



UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO
FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS
Campo Experimental Villarino C.C. N° 14
S2125ZAA | Zavalla | Santa Fe | Argentina
Tel/Fax: +54 0341 497-0080
www.fcagr.unr.edu.ar
agro@unr.edu.ar



UNR
Universidad Nacional de Rosario



**FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS
UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO**

**CARACTERIZACIÓN AGRONÓMICA Y GENÉTICA DE HÍBRIDOS OBTENIDOS
ENTRE CINCO CULTIVARES DE TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.)**

RODRIGO ALEJANDRO BUENO

Ingeniero Agrónomo

TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE MAGISTER EN GENÉTICA VEGETAL

DIRECTOR: Dr. Gustavo R. Rodríguez

CO-DIRECTOR: Dr. Javier H. Pereira da Costa

2018

**CARACTERIZACIÓN AGRONÓMICA Y GENÉTICA DE HÍBRIDOS OBTENIDOS
ENTRE CINCO CULTIVARES DE TOMATE (*Solanum lycopersicum*)**

RODRIGO ALEJANDRO BUENO

Ingeniero Agrónomo – Universidad Nacional de Rosario

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Magister en Genética Vegetal de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Rosario y no ha sido previamente presentada para la obtención de otro título en ésta u otra Universidad. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en la Cátedra de Genética de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Rosario ubicada en la localidad de Zavalla, Provincia de Santa Fe, Argentina, durante el período comprendido entre el 15 de diciembre de 2014 y el 1 de marzo de 2017 bajo la dirección del Dr. Gustavo R. Rodríguez y la co-dirección del Dr. Javier H. Pereira da Costa.

Nombre y firma del Maestrando

Nombre y firma del Director

Nombre y firma del co-Director

Defendida:de 2018

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer principalmente al Dr. Gustavo Rodríguez por haberme dirigido durante la realización del proyecto, por el apoyo incondicional, la experiencia transmitida, el buen humor imperante y su paciencia durante todo lo que implicó la elaboración de esta tesis.

A mi Co-Director el Dr. Javier Pereira da Costa por su predisposición para ayudarme a resolver cada problema o tarea que se ha presentado.

A los docentes y becarios de la Cátedra de Genética, incluyendo a Gustavo y Javier, por su compañerismo, el estímulo para seguir adelante y por hacerme sentir parte del grupo desde el primer día.

A los pasantes, por la colaboración en la realización del ensayo en lo que respecta tanto tareas en campo e invernadero como en laboratorio. Por su motivación.

A Iaia y Anco,

PUBLICACIONES Y PRESENTACIONES A CONGRESOS

Bueno RA, Pereira da Costa JH, Zorzoli R, Rodríguez GR (2015) Diferencias genéticas y heredabilidad para caracteres de fruto en cinco cultivares de tomate (*Solanum lycopersicum*). XVII Congreso y XXXV Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario, 30 de Noviembre y 1 de Diciembre de 2015, Rosario, Santa Fe, Argentina, (http://www.sbr.org.ar/Libros/libro_resumenes_2015.pdf)

Bueno RA, Pereira da Costa JH, Zorzoli R, Rodríguez GR (2015) Variación de caracteres de calidad del fruto de tomate durante la poscosecha. XLIV Congreso Argentino de Genética, 13 al 26 de Septiembre de 2015, Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. Journal of Basic and Applied Genetic Suppl. Vol XXVI (1): 184. Argentina. ISSN: 1852 - 6233.

Bueno RA, Pereira da Costa LH, Rodriguez GR (2017) Análisis dialéctico para caracteres de planta y calidad de fruto en tomate (*Solanum lycopersicum*). XLVI Congreso Argentino de Genética, 1 al 4 de octubre de 2017, San Fernando del Valle de Catamarca, Catamarca, Argentina. Journal of Basic and Applied Genetics XXVIII Suppl.: 164. 184. Argentina. ISSN: 1852 - 6233.

ÍNDICE

	Pág.
Agradecimientos	
Publicaciones y Presentaciones a Congresos	
Índice	1
Abreviaturas y Símbolos	2
Resumen	4
Abstract	6
Introducción	7
Hipótesis y Objetivos	12
Capítulo I: <u>Caracterización Molecular</u>	
Objetivos Específicos	13
Materiales y Métodos	14
Resultados	23
Conclusiones Parciales	27
Capítulo II: <u>Caracterización Genética y Agronómica</u>	
Objetivos Específicos	28
Materiales y Métodos	29
Resultados	35
Conclusiones Parciales	68
Discusión	69
Conclusión	75
Bibliografía	76

ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS

a/b: relación entre absorbancia a 540 nm (a) y 675 nm (b)

ADN: ácido desoxirribonucleico

AT: acidez titulable

au: porcentaje de veces del total de re-muestreos que se formó cada agrupamiento

CM: cuadrado medio

D: dureza

DMS: diferencia mínima significativa

F: F de Snedecor

Flor/Infl: flores por inflorescencia

G: cultivar de tomate Gema FCA

G1: grupo de análisis 1

G2: grupo de análisis 2

G3: grupo de análisis 3

gca: aptitud combinatoria general

gl: grados de libertad

H: híbrido de tomate Houdini

InDel: inserción/delección

Infl: inflorescencias por planta

INV_AT: función inversa de acidez titulable

INV_SS: función inversa de sólidos solubles

L: porcentaje de luminosidad

LE: longitud entre el segundo y tercer nudo del tallo principal

Loc: número de lóculos

ng: nanogramo

nm: nanómetro

ns: diferencias no significativas

p: probabilidad asociada a un estadístico

Pa: perímetro apical

Pb: pares de bases

Pb: perímetro basal

PCR: *Polymerase Chain Reaction* o reacción en cadena de la polimerasa

Pm: perímetro medio

pg: picogramo

Q: cultivar de tomate Querubín FCA

RP: cultivar de tomate Red Purple

sca: aptitud combinatoria específica

SS: sólidos solubles

Vp: vida poscosecha

W*: coeficiente de Wilk

Z: híbrido de tomate Zatará

ZG: cultivar de tomate Zebra Green

RESUMEN

En Argentina, la producción de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) junto con otras hortalizas (papa, cebolla, batata, zapallo, zanahoria, lechuga, poroto y ajo) representa el 65% de la producción total hortícola. Es una hortaliza de gran importancia por su consumo, por el valor económico de la producción y por la superficie dedicada a su cultivo. Los objetivos principales de los programas de mejoramiento genético han sido históricamente el incremento en el rendimiento por unidad de superficie y la incorporación de resistencias a enfermedades e insectos. Sin embargo, la demanda de la industria, el comercio y los consumidores de alimentos ha provocado que las cualidades internas y/o externas que hacen a la calidad de los mismos tengan mayor relevancia en los objetivos de los programas de mejoramiento. La obtención de híbridos permite evaluar la presencia de heterosis para caracteres reproductivos y de calidad de frutos. A partir de cinco cultivares de tomate discrepantes agronómicamente, se realizó un cruzamiento dialélico con recíprocos. Se utilizaron tres cultivares de tomate obtenidos en el programa de mejoramiento de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Rosario: Gema FCA (G), Querubín FCA (Q) y la línea experimental ToUNR17 (17). Además se usaron dos cultivares de *S. lycopersicum*, Red Purple (RP) y Zebra Green (ZG), de origen estadounidense. Para la caracterización molecular se utilizaron 71 marcadores del tipo INDEL (inserción/delección) que están distribuidos en todo el genoma de tomate además de cuatro marcadores funcionales: dos para el peso del fruto *FW2.2* y *FW3.2* y dos para el número de lóculos y la forma de frutos *LC* y *FAS*. Con los datos moleculares se estimaron las distancias genéticas entre los cinco cultivares progenitores por Manhattan y se agruparon por el método de Ward. En el análisis de clúster un grupo estuvo formado por RP y ZG con un nivel de similitud del 90% y otro por G, Q y 17 con un nivel de similitud del 65%. Dentro de este segundo, 17 fue más discrepante que G y Q. A su vez los dos grandes grupos tienen entre sí un nivel de similitud de sólo un 20% sugiriendo que, en su conjunto, los cultivares son discrepantes molecularmente. Para el análisis fenotípico, se trasplantaron ocho plantas de cada uno de los cinco cultivares, los 10 híbridos entre ellos y sus recíprocos y dos híbridos como testigos en un diseño completamente

