el lote X9 del Campo Agrícola Experimental de la Universidad Autónoma Chapingo (19° 29' N y 98° 53' O; 2240 msnm). En invernadero se realizaron las cruzas dialélicas entre diez progenitores y en campo se realizó la evaluación de los híbridos y los progenitores del dialélico.

Se evaluaron diez familias de hermanos completos (FHC) de cuatro variedades de tomate de cáscara: dos de Morado San Miguel, dos de Manzano, tres de Tecozautla y tres de Diamante. Las familias fueron obtenidas originalmente de las cuatro variedades, cada una con seis ciclos de cruzas fraternales (#) y dos de cruzas planta a planta (PaP). Estas familias se avanzaron con tres ciclos de cruzas PaP y al final cada familia tuvo seis ciclos de cruzas # y cinco de cruzas PaP, excepto el progenitor 10 (Cuadro 1).

Cuadro 1. Genealogía de las diez familias de hermanos completos (progenitores) utilizados para el dialélico en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en Chapingo, México de 2018 a 2023.

P	V	FHC	Genealogía	Ciclos
1	M	M1	6#/PaP_1 18-19/PaP_2 19-20/PaP_3 V21/PaP_4 21-22/PaP_5V23	6# / 5 PaP
2	M	M2	6#/PaP_1 18-19/PaP_2 19-20/PaP_3 V21/PaP_4 21-22/PaP_5V23	6# / 5 PaP
3	T	T1	6#/PaP_1 18-19/PaP_2 19-20/PaP_3 V21/PaP_4 21-22/PaP_5V23	6# / 5 PaP
4	T	T2	6#/PaP_1 18-19/PaP_2 19-20/PaP_3 V21/PaP_4 21-22/PaP_5V23	6# / 5 PaP
5	T	T3	6#/PaP_1 18-19/PaP_2 19-20/PaP_3 V21/PaP_4 21-22/PaP_5V23	6# / 5 PaP
6	D	D1	6#/PaP_1 18-19/PaP_2 19-20/PaP_3 V21/PaP_4 21-22/PaP_5V23	6# / 5 PaP
7	D	D2	6#/PaP_1 18-19/PaP_2 19-20/PaP_3 V21/PaP_4 21-22/PaP_5V23	6# / 5 PaP
8	D	D3	6#/PaP_1 18-19/PaP_2 19-20/PaP_3 V21/PaP_4 21-22/PaP_5V23	6# /5 PaP
9	M	S2	6#/PaP_1 18-19/PaP_2 19-20/PaP_3 V21/PaP_4 21-22/PaP_5V23	6# / 5 PaP
10	M	S3	6#/ NGS / NGS /PaP_1 V21/PaP_2 21-22/PaP_3V23	6# / 3 PaP

P : progenitores; V : Variedades; FHC : familia de hermanos completos; M : variedad Manzano; T : variedad Tecozautla; D : variedad Diamante; S : Variedad Morado San Miguel (Morado); 6# : seis ciclos de cruzas fraternales; PaP : cruzas planta a planta; NGS : no germinó la semilla y se partió de 6#.

En el ciclo otoño-invierno 2022-2023, se establecieron en hidroponía bajo invernadero las plantas de cada FHC (10 en total). A los 15 días después del trasplante (ddt) se seleccionaron las cuatro mejores plantas de cada familia utilizadas como hembras, bajo criterios de sanidad, altura, vigor y número de flores.

Para la generación de híbridos, en las plantas seleccionadas se realizaron cruzas bajo el sistema de apareamiento del método I de Griffing (1956) y en las familias progenitoras se realizaron cruzas fraternales. Estas cruzas se llevaron a cabo mediante la técnica de polinización controlada descrita por Peña-Lomelí et al. (2018). Durante el ciclo de crecimiento y desarrollo del cultivo, el sustrato utilizado fue tezontle y los riegos fueron diarios con la solución nutritiva de Steiner al 100 % (Steiner, 1984).

En el ciclo primavera-verano de 2023, se realizó la evaluación de los híbridos. La siembra se hizo en charolas de poliestireno de 200 cavidades con turba como sustrato. Se colocaron de dos a tres semillas por cavidad en función de su disponibilidad. Las plánulas se mantuvieron en condiciones de invernadero y el riego se aplicó cada tercer día con agua la primera semana, con solución nutritiva Steiner al 50 % durante la segunda y

tercera semanas, y finalmente se regó al 100 % la última semana (Steiner, 1984). Se hizo el aclareo a una planta por cavidad dos semanas después de la siembra.

La evaluación se estableció en el lote X9 del campo experimental, en el que se barbechó, rastreo, niveló y surcó a 1.2 m de distancia. Se utilizó manguera con goteros separados a 30 cm. El trasplante se realizó el 2 de abril y se colocó una plántula por cada gotero. Se estableció un diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. Cada unidad experimental consistió en un surco de 5.1 m (18 plantas). Se realizó una fertilización de fondo (100-100-50) con urea, fosfato diamónico y cloruro de potasio. Transcurridas dos semanas, se aplicó la urea en el sistema de riego. Durante el desarrollo del cultivo se aplicaron semanalmente 30 kg de urea por hectárea, fertilizantes foliares y reguladores del crecimiento (Bayfolan Forte® y Agromil®). Se hicieron aplicaciones preventivas para plagas y enfermedades (Confidor® [Imidacloprid], Lannate® [Metomilo], Tokat® 240 CE [metalaxil] y Tecto® [Tiabendazol]). Las malezas fueron manejadas mecánicamente con escardas, deshierbes manuales y aplicación del herbicida Provence 75 WG® (Isoxaflutole) 112.5 $g_{i.a.} \cdot ha^{-1}$ aplicado con mochila aspersora. Además, se realizó la extracción de plantas enfermas de hongos y virus, a las que se realizó un diagnóstico fitosanitario de virus (TEV, CMV, AMV, TSWV y TBV) y hongos (*Rhizoctonia solani, Fusarium solani, Fusarium oxyspotum* y *Pythium*).

La primera cosecha se llevó a cabo el 7 de junio y la segunda se realizó 23 de junio.
Los caracteres evaluados fueron: peso promedio de fruto (PPF) expresado en gramos y cuantificado como promedio de dos cortes, en cada uno de los cuales el dato se obtuvo de una muestra de 10 frutos donde se midió su peso; rendimiento total de por planta (RTP), expresado en kilogramos y resultante de la suma de los dos cortes realizados; y número total de frutos por planta (FTP), dato que se obtuvo de la suma del número de frutos promedio por planta cosechados en cada corte. Para el peso de frutos se utilizó una báscula marca “Torrey” con capacidad máxima de 40 kg y precisión de un gramo.

