



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA

INSTITUTO DE HORTICULTURA

Genética y mejoramiento genético del tomate
de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.)

T E S I S

QUE COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

PRESENTA:

Juan Mulato Brito

Chapingo, Estado de México. Marzo de 2007.



DIRECCION GENERAL ACADEMICA
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES
OFICINA DE EXAMENES PROFESIONALES



Instituto de Horticultura

GENÉTICA Y MEJORAMIENTO GENÉTICO DEL TOMATE DE CÁSCARA

(*Physalis ixocarpa* Brot.)

Esta tesis fue realizada por Juan Mulato Brito bajo la dirección del Consejo Particular que se indica, ha sido aprobada por él mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS
ESPECIALISTA EN HORTICULTURA

CONSEJO PARTICULAR

DIRECTOR:



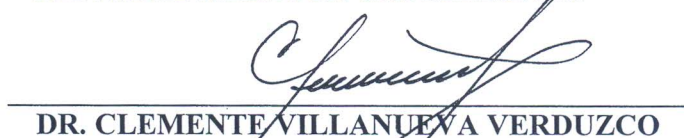
DR. AURELIANO PEÑA LOMELÍ

ASESOR:



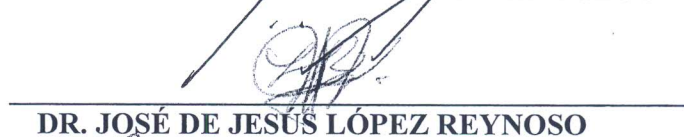
DR. JAIME SAHAGÚN CASTELLANOS

ASESOR:



DR. CLEMENTE VILLANUEVA VERDUZCO

ASESOR:



DR. JOSÉ DE JESÚS LÓPEZ REYNOSO

ASESOR EXTERNO:



DR. JOSÉ D. MOLINA GALÁN

Chapingo, Estado de México. Marzo de 2007

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma Chapingo por haberme permitido alcanzar el máximo grado académico.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y a la Universidad Autónoma Chapingo por el apoyo económico que me brindaron para realizar mis estudios doctorales, primero en la Universidad de Guelph en Canadá y luego en la Universidad Autónoma Chapingo.

A los Doctores Aureliano Peña Lomelí, Jaime Sahagún Castellanos, Clemente Villanueva Verduzco, José de Jesús López Reynoso, José D. Molina Galán y Ken Kasha J. por sus distinguidas consideraciones en el trato profesional y personal que me brindaron durante mis estudios doctorales.

Al señor Gabriel Ramírez Coronel (†) por su enorme apoyo en el trabajo de campo e invernadero.

A la especialidad de Postgrado en Horticultura del Departamento de Fitotecnia de la Universidad Autónoma Chapingo y a su personal académico, por su participación en mi formación.

A mis compañeros de estudio y de trabajo tanto en la Universidad Autónoma Chapingo como del Colegio de Postgraduados y del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias.

DEDICATORIA

**A LA MEMORIA DE MI MADRE ERNESTINA BRITO RAMÍREZ
POR SU ENORME AMOR**

**A MI ESPOSA MA. DE JESÚS GUADALUPE DURÁN DÍAZ
CON TODO MI AMOR, POR SER LA COMPAÑERA DE MI VIDA**

**A MIS HIJAS REBECA Y ELISA
CON MI MÁS GRANDE CARÍÑO Y A MODO DE BUEN EJEMPLO**

**A MIS HERMANOS VICTORIA, TEODORO, EDUARDO, TERESA, FRANCISCO
JAVIER, ADALBERTO, MARIELA, LAURA, IRMA (†) Y MARIA ISABEL
CON CARÍÑO Y GRATITUD**

**A TODOS MIS SOBRINOS
CON MUCHO CARÍÑO**

**A TODOS MIS AMIGOS Y COLEGAS
CON EL MÁS PROFUNDO APRECIO**

DATOS BIOGRÁFICOS

El autor nació el día 27 de enero de 1960 en Tlaquiltenango, Morelos. Realizo sus estudios enfocados básicamente en el área agropecuaria. Sus estudios de licenciatura los realizo en el Departamento de Fitotecnia de la Universidad Autónoma Chapingo durante los años 1978-1982, su trabajo de tesis estuvo relacionada con la fenología del tomate de cáscara. Sus estudios de maestría los realizo en el Centro de Genética del Colegio de Postgraduados en el periodo 1987-1989, su trabajo de tesis estuvo relacionado con la selección en cebada. Sus estudios doctorales los inicio en la Universidad de Guelph en el Crop Science Department en 1995, para concluir en el Programa de Posgrado en Horticultura de la Universidad Autónoma Chapingo con su trabajo de investigación relacionado con el mejoramiento genetico del tomate de cáscara.

En lo referente a su trayectoria profesional ha ejercido su profesion principalmente en la docencia e investigación primero en el Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, luego en el Centro de Genética del Colegio de Postgraduados y en la Universidad Autónoma Chapingo. Ha publicado un gran numero de articulos cientificos en revistas nacionales e internacionales, tambien ha colaborado en la organización de Congresos y Simposio y ha presentado varias ponencias en este tipo de eventos.

CONTENIDO

	Pág.
ÍNDICE DE CUADROS	v
ÍNDICE DE FIGURAS	vi
ÍNDICE DE CUADROS DEL APÉNDICE	vi
RESUMEN GENERAL	vii
GENERAL ABSTRACT	xi
1. GENÉTICA Y MEJORAMIENTO GENÉTICO DEL TOMATE DE CÁSCARA (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot.)	1
1.1 INTRODUCCIÓN	1
1.2 DESCRIPCIÓN DEL CULTIVO DE TOMATE DE CÁSCARA	2
1.2.1 Origen y distribución	2
1.2.2 Taxonomía y descripción botánica	3
1.2.3 Importancia del cultivo	5
1.2.3.1 Superficie cultivada	6
1.2.3.2 Usos	7
1.2.4 Fisiología del cultivo	7
1.2.4.1 Crecimiento y desarrollo	7
1.2.4.2 Floración	7
1.2.4.3 Polinización	8
1.2.4.4 Desarrollo del fruto	8
1.2.4.5 Cosecha	8
1.2.5 Requerimientos ambientales	8
1.3 BREVE DESCRIPCIÓN DEL MEJORAMIENTO GENÉTICO	8
1.3.1 Colección de germoplasma	8

1.3.2 Estudios sobre diversidad genética	9
1.3.3 Autoincompatibilidad (SI)	11
1.3.4 Autocompatibilidad.....	17
1.4 ESTADO ACTUAL Y PERSPECTIVAS DEL MEJORAMIENTO DEL TOMATE DE CÁSCARA	20
1.5 LITERATURA CITADA.....	22
II. EVALUACIÓN DE GERMOPLASMA DE TOMATE DE CÁSCARA (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot.) EN ELORA, ONTARIO (CANADÁ) Y EN CHAPINGO, MÉXICO (MÉXICO).	35
2.1 RESUMEN	35
2.2 ABSTRACT.....	36
2.3 INTRODUCCIÓN	37
2.4 MATERIALES Y MÉTODOS	39
2.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	41
2.5.1 Localidad de Elora, Ontario, Canadá. 1996.....	41
2.5.2 Chapingo, México, México. 1998.	44
2.5.3 Análisis combinado	48
2.5.4 Análisis de correlación	52
2.6 CONCLUSIONES.....	54
2.7 LITERATURA CONSULTADA	55
III. ESTUDIO DEL TIEMPO DE ANTESIS, DEHISCENCIA DE ANTERAS Y RECEPTIVIDAD DEL ESTIGMA EN TRES RAZAS DE TOMATE DE CÁSCARA (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot.).	57
3.1 RESUMEN	57
3.2 ABSTRACT.....	58
3.3 INTRODUCCIÓN	59
3.4 MATERIALES Y MÉTODOS	60
3.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	62

3.6 CONCLUSIONES.....	67
3.7 LITERATURA CITADA.....	68
IV. ESTUDIO DE LA HERENCIA DE LA AUTOCOMPATIBILIDAD EN TOMATE DE CÁSCARA (<i>Physalis ixocarpa</i> Brot.)	70
4.1 RESUMEN	70
4.2 ABSTRACT.....	71
4.3 INTRODUCCIÓN	71
4.4 REVISIÓN DE LITERATURA	72
4.4.1 Autoincompatibilidad (SI)	73
4.4.2 Autocompatibilidad.....	76
4.4.3 Origen y evolución de la autoincompatibilidad.....	79
4.5 MATERIALES Y MÉTODOS	81
4.5.1 Localidad	81
4.5.3 Derivación del material genético	81
4.5.4 Descripción de las cruzas	81
4.6 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	83
4.7 CONCLUSIONES.....	88
4.8 LITERATURA CITADA.....	88
V. CONSTRUCCIÓN DE UN MODELO MATEMÁTICO PARA DETERMINAR LA TASA DE RECUPERACIÓN ESPERADA DEL GENOMA DEL PROGENITOR RECURRENTE (TREGPR) EN n RETROCRUZAS (n = 1, 2, 3, ...) Y m CROMOSOMAS (m = 1, 2, 3, ...).	97
5.1 RESUMEN	97
5.2 ABSTRACT.....	98
5.3 INTRODUCCIÓN	98
5.4 REVISIÓN DE LITERATURA.....	99
5.4.1 La retrocruza recurrente	99

5.4.2 Endogamia generada en la retrocruza	100
5.4.3 Tasa de recuperación del genoma del progenitor recurrente	101
5.4.4 Ligamiento y recombinación	102
5.4.5 Fracción de recombinación	103
5.4.6 Arrastre genético o de ligamiento (genetic or linkage drag)	104
5.5 MATERIALES Y METODOS	105
5.6 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	105
5.7 CONCLUSIONES	111
5.8 LITERATURA CITADA	111
VI. DISCUSIÓN GENERAL	114
VII. CONCLUSIONES GENERALES	119
VIII. APÉNDICE	121

ÍNDICE DE CUADROS

	Pág.
Cuadro 2.1 Cuadrados medios y pruebas de F de seis caracteres de tomate de cáscara. Elora, Ontario, Canadá. 1996.	41
Cuadro 2.2 Comparación de medias de seis caracteres de cinco razas de tomate de cáscara. Elora, Ontario, Canadá. 1996.	42
Cuadro 2.3 Comparación de seis caracteres de colectas dentro de cinco razas de tomate de cáscara. Elora, Ontario, Canadá. 1996.	44
Cuadro 2.4 Cuadrados medios y pruebas de F de seis caracteres de tomate de cáscara. Chapingo, México. 1998.	45
Cuadro 2.5 Comparación de medias de seis caracteres de cinco razas de tomate de cáscara. Chapingo, México. 1998.	45
Cuadro 2.6 Comparación de medias de seis caracteres de colectas de cinco razas de tomate de cáscara. Chapingo, México. 1998.	48
Cuadro 2.7 Cuadrados medios y pruebas de F de seis caracteres de tomate de cáscara. Análisis combinado.	49
Cuadro 2.8 Comparación de medias de seis caracteres de tomate de cáscara de dos localidades. Análisis combinado.	50
Cuadro 2.9 Comparación de medias de seis caracteres de cinco razas de tomate de cáscara. Análisis combinado.	50
Cuadro 2.10 Comparación de medias de dos caracteres de tomate de cáscara en la interacción localidad por raza (LxR). Análisis combinado.	51
Cuadro 2.11 Comparación de medias de seis caracteres de colectas dentro de razas de tomate de cáscara. Análisis combinado.	52
Cuadro 2.12 Coeficientes de correlación entre rendimiento (r) y siete caracteres de tomate de cáscara. Análisis por localidad y combinado.	53
Cuadro 3.1 Cuadrados medios y pruebas de F de cinco caracteres de tomate de cáscara. Crop Science. University of Guelph. 1996.	62
Cuadro 4.1 Tasas de segregación del gen de autocompatibilidad en las progenies de las cruzas.	84
Cuadro 4.2 Tasas de segregación de los genes de autocompatibilidad (Sc) y pubescencia del tallo (pub+) del tomate de cáscara en S ₁ y S ₂	85

Cuadro 5.1 Derivación del modelo para estimar la tasa de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente (TREGPR) según el número de cromosomas (m) y diferentes generaciones de retrocruza (n).....	108
---	-----

Cuadro 5.2 Tasa de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente (TREGPR)* estimada en función del número de cromosomas (m) y n generaciones de retrocruza.....	109
--	-----

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 3.1 Períodos de floración entre razas de tomate de cáscara.	63
Figura 3.2 Estados de desarrollo de la flor de tomate de cáscara que muestran la dehiscencia de anteras y la receptividad del estigma. Los números negativos y positivos indican días anteriores y posteriores a la apertura de la flor, respectivamente (véase texto).	65
Figura 3.3 Períodos de floración entre colectas dentro de razas de tomate de cáscara.	66
Figura 5.1 Cruza regresiva hacia A.	100

ÍNDICE DE CUADROS DEL APÉNDICE

	Pág.
Cuadro 1A. Codificación e identificación de tratamientos del germoplasma de tomate de cáscara evaluado en la presente investigación.....	121
Cuadro 2A. Medias de cinco caracteres de tres razas de tomate de cáscara. Crop Science. University of Guelph. 1996.	121
Cuadro 3A. Medias de cinco caracteres de tres colectas de tres razas tomate de cáscara. Crop Science. University of Guelph. 1996.	121

RESUMEN GENERAL

El tomate de cáscara o tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot.) es un cultivo importante en México donde se siembra una superficie relativamente grande en relación a las áreas que ocupan las hortalizas que se cultivan en el país. En los últimos años, debido a su ciclo de vida corto, el cultivo se ha introducido a otros países especialmente de Europa y Asia, aunque también se cultiva en jardines de casa en los Estados Unidos de Norteamérica y Canadá. No obstante, la investigación relacionada con la genética y el mejoramiento genético de la especie es escasa por lo que el propósito del presente trabajo es contribuir al conocimiento de los aspectos antes mencionados mediante los siguientes trabajos: a) Evaluación de germoplasma de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) en Elora, Ontario (Canadá) y en Chapingo, México (México); b) Estudio del tiempo de antesis, dehiscencia de anteras y receptividad del estigma en tres razas de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.); c) Estudio de la herencia de la autocompatibilidad en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) y d) Construcción de un modelo matemático para determinar la tasa de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente (TREGPR) en n retrocruzas ($n = 1, 2, 3, \dots$) y m cromosomas ($m = 1, 2, 3, \dots$).

1. Evaluación de germoplasma. Este estudio se llevó a cabo con el objetivo de evaluar una muestra de germoplasma de tomate de cáscara en las condiciones ambientales de Ontario, Canadá y Chapingo, México. Se evaluaron algunas colectas de cinco razas de tomate de cáscara: Manzano, Milpero, Rendidora, Salamanca y Tamazula. Se evaluó una colecta de la raza Manzano y tres de cada una de las razas restantes. Las 13 colectas se establecieron en un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones, en cada localidad. La unidad experimental fue tres surcos de 4.5 m x 1.0 m con 10 plantas por

surco. Los datos fueron tomados en el surco central. Los caracteres medidos fueron: días a floración, días a la cosecha, número total de frutos cosechados, rendimiento. Los días a floración y cosecha se contaron a partir de la siembra. En Elora, Ontario, Canadá dos colectas de la raza Rendidora así como una de la raza Manzano fueron las más precoces y las de mayor rendimiento. Estas mismas colectas se comportaron en forma similar en Chapingo, México donde una colecta de la raza Rendidora rindió cerca de 40 t ha⁻¹. En general, las colectas fueron más precoces en Elora, Ontario, Canadá que en Chapingo, México; el rendimiento en ambas localidades fue prácticamente el mismo, lo que implica que el tomate de cáscara puede considerarse como prometedor para ser introducido como un nuevo cultivo para la agricultura de Ontario, Canadá. El rendimiento del tomate de cáscara estuvo correlacionado en forma negativa y significativa con los días a floración y a cosecha, lo cual significa que es posible desarrollar variedades mejoradas con ciclos cortos y alto rendimiento, mediante selección artificial.

2. Antesis, dehiscencia de anteras y receptividad del estigma. El objetivo fue obtener información relacionada con las fechas de antesis, dehiscencia de anteras y receptividad del estigma en el tomate de cáscara. Se evaluaron tres razas: Rendidora, Salamanca y Tamazula. De cada raza se estudiaron tres colectas. Éstas se establecieron en una mesa banco de invernadero en un diseño completamente al azar con cuatro repeticiones, se utilizó como unidad experimental una maceta de plástico de seis litros de capacidad en la cual se establecieron dos plantas, mismas que representaban a cada colecta. Los caracteres medidos fueron: períodos de floración, tiempo de dehiscencia de las anteras, período de dehiscencia de las anteras y período de receptividad del estigma. Las mediciones se efectuaron en las flores de los primeros cinco nudos de una de las ramas principales de la

planta. Los tres primeros caracteres se tomaron en la planta A, en tanto que el último carácter fue tomado en la planta B; ambas plantas fueron aisladas con bolsas de nylon con pequeños orificios que impedían el paso del polen de una planta a otra. Las fechas se tomaron considerando los días transcurridos a partir de la siembra. Los resultados obtenidos mostraron que el inicio de la floración de las variedades de tomate de cáscara ocurre entre los 35 a 45 días después de la siembra, la dehiscencia de las anteras de las flores del tomate de cáscara se presenta desde el primer día en que la flor abre hasta el tercer día después de la apertura de la flor, la receptividad del estigma de la flor ocurre a partir de los dos días previos a la apertura de la flor hasta los 3 días posteriores a la apertura de la misma; los períodos de floración, dehiscencia de anteras y receptividad del estigma se traslapan por lo que la mejora del tomate de cáscara mediante polinizaciones manuales para inter cruzar el germoplasma evaluado es completamente factible. Además, se descubrió una fuente genética de autocompatibilidad.

3. Herencia de la autocompatibilidad. El objetivo fue estudiar la herencia del gen (o genes) que controla (n) la autocompatibilidad del tomate de cáscara con base en una planta autocompatible encontrada en un experimento previo. Para lograr lo anterior se hizo una serie de cruza s entre plantas autocompatibles y autoincompatibles (emparentadas y no emparentadas), autocompatibles con autocompatibles (emparentadas) y autoincompatibles con autoincompatibles (emparentadas) y sus respectivas cruza s recíprocas. En estas cruza s se midieron las tasa s de segregación de planta s autocompatibles contra autoincompatibles. También se estudiaron las tasa s de segregación en las generaciones S_1 y S_2 derivadas a partir de la planta original autocompatible. Los resultados sugieren que el gen responsable de la autocompatibilidad en el tomate de cáscara no se encuentra en el citoplasma. Al

parecer dicho gen se deriva de una mutación del locus S, es de efecto dominante (Sc), y se expresa en condición heterocigótica (ScSi) pues parece ser que los homocigotos (ScSc) están asociados con letalidad; finalmente, el alelo de autocompatibilidad (Sc), del lado del polen, no es funcional al autopolinizar estigmas (ScSi).

4. Modelo matemático para determinar la TREGPR. El propósito fue encontrar un modelo matemático teórico que permita estimar la tasa de recuperación del genoma del progenitor recurrente (TREGPR) en un sistema de retrocruza recurrente, considerando el número de cromosomas de las especies en que se utilice el sistema de retrocruza como método de mejoramiento genético. El modelo matemático encontrado está dado por la expresión: $TREGPR = [(2^n - 1)/2^n]^{m/2}$ donde n y m se refieren al número de generaciones de retrocruza y al número de cromosomas, respectivamente. El modelo muestra que la tasa de recuperación del genoma del progenitor recurrente (TREGPR) es mucho más lenta durante las primeras generaciones de retrocruza y en especies con un número cromosómico alto, esto significa que el número de generaciones de retrocruza requerido para obtener un valor alto en la TREGPR es mayor en especies con un mayor número de cromosomas. Sin embargo, estas diferencias tienden a desaparecer después de 9 o 10 generaciones de retrocruza recurrente, sin importar tanto el número de cromosomas de las especies. Además se hace un breve análisis de algunas posibles implicaciones del modelo sobre el mejoramiento genético de las especies.

Palabras clave: Tomatillo, evaluación, germoplasma, dehiscencia, anteras, estigma, receptividad, autocompatibilidad, herencia, retrocruza.

GENERAL ABSTRACT

In Mexico, tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot.) is a very important vegetable crop. Recently, due to its short life cycle this species has been introduced into Europe and Asia, although it is also cultivated mainly in home gardens in the United States and Canada. Scientific research on this crop is scarce especially on aspects related to the genetics and breeding of this crop. Therefore, the main aim of this project is to contribute to the knowledge of the genetics and breeding of tomatillo through the following studies: a) tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot.) germplasm assessment under the environmental conditions of Elora, Ontario, Canada, and Chapingo, Mexico, Mexico, b) time of anthesis, dehiscence of anthers and stigma receptivity in three tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot.) Mexican landraces, c) self-compatibility inheritance in tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot.) and d) construction of a mathematical model to determine the recurrent parent genome expected recovery rate RPGERR in a backcross system by considering the chromosome number of the species.

1. Germplasm assessment. This study was conducted to assess a sample of Mexican tomatillo germplasm cultivated under Ontario, Canada, and Chapingo, Mexico, environmental conditions. Five Mexican tomatillo landraces were evaluated: Manzano, Milpero, Rendidora, Salamanca, and Tamazula. One and three accessions (one of the Manzano landrace and three of the remaining landraces) were selected; thus, 13 accessions were established in the field under a randomised complete block design with three replicates. The experimental unit was three rows of 4.5 x 1.0 m and 10 plants per row. All data were taken in the central row. The measured traits were beginning of flowering and harvest, total number of harvested fruits, and the yield. All dates were taken based on days after planting. In Elora, Ontario, Canada the accessions 1 and 3 of the Rendidora landrace

as well as the accession 1 of the Manzano landrace performed as the earliest and the highest yielding tomatillo accessions. These tomatillo accessions performed equally in Chapingo, Mexico, except that in this site the accession 1 of the Rendidora landrace gave the yield of almost 40 t ha⁻¹. In general, all tomatillo accessions were earlier in Elora than in Chapingo; the yields in both sites were statistically equal, and therefore, tomatillo can be considered a promising new crop for Ontario, Canada, agriculture. The yield was correlated significantly and negatively with flowering and harvest dates, suggesting that the development of improved varieties with short life cycles and high yield by artificial selection is feasible.

2. Anthesis, anther dehiscence and stigma receptivity. This research was carried out to obtain information related to time of anthesis, dehiscence of anthers and stigma receptivity in tomatillo. The experiment was set up in the greenhouse facilities of the Plant Agriculture Department of the University of Guelph in Canada. Three accessions for each of three Mexican tomatillo landraces were evaluated: Rendidora, Salamanca, and Tamazula. The nine accessions were established on a greenhouse bench using a completely randomised design with four replications. The experimental unit was one 6-litre plastic pot in which there were two plants. The measured traits were flowering periods, initial anther dehiscence, period of anther dehiscence and stigma receptivity period. All measurements were taken with the flowers of the first five nodes on one of the four main branches of the plant. The first three traits were taken from plant A, and the last one from plant B; both plants were isolated by using nylon bags with very small holes in order to avoid cross pollination. Dates were taken based on days after planting. The results obtained showed that beginning of flowering occurs from 35 to 45 days after planting, anther dehiscence starts from the first day that the flower opens and ends the third day after. Stigma

receptivity lasts 5 days, occurring 2 days before the flower opens. Flowering, anther dehiscence and stigma receptivity periods overlap. Therefore, breeding of this species by hand pollination to intercross tomatillo germplasm is completely feasible. Although it was not one of the objectives of this study, a genetic source for self-compatibility was discovered. For this reason, the following experiment was conducted.

3. Self-compatibility inheritance. An unexpected finding of this research project was the discovery of a self-compatible plant in the CHF1-Chapingo variety. This led to investigate the inheritance of self-compatibility gene (s) in tomatillo, and a series of crosses were performed: self-compatible x self-incompatible (related and unrelated plants), self-compatible x self-compatible (related plants), and self-incompatible x self-incompatible (related plants) and their respective reciprocal crosses. Segregation ratios for self-compatibility versus self-incompatibility were estimated. The results showed that self-compatibility in tomatillo is not inherited via cytoplasm. The gene responsible for self-compatibility seems to be located in chromosomes; the inheritance of self-compatibility is due to a single dominant gene (Sc) which is a mutation of the S locus. Self-compatible individuals are strictly heterozygous (ScSi), while homozygosity (ScSc) is associated with lethality. And finally, the self-compatibility allele (Sc), on the male side (ScSi), seems to be non-functional when it self-pollinates ScSi stigma.

4. Construction of a mathematical model to determine the RPGERR. The aim of this study was to develop a theoretical mathematical model to estimate the recurrent parent genome expected recovery rate (RPGERR) in a backcross system by considering the chromosome number of the species for which the backcross technique is used as a breeding

I. GENÉTICA Y MEJORAMIENTO GENÉTICO DEL TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot.)

1.1 INTRODUCCIÓN

Los agricultores de diferentes regiones agrícolas de Norteamérica, especialmente pequeños productores, han estado buscando recientemente cultivos nuevos y poco comunes con el propósito de diversificar sus operaciones agrícolas. Los factores que conducen a dicha diversificación incluyen limitaciones de agua, presiones por parte del sector de desarrollo, sobreproducción de una gran cantidad de cultivos locales tradicionales, competencia (por ejemplo: precios más bajos) por parte de productores de otros estados o extranjeros, y un incremento en los costos de las labores. Por tal motivo, la introducción de estos nuevos cultivos se enfoca hacia la búsqueda o creación de plantas con mejor sabor, apariencia o requerimientos culturales (McCain, 1991).

No obstante, desde el punto de vista práctico la introducción de un nuevo cultivo no es una tarea fácil ya que se requiere conocimiento científico, buenas habilidades y sobre todo paciencia. Un cultivo nuevo que nunca ha sido cultivado o domesticado previamente, necesita adaptarse a las nuevas condiciones ambientales específicas que prevalecen en el lugar donde dicho cultivo va a ser introducido. Para ello, es necesario desarrollar nuevas variedades o genotipos que muestren características agronómicas apropiadas, buen rendimiento y resistencia a plagas y enfermedades (Bertram, 1991; Rexen, 1993).

El tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) es nativo de México y fue conocido por los antiguos Mayas y Aztecas desde épocas precolombinas. Esta especie es un cultivo de suma importancia en nuestro país. Una característica importante de esta especie es su corto ciclo de vida, lo cual permite cosecharlo después de 12 a 14

semanas después de la siembra si ésta es directa, o de 8 a 10 semanas si es de transplante; debido a esto, el cultivo podría ser una buena opción para la agricultura de lugares cuya estación de crecimiento es corta. El ciclo corto del tomate de cáscara le ha permitido su introducción en algunos países como: Austria, España, Estados Unidos, Francia, Hungría, Italia, Polonia, Turquía y Rusia (Medvedev, 1958, Cuartero *et al.*, 1983; Moriconi *et al.*, 1990, Peron *et al.*, 1988; Jankiewicz y Borkowski, 1990; Porcelli y Proto, 1991; Cantwell *et al.*, 1992; Abak *et al.*, 1994).

Otra característica importante del tomate de cáscara es la presencia de genes de autoincompatibilidad, razón por la que los métodos de mejoramiento se restringen a la selección masal y selección de familias de medios hermanos, dado que no se ha encontrado ninguna fuente genética de autocompatibilidad que pueda permitir el mejoramiento genético del tomate de cáscara mediante el desarrollo de variedades mejoradas obtenidas por hibridación. Actualmente, en México, la Universidad Autónoma Chapingo lleva a cabo un programa de mejoramiento genético de esta especie y este proyecto es un intento para proponer un esquema de mejoramiento haciendo énfasis en aquellas etapas en las cuales el autor trabajó tanto en la Universidad de Guelph como en la Universidad Autónoma Chapingo.

1.2 DESCRIPCIÓN DEL CULTIVO DE TOMATE DE CÁSCARA

1.2.1 Origen y distribución

El tomate de cáscara es nativo de México, país que pertenece a la región de Mesoamérica donde se cree que la agricultura tuvo su origen y además en esta área se encuentran una gran cantidad de plantas nativas domesticadas, mismas que la agricultura moderna ha tendido a abandonar. Los centros de origen de las especies son

de suma importancia para su mejoramiento genético dado que éstos constituyen una fuente natural de genes útiles para la mejora de las mismas.

Physalis aparece en los primeros registros botánicos del Valle de Tehuacan (Puebla, México) durante la fase de palo blanco (150 a.c. a 700 d.c.). La palabra tomate se deriva del vocablo náhuatl *Ayacachtomatl* cuyas etimologías son: *ayacach* (tli)= sonaja o cascabel y *tomatl*= tomate. Esto significaría que América y muy probablemente México sean el centro de origen de este cultivo debido a que esta especie crece en forma silvestre a lo largo de la Costa del Pacífico desde California hasta Guatemala y Nicaragua (Menzel, 1951).

En el Valle de México, el tomate de cáscara se encuentra creciendo en encinares abiertos, pastizales y en los bordos de algunos charcos y canales de riego, en altitudes que van desde los 2220 a los 2750 m sobre el nivel del mar (García, 1975).

1.2.2 Taxonomía y descripción botánica

El género *Physalis* contiene aproximadamente unas 80-100 especies distribuidas principalmente en zonas templadas y tropicales de América, aunque algunas especies se pueden encontrar en algunos países de África, Asia del Este, Australia, Europa y la India (Menzel, 1951; Willis, 1966).

Algunas especies se han cultivado para el aprovechamiento de sus frutos, particularmente *P. peruviana*, especie que es muy popular en Australia, Costa Rica, Haití, India, Nueva Zelanda, Perú y Sudáfrica; *P. pruinosa* en Estados Unidos y *P. ixocarpa* que es originaria, y cultivada, de México y Centroamérica (Jenkins, 1948; Menzel, 1951). El número básico de cromosomas del género es $x=12$ y la mayoría de las especies son diploides, aunque *P. peruviana* es un tetraploide $4x=48$ (Menzel, 1951).

El tomate de cáscara o tomatillo ha sido conocido por los botánicos por cerca de 400 años como *Physalis philadelphica* Lam. Francisco Hernández citado por Moriconi *et al.* (1990) describió dos variedades a partir de un gran número de tipos de plantas conocidas como tomate por los Aztecas. Algunos botánicos han sugerido que el miltomate de pequeños frutos es una forma silvestre en tanto que el tomate de cáscara es una especie domesticada que deriva de una planta similar, sino idéntica, al miltomate (Hudson, 1986). Los límites específicos del género *Physalis* están pobremente definidos con alguna duplicación en los nombres y muchos cambios en la nomenclatura en los últimos 50 años. La complejidad del género es causada por la amplia variabilidad genética presente, presumiblemente debido a hibridación interespecífica (Menzel, 1951; Menzel, 1957; Waterfall, 1958) y además debido a la ambigüedad de las primeras descripciones taxonómicas. Por ejemplo, *P. aequata* Jack y *P. capsicifolia* Rydb se consideran sinónimos de *P. ixocarpa* (Raja-Rao, 1979).