aleatorizado. En total se evaluaron 189 plantas y 2540 frutos. Los caracteres fenotípicos evaluados corresponden a características de productividad y calidad y fueron evaluados en planta y fruto. Los evaluados en planta fueron el perímetro basal del tallo (Pb), perímetro medio (Pm), perímetro apical (Pa), la longitud entre el segundo y tercer nudo (LE), el número de inflorescencias por planta (Infl) y el número de flores por inflorescencia (Flor/Infl). Los evaluados en fruto fueron forma (a través del cociente altura/diámetro), peso, índice de luminosidad a la cosecha (L1) y al estado maduro (L2), color a la cosecha (a1/b1) y al estado maduro (a2/b2), dureza a la cosecha (D1) y al estado maduro (D2), vida poscosecha (Vp), número de lóculos (Loc), contenido de sólidos solubles (SS), pH y acidez titulable (AT). Se comparó la media de cada carácter por genotipo por ANOVA y las diferencias entre ellos por DMS. Se encontraron diferencias significativas para todos los caracteres ($p < 0,05$). Para características como Peso, Vp, SS y AT los mayores valores correspondieron a los progenitores mientras que los híbridos mostraron valores intermedios o bajos. Se estimó la aptitud combinatoria general (gca) y aptitud combinatoria específica (sca) por Griffing (Modelo 1) y los efectos aditivos, no aditivos, maternos y recíprocos según Hayman. Se encontraron efectos altamente significativos ($p < 0,001$) de gca excepto para a2/b2 ($p < 0,05$). Se encontraron efectos altamente significativos ($p < 0,001$) de sca para todos los caracteres evaluados excepto para Infl y a2/b2 ($p < 0,05$). Según el método de Hayman, los efectos aditivos fueron significativos para todos los caracteres ($p < 0,01$), mientras que los efectos no aditivos resultaron no significativos para todos los caracteres ($p > 0,05$). Los efectos maternos fueron significativos para todos los caracteres ($p < 0,01$) excepto para a1/b1 y Vp. Se encontraron efectos recíprocos significativos ($p < 0,05$) para L2, a2/b2, D2, Loc, SS, pH y AT. Se halló heterosis en diferentes cruzamientos para los caracteres Pa, Pm, Pb, Flor/Infl, Peso, a1/b1 y a2/b2. Teniendo en cuenta todos los híbridos y caracteres sólo el 4,1 % presentó heterosis. Se encontraron híbridos que superan al mejor de los testigos para los caracteres a1/b1, Vp, pH y AT. Se concluye que los cultivares difieren para los caracteres y los genes subyacentes, que la heterosis es la excepción en la combinación híbrida, y que la dirección del cruzamiento afecta la expresión de caracteres en el híbrido.

ABSTRACT

Agronomic and genetic characterization of hybrids obtained of crossing five tomato cultivars (*Solanum lycopersicum* L.)

A complete diallelic cross between five discrepant tomato cultivars have been done. Three cultivars Gema-FCA, Querubín-FCA, ToUNR17 were obtained in the tomato breeding program at Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, and the other two were Red Purple and Zebra Green. The aim of this work was to evaluate in hybrid condition the agronomic performance and genetic parameters in 19 plant and fruit traits. The cultivars were characterized by 71 INDELS and four functional molecular markers. A total of 189 plants and 2540 fruits were evaluated. The mean values among genotypes for all traits were compared by ANOVA. Heterosis was detected by comparing each hybrid with its best parental genotype. General combining ability (gca), specific combining ability (sca) and reciprocal effects were estimated by the Griffing model 1. Additive, non additive, maternal and reciprocal effects were estimated by Hayman's model. The cluster analysis based on molecular markers from the five tomato cultivars defined two groups. The first group was constituted by RP and ZG (similarity equal to 90%) and the second group by G, Q and 17 (similarity more than 65%). Phenotypically, there were significant differences ($p < 0.05$) among genotypes for all the characters. Taking account all hybrids and every evaluated traits only 4.1% showed heterosis. Most traits had significant gca and sca ($p < 0.001$). The reciprocal and maternal effect were significant for nine and 17 traits, respectively. As conclusions, these five cultivars differ for plant and fruit traits and their underlying genes, the heterosis is the exception in its hybrid combination, and the direction of the crosses (cultivar used as male or female) affects the phenotype in the hybrid.

INTRODUCCIÓN

El tomate cultivado (*Solanum lycopersicum* L.), es una planta autógama, miembro del género *Solanum*, dentro de la gran familia *Solanaceae*. Se conocen 13 especies de tomate pertenecientes al género *Solanum* sección *Lycopersicum*, 12 especies silvestres ($2n=2x=24$) y una especie cultivada; todas diploides con igual número de cromosomas (Peralta et al. 2008). Las especies silvestres crecen como maleza en su centro de origen, definido por la región Andina de América del Sur comprendida entre Ecuador y el norte de Chile. El tomate fue domesticado por las culturas precolombinas en dos etapas con dos centros independientes, la primera fue en Perú y Ecuador y la segunda en la región de la península de Yucatán en México (Blanca et al. 2012; 2015). Después de la llegada de los conquistadores españoles a América, el tomate fue llevado de México a Europa donde en principio es usada como planta ornamental y luego como alimenticia, sufriendo así fuertes presiones selectivas que a menudo fueron ejercidas sobre poblaciones reducidas. Desde Europa se produce la dispersión hacia todo el mundo con materiales marcadamente uniformes, y por consiguiente con una base genética extremadamente reducida.

La genética, la citogenética y el mejoramiento del tomate avanzaron rápidamente durante la primera mitad del siglo pasado, cuando un gran número de características de la planta y el fruto fueron utilizados para redescubrir las leyes de la herencia mendeliana (Grierson y Fray, 1994). El tomate tiene un número básico de 12 cromosomas, un genoma de tamaño pequeño (0,74 pg de ADN por núcleo haploide) y un corto ciclo de cultivo. Estas características biológicas junto a la disponibilidad de recursos genéticos y bases de datos con información genómica y posgenómica lo convierten en uno de los cultivos modelos más efectivos para el mejoramiento.

Miller y Tanksley (1990) estiman que menos del 5% de la variación genética disponible existe en los cultivares y el resto se encuentra en las especies silvestres. Algunos autores sostienen que esta uniformidad genética es en parte la responsable del lento progreso genético observado hasta mediados del siglo y de la gran similitud entre la forma cultivada y su ancestro. Los cambios evolutivos más importantes que

ha implicado la domesticación de esta especie son la reducción de la base genética, la modificación del sistema reproductivo y el incremento del tamaño del fruto (Warnock, 1988).

En Argentina, la producción de tomate junto con otras hortalizas (papa, cebolla, batata, zapallo, zanahoria, lechuga, poroto y ajo) representa el 65% de la producción total hortícola. Es una hortaliza de gran importancia por su consumo, por el valor económico de la producción y por la superficie dedicada a su cultivo ya que representa el 0,6% de la superficie cultivada mundial. Se cultiva tanto en los cinturones hortícolas de las principales ciudades de Argentina como en zonas de producción especializada y es la especie que mayor superficie ocupa en la producción bajo invernadero (Ferratto et al. 2006). Según los últimos datos de la FAO (FAOSTAT, 2016) en el país se producen cerca de 6.640.009tnen 15.636 has de tomate al año, de los cuales el 70% se destina al consumo en fresco y el resto al procesamiento industrial

Sobre las márgenes del río Paraná y los alrededores de Rosario, zona de influencia de la Facultad de Ciencias Agrarias (FCA) de la Universidad Nacional de Rosario (UNR), se localiza el Cinturón Hortícola de Rosario, que se destaca no sólo por el volumen de su comercialización, sino también por la producción de hortalizas y el área sembrada que ocupa 2.485 has. En este área, todo el tomate producido se destina al consumo en fresco y se lo cultiva principalmente bajo invernadero. A su vez, el Cinturón Hortícola de Rosario, abastece no sólo el mercado local sino que su producción llega a las ciudades de Santa Fe, Córdoba y Buenos Aires por lo que constituye una zona de relevancia a nivel nacional. La importancia de la horticultura dentro del departamento Rosario radica también en que, dependiendo del año, representa del 34 al 52% del PBI agropecuario. Por lo mencionado, se requiere un alto empleo de mano de obra convirtiéndose en una importante fuente de trabajo. En el censo hortícola realizado en 2008 del Cinturón Hortícola de Rosario, los tres cultivos con mayor importancia desde el punto de vista de los ingresos brutos fueron papa, lechuga y tomate pero esta situación ha cambiado en los últimos años y en el 2012 si bien el cultivo de papa mantuvo el liderazgo, la acelga ocupó el segundo lugar desplazando a la lechuga al tercero. En cuanto al tomate, se produjo una fuerte disminución de la producción local llevando al cultivo al séptimo lugar representando

el 5,5% de los ingresos brutos de los productos hortícolas. Debido al riesgo y a los elevados costos de producción de cultivos como el tomate, los productores han ido reemplazando este y otros cultivos tradicionales por verduras de hoja.

Los principales costos en la producción de tomate son, además de la contratación de mano de obra para llevar a cabo las labores culturales que requiere, la compra de semillas híbridas. A pesar de que el tomate es una especie autógama se comercializan semillas híbridas por su vigor y rendimiento aunque el costo de obtención y por lo tanto el precio de venta son elevados. Casi la totalidad de la semilla hortícola que se comercializa en nuestro país, especialmente para tomate, es importada. La importación de semilla híbrida hortícola representa un monto total de 4,2 millones de dólares, lo cual provoca un déficit en la balanza comercial. Sumado a esto, el desarrollo de nuevos materiales nacionales ha quedado relegado en comparación con otros cultivos. Una muestra de ello es que sólo se han registrado en el Instituto Nacional de Semillas 58 cultivares de origen nacional en los últimos diez años (<http://www.inase.gov.ar/>). Dos de estos, cultivares registrados por la Facultad de Ciencias Agrarias de la UNR (FCA-UNR), Gema FCA y Querubín FCA son los únicos registrados en el Registro nacional de la Propiedad de cultivares, y fueron utilizados en este trabajo. No existen en los últimos 10 años registros de híbridos de tomate desarrollados en Argentina.