En los tres caracteres evaluados, se estimaron los efectos genéticos de aptitud combinatoria [general (ACG) y específica (ACE)], los maternos (EM) y los recíprocos

(ER), mediante el análisis de varianza con el modelo fijo del método I de Griffing y el procedimiento de Mastache (Griffing, 1956; Mastache-Lagunas & Martínez-Garza, 2003).

Para estimar la significancia de la heterosis media y la específica se llevó a cabo una prueba de *t* de Student ($p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$). Para la significancia de la heterosis respecto al progenitor medio y al mejor progenitor se realizó una prueba de F ($p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$).

4.5 Resultados y discusión

De acuerdo con el análisis de varianza, el factor cruza y los efectos de ACG fueron altamente significativos ($p \leq 0.01$) para los caracteres rendimiento total por planta (RTP), peso promedio de fruto (PPF) y número total de frutos por planta (FTP) (Cuadro 2). Los efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) fueron altamente significativos ($p \leq 0.01$) para las variables RTP y PPF, y significativos ($p \leq 0.05$) para FTP.

La significancia en ACG y ACE indica la contribución de los efectos genéticos aditivos y no aditivos en el rendimiento total por planta, el peso promedio de fruto y el número total de frutos por planta. Además, un mayor valor de los cuadrados medios de los efectos de ACG que los de ACE implica que los efectos aditivos son más importantes que los no aditivos en la expresión de RTP, PPF y FTP (Moterle et al., 2011; Sprague y Tatum, 1942).

Los efectos maternos fueron altamente significativos para los tres caracteres, lo que indica que para estas características también son importantes los efectos genéticos extranucleares (Kang et al., 1999). Tal y como lo demostraron Sahagún et al. (1999) al estudiar los cruzamientos entre dos variedades y un genotipo silvestre, encontraron efectos maternos significativos para rendimiento de fruto. Los efectos recíprocos no fueron significativos para los tres caracteres (Cuadro 2). Esto coincide con Peña et al. (1998) excepto para los efectos maternos, en donde no encontraron significancia al cruzar ocho variedades de tomate de cáscara.

Cuadro 2. Cuadrados medios del análisis de varianza con el método I de cruzas dialélicas de Griffing (1956) para tres caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en Chapingo, México, 2023.

FV	GL	RTP		PPF		FTP	
Bloques	3	0.160		37.24		279.24	**
Cruzas	98	0.136	**	98.82	**	205.55	**
ACG	9	0.374	**	582.90	**	897.54	**
ACE	45	0.144	**	63.79	**	131.30	*
EM	9	0.193	**	82.42	**	352.95	**
ER	36	0.049		22.93		82.81	
Error	294	0.064		29.00		82.45	
Total	395						
CV		37.4		19.5		36.5	

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; RTP : rendimiento total por planta; PPF : peso promedio de fruto; FTP : número total de frutos por planta. * y ** : significativo con $p \leq 0.05$ y $p \leq 0.01$, respectivamente.

Los cinco progenitores con mayor ACG para el carácter RTP fueron el 2, 6, 8, 3 y 10, de los cuales solo el progenitor 2 resultó superior a las demás familias, pero no fueron estadísticamente diferentes entre sí (p = 0.05). Para PPF, el de mayor ACG fue el progenitor 4, en tanto que para FTP los mayores valores de ACG fueron para los progenitores 6, 8 y 10; el de menor ACG fue el progenitor 4 (Cuadro 3).

Con base en las medias y la ACG de los progenitores y considerando el mayor RTP, tamaño de fruto (mayor PPF y menos FTP) y ACG para estos caracteres, las mejores familias para un programa de selección recíproca recurrente o para generar líneas con el objetivo de crear híbridos son los progenitores 2 y 6 (Sprague & Tatum; 1942; Griffing, 1956; Moll et al., 1965) (Cuadros 3 y 4).

Cuadro 3. Mejor predictor lineal insesgado para efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de 10 progenitores para tres caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en Chapingo, México, 2023.

Progenitor	RTP	PPF	FTP
1	-0.009 bcde[z]	0.124 bcd	-1.499 cd
2	0.053 a	1.485 bc	0.681 b
3	0.022 abcd	1.883 b	-0.531 bc
4	-0.040 ef	3.887 a	-4.821 e
5	-0.036 def	0.961 bc	-2.722 d
6	0.050 ab	-1.072 d	3.597 a
7	-0.011 cde	0.376 bcd	-0.869 bcd
8	0.045 abc	-0.223 cd	2.761 a
9	-0.076 f	-3.552 e	-0.937 bcd
10	0.005 abcde	-3.908 e	4.467 a

RTP : rendimiento total por planta; PPF : peso promedio de fruto; FTP : número total de frutos por planta.
[z]valores con la misma letra, dentro de cada columna, no son diferentes (t de Student, $P = 0.05$)

Cuadro 4. Medias de diez progenitores, heterosis varietal y heterosis media para tres caracteres de fruto evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en Chapingo, México, 2023.

	RTP		PPF		FTP	
Progenitor	**Media**	**hi**	**Media**	**hi**	**Media**	**hi**
1	0.205	0.15	18.8	3.04	10.6	4.50
2	0.679	-0.03	28.7	-1.60	22.3	0.16
3	0.509	0.02	28.6	-0.92	19.2	0.31
4	0.263	0.05	31.1	0.43	8.1	1.00
5	0.334	0.01	24.3	0.63	13.7	0.59
6	0.776	-0.10	21.7	-0.77	36.3	-4.43
7	0.331	0.07	21.0	1.91	16.0	2.14
8	0.704	-0.06	21.2	0.90	34.5	-4.66
9	0.410	-0.13	16.9	-1.20	24.7	-3.92
10	0.446	0.02	17.9	-2.41	25.0	4.30
$\bar{h}$		0.23		5.02		4.37

RTP : rendimiento total por planta (kg); PPF : peso promedio de fruto (g); FTP : número total de frutos por planta; hi : heterosis varietal; $\bar{h}$: heterosis media.