Para clarificar la clasificación taxonómica de *Physalis* se realizaron estudios citológicos y taxonómicos exhaustivos del género (Menzel, 1951; Menzel, 1957; Waterfall, 1967). Menzel redujo a *P. philadelphica* como sinónimo de la variante *P. ixocarpa* Brot., que es un nombre que ha sido ampliamente utilizado para el tomate de cáscara domesticado (Hudson, 1986). La única diferencia aparente entre las dos especie es la longitud del pedúnculo: el pedúnculo de *P. ixocarpa* es más corto que el de *P. philadelphica*. Waterfall (1958) aceptó esta nomenclatura al estudiar las especies del norte de México pero luego se retractó al estudiar y analizar las especies de *Physalis* de México y Centroamérica (Waterfall, 1967). Este autor incorporó *P. ixocarpa* dentro de límites más amplios de *P. philadelphica*. Fernandes (1974) realizó una investigación exhaustiva sobre este problema de nomenclatura y concluyó que *P. ixocarpa* es una especie diferente de *P. philadelphica*, lo anterior se basó en las evidencias citológicas

previas, la distinción de su estigma y sus flores pequeñas. Por otra parte, las investigaciones realizadas sobre la morfología de los cromosomas han demostrado la existencia de diferencias citológicas entre especies (Raja-Rao, 1979; Venkateswarlu y Raja-Rao, 1977; Venkateswarlu y Raja-Rao, 1979a; Venkateswarlu y Raja-Rao, 1979b; Raja-Rao y Lydia-Prasad, 1984). No obstante, la complejidad taxonómica del género no está aún muy clara, especialmente entre *P. ixocarpa* y *P. philadelphica*.

La planta es herbácea, anual, de 40 a 90 cm de altura según el hábito de crecimiento; diámetro del tallo principal de 1.1 a 1.3 cm, hojas alternas en forma ovada de 5 a 10 cm de largo por 4 a 6 cm de ancho, base atenuada, ápice agudo y ligeramente acuminado, pecíolo de 4 a 6.5 cm de largo; flor pentámera y pedicelo de 0.7 a 1.0 cm de largo, lóbulos del cáliz de 0.7 a 1.3 cm de largo, corola de 1 a 2.6 cm de diámetro, color amarillo con manchas azules o azul verde, de 0.2 a 4.0 cm de largo. El fruto es una baya de 1.6 a 6.0 cm de diámetro, el cáliz que lo cubre mide de 1.8 a 4.3 cm de largo por 2.5 a 6.0 cm de ancho con costillas; tiene 1.6 a 6.0 cm de diámetro y los pedicelos miden de 0.6 a 1.0 cm de largo. La planta tiene un ciclo de vida de 85 a 95 días; la diferenciación floral inicia entre los 17 y 20 días después de la siembra, la aparición de las primeras flores se presenta a los 28 o 30 días (Saray, 1977).

1.2.3 Importancia del cultivo

En 1957, el tomate de cáscara se cultivaba únicamente en México y América Central (Pandey, 1957) pero es posible que algunos países de Europa y Asia puedan cultivarlo (Peña y Márquez, 1990).

1.2.3.1 Superficie cultivada

El tomate de cáscara ocupa actualmente el 4º lugar en cuanto a superficie de siembra, cultivándose en 26 de los 32 estados de la República Mexicana, y sólo 3 tres especies de hortaliza se siembran en mayor superficie: papa (*Solanum tuberosum* L.), jitomate (*Lycopersicon esculentum* L.) y chile (*Capsicum annum* L.). En 1993, se cultivaron 34 283 ha de tomate de cáscara principalmente en los estados de Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Puebla y Sinaloa. Recientemente, el cultivo ha tomado una gran importancia para el país; por ejemplo, en la década de los 70s solamente se cultivaron 11,268 ha; sin embargo, en la década de los 90s se cultivaron más de 25,000 ha (SARH, 1983 y 1993).

En 2004, se sembraron 60 518 ha. Los estados de Sinaloa, Jalisco, Puebla, Sonora, Guanajuato, México y Michoacán fueron los principales productores. En el ciclo Primavera-Verano se sembraron 26 060 ha (43.1 %) y los estados de Jalisco, México, Puebla, Michoacán, Zacatecas, Morelos y Guanajuato fueron los principales productores; en tanto que en el ciclo Otoño-Invierno se sembraron 34 458 ha (56.9 %) y los principales estados productores fueron: Sinaloa, Sonora, Guanajuato, Puebla, Nayarit, Jalisco y Michoacán. El 73.8 % de la superficie sembrada es de riego, en tanto que el 26.2 % es de temporal (SIACON-SAGARPA, 2005).

El incremento en superficie cultivada del tomate de cáscara se inició en la década de los 70s y ello fue motivado por un incremento en el consumo *per cápita*, que en el año de 2004 fue de 7.1 kg a nivel nacional (SIACON-SAGARPA, 2005) y por la exportación del fruto a los Estados Unidos y Canadá, en los años 80s (Peña, 1998).

1.2.3.2 Usos

El tomate de cáscara es usado para preparar una gran variedad de platillos mexicanos regionales tales como: caldos, chilaquiles, enchiladas, entomatado, guisados con carne de puerco o res, mixiotes, salsas, sopas, tamales, tostadas, tacos y tlacoyos. Además, se le atribuyen algunas propiedades medicinales para el tratamiento y la cura de enfermedades como algunos tipos de úlceras y la diabetes (Cárdenas, 1981).

1.2.4 Fisiología del cultivo

1.2.4.1 Crecimiento y desarrollo

El ciclo de vida del tomate de cáscara es de 85 a 90 días. El crecimiento es lento durante las primeras etapas y la tasa de crecimiento es de aproximadamente 1 cm por día. A los 24 días el crecimiento se acelera y se estabiliza a los 56 días. Después de este tiempo, la planta continua creciendo hasta alcanzar 1.0 m de altura, lo cual ocurre a los 70 días. Después de esta fecha el crecimiento continúa pero también inicia la senescencia y muerte de la planta (Saray, 1977, Mulato *et al.*, 1985).

1.2.4.2 Floración

La diferenciación de las primeras yemas florales ocurre 17-20 días después de la siembra. Las primeras flores aparecen a los 28-30 días. La dehiscencia de las anteras no es simultánea pues toma de 2-4 días entre la dehiscencia de la primera y la quinta antera (Saray, 1977).

1.2.4.3 Polinización

La planta no puede ser autofecundada debido a la autoincompatibilidad gametofítica (Pandey, 1957). Por lo tanto, las plantas son alógamas y la polinización es llevada a cabo mediante insectos, especialmente por abejas.

1.2.4.4 Desarrollo del fruto

Los frutos inician su crecimiento a los 35 días, al principio éste es lento y la madurez del mismo ocurre cuando se llena o se rompe la cáscara o cáliz (Saray, 1982).

1.2.4.5 Cosecha

Normalmente el número de cortes es de 4 o 6, dependiendo del vigor de la planta. La cosecha se inicia cuando han madurado 3-4 frutos, esto ocurre a los 55-70 días después de la siembra (Gajón, 1956; Garzón y Garay, 1977; Saray y Loya, 1977).

1.2.5 Requerimientos ambientales

Con el propósito de obtener un buen desarrollo, el cultivo requiere suelos arcillo-arenosos, con un pH que va de los 5.0 a 7.0 y temperaturas de 20 a 30° C (Saray, 1982).

1.3 BREVE DESCRIPCIÓN DEL MEJORAMIENTO GENÉTICO

1.3.1 Colección de germoplasma

Se ha mencionado anteriormente que el tomate de cáscara se ha cultivado en México desde épocas precolombinas y fue domesticado inicialmente por los antiguos Mayas y Aztecas (Menzel, 1951; Bukasov, 1963).

Los centros primarios de origen de las plantas son muy importantes para el fitomejorador porque constituyen una fuente natural de genes que pueden ser aprovechados para el mejoramiento genético de las mismas. El tomate de cáscara es nativo de México donde existe una gran diversidad genética, algunas variedades criollas pueden encontrarse en forma silvestre a lo largo de la Costa del Pacífico desde California hasta Guatemala y Nicaragua (Menzel, 1951).

En las Costas del Pacífico y en las regiones centrales de México existe germoplasma silvestre de tomate de cáscara que crece en forma espontánea. La gente de estos lugares (particularmente la de las regiones de centro occidente) prefiere consumir frutos de estas variedades criollas, en lugar de las variedades mejoradas, debido a que el sabor del fruto de las primeras es mucho mejor (Peña y Márquez, 1990).

En 1985, la Universidad Autónoma Chapingo inició un Programa de Mejoramiento Genético del tomate de cáscara. Actualmente, el banco de germoplasma de esta universidad cuenta con 231 colectas de esta especie; 131 provenientes de 11 diferentes estados de la república, 94 ingresadas a través de un proyecto de la Universidad de Carolina del Norte y seis poblaciones mejoradas del programa de mejoramiento del tomate de cáscara de la Universidad Autónoma Chapingo.

1.3.2 Estudios sobre diversidad genética

El tomate de cáscara pertenece al género *Physalis* del cual existen aproximadamente 80 especies ampliamente distribuidas tanto en regiones templadas como tropicales del continente americano, aunque algunas de ellas se localizan en África del Sur, Asia del Este, Australia, India y Nueva Zelanda (Menzel, 1951). Únicamente tres de estas especies son cultivadas por sus frutos: *Physalis peruviana* en

Sudamérica, Australia y Nueva Zelanda; *Physalis pruinosa* en Norteamérica y *Physalis ixocarpa* en México (Jenkins, 1948).

Como se ha mencionado anteriormente, el tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) es una especie nativa de México donde existe una gran diversidad genética, la cual no ha sido explotada apropiadamente debido en parte a la falta de estudios sistemáticos relacionados con la caracterización y clasificación de este germoplasma. La colección y caracterización agronómico botánica del germoplasma constituye el primer paso y quizá el más importante antes de iniciar un programa de mejoramiento genético de cualquier especie. El cultivo presenta una gran diversidad genética en cuanto a tipos de hábito de crecimiento, color y tamaño del fruto; las plantas pueden ser rastreras, semierectas o erectas, y los frutos pueden ser pequeños, medianos o grandes, y de color que varía del verde, amarillo o morado (Santiaguillo *et al.*, 1994). La mayor parte del germoplasma del tomate de cáscara cultivado en México corresponde a las razas Rendidora, Salamanca y Tamazula (Peña y Márquez, 1990). Sin embargo, el germoplasma de tomate de cáscara ha sido clasificado en la siguientes razas: Arandas, Manzano, Milpero, Puebla, Rendidora, Salamanca, Tamazula y variedades silvestres (Ayala *et al.*, 1992; Peña *et al.*, 1992; Peña y Santiaguillo, 1999); esta clasificación fue hecha principalmente con base en la variación fenotípica de las colectas evaluadas, utilizando tanto métodos numéricos de clasificación como nomenclatura regional.

La variedad Rendidora fue liberada en el año de 1976 y se derivó a partir de cuatro ciclos de evaluación de 49 colectas de la variedad criolla Rendidora. Esto significa que la variedad Rendidora es una variedad criolla sobresaliente que todavía muestra una gran variación genética en cuanto a hábitos de crecimiento, color y tamaño de fruto (Saray, 1977). La variedad Salamanca es otra variedad criolla sobresaliente, de hábito de crecimiento erecto, frutos verdes y compactos, con un ciclo de vida más largo que el

de la variedad Rendidora. La variedad criolla Tamazula presenta hábito de crecimiento rastrero, frutos pequeños, de color verde o morado.

El tomate de cáscara cultivado y silvestre muestra una constitución cromosómica diploide con $2n = 24$ (Menzel, 1951; Grimaldo, 1977), aunque algunas especies pueden ser poliploides ($2n = 48$) (Menzel, 1951) y algunas otras presentan cromosomas accesorios o supernumerarios (Patil, 1967). Otra característica importante de la especie es la presencia de autoincompatibilidad (Menzel, 1951; Pandey, 1957).

1.3.3 Autoincompatibilidad (SI)

La autoincompatibilidad (SI) es la incapacidad de una planta con flores hermafroditas fértiles para producir cigotos después de la autopolinización (Lundqvist, 1964; Williams, 1965; de Nettancourt, 1977), y es considerada como uno de los mecanismos que han evolucionado para promover la exogamia en las plantas fanerógamas. Se piensa que la efectividad de la SI en promover la exogamia constituye uno de los factores más importantes que han asegurado el éxito evolutivo de las plantas fanerógamas (Whitehouse, 1951).

En la literatura se han reportado dos sistemas de SI en plantas: heteromórfica y homomórfica. La SI heteromórfica se debe a algunas diferencias en la morfología de los estambres y el estilo de la flor en plantas de especies monoicas. Dichas diferencias morfológicas pueden ser, por ejemplo, que el estilo sea largo o corto, o que el tubo polínico no crezca lo suficiente dentro del estilo y sea incapaz, por lo tanto, de fertilizar la célula huevo (Williams, 1965). La SI homomórfica puede ser gametofítica o esporofítica, dialélica o multialélica.

En los sistemas gametofíticos la incompatibilidad del genotipo del polen está determinado por el genoma haploide de los granos de polen, estos sistemas son

siempre multialélicos dado que el número mínimo de alelos permisible en un locus gametofítico es tres (Richards, 1986). En algunas especies como *Trifolium hybridum* y *Trifolium pratense* el número de alelos reportado es de 22 y 212, respectivamente. En la mayoría de las especies en que se ha estudiado la SI gametofítica, ésta está determinada por un solo locus pero en algunas especies como *Secale cereale*, *Festuca pratense*, *Beta vulgaris*, *Physalis ixocarpa* y las especies mexicanas diploides del género *Solanum* (*S. ehrenbergii* y *S. pinnatisectum*), este sistema podría estar controlado por dos loci (Pandey, 1960) con factores complementarios (Williams, 1965). En los sistemas esporofíticos la SI está determinada por el genotipo del progenitor masculino y puede ser di o multialélica.

Se ha sugerido que los dos sistemas de SI difieren fundamentalmente en la forma en que operan, esto con base en una serie de observaciones realizadas; por ejemplo, en las especies que presentan SI gametofítica sus granos de polen son binucleados, que germinan rápida y fácilmente *in vitro*, en contraste con los granos de polen trinucleados de las plantas que presentan SI esporofítica, cuya germinación no es rápida ni fácil. La superficie del estigma de las plantas con SI gametofítica es generalmente húmeda en tanto que en las plantas con SI esporofítica la superficie del estigma es seca. En algún momento se ha considerado que estas diferencias deben proporcionar algunas pistas para definir los mecanismos para el rechazo del polen de una misma planta en cada sistema de SI (Brewbaker, 1959; Heslop-Harrison, 1975).

Sin embargo, en ambos sistemas multialélicos tanto gametofíticos como esporofíticos, es claro que la SI involucra un sistema complejo de señales bioquímicas entre el grano de polen (y/o el tubo polínico) y el pistilo.

Se estima que la SI se encuentra presente en más de la mitad de las especies de angiospermas (Brewbaker, 1959; de Nettancourt, 1977), aunque en muchos casos ha

sido difícil demostrar en forma contundente la existencia de la SI. Al respecto, existen reportes de que 15 familias tienen ejemplos muy bien documentados de presentar SI gametofítica de un tipo no muy bien definido (Charlesworth, 1985). Algunas investigaciones sugieren que ambos sistemas de SI aparecieron durante las primeras etapas evolutivas de las angiospermas, antes de la divergencia del taxón (Whitehouse, 1951; Jain, 1976; Mayo y Leach, 1987).

El sistema de SI gametofítica en la familia *Solanaceae* es el que se ha estudiado en forma más extensiva. Otro tipo de SI determinada por un solo locus y que también ha sido estudiado en forma exhaustiva es *Papaveraceae* (Cambell and Lawrence, 1981; Franklin-Tong *et al.*, 1989), *Rosaceae* (Mau *et al.*, 1982; Sassa *et al.*, 1992) y *Onagraceae* (Emerson, 1938).

En sistemas de SI gametofítica un apareamiento incompatible ocurre cuando el alelo S que es transportado por un grano de polen haploide coincide con cualquiera de los alelos S presentes en el estilo diploide. Esto significa que la reacción es entre una propiedad expresada por el genoma haploide del gametofito masculino contenido en el grano del polen y el tejido del pistilo del esporofito. Los apareamientos compatibles ocurren cuando el alelo S que es llevado por el genoma haploide del polen es diferente de los alelos que se encuentran en el tejido diploide del estilo. Los alelos S no exhiben ningún tipo de dominancia o cualquier otro tipo de interacción interalélica (Williams, 1965).

El sistema esporofítico de SI fue descrito por vez primera en *Crepis foetida* (Hughes y Babcock, 1950) y en *Parthenium argentatum* (Gerstel, 1950). En este sistema la reacción de incompatibilidad está determinada por el genotipo del estilo diploide (el tejido del pistilo del esporofito) y los alelos S pueden exhibir dominancia completa (dominancia jerárquica). Por tal razón, si un alelo S_1 es dominante sobre S_2 ,

entonces todos los granos de polen de una planta $S_{1,2}$ reaccionarán como si fueran granos de polen S_1 y de este modo los granos de polen S_2 serán capaces de polinizar estilos que contengan el alelo S_2 (Williams, 1965).

En la mayoría de los sistemas de SI gametofítica, el polen incompatible germina en forma exitosa sobre la superficie del estigma y desarrolla un tubo polínico que penetra en el estigma y crece dentro del estilo. Ahí, el tubo polínico crece entre filas longitudinales de células del tracto central transmisor, pero en cierto punto dentro del estilo los tubos polínicos son detenidos en su crecimiento. Esto es en contraste con los sistemas esporofíticos en los cuales el crecimiento de los tubos polínicos es detenido sobre la superficie del estigma (Newbigin *et al.*, 1994).

Extractos de pistilos de varias especies de la familia *Solanaceae* contienen glycoproteínas que segregan con ciertos genotipos S (Newbigin *et al.*, 1994). Además las S-glycoproteínas de otras especies de las *Solanaceae* han demostrado tener actividad de la enzima Rnasa (Broothaerts *et al.*, 1991; Kaufmann *et al.*, 1991; Singh *et al.*, 1991; Ai *et al.*, 1992) y estas enzimas se conocen como S-Rnasas. Las Rnasas han sido detectadas en los estilos de las flores de la pera Japonesa (*Pyrus serotina*) y es factible que estas enzimas también sean parecidas a las S-glycoproteínas (Sassa *et al.*, 1992). Esto reviste particular interés dado que estas enzimas Rnasas podrían ser un primer indicio de estar asociadas con la SI en especies que no pertenezcan a la familia de las *Solanaceae*. No obstante, este no es un fenómeno universal ya que las S-glycoproteínas de poppy (*Papaver rhoeas*) no muestran ninguna actividad como Rnasa (Franklin-Tong *et al.*, 1991).

El descubrimiento de que las S-glycoproteínas del estilo son Rnasas conduce a la pregunta de si su actividad enzimática está involucrada con la respuesta de SI. Una hipótesis puede ser que la enzima Rnasa es absorbida por el tubo polínico incompatible

conforme éste se desarrolla a través de la matriz celular y una vez dentro del tubo polínico la Rnasa degrada entonces el RNA, lo que resulta en la muerte del tubo polínico. Dado que los genes que codifican ribosomas no son transcritos en el polen (Mascarenhas, 1990; McClure *et al.*, 1990), este mecanismo podría ser una forma muy efectiva de asegurar la muerte del tubo polínico.

La biología de la SI requiere que el locus S se exprese tanto en el polen como en el estilo. Un posible mecanismo mediante el cual la SI podría funcionar es que la expresión del locus S en los productos del polen y el estilo sea idéntica, y que dichos productos aparezcan en forma conjunta en apareamientos incompatibles a partir de un agente activo (Newbiggin *et al.*, 1994). Los experimentos realizados para buscar una proteína del polen que segregue junto con determinados genotipos S, han sido, por mucho, poco exitosos.

El hecho de que las proteínas del alelo S tengan una estructura altamente ordenada, y que son ribonucleasas, ha contribuido al desarrollo de un modelo funcional que propone que la actividad de la ribonucleasa asociada al alelo S es un componente integral en el rechazo del tubo polínico. Según este modelo, las proteínas S-Rnasas serían exportadas y acumuladas en los espacios intercelulares del tracto transmisor. Los tubos polínicos provenientes de la propia planta y los provenientes de otra planta diferente encontrarían las proteínas Rnasa durante su crecimiento a través del tejido transmisor, entonces los tubos polínicos de los granos de polen incompatibles absorberían las proteínas Rnasas las cuales actuarían degradando el RNA del tubo polínico.

Existen dos variantes alternativas a este modelo. Una de ellas predice que el reconocimiento se da si la absorción ocurre solamente con importación de la S-Rnasa dentro del los tubos polínicos *in vivo*. Este modelo dice que el componente del polen de

la SI sería una membrana o una proteína receptora situada en la pared de la membrana. El otro modelo alternativo sugiere que las Rnasas son importadas tanto por los tubos polínicos compatible e incompatibles, sólo que los tubos polínicos compatibles producen un inhibidor específico de la actividad de la Rnasa (Sims, 1994).

Las glycoproteínas relacionadas al locus S procedentes del estilo y estigma, así como los genes que las codifican, han sido identificados y clonados (Nasrallah *et al.*, 1985; Anderson *et al.*, 1986; McClure *et al.*, 1989; Iorger *et al.*, 1991), pero poco se ha logrado con respecto al componente del polen (Franklin-Tong *et al.*, 1994).

Durante mucho tiempo se ha establecido que el estigma puede responder a polinizaciones incompatibles mediante la producción de callosa. Algunos autores han considerado que esta respuesta forma las bases del mecanismo de SI, en donde la callosa actúa simplemente bloqueando la entrada del tubo polínico (Kerhoas *et al.*, 1983).

La callosa es la respuesta normal, y bien conocida, del estigma para los daños mecánicos o por la invasión de patógenos. Además, su síntesis no se restringe a polinizaciones SI, pero también ocurre en polinizaciones cruzadas, especialmente si la humedad es alta por largo tiempo, entonces se producen tubos polínicos que no penetran. La callosa no es producida como respuesta a la cubierta del polen que ha sido aislada químicamente (Elleman y Dickinson, 1994), sin importar cual sea su genotipo. Sin embargo, si las cubiertas de los granos de polen se preparan mediante un método mecánico que involucre la ruptura del protoplasto del polen, entonces los papilos del estigma responden produciendo una gran cantidad de callosa en sitios bien localizados. Estas observaciones podrían indicar que, en la polinización, la callosa es producida como respuesta a un material de origen gametofítico considerado como extraño por la planta madre (esporofito). La callosa podría por lo tanto formarse en respuesta a una

filtración de elementos gametofíticos en algunas combinaciones de SI y similarmente a señales procedentes de granos de polen compatibles los cuales, por alguna razón, no tienen éxito en penetrar ni crecer sobre la superficie del estigma. Únicamente en los casos donde hay una correcta penetración de tubos polínicos compatibles, la callosa no se forma, lo cual podría significar que la respuesta a la invasión queda inhibida en este punto (Elleman y Dickinson, 1994).

1.3.4 Autocompatibilidad

La presencia ocasional de plantas autocompatibles en poblaciones autoincompatibles ha sido reportada desde hace mucho tiempo. Por ejemplo, Kakizaki (1930) encontró plantas autocompatibles en col. Bateman (1954) encontró cinco plantas autocompatibles entre 52 plantas de una población silvestre de *Iberis amara*. Cipar *et al.* (1964) muestreó 11 especies autoincompatibles de la familia *Solanaceae* para buscar la presencia de autocompatibilidad, de esta forma pudo encontrar algunos individuos autocompatibles en *S. chacoense*, *S. goniocalyx*, *S. kurtzianum*, *S. neuhawkesii*, *S. phureja*, *S. pinnatisectum*, *S. raphanifolium*, *S. sanctae-rosae* y *S. stenotomum*. Algunas variantes autocompatibles también fueron encontradas en haploides de *S. tuberosum spp tuberosum* (De Jong y Rowe, 1971; Olsder y Hermsen, 1976) y en híbridos entre *S. phureja* y haploides de *S. tuberosum spp andigena* (Cipar, 1964). En general, parece que las poblaciones silvestres pueden mantener hasta cierto punto, plantas autocompatibles.

El grado de cultivo puede ocasionar que las plantas cambien de autoincompatibles a autocompatibles. Por ejemplo, Thompson y Taylor (1966) señalan que la SI de *Brassica oleracea* se vuelve débil bajo cultivo (domesticación). Las autopolinizaciones

frecuentes para la obtención de líneas puras a menudo remueven genes de SI en algunas variedades cultivadas.

Brassica campestris es un ejemplo en donde el alelo de autocompatibilidad, S^c , es recesivo a los dos alelos tanto del polen como del estigma, y dominante en el polen pero recesivo en el estigma al alelo de la más baja dominancia en la serie alélica. Este es un caso en donde la autocompatibilidad fue asignada a una mutación del locus S (Zuberi *et al.*, 1981).

Hinata *et al.* (1983) realizaron un experimento de hibridación entre la especie autoincompatible *B. campestris* y la variedad *yellow sarson* que era autocompatible. Se observó la segregación de las progenies F_2 y las retrocruzas con el apoyo del análisis de las glycoproteínas del locus S, el cual podría explicar el comportamiento de la autocompatibilidad de los alelos S en las progenies. Estos autores explicaron sus resultados asumiendo la existencia de un alelo epistático recesivo, m (modificador), que se hereda en forma independiente de los alelos S. De acuerdo con su explicación, los estigmas que tengan M, el alelo dominante, expresan la autoincompatibilidad mientras que los estigmas que tienen m, el mutante recesivo, son autocompatibles. Sin embargo, en el lado del polen, m no afecta la expresión de autoincompatibilidad. En otras palabras, el alelo S expresa su acción bajo las condiciones usuales o de tipo silvestre, pero no lo hacen cuando ocurre la mutación recesiva en el locus M. Resultados similares se obtuvieron en otro análisis donde una raza autocompatible fue aislada de la variedad Mizuma, de la hortaliza *B. campestris* (Hinata and Okazaki, 1986).

La autocompatibilidad se atribuye a la segregación de un complejo poligénico que es capaz de modificar la reacción de incompatibilidad hasta el punto de autofertilidad (Richard and Turling, 1973). Además, Thompson and Taylor (1971) y Thompson

(1972) atribuyeron la autocompatibilidad en col a la presencia de otros genes mayores diferentes al locus S y a la interacción competitiva entre dos alelos S.

Como se ha mencionado con anterioridad, la presencia de individuos autocompatibles ocurre con cierta frecuencia en especies autoincompatibles, y ésta es debida a un alelo dominante en algunas especies de *Citrus* (Soost, 1969), *Rubus* (Keep, 1985) y *Prunus* (Iezzoni *et al.*, 1990).

Una serie de cruzas entre una colecta de *Lycopersicon peruvianum* que presenta autocompatibilidad en forma natural y una colecta autoincompatible estrechamente emparentada se utilizaron para demostrar que la mutación de autocompatibilidad se encuentra localizada en el locus S. El alelo S_c no afectó la actividad de los alelos S₆ y S₇ cuando estuvieron presentes en la misma planta toda vez que estas plantas autocompatibles podían todavía rechazar el polen incompatible. De esto se concluyó que el alelo S_c era un alelo no funcional del locus S (Kowyama *et al.*, 1994) y no un modificador no ligado de la autoincompatibilidad, tal como se había descrito previamente en *Lycopersicon* (Martin, 1968; Rick, 1982, Rick y Chetelat, 1991), *Petunia* (Ai *et al.*, 1991) y *Solanum tuberosum* (Thompson *et al.*, 1991). Además de lo anterior, se encontró que las proteínas asociadas a los alelos S₆ y S₇ tienen actividad de ribonucleasa en tanto que la proteína asociada al alelo S_c no era una ribonucleasa activa. Este descubrimiento indica que las S-Rnasas son determinantes de la autoincompatibilidad en el estilo y que la actividad de la ribonucleasa es esencial para su funcionamiento (Kowyama *et al.*, 1994).

Una variante autocompatible de una especie diploide silvestre de papa, *Solanum chacoense*, normalmente autoincompatible, fue utilizada para investigar la naturaleza y la genética de la autocompatibilidad. Esta variante se cruzó con la especie diploide autoincompatible *S. phureja*. La progenie segregó autocompatible contra

autoincompatible. Se hicieron cruas dialélicas entre 15 individuos F_1 . Todos los datos sugieren la existencia de un simple gen dominante (Sli) independiente con acción esporofítica que inhibe la expresión del gen S en el polen. Las plantas que contienen el gen Sli producen polen que es compatible a su propio progenitor y a plantas con genes S similares. Este gen se ha mantenido en condición heterocigótica a través de ocho generaciones de autofecundación recurrente (S_8) lo que implica que los homocigotos dominantes están asociados con letalidad (Hozaka y Hanneman, 1998).

Finalmente, además del factor genético, también se han desarrollado otros muchos métodos para revertir la autoincompatibilidad en especies como *Brassica*. Por ejemplo, tratamiento del estigma mediante frotamiento, altas temperaturas y tratamientos con sustancias químicas tales como ácidos, cloruro de sodio, solventes orgánicos y el gas dióxido de carbono. La inhibición de la síntesis de proteínas mediante ciclohexamida y algunos otros antibióticos también revierte la autoincompatibilidad (Sarker *et al.*, 1988).

Además de tratamiento con altas temperaturas, la autoincompatibilidad también se puede revertir mediante el tratamiento de los estigmas con solventes orgánicos (Tatebe, 1968), polinizaciones apoyadas en flujos eléctricos (Roggen *et al.*, 1972), polvo de ácido orgánico (Hinata, 1974) y soluciones de cloruro de sodio (Tao y Yang, 1986; Monteiro *et al.*, 1988).