Los objetivos principales de los programas de mejoramiento genético han sido históricamente el incremento en el rendimiento por unidad de superficie y la incorporación de resistencias a enfermedades e insectos. En el tomate cultivado el mejoramiento ha logrado un incremento en la producción con frutos altamente adaptados a la cadena comercial. Sin embargo, la demanda de la industria, el comercio y los consumidores de alimentos ha provocado que las cualidades internas y/o externas que hacen a la calidad de los mismos tengan mayor relevancia en los objetivos de los programas de mejoramiento, especialmente en aquellos productos de consumo directo como las frutas y hortalizas (Foolad 2007). En el caso específico del tomate es posible diferenciar las características de calidad que inciden en la compra que son, fundamentalmente, color y firmeza y los atributos que contribuyen a la calidad de consumo que corresponden al equilibrio entre azúcares y acidez y el contenido de aromas volátiles (Angosto Trillo et al. 2001).

Si bien el tacto y la vista hacen a la elección inicial de los frutos por parte del consumidor (atributos externos), su aceptación final es el resultado de un balance entre los componentes del sabor y aroma (atributos internos) así como también de la consistencia de la pulpa y del color (Angosto Trillo et al. 2001). Los principales componentes del sabor del fruto son los azúcares y ácidos, mientras que los compuestos volátiles hacen al aroma. El compuesto carotenoide responsable del color rojo del fruto es el licopeno, el cuál presenta propiedades antioxidantes que convierten al tomate en un alimento nutraceutico capaz de prevenir enfermedades coronarias y cancerígenas (Blum et al. 2005). El mantenimiento de las características de calidad de los frutos durante un periodo prolongado define un carácter de fundamental importancia para el mercado en fresco de tomate definido como vida poscosecha (Pereira da Costa et al. 2013). Las pérdidas poscosecha de frutas y hortalizas en los países en desarrollo representan casi el 50 % de lo producido (Meli et al. 2010). La obtención de frutos de tomate con larga vida poscosecha estuvo hasta el momento limitada a la introgresión de genes mutantes para la maduración tales como el *nor* (*non ripening*), *rin* (*ripening inhibitor*), *alc* (*alcohaca*) y *Nr* (*never ripe*) en fondos genéticos élites a través de técnicas convencionales de mejoramiento, o a la transformación de diferentes materiales con el constructo anti-sentido de la poligalacturonasa (Smith et al. 1988). Ambas estrategias han sido objeto de fuertes debates, cuestionándose por diferentes motivos su verdadera utilidad socio-económica (Bartoszewski et al. 2003).

La obtención de híbridos permite evaluar la presencia de heterosis para caracteres reproductivos y de calidad de frutos (Ipsinadis et al. 2006). De hecho, Moreira et al. 2003, Sánchez Aspeytia et al. 2010 y Marchionni Basté et al. 2010 han demostrado que la presencia de heterosis en híbridos de tomate está asociada con el incremento de la producción de frutos como así también a la mejor calidad. Por otro lado, la evaluación de cruzamientos recíprocos permite detectar la existencia de posibles efectos recíprocos y/o maternos (Hayman, 1954; Griffing, 1956) sobre los caracteres en estudio. Efectos recíprocos fueron detectados para diversos caracteres cuantitativos en diferentes especies tales como tabaco (Pollak et al. 1991), tomate (Smith et al. 2008, Cambiaso et al. 2014, Li et al. 2014) y rábano (Nakamura y Stanton 1989). A partir de estos antecedentes, resulta interesante

evaluar la presencia de estos efectos en la determinación de caracteres relacionados a la calidad de fruto en tomate, dado que podría definir el sentido del cruzamiento en los programas de mejoramiento.

Estos análisis se pueden complementar con la caracterización de los genotipos progenitores a través de marcadores moleculares que son una herramienta eficaz para la caracterización y selección en los programas de mejora de los cultivos. A partir de la secuenciación del cultivar Heinz 1706 y la construcción de un genoma de referencia en tomate (The Tomato Genome Consortium 2012), se encuentran disponibles públicamente secuencias genómicas que pueden usarse como referencia para el desarrollo de marcadores polimórficos. Polimorfismos del tipo InDel (inserciones/deleciones) detectados en la comparación del genoma de referencia y la accesión LA1589 de *S. pimpinellifolium* (The Tomato Genome Consortium 2012) están distribuidos en todo el genoma de tomate. Por otro lado Cambiaso (2017) ha secuenciado el cultivar Caimanta de *S. lycopersicum* y la entrada LA722 de *S. pimpinellifolium* y desarrolló más de 180 marcadores polimórficos entre ellos.

La Genética Cuantitativa aporta diversas metodologías que tienen amplia utilización en el mejoramiento de las especies vegetales tal como son el cruzamiento dialélico y el análisis de componentes genéticos (Griffing, 1956; Kearsey y Pooni, 1996). En este trabajo de tesis se cruzaron tres cultivares desarrollados por la Cátedra de Genética de la FCA-UNR y otros dos cultivares discrepantes fenotípicamente, con el fin de obtener combinaciones híbridas superiores para caracteres agronómicos y de calidad del fruto. Genotipos híbridos superiores podrían comercializarse si superan en su comportamiento a los que actualmente se encuentran en el mercado y/o utilizarse para generar poblaciones base de mejora en los programas de mejoramiento. Estos análisis se pueden complementar con la caracterización de los genotipos progenitores a través de marcadores moleculares que son una herramienta eficaz para la caracterización y selección en los programas de mejora de los cultivos.

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Hipótesis

1. El cruzamiento entre cultivares de tomate divergentes produce combinaciones híbridas con caracteres agronómicos superiores a los existentes en el mercado argentino de semilla híbrida.
2. La dirección del cruzamiento en el híbrido afecta la expresión fenotípica de los caracteres agronómicos en tomate.

Objetivo General

Evaluar en condición híbrida el comportamiento agronómico de cinco cultivares de tomate provenientes de dos linajes.

Objetivos Específicos

1. Estimar las distancias genéticas entre los cinco cultivares progenitores a partir de datos de marcadores moleculares.
2. Caracterizar en su aspecto agronómico y genético los híbridos a partir de los cinco cultivares de tomate.
3. Estimar en los cruzamientos recíprocos efectos maternos y recíprocos que pueden afectar caracteres de interés agronómico.

CAPITULO I: Caracterización molecular de cinco cultivares de tomate

Objetivo Específico

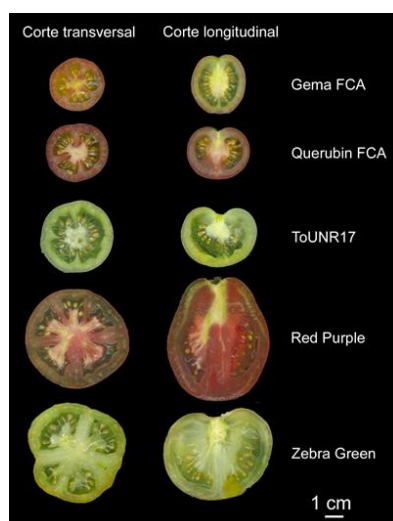
1. Estudiar el polimorfismo molecular y estimar las distancias genéticas entre cinco cultivares de tomate.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material Vegetal

Se utilizaron tres cultivares de tomate obtenidos en el programa de mejoramiento de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Rosario: Gema FCA (G), Querubín FCA (Q) y la línea experimental ToUNR17. Estos cultivares se originaron siguiendo el método genealógico a partir del cruzamiento entre el cultivar Caimanta de *S. lycopersicum* (origen INTA Cerrillos, Salta) y la entrada LA722 de *S. pimpinellifolium* (origen: *Tomato Genetics Resources Center*, Davis, California). Además se usaron dos cultivares de *S. lycopersicum*, Red Purple (RP) y Zebra Green (ZG), cultivares Heirlooms (criollos) de origen estadounidense. Los cinco cultivares evaluados presentan características fenotípicas discrepantes. G tiene frutos de forma alargada, elipsoide, tamaño pequeño, de color rojo a la madurez y una vida poscosecha (Vp) intermedia. Los frutos de Q son de forma achatada (la altura es menor al diámetro), tamaño pequeño, color rojo a la madurez y Vp intermedia. ToUNR17 tiene frutos ligeramente achatados, tamaño pequeño, color amarillo a la madurez y prolongada Vp. RP presenta frutos de forma obovoide, tamaño mediano, color púrpura-rojizo a madurez y corta Vp. ZG tiene frutos achatados, de tamaño medio, color verde con líneas amarillas en su longitud que le confieren un aspecto acebrado a la madurez y baja Vp. En la Figura 1 se muestran los frutos en estado pintón de los cultivares evaluados en su corte transversal y longitudinal.

Figura 1: Corte transversal y longitudinal de los frutos de los cultivares evaluados.

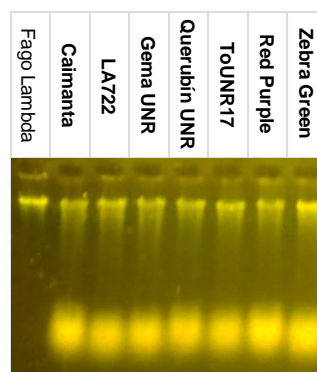


Extracción de ADN

De dos plantas de cada genotipo se extrajo ADN de hojas jóvenes utilizando un *Kit* comercial (Wizard® Genomic DNA Purification Kit de Promega®, Madison, WI, EEUU). La extracción de ADN se realizó a partir de 40 mg de tejido foliar homogeneizado con pilón en presencia de N₂ líquido hasta pulverizar por completo la muestra de tejido, momento en el cuál se adicionaron 600 µl de una solución de lisis nuclear y se agitó durante 3 segundos. Posteriormente se procedió a incubar las muestras durante 15 minutos en un baño termostatizado a 65 °C. Se agregaron 200 µl de la solución para precipitación de proteínas y se centrifugaron a 13.000 rpm durante 3 minutos. El sobrenadante obtenido fue trasvasado a un tubo de 1,5 ml con 600 µl de isopropanol a temperatura ambiente y se agitó suavemente antes de centrifugar a 13.000 rpm durante 1 minuto. Posteriormente se descartó el sobrenadante y el precipitado se lavó con una solución de 70 % v/v de etanol. Se volvió a centrifugar a 13.000 rpm durante 1 minuto y el pellet obtenido se dejó secar a temperatura ambiente por 15 minutos para luego re-suspenderlo en 100 µl de buffer TE (10 mM Tris pH 7,4 y 1 mM EDTA pH 8,0). De esta manera se obtuvieron las soluciones stock de ADN para todas las muestras.