Para los efectos maternos (EM), el progenitor 10 fue superior en EM positivos a los demás progenitores para RTP, mientras que los progenitores 1 y 7 presentaron el valor negativo más bajo, los cuales no fueron diferentes entre sí. En PPF el mayor EM positivo fue del progenitor 4. En contraste, los progenitores 2, 5 y 7 presentaron el menor valor negativo. Finalmente, para la variable FTP, el progenitor 10 tuvo el mayor valor positivo, en tanto que los progenitores 1, 7 y 9 tienen un valor negativo inferior. Con base en estos efectos maternos, es preferible utilizar el progenitor 7 como macho para los tres caracteres. De manera similar, el progenitor 1 debe ser empleado como macho para RTP y FTP. En contraste, es recomendable utilizar el progenitor 10 como hembra para RTP y FTP (Cuadro 5).

Los efectos genéticos de ACE (Cuadro 6) de las cruzas de 2 x 8, 1 x 8 y 3 x 7 fueron superiores a 14 cruzas que tuvieron una ACE menor o igual a -0.05 para RTP de acuerdo con la prueba de *t* (p = 0.05). En PPF las cruzas 1 x 7, 2 x 6, 3 x 7, 2 x 4, 4 x 7 y 4 x 8 expresaron mayores efectos de ACE que ocho cruzas con una ACE menor o igual a -1.6. Para FTP, la cruza 6 x 10 presentó efectos de ACE mayores que dos cruzas con una ACE menor o igual a -2.38 de acuerdo con la prueba de t. En las cruzas anteriores los efectos de ACE fueron más importantes que los de ACG de los progenitores. Evidentemente, la mayor expresión de los caracteres en las cruzas estuvo relacionado con los mayores efectos de ACE. También, se puede inferir que la cruza 2 x 8 expresó un alto RTP y el mayor efecto de ACE por lo que sus progenitores (el 2 y el 8) son la mejor opción para derivar líneas o familias para un programa de mejoramiento genético por hibridación, ya que además presentaron valores superiores de medias y de ACG (Cuadro 6).

Cuadro 5. Mejor predictor lineal insesgado para efectos maternos (EM) de 10 progenitores para tres caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en Chapingo, México, 2023.

Progenitor	RTP	PPF	FTP
1	-0.044 f[z]	0.198 b	-2.171 h
2	0.023 b	-0.912 f	1.421 b
3	-0.002 d	0.091 c	0.080 e
4	0.009 c	1.261 a	-0.511 g
5	0.003 c	-0.242 f	0.343 d
6	0.025 b	0.778 b	1.418 c
7	-0.055 f	-1.097 f	-2.371 h
8	0.009 b	0.068 d	0.065 f
9	-0.029 e	-0.197 e	-1.149 h
10	0.061 a	0.053 e	2.874 a

RTP : rendimiento total por planta; PPF : peso promedio de fruto; FTP : número total de frutos por planta.
[z]valores con la misma letra, dentro de cada columna, no son diferentes (t de Student, $P \leq 0.05$)

Los progenitores 6, 8 y 2, expresaron el mayor RTP; los progenitores 4, 2 y 3 presentaron el mayor PPF, y para FTP fueron el 6 y el 8. Los progenitores con mayor heterosis varietal fueron para RTP el 1, para PPF el 1 y el 7, y para FTP el 1 y el 10. La heterosis media no fue significativa en las tres variables (Cuadro 4). Sin embargo, se puede notar que los híbridos presentan una mejor expresión que los progenitores en las tres variables evaluadas, como se puede constatar con las predicciones de ACE (Cuadro 6).

Cuadro 6. Mejor predictor lineal insesgado para efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) de las cruzas de diez progenitores (ij = ji) para tres caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en Chapingo, México, 2023.

i	j	RTP	PPF	FTP	i	j	RTP	PPF	FTP
1	1	-0.19	-3.58	-2.78	4	5	-0.02	-0.59	0.75
1	2	-0.05	-1.64	-0.57	4	6	0.03	0.56	-0.20
1	3	0.04	-0.09	0.43	4	7	0.05	2.10	0.76
1	4	0.06	-0.34	1.95	4	8	-0.05	2.35	-2.22
1	5	0.07	1.26	1.02	4	9	-0.01	-0.90	0.09
1	6	-0.06	-0.05	-1.65	4	10	-0.02	-0.14	-0.95
1	7	0.00	2.14	0.26	5	5	-0.11	-2.08	-1.42
1	8	0.13	1.92	1.44	5	6	0.02	0.88	-0.01
1	9	0.04	0.95	1.03	5	7	0.07	1.30	1.06
1	10	0.05	1.96	0.28	5	8	0.05	1.47	0.18
2	2	-0.04	-0.72	-0.97	5	9	-0.01	1.25	0.03
2	3	-0.03	-0.97	-0.87	5	10	0.02	-0.83	1.38
2	4	0.02	2.33	-0.88	6	6	0.00	-1.47	1.03
2	5	-0.08	0.24	-2.60	6	7	0.04	-0.52	0.72
2	6	0.09	2.04	-0.14	6	8	-0.03	-1.36	-0.90
2	7	0.04	-0.86	1.14	6	9	-0.03	-0.34	-0.39
2	8	0.16	1.23	2.16	6	10	0.10	-0.33	3.80
2	9	0.04	-1.38	2.87	7	7	-0.13	-2.90	-1.77
2	10	0.05	0.40	1.03	7	8	-0.12	-2.02	-1.99
3	3	-0.09	-1.08	-1.13	7	9	-0.05	1.10	-1.67
3	4	0.01	-0.27	0.51	7	10	-0.02	-0.55	0.14
3	5	-0.08	-1.24	-1.17	8	8	-0.02	-2.35	1.01
3	6	-0.01	0.20	-1.14	8	9	-0.10	-1.61	-1.66
3	7	0.15	2.34	2.13	8	10	0.05	-0.46	1.40
3	8	0.08	1.90	1.22	9	9	-0.05	-1.43	0.42
3	9	-0.01	1.57	-0.86	9	10	-0.11	-1.52	-1.24
3	10	0.04	-1.03	1.34	10	10	-0.10	-0.75	-2.18
4	4	-0.14	-1.68	-1.75					

i : progenitor femenino; j : progenitor masculino; RTP : rendimiento total por planta; PPF : peso promedio de fruto; FTP : número total de frutos por planta; * : significativo con $P \leq 0.05$.