1.4 ESTADO ACTUAL Y PERSPECTIVAS DEL MEJORAMIENTO DEL TOMATE DE CÁSCARA

Physalis ixocarpa Brot. presenta autoincompatibilidad gametofítica (Pandey, 1957; Quiros, 1977), por tal razón no es sencilla la obtención de líneas puras para desarrollar híbridos mediante técnicas convencionales de mejoramiento genético. Sin embargo,

para aprovechar la alta heterosis presente en las poblaciones naturales de tomate de cáscara (Peña, 1998; Peña *et al.*, 1998; Peña *et al.*, 1999; Santiaguillo *et al.*, 2004) sería aconsejable explorar el uso de haploides para la obtención de líneas puras o bien el uso de poliplóides. Al comparar diploides con autotetraploides, existe un aspecto importante que es necesario resaltar ya que en autotetraploides, tres o cuatro alelos pueden estar presentes en un solo locus, y esto puede resultar en una producción de extraheterosis tal y como ha sido reportada en alfalfa (Busbice y Wilsie, 1966) y centeno (Lundqvist, 1966).

Por otra parte, pocos estudios se han reportado, en la literatura, sobre estimaciones de componentes de varianza genética en tomate de cáscara (Pérez *et al.*, 1996; Peña, 1998; Moreno *et al.*, 2002; Peña *et al.*, 2004). Desde el punto de vista del mejoramiento genético, esto es importante porque tales estimaciones permitirán al mejorador responder preguntas específicas acerca del uso potencial de una población genética en particular en un programa de mejoramiento (Hallauer y Miranda, 1981).

Ante el escenario descrito, con este trabajo se pretende hacer una contribución a la Genética y el mejoramiento genético del tomate de cáscara derivada de las siguientes investigaciones: a) Evaluación de germoplasma de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) en Elora, Ontario (Canadá) y en Chapingo, México (México); b) Estudio del tiempo de anthesis, dehiscencia de anteras y receptividad del estigma en tres razas de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.); c) Estudio de la herencia de la autocompatibilidad en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) y d) Construcción de un modelo matemático para determinar la tasa de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente (TREGPR) en n retrocruzas ($n = 1, 2, 3, \dots$) y m cromosomas ($m = 1, 2, 3, \dots$).

1.5 LITERATURA CITADA

- Abak, K., H. Y. Guler, N. Sari, M. Paksoy. 1994. Earliness and yield of *Physalis* (*Physalis ixocarpa* Brot. and *Physalis peruviana* L.) in greenhouse, low tunnel and open field. *Acta Horticulture*. 336: 301-306.
- Ai, Y., Kron, E., Kao, T. H. 1991. S-alleles are retained and expressed in a self-compatible cultivar of *Petunia hybrida*. *Mol. Gen. Genet.* 230:353-358.
- Ai, Y., Tsai, D., Kao, T. H. 1992. Cloning and sequencing of cDNAs encoding two S-proteins of a self-compatible cultivar of *Petunia hybrida*. *Plant Mol. Biol.* 19: 523-528.
- Anderson, M. A., Cornish, E. C., Mau, S. L., Williams, E. G., Hoggart, R., Atkinson, A. 1986. Cloning for a cDNA for a stylar glycoprotein associated with expression of self-incompatibility in *Nicotiana glauca*. *Nature*. 321: 38-44.
- Ayala P., J. P., A. Peña L., J. Mulato B. 1992. Caracterización de germoplasma de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) en Chapingo, México. *Revista Chapingo*. 79-80: 128-137.
- Bateman, A. J. 1952. Self-incompatibility systems in angiosperms. I. Theory. *Heredity*. 6: 285-310.
- Bateman, A. J. 1954. Self-incompatibility systems in angiosperms.II. *Iberis amara*. *Heredity*. 8: 305-332.
- Bertram, R. B. 1991. New Crops and the International Agricultural Research Centres. In: New crops. Ed. by J. Janick and J.E. Simon. John Wiley and Sons, Inc. New York, Toronto.
- Brewbaker, J. L. 1959. Biology of the angiosperm pollen grain. *Ind. J. Genet. Plant Breed.* 19: 121-133.

- Broothaerts, W. J., Vanvinckenroye, P., Decock, B., Vandamme, J. and Vendrig, J. C. 1991. *Petunia hybrida* S- proteins:ribonuclease activity and the role of their glycan side chains in self-incompatibility. *Sex Plant Reprod.* 4:258-266.
- Bukasov, M. 1963. Plantas cultivadas de México, Guatemala y Colombia. IICA. Zona Andina. Publicación Miscelánea # 20.
- Busbice, T. H. and C. P. Wilsie. 1966. Inbreeding depression and heterosis in autotetraploids with application to *Medicago sativa* L. *Euphytica.* 15: 52-67.
- Cambell, J. M. and Lawrence, M. J. 1981. The population genetics of the self-incompatibility polymorphism in *Papaver rhoeas*. I. The number and distribution of S-alleles in families from three localities. *Heredity.* 46:69-79.
- Cantwell, M., J. Flores M., A. Trejo G. 1992. Developmental changes and postharvest physiology of tomatillo fruit (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Scientia Hort.* 50:59-70.
- Cárdenas Ch., I. E. 1981. Algunas técnicas experimentales con tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México, México.
- Charlesworth, D. 1985. Distribution of dioecy and self-incompatibility in angiosperms. In: P.J. Greenwood, P.H. Harvey and M. Slatkin (eds). *Evolution: Essays in honour John Maynard Smith.* Pp. 237-268. Cambridge University. Press, Cambridge.
- Cipar, M. S. 1964. Self-compatibility in hybrid between phureja and haploid andigena clones of *Solanum tuberosum*. *Eur. Potato. J.* 7: 152-160.
- Cipar, M. S., S. J. Peloquin, and R. W. Hougas. 1964. Variability in the expression of self-incompatibility in tuber-bearing diploid *Solanum* species. *Am. Potato J.* 41:155-162.

- Cuartero, J., J. Costa, G. Palomares, F. Nuez. 1983. Comportamiento de *Physalis* en condiciones de cultivo del sureste español. Primer Congreso Nacional. Sociedad Española de Ciencias Hortícolas. Almería, España. Horticultural Abstracts. 1984. 054-07200.
- De Jong, H. and P. R. Rowe. 1971. Inbreeding in cultivated diploid potatoes. Potato Res. 14: 74-83.
- De Nettancourt, D. 1977. Incompatibility in angiosperms. Springer Verlag, Berlin.
- Elleman, C. J. and Dickenson, H. G. 1994. Pollen stigma interaction during self-incompatibility in *Brassica oleracea*. In: Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants. Kluwer academic publishers. Netherland. pp. 67-87.
- Emerson, S. 1938. The genetics of self-incompatibility in *Oenothera organensis*. Genetics. 23: 190-202.
- Fernandes, R. B. 1974. Sur l'identification d'une espece de *Physalis* sousponanee au Portugal. Bol. Soc. Brot. 44: 343-349.
- Franklin-Tong, V. E., Ruth, E., Marmey, P., Lawrence, M. J. and Franklin, F. C. H. 1989. Characterization of a stigmatic component from *Papaver rhoeas* L. which exhibits the specific activity of a self-incompatibility (S-) gene product. New Phytol. 112: 307-315.
- Frankling-Tong, V. E., Atwal, K. K., Howell, E. C., Lawrence, M. J. and Franklin, F. C. H. 1991. Self-incompatibility in *Papaver rhoeas*: there is not evidence for the involvement of stigmatic ribonuclease activity. Plant Cell. Environ. 14:423-429.
- Franklin-Tong, V. E., Lawrence, M. J., Franklin, F. C. H. 1994. The molecular and cellular biology of gametophytic self-incompatibility in *Papaveer rhoeas*. In:

- Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants. pp 42-64. Kluwer academic publishers, Netherlands.
- Gajón S., C. 1956. Horticultura moderna. 3ª. Ed. Bartolomé Trucco. México. 381-384.
- García S., F. 1975. El género *Physalis* (Solanáceas) en el Valle de México. Tesis Maestría. Colegio de Postgraduados. 87 pp.
- Garzón T., J. A. y R. Garay A. 1977. Los cultivos del tomate de cáscara y calabacita en el estado de Hidalgo. Circular No. 58. CIAMEC-INIA-SARH. Chapingo, México.
- Grimaldo J., O. 1997. Relaciones entre el grado de domesticación y las características morfológicas del fruto en tomate de cáscara (*Physalis spp.*). Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México, México.
- Hallauer, A. R., and J. B. Miranda. 1981. Quantitative genetics in maize breeding. First ed.. Iowa State University Press. Ames, Iowa. 468 p.
- Heslop-Harrison, J. 1975. Incompatibility and the pollen stigma interaction. Ann. Rev. Plant Physiol. 26: 403-425.
- Hinata, K. 1974. Physiology of self-incompatibility in higher plants. Chem. Reg. Plants. 9: 65-73.
- Hinata, K., Okasaki, K. and Nishio, T. 1983. Gene analysis of self-compatibility in *Brassica campestris* var. yellow sarson (a case of recessive epistatic modifier). In: Proc. 6th Int. Rapeseed Conf.. Vol. 1:354-359.
- Hinata, K. and Okasaki, K. 1986. Role of the stigma in the expression of self-incompatibility in Crucifers in view of genetic analysis. Biotechnology and Ecology of pollen. Pp. 185-190. Springer Verlag, New York..

- Hosaka, K. and Hanneman, R. E. 1998. Genetics of self-compatibility in a self-incompatible wild diploid potato species *Solanum chacoense*. 1. Detection of an S locus inhibitor (Sli) gene. *Euphytica*. 99: 191-197.
- Hudson, W. D. 1986. Relationships of domesticated and wild *Physalis philadelphica*. p. 416-432. In: W. G. D'Arcy (ed). *Solanaceae, Biology and Systematics*. Columbia Univ. Press, New York.
- Iezzoni, A., Smith, H and Albertini A. 1990. Cherries. In: J.N. Moore and J.R. Bollington (eds.), *Genetic Resources of Temperate Fruit and Nut Crops* 1. pp. 109-174. Int. Soc. Hort. Sci., Wageningen, The Netherlands.
- Iorger, T. L., Golke, J. R., Xu, B. and Kao, T. H. 1991. Primary structural features of the self-incompatibility protein in the *Solanaceae*. *Plant reprod.* 4: 81-87.
- Jain, S. K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 469-495.
- Jankiewicz, L. S. and J. Borkowski. 1990. The development of tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot.) in Polish conditions. II. Flowering and fruiting. *Acta Agrobotanica*. 43: 11-23.
- Jenkins, J. A. 1948. The origin of cultivated tomato. *Economy Botany*. 2: 379-392.
- Kakisaki, Y. 1930. self- and cross-incompatibility in the common cabbage. *Jpn. J. Bot.* 5:133-208.
- Kaufmann, H., Salamini, F. and Thompson R. D. 1991. Sequence variability and gene structure at the self-incompatibility locus of *Solanum tuberosum*. *Mol. Gen. Genet.* 226:457-466.
- Keep, E. 1985. Heterozygosity for self-incompatibility in Lloyd George red raspberry. *Fruit Var. J.* 39(4): 5-7.

- Kerhoas, C., Knox, R. B. and Dumas, C. 1983. Specificity of the callose response in stigmas of *Brassica*. *Ann.Bot.* 52:597-602.
- Kowyama, Y., Kunz, C., Lewis, I., Newbigin, E., Clarke, A. E., Anderson, M. A. 1994. Self-compatibility in a *Lycopersicon peruvianum* variant (LA2157) is associated with lack of style S-RNase activity. *Theor. Appl. Genet.* 88: 859-864.
- Lundqvist, A. 1964. The nature of the two loci incompatibility system in grasses. IV. Interaction between the loci in relation to self-compatibility in *Festuca pratensis* Huds. *Hereditas.* 52: 221-234.
- Lundqvist, A. 1966. Heterosis and inbreeding depression in autotetraploid rye. *Hereditas.* 56: 317-366.
- Martin, F. W. 1968. The behaviour of *Lycopersicon* incompatibility alleles in an alien genetic milieu. *Genetics.* 60: 101-109.
- Mascarenhas, J. P. 1990. Gene activity during pollen development. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 41:317-338.
- Mau, S. L., Ralf, J. and Clark, A. E. 1982. Isolation and partial characterization components of *Prunus avium* L. styles, including an antigenic glycoprotein associated with a self-incompatibility genotype. *Planta.* 156:505-516.
- Mayo, O. and Leach, C. R. 1987. Stability of self-incompatibility systems. *Theor. Appl. Genetic.* 74:789-792.
- McCain, R. 1991. Goldenberry, passion fruit and white sapote: potential fruits for cool subtropical areas. In: *New crops*. Ed. J. Janick and J.E. Simon. pp 479-486. John Wiley and Sons, Inc.; New York, Toronto.

- McClure, B. A., Haring, V., Ebert, P. R., Anderson, M. A., Simpson, R. J., Sakiyama, F. and Clarke, A. E. 1989. Style self-incompatibility gene products of *Nicotiana glauca* are ribonucleases. . *Nature*. 342: 955-957.
- McClure, B. A., Gray, J. E., Anderson, M. A. and Clark, A. E. 1990. Self-incompatibility in *Nicotiana glauca* involves degradation of pollen rRNA. *Nature*. 347: 757-760.
- Medvedev, P. F. 1958. *Fisalis-Physalis* L. In: Flora of cultivated plants. Family *Solanaceae*. Brezhnev D.D. ed. State Agric. Publishing Office, Moscow. 20: 488-501.
- Menzel, M. Y. 1951. The cytotaxonomy and genetics of *Physalis*. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 95: 132-183.
- Menzel, M. Y. 1957. Cytotaxonomic studies of Florida coastal species of *Physalis*. *Yrbk Amer. Phil. Soc.* 1957: 262-266.
- Monteiro, A. A., Gabelman, W. H. and Williams, P. H. . 1988. The use of sodium chloride solution to overcome self-incompatibility in *Brassica campestris*. *Eucarpia Cruciferae Newslett.* 13:122-123.
- Moreno M., M., A. Peña L., J. Sahagún C., J. E. Rodríguez P., R. Mora A. 2002. Varianza aditiva, heredabilidad y correlaciones en la variedad M1-Fitotecnia de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Fitotecnia Mexicana*. 25(3): 231-237.
- Moriconi, D. N., M. C. Rush, H. Flores. 1990. Tomatillo: a potential vegetable crop for Louisiana. p. 407-413. In: *Advances in new crops*. Janick, J., J.E. Simon (eds). Timber Press, Portland, Oregon. U.S.A.
- Mulato B., J., L. S. Jankiewicz, V. M. Fernández O., F. Cartujano E., L. M. Serrano C. 1985. Growth, fructification and plastochron index of different branches in the

- crown of husk tomato (*Physalis ixocarpa* Brot.). Acta Soc. Bot. Pol. 54: 195-206.
- Nasrallah, J. B., Kao, T. H., Goldberg, M. L. and Nasrallah, M. E. 1985. A cDNA clone encoding an s-Specific glycoprotein from *Brassica oleracea*. Nature. 318: 263-267.
- Newbigin E., M. A. Anderson and A. E. Clarke. 1994. Gametophytic Self-incompatibility in *Nicotiana alata*. In: Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants. Advances in cellular and molecular biology of plants. Vol. 2. Kluwer Academic Publishers. Pp. 5-18.
- Olsder, J. and J. G. Th. Hermesen. 1976. Genetics of self-compatibility in dihaploids of *Solanum tuberosum* L. I. Breeding behaviour of two self-compatible dihaploids. Euphytica. 25: 597-607.
- Pandey, K. K. 1957. Genetics of self-incompatibility in *Physalis ixocarpa* Brot.- A new system. American Journal of Botany. 44: 879-887.
- Pandey, K. K. 1960. Self-incompatibility system in two Mexican species of *Solanum*. Nature. Lond., 185, 483.
- Patil, S. R. 1967. Accessory chromosome in *Physalis ixocarpa*. Experientia. 23(10): 862.
- Peña L., A. 1998. Parámetros genéticos, Respuesta a la selección y heterosis en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Tesis de Doctorado en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillos, México, México.
- Peña L., A., F. Márquez S. 1990. Mejoramiento genético del tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Rev. Chapingo. Vol 71,72: 84-88. Chapingo, México.

- Peña L., A., J. Mulato B., J. P. Ayala and D. Montalvo H. 1992. Caracterización de germoplasma de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). In: Memorias del XIV Congreso Nacional de Fitogenética. 4-9 de octubre. Tuxtla Gutiérrez, Chis., México. p. 511.
- Peña L., A., J. D. Molina G., T. Cervantes S., F. Márquez S., J. Sahagún C., J. Ortiz C. 1998. Heterosis intervarietal en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Revista Chapingo Serie Horticultura. 4 (1):45-49.
- Peña L., A., J. F. Santiaguillo H. 1999. Variabilidad genética de tomate de cáscara en México. Boletín Técnico # 2. Departamento de Fitotecnia. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 26 p.
- Peña L., A., J. D. Molina G., F. Márquez S., J. Sahagún C. 1999. Heterosis intravarietal en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Revista Fitotecnia Mexicana. 22 (2):187-199.
- Peña L., A., A. Mejía C., M. E. Rodríguez P., A. Carballo C., J. E. Rodríguez P., M. Moreno M. 2004. Parámetros genéticos de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) variedad Verde Puebla. Revista Fitotecnia Mexicana. 27(1): 1-7.
- Pérez G., M., J. Sahagún C. y A. Peña L. 1996. Estimación de varianza aditiva y heredabilidad en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). In: Memoria del XVI Congreso Nacional de Fitogenética. 6-11 de octubre. Montecillo, México. p. 125.
- Peron, J. Y., E. Demare and C. Haunetel. 1988. The possibilities of introducing tropical *Solanaceae* and *Cucurbitaceae* in France. Horticultural Abstracts. 1990. 060-05083.
- Porcelli, S. and M. Proto. 1991. *Physalis ixocarpa* Brot., a promising new crop. Sementi-Elette. 37(6): 27-31.

- Quiros, C. F. 1977. Genetics and breeding of husk tomatoes, *Physalis ixocarpa* Brot. Hortscience. 12(4): 391.
- Raja-Rao, K. G. 1979. Morphology of the pachytene chromosomes of tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot.). Indian Bot. 2: 209-213.
- Raja-Rao, K. G. and Y. Lydia-Prasad. 1984. Pachytene chromosomes of *Physalis lanceifolia* Ness. Cytologia. 49: 567-572.
- Rexen, F. 1993. The development of new crops: EC projects and prospects. In: New Crops for Temperate Regions. Ed. by K.R.M. Anthony, J. Meadley and G. Robbelen. Chapman and Hall. London, New York.
- Richard, R. A. and Thurling, N. 1973. The genetics of self-incompatibility in *Brassica campestris* L. ssp. *Oleifera* Metzg. I. Characteristics of S-locus control of self-incompatibility. Genetics. 44: 428-438.
- Richards, A. J. 1986. Plant breeding systems. Allen and Unwin, London.
- Rick, C. M. 1982. Genetic relationships between self-incompatibility and floral traits in the tomato species. Biol. Zbl. 101: 185-198.
- Rick, C. M. and Chetelat, E. T. 1991. The break down of self-incompatibility in *Lycopersicon hirsutum*. In: Hawkes, J.G., Lester, R.N., Nee, M, Estrada, N. (eds). Solanaceae III: taxonomy, chemistry, evolution. Royal Botanic Gardens Kew and Linnean Society of London. pp 253-256.
- Roggen, H. P. J. R., Dijk, A. J. van and Dorsman, C. 1972. Electric aided pollination: a method for breaking incompatibility in *Brassica oleracea* L. Euphytica. 21: 181-184.
- Santiaguillo H., J. F., R. López M., A. Peña L., J. A. Cuevas S. y J. Sahagún C. 1994. Distribución, colecta y conservación de germoplasma de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Revista Chapingo Serie Horticultura. 2: 125-129.

- Santiagoullo H., J. F., T. Cervantes S., A. Peña L. 2004. Selección para rendimiento y calidad de fruto de cruza planta x planta entre dos variedades de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Revista Fitotecnia Mexicana. 27 (1): 85-91.
- SARH-DGEA. 1983. Consumos aparentes de los productos agrícolas: 1925-1982. Econotecnia Agrícola, SARH. México. 2(3):54.
- SARH- DGEA. 1993. Anuario estadístico de la producción Agrícola de los Estados Unidos Mexicanos. SARH. México.
- Saray M., C. R. 1977. Tomate de cáscara, algunos aspectos sobre su fisiología. Campo Agrícola Experimental de Zacatepec. CIAMEC- INIA- SARH. México.
- Saray M., C. R. 1982. Importancia de la precosecha (calentamiento) en el rendimiento del tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México, México.
- Saray M., C.R. y R. Loya. 1977. El cultivo del tomate de cáscara en el estado de Morelos. INIA-CIAMEC. Circular No. 57. Chapingo, México.
- Sarker, R. H., Elleman, C. J. and Dickinson, H. G. 1988. Control of pollen hydration in *Brassica* requires continued protein synthesis and glycosilation is necessary for inter specific incompatibility. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.85: 4340-4344.
- Sassa, H., Hirano, H. and Ikehashi, H. 1992. Self-incompatibility-related RNases in style of Japanese pear (*Pyrus serotina* Rehd.). Plant Cell. Physiol. 33: 811-814.
- SIACON-SAGARPA. 2005. Sistema de información agropecuaria de consulta 1980-2004. México. D.F. Disco compacto.
- Simms, T. L. 1994. Molecular Genetics of gametophytic self-incompatibility in *Petunia hybrida*. In: Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants. pp: 19-41. Kluwer Academic Publishers. Netherlands.

- Singh, A., Ai, Y. and Kao, T. H. 1991. Characterization of ribonuclease activity of three S-allele associated proteins of *Petunia inflata*. Plant Physiol. 96:62-68.
- Soost, R. K. 1969. The incompatibility gene system in citrus. In: H.D. Chapman (ed.), Proc. of the First Intl. Citrus Symp. 1, pp. 189-190. University of California, Riverside, CA.
- Tao, G. and Yang, R. 1986. Use of CO₂ and salt solution to overcome self-incompatibility of Chinese cabbage (*B. campestris* ssp. *Pekinensis*). Eucarpia Cruciferae Newslett. 11: 75-76.
- Tatebe, T. 1968. Studies in the physiological mechanism of self-incompatibility by chemical treatments. J. Jpn. Soc. Hort. Sci. 37: 43-46.
- Thompson, K. F. 1972. Competitive interaction between two-alleles in a sporophytically control incompatibility system. Heredity. 28: 1-8.
- Thompson, K. F. and Taylor, J. P. 1966. The breakdown of self-incompatibility in cultivars of *Brassica oleracea*. Heredity. 21: 637-648.
- Thompson, K. F. and Taylor, J. P. 1971. Self-compatibility in kale. Heredity. 27: 459-471.
- Thompson, R. D., Uhrig, H., Hermesen, J. G. Th., Salamini, F., Kaufmann, H. 1991. Investigation of a self-compatible mutation in *Solanum tuberosum* clones inhibiting S-allele activity in pollen differentially. Mol. Gen. Genet. 226: 283-288.
- Venkateswarlu, J., and K. G. Raja-Rao. 1977. Morphology of the pachytene chromosomes of *Physalis philadelphica* Lam. Caryologia. 30: 435-440.
- Venkateswarlu, J., and K. G. Raja-Rao. 1979a. Morphology of the pachytene chromosomes of *Physalis pubescens* L. Cytologia. 44: 161-166.

- Venkateswarlu, J., and K. G. Raja-Rao. 1979b. Morphology of the pachytene chromosomes of *Physalis angulate* L. Cytologia. 44: 557-560.
- Waterfall, U. T. 1958. A taxonomic study of the genus *Physalis* in North America north of Mexico. Rhodora. 60: 197-114.
- Waterfall, U. T. 1967. *Physalis* in Mexico, Central America, and the West Indies. Rhodora. 69: 82-120.
- Whitehouse, H. L. K. 1951. Multiple-allemorph incompatibility of pollen and style in evolution of the angiosperm. Ann. Bot. New Series 14: 198-216.
- Williams, W. 1965. Genetical principles and plant breeding. Blackwell Scientific Publications. Oxford, England. 527 pp.
- Willis, J. C. 1966. A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Zuberi, M. I, Zuberi, S. and Lewis, D. 1981. The genetics of incompatibility in *Brassica*. I. Inheritance of self-compatibility in *Brassica campestris* L. var. Toria. Heredity. 46:175-190.

II. EVALUACIÓN DE GERMOPLASMA DE TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot.) EN ELORA, ONTARIO (CANADÁ) Y EN CHAPINGO, MÉXICO (MÉXICO).

2.1 RESUMEN

Este estudio se llevó a cabo con el objetivo de evaluar una muestra de germoplasma de tomate de cáscara en las condiciones ambientales de Elora, Ontario (Canadá) y Chapingo, México (México). Se evaluaron cinco razas de tomate de cáscara: Manzano, Milpero, Rendidora, Salamanca y Tamazula. Se incluyó de una a tres colectas por raza (una de la variedad Manzano y tres de cada una de las restantes razas). Así, 13 colectas se establecieron en un experimento conducido en un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones. La unidad experimental fue de tres surcos de 4.5 m x 1.0 m con 10 plantas por surco. Los datos fueron tomados en el surco central. Los caracteres medidos fueron: días a floración, días a cosecha, número total de frutos cosechados y rendimiento. Los días a floración y cosecha se tomaron contando los días transcurridos a partir de la siembra. Los resultados mostraron que en la localidad de Elora las colectas 1 y 3 de la raza Rendidora, así como la colecta 1 de la raza Manzano, fueron las más precoces y las de mayor rendimiento. Estas mismas colectas se comportaron en forma similar en la localidad Chapingo, México; sin embargo, aquí la colecta 1 de la raza Rendidora rindió casi 40 ton ha⁻¹, que es cercano al rendimiento potencial del cultivo. En general, las colectas de tomate de cáscara se comportaron como más precoces en la localidad de Elora, Ontario, Canadá en relación a la localidad Chapingo, México; el rendimiento en ambas localidades fue prácticamente el mismo, lo que implica que el tomate de cáscara puede considerarse como prometedor para ser introducido como un nuevo cultivo para la agricultura de Ontario, Canadá. El

rendimiento del tomate de cáscara estuvo correlacionado en forma negativa y significativa con las fechas de floración y cosecha, lo cual significa que es posible desarrollar variedades mejoradas con ciclos cortos y alto rendimiento, mediante selección artificial.

Palabras clave: Tomate de cáscara, evaluación de germoplasma, Ontario Canadá, Chapingo México.

2.2 ABSTRACT

This study was performed in order to assess a sample of Mexican tomatillo germplasm cultivated under Ontario, Canada and Chapingo, Mexico environmental conditions. Five Mexican tomatillo landraces were evaluated: Manzano, Milpero, Rendidora, Salamanca and Tamazula. One and three accessions per variety (one of the Manzano landrace and three of the remaining landraces) were selected; thus, 13 accessions were established in the field under a randomized complete block design with three replicates. The experimental unit was three rows of 4.5 x 1.0 m and 10 plants per row. All data were taken in the central row. The measured traits were beginning of flowering and harvest, total number of harvested fruits and the yield. Dates were taken based on days after planting. In Elora, Ontario, Canada the accessions 1 and 3 of the Rendidora landrace as well as the accession 1 of the Manzano landrace did perform as the earliest and the highest yielding tomatillo accessions. These tomatillo accessions performed equally in Chapingo; nevertheless, in this site the accession 1 of the Rendidora landrace did yield almost 40 ton ha⁻¹, what is close to the potential yield expected for this crop. In general, all tomatillo accessions were earlier in Elora than in Chapingo; yield in both localities was equal and thus tomatillo can be considered as a promising new crop for

Ontario, Canada agriculture. The yield was correlated significantly and negatively with flowering and harvest dates, suggesting that the development of improved varieties with short life cycles and high yield by artificial selection is feasible.

Key words: Tomatillo, germplasm evaluation, Canada, Mexico.

2.3 INTRODUCCIÓN

Los agricultores de diferentes regiones agrícolas de Norteamérica, especialmente pequeños productores, han estado buscando recientemente cultivos nuevos y poco comunes con el propósito de diversificar sus operaciones agrícolas. Los factores que conducen a dicha diversificación incluyen limitaciones de agua, presiones por parte del sector de desarrollo, sobreproducción de una gran cantidad de cultivos locales tradicionales, competencia (por ejemplo: precios más bajos) por parte de productores de otros estados o extranjeros, y un incremento en los costos de las labores. Por tal motivo, la introducción de nuevos cultivos se enfoca hacia la búsqueda o creación de plantas con mejor sabor, apariencia o requerimientos culturales (McCain, 1991).

El tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) se ha venido cultivando en México desde épocas precolombinas y es probable que haya sido domesticado por los Mayas y Aztecas (Menzel, 1951; Bukasov, 1963). Esta especie es nativa de México donde existe una gran diversidad genética, encontrándose además algunas variedades nativas creciendo en forma silvestre a lo largo de la costa del pacífico, desde California hasta Guatemala y Nicaragua (Menzel, 1951).

Muchas variedades nativas de tomate de cáscara se encuentran en la costa del Pacífico y regiones centrales de México. La gente de estas zonas prefiere comer los

frutos de estas variedades nativas que crecen en forma espontánea en lugar de las variedades mejoradas, pues su sabor es mejor (Peña y Márquez, 1990).

La colección y caracterización agronómico botánica del germoplasma es el primer paso, y quizás el más importante, en la mejora de cualquier especie. En 1985, la Universidad Autónoma Chapingo inició un Programa de Mejoramiento Genético del tomate de cáscara. Actualmente, el banco de germoplasma de esta universidad cuenta con 231 colectas de esta especie. Este germoplasma puede servir de base para ensayar la posibilidad de introducir el cultivo en Ontario, Canadá pero primero es necesario evaluar algunas de las colectas de germoplasma en las condiciones ambientales de ese lugar.

El tomate de cáscara pertenece al género *Physalis*, del que existen aproximadamente 80 especies ampliamente distribuidas tanto en regiones templadas como tropicales del continente americano, aunque algunas se localizan en África del Sur, Asia del Este, Australia, India y Nueva Zelanda (Menzel, 1951). Únicamente tres de estas especies son cultivadas por sus frutos: *Physalis peruviana* en Sudamérica, Australia y Nueva Zelanda, *Physalis pruinosa* en Norteamérica y *Physalis ixocarpa* en México (Jenkins, 1948).

El ciclo de vida del tomate de cáscara es muy corto, pues toma de 12 a 14 semanas desde la siembra hasta la cosecha (Mulato *et al.*, 1985). Por lo anterior, el cultivo podría ser una buena alternativa para la agricultura de la región de Ontario, Canadá debido a lo corto de la estación de crecimiento que prevalece en esa área.