La cantidad y calidad de ADN extraído se evaluó en geles de agarosa al 1 % p/v teñidos con SYBR® Safe (Thermo Fisher Scientific®, Waltham, MA, EEUU) por comparación con un estándar de ADN del fago *lambda* (Figura 2). Se incluyeron como testigos del polimorfismo molecular al cultivar Caimanta de *S. lycopersicum* y a LA722 de *S. pimpinellifolium*.

Figura 2: Gel de agarosa al 1% para evaluación de cantidad y calidad del ADN extraído para la caracterización molecular.



Marcadores moleculares

Se emplearon 71 marcadores del tipo INDEL (inserción/delección) que están distribuidos en todo el genoma de tomate y que han sido desarrollados en el laboratorio de la FCA-UNR a partir de la secuencia del genoma completo del cultivar Caimanta de *S. lycopersicum* y LA722 de *S. pimpinellifolium* (Cambiaso, 2017) utilizados como testigos en el ensayo. Para el desarrollo de estos marcadores se usó como referencia la información disponible a partir de la secuenciación del genoma de Tomate (*The Tomato Genome Consortium*, 2012). Además se utilizaron cuatro marcadores funcionales: dos para peso de fruto *FW2.2* (Blanca et al. 2015) y *FW3.2* (Chakrabarti et al. 2013) y dos para el número de lóculos y la forma de frutos *LC* (Muños et al. 2011) y *FAS* (Rodríguez et al. 2011).

Las amplificaciones de los InDel se corrieron en multiplex. Los multiplex (tres marcadores en una misma reacción de *PCR* o *PCR* múltiple) fueron diseñados basados en cebadores que amplifican fragmentos que no presentan superposición de tamaños al momento de visualizar los en geles de agarosa al 3% p/v.

En la Tabla 1 se muestran los distintos marcadores funcionales utilizados en la caracterización con su posición física, secuencia de cebadores, enzimas de restricción y tamaño de los alelos.

Tabla 1: Marcadores funcionales utilizados en la caracterización molecular. Ubicación cromosómica (Cr), posición física, secuencia de cebadores, enzima de restricción y tamaño de alelos.

Gen	Cr	Posición Física	Secuencia de cebadores (5' to 3')	Enzima de Restricción	Tamaño alelo cultivado (pb)	Tamaño alelo silvestre (pb)
^a <i>FW2.2</i>	2	52.251.863	F: CATATAAAGTGTACTGACCGTCA R: CTGTCCTATTCAAGAGGTAATGAG	<i>Tsp 45I</i>	168	149
^b <i>FW3.2</i>	3	64.798.921	F: AAAGTCGAATAAATTAGATGAACTTGA R: ATTGGGTCTCTCCTCGCTCT	<i>Hpy 188I</i>	326	304
^c <i>LC</i>	2	47.188.272	F: GCCGAACACATCAACATTTTC R: CCTTTTCCTAAAAGATTTGGCATGAAG	<i>Hin dIII</i>	260	235
^d <i>FAS</i>	11	54.877.107	F ₁ : CCAATGATAATTAAGATATTGTGACG F ₂ : ATGGTGGGGTTTTCTGTTCA R: CAGAAATCAGAGTCCAATCCA	-	466	335

Cr: Cromosoma; F: cebador directo; R: cebador reverso; F₁: cebador directo en presencia de la inversión; F₂: cebador directo en ausencia de la inversión. ^a: Blanca et al. 2015; ^b: Chakrabarti et al. 2013; ^c: Muños et al. 2011; ^d: Rodríguez et al. 2011.

En la Tabla 2 se muestran los InDel desarrollados a partir de la secuencia del genoma completo del cultivar Caimanta y LA722 con su ubicación cromosómica (Cr), número de multiplex, posición física, secuencia de los cebadores y tamaño de los alelos.

Tabla 2 (Primera Parte): Marcadores InDel utilizados para la caracterización molecular de los cultivares. Ubicación cromosómica (Cr), número de multiplex, posición física, secuencia de cebadores y tamaño de alelos.

Cr	Multiplex #	Marcador	Posición Física	Secuencia de cebadores (5'- 3')	Tamaño alelo cultivado (pb)	Tamaño alelo silvestre (pb)
1	1	IND1-9461	94.617.516	F:CATGACCTCGTAACTGCCTTC R:ACAGATTTGGGACCA GTGATCT	450	405
		IND1-0317	3.170.728	F:TGTAAC TTTCCCTCTCAAG R:AACACAGCACAGAA CCAACG	261	228
		IND1-0149	1.497.410	F:TTGTTTCTAAGTTTGATTCACACC R:GGTCTACTCCTTTTCAAAACTCG	133	106
	2	IND1-4035	40.353.186	F:CCCAACAAGAACCTAACCAA R:TCCACCTAGATGCTATGTTTATGT	449	399
		IND1-8018	80.183.362	F:AAACAAGGGGTGGA ACTGTG R:TATTCAGCATCTGGGCATGT	275	248
		IND1-0512	5.125.727	F:GAAAACTACTTGTAAAGCACTCG R:AAACTCGCGTTAAAA TGGTG	127	103
2	3	IND2-3815	38.151.569	F:TGCTATGTGCTACAAAACATGTAAAA R:GCATGAATAAGGTAGCCTCTGC	457	406
		IND2-2019	20.190.423	F:CAGGGAGGCTTCTCAACATAA R:GCATGGATGTCTCCCATCTT	264	223
		IND2-4384	43.840.109	F:TGTTACAAATTCACCCCACTGC R:TGATTTTCAATAACAAGTAA TGCTGCT	136	118
	4	IND2-5414	54.148.125	F:CCTGATCCAAAGTTGCTGAAAAT R:CGTGGACCAATTAAGGGAAGA	469	415
		IND2-3976	39.761.162	F:GGCCTGAAATCTTTCCATTTT R:TCA TCAACTTTTAGTGGGTTTC	240	208
		IND2-5218	52.188.354	F:CCTTTCTGAGCA GAACTCGAA R:CCAA CATGGTGGTAAACAAAGA	160	131
3	5	IND3-0117	1.177.205	F:GGGGAAGCAAAGTGTCTTCA R:GCCATAAGCCAAAGTCACTTCA	478	417
		IND3-0448	4.480.134	F:AGAAAGATTCGCGCCCA TTA T R:GCCACA TGTA GGGTCTTTGG	250	222
		IND3-5470	54.702.027	F:TGTGGTTTTGCAAATCAGG R:TGCAGCCAGAGTTCA GACAT	115	100
	6	IND3-6853	68.535.818	F:CGCTGTGCTTTTCA TTCAA G R:TGACAA CATATCGACACCA TCA	461	417
		IND3-6289	62.898.396	F:TGCTCCAAAGAACTCCGGTAA R:ATGGTTCGATTCCTCGTTGC	230	207
		IND3-7057	70.577.267	F:TCCAGACCA TATACAGCACCTAAA R:CTCCAA TGGGACCACTGTCT	147	130

Cr: Cromosoma; F: cebador directo; R: cebador reverso; pb: pares de bases.

Tabla 2 (Segunda Parte): Marcadores InDel utilizados para la caracterización molecular de los cultivares. Ubicación cromosómica, número de multiplex, posición física, secuencia de cebadores y tamaño de alelos.