La cruza 10 x 8 superó en RTP a tres de los progenitores utilizados en las cruzas. La 2 x 8 superó a dos de los progenitores y la 8 x 1 supero a dos, de los cuales uno es progenitor de la misma cruza, y las cruzas 3 x 7, 2 x 6 y 10 x 2 superaron al progenitor 1 estadísticamente. Por otra parte, las cruzas 9 x 10, 7 x 8 y 9 x 8 fueron las de menor valor para RTP. Para PPF, la cruza 4 x 8 superó a siete progenitores empleados en las cruzas

de los cuales el uno participó en dicha cruza y la 4 x 2 superó estadísticamente a seis progenitores. En contraste, las cruzas 10 x 9 y 9 x 10 resultaron con menor valor para PPF. Para FTP, la cruza 10 x 8 fue superior a cinco de los progenitores involucrados en las cruzas, la 10 x 6 superó a cuatro y la 10 x 2 superó estadísticamente a tres progenitores. Por otra parte, las cruzas 3 x 5, 7 x 8 y 5 x 2 presentaron menor FTP (Cuadro 7).

Los progenitores de la cruza de mayor rendimiento de fruto fueron el 10 y el 8, los cuales presentaron efectos de signo positivo (favorables) en ACG (0.05) y ACE (0.05). En los ochos cruzas con mayor RTP, el progenitor 10 participó en tres, el 8 en cuatro, el 2 en cuatro, el 1 en una, el 3 en una, el 6 en una y el 7 en una (Cuadro 7).

Con base en el análisis de medias de cruzas y considerando los efectos de ACG de los progenitores que participaron en la generación de híbridos sobresalientes, se puede inferir que los mejores progenitores para producir híbridos de alto rendimiento son el 2 de Manzano, el 10 de Morado y el 6 y el 8 de Diamante (Cuadro 7).

La heterosis estimada respecto al progenitor medio (Hij) fue altamente significativa ($p \leq 0.01$) en 12 cruzas para RTP, 16 cruzas para PPF y 5 cruzas para FTP. De estas, las cruzas 4 x 7, 7 x 1, 7 x 3, 8 x 1 y 10 x 1 fueron altamente significativos ($p \leq 0.01$) para RTP y PPF, en tanto que las cruzas 4 x 1, 10 x 2 y 10 x 8 lo fueron para RTP y FTP. Adicionalmente, fue significativa ($p \leq 0.05$) en 16 cruzas para RTP, 13 cruzas PPF y 12 cruzas para FTP, de las cuales, las cruzas 1 x 3 y 7 x 4 presentaron valores significativos ($p \leq 0.05$) para RTP y PPF; las 5 x 7 y 9 x 1 fueron para RTP y FTP, y las cruzas 3 x 7, 4 x 1 y 5 x 1 fueron para PPF y FTP. Para todos los casos anteriores y en las tres características, la heterosis respecto al progenitor medio fue positiva, excepto la cruza 9 x 8 que resultó negativa para FTP.

Para RTP, las cruzas 10 x 8, 2 x 8, y 8 x 1, 3 x 7, 2 x 6 y 10 x 2 resultaron con Hij significativa y con los rendimientos superiores, lo que implica la predominancia de los efectos de ACE sobre los de ACG, es decir, los efectos de dominancia y epistáticos son el tipo de acción génica más importante en la expresión de este carácter para estas cruzas (Peña et al., 1998) (Cuadro 7).

Cuadro 7. Medias de cruzas entre diez progenitores, heterosis respecto al progenitor medio y heterosis específica para tres caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en Chapingo, México, 2023.

		RTP			PPF			FTP		
i	**j**	**Media**	**Hij**	**Sij**	**Media**	**Hij**	**Sij**	**Media**	**Hij**	**Sij**
1	**2**	0.625	0.183	-0.175	27.5	3.7	-2.7	19.9	3.5	-5.6
1	**3**	0.674	0.316 *	-0.089	31.2	7.5 *	0.3	18.8	4.0	-5.2
1	**4**	0.685	0.451 **	0.012	28.5	3.5	-5.0 *	22.0	12.6 *	2.7
1	**5**	0.684	0.415 *	0.017	32.2	10.6 **	1.9	21.6	9.5	0.0
1	**6**	0.615	0.124	-0.165	28.2	7.9 *	0.6	21.2	-2.3	-6.7
1	**7**	0.581	0.312 *	-0.146	30.1	10.2 **	0.3	20.9	7.7	-3.3
1	**8**	0.835	0.380 *	0.057	31.4	11.4 **	2.4	25.5	3.0	-1.2
1	**9**	0.587	0.279	0.020	27.7	9.9 **	3.0	20.2	2.5	-2.4
1	**10**	0.568	0.243	-0.171	26.0	7.7 *	2.0	24.3	6.5	-6.6
2	**1**	0.639	0.197	-0.161	25.1	1.3	-5.1 *	25.3	8.9	-0.1
2	**3**	0.756	0.162	-0.057	27.8	-0.9	-3.4	26.7	6.0	1.1
2	**4**	0.751	0.280	0.028	33.8	3.9	0.1	19.2	4.0	-1.6
2	**5**	0.665	0.158	-0.053	30.2	3.7	-0.3	18.2	0.2	-5.0
2	**6**	1.034	0.307	0.204	28.5	3.2	0.6	34.3	5.1	5.0
2	**7**	0.840	0.335 *	0.063	27.5	2.6	-2.7	29.8	10.7	4.0
2	**8**	1.055	0.364 *	0.227 *	26.8	1.8	-2.5	38.3	9.9	10.0 *
2	**9**	0.849	0.304	0.231 *	22.7	-0.1	-2.3	38.6	15.1 *	14.5 **
2	**10**	0.634	0.071	-0.156	26.4	3.1	2.1	23.1	-0.5	-9.4 *
3	**1**	0.846	0.489 **	0.083	27.7	4.0	-3.2	29.1	14.2 *	5.0
3	**2**	0.622	0.028	-0.191	30.7	2.0	-0.5	18.9	-1.8	-6.7
3	**4**	0.621	0.235	-0.064	33.8	4.0	-0.6	19.0	5.3	-0.4
3	**5**	0.481	0.059	-0.199	30.2	3.8	-0.9	15.8	-0.6	-5.9
3	**6**	0.708	0.066	-0.084	27.7	2.6	-0.8	24.1	-3.6	-3.9
3	**7**	1.031	0.611 **	0.292 *	33.1	8.3 *	2.3	32.5	14.9 *	8.1 *
3	**8**	0.864	0.257	0.073	33.2	8.3 *	3.3	30.6	3.8	3.7
3	**9**	0.554	0.095	-0.026	27.9	5.2	2.3	19.9	-2.1	-2.9
3	**10**	0.841	0.364 *	0.089	24.4	1.1	-0.5	35.0	12.9 *	4.0
4	**1**	0.786	0.552 **	0.114	33.5	8.5 *	0.0	25.1	15.7 **	5.9
4	**2**	0.708	0.237	-0.015	40.2	10.3 **	6.5 **	17.8	2.6	-2.9
4	**3**	0.741	0.355 *	0.055	31.9	2.0	-2.5	22.6	9.0	3.3
4	**5**	0.515	0.216	-0.076	29.1	1.4	-4.7	17.4	6.5	0.5
4	**6**	0.619	0.100	-0.083	34.6	8.2 *	3.5	17.6	-4.6	-5.6
4	**7**	0.750	0.452 **	0.100	37.6	11.6 **	4.2	21.7	9.7	2.2
4	**8**	0.722	0.239	0.021	41.6	15.5 **	9.1 **	17.7	-3.6	-4.3
4	**9**	0.584	0.248	0.094	28.8	4.9	0.6	18.1	1.7	0.3
4	**10**	0.580	0.226	-0.082	29.5	5.0	2.0	20.3	3.8	-5.9