No obstante, desde el punto de vista práctico la introducción de un cultivo no es una tarea fácil ya que se requiere conocimiento científico, buenas habilidades y sobre todo paciencia. Una especie que nunca ha sido cultivada o domesticada necesita adaptarse a las nuevas condiciones ambientales específicas que prevalecen en el lugar donde dicho

cultivo va a ser introducido. Para ello es necesario desarrollar nuevas variedades o genotipos que muestren características agronómicas apropiadas, buen rendimiento y resistencia a plagas y enfermedades (Bertram, 1991; Rexen, 1993).

La presente investigación se realizó bajo los siguientes objetivos: a) Obtener información básica relacionada con la adaptación y comportamiento de una muestra no aleatoria de genotipos de tomate de cáscara provenientes de México, cultivados en las condiciones ambientales de Elora, Ontario (Canadá) y de Chapingo México (México) y b) Seleccionar los genotipos mejor adaptados para su posterior cultivo en las condiciones ambientales de cada localidad. La investigación está basada en la hipótesis de que el tomate de cáscara tiene un ciclo de vida corto, característica que puede ser ventajosa para su cultivo exitoso en las condiciones ambientales de Ontario, Canadá.

2.4 MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se estableció en dos localidades: Elora, Ontario (Canadá) y Chapingo, México (México). Se evaluaron cinco razas: Manzano, Milpero, Rendidora, Salamanca y Tamazula. Se incluyeron de una a tres colectas por cada raza, y las 13 colectas (Cuadro 1A) se establecieron en el campo en un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones. La unidad experimental constó de tres surcos de 4.5 m x 1.0 m con 10 plantas por surco. Todos los datos fueron tomados en el surco central. Los caracteres medidos fueron: inicio de la floración (días a apertura de la flor 1 = afl1, días a apertura de la flor 5 = afl5), inicio de la cosecha (días a cosecha del fruto 1 = cfr1, días a cosecha del fruto 5 = cfr5), número total de frutos cosechados por planta (ntfr) y rendimiento ®. Los números relativos a flor y fruto (1 y 5) corresponden a la posición de los nudos en una de las ramas principales de la planta. Las fechas de floración y cosecha se midieron como los días transcurridos después de la siembra.

El análisis estadístico de la información se hizo por separado para cada localidad considerando que las colectas van anidadas en las razas criollas. De acuerdo con Montgomery (1991) y Kuehl (1994), el modelo lineal de análisis es el siguiente:

$$Y_{ijk} = U + B_i + R_j + C_k(j) + E_{ijk}$$

$$i = 1, \dots, r \quad j = 1, \dots, l \quad k = 1, \dots, a$$

donde: U = media general, B_i = efecto de bloque i , R_j = efecto de la raza j , $C_k(j)$ = efecto de la colecta k en la raza j .

Supuestos: a) Los efectos de bloques, razas y colectas son fijos y aditivos., b) Los E_{ijk} están normalmente distribuidos, son independientes, con media cero y varianza constante.

Por otra parte, como el trabajo fue un estudio de adaptación del tomate de cáscara a las condiciones ambientales de Ontario, Canadá y Chapingo, México; se tuvieron algunos datos perdidos lo que resultó en un diseño desbalanceado. Para resolver este problema se corrió el procedimiento General Linear Models (SAS, 1985). Para realizar un análisis combinado de ambas localidades se utilizó el siguiente modelo:

$$Y_{ijkl} = U + L_i + B_j(i) + R_k + LR(ik) + Cl(k) + L_i*Cl(k) + E_{ijkl}$$

donde: U = media general, L_i = efecto de localidad i , $B_j(i)$ = efecto de bloque j en la localidad i , R_k = efecto de la raza k , $LR(ik)$ = efecto de interacción localidad por variedad, $Cl(k)$ = efecto de colecta l en la raza k , $L_i*Cl(k)$ = efecto de interacción localidad por colecta en cada raza.

Supuestos: Todos los efectos del modelo son fijos, excepto bloque dentro de localidad, aditivos y los E_{ijkl} están normalmente distribuidos, independientes, con

media cero y varianza constante. El efecto de localidad (Li) se probó utilizando el factor bloque dentro de localidad como término de error.

2.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.5.1 Localidad de Elora, Ontario, Canadá. 1996.

Los análisis de varianza mostraron diferencias significativas en casi todos los caracteres evaluados en este experimento. Estas diferencias se presentaron entre las razas así como entre las colectas dentro de las razas (Cuadro 2.1), excepto en el caracter cfr1 para el factor colectas dentro de razas.

Cuadro 2.1 Cuadrados medios y pruebas de F de seis caracteres de tomate de cáscara. Elora, Ontario, Canadá. 1996.

Fuente	G. L.	afl1	afl5	cfr1	cfr5	ntfr	r ⁺
B	2	4.38	10.79	66.51	20.79	49.00	41488.50
R	4	258.88**	151.60**	211.64**	178.06**	496.40**	1188579.08**
C(R)	8	44.61**	46.16**	52.97ns	40.08*	250.92**	113313.33*
Error	24	8.08	11.43	28.77	12.63	77.50	25583.54
CV		5.48	4.42	5.55	3.05	30.12	24.67

+ = Rendimiento (g planta⁻¹).

*, ** = Significativo con p = 0.05 y p = 0.01, respectivamente; ns = no significativo con p = 0.05.

Fuente = fuente de variación, B = bloque, R = raza, C(R) = colecta dentro de raza, CV = coeficiente de variación, G.L. = grados de libertad, afl1 = días a apertura de la flor 1, afl5 = días a apertura de la flor 5, cfr1 = días a cosecha del fruto 1, cfr5 = días a cosecha del fruto 5, ntfr = número total de frutos cosechados por planta.

Las razas Rendidora, Manzano y Salamanca fueron las más precoces en relación al caracter afl1, en tanto que Tamazula y Milpero fueron las más tardías (Cuadro 2.2). Al analizar el caracter afl5, la raza Manzano parece ser la más precoz, seguida de Rendidora y Salamanca que se comportaron como intermedias, mientras que Tamazula y Milpero fueron las más tardías.

Esta variabilidad es deseable porque podría permitir a los fitomejoradores tener la opción de seleccionar para incrementar el caracter precocidad, lo que se convertiría en

una buena oportunidad de disminuir los costos de producción, en este cultivo en particular, los cuales son relativamente altos especialmente debido a que el manejo del cultivo requiere una gran cantidad de mano de obra. Por tal razón, sería aconsejable trabajar con las razas Rendidora, Manzano y quizás Salamanca, como fuente de germoplasma para realizar selección hacia una mayor precocidad. Aunque la raza Salamanca se comportó como tardía en los demás caracteres relacionados con las fechas de floración y cosecha.

Cuadro 2.2 Comparación de medias de seis caracteres de cinco razas de tomate de cáscara. Elora, Ontario, Canadá. 1996.

Raza	afl1	afl5	cfr1	cfr5	ntfr	r ⁺
Rendidora	45.3 b	71.8 bc	91.1 bc	112.4 c	36.3 a	24.2 a
Salamanca	49.1 b	76.9 ab	96.7 abc	118.7 ab	21.8 b	13.4 b
Tamazula	56.0 a	80.0 a	97.7 ab	114.4 bc	33.9 ab	11.7 b
Milpero	58.3 a	79.9 a	103.2 a	122.6 a	21.6 b	4.2 c
Manzano	47.7 b	68.3 c	88.0 c	109.3 c	39.3 a	26.9 a
DSH _{0.05}	4.67	5.56	8.92	5.84	14.47	5.84

+ = Rendimiento (ton ha⁻¹).

Nota: Medias con la misma letra(s) son estadísticamente iguales, según la prueba de Tukey.

afl1 = días a apertura de la flor 1, afl5 = días a apertura de la flor 5, cfr1 = días a cosecha del fruto 1, cfr5 = días a cosecha del fruto 5, ntfr = número total de frutos cosechados por planta.

Al analizar las fechas de cosecha de frutos (cfr1 y cfr5) se observó que las razas Manzano y Rendidora son probablemente las más precoces, seguidas por Salamanca y Tamazula que se comportaron como intermedias, y finalmente Milpero fue la más tardía. Estos resultados apoyan aún más los argumentos establecidos anteriormente.

Por otra parte, las razas Manzano, Rendidora y Tamazula produjeron el mayor número de frutos por planta, seguidas de Salamanca y Milpero. Estas últimas dos razas se reportan como de las más tardías cuando se cultivan en México, y en Ontario, Canadá tuvieron un comportamiento más o menos similar.

En el mismo sentido, las razas Manzano y Rendidora produjeron el más alto rendimiento, Salamanca y Tamazula mostraron rendimientos intermedios, en tanto que

Milpero fue la de menor rendimiento. Manzano rindió aproximadamente 27 ton ha⁻¹, mientras que Rendidora produjo un poco más de 24 ton ha⁻¹. Estos rendimientos equivalen a casi el doble del rendimiento promedio reportado en México cuando el tomate de cáscara es cultivado en condiciones de riego.

Los mejores genotipos o colectas dentro de razas se indican en el Cuadro 2.3 donde se observa que las colectas 1 y 3 de la raza Rendidora, y la colecta 1 de Manzano, fueron, en general, las más precoces en cuanto a las fechas de inicio de la floración (afl1, afl5) e inicio de la cosecha (cfr1, cfr5). Dentro de la raza Salamanca, la colecta 2 fue la más precoz, tomando en cuenta los caracteres arriba mencionados. Las colectas de las razas Tamazula y Milpero no mostraron diferencias estadísticas significativas en todos los caracteres evaluados.

En general, todas las colectas dentro de razas mostraron la misma tendencia en cuanto a su respuesta en los caracteres número total de frutos cosechados (ntfr) y rendimiento (r), esto resultó ser así porque ambos caracteres estuvieron correlacionados en forma positiva (Cuadro 2.12). En otras palabras, la colecta 1 de la raza Manzano produjo casi el mismo ntfr y r que las colectas 1 y 3 de Rendidora.

Por lo anterior, y para fines de mejoramiento genético, se sugiere a los fitomejoradores seleccionar aquellos genotipos de tomate de cáscara que presenten la mayor o menor expresión, según sea el carácter en el que estén interesados en mejorar; que en el caso de precocidad y rendimiento, se recomendaría trabajar con las colectas 1 y 3 de la raza Rendidora y la colecta 1 de la raza Manzano pues presentaron los valores más bajos en relación a los días a floración y cosecha, y los rendimientos más altos en relación al resto de las colectas.

Cuadro 2.3 Comparación de seis caracteres de colectas dentro de cinco razas de tomate de cáscara. Elora, Ontario, Canadá. 1996.

Raza	Colecta	afl1	afl5	cfr1	cfr5	ntfr	r ⁺
Rendidora	1	43.7 b	67.6 b	87.3 b	108.0 b	45.3 a	29.8 a
	2	50.7 a	78.3 a	99.5 a	120.0 a	23.3 b	15.1 b
	3	41.7 b	70.0 b	89.3 ab	109.3 b	40.3 ab	27.8 a
	DSH _{0.05}	5.79	6.89	10.93	7.24	17.94	7.24
Salamanca	1	48.7 ab	78.3 ab	98.0 a	119.3 a	19.0 a	12.6 a
	2	45.0 b	72.0 b	92.0 a	118.3 a	21.7 a	14.3 a
	3	53.7 a	80.3 a	100.0 a	118.3 a	24.7 a	13.2 a
	DSH _{0.05}	5.79	6.89	10.93	7.24	17.94	7.24
Tamazula	1	52.3 a	79.7 a	95.7 a	115.7 a	31.0 b	8.5 a
	2	58.0 a	80.3 a	97.7 a	111.0 a	49.0 a	14.9 a
	3	57.7 a	80.0 a	99.7 a	116.7 a	21.7 b	11.6 a
	DSH _{0.05}	5.79	6.89	10.93	7.24	17.94	7.24
Milpero	1	61.3 a	83.3 a	105.0 a	123.3 a	21.3 a	4.2 a
	2	55.7 a	77.3 a	99.3 a	122.7 a	22.3 a	4.2 a
	3	58.0 a	79.0 a	105.3 a	121.7 a	21.0 a	4.2 a
	DSH _{0.05}	5.79	6.89	10.93	7.24	17.94	7.24
Manzano	1	47.7	68.3	88.0	109.3	39.3	26.9

+ = Rendimiento (ton ha⁻¹).

Nota: Medias de colectas de la misma raza con la misma letra(s) son estadísticamente iguales, según la prueba de Tukey.

afl1 = días a apertura de la flor 1, afl5 = días a apertura de la flor 5, cfr1 = días a cosecha del fruto 1, cfr5 = días a cosecha del fruto 5, ntfr = número total de frutos cosechados por planta.

2.5.2 Chapingo, México, México. 1998.

Los análisis de varianza mostraron diferencias altamente significativas ($p < 0.01$) entre razas en todos los caracteres evaluados (Cuadro 2.4). El factor colectas dentro de razas mostró diferencias altamente significativas ($p < 0.01$) en los caracteres afl1, ntfr y r, pero no hubo diferencias significativas ($p < 0.05$) en los demás caracteres evaluados.

Cuadro 2.4 Cuadrados medios y pruebas de F de seis caracteres de tomate de cáscara. Chapingo, México. 1998.

Fuente	G.L.	afl1	afl5	cfr1	cfr5	ntfr	r ⁺
B	2	5.03	9.56	4.95	6.56	27.56	7975.69
R	4	133.13**	52.81**	124.48**	136.87**	2893.14**	614422.02**
C(R)	8	17.97**	4.41ns	22.05ns	48.03ns	1417.08**	407112.36**
Error	24	4.19	3.26	13.84	31.89	416.23	61495.08
CV		3.38	2.32	3.48	4.79	30.58	33.77

+ = Rendimiento (g planta⁻¹).

*, ** = Significativo con p = 0.05 y p = 0.01, respectivamente; ns = no significativo con p = 0.05.

Fuente = fuente de variación, B = bloque, R = raza, C(R) = colecta dentro de raza, CV = coeficiente de variación, G.L. = grados de libertad, afl1 = días a apertura de la flor 1, afl5 = días a apertura de la flor 5, cfr1 = días a cosecha del fruto 1, cfr5 = días a cosecha del fruto 5, ntfr = número total de frutos cosechados por planta.

Al comparar los valores promedios entre las razas, respecto al caracter afl1, se observó que Rendidora, Manzano y Salamanca se comportaron como las más precoces (Cuadro 2.5). La misma tendencia se observó al analizar el caracter afl5. Además, Manzano y Rendidora fueron las más precoces en cuanto a su respuesta en los caracteres cfr1 y cfr5, en tanto que las demás razas fueron tardías.

Cuadro 2.5 Comparación de medias de seis caracteres de cinco razas de tomate de cáscara. Chapingo, México. 1998.

Raza	afl1	afl5	cfr1	cfr5	ntfr	r ⁺
Rendidora	56.0 b	74.7 c	101.4 b	113.6 ab	67.8 ab	25.4 a
Salamanca	58.8 b	77.2 bc	109.0 a	121.0 a	43.4 b	12.5 b
Tamazula	63.6 a	80.4 a	107.3 ab	118.3 ab	63.2 ab	13.1 b
Milpero	65.3 a	80.1 ab	110.8 a	121.0 a	93.7 a	12.3 b
Manzano	57.3 b	76.0 c	102.7 b	109.7 b	63.0 ab	22.4 a
DSH _{0.05}	3.36	2.97	6.11	9.28	33.53	9.06

+ = Rendimiento (ton ha⁻¹).

Nota: Medias con la misma letra(s) son estadísticamente iguales, según la prueba de Tukey.

afl1 = días a apertura de la flor 1, afl5 = días a apertura de la flor 5, cfr1 = días a cosecha del fruto 1, cfr5 = días a cosecha del fruto 5, ntfr = número total de frutos cosechados por planta.

Al igual que en la localidad de Elora, parece ser que las razas Rendidora y Manzano pueden ser recomendadas para trabajarse como fuente de germoplasma para realizar mejoramiento genético para buscar genotipos con mayor precocidad.

Con respecto al número total de frutos cosechados (ntfr) se pueden hacer tres grupos: en el primero se tiene a la raza Milpero que produjo el mayor ntfr por planta, en el segundo se encuentran Rendidora, Tamazula y Manzano, y finalmente en el tercer grupo se ubica a Salamanca que presentó el más bajo ntfr. Estos resultados son un poco diferentes a los obtenidos en la localidad de Elora puesto que en Chapingo la raza Milpero produjo el mayor número de frutos porque ésta tuvo la capacidad de completar su ciclo de vida, toda vez que en Chapingo la estación de crecimiento es más larga que en Elora. Además, puede ser también que la raza Milpero está mejor adaptada a las condiciones ambientales de Chapingo, pues dichas condiciones son muy cercanas a su ambiente natural.

En cuanto al rendimiento, las razas Rendidora y Manzano fueron las mejores; las razas restantes rindieron un poco más de la mitad que las primeras. Rendidora produjo un poco más de 25 ton ha⁻¹, en tanto que la raza Manzano rindió un poco más de 22 ton ha⁻¹. Estos rendimientos son casi iguales a los rendimientos obtenidos, por las mismas razas, en la localidad de Elora. Salamanca y Tamazula rindieron también casi igual que en Elora, pero Milpero rindió en Chapingo unas tres veces más de lo que rindió en Elora; esto último pudo deberse quizás a que la raza Milpero produjo un número de frutos mucho mayor por estar mejor adaptado a las condiciones ambientales de Chapingo y por haber tenido la oportunidad de completar su ciclo de vida ya que como se ha mencionado anteriormente, la estación de crecimiento de Chapingo es más larga que la de Elora.

En general, todas las colectas dentro de razas se comportaron en forma muy similar, es decir que no mostraron diferencias estadísticas significativas (Cuadro 2.6), sólo se puede hacer notar que las colectas 1 y 3 de la raza Rendidora mostraron la menor expresión en cuanto a cfr1 y una relativa alta expresión en ntfr y r.

La colecta 1 de Rendidora rindió cerca de 40 ton ha⁻¹, siendo éste el máximo rendimiento obtenido por cualquiera de las colectas de las demás razas, es muy probable que lo anterior sea debido a que dicha colecta proviene de algunos ciclos de selección, a partir de la variedad Rendidora original, para mejoramiento hacia un mayor expresión en el rendimiento lo que se refleja en el excelente comportamiento de esta colecta.

Las colectas 1 y 2 de Salamanca fueron las más precoces en cuanto a afl1, pero dicha precocidad fue sólo aparente ya que en los demás caracteres reproductivos (afl5, cfr1 y cfr5) no mostraron diferencias significativas; por lo tanto, estas colectas no se deberían recomendar como fuente de germoplasma para mejorar el carácter precocidad dentro del programa de mejoramiento del tomate de cáscara.

En virtud de lo anterior, únicamente las colectas 1 y 3 de la raza Rendidora, la colecta 1 de Manzano y tal vez la colecta 2 de Tamazula podrían ser recomendadas como fuente de germoplasma en la mejora de los caracteres ntfr y r, para el desarrollo de variedades mejoradas.

No obstante, es importante destacar que la colecta 2 de Tamazula se comportó como tardía, en relación a las colectas 1 y 3 de Rendidora y la colecta 1 de Manzano, por lo que se sugiere trabajar esta colecta mediante la selección hacia mayor precocidad y alto rendimiento pudiéndose derivar, a partir de este material, una nueva variedad mejorada de la raza Tamazula.

Cuadro 2.6 Comparación de medias de seis caracteres de colectas de cinco razas de tomate de cáscara. Chapingo, México. 1998.

Raza	Colecta	afl1	afl5	cfr1	cfr5	ntfr	r ⁺
Rendidora	1	56.0 a	74.0 a	98.0 b	109.0 a	95.7 a	38.7 a
	2	56.0 a	75.0 a	106.0 a	120.0 a	35.3 b	9.5 b
	3	56.0 a	75.0 a	99.0 ab	110.0 a	72.3 ab	27.9 a
	DSH _{0.05}	4.17	3.68	7.58	11.5	41.58	11.23
Salamanca	1	56.0 b	76.0 a	108.0 a	120.0 a	41.3 a	12.9 a
	2	56.0 b	76.0 a	108.0 a	120.0 a	29.0 a	8.9 a
	3	64.0 a	79.0 a	110.0 a	122.0 a	60.0 a	15.8 a
	DSH _{0.05}	4.17	3.68	7.58	11.5	41.58	11.23
Tamazula	1	63.0 a	79.0 a	108.0 a	120.0 a	57.0 a	7.1 b
	2	64.0 a	81.0 a	107.0 a	114.0 a	84.0 a	18.7 a
	3	63.0 a	80.0 a	106.0 a	120.0 a	48.7 a	13.6 ab
	DSH _{0.05}	4.17	3.68	7.58	11.5	41.58	11.23
Milpero	1	65.0 a	79.0 a	108.0 a	120.0 a	73.0 a	10.2 a
	2	64.0 a	79.0 a	112.0 a	117.0 a	96.3 a	13.3 a
	3	65.0 a	81.0 a	111.0 a	125.0 a	111.7 a	13.3 a
	DSH _{0.05}	4.17	3.68	7.58	11.5	41.58	11.23
Manzano	1	57.0	76.0	102.0	109.0	63.0	22.3

+ = Rendimiento (ton ha⁻¹).

Nota: Medias de colectas de la misma raza con la misma letra(s) son estadísticamente iguales, según la prueba de Tukey.

afl1 = días a apertura de la flor 1, afl5 = días a apertura de la flor 5, cfr1 = días a cosecha del fruto 1, cfr5 = días a cosecha del fruto 5, ntfr = número total de frutos cosechados por planta.

2.5.3 Análisis combinado

El análisis de varianza combinado mostró diferencias altamente significativas ($p < 0.01$) entre las localidades (L) para los caracteres afl1, cfr1, ntfr; pero en los caracteres afl5, cfr5 y r no hubo diferencias significativas ($p < 0.05$). El factor razas (R) mostró diferencias altamente significativas ($p < 0.01$) en todos los caracteres estudiados mientras que la interacción LxR sólo fue significativa ($p < 0.05$) en los caracteres ntfr y r; el factor colectas dentro de razas fue en general, altamente significativo ($p < 0.01$) en

todos los caracteres, pero la interacción localidad por colectas dentro de razas LxC(R) fue, en general, no significativa ($p>0.05$) (Cuadro 2.7).

Cuadro 2.7 Cuadrados medios y pruebas de F de seis caracteres de tomate de cáscara. Análisis combinado.

Fuente	G. L.	afl1	afl5	cfr1	cfr5	ntfr	r ⁺
L	1	1508.32**	41.65ns	1998.36**	36.01ns	27403.13**	144050.05ns
B(L)	4	4.71	10.18	35.73	13.68	38.28	24732.09
R	4	381.58**	183.70**	315.35**	296.64**	1571.79**	1667048.69**
LxR	4	10.43ns	20.71ns	20.77ns	18.29ns	1817.75**	135952.40**
C(R)	8	47.74**	31.46**	54.16*	79.57**	1303.80**	459042.99**
LxC(R)	8	14.84*	19.13*	20.86ns	8.54ns	364.19ns	61382.71ns
Error	24	8.08	11.43	28.77	12.63	77.50	25583.54
CV		4.40	3.51	4.52	4.03	32.75	30.18

+ = Rendimiento (g planta⁻¹).

*, ** = Significativo con $p = 0.05$ y $p = 0.01$, respectivamente; ns = no significativo con $p = 0.05$.

Fuente = fuente de variación, L = localidad, B(L) = bloque dentro de localidad, R = raza, LxR = interacción localidad x raza, C(R) = colecta dentro de raza, LxC(R) = interacción localidad x colecta dentro de raza, CV = coeficiente de variación, G.L. = grados de libertad, afl1 = días a apertura de la flor 1, afl5 = días a apertura de la flor 5, cfr1 = días a cosecha del fruto 1, cfr5 = días a cosecha del fruto 5, ntfr = número total de frutos cosechados por planta.

A pesar de la inconsistencia del factor localidad en los análisis de varianza y en la comparación de medias (Cuadro 2.8) en todos los caracteres evaluados, se pudo observar que la localidad Elora fue la que presentó, en forma consistente, los valores más bajos en la expresión de dichos caracteres, aunque en algunos casos estas diferencias no fueron estadísticamente significativas.

Lo anterior significa que el tomate de cáscara puede considerarse como precoz en la localidad de Elora, siendo ésta, una buena localidad para cultivar el tomate de cáscara en forma comercial. Desafortunadamente, los caracteres ntfr y r también fueron bajos, sin embargo esto sólo indicaría a los fitomejoradores que sólo se necesita un poco de trabajo de mejoramiento genético para hacer al tomate de cáscara un cultivo muy atractivo para los agricultores de Elora, y por lo tanto es posible desarrollarlo como un nuevo cultivo para la agricultura de la provincia de Ontario, Canadá.

Cuadro 2.8 Comparación de medias de seis caracteres de tomate de cáscara de dos localidades. Análisis combinado.

Localidad	afl1	afl5	cfr1	cfr5	ntfr	r ⁺
Elora	51.9 b	76.5 a	96.6 b	116.4 a	29.2 b	14.4 a
Chapingo	60.6 a	78.0 a	106.8 a	117.8 a	66.7 a	16.3 a
DSH _{0.05}	1.37	2.01	3.76	2.33	3.89	2.20

+ = Rendimiento (ton ha⁻¹).

Nota: Medias con la misma letra son estadísticamente iguales, según la prueba de Tukey.

afl1 = días a apertura de la flor 1, afl5 = días a apertura de la flor 5, cfr1 = días a cosecha del fruto 1, cfr5 = días a cosecha del fruto 5, ntfr = número total de frutos cosechados por planta.

Según los caracteres afl1, afl5, cfr1 y cfr5, las razas de tomate de cáscara pueden clasificarse en tres grupos (Cuadro 2.9). Las razas Manzano y Rendidora pueden considerarse como las más precoces, Salamanca intermedia, Tamazula y Milpero como las más tardías. La raza Milpero produjo el mayor ntfr seguida por Rendidora y Manzano y luego, Tamazula y Salamanca. Rendidora y Manzano tuvieron el rendimiento más alto (poco menos de 25 ton ha⁻¹), Salamanca y Tamazula tuvieron rendimientos intermedios, en tanto que Milpero tuvo el más bajo (8 ton ha⁻¹). Esta información sugiere que las mejores razas para ser cultivadas en ambas localidades son Manzano y Rendidora.

Cuadro 2.9 Comparación de medias de seis caracteres de cinco razas de tomate de cáscara. Análisis combinado.

Raza	afl1	afl5	cfr1	cfr5	ntfr	r ⁺
Rendidora	50.7 c	73.3 c	96.6 b	113.0 cd	52.1 a	24.8 a
Salamanca	53.9 b	77.1 b	102.8 a	119.8 ab	32.6 b	13.0 b
Tamazula	59.8 a	80.2 a	102.5 a	116.4 bc	48.6 ab	12.4 b
Milpero	61.8 a	80.0 ab	107.0 a	121.8 a	57.6 a	8.2 b
Manzano	52.5 bc	72.2 c	95.3 b	109.5 d	51.2 a	24.6 a
DSH _{0.05}	2.77	3.03	5.17	5.27	17.56	5.18

+ = Rendimiento (ton/ha).

Nota: Medias con la misma letra(s) son estadísticamente iguales, según la prueba de Tukey.

afl1 = días a apertura de la flor 1, afl5 = días a apertura de la flor 5, cfr1 = días a cosecha del fruto 1, cfr5 = días a cosecha del fruto 5, ntfr = número total de frutos cosechados por planta.

La interacción LxR sólo fue significativa en los caracteres ntfr y r. Esto podría indicar que el comportamiento relativo de las razas en los caracteres restantes fue igual en las condiciones ambientales de las localidades en las que fueron establecidas. Con respecto a ntfr se observó, en general, que todas las razas produjeron el valor más bajo de ntfr en la localidad de Elora (Cuadro 2.10) cuyas condiciones ambientales difieren de las de su lugar de origen. Más aún, estas diferencias también afectaron, en algunos casos, el rendimiento quizás porque ambos caracteres han sido seleccionados en la misma dirección. Sin embargo, una cosa se debe puntualizar y éste es el hecho de que a pesar de que las razas Rendidora y Manzano produjeron un bajo ntfr en Elora en relación al ntfr producido en Chapingo, rindieron lo mismo en ambas localidades, y esto pudo haberse debido a que en Elora el tamaño de los frutos fue mayor en relación a los frutos obtenidos en Chapingo, aunque esto no pudo ser medido, sí fue una apreciación personal del autor. De acuerdo con esto, se recomendaría cultivar las razas Rendidora y Manzano en ambas localidades.

Cuadro 2.10 Comparación de medias de dos caracteres de tomate de cáscara en la interacción localidad por raza (LxR). Análisis combinado.

Caracter	Localidad	Rendidora	Salamanca	Tamazula	Milpero	Manzano
ntfr	Elora	36.3 d	21.8 d	33.9 d	21.6 d	39.3 cd
	Chapingo	67.7 b	43.4 bcd	63.2 bc	93.7 a	63.0 bc
	DSH _{0.05}					24.62
r ⁺	Elora	24.2 a	13.4 b	11.7 b	4.2 c	26.9 a
	Chapingo	25.4 a	12.5 b	13.1 b	12.3 b	22.4 a
	DSH _{0.05}					7.26

ntfr = número total de frutos cosechados por planta, + = Rendimiento (ton ha⁻¹).

Nota: Medias con la misma letra(s) son estadísticamente iguales, según la prueba de Tukey.

Finalmente, las colectas 1 y 3 de la raza Rendidora y la colecta 1 de Manzano fueron las más precoces según los caracteres afl1, afl5, cfr1 y cfr5, y las de mayor rendimiento (Cuadro 2.11). La colecta 2 de Tamazula puede ser considerada como un genotipo sobresaliente, ya que mostró un buen rendimiento y un número alto de frutos

por planta: Podría ser recomendada para ser cultivada en ambas localidades pero para ello se requiere mejoramiento genético enfocado hacia la selección de individuos con mayor precocidad y alto rendimiento, para lograr una mejor respuesta, ya que dentro de la raza Tamazula fue, en general, la más tardía de las tres colectas evaluadas.

Cuadro 2.11 Comparación de medias de seis caracteres de colectas dentro de razas de tomate de cáscara. Análisis combinado.