Cr	Multiplex #	Marcador	Posición Física	Secuencia de cebadores (5'- 3')	Tamaño alelo cultivado (pb)	Tamaño alelo silvestre (pb)
4	7	IND4-3519	35.195.747	F:AGGCAATGTGCTTCCATTTT R:ACAACCTGGCTACGATCCTGAA	449	400
		IND4-0954	9.541.735	F:CAGCAATCCCTTGAAAGTGC R:AATCTTTCCCAAAGACATGC	269	238
		IND4-0238	2.384.993	F:TCACAATGGTAGGGTAAGGTC R:CAAAGCATGTCAAGGCTTCAA	118	141
	8	IND4-4286	42.869.465	F:AAGACTGGTGTGCGGTGATT R:CCAATTTGAGAGCGATAGGC	446	402
		IND4-6168	61.683.713	F:GGGAGATAACCTGCCATCAG R:TGCACCAAGGTAAGTTAGGC	240	212
		IND4-6310	63.103.054	F:ACTAAAACTACACTGCCTTGACTT R:TTGGAAACGAAACAAGTATTTAACAG	130	112
5	9	IND5-1450	14.502.433	F:TTGGAGGCAATGCACTCCTT R:GCAATTTGGCCCTTTCTAC	451	408
		IND5-0697	6.972.292	F:CACTTCTCCGCTCCATCAAT R:CATGTTTTTGCCATGGATGA	230	203
		IND5-0325	3.253.878	F:CGGAAACGGCTTCTTTACC R:CGTGTGTAAATTTGTGCAATTG	142	119
	10	IND5-5411	54.111.354	F:CATCAGACCTCAAACACGA R:GAGAAATTTGCACTCGAAACGA	450	388
		IND5-4612	46.125.816	F:AGGTGATGGCTTTGAGTGTG R:CATCAATCTGCTCCATGC	248	209
		IND5-6112	61.125.549	F:CGGTGGAGGTGAAAGGTA R:CCAATGTTTTCCAAATCAATACA	113	143
6	11	IND6-3717	37.171.980	F:TGGTTCACTATGCCGGATT R:TCTCCAAATGCCAAGACAAA	460	403
		IND6-3385	33.851.627	F:AATCGCAACTGCAAAAGAAAG R:TATGGGCAAAATGGATTGG	236	208
		IND6-4561	49.324.666	F:TGGTTCAATGGGAGATTCA R:CGTGCTTAGCAATGATGGTG	124	139
	12	IND6-0468	4.683.353	F:TTGGTAGTTGAACTTGAAGCAA R:TCGTGCTTGAAGTATTTTAC	439	394
		IND6-0311	3.113.320	F:GCTTTCTGGACTATTTTAA TTTGG R:TTCAATCTATGTCAAGAAATCACA	267	232
		IND6-0068	684.878	F:CATGAAATCAAA GAAATTCACAAA R:ACGAAATAGCTCTCGCTCTGTG	151	121

Cr: Cromosoma; F: cebador directo; R: cebador reverso; pb: pares de bases.

Tabla 2 (Tercera Parte): Marcadores InDel utilizados para la caracterización molecular de los cultivares. Ubicación cromosómica (Cr), número de multiplex, posición física, secuencia de cebadores y tamaño de alelos.

Cr	Multiplex #	Marcador	Posición Física	Secuencia de cebadores (5'- 3')	Tamaño alelo cultivado (pb)	Tamaño alelo silvestre (pb)
7	13	IND7-0695	6.951.913	F:TTCTAACGTTGGGCACCAT R:CTTCCCCTGCTCA TTCTACG	451	404
		IND7-0397	3.972.336	F:TGATTGAAATTGGTTGGAACAG R:TCAAGTTTAAATGGGGATGAA	230	200
		IND7-0152	1.525.059	F:AAAAAGGGTTACAAAAGTTGCT R:TACATGCAGGCATACCAAGC	138	111
	14	IND7-4808	48.089.508	F:GCTGACTGGTCTGGATGGAT R:CA CGTATGAA TTGGGCAACA	451	401
		IND7-6266	62.665.186	F:CCAGCAGTTGTGCTTAGAGC R:AAATAAGTTGGCGGTCA TGAGT	232	204
		IND7-6489	64.896.521	F:GGGAATGGAA TGATGGTTTG R:CATCCAGGCCAGGTTGAA	143	122
8	15	IND8-5616	56.161.016	F:CACTCTCAAGTCTTGTGTCATATTCA R:CCTCTAATTTCTGGCAA GTGTA	445	389
		IND8-6582	65.826.614	F:AGCGAAAAGGTGATCCCATTTGA R:GGGTTGCATGAAA TCTGGAC	258	224
		IND8-0171	1.714.022	F:AAGATAGCAAGGAAGTTGAAGATCA R:AGTTGAACTTGCCGTGTGAA	119	99
	16	IND8-6049	60.491.868	F:ATGAATAAAATATAGGAAAGTCGCACA R:GAAAGAGCGGAGCCTGCTG	446	386
		IND8-6206	62.069.867	F:CCTCTGCTGTGTCATCCCTTC R:ACGCTTTAGCTTACA ACTACATCTTG	250	213
		IND8-0357	3.677.413	F:CTCTGCTGCTGCTGCTGCT R:CTCACTACTCTCTCACCCGTGACC	110	95
9	17	IND9-0744	7.443.003	F:CTCTATGACCA GGCCAA CG R:TTGGAGTTGTCA TTTTCTGTGG	445	402
		IND9-1322	13.228.934	F:TCTTCAACGTTTCACTCCA R:TGTGTGGTATGGTTATGTGCTG	245	214
		IND9-0093	935.331	F:AAACGATGGGGTGAATGT R:GGAAGAAATTTCA TGA TGA TTTTGAG	149	124
	18	IND9-5909	59.090.196	F:AAAA TGGGAAATGGCCAAAC R:AGACAGACCCTGCTCTAATACCA	453	401
		IND9-4508	45.089.334	F:CGCCCTATTCA TCCACTAACA R:GAAACGCGAGGGTATGACTC	254	222
		IND9-7010	70.108.663	F:TGAACACTTCAACTTACAAAAGTCA R:CTCGCACCAAGCTTTATTT	149	126

Cr: Cromosoma; F: cebador directo; R: cebador reverso; pb: pares de bases.

Tabla 2 (Cuarta Parte): Marcadores InDel utilizados para la caracterización molecular de los cultivares. Ubicación cromosómica (Cr), número de multiplex, posición física, secuencia de cebadores y tamaño de alelos.

Cr	Multiplex #	Marcador	Posición Física	Secuencia de cebadores (5'- 3')	Tamaño alelo cultivado (pb)	Tamaño alelo silvestre (pb)
10	19	IND10-0163	1.631.600	F:CATAGATTGCTGGACAACAACA R:TGCTCAACTAAGA TCCAAGTGC	446	399
		IND10-6245	62.457.995	F:CTCCATTCTCGTTTTCTCC R:GCTCTCCTGCAATTCATCAG	278	246
		IND10-0194	1.940.516	F:TGAACGCA TTTCTAGAGTTTCA R:CGACACATAAAGGGTCA TGT	137	114
	20	IND10-0429	4.293.453	F:ATATTCGGCGTCA TTTAGGC R:GGTCGATCGTTTACTTTTCGAT	407	459
		IND10-0939	9.393.712	F:CACAAACTTGCACA ACTCAA R:TGACCTTTATTGAGGCTGGTG	243	213
		IND10-6196	65.075.125	F:GGGGTCA GTGGAACAGAA GA R: TCCTCCCCACCCTCTTTTA	93	114
11	21	IND11-4108	41.083.975	F:GTTCA TTAATTA TTTTGTGGGAGT R:TGTTTAGTCGAAACTTCACTA TCTCC	446	383
		IND11-0530	5.034.020	F:TTTATCTTGCA TTTGGTGTGG R:ACCCAGCTAAAAGAA TGAAGTCG	232	204
		IND11-0017	172.705	F:CATTCCTGTGAAGGCAATATGA R:GATGTGCTATCAAATAGATGGA TGA	114	134
	22	IND11-5266	52.668.620	F:CAATTGACACAGTGGAGATAAGTTG R:TGCA TTA TCTTGGGCAGAAA	235	209
		IND11-5323	56.150.684	F:AAGACAAACATGCCAGCCTTA R:TTGGAATAAACAAAA CAACAATCA	111	130
12	23	IND12-0670	6.709.970	F:AGGCTTGTTGGGTGATCG R:TGTCTAACAAA CAAGCA TTTCAA	445	405
		IND12-1197	11.970.185	F:GGCA TTTCTAGGCAACAGC R:GCCAGCTAGCTCGA TTTGTC	270	235
		IND12-0038	389.209	F:GACGAA GCA TCTCAGATTCACA R:TCTTTTGTGGGTTTTGCTC	108	127
	24	IND12-5919	59.195.221	F:TGACCA TACTCCGACCAAT R:TCCAAAGTGCA TGTCA TGGT	399	467
		IND12-0379	3.792.533	F:AGGGTCTGGCTTAGGCAAT R:TGCTA TTTTATGAGCAGATGGTT	247	221
		IND12-6230	62.309.904	F:ACCTCATGTTCTCAACCCACTT R:AA TCAAGGATAAGTTGTGGTGCT	141	120

Cr: Cromosoma; F: cebador directo; R: cebador reverso; pb: pares de bases.

PCR

Se utilizó el mismo protocolo de amplificación para todas las reacciones de PCR (*Polymerase Chain Reaction* o reacción en cadena de la polimerasa) en los diferentes tipos de marcadores de ADN usados. La reacción de amplificación consistió en 40 ng de ADN genómico, 0,1 mM de dNTPs, 2 mM de cloruro de

magnesio (MgCl_2), 0,1 μM de cada cebador, 1 X de Taq *buffer* (50 mM KCl, 10 mM Tris-Cl pH 8.3) y 2 unidades de Taq polimerasa.

El protocolo de amplificación utilizado fue el que se detalla a continuación:

1. Desnaturalización del ADN: 1 minuto a 94 °C.
2. Gradiente térmico de amplificación constituido por siete ciclos con diferente temperatura de hibridación: desnaturalización del ADN 30 segundos a 94 °C, hibridación 30 segundos a 58 °C – 52 °C (disminuyendo de a 1°C por ciclo) y extensión dos minutos a 72 °C.
3. 30 ciclos de amplificación: desnaturalización del ADN 30 segundos a 94 °C, hibridación 30 segundos a 52 °C y extensión dos minutos a 72 °C.
4. Elongación: 5 minutos a 72 °C.

Geles

La separación de los fragmentos amplificados de los marcadores InDel en *PCR* múltiples se realizó en geles de agarosa al 3 % p/v realizando corridas electroforéticas de 2 horas a 140 V constantes y se los visualizó mediante tinción con SYBR® Safe (Thermo Fisher Scientific®, Waltham, MA, EEUU).