i : progenitor femenino; j : progenitor masculino; RTP : rendimiento total por planta (kg); PPF : peso promedio de fruto (g); FTP : número total de frutos por planta; Hij : heterosis respecto progenitor medio; Sij : heterosis específica; * y ** : significativo con $P \leq 0.05$ y $P \leq 0.01$, respectivamente.

Cuadro 7. Continuación…

		RTP			PPF			FTP		
i	**j**	**Media**	**Hij**	**Sij**	**Media**	**Hij**	**Sij**	**Media**	**Hij**	**Sij**
5	**1**	0.820	0.550 **	0.152	29.6	8.1 *	-0.6	24.9	12.8 *	3.3
5	**2**	0.455	-0.051	-0.263 *	30.6	4.1	0.1	14.3	-3.7	-8.8 *
5	**3**	0.579	0.158	-0.101	26.2	-0.2	-4.9 *	21.5	5.1	-0.2
5	**4**	0.608	0.309	0.017	33.7	6.0	-0.1	21.1	10.2	4.2
5	**6**	0.717	0.162	0.019	29.9	6.9 *	2.0	25.9	0.9	0.4
5	**7**	0.766	0.433 *	0.121	28.5	5.9	-1.7	27.8	13.0 *	5.9
5	**8**	0.721	0.202	0.025	27.9	5.1	-1.4	25.4	1.3	1.0
5	**9**	0.621	0.249	0.136	27.7	7.2 *	2.7	22.9	3.7	2.7
5	**10**	0.588	0.198	-0.070	24.6	3.5	0.3	24.5	5.2	-4.0
6	**1**	0.607	0.116	-0.173	24.9	4.6	-2.7	24.4	1.0	-3.4
6	**2**	0.822	0.095	-0.008	34.7	9.5 **	6.8 *	23.3	-6.0	-6.1
6	**3**	0.763	0.120	-0.030	29.8	4.6	1.3	26.0	-1.8	-2.0
6	**4**	0.837	0.318 *	0.134	28.1	1.7	-3.0	28.7	6.5	5.6
6	**5**	0.710	0.155	0.013	28.1	5.1	0.2	25.6	0.6	0.0
6	**7**	0.809	0.256	0.053	25.6	4.2	-2.0	30.6	4.5	2.4
6	**8**	0.547	-0.193	-0.261 *	21.5	0.0	-5.1 *	24.7	-10.7	-6.0
6	**9**	0.763	0.171	0.166	24.1	4.8	1.7	33.1	2.6	6.6
6	**10**	0.776	0.166	0.007	21.7	1.9	0.1	38.5	7.9	3.7
7	**1**	0.733	0.465 **	0.007	33.5	13.6 **	3.7	25.4	12.2 *	1.1
7	**2**	0.721	0.215	-0.057	28.3	3.5	-1.9	25.4	6.2	-0.4
7	**3**	0.868	0.448 **	0.128	34.8	10.0 **	4.0	25.3	7.7	0.9
7	**4**	0.665	0.367 *	0.015	33.4	7.4 *	0.0	20.6	8.5	1.0
7	**5**	0.731	0.398 *	0.086	33.9	11.3 **	3.7	20.2	5.4	-1.7
7	**8**	0.374	-0.144	-0.382 **	25.4	4.3	-3.6	15.4	-9.9	-11.7 *
7	**9**	0.440	0.069	-0.105	21.8	2.9	-2.8	20.4	0.0	-2.6
7	**10**	0.761	0.372	0.044	23.9	4.5	0.0	34.3	13.8	3.0
8	**1**	1.045	0.590 **	0.267 *	30.3	10.3 **	1.3	34.1	11.5 *	7.3
8	**2**	1.026	0.334 *	0.197	35.2	10.2 **	5.9 *	29.3	0.9	1.1
8	**3**	0.892	0.285	0.101	32.0	7.1 *	2.1	29.8	3.0	2.9
8	**4**	0.464	-0.019	-0.237 *	29.1	3.0	-3.4	16.7	-4.7	-5.4
8	**5**	0.812	0.293	0.116	33.9	11.2 **	4.6 *	25.3	1.3	1.0
8	**6**	0.873	0.134	0.065	26.3	4.8	-0.3	33.2	-2.2	2.5
8	**7**	0.639	0.122	-0.116	23.0	1.9	-6.0 *	28.1	2.9	1.0
8	**9**	0.586	0.029	-0.010	22.1	3.1	-1.6	26.8	-2.8	1.4
8	**10**	0.520	-0.055	-0.248 *	21.4	1.9	-1.6	22.7	-7.0	-11.0 *

i : progenitor femenino; j : progenitor masculino; RTP : rendimiento total por planta (kg); PPF : peso promedio de fruto (g); FTP : número total de frutos por planta; Hij : heterosis respecto progenitor medio; Sij : heterosis específica; * y ** : significativo con $P \leq 0.05$ y $P \leq 0.01$, respectivamente.