Raza	Colecta	af11	af15	cfr1	cfr5	ntfr	r ⁺
Rendidora	1	49.8 b	70.7 b	92.7 b	108.3 b	70.5 a	34.3 a
	2	53.3 a	76.7 a	103.8 a	120.3 a	29.3 b	12.3 b
	3	48.8 b	72.5 b	94.5 b	109.8 b	56.3 a	27.8 a
	DSH _{0.05}	3.46	3.79	6.42	6.59	21.94	6.47
Salamanca	1	52.3 b	77.2 ab	103.0 a	119.8 a	30.2 a	12.7 a
	2	50.5 b	74.1 b	100.3 a	119.2 a	25.3 a	11.6 a
	3	59.0 a	80.0 a	105.2 a	120.5 a	42.3 a	14.5 a
	DSH _{0.05}	3.46	3.79	6.42	6.59	21.94	6.47
Tamazula	1	57.7 b	79.7 a	102.0 a	118.0 a	44.0 b	7.8 b
	2	61.2 a	80.7 a	102.3 a	112.8 a	66.5 a	16.8 a
	3	60.5 ab	80.3 a	103.2 a	118.3 a	35.2 b	12.6 ab
	DSH _{0.05}	3.46	3.79	6.42	6.59	21.94	6.47
Milpero	1	63.5 a	81.5 a	106.5 a	121.8 a	47.2 a	7.2 a
	2	60.2 a	78.5 a	106.0 a	120.2 a	59.3 a	8.8 a
	3	61.8 a	80.0 a	108.5 a	123.3 a	66.3 a	8.8 a
	DSH _{0.05}	3.46	3.79	6.42	6.59	21.94	6.47
Manzano	1	52.50	72.17	95.33	109.5	51.17	24.57

+ = Rendimiento (ton ha⁻¹).

Nota: Medias de colectas de la misma raza con la misma letra(s) son estadísticamente iguales, según la prueba de Tukey.

af11 = días a apertura de la flor 1, af15 = días a apertura de la flor 5, cfr1 = días a cosecha del fruto 1, cfr5 = días a cosecha del fruto 5, ntfr = número total de frutos cosechados por planta.

2.5.4 Análisis de correlación

Siete caracteres del tomate de cáscara: días a apertura de la primera y quinta flor (af11 y af15), días a cosecha del primer y quinto fruto (cfr1 y cfr5), número total de frutos cosechados por planta (ntfr), la diferencia entre los dos primeros caracteres (y1)

y la diferencia entre el tercer y cuarto carácter (y2) fueron correlacionados con el rendimiento (r). En Elora, los resultados del análisis de correlación indican que el rendimiento está correlacionado en forma negativa y altamente significativa con los caracteres afl1, afl5, cfr1 y cfr5; y en forma positiva y altamente significativa con ntfr, pero no hubo ninguna correlación con los últimos dos caracteres (y1 y y2). En Chapingo, la correlación del rendimiento fue negativa y significativa con afl5, cfr1, cfr5, y positiva y significativa con ntfr (Cuadro 2.12).

Cuadro 2.12 Coeficientes de correlación entre rendimiento (r) y siete caracteres de tomate de cáscara. Análisis por localidad y combinado.

Carácter	Localidad	afl1	afl5	cfr1	cfr5	ntfr	y1	y2
r	Elora	-0.71**	-0.80**	-0.68**	-0.80**	0.70**	0.01ns	0.07ns
	Chapingo	-0.30ns	-0.34*	-0.62**	-0.53**	0.54**	0.13ns	-0.07ns
	Combinado	-0.35**	-0.57**	-0.44**	-0.63**	0.48**	0.04ns	-0.05ns

*, ** = Significativo con $p = 0.05$ y $p = 0.01$, respectivamente; ns = no significativo con $p = 0.05$
afl1 = días a apertura de la flor 1, afl5 = días a apertura de la flor 5, cfr1 = días a cosecha del fruto 1, cfr5 = días a cosecha del fruto 5, ntfr = número total de frutos cosechados por planta.

Lo anterior es importante ya que uno de los principales criterios para mejorar este cultivo es reducir el tiempo de cosecha (concentración de la cosecha). Esto podría lograrse ya sea mediante la reducción entre el tiempo en que abre la primer flor (afl1) y el momento en que abre la quinta flor (afl5) o bien reduciendo el tiempo que transcurre desde la cosecha del primer fruto (cfr1) hasta la cosecha del quinto fruto (cfr5), esto es y1 y y2, respectivamente.

Desafortunadamente en la localidad de Elora, debido a lo corto de la estación de crecimiento, no se pudo tomar suficientes datos del carácter y2 pues algunas variedades resultaron ser demasiado tardías. Sin embargo, sí se pudo tomar información completa del carácter y1, el cual resultó no estar correlacionado con el rendimiento. Sin embargo, los datos en Chapingo fueron completos tanto en y1 como en y2, y aquí estos dos caracteres tampoco estuvieron correlacionados con el rendimiento. Estos resultados

podrían indicar al fitomejorador que una buena estrategia de mejoramiento sería seleccionar en forma conjunta genotipos precoces y de alto rendimiento, especialmente en la localidad de Elora pues como se ha mencionado, en reiteradas ocasiones, su estación de crecimiento es más corta que en Chapingo.

El número total de frutos (ntfr) estuvo correlacionado en forma positiva y significativa con el rendimiento. Esto abre otra posibilidad de incrementar el rendimiento mediante la selección de las razas que produzcan un alto número de frutos. Tales razas podrían ser Manzano, Rendidora y quizás Tamazula para la localidad de Elora; mientras que en Chapingo además de las anteriores se puede incluir a la raza Milpero, pero ésta tiene la desventaja de producir muchos frutos de tamaño pequeño.

En la localidad de Elora los valores absolutos de los coeficientes de correlación fueron mayores que los valores obtenidos en Chapingo. Esto podría interpretarse como que en Elora la selección puede estar dirigida utilizando cualquiera de los caracteres evaluados para incrementar rendimiento en forma indirecta, mientras que en Chapingo los criterios de selección se restringirían a las fechas de cosecha (cfr1 y cfr5) y número total de frutos (ntfr).

2.6 CONCLUSIONES

Las colectas 1 (Rendidora, CHF1-Chapingo) y 3 (Rendidora, PRONASE) de la raza Rendidora y la colecta 1 (Manzano NF 20 120) fueron las más precoces y las de mayor rendimiento tanto en la localidad de Elora, Ontario, Canadá como en Chapingo, México. Sin embargo, la colecta 1 de la raza Rendidora produjo, en Chapingo, cerca de 40 ton ha⁻¹ lo que lo hace una colecta muy sobresaliente.

Las colectas de tomate de cáscara se comportaron como más precoces en la localidad de Elora, Ontario, Canadá en relación a la localidad de Chapingo, México. El

rendimiento en ambas localidades fue estadísticamente el mismo, lo que implica que Elora es una buena localidad para cultivar el tomate de cáscara como un cultivo nuevo para la agricultura de Ontario, Canadá.

El rendimiento del tomate de cáscara estuvo correlacionado en forma negativa y significativa con las fechas de floración y cosecha, lo cual significa que es posible desarrollar variedades mejoradas con ciclos de vida cortos y alto rendimiento, mediante selección artificial.

2.7 LITERATURA CONSULTADA

Bertram, R. B. 1991. New Crops and the International Agricultural Research Centres.

In: New crops. Ed. by J. Janick and J.E. Simon. John Wiley and Sons, Inc. New York, Toronto.

Bukasov, S. M. 1963. Las plantas cultivadas de México, Guatemala y Colombia. IICA.

Zona Andina. Publicación Miscelánea # 20. 261 pp.

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

Kuehl, R. O. 1994. Statistical principles of research design and analysis. Wadsworth Inc. Belmont, California.

McCain, R. 1991. Goldenberry, passion fruit and white sapote: potential fruits for cool subtropical areas. In: New crops. Ed. J. Janick and J.E. Simon. pp 479-486.

John Wiley and Sons, Inc.; New York, Toronto.

Menzel, M. Y. 1951. The cytotaxonomy and genetics of *Physalis*. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 95: 132-183.

Montgomery, D. C. 1991. Design and analysis of experiments. John Wiley and Sons, Inc.

- Mulato B., J., L. S. Jankiewicz, V. M. Fernández O., F. Cartujano E, L. M. Serrano C. 1985. Growth, fructification and plastochron index of different branches in the crown of the husk tomato (*Physalis ixocarpa* Brot.). Acta Soc. Bot. Pol. 54:195-206.
- Peña L., A. y F. Márquez S. 1990. Mejoramiento genético del tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Rev. Chapingo. Vol 71,72: 84-85. Chapingo, México.
- Rexen, F. 1993. The development of new crops: EC projects and prospects. In: New Crops for Temperate Regions. Ed. by K.R.M. Anthony, J. Meadley and G. Robbelen. Chapman and Hall. London, New York.
- Sas-Stat. 1985. Guide for personal computers. Sas Institute Inc., N.C. USA.

III. ESTUDIO DEL TIEMPO DE ANTESIS, DEHISCENCIA DE ANTERAS Y RECEPTIVIDAD DEL ESTIGMA EN TRES RAZAS DE TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot.).

3.1 RESUMEN

El presente trabajo se llevó a cabo en los invernaderos del Plant Agriculture Department de la Universidad de Guelph en Canadá con el propósito de obtener información relacionada con las fechas de antesis, dehiscencia de anteras y receptividad del estigma en el tomate de cáscara. Se espera que esta información sea útil en la calendarización de las polinizaciones manuales para el mejoramiento genético de esta especie. Se evaluaron tres razas de tomate de cáscara: Rendidora, Salamanca y Tamazula. Por cada raza se estudiaron tres colectas, teniéndose un total de nueve colectas, las cuales se establecieron en una mesa banco de invernadero en un diseño completamente al azar con cuatro repeticiones, utilizándose como unidad experimental una maceta de plástico de seis litros de capacidad en la que se establecieron dos plantas, mismas que representaban a cada colecta. Los caracteres medidos fueron: períodos de floración, tiempo de dehiscencia de las anteras, período de dehiscencia de las anteras, período de receptividad del estigma. Las mediciones se efectuaron en las flores de los primeros cinco nudos de una de las ramas principales de la planta. Los tres primeros caracteres se tomaron en la planta A, en tanto que el último carácter fue tomado en la planta B; ambas plantas fueron aisladas con bolsas de nylon con pequeños orificios los cuales impedían el paso del polen de una planta a otra. Las fechas fueron los días transcurridos a partir de la siembra. Los resultados obtenidos mostraron que el inicio de la floración de las variedades de tomate de cáscara ocurre entre los 35 a 45 días después de la siembra, la dehiscencia de las anteras se presenta desde el primer día

en que la flor abre hasta el tercer día después de la apertura de la flor, la receptividad del estigma ocurre a partir de los dos días previos a la apertura de la flor hasta los 3 días posteriores a la apertura de la misma. Los períodos de floración, dehiscencia de anteras y receptividad del estigma se traslapan y por lo tanto la mejora del tomate de cáscara mediante polinizaciones manuales para intercruzar el germoplasma evaluado es completamente factible. Además, se descubrió una fuente genética de autocompatibilidad.

Palabras clave: Tomate de cáscara, anthesis, dehiscencia de anteras, receptividad del estigma.

3.2 ABSTRACT

This research was carried out in order to get some information related to time of anthesis, dehiscence of anthers and stigma receptivity in tomatillo and was established in the greenhouse facilities of the Plant Agriculture Department of the University of Guelph in Canada. It is expected that this information can be useful for better schedule hand pollinations for the tomatillo breeding. Three tomatillo accessions of each of three Mexican landraces: Rendidora, Salamanca and Tamazula were evaluated. The nine accessions were established on a greenhouse bench using a completely randomized design with four replications, the experimental unit was a 6 litres size plastic pot in which there were two plants. The measured traits were: flowering periods, time of dehiscence of anthers, dehiscence of anthers period and stigma receptivity period. All measurements were taken in the flowers of the first five nodes in one of the four main branches of the plant. First three traits were taken in plant A, and the last one in plant B; both plants were isolated by using nylon bags with very small holes in order to

avoid cross pollination. Dates were taken based on days after planting. The results obtained showed that beginning of flowering occurs from 35 to 45 days after planting. Anther dehiscence starts since the first day when the flower opens until two more days. The receptivity of the stigma lasts 5 consecutive days since 2 days before the flower opens. Flowering, dehiscence of anthers and stigma receptivity periods overlap. Therefore, the breeding of this species by making hand pollinations to intercross tomatillo germplasm is completely feasible. A genetic source for self-compatibility was found.

Key words: Tomatillo, anthesis, anther dehiscence, stigma receptivity.

3.3 INTRODUCCIÓN

El tiempo en que ocurre el derrame del polen sobre el estigma y la receptividad del estigma es un fenómeno muy importante para el mejoramiento genético de cualquier especie vegetal, especialmente si la técnica de mejoramiento de las plantas involucra la realización de polinizaciones manuales.

En especies con flores hermafroditas, el derrame del polen sobre el estigma y la receptividad del estigma pueden ocurrir en forma simultánea, distinta o pueden traslaparse (Pacini, 1992). Si se presenta el segundo caso, la autopolinización no es posible (una situación similar ocurre cuando existe autoincompatibilidad) y la planta se comporta como si fuera dioica (Nepi y Pacini, 1993; Stone, 2002).

El tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) es un ejemplo de tales especies, debido principalmente a la presencia de autoincompatibilidad (Menzel, 1951; Pandey, 1957; Quiros, 1977), y en la literatura no existen reportes relacionados con el estudio

del tiempo de floración, antesis, dehiscencia de anteras y receptividad del estigma en este cultivo.

Como una parte inicial del programa de mejoramiento del tomate de cáscara, el presente estudio se llevó a cabo con el propósito de obtener información relacionada con el momento de la dehiscencia del polen y la receptividad del estigma de esta especie. El trabajo se basa sobre la hipótesis de que la determinación de los momentos de antesis, dehiscencia de anteras y receptividad del estigma será de gran utilidad para calendarizar las polinizaciones manuales para tener éxito en el mejoramiento genético del tomate de cáscara.

3.4 MATERIALES Y MÉTODOS

Este experimento se estableció en los invernaderos del Plant Agriculture Departament de la Universidad de Guelph, Canadá. El material genético constó de tres razas de tomate de cáscara: Rendidora, Salamanca y Tamazula. Por cada raza se seleccionaron tres colectas, por lo que se evaluaron un total de nueve diferentes colectas de tomate (Cuadro 1A) mismas que se establecieron en un banco de invernadero utilizando un diseño completamente al azar con cuatro repeticiones. La unidad experimental fue una maceta de plástico de 6 litros de capacidad y en ella se hicieron crecer dos plantas. Los caracteres a medidos fueron:

a) Períodos de Floración:

Días a apertura de la flor 1 (afl1), días a apertura de la flor 2 (afl2), días a apertura de la flor 3 (afl3), días a apertura de la flor 4 (afl4) y días a apertura de la flor 5 (afl5).

b) Tiempo de dehiscencia de anteras (tdanjfli):

Tiempo de dehiscencia de la primera antera de la primera flor (tdan1fl1), tiempo de dehiscencia de la quinta antera de la primera flor (tdan5fl1), tiempo de dehiscencia de

la primera antera de la quinta flor ($tdan1fl5$) y tiempo de dehiscencia de la quinta antera de la quinta flor ($tdan5fl5$).

c) Período de dehiscencia de anteras ($pdan = tdan5 - tdan1$)

d) Receptividad del estigma (medido como el tiempo, en días, en el cual el estigma permanece turgente y de color verde después de que la flor abre):

Tiempo de receptividad del estigma de la primera flor ($trefl1$), tiempo de receptividad del estigma de la segunda flor ($trefl2$), tiempo de receptividad del estigma de la tercera flor ($trefl3$), tiempo de receptividad del estigma de la cuarta flor ($trefl4$) y tiempo de receptividad del estigma de la quinta flor ($trefl5$).

Todas las mediciones fueron tomadas en las flores de los cinco primeros nudos de una de las ramas principales de la planta, cuyos frutos se esperaba que amarraran con mayor probabilidad que los frutos de los otros nudos. Las primeras tres características fueron tomadas en la planta A, en tanto que la última fue tomada en la planta B. Ambas plantas fueron aisladas mediante el uso de bolsas de nylon las cuales tenían pequeños orificios que impedían el paso del polen de una planta a otra. La primera característica es de tipo cuantitativo en tanto que las restantes son del tipo cualitativo. Las fechas se tomaron con base en los días después de la siembra.

El análisis estadístico de la información se hizo con base en un diseño de factores anidados en el cual las colectas van anidadas dentro de las razas. De acuerdo con Montgomery (1991) y Kuehl (1994) el modelo lineal para este experimento es:

$$Y_{ijk} = U + R_j + C_k(j) + E_{ijk}$$

$$i = 1, \dots, r \quad j = 1, \dots, v \quad k = 1, \dots, c$$

donde: U = media general, R_j = efecto de la raza j , $C_k(j)$ = efecto de la colecta k en la raza j .

Supuestos: Los efectos de las razas y las colectas son fijos y aditivos. Los Eijk están normalmente distribuidos, independientes, con media cero y varianza constante.

Con el propósito de analizar la variación del material evaluado se realizó un análisis de varianza siguiendo el procedimiento anova del paquete estadístico sas (Sas, 1985).

3.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis de varianza mostró diferencias significativas entre razas así como entre colectas dentro de razas en los caracteres afl1, afl2, afl3, afl4 y afl5 (Cuadro 3.1), pero esta divergencia no fue tan grande como para impedir el cruzamiento entre colectas.

Cuadro 3.1 Cuadrados medios y pruebas de F de cinco caracteres de tomate de cáscara. Crop Science. University of Guelph. 1996.

Fuente	G. L.	afl1	afl2	afl3	afl4	afl5
R	2	58.67**	98.97**	304.97**	400.72**	700.11**
C(R)	6	20.74**	23.06*	147.61**	118.04*	160.88*
Error	27	6.99	8.96	24.82	39.98	56.93
CV		6.94	7.43	11.15	13.06	13.46

*, ** = Significativo con $p = 0.05$ y $p = 0.01$, respectivamente.

Fuente = fuente de variación, R = raza, C(R) = colecta dentro de raza, CV = coeficiente de variación, G.L. = grados de libertad, afl1 = días a apertura de la flor 1, afl2 = días a apertura de la flor 2, afl3 = días a apertura de la flor 3, afl4 = días a apertura de la flor 4, afl5 = días a apertura de la flor 5.

La raza Rendidora fue la más precoz, mientras que Salamanca y Tamazula fueron las más tardías (Cuadro 2A), el mismo fenómeno ha sido reportado en una investigación previa pero esto no es materia de discusión en el presente trabajo. Sin embargo, lo que sí es importante recalcar es que a medida que transcurre la floración, los periodos de floración entre las razas se traslapan (Figura 3.1). Por lo tanto, las diferencias iniciales en relación a las fechas de floración entre las razas no impedirán a los fitomejoradores entrecruzarlas mediante polinizaciones manuales. No obstante, el periodo de floración de Rendidora es más corto, esto quizás a un efecto previo de selección, que los periodos de floración de las otras dos razas, y eventualmente se

podría sugerir sembrar la raza Rendidora unos 3 a 5 días después de sembrar las demás razas para lograr así una mejor calendarización de las cruzas mediante polinizaciones manuales.

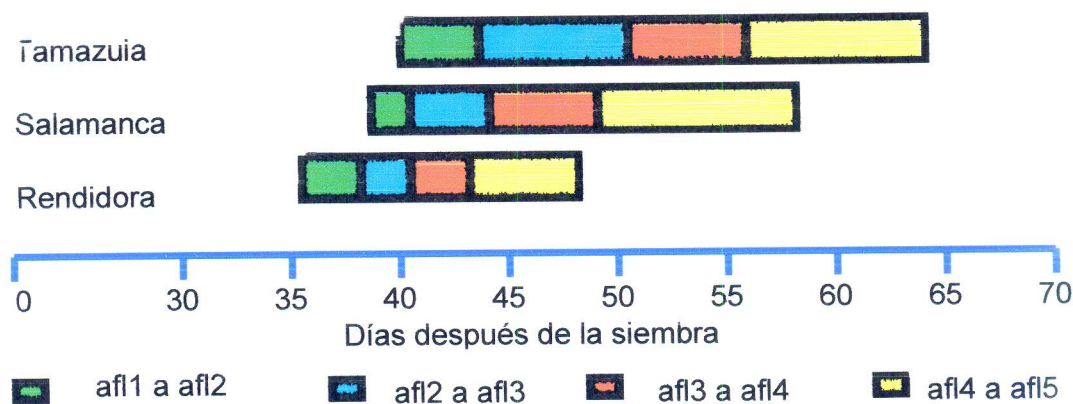


Figura 3.1 Períodos de floración entre razas de tomate de cáscara.

El tiempo de la dehiscencia de las anteras (t_{danfli}) y la receptividad del estigma (t_{refli}) se resumen en la Figura 3.2. Los números negativos y positivos indican días antes y después de que la flor abra, respectivamente. Dos días antes de que la flor abra la corola aparece pero cerrada. Al día siguiente, aparece el estigma y la corola trata de abrirse. El primer día cuando la corola abre, sólo uno o dos estambres empiezan a elongarse y a liberar el polen, la dehiscencia de la antera es longitudinal, el estigma es turgente y de color verde. Durante el segundo día, todos los estambres están elongados y liberan el polen, el estigma permanece todavía turgente y verde. Al tercer día, el estigma es turgente y verde aunque se empiezan a notar algunos ligeros cambios en el color, también se puede observar que las cinco anteras se encuentran cubriendo el estigma como una forma de protegerlo contra la polinización de polen extraño. Desde el punto de vista evolutivo, este último acontecimiento parece no tener mucho sentido porque la especie es autoincompatible (Menzel, 1951; Pandey, 1957; Quiros, 1977) por

lo que necesariamente se constituye en una especie alógama obligada que requiere polinización cruzada.

Durante los días 1 a 3, la flor abre por las mañanas y se cierra en las tardes. Durante el cuarto día, la flor no se vuelve a abrir, el estigma parece estar turgente pero su color se torna ligeramente café. Si no ocurrió la polinización, entonces se inicia la senescencia de la flor y ésta cae al quinto o sexto día. Estos eventos ocurrieron en las flores de todas las plantas evaluadas, excepto en las flores de una sola planta perteneciente a la colecta 1 de la raza Rendidora (CHF1-Chapingo) cuyos estigmas permanecieron turgentes por más de 6 días y además amarró frutos. Se descubrió que dicha planta era autocompatible y esto abrió otra línea de investigación para estudiar la herencia de la autocompatibilidad en el tomate de cáscara con el propósito de aprovechar dichos genes para la derivación de líneas endogámicas y el posible desarrollo de variedades híbridas para utilizar o explorar otras estrategias alternativas en el mejoramiento genético del cultivo.

De acuerdo con esta forma cualitativa de medir tanto la duración de la dehiscencia de anteras ($tdan5$ - $tdan1$) así como la receptividad del estigma en el tomate de cáscara, parece ser que ambos fenómenos ocurren desde el primer al tercer día después de que la flor abre.

Para comprobar lo anterior, y con el propósito de ser más preciso en el tiempo que dura receptivo el estigma, se realizaron algunas polinizaciones manuales. Se encontró que el estigma puede ser polinizado desde dos días antes que la flor abra hasta tres días después de la apertura de la flor, pero no más.



Figura 3.2 Estados de desarrollo de la flor de tomate de cáscara que muestran la dehiscencia de anteras y la receptividad del estigma. Los números negativos y positivos indican días anteriores y posteriores a la apertura de la flor, respectivamente (véase texto).

Los periodos de floración entre colectas dentro de razas se muestran en la Figura 3.3. Puede observarse que las colectas de la raza Rendidora fueron, en general, las más precoces. Además, también se puede observar que los periodos de floración entre razas se sobreponen, lo mismo ocurre con los periodos de floración de todas las colectas en su conjunto. El inicio de las floraciones tomando en cuenta todas las colectas o genotipos tuvo lugar a los 35 a 45 días después de la siembra (Cuadro 3A).

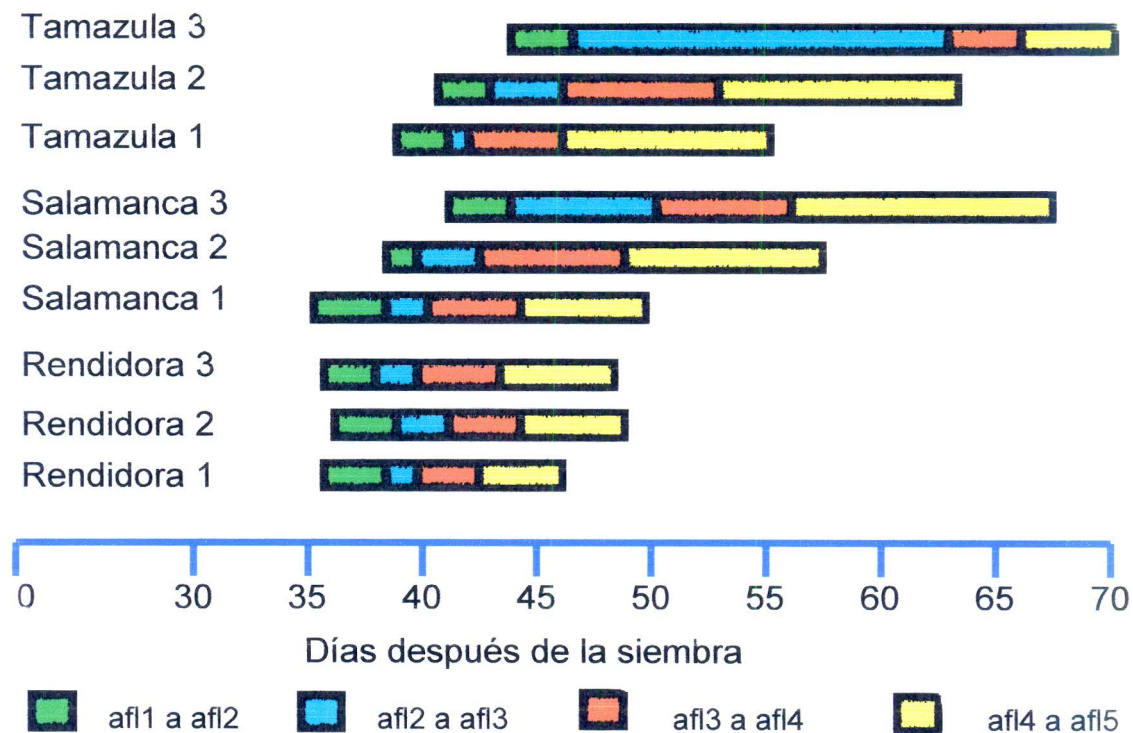


Figura 3.3 Periodos de floración entre colectas dentro de razas de tomate de cáscara.

Por tanto, en el contexto del mejoramiento genético del tomate de cáscara es importante destacar que es posible inter cruzar dichos genotipos mediante polinizaciones manuales, lo mismo aconteció cuando se habló de los periodos de floración de las razas de tomate de cáscara. Esto último reviste particular relevancia, pues abre la posibilidad de mejorar la especie, en el futuro cercano, utilizando técnicas

de hibridación toda vez que durante la presente investigación fue posible descubrir una fuente de genes de autocompatibilidad, y desde luego es completamente factible el mejoramiento genético del tomate de cáscara mediante el desarrollo de variedades híbridas, lo que permitirá aprovechar en forma más adecuada la explotación de la heterosis, la cual se espera que sea alta en las poblaciones naturales del cultivo dado que dichas poblaciones se han mantenido mediante polinización libre a lo largo de su proceso evolutivo, y por lo tanto son poblaciones heterogéneas heterocigóticas, por lo que se esperaba que el cruzamiento entre líneas endogámicas contrastantes pudiera originar una alta respuesta heterótica en los híbridos (Peña, 1998; Peña *et al.*, 1998; Peña *et al.*, 1999; Santiaguillo *et al.*, 2004).

3.6 CONCLUSIONES

El inicio de la floración en tomate de cáscara ocurre entre los 35 a 45 días después de la siembra.

La dehiscencia de las anteras de las flores del tomate de cáscara ocurre desde el primer día en que la flor abre hasta los 3 días después de la apertura de la flor.

La receptividad del estigma ocurre desde los dos días anteriores a la apertura de la flor hasta el tercer día después de que la flor abre.

Los periodos de floración, dehiscencia de anteras y receptividad del estigma en el tomate de cáscara se traslapan. Por tanto, el entrecruzamiento entre variedades mediante polinizaciones manuales es factible, ya sea manejando una o varias fechas de siembra para buscar sincronía en la floración.

Se descubrió una fuente genética de autocompatibilidad en el tomate de cáscara.

3.7 LITERATURA CITADA

- Kuehl, R. O. 1994. Statistical principles of research design and análisis. Wadsworth Inc. Belmont, California.
- Menzel, M. Y. 1951. The cytotaxonomy and genetics of *Physalis*. Proc. Amer. Phil. Soc. 95: 132-183.
- Montgomery, D. C. 1991. Design and analysis of experiments. John Wiley and Sons, Inc.
- Nepi, M. and E. Pacini. 1993. Pollination, pollen viability and pistil receptivity in *Cucurbita pepo*. Annals of Botany. 72: 527-536
- Pacini, E. 1992. Transport mechanisms of pollen- a short review. In: Sexual plant reproduction. Ed. by M. Cresti and A. Tiezzi. Springer Verlag. pp 69-79
- Pandey, K. K. 1957. Genetics of self-incompatibility in *Physalis ixocarpa* Brot.- A new system. American Journal of Botany. 44: 879-887.
- Peña L., A. 1998. Parámetros genéticos, Respuesta a la selección y heterosis en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Tesis de Doctorado en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillos, México, México.
- Peña L., A., J. D. Molina G., T. Cervantes S., F. Márquez S., J. Sahagún C., J. Ortiz C. 1998. Heterosis intervarietal en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Revista Chapingo Serie Horticultura. 4 (1):45-49.
- Peña L., A., J. D. Molina G., F. Márquez S., J. Sahagún C. 1999. Heterosis intravarietal en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Revista Fitotecnia Mexicana. 22 (2):187-199.
- Quiros, C. F. 1977. Genetics and breeding of husk tomatoes, *Physalis ixocarpa* Brot. Hortscience. 12(4): 391.

- Santiaguillo H., J. F., T. Cervantes S., A. Peña L. 2004. Selección para rendimiento y calidad de fruto de cruza planta x planta entre dos variedades de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Revista Fitotecnia Mexicana. 27 (1): 85-91.
- Sas-Stat. 1985. Guide for personal computers. Sas Institute Inc., N. C. USA.
- Stone, J.L. 2002. Molecular mechanisms underlying the breakdown of gametophytic self-incompatibility. Quart. Rev. Biol. 77(1): 17-32.