Análisis de datos

De cada marcador molecular se determinó el número total de bandas y el número de bandas polimórficas entre los diferentes genotipos. Aquellos marcadores en que la banda correspondía al mismo número de pares de bases (pb) que Caimanta se los codificó con el valor “0” (cero). Aquellos que mostraban más de una banda simultáneamente, es decir, heterocigotos para ese locus, con el valor “1” (uno). Finalmente aquellas bandas con un número de pb distinto de Caimanta se los anotaron con el valor “2” (dos).

A partir de estos datos se obtuvo el polimorfismo de los marcadores, número de alelos por *locus*, porcentaje de *locus* heterocigotas de los cultivares y porcentaje de polimorfismo entre cultivares. El porcentaje de heterocigosis se calculó como el total de *loci* heterocigotas dividido el total de *loci* evaluados. A su vez, el porcentaje de polimorfismo entre cultivares se calculó como el total de *loci* polimórficos dividido

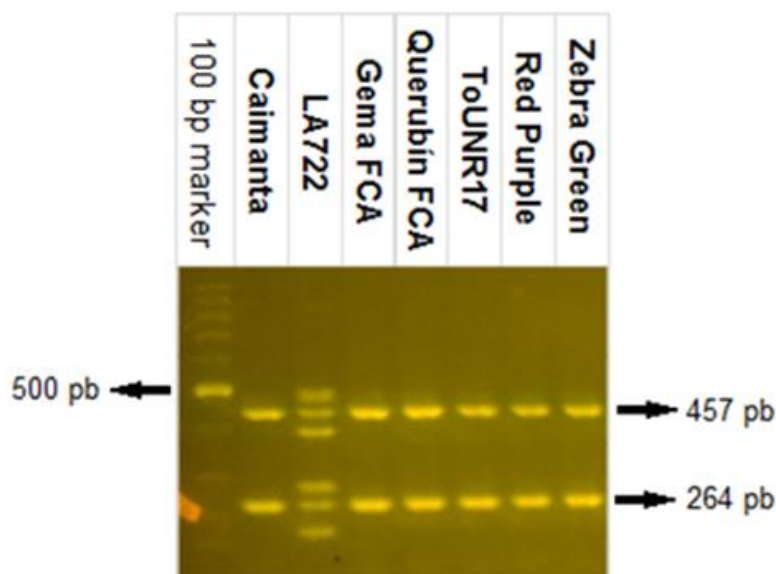
el total de *loci* entre cada una de las distintas combinaciones de pares de cultivares evaluados.

Para determinar la variabilidad existente entre los cultivares utilizados como progenitores se hizo un análisis de clúster. El clúster jerárquico fue llevado a cabo realizando 1.000 re-muestréos utilizando la medida de distancia “Manhattan” (distancia absoluta entre dos vectores, Altura) y el método de aglomeración “ward.D2”, el cuál implementa correctamente los criterios de agrupamiento planteados por Ward (1963) como lo demuestran Murtagh y Legendre (2014).

RESULTADOS

Diez de los 75 marcadores no amplificaron correctamente, es decir no se visualizaron las bandas en el gel, y fueron excluidos del análisis. Dichos marcadores fueron: IND1-0317, IND1-0149, IND2-5218, IND3-6853, IND6-0068, IND7-4808, IND9-0093, IND10-0194, IND10-0939 e IND12-5919. De los 65 marcadores que amplificaron correctamente, un total de 26 resultaron monomórficos entre los cultivares, ellos fueron IND1-4035, IND1-0512, IND2-3815, IND2-2019, IND2-4384, IND2-5414, IND2-3976, IND3-0117, IND3-0448, IND3-7057, IND4-3519, IND4-0954, IND4-0238, IND6-3717, IND6-3385, IND6-0468, IND6-0311, IND7-0152, IND7-6266, IND10-0163, IND11-0017(11.1), IND11-5323(11.4), IND12-0670, IND12-1197, IND12-6230, FW2.2. Los restantes 39 marcadores fueron polimórficos resultando en un 58,46% de polimorfismo. La cantidad de alelos por locus para todos los marcadores fue de dos. En la Figura 3 se muestran dos marcadores monomórficos entre todos los cultivares, en este caso LA722 es heterocigota para ambos marcadores. En la Figura 4 se observa el polimorfismo encontrado entre los cultivares Gema FCA, ToUNR17, Red Purple y Zebra Green con sus respectivas repeticiones.

Figura 3: Revelado de multiplex en gel de agarosa al 3% para los marcadores IND2-3815 e IND2-2019, multiplex #3, cromosoma 2 (ver Tabla 2, 1ra Parte).

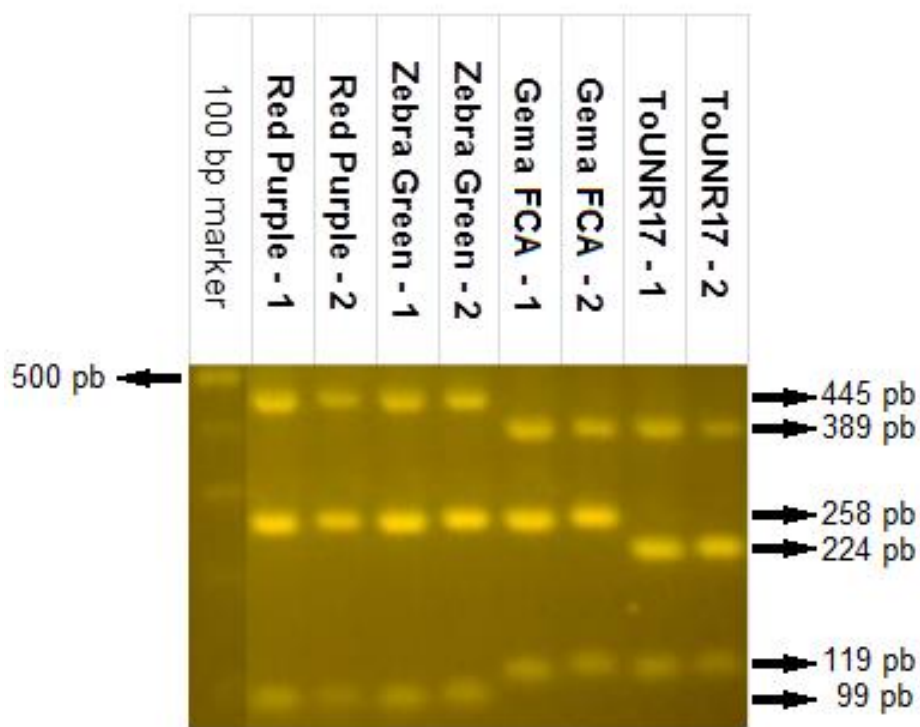


pb: pares de bases.

En la Figura 3 se observa que para los marcadores IND2-3815 e IND2-2019, todos los genotipos progenitores evaluados tienen los mismos alelos que el cultivar Caimanta. LA722 resultó heterocigota para estos marcadores.

En la Figura 4 se muestra el revelado del multiplex #15 correspondiente al cromosoma 8 (ver Tabla 2, Tercera Parte). Se observa que los tres marcadores resultan polimórficos entre los progenitores que se presentan, en este caso Gema FCA, ToUNR17, Red Purple y Zebra Green. Las flechas indican el tamaño (en pares de bases) de los alelos revelados en el gel.

Figura 4: Revelado de multiplex #15 en gel de agarosa al 3% para los marcadores IND8-5616, IND8-6582 e IND8-0171 en el cromosoma 8.



pb: pares de bases.

En la Tabla 3 se muestra una matriz parcial. En las filas y columnas a los cultivares. La diagonal (en color gris) muestra el porcentaje de heterocigosis de cada uno de los cultivares mientras que el resto de la matriz el porcentaje de polimorfismo que existe entre cada una de las combinaciones de dos cultivares. Gema FCA y