Cuadro 7. Continuación…

		RTP			PPF			FTP		
i	**j**	**Media**	**Hij**	**Sij**	**Media**	**Hij**	**Sij**	**Media**	**Hij**	**Sij**
9	**1**	0.725	0.417 *	0.158	23.9	6.1	-0.8	30.0	12.3 *	7.4
9	**2**	0.583	0.038	-0.035	23.4	0.6	-1.6	25.2	1.7	1.1
9	**3**	0.653	0.193	0.073	29.4	6.7 *	3.8	22.6	0.6	-0.1
9	**4**	0.482	0.146	-0.008	23.8	-0.2	-4.4	20.6	4.1	2.7
9	**5**	0.452	0.080	-0.033	26.6	6.1	1.6	19.7	0.5	-0.6
9	**6**	0.419	-0.174	-0.178	20.6	1.3	-1.7	20.0	-10.5	-6.5
9	**7**	0.570	0.200	0.026	30.8	11.9 **	6.1 *	17.3	-3.0	-5.6
9	**8**	0.357	-0.200	-0.239 *	19.8	0.8	-4.0	18.2	-11.5 *	-7.3
9	**10**	0.374	-0.054	-0.184	16.8	-0.6	-2.0	23.5	-1.4	-6.1
10	**1**	0.933	0.607 **	0.193	28.4	10.1 **	4.4	32.8	15.0 *	1.9
10	**2**	1.010	0.448 **	0.220 *	25.3	2.0	0.9	42.2	18.6 **	9.8 *
10	**3**	0.698	0.221	-0.054	23.1	-0.2	-1.8	29.4	7.3	-1.7
10	**4**	0.636	0.282	-0.026	25.1	0.6	-2.4	23.9	7.4	-2.3
10	**5**	0.752	0.362 *	0.095	21.7	0.6	-2.6	35.7	16.4 **	7.1
10	**6**	1.035	0.425 *	0.266 *	22.3	2.5	0.7	46.6	16.0 **	11.8 *
10	**7**	0.536	0.147	-0.181	22.3	2.9	-1.6	24.8	4.3	-6.5
10	**8**	1.112	0.537 **	0.344 **	23.8	4.3	0.8	48.6	18.8 **	14.8 **
10	**9**	0.469	0.041	-0.088	18.1	0.7	-0.7	27.0	2.2	-2.6

i : progenitor femenino; j : progenitor masculino; RTP : rendimiento total por planta (kg); PPF : peso promedio de fruto (g); FTP : número total de frutos por planta; Hij : heterosis respecto progenitor medio; Sij : heterosis específica; * y ** : significativo con $P \leq 0.05$ y $P \leq 0.01$, respectivamente.

Los efectos de heterosis específica (Sij) fueron altamente significativos ($p \leq 0.01$) en la cruza 10 x 8 (positiva) y 7 x 8 (negativa), significativos ($p \leq 0.05$) en las cruzas 2 x 8, 2 x 9, 3 x 7, 8 x 1, 10 x 2 y 10 x 6 (positivas) y 5 x 2, 6 x 8, 8 x 4, 8 x 10 y 9 x 8 (negativas) para RTP. Para PPF la heterosis específica fue significativa ($p \leq 0.01$) en las cruzas 4 x 2 y 4 x 8 (positivas), fue significativa ($p \leq 0.05$) en las cruzas 6 x 2, 8 x 2, 8 x 5 y 9 x 7 (positivas) y en las cruzas 1 x 4, 2 x 1, 5 x 3, 6 x 8 y 8 x 7 (negativas). Para FTP la heterosis específica fue altamente significativa ($p \leq 0.01$) en las cruzas 2 x 9 y 10 x 8 y fue significativa ($p \leq 0.05$) en las cruzas 2 x 8, 3 x 7, 10 x 2 y 10 x 6, todas fueron positivas, en tanto que las cruzas 2 x 10, 5 x 2, 7 x 8 y 8 x 10 fueron negativas (Cuadro 7). Lo anterior significa, para las cruzas anteriormente mencionadas, que los efectos no aditivos

(de dominancia y epistáticos) de los genes son más importantes que los aditivos en la expresión de RTP, PPF y FTP.

De las seis cruzas que expresaron una mayor RTP, solo las cruzas 10 x 8, 2 x 8, y 8 x 1, 3 x 7 y 10 x 2 presentaron efectos de heterosis específica positivas y significativas. Para estas cruzas fueron más importantes los efectos de heterosis específica que los de heterosis varietal para rendimiento total de fruto.

La heterosis en RTP respecto al mejor progenitor (HSij) fue altamente significativa ($p \leq 0.01$) en las cruzas 3 x 7 y 4 x 1 y significativa ($p \leq 0.05$) en las cruzas 1 x 4, 4 x 7, 5 x 1, 5 x 7, 7 x 1, 7 x 3, 7 x 5, 10 x 1 y 10 x 8. En todos los casos fue positiva para RTP. Para PPF la HSij fue significativa ($p \leq 0.05$) en las cruzas 1 x 5, 1 x 7, 1 x 8, 1 x 9, 4 x 2, 4 x 8, 7 x 5, 8 x 1, 8 x 5, 9 x 7 y 10 x 1 y solo fue altamente significativa ($p \leq 0.01$) en la cruza 7 x 1, en todos los casos fue positiva. En las cruzas 2 x 9, 3 x 7, 4 x 1 y 10 x 2 la HSij de FTP fue positiva y en la cruza 4 x 8 fue negativa; todos estos casos fueron significativa ($p \leq 0.05$) para FTP (Cuadro 8).

Las cruzas 3 x 7 y 8 x 1 expresaron valores superiores para RTP, y también sus efectos de ACG y ACE fueron superiores y positivos, en los que predominaron los efectos de ACE. Además, tuvieron valores significativos ($p \leq 0.05$) y positivos de heterosis respecto al progenitor medio, heterosis específica y heterosis respecto al mejor progenitor, excepto la cruza 8 x 1 que para la HSij no fue significativa, pero sí positiva. Con base en este análisis, se puede deducir que los mejores progenitores para aprovechar los efectos de dominancia y epistáticos de los genes y así generar híbridos de alto rendimiento, son los progenitores 1 (Manzano), 3 (Tecozautla), 7 y 8 (Diamante).