IV. ESTUDIO DE LA HERENCIA DE LA AUTOCOMPATIBILIDAD EN TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot.)

4.1 RESUMEN

Una limitante para la derivación de líneas endogámicas y su uso en el mejoramiento genético del tomate de cáscara es la autoincompatibilidad, reportada como del tipo gametofítico. Sin embargo, ha sido posible encontrar una fuente genética de autocompatibilidad en una planta de la de la variedad CHF1-Chapingo y esto ha motivado la realización de la presente investigación cuyo objetivo fue estudiar la herencia del gen (o genes) que controlan la autocompatibilidad del tomate de cáscara. Para lograr lo anterior se hizo una serie de cruza entre plantas autocompatibles e incompatibles (emparentadas y no emparentadas), autocompatibles con autocompatibles (emparentadas) y autoincompatibles con autoincompatibles (emparentadas) y sus respectivas cruza recíprocas. De las progenies se midió las tasas de segregación de plantas autocompatibles contra autoincompatibles. También se estudiaron las tasas de segregación de la S_1 y S_2 de la planta original autocompatible. Los resultados sugieren que el gen responsable de la autocompatibilidad en el tomate de cáscara no se encuentra en el citoplasma. Al parecer dicho gen se deriva de una mutación del locus S y es de efecto dominante (Sc) que se expresa sólo en condición heterocigótica ($ScSi$) pues parece ser que los homocigotos ($ScSc$) están asociados con letalidad; finalmente, el alelo de autocompatibilidad (Sc), del lado del polen, no es funcional al autopolinizar estigmas ($ScSi$).

Palabras clave: Tomate de cáscara, genes de autocompatibilidad, herencia.

4.2 ABSTRACT

One of the main limiting factors to derive inbreed lines to improve tomatillo is the presence of self-incompatibility which has been reported to be gametophytic. In order to take advantage of plant breeding hybridization techniques it would be desirable to find self-compatibility genes. As a part of this research project, it was possible to find out a self-compatible plant in the CHF1-Chapingo variety and this allowed it to investigate the inheritance of self-compatibility genes in tomatillo. Therefore, a series of crosses were performed. It was crossed self-compatible x self-incompatible (related and unrelated plants), self-compatible x self-compatible (related plants), self-incompatibles x self-incompatibles (related plants) and their respective reciprocal crosses. Segregation ratios for self-compatibility versus self-incompatibility were determined. Results did show that self-compatibility in tomatillo is not cytoplasmically inherited this means that the responsible gene is located into a chromosome; seemingly, the inheritance of self-compatibility is due to a single dominant gene (Sc) which is a mutation of the S locus, self-compatible individuals are strictly heterozygous (ScSi); and homozygous (ScSc) are associated with lethality; and finally, the self-compatibility allele (Sc), in the male side (ScSi), seems to be non-functional when self-pollinating ScSi stigma.

Key words: Tomatillo, self-compatibility gene, inheritance.

4.3 INTRODUCCIÓN

El tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) es también conocido como “miltomatl, tomate de cáscara, tomate de fresadilla, tomate verde, tomate milpero, tomatillo” y pertenece a la familia *Solanaceae*, la misma familia a la que pertenecen la

berenjena (*Solanum melongena* L.), el chile (*Capsicum annum* L.), la papa (*Solanum tuberosum* L.), el jitomate (*Lycopersicon esculentum* L.), etc. Esta especie se cultiva principalmente en las regiones centrales y occidentales del país (Peña y Márquez, 1990). Los frutos se utilizan comúnmente para preparar platillos mexicanos tradicionales y regionales tales como: adobos, caldos o sopas, chilaquiles, enchiladas, guisados con chile y carne de puerco o res, mixiotes, mole verde, tamales, tlacoyos, tostadas, salsas, etc.

Uno de los factores limitantes para la mejora de este cultivo es la presencia de la autoincompatibilidad (Menzel, 1951) la cual ha sido reportada como del tipo gametofítica (Pandey, 1957; Quiros, 1977). Este tipo de autoincompatibilidad también se ha encontrado en otras especies de la familia *Solanaceae*.

Con el propósito de generar la posibilidad de aprovechar las técnicas de mejoramiento por hibridación sería deseable buscar genes de autocompatibilidad, que no han sido reportados en la literatura, ya sea en las variedades criollas o mejoradas. Como parte de este proyecto de investigación fue posible descubrir el carácter de autocompatibilidad en la variedad CHF1-Chapingo, derivada mediante cinco ciclos de selección masal y un ciclo de selección de familias de medios hermanos (Peña, 1998).

En virtud de lo anterior, la presente investigación tuvo como objetivo estudiar la herencia del gen o genes de autocompatibilidad. El trabajo se basa sobre la hipótesis de que la autocompatibilidad está controlada por genes simples y que la herencia puede determinarse mediante la segregación del carácter en un sistema apropiado de cruza.

4.4 REVISIÓN DE LITERATURA

El tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) presenta autoincompatibilidad (Menzel, 1951) de tipo gametofítica (Pandey, 1957; Quiros, 1977).

4.4.1 Autoincompatibilidad (SI)

La autoincompatibilidad (SI) es la incapacidad de una planta con flores hermafroditas fértiles de producir cigotos después de llevarse a cabo la autopolinización (Lundqvist, 1964; Williams, 1965; de Nettancourt, 1977), y es considerada como uno de los mecanismos que han evolucionado para promover la exogamia en las plantas fanerógamas. Se piensa que la efectividad de la SI en promover la exogamia constituye uno de los factores más importantes que han asegurado el éxito evolutivo de las plantas fanerógamas (Whitehouse, 1950).

Más de 3 000 especies de plantas exhiben autoincompatibilidad (East, 1940). En la literatura se han reportado dos sistemas de SI en plantas: heteromórfica y homomórfica. La SI heteromórfica se debe a algunas diferencias en la morfología de los estambres y el estilo de la flor en plantas monoicas. Dichas diferencias morfológicas pueden ser ya sea que el estilo sea largo o corto, o que el tubo polínico no crezca lo suficiente dentro del estilo y es incapaz, por lo tanto, de fertilizar la célula huevo (Williams, 1965). La SI homomórfica puede ser gametofítica (East y Mangelsdorf, 1925) o esporofítica (Hughes y Babcock, 1950; Gerstel, 1950) dialélica o multialélica.

En los sistemas gametofíticos la incompatibilidad del genotipo del polen está determinada por el genoma haploide de los granos de polen: Estos sistemas son siempre multialélicos dado que el número mínimo de alelos permisible en un locus gametofítico es tres (Richards, 1986). En algunas especies como *Trifolium hybridum* y *Trifolium pratense* el número de alelos reportado es de 22 y 212, respectivamente. En la mayoría de las especies en que se ha estudiado la SI gametofítica, ésta está determinada por un solo locus pero en algunas especies como *Secale cereale*, *Festuca pratense*, *Beta vulgaris*, *Physalis ixocarpa* y las especies mexicanas diploides del

género *Solanum* (*S. ehrenbergii* and *S. pinnatisectum*), este sistema podría estar controlado por dos loci (Pandey, 1960) con factores complementarios (Williams, 1965). En los sistemas esporofíticos la SI está determinada por el genotipo del progenitor masculino y puede ser di o multialélica.

Se ha sugerido que los dos sistemas de SI difieren fundamentalmente en la forma en que operan, esto es en base a una serie de observaciones realizadas: Por ejemplo, en las especies que presentan SI gametofítica los granos de polen son binucleados y germinan rápida y fácilmente *in vitro*, en contraste con los granos de polen trinucleados de las plantas que presentan SI esporofítica que no germinan rápido ni fácil. La superficie del estigma de las plantas con SI gametofítica es generalmente húmeda en tanto que en las plantas con SI esporofítica la superficie del estigma es seca. En algún momento se ha considerado que estas diferencias deben proporcionar algunas pistas para definir los mecanismos para el rechazo del polen, de una misma planta, en cada sistema de SI (Brewbaker, 1959; Heslop-Harrison, 1975).

Se estima que la SI se encuentra presente en más de la mitad de las especies de angiospermas (Brewbaker, 1959; de Nettancourt, 1977), aunque en muchos casos ha sido difícil demostrar en forma contundente la existencia de la SI (Charlesworth, 1985). Quince familias tienen ejemplos muy bien descritos de presentar SI gametofítica de un tipo no muy bien definido. Algunas investigaciones sugieren que ambos sistemas de SI aparecieron durante las primeras etapas evolutivas de las angiospermas, antes de la divergencia del taxón (Whitehouse, 1951; Jain, 1976; Mayo y Leach, 1987).

El sistema de SI gametofítica en la familia *Solanaceae* es el que se ha estudiado en forma más extensiva. Otro tipo de SI determinada por un solo locus y que también ha sido estudiado en forma exhaustiva es *Papaveraceae* (Cambell and Lawrence, 1981;

Franklin-Tong *et al.*, 1989), *Rosaceae* (Mau *et al.*, 1982; Sassa *et al.*, 1992) and *Onagraceae* (Emerson, 1938).

En sistemas de SI gametofítica un apareamiento incompatible ocurre cuando el alelo S es transportado por un grano de polen haploide coincide con cualquiera de los alelos S presentes en el estilo diplolide. Esto significa que la reacción es entre una propiedad expresada por el genoma haploide del gametofito masculino contenido en el grano del polen y el tejido del pistilo del esporofito. Los apareamientos compatibles ocurren cuando el alelo S que es llevado por el genoma haploide del polen es diferente de los alelos que se encuentran en el tejido diplolide del estilo. Los alelos S no exhiben ningún tipo de dominancia o cualquier otro tipo de interacción interalélica (Williams, 1965).

El sistema esporofítico de SI fue descrito por vez primera en *Crepis foetida* (Hughes y Babcock, 1950) y en *Parthenium argentatum* (Gerstel, 1950). En este sistema la reacción de incompatibilidad está determinada por el genotipo del estilo diploide (el tejido del pistilo del esporofito) y los alelos S pueden exhibir dominancia completa (dominancia jerárquica). Por tal razón, si un alelo S_1 es dominante sobre S_2 , entonces todos los granos de polen de una planta $S_{1,2}$ reaccionarán como si fueran granos de polen S_1 y de este modo los granos de polen S_2 serán capaces de polinizar estilos que contengan el alelo S_2 (Williams, 1965).

En la mayoría de los sistemas de SI gametofítica, el polen incompatible germina en forma exitosa sobre la superficie del estigma y desarrolla un tubo polínico el cual penetra dentro del estigma y crece dentro del estilo. Ahí, el tubo polínico crece entre filas longitudinales de células del tracto central transmisor, pero en cierto punto dentro del estilo, los tubos polínicos son detenidos en su crecimiento. Esto es en contraste con

los sistemas esporofíticos en los cuales el crecimiento de los tubos polínicos es detenido sobre la superficie del estigma (Newbiggin *et al.*, 1994).

4.4.2 Autocompatibilidad

La presencia ocasional de plantas autocompatibles derivadas a partir de poblaciones autoincompatibles ha sido reportada desde hace mucho tiempo. Por ejemplo, Kakizaki (1930) encontró plantas autocompatibles en col. Bateman (1954) encontró cinco plantas autocompatibles de entre 52 plantas de una población silvestre de *Iberis amara*. Cipar *et al.* (1964) muestreó 11 especies autoincompatibles de la familia *Solanaceae* para buscar la presencia de autocompatibilidad, de esta forma pudo encontrar algunos individuos autocompatibles en *S. chacoense*, *S. goniocalyx*, *S. kurtzianum*, *S. neuhawkesii*, *S. phureja*, *S. pinnatisectum*, *S. raphanifolium*, *S. sanctae-rosae* y *S. stenotomum*. Algunas variantes autocompatibles también fueron encontradas en haploides de *S. tuberosum spp tuberosum* (De Jong and Rowe, 1971; Olsder y Hermesen, 1976) y en híbridos entre *S. phureja* y haploides de *S. tuberosum spp andigena* (Cipar, 1964). En general, parece que las poblaciones silvestres pueden mantener hasta cierto punto, plantas autocompatibles.

El grado de cultivo puede ocasionar que las plantas cambien de autoincompatibles a autocompatibles. Por ejemplo, Thompson and Taylor (1966) señalan que la SI de *Brassica oleracea* se vuelve débil bajo cultivo (domesticación). Las autopolinizaciones frecuentes para la obtención de líneas puras a menudo remueven genes fuertes de SI en algunas variedades cultivadas.

Brassica campestris es un ejemplo en donde el alelo de autocompatibilidad, S^c , es recesivo a los dos alelos tanto del polen como del estigma, y dominante en el polen pero recesivo en el estigma al alelo de la más baja dominancia en la serie alélica. Este

es un caso en donde la autocompatibilidad fue asignada a una mutación del locus S (Zuberi *et al.*, 1981).

Hinata *et al.* (1983) realizó un experimento de hibridación entre la especie autoincompatible *B. campestris* y la variedad *yellow sarson* que era autocompatible. Se observó la segregación de las progenies F_2 y las retrocruzas con el apoyo del análisis de las glycoproteínas del locus S el cual podría explicar el comportamiento de la autocompatibilidad de los alelos S en las progenies. Ellos explicaron sus resultados suponiendo la existencia de un alelo epistático recesivo, m (modificador), el cual se hereda en forma independiente de los alelos S. De acuerdo con su explicación, los estigmas que tengan M, el alelo dominante, expresan la autoincompatibilidad mientras que los estigmas que tienen m, los mutantes recesivos, son autocompatibles. Sin embargo, en el lado del polen, m no afecta la expresión de autoincompatibilidad. En otras palabras, el alelo S expresa su acción bajo las condiciones usuales o de tipo silvestre, pero no lo hace cuando ocurre la mutación recesiva en el locus M. Resultados similares se obtuvieron en otro análisis donde una raza autocompatible fue aislada de la variedad Mizuma, de la hortaliza *B. campestris* (Hinata and Okazaki, 1986).

La autocompatibilidad se atribuye a la segregación de un complejo poligénico que es capaz de modificar la reacción de incompatibilidad hasta el punto de autofertilidad (Richard and Turling, 1973). Además, Thompson y Taylor (1971) y Thompson (1972) atribuyeron la autocompatibilidad en col a la presencia de otros genes mayores diferentes al locus S y a la interacción competitiva entre dos alelos S.

Como se ha mencionado con anterioridad, la presencia de individuos autocompatibles ocurre con cierta frecuencia en especies autoincompatibles, y ésta es debida a un alelo dominante en algunas especies de *Citrus* (Soost, 1969), *Rubus* (Keep, 1985) y *Prunus* (Iezzoni *et al.*, 1990).

Una serie de cruzas entre una colecta de *Lycopersicon peruvianum* que presenta autocompatibilidad en forma natural y una colecta autoincompatible estrechamente emparentada se utilizaron para demostrar que la mutación de autocompatibilidad se encuentra localizada en el locus S. El alelo S_c no afectó la actividad de los alelos S₆ y S₇ cuando estuvieron presentes en la misma planta, toda vez que estas plantas autocompatibles podían todavía rechazar el polen incompatible. De esto se concluyó que el alelo S_c era un alelo no funcional del locus S (Kowyama *et al.*, 1994) y no un modificador no ligado de la autoincompatibilidad tal como se había descrito previamente en *Lycopersicon* (Martin, 1968; Rick, 1982, Rick y Chetelat, 1991), *Petunia* (Ai *et al.*, 1991) y *Solanum tuberosum* (Thompson *et al.*, 1991). Además de lo anterior, se encontró que las proteínas asociadas a los alelos S₆ y S₇ tienen actividad de ribonucleasa en tanto que la proteína asociada al alelo S_c no era una ribonucleasa activa. Este descubrimiento indica que las S-RNasas son determinantes de la autoincompatibilidad en el estilo y que la actividad de la ribonucleasa es esencial para su funcionamiento (Kowyama *et al.*, 1994).

Una variante autocompatible de una especie diploide silvestre de papa, *Solanum chacoense*, la cual es normalmente autoincompatible, fue utilizada para investigar la naturaleza y la genética de la autocompatibilidad. Esta variante se cruzó con la especie diploide autoincompatible, *S. phureja*. La progenie segregó autocompatible contra autoincompatible. Se hicieron cruzas dialélicas entre 15 individuos F₁. Todos los datos sugieren la existencia de un simple gen dominante (Sli) con acción esporofítica que inhibe la expresión del gen S en el polen. Las plantas que contienen el gen Sli, producen polen que es compatible con su propio progenitor y con plantas con genes S similares. Este gen se ha mantenido en condición heterocigótica a través de ocho

generaciones de autofecundación recurrente (S_8), lo que implica que los homocigotos dominantes están asociados con letalidad (Hozaka y Hanneman, 1998).

4.4.3 Origen y evolución de la autoincompatibilidad

El origen filogenético de la autoincompatibilidad ha sido debatido durante muchos años y existen argumentos tanto a favor (Whitehouse, 1950) como en contra (Bateman, 1952) sobre un origen primitivo de la autoincompatibilidad en las plantas angiospermas.

La relativa amplia distribución de la autoincompatibilidad entre las 320 familias de angiospermas ha sido utilizada como evidencia para sostener un origen ancestral; sin embargo, su presencia es esporádica y además no es común en las plantas vasculares primitivas de las angiospermas y se encuentra totalmente ausente en un enorme número de familias (Charlesworth, 1985).

La mayoría de las plantas angiospermas presentan autocompatibilidad, y ésta es considerada la condición primitiva (Bateman, 1952). Se asume que la autoincompatibilidad es la condición derivada de la autocompatibilidad pues la primera se encuentra demasiado separada en la mayoría de los grandes linajes (Matton *et al.*, 1994).

Las investigaciones recientes a nivel molecular revelan que los genes del locus S codifican para diferentes moléculas que no están relacionadas entre sí por lo que los sistemas de autoincompatibilidad hasta ahora conocidos tuvieron un origen independiente durante el curso de la evolución de las plantas (Matton *et al.*, 1994; Kakeda *et al.*, 2000). Los genes del locus S de *Brassica* codifican proteínas kinasas receptoras (SRKs) y glicoproteínas (SLGs) (Nasrallah *et al.*, 1987; Schopfer *et al.*, 1999; Takayama *et al.*, 2000; Takasaki *et al.*, 2000); los genes en las familias

Solanaceae, *Rosaceae* y *Schrophulariaceae* codifican RNasas (Anderson *et al.*, 1989; Newbegin *et al.*, 1993; Dodds *et al.*, 1997); los genes en *Papaveraceae* codifican glicoproteínas (SLGs) (Foot *et al.*, 1994; Franklin *et al.*, 1995; Walker *et al.*, 1996; Jordan *et al.*, 1999; Wheeler *et al.*, 1999); y los genes en *Poaceae* (*Phalaris*) codifican thioredoxinas (Li *et al.*, 1994).

La falta de similitudes entre los productos de los genes del locus S en estas familias apoya la hipótesis de que los diversos sistemas de autoincompatibilidad se originaron en forma independiente en varias ocasiones diferentes durante la evolución de las angiospermas (Kowyama *et al.*, 2000).

Por otra parte, para un género que contenga tanto especies autocompatibles como autoincompatibles, así como en poblaciones genéticas naturales que contengan individuos autocompatibles y autoincompatibles, es una creencia general de que la autocompatibilidad se deriva de la autoincompatibilidad (Charlesworth y Charlesworth, 1979; Charlesworth *et al.*, 1990; Tsukamoto *et al.*, 1999; Kondo *et al.*, 2002; Onus y Pickersgill, 2004). No obstante, individuos autocompatibles, que proceden de especies netamente autoincompatibles, pueden aparecer en forma espontánea o en forma inducida; en ambos casos tales individuos podrían derivarse por una pérdida de la función de los genes del locus S, o factores externos a dicho locus como es el caso de la poliploidía o a diferencias en su estructura genética (Stone, 2002; Wüsh y Hormaza, 2004).

Respecto a la poliploidía, aunque se han observado algunos casos en que ésta es responsable de la presencia de altas tasas de autocompatibilidad en tetraploides (Husband y Schemske, 1997; Cook y Soltis, 2000), un estudio reciente concluye que el nivel de ploidía no está fuertemente asociado con la presencia o el aumento de la autocompatibilidad en las plantas angiospermas (Mable, 2004).

4.5 MATERIALES Y MÉTODOS

4.5.1 Localidad

La investigación se realizó en los invernaderos del Plant Agriculture Department en la Universidad de Guelph (Canadá) así como en los invernaderos del departamento de Fitotecnia de la Universidad Autónoma Chapingo (México).

4.5.2 Material genético

La semilla utilizada se obtuvo de una planta que se comportó como autocompatible en el invernadero de la Universidad de Guelph en Canadá. Esta planta apareció en la variedad CHF1-Chapingo.

4.5.3 Derivación del material genético

Para el desarrollo del presente trabajo se pudo seguir las metodologías de autofecundar o retrocruzar en forma recurrente la planta autocompatible. Se decidió autofecundar recurrentemente la planta autocompatible por ser más sencilla. La retrocruza pudo haber sido una mejor opción porque la autofecundación recurrente podría haber hecho más fuerte el efecto de depresión endogámica, ya que el tomate de cáscara, durante su evolución, nunca había sido autofecundado.

Las progenies de las cruzas y las generaciones S_1 y S_2 se evaluaron en invernadero, y se estimó la tasa de segregación de plantas autocompatibles contra plantas autoincompatibles de cada progenie.

4.5.4 Descripción de las cruzas

La herencia de la autocompatibilidad se estudió siguiendo las tasas de segregación de plantas autocompatibles y autoincompatibles en el siguiente esquema de cruzas:

a) Autocompatible x Autoincompatible (Directa=D1)

Se seleccionaron dos plantas no emparentadas. Como hembra se usó una planta autocompatible (S_1) y se polinizaron en forma manual 10 flores. Las flores macho se tomaron de una planta autoincompatible de la variedad Milpero. Se evaluaron 100 plantas.

b) Autoincompatible x Autocompatible (Recíproca de D1=R1)

Se utilizaron las mismas dos plantas de la crusa D1. La planta autoincompatible fue utilizada como hembra y se polinizaron en forma manual otras 10 flores. Las flores macho se tomaron de la planta autocompatible. Se evaluaron 100 plantas.

c) Autocompatible x Autocompatible (Directa=D2)

Se seleccionaron dos plantas hermanas autocompatibles, una como hembra y la otra como macho. 10 flores fueron polinizadas en forma manual. Se evaluaron 100 plantas.

d) Autocompatible x Autocompatible (Recíproca de D2=R2)

Se seleccionaron las mismas dos plantas hermanas autocompatibles usadas en D2. Como hembra se usó el macho de la crusa anterior, y como macho se usó a la hembra de D2. Se evaluaron 100 plantas.

e) Autocompatible x Autoincompatible (Directa=D3)

Se seleccionaron dos plantas (S_2) emparentadas. Como hembra se usó una planta autocompatible, y se polinizaron 10 flores en forma manual. Las flores macho procedieron de una planta hermana autoincompatible. Únicamente se evaluaron 65 plantas debido a que en esta crusa se obtuvo poca semilla.

f) Autoincompatible x Autocompatible (Recíproca de D3=R3)

En esta crusa se seleccionaron las mismas dos plantas usadas en D3. Como hembra se utilizó la planta autoincompatible, y como macho la planta autocompatible. 10 flores fueron polinizadas en forma manual. Se evaluaron 100 plantas.

g) Autoincompatible x Autoincompatible (Directa=D4)

Se seleccionaron dos plantas hermanas autoincompatibles. Una se usó como hembra y se polinizaron en forma manual 10 flores. Las flores macho se tomaron de otra planta autoincompatible. Esta cruce no produjo ningún fruto, por lo tanto no se tuvo que evaluar progenie alguna.

h) Autoincompatible x Autoincompatible (Recíproca de D4=R4)

Se seleccionaron las mismas dos plantas usadas en D4, pero el orden de los progenitores fue invertido para obtener la cruce recíproca. Se polinizaron 10 flores y tampoco esta cruce tuvo éxito por lo que no se evaluó ninguna progenie.

i) Autofecundación recurrente (generaciones S_1 y S_2)

La generación S_1 se obtuvo en Canadá mediante la autofecundación de la planta autocompatible original. 150 individuos fueron evaluados en el invernadero, cuando las plántulas se encontraban en la etapa de aparición de la primera flor fueron cubiertas con bolsas de nylon (las cuales tenían pequeños orificios) para evitar la polinización cruzada. Las tasas de segregación fueron tomadas considerando el número de plantas autocompatibles y autoincompatibles.

La generación S_2 se obtuvo en México. 66 plantas se establecieron en un invernadero la Universidad Autónoma Chapingo, en las mismas condiciones que la generación S_1 . Las tasas de segregación de esta generación, se tomaron con el mismo criterio que en la generación S_1 .

4.6 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La mayoría de las cruces (excepto D3, D4 y R4) produjeron la misma tasa de segregación de 1:1 de plantas autocompatibles y autoincompatibles (Cuadro 4.1)

Cuadro 4.1 Tasas de segregación del gen de autocompatibilidad en las progenies de las cruzas.

Caracter	C r u z a s							
	D1	R1	D2	R2	D3	R3	D4	R4
Autocompatible	53	48	49	54	65	54	0	0
Autoincompatible	47	52	51	46	0	46	0	0
Tasa	0.53:0.47	0.48:0.52	0.49:0.51	0.54:0.46	1:0	0.54:0.46	0:0	0:0

D, R = Cruza directa y recíproca, respectivamente.

En la cruza D1, al parecer la planta autoincompatible produce dos clases de granos de polen que llevan los alelos de autoincompatibilidad Sm y Sn; estas dos clases de granos de polen son capaces de polinizar el estigma (ScSi) de la planta autocompatible. Los alelos de autoincompatibilidad de ambas plantas provienen de diferente fuente y como resultado de esto, cuatro diferentes genotipos son posibles: 1/4 ScSm, 1/4 ScSn, 1/4 SmSi y 1/4 SnSi; pero estos cuatro genotipos producen 1/2 autocompatibles y 1/2 autoincompatibles, lo cual coincide con los resultados observados (Cuadro 4.1). La cruza recíproca R1 produjo resultados idénticos, pero aquí la planta autocompatible, usada como macho, también produjo dos clases de granos de polen, un tipo lleva el alelo de autocompatibilidad (Sc) y el otro el alelo de autoincompatibilidad (Si); ambos tipos de polen son capaces de polinizar al estigma SmSn y también cuatro diferentes genotipos (los mismos de la cruza D1) son posibles, pero también la mitad son autocompatibles y la otra mitad son autoincompatibles.

En la cruza D2, la planta autocompatible macho, como se ha mencionado anteriormente, produce dos tipos de granos de polen, unos que llevan el alelo Sc y otros que llevan el alelo Si; sin embargo, cuando se realiza la polinización del estigma ScSi parece que únicamente los granos de polen que llevan el alelo de autoincompatibilidad (Si) son capaces de polinizar dicho estigma. Los mismos resultados se obtuvieron al realizar la cruza recíproca (R2). Estos resultados sugieren que en estas dos últimas

cruzas, que se pueden considerar como equivalentes a la autofecundación, el alelo Sc en el lado del polen no es funcional al autopolinizar estigmas del tipo ScSi.

Únicamente la craza D3 produjo diferente tasa de segregación ya que el 100 % de la progenie resultó ser autocompatible. Lo anterior podría explicarse suponiendo que los genotipos emparentados de las plantas involucradas en esta craza fueron ScSi para la hembra y SiSi para el macho. En otras palabras, parece ser que el macho era homocigótico para los alelos de autoincompatibilidad y que compartía dicho alelo de autoincompatibilidad con la hembra autocompatible debido a que ambos progenitores se derivaron de la misma planta autocompatible original. Aquí, en contraste con las cruzas D2 y R2, parece que los granos de polen que llevan el alelo Si no son capaces de fertilizar gametos Si del lado de la hembra, lo cual explicaría a su vez el porqué en esta craza se produjeron pocas semillas, debido a que del lado del polen no hay alelos Sc que interactúen en forma esporofítica como sucede en el caso de las cruzas D2, R2 y R3.

Las cruzas D4 y R4 no produjeron semilla probablemente debido a que los progenitores eran homocigóticos para los alelos de autoincompatibilidad (SiSi) y por lo tanto se comportaron como autoincompatibles.

Las progenies de las generaciones S_1 y S_2 mostraron una segregación de 1/2 para autocompatibilidad (ScSi) y 1/2 para autoincompatibilidad (SiSi) (Cuadro 4.2), que son los mismos resultados obtenidos en las cruzas D2 y R2 mencionados con anterioridad.

Cuadro 4.2 Tasas de segregación de los genes de autocompatibilidad (Sc) y pubescencia del tallo (pub+) del tomate de cáscara en S_1 y S_2 .

Generación	Sc Si	Si Si	pub+ pub+	pub+ pub-	pub- pub-
S_1	77	73	39	79	32
S_2	36	30	20	38	17
Total	113	103	59	117	49
Tasa	0.52	0.48	0.26	0.52	0.22

Finalmente, las tasas de segregación registradas en las cruzas D1, R1, D2, R2, D3, R3, D4, R4, S₁ y S₂ sugieren los siguientes aspectos importantes:

La similitud en los resultados obtenidos en las cruzas D1 y R1 indica que el gen responsable de la autocompatibilidad no se hereda vía citoplasma.

El genotipo de la planta autocompatible original era heterocigótico debido a que la progenie de la generación S₁ fue segregante.

El gen de la autocompatibilidad no es de efecto recesivo, de otra manera las progenies de las generaciones S₁ y S₂ hubieran sido completamente autocompatibles.

Se acepta que el gen responsable de la autocompatibilidad es un gen mutante del locus S, tal como ha sido reportado en jitomate (Kowyama *et al.*, 1994) con efectos de dominancia sobre los alelos S de autoincompatibilidad, lo mismo ocurre en otras especies (Soost, 1969; Keep, 1985; Iezzoni *et al.*, 1990; Kakeda *et al.*, 2000; Kowyama *et al.*, 2000). La autocompatibilidad es siempre heterocigótica y los homocigotos dominantes parecen estar asociados con letalidad, tal como se ha observado en papa (Hozaka y Hanneman, 1998).

De acuerdo con lo anterior, es claro que la autocompatibilidad en el tomate de cáscara se deriva de una mutación, como en jitomate (Kowyama *et al.*, 1994), en algún individuo autoincompatible y que la autoincompatibilidad es la condición general en el germoplasma de tomate de cáscara cultivado, pero parece ser que la autocompatibilidad podría ser la condición primitiva dado que en un material silvestre denominado tomate peludo la autocompatibilidad es la condición general; sin embargo, al cruzarse éste con materiales cultivados no se obtuvo progenie fértil (Peña, 1998). Este fenómeno concuerda con la afirmación de que la autocompatibilidad es la condición original en las plantas angiospermas (Bateman, 1952). No obstante, individuos autocompatibles pudieron aparecer en forma espontánea pero probablemente derivaron por la pérdida en

la función del locus S (Stone, 2002; Wünlsh y Hormaza, 2004) y no por un cambio en el nivel de poliploidía, ya que estudios citológicos realizados en individuos autocompatibles de tomate de cáscara no revelaron cambios en la ploidía de dichos individuos, lo que coincide con los resultados de Mable (2004).