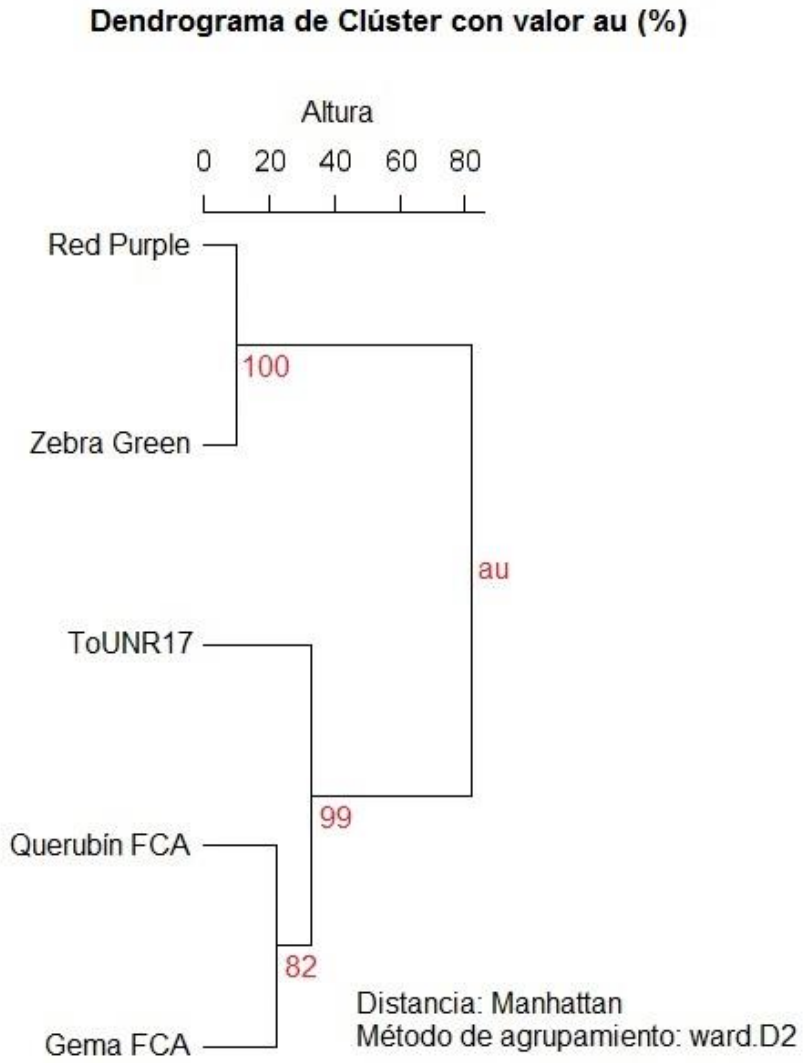
ToUNR17 tuvieron un porcentaje de heterocigosis de 1,56%, Querubín FCA un 3,08%, Red Purple 1,59% y Zebra Green 0%. En el análisis de polimorfismo entre los cultivares se observa que los genotipos más contrastantes molecularmente son Querubín FCA respecto de Red Purple y Zebra Green con 46,88 y 46,97% respectivamente, los cuales entre sí, tienen un polimorfismo de sólo el 7,81%.

Tabla 3: Porcentaje de heterocigosis de los cultivares y porcentaje de polimorfismo entre ellos.

	G	Q	17	RP	ZG
Gema FCA (G)	1,56	16,92	23,21	38,10	40,00
Querubín FCA (Q)		3,08	24,62	46,88	46,97
ToUNR17 (17)			1,56	41,27	35,38
Red Purple (RP)				1,59	7,81
Zebra Green (ZG)					0

En la Figura 5 se muestra el dendrograma resultante de utilizar los datos moleculares de los 65 marcadores InDel que amplificaron correctamente y los cuatro funcionales (FW2.2, FW3.2, FAS y LC). En color rojo se presentan los valores de significancia au (en porcentaje) obtenidos para cada agrupamiento. El valor au es un valor de significancia que indica el porcentaje de veces del total de re-muestreos que se formó cada agrupamiento. Se encontraron dos grupos separados a una altura de 80. Uno de los grupos está integrado por Red Purple y Zebra Green que los separa una altura de 10 y presentan un 100% de au. Red Purple y Zebra Green fueron también aquellos que menos se diferenciaron del testigo Caimanta con un 13,11 y 9,38% de polimorfismo respectivamente. El otro grupo está formado por ToUNR17, Querubín FCA y Gema FCA y se separan a una altura de 35 (au = 99). Luego, Gema FCA y Querubín FCA conforman otro agrupamiento y se diferencian a una altura de 25 (au = 82).

Figura 5: Distancia genética entre los cinco cultivares progenitores.



au: porcentaje de veces del total de re-muestréos que se formó cada agrupamiento.

CONCLUSIONES PARCIALES

Existe un alto polimorfismo molecular entre los cultivares seleccionados como progenitores del diseño dialélico.

Las distancias genéticas y el agrupamiento entre los cinco progenitores responden al origen de los cultivares.

CAPÍTULO II: Caracterización Genética y Agronómica

Objetivos Específicos

1. Caracterizar en su aspecto agronómico y genético híbridos obtenidos a partir de cinco cultivares de tomate.
2. Estimar en los cruzamientos recíprocos efectos maternos y recíprocos que pueden afectar caracteres de interés agronómico.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material Vegetal

Se utilizaron los materiales descritos en el capítulo anterior como genotipos progenitores. A partir de ellos se realizó un cruzamiento dialélico completo, según el Método 1 del modelo de Griffing (Griffing, 1956), en el que se incluyeron los cinco cultivares y los diez híbridos entre ellos con sus recíprocos según la Tabla 4.

Tabla 4: Representación del cruzamiento dialélico con recíprocos.

	Gema FCA	Querubín FCA	ToUNR17	Red Purple	Zebra Green
Gema FCA (G)		G x Q	G x 17	G x RP	G x ZG
Querubín FCA (Q)	Q x G		Q x 17	Q x RP	Q x ZG
ToUNR17 (17)	17 x G	17 x Q		17 x RP	17 x ZG
Red Purple (RP)	RP x G	RP x Q	RP x 17		RP x ZG
Zebra Green (ZG)	ZG x G	ZG x Q	ZG x 17	ZG x RP	

Las semillas F₁ se obtuvieron mediante castraciones manuales siguiendo la técnica descrita por Rick (1973). Las flores utilizadas como progenitor femenino fueron emasculadas un día antes de la apertura de la flor (estimado por el cambio de color de la corola de amarillo pálido a amarillo crema) y se polinizaron el mismo día. En la Figura 6 se muestra uno de los frutos producto de los cruzamientos manuales que contiene semilla F₁. Como testigos se utilizaron dos híbridos comerciales de amplia difusión en el Cinturón Hortícola de Rosario, Houdini (H) y Zatará (Z). Houdini tiene frutos de forma achatada, tamaño grande y rojos a la madurez. Por su parte, los frutos de Zatará son de forma perita tipo *cherry*, tamaño pequeño y rojos cuando están maduros.

Figura 6: Fruto híbrido en crecimiento resultante del cruzamiento entre Red Purple y Zebra Green.



Se sembraron 12 semillas de cada progenitor y cada F_1 , en bandejas plásticas para almácigos. Se trasladaron a invernáculo ocho plantas de cada uno de los genotipos siguiendo un diseño completamente aleatorizado, cuando se detectó la presencia de cuatro hojas verdaderas totalmente desplegadas (a los 45 días de la siembra). Las evaluaciones fenotípicas se llevaron a cabo en condición de invernáculo o en laboratorio a $25 \pm 3^\circ\text{C}$ dependiendo del carácter a medir. Los caracteres evaluados corresponden a características de crecimiento vegetativo, estructuras reproductivas y caracteres de calidad que fueron evaluados en planta y fruto. Se trasladaron 216 plantas y se evaluaron un total de 2540 frutos.

Todos los ensayos se realizaron en condición de invernáculo (Figura 7) en la Sección Horticultura del Campo Experimental "José F. Villarino" (Zavalla, Santa Fe), y en el Laboratorio de la Cátedra de Genética de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Rosario (FCA-UNR) ubicados a 31° LS y 61° LO. El ensayo se llevó a cabo en el ciclo de cultivo 2015-16.

Figura 7: Invernáculo de la Sección Horticultura del Campo Experimental "José F. Villarino".



Caracterización Fenotípica

Caracteres de planta

En cada planta, a los 60 días después del trasplante, se evaluaron los siguientes caracteres:

- Perímetro basal (Pb), medio (Pm) y apical (Pa) del tallo (en cm).
- Longitud de entrenudo entre el segundo y tercer nudo (LE, en cm).
- Número de inflorescencias por planta (Infl).
- Número de flores por inflorescencia (Flor/Infl).

Caracteres de fruto

Cosechados al estado pintón

En cada planta, a lo largo de su ciclo productivo, se cosecharon al menos 8 frutos al estado pintón (10 % de la superficie con coloración de madurez), que es el

estado en el cual se detectan visualmente los primeros síntomas de acumulación de pigmentos (Giovannoni, 2004), y se evaluaron los siguientes caracteres:

- Forma: como cociente entre la altura y diámetro.
- Peso (en g).
- Color, a través del cociente a/b donde a es la absorbancia a longitudes de onda de 540 nm y b absorbancia a longitudes de onda de 675 nm, que fueron determinados con un Chromameter CR 400. El rango de variación de estos parámetros es para a desde + 60 para tonos rojos a - 60 para tonos verdes, para b desde + 60 para amarillos a - 60 para azules y el parámetro L que va desde 0 para negro a 100 para blanco. El valor de los parámetros de color de las muestras se obtuvo promediando las medidas obtenidas de tres lecturas en la zona ecuatorial de cada fruto. Estos parámetros medidos en estado pintón fueron denominados a_1/b_1 y L_1 .
- Dureza (D_1): medida sobre el plano ecuatorial, en dos áreas opuestas del fruto con un durómetro tipo Shore A (Durofel) con una puntera de 0,10 cm².
- Vida poscosecha (V_p): como los días transcurridos desde la cosecha hasta el inicio del ablandamiento del fruto. Para evaluar este carácter los frutos cosechados se almacenaron a $25 \pm 3^\circ\text{C}$ en una estantería (Figura 8). Siguiendo la metodología propuesta por Schuelter et al. (2002) de manera que día por medio se los evaluó y se descartó aquellos frutos que sus características se hayan deteriorado por presentar excesivo ablandamiento o arrugamiento, considerando que el consumidor los rechazaría en dicho estado.

Figura 8: Frutos cosechados al estado pintón y almacenados en estantería a 25 ± 3 °C hasta el momento de descarte.