Para RTP, 11 cruzas superaron significativamente al mejor progenitor (Cuadro 8). Entre estas, las cruzas de mayor rendimiento, superior a un kg por planta, fueron 2 x 6, 2 x 8, 3 x 7, 8 x 1, 8 x 2, 10 x 2, 10 x 6 y 10 x 8, con heterosis respecto al mejor progenitor de 33.2 %, 49.8 %, 102.6 %, 48.4 %, 45.7 %, 48.7 %, 33.4 % y 57.9 %, respectivamente (Cuadros 4 y 7). Esto significa que es posible obtener híbridos de alto rendimiento y heterosis mediante cruzas entre familias de hermanos completos. Sin duda destaca la

heterosis (102.6 %) de la cruza 3 x 7, donde los efectos de ACE fueron más importantes que los de ACG para el rendimiento y sus componentes. Esto significa que la cruza 3 x 7 tiene potencial como variedad híbrida pues también fue de alto rendimiento.

Cuadro 8. Medias de cruzas entre diez progenitores, heterosis respecto al mejor progenitor para tres caracteres evaluados en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.) en Chapingo, México, 2023.

		RTP			PPF			FTP		
i	**j**	**Media**	**HSij**		**Media**	**HSij**		**Media**	**HSij**	
1	4	0.685	160.48	*	28.5	-8.44		21.9	107.56	
1	5	0.684	104.82		32.2	32.58	*	21.6	58.00	
1	7	0.58	75.22		30.1	43.45	*	20.9	31.29	
1	8	0.835	18.56		31.4	48.00	*	25.5	-26.03	
1	9	0.587	43.09		27.7	47.47	*	20.2	-18.50	
2	9	0.849	25.02		22.7	-20.97		38.6	56.03	*
3	7	1.031	102.60	**	33.1	15.73		32.5	69.09	*
4	1	0.786	199.08	**	33.5	7.56		25.1	137.36	*
4	2	0.708	4.29		40.2	29.34	*	17.8	-20.05	
4	7	0.749	126.26	*	37.6	20.98		21.7	36.16	
4	8	0.722	2.55		41.6	33.76	*	17.7	-48.61	*
5	1	0.82	145.40	*	29.6	21.96		24.9	82.38	
5	7	0.766	130.37	*	28.5	17.42		27.8	74.23	
7	1	0.733	121.35	*	33.5	59.64	**	25.4	59.46	
7	3	0.868	70.51	*	34.8	21.59		25.3	31.49	
7	5	0.731	118.75	*	33.9	39.69	*	20.2	26.56	
8	1	1.045	48.39		30.3	42.92	*	34.1	-1.20	
8	5	0.812	15.37		33.9	39.79	*	25.3	-26.51	
9	7	0.57	39.08		30.8	46.67	*	17.3	-29.87	
10	1	0.932	109.28	*	28.4	51.20	*	32.8	31.47	
10	2	1.010	48.75		25.3	-12.10		42.2	69.28	*
10	8	1.112	57.98	*	23.8	12.26		48.6	40.81	

i : progenitor femenino; j : progenitor masculino; RTP : rendimiento total por planta; PPF : peso promedio de fruto; FTP : número total de frutos por planta; HSij : heterosis respecto al mejor progenitor, expresado en %; * y ** : significativo con $P \leq 0.05$ y $P \leq 0.01$, respectivamente. Solo se presentan las cruzas en que la HSij fue significativa en al menos una de las tres características evaluadas.

4.6 Conclusiones

Los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) y los de aptitud combinatoria específica (ACE) fueron significativos para RTP, PPF y FTP. Los efectos de ACG son mayores que los de ACE, por lo que los efectos aditivos de los genes son más importantes que los no aditivos (de dominancia y epistáticos) en la determinación de los caracteres estudiados.

Los efectos maternos fueron altamente significativos, esto implica que los genes del citoplasma están involucrados en la expresión de los tres caracteres evaluados.

Con base en el análisis de medias de cruzas y los efectos de ACG, los progenitores 2 de Manzano, 10 de Morado y 6 y 8 de Diamante son adecuados para comenzar con un programa de mejoramiento por hibridación en tomate de cáscara.

Es posible obtener híbridos de alto rendimiento y heterosis mediante cruzas entre familias de hermanos completos, con valores que varían desde 33 hasta 102 % respecto al mejor progenitor.

La cruza entre las familias 3 de Tecozautla y 7 de Diamante rindió 102.5 % más que el mejor progenitor. Sus efectos de ACE fueron más importantes que los efectos de ACG para rendimientos y sus componentes, por lo que estas familias podrían ser la base para generar variedades híbridas.

4.7 Referencias

Acquaah, G. (2012). *Principles of plant genetics and breeding* (2nd ed.). Wiley.

Barrera-Irigoyen, C. A., Peña-Lomelí, A., Magaña-Lira, N., Sahagún-Castellanos, J., & Pérez-Grajales, M. (2021). Study of inbreeding in tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot. *ex* Horm.). *Revista Chapingo Serie Horticultura*, *27*(3), 185-198. doi: 10.5154/r.rchsh.2021.03.006

Bernardo, R. (1994). Prediction of maize single-cross performance using RFLPs and information from related hybrids. *Crop Science, 34*(1), 20-25. https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183X003400010003x

Bruce, A. (1910). The mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. *Science*, *32*(827), 627–628. doi: 10.1126/science.32.827.627.b

Davenport, C.B. (1908). Degeneration, albinism and inbreeding. *Science*, *28*(708), 454–455. https://doi.org/10.1126/science.28.718.454-b

East, E. M., 1908. Inbreeding in corn. Conn. Agric. Exp. Stn. Rep., (1907), 419–428.

East, E.M., & Jones, D.F. (1919). *Inbreeding and outbreeding: their genetic and sociological significance*. JB Lippincott Company

Garcia, A. A., Wang, S., Melchinger, A. E., & Zeng, Z. B. (2008). Quantitative trait loci mapping and the genetic basis of heterosis in maize and rice. *Genetics*, *180*(3), 1707–1724. https://doi.org/10.1534/genetics.107.082867

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. https://doi.org/10.2307/2528181

Griffing, B. A. (1956). Generalised treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. *Heredity 10*, 31–50. https://doi.org/10.1038/hdy.1956.2

Hallauer, A., Carena, M., & Miranda, F. J. (2010). *Quantitative genetics in maize breeding*. Springer.