Por otra parte, en el contexto del mejoramiento genético, las tasas de segregación obtenidas en las progenies de las generaciones S_1 y S_2 conducen a la conclusión de que no es posible desarrollar líneas puras para este carácter en particular (autocompatibilidad), no obstante los mejoradores del tomate de cáscara podrían desarrollar líneas puras, para la formación de híbridos, a través de diferentes generaciones de autofecundación recurrente hasta llegar a conseguir suficiente homocigosis en la mayoría de los loci, sin importar que no se logre tal homocigosis para el gen de autocompatibilidad.

Sin embargo, una gran parte de las plantas de la generación S_2 produjo frutos con pocas semillas. Esto podría significar que existe algún gen, ligado al gen de autocompatibilidad, que produce una clase de partenocarpia (frutos sin semilla). Desde el punto de vista del mejoramiento genético ésta es una característica indeseable pues haría más difícil la obtención de líneas puras, pero comercialmente esto constituiría una ventaja ya que se podrían seleccionar y clonar las plantas S_2 que produzcan pocas semillas, pero de mayor rendimiento, para desarrollar variedades que se puedan utilizar en la industria para la producción de salsas con un bajo contenido de semillas, pues las semillas demeritan en parte la calidad del producto.

Por último, como una forma de comprobar que la característica de autocompatibilidad es genética, y no una clase de partenocarpia, se estudió la cosegregación de un marcador genético en las generaciones S_1 y S_2 . Este marcador genético fue el gen responsable de la pubescencia del tallo del tomate de cáscara.

Durante este estudio se encontró que la pubescencia del tallo está determinada por un gen simple (pub^+) con efectos de dominancia intermedia dado que la tasa de segregación del gen fue de 1:2:1 para los genotipos altamente pubescentes (pub^+pub^+), medianamente pubescentes (pub^+pub^-) y poco pubescentes (pub^-pub^-) (Cuadro 4.2).

4.7 CONCLUSIONES

La autocompatibilidad en el tomate de cáscara no se hereda vía citoplasma.

La autocompatibilidad está determinada por un gen simple dominante (Sc).

La autocompatibilidad es estrictamente heterocigótica (ScSi).

El alelo de autocompatibilidad (Sc), en el lado del polen, no es funcional al autopolinizar estigmas ScSi.

El carácter pubescencia del tallo del tomate de cáscara está determinado por un gen simple (pub^+) con efectos de dominancia intermedia.

4.8 LITERATURA CITADA

- Ai, Y., Kron, E., Kao, T. H. 1991. S-alleles are retained and expressed in a self-compatible cultivar of *Petunia hybrida*. Mol. Gen. Genet. 230:353-358.
- Anderson, M. A., McFadden, G. I., Bernatzky, R., Atkinson, A., Orpin, T., Dedman, H., Tregar, G., Fernley, R., Clarke, A. E. 1989. Sequence variability of three alleles of the self-incompatibility gene of *Nicotiana glauca*. Plant Cell. 1: 483-491.
- Bateman, A. J. 1952. Self-incompatibility systems in the angiosperms. I. Theory. Heredity. 6: 285-310.
- Bateman, A. J. 1954. Self-incompatibility systems in angiosperms. II. *Iberis amara*. Heredity. 8: 305-332.

- Brewbaker, J. L. 1959. Biology of the angiosperm pollen grain. Ind. J. Genet. Plant Breed. 19: 121-133.
- Cambell, J. M. and Lawrence, M. J. 1981. The population genetics of the self-incompatibility polymorphism in *Papaver rhoeas*. I. The number and distribution of S-alleles in families from three localities. Heredity. 46:69-79.
- Charlesworth, D. 1985. Distribution of dioecy and self-incompatibility in angiosperms. In: P.J. Greenwood, P.H. Harvey and M. Slatkin (eds). Evolution: Essays in honour John Maynard Smith. Pp. 237-268. Cambridge University. Press, Cambridge.
- Charlesworth, D., Charlesworth, B. 1979. The evolution and breakdown of S-allele systems. Heredity. 43: 41-55.
- Charlesworth, D., Morgan, M. T., Charlesworth, B. 1990. Inbreeding depression with heterozygote advantage and its effect on selection for modifiers changing the outcrossing rate. Evolution. 44: 870-888.
- Cipar, M. S. 1964. Self-compatibility in hybrid between phureja and haploid andigena clones of *Solanum tuberosum*. Eur. Potato. J. 7: 152-160.
- Cipar, M. S., S. J. Peloquin, and R. W. Hougas. 1964. Variability in the expression of self-incompatibility in tuber-bearing diploid *Solanum* species. Am. Potato J. 41:155-162.
- Cook, L. M., Soltis, P. S. 2000. Mating systems of diploid and allotetraploid populations of *Tragopogon* (*Asteraceae*). II. Artificial populations. Heredity. 84: 410-415.
- De Jong, H. and P. R. Rowe. 1971. Inbreeding in cultivated diploid potatoes. Potato Res.14: 74-83.
- De Nettancourt, D. 1977. Incompatibility in angiosperms. Springer Verlag, Berlin.

- Dodds, P. N., Clark, A. E., Newbegin, E. 1997. Molecules involved in self-incompatibility in flowering plants. *Plant Breeding Review*. 15: 19-42.
- East, E. M. 1940. The distribution of self-sterility in flowering plants. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 82, 449.
- East, E. M. and P. Mangelsdorf. 1925. A new interpretation of the hereditary behaviour of self-sterile plants. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.* 24,56.
- Emerson, S. 1938. The genetics of self-incompatibility in *Oenothera organensis*. *Genetics*. 23: 190-202.
- Foote, H. C. C., Ride, J. P., Franklin-Tong, V. E., Walker, E. A., Lawrence, M. J., Franklin, F. C. H. 1994. Cloning and expression of a distinctive class of self-incompatibility (S) gene from *Papaver rhoeas* L. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 91: 2265-2269.
- Franklin, F. C. H., Lawrence, M. J., Franklin-Tong, V. E. 1995. Cell and molecular biology of self-incompatibility in flowering plants. *International Review of Cytology*. 158: 1-64.
- Franklin-Tong, V. E., Ruth, E., Marmey, P., Lawrence, M. J. and Franklin, F. C. H. 1989. Characterization of a stigmatic component from *Papaver rhoeas* L. which exhibits the specific activity of a self-incompatibility (S-) gene product. *New Phytol.* 112: 307-315.
- Gerstel, D. U. 1950. Self-incompatibility studies in Guayule. II. Inheritance. *Genetics*. 45, 482.
- Heslop-Harrison, J. 1975. Incompatibility and the pollen stigma interaction. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26: 403-425.

- Hinata, K., Okasaki, K. and Nishio, T. 1983. Gene analysis of self-compatibility in *Brassica campestris* var. yellow sarson (a case of recessive epistatic modifier). In: Proc. 6th Int. Rapeseed Conf.. Vol. 1:354-359.
- Hinata, K. and Okasaki, K. 1986. Role of the stigma in the expression of self-incompatibility in Crucifers in view of genetic analysis. Biotechnology and Ecology of pollen. Pp. 185-190. Springer Verlag, New York..
- Hosaka, K. and Hanneman, R. E. 1998. Genetics of self-compatibility in a self-incompatible wild diploid potato species *Solanum chacoense*. 1. Detection of an S locus inhibitor (Sli) gene. Euphytica. 99: 191-197.
- Hughes, M. B. and E. B. Babcock. 1950. Self-incompatibility in *Crepis foetida*. Genetics. 35, 570.
- Husband, B. C., Schemske, D. W. 1997. The effect of inbreeding in diploid and tetraploid populations of *Epibolium angustifolium* (Onagraceae): implications for the genetic basis of inbreeding depression. Evolution. 51: 737-746.
- Iezzoni, A., Smith, H and Albertini A. 1990. Cherries. In: J.N. Moore and J.R. Bollington (eds.), Genetic Resources of Temperate Fruit and Nut Crops 1. pp. 109-174. Int. Soc. Hort. Sci., Wageningen, The Netherlands.
- Jain, S. K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 469-495.
- Jordan, N. D., Kakeda, K., Conner, A., Ride, J. P., Franklin-Tong, V. E., Franklin, F. C. H. 1999. S-protein mutants indicate a functional role for SBP in the self-incompatibility reaction of *Papaver rhoeas*. Plant J.20:119-125.
- Kakeda, K., Tsukada, H., Kowyama, Y. 2000. A self-compatible mutant S allele conferring a dominant negative effect on the functional S allele in *Ipomoea trifida*. Sex Plant Reprod. 13:119-125.

- Kakizaki, Y. 1930. self- and cross-incompatibility in the common cabbage. Jpn. J. Bot. 5:133-208.
- Keep, E. 1985. Heterozygosity for self-incompatibility in Lloyd George red raspberry. Fruit Var. J. 39(4): 5-7.
- Kondo, K., Yamamoto, M., Itahashi, R., Sato, T. 2002. Insights into evolution of self-compatibility in *Lycopersicon* from a study of stilar factors. Plant Journal. 30: 143-152.
- Kowyama, Y., Kunz, C., Lewis, I., Newbigin, E., Clarke, A. E., Anderson, M. A. 1994. Self-compatibility in a *Lycopersicon peruvianum* variant (LA2157) is associated with lack of style S-RNase activity. Theor. Appl. Genet. 88: 859-864.
- Kowyama, Y., Tsuchiya, T., Kakeda, K. 2000. Sporophytic self-incompatibility in *Ipomea trifida*, a close relative of sweet potato. Ann. Bot. 85: 191-196.
- Li, X., Nield, J., Hayman, D. and Langridge, P. 1994. Cloning a putative self-incompatibility gene from the pollen of the grass *Phalaris coerulea*. Plant Cell. 6: 1923-1932.
- Lundqvist, A. 1964. The nature of the two loci incompatibility system in grasses. IV. Interaction between the loci in relation to self-compatibility in *Festuca pratensis* Huds. Hereditas. 52: 221-234.
- Mable, B. K. 2004. Polyploidy and self-compatibility: is there an association? New Phytol. 162: 803-811.
- Martin, F. W. 1968. The behaviour of *Lycopersicon* incompatibility alleles in an alien genetic milieu. Genetics. 60: 101-109.
- Matton, D. P., Nass, N., Clarke, A. E., Newbigin, E. 1994. Self-incompatibility: How plants avoid illegitimate offspring. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 91: 1992-1997.

- Mau, S. L., Ralf, J. and Clarke, A. E. 1982. Isolation and partial characterization components of *Prunus avium* L. styles, including an antigenic glycoprotein associated with a self-incompatibility genotype. *Planta*. 156:505-516.
- Mayo, O. and Leach, C. R. 1987. Stability of self-incompatibility systems. *Theor. Appl. Genetic*. 74:789-792.
- Menzel, M. Y. 1951. The cytotaxonomy and genetics of *Physalis*. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 95: 132-183.
- Nasrallah, J. B., Kao, Th., Chen, C. H., Goldberg, M. L. and Nasrallah, M. E. 1987. Amino-acid sequence of glycoproteins encoded by three alleles of the S locus of *Brassica oleracea*. *Nature*. 326: 617-619.
- Newbigin E., M. A. Anderson and A. E. Clarke. 1993. Gametophytic self-incompatibility systems. *Plant Cell*. 5: 1315-1324.
- Newbigin E., M. A. Anderson and A. E. Clarke. 1994. Gametophytic Self-incompatibility in *Nicotiana glauca*. In: Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants. Advances in cellular and molecular biology of plants. Vol. 2. Kluwer Academic Publishers. Pp. 5-18.
- Older, J. and J. G. Th. Hermesen. 1976. Genetics of self-compatibility in dihaploids of *Solanum tuberosum* L. I. Breeding behaviour of two self-compatible dihaploids. *Euphytica*. 25: 597-607.
- Onus, A. N., Pickersgill, B. 2004. Unilateral incompatibility in *Capsicum* (*Solanaceae*): occurrence and taxonomic distribution. *Ann. Bot.* 94: 289-295.
- Pandey, K. K. 1957. Genetics of self-incompatibility in *Physalis ixocarpa* Brot.- A new system. *American Journal of Botany*. 44: 879-887.
- Pandey, K. K. 1960. Self-incompatibility system in two Mexican species of *Solanum*. *Nature. Lond.*, 185, 483.

- Peña L., A. 1998. Parámetros genéticos, Respuesta a la selección y heterosis en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Tesis de Doctorado en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillos, México, México.
- Peña L., A. y F. Márquez S. 1990. Mejoramiento genético del tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Revista Chapingo. Vol. 71-72: 84-85.
- Quiros, C. F. 1977. Genetics and breeding of husk tomatoes, *Physalis ixocarpa* Brot. Hortscience. 12(4): 391.
- Richard, R. A. and Thurling, N. 1973. The genetics of self-incompatibility in *Brassica campestris* L. ssp. Oleifera Metzg. I. Characteristics of S-locus control of self-incompatibility. Genetics. 44: 428-438.
- Richards, A. J. 1986. Plant breeding systems. Allen and Unwin, London.
- Rick, C. M. 1982. Genetic relationships between self-incompatibility and floral traits in the tomato species. Biol. Zbl. 101: 185-198.
- Rick, C. M. and Chetelat, E. T. 1991. The break down of self-incompatibility in *Lycopersicon hirsutum*. In: Hawkes, J. G., Lester, R. N., Nee, M, Estrada, N. (eds). *Solanaceae* III: taxonomy, chemistry, evolution. Royal Botanic Gardens Kew and Linnean Society of London. pp 253-256.
- Sassa, H., Hirano, H. and Ikehashi, H. 1992. Self-incompatibility-related RNases in style of Japanese pear (*Pyrus serotina* Rehd.). Plant Cell. Physiol. 33: 811-814.
- Schopfer, C. R., Nasrallah, M. E., Nasrallah, J. B. 1999. The male determinant of self-incompatibility in *Brassica*. Science. 286: 1697-1700.
- Soost, R. K. 1969. The incompatibility gene system in citrus. In: H.D. Chapman (ed.), Proc. of the First Intl. Citrus Symp. 1, pp. 189.190. University of California, Riverside, CA.

- Stone, J. L. 2002. Molecular mechanisms underlying the breakdown of gametophytic self-incompatibility. *Quart. Rev. Biol.* 77(1): 17-32.
- Takasaki, T., Hatakeyama, K., Suzuki, G., Watanabe, M., Isogai, A., Hinata, K. 2000. The S receptor kinase determines self-incompatibility in *Brassica stigma*. *Nature*. 403: 913-916.
- Takayama, S., Shiba, H., Iwano, M., Shimosato, H., Che, F-S., Kai, N., Watanabe, M., Suzuki, G., Hinata, K., Isogai, A. 2000. The pollen determinant of self-incompatibility in *Brassica campestris*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 97: 1920-1925.
- Thompson, K. F. 1972. Competitive interaction between two-alleles in a sporophytically control incompatibility system. *Heredity*. 28: 1-8.
- Thompson, K. F. and Taylor, J. P. 1966. The breakdown of self-incompatibility in cultivars of *Brassica oleracea*. *Heredity*. 21: 637-648.
- Thompson, K. F. and Taylor, J. P. 1971. Self-compatibility in kale. *Heredity*. 27: 459-471.
- Thompson, R. D., Uhrig, H., Hermesen, J. G. Th., Salamini, F., Kaufmann, H. 1991. Investigation of a self-compatible mutation in *Solanum tuberosum* clones inhibiting S-allele activity in pollen differentially. *Mol. Gen. Genet.* 226: 283-288.
- Tsukamoto, T., Ando, T., Kokubun, H., Watanabe, H., Masada, M., Zhu, X., Marchesi, E., Kao, T. 1999. Breakdown of self-incompatibility in a natural population of *Petunia axillaris* (*Solanaceae*) in Uruguay containing both self-incompatible and self-compatible plants. *Sex Plant Reprod.* 12: 6-13.
- Walker, E. A., Ride, J. P., Kurup, S., Franklin-Tong, V. E., Lawrence, M. J., Franklin, F. C. H. 1996. Molecular analysis of two functional homologues of the S3 allele

- of the *Papaver rhoeas* self-incompatibility gene isolated from different populations. *Plant Molecular Biology*. 30: 983-994.
- Wheeler, M. J., Allan, A. C., Jordan, N. D., Rudd, J. J., Franklin-Tong, V. E., Franklin, F. C. H. 1999. The intracellular events triggered by the self-incompatibility response in *Papaver rhoeas*. *Protoplasma*. 208: 99-106.
- Whitehouse, H. L. K. 1950. Multiple-allemorph incompatibility of pollen and style in evolution of the angiosperm. *Ann. Bot. New Series* 14: 198-216.
- Williams, W. 1965. *Genetical principles and plant breeding*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, England. 527 pp.
- Wünsch, A., Hormaza, J. I. 2004. Genetic and molecular analysis in Cristobalina sweet cherry, a spontaneous self-compatible mutant. *Sex Plant Reprod.* 17: 203-210.
- Zuberi, M. I, Zuberi, S. and Lewis, D. 1981. The genetics of incompatibility in *Brassica*. I. Inheritance of self-compatibility in *Brassica campestris* L. var. Toria. *Heredity*. 46:175-190.

V. CONSTRUCCIÓN DE UN MODELO MATEMÁTICO PARA DETERMINAR LA TASA DE RECUPERACIÓN ESPERADA DEL GENOMA DEL PROGENITOR RECURRENTE (TREGPR) EN n RETROCRUZAS ($n = 1, 2, 3, \dots$) Y m CROMOSOMAS ($m = 1, 2, 3, \dots$).

5.1 RESUMEN

El presente trabajo se llevó a cabo con el propósito de encontrar un modelo teórico que permita estimar la tasa de recuperación del genoma del progenitor recurrente (TREGPR) en un sistema de retrocruza recurrente, considerando el número de cromosomas de las especies que utilicen el sistema de retrocruza como método de mejoramiento genético. El modelo matemático encontrado está dado por la expresión: $TREGPR = [(2^n - 1)/2^n]^{m/2}$ donde n y m se refieren al número de generaciones de retrocruza y al número de cromosomas, respectivamente. El modelo muestra que la TREGPR es mucho más lenta durante las primeras generaciones de retrocruza y en especies con un número cromosómico alto. Esto significa que el número de generaciones de retrocruza requerido para obtener un valor alto en la TREGPR es mayor en especies con un mayor número de cromosomas. Sin embargo, estas diferencias tienden a desaparecer después de 9 o 10 generaciones de retrocruza recurrente, sin importar tanto el número de cromosomas de las especies. Además, se hace un breve análisis de algunas posibles implicaciones del modelo sobre el mejoramiento genético de las especies.

Palabras clave: Retrocruza, número de cromosomas, tasa de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente.

5.2 ABSTRACT

This study was carried out in order to derive a theoretical model to estimate the recurrent parent genome expected recovery rate (RPGERR) in a backcross system by considering the chromosome number of the species undergoing the backcross technique as a breeding method. The model is given by the following expression: $RPGERR = [(2^n - 1)/2^n]^{m/2}$ where n and m represent the number of recurrent backcross generations and the chromosome number, respectively. The model allowed us to discover that in the early backcross generations the larger the chromosome number of the species is, the slower RPGERR is. This means that those species with a higher number of chromosomes will require more backcross generations to reach a given RPGERR. Nevertheless, these differences in the RPGERR almost disappear after 9 or 10 backcross generations disregarding the chromosome number of the species. In addition some aspects about implications of the model in plant breeding are analyzed.

Key words: Backcross, chromosome number, recurrent parent genome expected recovery rate.

5.3 INTRODUCCIÓN

Para estimar la tasa de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente (TREGPR) en un sistema de retrocruzamiento recurrente se considera generalmente que los genes siguen una distribución continua cuando pasan de los progenitores a sus gametos y luego al cigoto. Sin embargo, esto no ocurre así ya que los genes se encuentran localizados en grupos de ligamiento que son los cromosomas, que pueden ser considerados como unidades discretas y por lo tanto los genes no son transmitidos en

forma continua a los gametos; es decir, los genes no pasan uno por uno a los gametos y luego al cigoto, sino más bien en bloques o grupos que son los cromosomas.

Al parecer, a medida que se aumenta el número de cromosomas, la tasa de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente (TREGPR) se hace más lenta y lo es más a medida que se aumentan las generaciones de retrocruza en especies con mayor número cromosómico que las de menor número.

Puesto que no se dispone de un instrumento que permita hacer una medición de dicha tasa, el presente trabajo tuvo como objetivo generar un modelo matemático que determine la tasa de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente, independientemente del número cromosómico y de la generación de retrocruza recurrente de que se trate. La investigación se basa en la hipótesis de que en un sistema de retrocruza recurrente, la TREGPR depende tanto del número de generaciones de retrocruza como del número cromosómico de la especie.

5.4 REVISIÓN DE LITERATURA

5.4.1 La retrocruza recurrente

El método de retrocruza es un caso especial del método de selección de pedigrí. Se hace una serie de cruza planeadas para incorporar un gen particular de un genotipo denominado progenitor donante a otro genotipo que no lo tiene pero que posee otras características deseables, llamado progenitor recurrente. El objetivo del fitomejorador es recuperar el genoma del progenitor recurrente mediante retrocruzas sucesivas e incorporar la característica deseada del donante (Hallauer y Miranda, 1981). La descripción y análisis del método de la retrocruza retrocruza pueden verse con mayor detalle en Hayes *et al.* (1955) y en Allard (1960).

5.4.2 Endogamia generada en la retrocruza

El coeficiente de endogamia o de consaguinidad de un individuo X ($F_X = F_n$) se define como la probabilidad de que el par de alelos portados por los gametos que lo produjeron sean idénticos por descendencia. Por otra parte, el coeficiente de parentesco o de coancestría de dos individuos A y D (Θ_{AD}) se define como la probabilidad de que dos gametos tomados al azar, uno de cada individuo, lleven alelos que sean idénticos por descendencia. Por lo anterior, el coeficiente de parentesco entre dos individuos cualesquiera es igual al coeficiente de endogamia de sus hijos si dichos individuos se aparearan (Falconer y Mackay, 1996). En un sistema de retrocruza recurrente estos coeficientes pueden derivarse siguiendo el esquema de la figura 5.1.

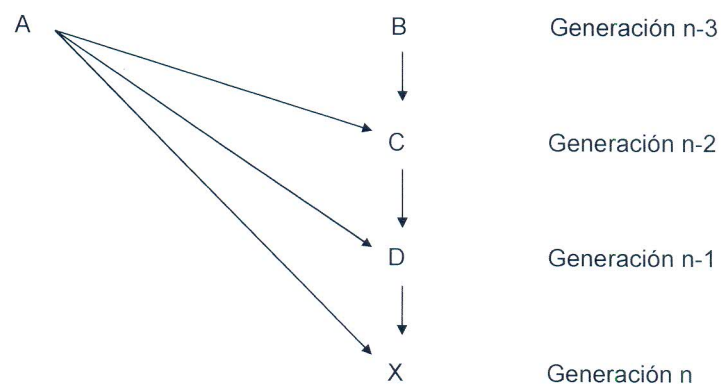


Figura 5.1 Cruza regresiva hacia A

La endogamia generada en un sistema de retrocruzas recurrente puede derivarse de las siguientes expresiones (para mayores detalles véase Molina, 1992; Falconer y Mackay, 1996):

$$F_X = F_n = \Theta_{AD} = \Theta_{A(A, C)} = 1/2 [\Theta_{AA} + \Theta_{AC}]$$

$$F_n = 1/2 [1/2 (1 + F_A) + F_D]$$

$$F_n = 1/4 [1 + F_A + 2F_{n-1}] \quad \dots\dots\dots(5.1)$$

Si la endogamia de A es $F_A = 0$, entonces la expresión anterior se transforma en:

$$F_n = 1/4 [1 + 2F_{n-1}] \dots\dots\dots(5.2)$$

Si A es un individuo cuyo coeficiente de endogamia es 1, $F_A = 1$, la endogamia de la progenie resultante en la generación n de retrocruza (F_n) se expresa en la forma siguiente:

$$F_n = 1/2 [1 + F_{n-1}] \dots\dots\dots(5.3)$$

La expresión anterior es equivalente a la expresión derivada para la endogamia obtenida en un sistema de autofecundación recurrente (Molina, 1992; Falconer y Mackay, 1996). Por lo tanto, la fórmula 5.3 se puede expresar también como:

$$F_n = 1 - (1/2)^n = 1 - 1/2^n, \text{ o bien como:}$$

$$F_n = (2^n - 1)/2^n \dots\dots\dots(5.4)$$

La ecuación 5.4 es común en los libros de texto para calcular el porcentaje de homocigosis generada en la generación n de autofecundación o retrocruza. También expresa, para un locus dado, la proporción de individuos con genotipo homocigótico igual al del progenitor recurrente en la progenie de la n-ésima retrocruza.

5.4.3 Tasa de recuperación del genoma del progenitor recurrente

El uso principal de las retrocruzas repetidas es transferir un gen particular de una estirpe al contenido genético de otra. Se tiene entonces el problema referente a la longitud del cromosoma extraño que será transferido junto con el gen deseado (Falconer, 1960). Un gen dominante puede transferirse por t retrocruzas sucesivas del heterocigoto a la estirpe en la cual se desea introducir: De acuerdo con Crow y Kimura (1970) se puede mostrar que en este caso la longitud media del cromosoma introducido con el gen después de t retrocruzas sucesivas es casi $100/t$ cM a cada lado del gen o $200/t$ cM en forma conjunta (1 centimorgan, cM, es la distancia de mapa

correspondiente a una frecuencia de recombinación del 1 %). Por otra parte, un gen recesivo se transfiere alternando retrocruzas e intercruzas de las cuales se extrae el homocigoto. La longitud media del cromosoma extraño en este caso es cerca de $200/t$ cM a cada lado o 400 cM en conjunto, después de t ciclos de retrocruza (Bartlett y Haldane, 1935). De la longitud de cromosoma ligado transferido y la longitud total de mapa del organismo se puede llegar a la proporción esperada del total del genoma que aún es heterogéneo. Por ejemplo, supóngase que un gen dominante se transfiere a una estirpe consanguínea de ratones por cinco retrocruzas. El gen llevaría con él una longitud del cromosoma ligado de $200/5 = 40$ cM. Tomando la longitud total de mapa de ratón como 2000 cM, este segmento heterogéneo representaría el 2 % del genoma total (Falconer, 1960).

Por otra parte, Williams (1965) menciona que ante la ausencia de selección, y prescindiendo de los efectos del ligamiento, el promedio de la composición genética de las sucesivas progenies retrocruzadas llegará a ser progresivamente idéntica a la composición genética del progenitor recurrente siguiendo la serie $3/4$, $7/8$, $15/16$, $31/32$, $63/64$, etc. Esto significa que la tasa de recuperación del genoma del progenitor recurrente en retrocruzas sucesivas será equivalente a la tasa de endogamia descrita en la ecuación 5.4.

5.4.4 Ligamiento y recombinación

El ligamiento genético se define como la asociación de genes localizados en el mismo cromosoma. Para estos genes, las tasas de segregación genotípicas y fenotípicas se apartan de las tasas de segregación independiente postuladas por Mendel. Los tipos parentales (no recombinantes) son más frecuentes cuando la frecuencia de

recombinación es baja. Durante la meiosis, las cromátidas homólogas pasan por un proceso de ruptura y reunión; en la primera división celular se pueden observar estructuras en forma de cruz, entre cromátidas no hermanas, llamadas quiasmas que constituyen la evidencia citológica del entrecruzamiento (crossing over) entre cromátidas no hermanas. Como resultado del entrecruzamiento se da la recombinación genética y ésta da origen a la aparición de combinaciones cromosómicas no parentales (recombinantes) en dos de los productos meióticos celulares (Liu, 1998; Jain, 1999).

Se cree que la recombinación genética entre diferentes loci ocurre generalmente en forma aleatoria, y su frecuencia de recombinación depende en forma significativa de sus distancias físicas. Sin embargo, hay evidencias de que la recombinación está regulada por algunos genes que la controlan en algunos segmentos específicos de un cromosoma o de un cromosoma completo o de todo el genoma (Allard, 1963; Chinnici, 1971; Kidwell, 1972; Cederberg, 1985; Charlesworth and Charlesworth, 1985; Sall, 1991; Hastings, 1992).

5.4.5 Fracción de recombinación

La recombinación genética se mide mediante la fracción de recombinación, que expresa la proporción de gametos recombinantes (n_r) del total de gametos producidos (n). Para cromosomas homólogos se espera que mientras más grande sea la distancia física entre dos loci, mayor será la probabilidad de recombinación. Para dos loci (A y B) situados en el mismo cromosoma y segregantes para dos alelos por locus (A y a para el locus A, y B y b para el locus B) se espera la producción de 4 tipos de gametos: AB, Ab, aB y ab. Si los tipos parentales son AB y ab, entonces los tipos recombinantes serán Ab y aB. Por lo tanto, la fracción de recombinación entre estos dos loci será:

$$r = n_r/n$$

En la práctica, lo que se observa generalmente no son las frecuencias gaméticas sino las frecuencias fenotípicas (Liu, 1998). Sin embargo, en algunos experimentos realizados se ha observado que a pesar de existir variación en las frecuencias de recombinación, esta última sigue siendo relativamente baja (Jain, 1999).

5.4.6 Arrastre genético o de ligamiento (genetic or linkage drag)

La retrocruza es un método de mejoramiento muy importante para transferir germoplasma extraño a una variedad cultivada a partir de otra variedad menos adaptada o de alguna especie emparentada. Cuando el objetivo es transferir un gen específico del progenitor no recurrente hacia el contenido genético del progenitor recurrente, la tasa de recuperación del genoma del progenitor recurrente puede ser, en forma inesperada, muy lenta (Stam y Zeven, 1981).

El material genético residual extraño proveniente del progenitor donante, que de segregarse independientemente del gen seleccionado debería disminuir en una proporción de 1/2 en cada generación de retrocruza. Sin embargo, el segmento de cromosoma que contiene el gen deseado se reduce en una proporción mucho más lenta (Brown *et al.*, 1989). Además, dicho segmento de cromosoma del progenitor donante que rodea el gen que se desea transferir será muy probablemente retenido debido a efecto de ligamiento (Zeven *et al.*, 1983). La retención de este segmento de cromosoma, y de los genes que contiene, debida a ligamiento se denomina arrastre genético o de ligamiento (Brinkman y Frey, 1977). Este fenómeno puede ser un problema al intentar establecer únicamente el gen seleccionado en el genoma del progenitor recurrente mediante retrocruzas sucesivas. Las líneas obtenidas bajo este esquema de mejoramiento fueron inicialmente denominadas líneas isogénicas, pero al darse cuenta de la existencia del fenómeno de arrastre genético o de ligamiento tales líneas fueron llamadas congénicas,

coisogénicas o cercanamente isogénicas (Near Isogenic Lines, NIL; Stam y Zeven, 1981).

Por otra parte, la teoría de efectos de longitudes segmentales de los cromosomas y el genoma residual del progenitor donante en un sistema de retrocruzas es ampliamente conocida (Bartlett and Haldane, 1935; Stam and Zeven, 1981). Para probar esta teoría en plantas se requiere un buen mapa genético marcado con muchos loci que sean probablemente polimórficos en un programa de mejoramiento genético (Brown *et al.*, 1989).

5.5 MATERIALES Y METODOS

Para derivar el modelo matemático se partió de lo siguiente: Sean los cromosomas (genoma) representados por letras y sean las letras mayúsculas asignadas al genoma del progenitor recurrente (AABBCCDDEE.....) y las letras minúsculas asignadas al genoma del progenitor donante o no recurrente (aabbccddee.....). El modelo se determina mediante la obtención de las frecuencias cromosómicas resultantes para cada generación de retrocruza recurrente considerando los diferentes números cromosómicos de las especies que utilicen el método de retrocruza recurrente como método de mejoramiento genético. Esto es con base en la distribución y segregación aleatoria de los cromosomas durante la metafase I y anafase I de la meiosis.

5.6 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Caso de 1 par de cromosomas (AA = progenitor recurrente)

Sea AA el número cromosómico del progenitor recurrente y aa el del progenitor donante, P1 la generación de los progenitores, F1 la primera generación de la progenie de la cruce de los progenitores, RCi las generaciones de retrocruza ($i = 1, 2, 3, \dots, n$) y

TREGPR la tasa de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente, entonces:

$$P1 \quad AA \times aa$$

$$F1 \quad Aa$$

$$RC1 = 1/2 AA + 1/2 Aa$$

$$\underline{\text{TREGPR (RC1)} = 1/2}$$

$$RC2 = 3/4 AA + 1/4 Aa$$

$$\underline{\text{TREGPR (RC2)} = 3/4}$$

$$RC3 = 7/8 AA + 1/8 Aa$$

$$\underline{\text{TREGPR (RC3)} = 7/8}$$

Caso de 2 pares de cromosomas (AABB = progenitor recurrente)

$$P1 \quad AABB \times aabb$$

$$F1 \quad AaBb$$

$$RC1 = 1/4 AABB + 1/4 AABb + 1/4 AaBB + 1/4 AaBb$$

$$\underline{\text{TREGPR (RC1)} = 1/4}$$

$$RC2 = 1/4 AABB + 1/4 (1/2) AABb + 1/4 (1/2) AABb + 1/4 (1/2) AaBB + 1/4 (1/2)$$

$$AaBB + 1/4 (1/4) AABb + 1/4 (1/4) AABb + 1/4 (1/4) AaBB + 1/4 (1/4) AaBb$$

$$RC2 = 9/16 AABB + 3/16 AABb + 3/16 AaBB + 1/16 AaBb$$

$$\underline{\text{TREGPR (RC2)} = 9/16}$$

$$RC3 = 9/16 AABB + 3/16(1/2) AABb + 3/16(1/2) AABb + 3/16(1/2) AaBB$$

$$+ 3/16(1/2) AaBB + 1/16(1/4) AABb + 1/16(1/4) AABb + 1/16(1/4) AaBB$$

$$+ 1/16(1/4) AaBb$$

$$RC3 = (9/16 + 3/32 + 3/32 + 1/64) AABB + (3/32 + 1/64) AABb + (3/32 + 1/64)$$

$$AaBB + 1/64 AaBb$$

$$RC3 = 49/64 AABb + 7/64 AABb + 7/64 AaBB + 1/64 AaBb$$

$$\underline{\text{TREGPR (RC3)} = 49/64}$$

Caso de 3 pares de cromosomas (AABBCC = progenitor recurrente)

$$P1 \quad AABBCC \times aabbcc$$

$$F1 \quad AaBbCc$$

$$RC1 = 1/8 AABBCC + 1/8 AABBCc + 1/8 AABbCC + 1/8 AABbCc \\ + 1/8 AaBBCC + 1/8 AaBBCc + 1/8 AaBbCC + 1/8 AaBbCc$$

$$\underline{\text{TREGPR (RC1)} = 1/8}$$

$$RC2 = 1/8 AABBCC + 1/8(1/2) AABBCc + 1/8(1/2) AABbCC + 1/8(1/2) \\ AABbCc + 1/8(1/2) AABBCc + 1/8(1/4) AABbCC + 1/8(1/4) AABbCc \\ + 1/8(1/4) AABbCC + 1/8(1/4) AABbCc + 1/8(1/2) AABBCc + 1/8(1/2) \\ AaBBCC + 1/8(1/4) AABBCc + 1/8(1/4) AABBCc + 1/8(1/4) AaBBCC \\ + 1/8(1/4) AaBBCc + 1/8(1/4) AABBCc + 1/8(1/4) AABbCC + 1/8(1/4) \\ AaBBCC + 1/8(1/4) AaBbCC + 1/8(1/8) AABBCc + 1/8(1/8) AABBCc \\ + 1/8(1/8) AABbCC + 1/8(1/8) AABbCc + 1/8(1/8) AaBBCC + 1/8(1/8) \\ AaBBCc + 1/8(1/8) AaBbCC + 1/8(1/8) AaBbCc$$

$$RC2 = (1/8 + 3/16 + 3/32 + 1/64) AABBCc + (1/16 + 2/32 + 1/64) AABBCc \\ + (1/16 + 2/32 + 1/64) AABbCC + (1/32 + 1/64) AABbCc + (1/16 + 2/32 + \\ 1/64) AaBBCC + (1/32 + 1/64) AaBBCc + (1/32 + 1/64) AaBbCC + 1/64 \\ AaBbCc$$

$$RC2 = 27/64 AABBCc + 9/64 AABBCc + 9/64 AABbCC + 3/64 AABbCc \\ + 9/64 AaBBCC + 3/64 AaBBCc + 3/64 AaBbCC + 1/64 AaBbCc$$

$$\underline{\text{TREGPR (RC2)} = 27/64}$$

$$RC3 = [27/64 + 9/64(1/2) + 9/64(1/2) + 3/64(1/4) + 9/64(1/2) + 3/64(1/4) + 3/64(1/4) + 1/64(1/8)] AAB BCC + \dots$$

$$RC3 = (216/512 + 108/512 + 18/512 + 1/512) AAB BCC + \dots$$

$$RC3 = 343/512 AAB BCC + \dots$$

$$\underline{\underline{TREGPR (RC3) = 343/512}}$$

El modelo general para determinar la tasa de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente puede obtenerse a partir de la información que se presenta en el Cuadro 5.1

Cuadro 5.1 Derivación del modelo para estimar la tasa de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente (TREGPR) según el número de cromosomas (m) y diferentes generaciones de retrocruza (n).

Generación	Número de cromosomas (2X = m)								
	2	4	6	8	10	12	14	16	m
1	1/2	1/4	1/8	1/16	1/32	1/64	1/128	1/256	$(1/2)^{m/2}$
2	1/4	27/64	81/256	.	.	.	.	.	$(3/4)^{m/2}$
3	7/8	49/64	343/512	.	.	.	.	.	$(7/8)^{m/2}$
4	15/16	.	.	.	.	.	.	.	$(15/16)^{m/2}$
.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
n	$(2^n - 1)/2^n$	.	.	.	.	.	.	.	$[(2^n - 1)/2^n]^{m/2}$

Con la generalización para n generaciones de retrocruza y m cromosomas, la fórmula general para determinar la tasa de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente (TREGPR) está dada por la siguiente expresión:

$$\mathbf{TREGPR = [(2^n - 1)/2^n]^{m/2}}$$

La anterior expresión indica que prescindiendo de los efectos de selección, entrecruzamiento (crossing over) y arrastre genético o de ligamiento (genetic or linkage drag) se pueden obtener los diferentes valores de la TREGPR en función del número

cromosómico de las especies a través de diferentes generaciones de retrocruza según el Cuadro 5.2.

La expresión $(2^n - 1)/2^n$ corresponde a la TREGPR para el caso de un solo par de cromosomas. Sin embargo, esta expresión también corresponde a la tasa de endogamia que se genera en un sistema de retrocruza recurrente considerando al progenitor recurrente con una endogamia de 1; es decir, una línea homocigótica. También expresa, para un locus dado, el porcentaje de individuos homocigóticos en la n-ésima generación de retrocruza (Molina, 1992).

Cuadro 5.2 Tasa de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente (TREGPR)* estimada en función del número de cromosomas (m) y n generaciones de retrocruza.

Generación	Número de cromosomas (2X = m)									
	2	4	6	8	10	12	14	16	24	40
1	50.00	25.00	12.50	06.25	03.13	01.56	00.78	00.39	00.0002	00.0000
2	75.00	56.25	42.19	31.64	23.73	17.80	13.35	10.01	03.1676	00.3171
3	87.50	76.56	69.99	58.62	51.29	44.88	39.27	34.36	20.1417	06.9209
4	93.75	87.89	82.40	77.25	72.42	67.89	63.65	59.67	46.0952	27.5059
5	96.88	93.85	90.91	88.07	85.32	82.66	80.07	77.57	68.3189	52.9949
6	98.44	96.90	95.39	93.89	92.43	90.98	89.56	88.16	82.7803	72.9813
7	99.22	98.44	97.67	96.91	96.15	95.40	94.66	93.92	91.0175	85.4821
8	99.61	99.22	98.83	98.45	98.06	97.68	97.30	96.92	95.4119	92.4707
9	99.80	99.61	99.42	99.22	99.03	98.83	98.64	98.45	97.6813	96.1654
10	99.90	99.80	99.71	99.61	99.51	99.42	99.32	99.22	98.8344	98.0649

* = Tasa expresada en %.

Del Cuadro 5.2 se puede observar que durante las primeras generaciones de retrocruza recurrente, la TREGPR es mucho más lenta a medida que se incrementa el número de cromosomas de la especie que se desea mejorar mediante esta técnica de mejoramiento genético. Sin embargo, con 9 o 10 retrocruzas sucesivas las TREGPRs son prácticamente las mismas, sin importar tanto el número de cromosomas de la especie en cuestión. Esta observación difiere un poco de la aseveración hecha por Stam

y Zeven (1981), quienes sugieren que cuando los mejoradores utilicen la retrocruza como método de mejoramiento se deben realizar de 5 a 6 retrocruzas.

No obstante, y a pesar de que las frecuencias de recombinación genética son relativamente bajas (Jain, 1999), no se pueden ignorar los efectos de entrecruzamiento y arrastre genético o de ligamiento pues estos factores harán aún más lentas las TREGPRs, no sólo en el segmento cromosómico que flanquea al gen que se desea transferir del progenitor donante, sino que este arrastre genético o de ligamiento se espera que ocurra uniformemente a lo largo del genoma produciendo segmentos cromosómicos residuales del genoma del progenitor donante (arrastre genómico) por efectos del entrecruzamiento en todo el genoma. Este último hecho coincide con la teoría de longitudes segmentales y de genoma residual mencionada por Brown *et al.* (1989).

De esta forma, los fitomejoradores deben darse cuenta que, junto con el gen deseado, existen muchos otros genes que son introducidos en un programa de retrocruzamiento. Estos genes influyen en el producto final y pueden causar un rechazo inesperado de dicho producto final. Lo anterior podría significar que mediante la retrocruza recurrente es poco probable la obtención de líneas con el 100 % del genoma del progenitor recurrente, excepto en el gen de interés; es decir, que las líneas isogénicas son meramente teóricas por lo que el término de “líneas cercanamente isogénicas” es apropiado. Sin embargo, la pregunta que se debe de hacer es: ¿Que tanto es cercanamente isogénicas?

Por otra parte, según el cuadro 5.2 en especies con 12 cromosomas, como es el caso del haba (*Vicia faba*), se requieren 6 retrocruzas para alcanzar una TREGPR de más del 90 %, en tanto que en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) con 24 cromosomas se requieren 7 generaciones y en el caso del cacahuete (*Arachis hypogea*) con un

número cromosómico de 40, se requieren 8 generaciones de retrocruza para alcanzar una TREGPR similar a la del haba y tomate de cáscara.

Lo anterior indica, en forma reiterada, que en especies con bajo número de cromosomas en su genoma, hablando propiamente de especies diploides o poliploides que se comporten citogenéticamente como diploides (alopoliploides), las tasas de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente (TREGPRs) son mayores que las de especies que tienen un alto número de cromosomas; sin embargo, este efecto tiende a desaparecer después de 9 a 10 generaciones de retrocruza recurrente.

5.7 CONCLUSIONES

El modelo para estimar la tasa de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente (TREGPR) en una especie con m cromosomas y n generaciones de retrocruza es: $TREGPR = [(2^n - 1)/2^n]^{m/2}$

En las primeras generaciones de retrocruza la TREGPR es más lenta a medida que se aumenta el número de cromosomas.

Después de 9–10 generaciones de retrocruza las TREGPRs son prácticamente iguales para cualquier número m de cromosomas.

5.8 LITERATURA CITADA

- Allard, R. W. 1960. Principles of plant breeding. Willey, New York.
- Allard, R. W. 1963. Evidence for genetic restriction of recombination on the lima bean. Genetics. 48: 1389-1395.
- Bartlett, M. S. and J. B. S. Haldane. 1935. The theory of inbreeding with forced heterozygosis. J. Genet. 31: 327-340.

- Brinkman, M. A. and K. J. Frey. 1977. Yield component analysis of oat isolines that produces different grain yields. *Crop Sci.* 17: 165-168.
- Brown, A. H. D., G. J. Lawrence, M. Jenkin, J. Douglass and E. Gregory. 1989. Linkage drag in backcross breeding in barley. *The Journal of Heredity.* 80: 234-239.
- Cederberg, H. 1985. Recombination in other chromosomal regions than the interval subjected to selection, in lines of *Neurospora crassa* selected for high and for low recombination fraction. *Hereditas.* 103: 89-97.
- Charlesworth, B. and D. Charlesworth. 1985. Genetic variation in recombination in *Drosophila*. I. Response to selection and preliminary genetic analysis. *Heredity.* 54: 71-83.
- Chinnici, J. P. 1971. Modification of recombination fraction in *Drosophila*. I. Selection for increased and decreased crossing-over. *Genetics.* 69: 71-83.
- Crow, J. F. and M. Kimura. 1970. An introduction to population genetics theory. Harper and Row, Publishers. New York, Evanston and London.
- Falconer, D. S. 1960. Introduction to quantitative genetics. Ronald Press, New York.
- Falconer, D. S. and T. F. C. Mackay. 1996. Introduction to quantitative genetics. 4th. Ed. Longman Group Limited. England.
- Jain, H. K. 1999. Genetics: Principles, Concepts and Implications. Science Publishers, Inc., Enfield, NH, USA.
- Hallauer, A. R., and J. B. Miranda. 1981. Quantitative genetics in maize breeding. First ed.. Iowa State University Press. Ames, Iowa. 468 p.
- Hastings, P. J. 1992. Mechanism and control of recombination in fungi. *Mutation Research.* 284: 97-110.

- Hayes, H. K., F. R. Immer and D. C. Smith. 1955. Methods of plant breeding. McGraw-Hill. New York.
- Kidwell, M. G. 1972. Genetic change of recombination value in *Drosophila melanogaster*. I. Artificial selection for high and low recombination and some properties of recombination modifying genes. *Genetics*. 70: 419-432.
- Lui, B. H. 1998. Statistical genomics: linkage, mapping and QTL analysis. CRC Press. Boca Raton, New York.
- Molina G., J. D. 1992. Introducción a la genética de poblaciones y cuantitativa (algunas implicaciones en genotecnia). AGT Editor, S.A. México, D.F.
- Sall, T. 1991. Genetic control of recombination in barley II: recombination between de hordein loci in three different genotypes. *Hereditas*. 115: 13-16.
- Stam, P. and C. Zeven. 1981. The theoretical proportion of the donor genome in near-isogenic lines of self-fertilizers bred by backcrossing. *Euphytica*. 30: 227-238.
- Zeven, A. C., D. R. Knott and R. Johnson. 1983. Investigation of linkage drag in near isogenic lines of wheat by testing for seedling reaction to races of stem rust, leaf rust and yellow rust. *Euphytica*. 32: 319-327.

VI. DISCUSIÓN GENERAL

El estudio de evaluación de germoplasma permitió establecer que todas las razas de tomate de cáscara así como las colectas dentro de razas tuvieron una mejor respuesta, en cuanto al número total de frutos cosechados por planta y rendimiento en Chapingo, México, en relación a lo que se observó en Elora, Ontario, Canadá toda vez que en Chapingo fueron capaces de completar su ciclo de vida sin ningún problema, pues la estación de crecimiento en esta localidad no fue un factor crítico. Las razas Rendidora y Manzano fueron las mejores en cuanto a precocidad y rendimiento, destacándose la colecta 1 de Rendidora que corresponde a la variedad mejorada CHF1-Chapingo, con un rendimiento cercano a las 40 ton ha⁻¹ y cuya respuesta se debió a que esta variedad proviene de cinco ciclos de selección masal y un ciclo de selección de familias de medios hermanos para mayor rendimiento, lo que refleja su excelente comportamiento.

Por el contrario, en Elora, Ontario, Canadá la estación de crecimiento sí fue factor crítico dado que algunas razas como Salamanca y Milpero no pudieron completar su ciclo de vida, por ser más tardías. Sin embargo, se pudo observar que en esta localidad las variedades tendieron a ser, aunque no en forma significativa en algunos casos, más precoces y con un rendimiento similar al obtenido en Chapingo, principalmente las colectas 1 y 3 de Rendidora y la colecta 1 de Manzano. El comportamiento de estas colectas en forma combinada, entre localidades, permite suponer que el cultivo de tomate de cáscara puede ser una buena opción para ser introducido como un nuevo cultivo para la agricultura de Ontario, Canadá, máxime que según el análisis de correlación, el rendimiento está correlacionado en forma negativa y significativa con las fechas de floración y cosecha, lo que significa que con un buen método de mejoramiento se pueden llegar a derivar variedades precoces y de alto rendimiento mediante selección artificial. Este enfoque de mejoramiento reviste particular

importancia sobre todo para Ontario, Canadá pues la búsqueda y consecución de variedades mejoradas precoces y de alto rendimiento son prioritarias para aprovechar el corto período de su estación de crecimiento, reduciendo además sus costos de producción, lo que haría más atractivo el cultivo en esa región.

De lo anterior, la pregunta obligada es: ¿Cual será el beneficio para el México? Y la respuesta es que trabajando en el mejoramiento genético del tomate de cáscara para desarrollar variedades mejoradas precoces y de alto rendimiento se podría exportar semilla mejorada y tecnología de producción hacia los países donde el cultivo se ha expandido en los últimos 20 años como es el caso de Europa, Asia y ¿Por qué no? A los Estados Unidos y Canadá.

El estudio relacionado con la determinación de las fechas de floración y los momentos de dehiscencia de anteras y la receptividad del estigma arrojó resultados interesantes desde el punto de vista del mejoramiento genético, dado que los periodos de floración entre las razas, así como entre las colectas dentro de razas y entre todas las colectas, en general se traslapan, lo que hace factible el mejoramiento genético de la especie a través del intercrucamiento varietal mediante polinizaciones manuales. La determinación del momento o periodo de receptividad del estigma obliga al fitomejorador a tomar medidas para prevenir cruzamientos indeseables, por la polinización con polen extraño, procurando aislar con bolsas de glazine los botones florales, al menos dos o tres días antes de que la flor abra.

Aunque este estudio no tuvo como objetivo principal buscar una fuente genética de autocompatibilidad, sí se logró encontrar una planta autocompatible, hecho que se considera un logro muy importante toda vez que la especie es autoincompatible, y es la primera vez que se reporta la presencia de una fuente de genes de autocompatibilidad en el tomate de cáscara cultivado, por lo que se abre la posibilidad de mejorar el

cultivo utilizando técnicas de hibridación para desarrollar variedades híbridas. Sin embargo, para lograr lo anterior es necesario estudiar la herencia de la autocompatibilidad para poder manipular esta fuente genética en el mejoramiento por hibridación del tomate de cáscara.

El estudio sobre la herencia de la autocompatibilidad generó los siguientes aspectos más relevantes: a) la similitud en los resultados de las cruas D1 y R1 indican que la autocompatibilidad no se hereda vía citoplasma, es decir, la autocompatibilidad está controlada por un gen simple, localizado en los cromosomas, y no a dos genes como se menciona en reportes previos para autoincompatibilidad; b) el genotipo de la planta autocompatible original era heterocigótico ya que la progenie S_1 siempre fue segregante; c) el gen de autocompatibilidad no es de efecto recesivo de otra forma las progenies de las generaciones S_1 y S_2 hubieran sido completamente autocompatibles; d) se acepta que la autocompatibilidad esta determinada por una mutación del locus S que produjo un gen simple dominante, tal como se ha reportado en otras especies como por ejemplo jitomate y papa (Kowyama *et al.*, 1994; Hozaka y Hanneman, 1998); e) la autocompatibilidad es estrictamente heterocigótica como se reporta en papa.

De acuerdo con esto, es claro que la autocompatibilidad en el tomate de cáscara deriva de una mutación a partir de una población autoincompatible que es la condición general en las variedades de tomate de cáscara cultivadas: Sin embargo, la autocompatibilidad parece ser la condición primitiva en la especie ya que una variedad silvestre denominada tomate peludo es autocompatible pero ésta no produce progenie fértil cuando se intercrusan con las variedades cultivadas.

Las tasas de segregación obtenidas en las progenies de las generaciones S_1 y S_2 hacen concluir que no es posible obtener individuos autocompatibles homocigóticos para este carácter en particular, pero los mejoradores del tomate de cáscara podrían

mejorar el cultivo mediante el desarrollo de líneas altamente endogámicas, para producir híbridos, autofecundando en forma recurrente hasta obtener suficiente homocigosis en la mayoría de los loci, sin importar tanto que no se obtengan líneas puras para el carácter de autocompatibilidad.

Finalmente, se desarrolló un modelo matemático para calcular la tasa de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente (TREGPR) en un sistema de retrocruza recurrente en términos del número de generaciones (n) de retrocruza recurrente y del número de cromosomas (m). Este modelo matemático está dado por la siguiente expresión: $TREGPR = [(2^n - 1)/2^n]^{m/2}$. Al estimar los valores de las TREGPRs en diferentes generaciones de retrocruza y diferente número de cromosomas se encontró que durante las primeras generaciones de retrocruza recurrente, la TREGPR es mucho más lenta a medida que se incrementa el número de cromosomas de la especie que se desea mejorar mediante esta técnica de mejoramiento genético; sin embargo, después de 9 o 10 retrocruzas sucesivas las TREGPRs son prácticamente las mismas, sin importar tanto el número de cromosomas de la especie en cuestión. Esta observación difiere un poco de la aseveración hecha por otros investigadores quienes sugieren que cuando los mejoradores utilicen la retrocruza como método de mejoramiento se deben realizar de 5 a 6 retrocruzas.

No obstante, y a pesar de que las frecuencias de recombinación genética son relativamente bajas, no se pueden ignorar los efectos de entrecruzamiento y arrastre genético o de ligamiento pues estos factores harán aún más lentas las TREGPRs no sólo en el segmento cromosómico que flanquea al gen que se desea transferir del progenitor donante, sino que este arrastre genético o de ligamiento se espera que ocurra uniformemente a lo largo del genoma produciendo segmentos cromosómicos residuales del genoma del progenitor donante (arrastre genómico) por efecto del entrecruzamiento

en todo el genoma. Situación que va acorde con la teoría de longitudes segmentales y de genoma residual propuesta por otros autores (Brown *et al.*, 1989).

De esta forma, los fitomejoradores deben darse cuenta que, junto con el gen deseado, existen muchos otros genes que son introducidos en un programa de retrocruzamiento. Estos genes influyen en el producto final y pueden causar una no aceptación inesperada de dicho producto final. Lo anterior podría significar que mediante la retrocruza recurrente es poco probable la obtención de líneas con el 100 % del genoma del progenitor recurrente, excepto en el gen de interés, es decir que las líneas isogénicas son meramente teóricas por lo que el término de líneas cercanamente isogénicas es apropiado. Sin embargo, la pregunta que se debe de hacer es: ¿Que tanto es cercanamente isogénicas?

Por otra parte, de acuerdo con el modelo puede verse que en especies con 12 cromosomas, tal es el caso del haba (*Vicia faba*), se requieren de 6 generaciones de retrocruza para alcanzar una TREGPR de más del 90 %, en tanto que en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) con 24 cromosomas se requieren 7 generaciones y en el caso del cacahuete (*Arachis hypogea*) con un número cromosómico de 40, se requieren de 8 generaciones de retrocruza para alcanzar una TREGPR similar a la del haba y tomate de cáscara.

Lo anterior indica, en forma reiterada, que en especies con bajo número de cromosomas en su genoma, hablando propiamente de especies diploides o poliploides que se comporten citogenéticamente como diploides (alopoliploides), las tasas de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente (TREGPR) son mayores en especies con un bajo número de cromosomas que en especies con un alto número de cromosomas; sin embargo, este efecto tiende a desaparecer después de 9 a 10 generaciones de retrocruza recurrente.

VII. CONCLUSIONES GENERALES

Con base en la discusión general podemos enunciar las siguientes conclusiones: 1) las colectas 1 (Rendidora, CHF1-Chapingo) y 3 (Rendidora, PRONASE) de la raza Rendidora y la colecta 1 (Manzano NF 20 120) de la raza Manzano fueron las más precoces y las de mayor rendimiento tanto en Elora, Ontario, Canadá como en Chapingo, México; 2) las colectas de tomate de cáscara se comportaron como más precoces en Elora, Ontario, Canadá en relación a Chapingo, México; 3) el rendimiento en ambas localidades fue estadísticamente el mismo, lo que implica que Elora es una buena localidad para cultivar el tomate de cáscara como un cultivo nuevo para la agricultura de Ontario, Canadá; 4) la floración de las colectas de tomate de cáscara ocurre entre los 35 a 45 días después de la siembra; 5) la dehiscencia de las anteras ocurre desde el primer día en que la flor abre hasta los tres días después de la apertura de la misma; 6) la receptividad del estigma ocurre desde los dos días anteriores a la apertura de la flor hasta el tercer día después de que la flor abre; 7) los periodos de floración, dehiscencia de anteras y receptividad del estigma de las colectas de tomate de cáscara se traslapan, por lo que el entrecruzamiento entre estos materiales mediante polinizaciones manuales es factible; 8) se descubrió una fuente genética de autocompatibilidad en el cultivo de tomate de cáscara; 9) la autocompatibilidad en el tomate de cáscara no se hereda vía citoplasma; 10) este carácter está determinado por un gen simple dominante y es estrictamente heterocigótico; 11) el alelo de autocompatibilidad (Sc), en el lado del polen, no es funcional al autopolinizar estigmas ScSi; 12) el carácter pubescencia del tallo del tomate de cáscara está determinado por un gen simple (pub+) con efectos de dominancia intermedia; 13) el modelo matemático para estimar la tasa de recuperación esperada del genoma del progenitor recurrente está dado por la expresión: $TREGPR = [(2^n - 1)/2^n]^{m/2}$ donde n y m corresponden al número

de generaciones de retrocruza y el número de cromosomas, respectivamente; 14) durante las primeras generaciones de retrocruza recurrente, la TREGPR es mucho más lenta a medida que se incrementa el número de cromosomas de la especie que se desea mejorar mediante esta técnica de mejoramiento genético; sin embargo, este efecto tiende a desaparecer después de 9 a 10 generaciones de retrocruza recurrente.

VIII. APÉNDICE

Cuadro 1A. Codificación e identificación de tratamientos del germoplasma de tomate de cáscara evaluado en la presente investigación.

Tratamiento	Raza	Colecta	Clave	Identificación
1	1	1	T01L1A1	Rendidora, CHF1- Chapingo
2	1	2	T02L1A2	Rendidora, Esmeralda
3	1	3	T03L1A3	Rendidora, PRONASE
4	2	1	T04L2A1	Salamanca Grande
5	2	2	T05L2A2	Salamanca Rayado 114 Gto, 05
6	2	3	T06L2A3	Salamanca Verde 3000
7	3	1	T07L3A1	Tamazula Aranda 20068
8	3	2	T08L3A2	Tamazula 20088
9	3	3	T09L3A3	Tamazula 20117
10	4	1	T10L4A1	Tomatillo verde 20121
11	4	2	T11L4A2	Tomatillo bajo
12	4	3	T12L4A3	Tomatillo alto
13	5	1	T13L5A1	Manzano NF20120

Cuadro 2A. Medias de cinco caracteres de tres razas de tomate de cáscara. Crop Science. University of Guelph. 1996.

Raza	afl1	afl2	afl3	afl4	afl5
Rendidora	35.91	37.45	40.25	43.33	48.00
Salamanca	38.08	40.25	44.25	48.20	58.17
Tamazula	40.78	43.78	51.11	56.25	64.00

afl1 = días a apertura de la flor 1, afl2 = días a apertura de la flor 2, afl3 = días a apertura de la flor 3, afl4 = días a apertura de la flor 4, afl5 = días a apertura de la flor 5.

Cuadro 3A. Medias de cinco caracteres de tres colectas de tres razas de tomate de cáscara. Crop Science. University of Guelph. 1996.

Raza	Colecta	afl1	afl2	afl3	afl4	afl5
Rendidora	1	35.80	37.50	39.75	42.50	46.50
	2	36.30	37.70	41.25	44.50	49.25
	3	35.70	37.30	39.75	43.00	48.25
Salamanca	1	35.30	37.30	40.00	44.00	49.25
	2	37.50	39.50	42.75	48.50	57.75
	3	41.50	44.00	50.00	56.00	67.50
Tamazula	1	38.30	41.30	42.00	46.50	55.00
	2	40.30	43.30	46.75	53.00	63.75
	3	43.70	46.70	63.00	66.00	70.33

afl1 = días a apertura de la flor 1, afl2 = días a apertura de la flor 2, afl3 = días a apertura de la flor 3, afl4 = días a apertura de la flor 4, afl5 = días a apertura de la flor 5.