He, X. H., & Zhang, Y. M. (2011). A complete solution for dissecting pure main and epistatic effects of QTL in triple testcross design. *PloS ONE*, *6*(9), e24575. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024575

Hochholdinger, F., & Baldauf, J. A. (2018). Heterosis in plants. *Current Biology*, *28*(18), R1089–R1092. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.06.041

Jinks, J. L., & Jones, R. M. (1958). Estimation of the components of heterosis. *Genetics*, 43(2), 223–234. https://doi.org/10.1093/genetics/43.2.223

Kang, M. S., Din, A. K., Zhang, Y., & Magari, R. (1999). Combining Ability for Rind Puncture Resistance in Maize. *Crop Science*, *39*(2), 368-371. doi:10.2135/cropsci1999.0011183x0039000200011x

López-López, R., Arteaga-Ramírez, R., Vázquez-Peña, M. A., López-Cruz, I. L., & Sánchez-Cohen, I. (2009). Producción de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) basado en láminas de riego y acolchado plástico. *Revista Chapingo Serie Horticultura, 15*(1), 83-89. doi: 10.5154/r.rchsh.2009.15.011

Lynch, M., & Walsh, B. (1998). *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer Associates.

Manzo-González, A., Ledesma-Hernández, A., Villatoro- López, J. C., Álvarez-Escareño, I., Rodríguez-de la O, J. L., & Peña-Lomelí, A. (1998). Regeneración *in vitro* de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura*, *4*(1), 45-49. doi: 10.5154/r. rchsh.1997.06.044

Mastache-Lagunas, A. A., & Martínez-Garza., A. (2003). Un algoritmo para el análisis, estimación y predicción en experimentos dialélicos balanceados. *Revista Fitotecnia Mexicana 26*(3), 191-200. https://doi.org/10.35196/rfm.2003.3.191

Moll, R. H., Lonnquist, J. H., Fortuno, J. V., & Johnson, E. C. (1965). The relationship of heterosis and genetic divergence in maize. *Genetics*, *52*(1), 139–144. https://doi.org/10.1093/genetics/52.1.139

Moterle, L. M., Braccini, A. L., Scapim, C. A., Pinto, R. J., Gonçalves, L. S., do Amaral Júnior, A. T., & Silva, T. R. (2011). Combining ability of tropical maize lines for seed quality and agronomic traits. *Genetics and Molecular Research*, *10*(3), 2268–2278. https://doi.org/10.4238/vol10-3gmr1129

Pandey, K. K. (1957). Genetics of self-incompatibility in *Physalis ixocarpa* Brot. a new system. *American Journal of Botany*, *44*(10), 879-887. doi: 10.2307/2438909

Peña-Lomelí, A., & Márquez-Sánchez, F. (1990). Mejoramiento genético de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo*, *15*(71-72), 84-88.

Peña-Lomelí, A., Magaña-Lira, N., Gámez-Torres, A., Mendoza- Celino, F. A., & Pérez-Grajales, M. (2018). Polinización manual en dos variedades de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.) en invernadero. *Revista Chapingo Serie Horticultura, 24*(1), 5-12. doi: 10.5154/r. rchsh.2017.02.011

Peña-Lomelí, A., Molina-Galán, J. D., Cervantes-Santana, T., Márquez-Sánchez, F., Sahagún-Castellanos, J., & Ortíz-Cereceres, J. (1998). Heterosis intervarietal en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Revista Chapingo Serie Horticultura, 4(1), 31-37. 10.5154/r.rchsh.1997.12.093

Russell, W. A. (1991). Genetic improvement of maize yields. *Advances in Agronomy,* 46, 245-398. https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60582-9

Sahagún-Castellanos, J., Gómez-Ruíz, F., & Peña-Lomelí, A. (1999). Efectos de aptitud combinatoria en poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura, 5*(1), 19-23. 10.5154/r.rchsh.1998.07.050

Santiaguillo-Hernández, J. F., Cervantes-Santana, T., & Peña- Lomelí, A. (2004). Selección para rendimiento y calidad de fruto de cruzas planta x planta entre dos variedades de tomate de cáscara (Physalis ixocarpa Brot.). Revista Fitotecnia Mexicana, 27(1), 85-91. https://doi.org/10.35196/rfm.2004.1.85

Santiaguillo-Hernández, J. F., Vargas-Ponce, O., Grimaldo- Juárez, O., Magaña-Lira, N., Caro, J. F., Peña-Lomelí, A., & Sánchez-Martínez, J. (2012). *Diagnóstico del tomate de cáscara*. MéxicoServicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas - Universidad Autónoma Chapingo. https://www.researchgate.net/publication/283492117_Diagnostico_del_Tomate_de_Cascara

Santiaguillo-Hernández, J.F., López-Moreno, R., Peña-Lomelí, A., Cuevas-Sanchez, J. A., & Sahagún-Castellanos, J. (1994). Distribución, colecta y conservación de germoplasma de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura, 2.* 125-129. 10.5154/r.rchsh.1993.07.052

Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). (2023). *Avance de siembras y cosechas: Resumen nacional por cultivo.* SIAP-SADER. https://nube.siap.gob.mx/cierreagricola/

Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas (SNICS). (2023). *Catálogo nacional de variedades vegetales*. SNICS-SADER.https://www.gob.mx/snics/es/articulos/catalogo-nacional-de-variedades-vegetales-en-linea

Shull, G. H. (1908). The composition of a field of maize. *Journal of Heredity*, *4*(1), 296–301. https://doi.org/10.1093/jhered/os-4.1.296

Sprague, G.F., & Tatum, L.A. (1942). General vs combining ability in single crosses of corn. *Journal American Society Agronomy*., *34*(10), 923-932. http://dx.doi.org/10.2134/agronj1942.00021962003400100008x

Steiner, A. A. (1984). The universal nutrient solution. In *Proceedings 6th international congress on soilless culture* (pp. 633-650). International Society for Soilless Culture.

Van, G. J., & De Kroon, H. 1990. *Clonal growth in plants: Regulation and function*. S.P.B. Academic Publishing.

Xiao, Y., Jiang, S., Cheng, Q., Wang, X., Yan, J., Zhang, R., Qiao, F., Ma, C., Luo, J., Li, W., Liu, H., Yang, W., Song, W., Meng, Y., Warburton, M. L., Zhao, J., Wang, X., & Yan, J. (2021). The genetic mechanism of heterosis utilization in maize improvement. *Genome Biology*, *22*(1), Article 148. https://doi.org/10.1186/s13059-021-02370-7