Cosechados al estado maduro

En frutos cosechados al estado maduro (estado en el cual el fruto presenta más del 90% de su superficie con el color de madurez (Nuez, 1991) se evaluaron los siguientes caracteres:

- Los parámetros de Color a/b y L explicados precedentemente a los que en este estado se los denominó a2/b2 y L2.
- El parámetro Dureza explicado anteriormente al que en este estado se lo denominó D2.
- Número de lóculos (Loc).
- Contenido en sólidos solubles (SS, en °Brix): porcentaje de glucosa más fructosa del jugo homogeneizado, medido con un refractómetro manual.
- Acidez: medida a través del pH del jugo homogeneizado y de la acidez titulable (AT) (en gramos de ácido cítrico/100 gramos de jugo homogeneizado) calculada a partir del volumen de NaOH 0,1N necesario para llevar a 8,1 el pH de 10 g de jugo disueltos en 100 ml de agua destilada.

Para los caracteres SS, pH y AT la unidad experimental fue la muestra de jugo obtenida a partir de tres a ocho frutos por planta dependiendo del tamaño del fruto. Para los demás caracteres la unidad experimental fue el fruto.

Análisis de los datos

Para verificar la distribución normal de los caracteres cuantitativos evaluados en todos los genotipos se utilizó la prueba de Shapiro-Wilk (1965). Se consideró normal a una variable cuando el W^* fue cercano a 1 y la probabilidad asociada (p) menor al 5%. Se compararon las medias de cada carácter por genotipo por Análisis de la Variancia (ANOVA) y diferencia mínima significativa (DMS). Se analizaron los genotipos considerando 3 grupos distintos. En el grupo de análisis 1 (G1) se incluyó a todos los genotipos del ensayo incluyendo a los híbridos testigo. En el grupo de análisis 2 (G2) se incluyó sólo a los cinco cultivares progenitores. En el grupo de análisis 3 (G3) se incluyó únicamente a los híbridos resultantes del ensayo dialélico con recíprocos. Estos análisis se realizaron con el programa estadístico InfoStat (Di Rienzo et al. 2001).

Estimación de parámetros genéticos

Se calculó heterosis, definida como el incremento dimensional del híbrido respecto al mejor de sus padres para un carácter dado. A través del DMS calculado por ANOVA se comparó el valor de cada híbrido con el valor del mayor de sus padres.

A partir del análisis dialélico (Griffing 1956, Modelo 1) se estimó aptitud combinatoria general (gca), aptitud combinatoria específica (sca) y efectos recíprocos.

Por Hayman (1954, 1963) se estimó heredabilidad en sentido amplio y estricto, efectos aditivos, no aditivos, maternos y recíprocos.

Para ambos análisis se utilizó el paquete "*Diallel Analysis R*" con el programa estadístico R (R Core Team 2014).

Se obtuvo y graficó la relación W_r/V_r para todos los caracteres, los que relacionan la matriz de la variancia de los progenitores en los cruzamientos en los

que interviene (V_r) y la covariancia entre los progenitores y su progenie (W_r), de acuerdo a Falconer y Mackay (1996).

RESULTADOS

Los resultados se presentan ordenados de acuerdo al estado de desarrollo de la planta en que fueron tomados los datos.

Caracteres evaluados en planta

Los caracteres medidos en planta resultaron todos de distribución normal. En la Tabla 5 se muestran los valores medios (\pm error estándar), valores del estadístico F de Snedecor y DMS entre tres grupos distintos de genotipos para los caracteres de planta Perímetro basal (Pb), Perímetro apical (Pa), Longitud de Entrenudos (LE) y Número de Inflorescencias (Infl). Primero se presentan los progenitores, luego los híbridos resultantes del dialélico, los dos híbridos testigo y por último los valores de F y DMS de G1, G2 y G3. A continuación de la Tabla 6 se presentan en gráficos de barras los valores para los caracteres Pm y Flor/Infl, que son aquellos en que existen mayores diferencias entre los genotipos teniendo en cuenta su elevado valor de F en los ANOVA.

Tabla 5: Valores medios (\pm error estándar), valores del estadístico F de Snedecor y DMS entre genotipos para los caracteres de planta.

Genotipo	Pb	Pa	LE	Infl
Gema FCA (G)	4,38 \pm 0,20	3,05 \pm 0,21	3,73 \pm 0,30	10,25 \pm 0,37
Querubín FCA (Q)	4,40 \pm 0,27	2,70 \pm 0,13	4,55 \pm 0,64	8,00 \pm 0,37
ToUNR17 (17)	4,00 \pm 0,12	1,97 \pm 0,09	4,97 \pm 0,24	8,00 \pm 1,08
Red Purple (RP)	4,72 \pm 0,25	3,93 \pm 0,37	4,10 \pm 0,36	8,75 \pm 0,31
Zebra Green (ZG)	5,00 \pm 0,22	4,18 \pm 0,68	3,90 \pm 0,61	8,00 \pm 0,42
17 x G	4,70 \pm 0,22	3,77 \pm 0,30	3,37 \pm 0,18	8,38 \pm 0,38
17 x Q	4,58 \pm 0,24	4,28 \pm 0,31	2,82 \pm 0,29	8,00 \pm 0,27
17 x RP	4,83 \pm 0,40	4,92 \pm 0,33	3,33 \pm 0,42	8,63 \pm 0,60
17 x ZG	5,78 \pm 0,20	5,17 \pm 0,28	3,57 \pm 0,55	7,25 \pm 0,25
G x 17	4,67 \pm 0,42	3,67 \pm 0,42	2,15 \pm 0,30	8,88 \pm 0,30
G x Q	4,50 \pm 0,29	3,10 \pm 0,14	2,43 \pm 0,25	9,80 \pm 0,58
G x RP	5,17 \pm 0,40	3,47 \pm 0,25	4,33 \pm 0,61	9,88 \pm 0,72
G x ZG	5,47 \pm 0,33	4,35 \pm 0,57	3,70 \pm 0,49	8,88 \pm 0,30
Q x 17	5,07 \pm 0,31	4,12 \pm 0,32	4,10 \pm 0,39	8,67 \pm 0,49
Q x G	3,95 \pm 0,28	2,82 \pm 0,30	3,75 \pm 0,57	10,00 \pm 0,45
Q x RP	4,30 \pm 0,32	2,72 \pm 0,22	4,00 \pm 0,45	9,00 \pm 0,63
Q x ZG	4,80 \pm 0,19	4,35 \pm 0,36	3,64 \pm 0,20	8,13 \pm 0,35
RP x 17	4,60 \pm 0,31	4,43 \pm 0,81	3,13 \pm 0,13	6,67 \pm 0,33
RP x G	5,94 \pm 0,52	3,88 \pm 0,30	4,56 \pm 0,40	9,38 \pm 0,63
RP x Q	5,17 \pm 0,31	3,77 \pm 0,20	4,45 \pm 0,62	8,29 \pm 0,42
RP x ZG	6,47 \pm 0,54	4,55 \pm 0,30	4,02 \pm 0,13	8,29 \pm 0,42
ZG x 17	6,24 \pm 0,34	4,62 \pm 0,44	3,26 \pm 0,17	7,50 \pm 0,38
ZG x G	6,36 \pm 0,56	4,32 \pm 0,13	3,42 \pm 0,17	8,86 \pm 0,51
ZG x Q	5,93 \pm 0,29	4,03 \pm 0,14	2,77 \pm 0,45	8,25 \pm 0,45
ZG x RP	5,60 \pm 0,23	5,18 \pm 0,28	5,30 \pm 0,60	8,13 \pm 0,30
Houdini	6,33 \pm 0,37	4,33 \pm 0,48	4,43 \pm 0,64	8,20 \pm 0,73
Zatara	6,23 \pm 0,48	2,97 \pm 0,18	4,37 \pm 0,75	8,71 \pm 0,68
F	4,64***	4,82***	2,67***	2,75***
DMS	1,32	1,32	1,67	1,81
F'	2,06 ns	5,09***	1,09 ns	4,96***
DMS'	-	1,55	-	1,84
F''	4,24***	4,18***	2,99***	2,93***
DMS''	1,34	1,27	1,59	1,75

Pb: perímetro basal (cm); **Pa:** perímetro apical (cm); **LE:** longitud de entrenudo (cm) medido entre el 2° y 3° nudo; **Infl:** inflorescencias por planta;

F: es el valor de distribución F de Snedecor considerando a todos los genotipos ensayados (G1);

DMS: es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por prueba de Fischer asociada a **F**; **F':** es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los progenitores del dialélico (G2); **DMS':** es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por prueba de Fischer asociada a **F'**; **F'':** es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los híbridos resultantes del dialélico (G3); **DMS'':** es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por prueba de Fischer asociada a **F''**.

ns: diferencias no significativas; *****:** $p < 0,001$.

Las celdas resaltadas en gris muestran los valores híbridos que presentaron heterosis para el carácter correspondiente.

Todos los caracteres evaluados en la tabla tienen diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) cuando se consideraron todos los genotipos (G1). Considerando al grupo de análisis 2 (G2) se encontraron diferencias significativas ($p < 0,001$) para Perímetro apical (Pa) e Inflorescencias por planta (Infl) y sin diferencias significativas ($p > 0,05$) para Perímetro basal (Pb) y Longitud de entrenudo (LE). Al analizar sólo a los híbridos resultantes del dialélico, grupo de análisis 3 (G3), se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) para Pb, Pa, LE e Infl. Se encontró heterosis en algunos híbridos para los caracteres Pb y Pa.

Para Pb se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) en G1 y G3. Entre los progenitores no se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$). Teniendo en cuenta al primer grupo, Houdini, RP x ZG, ZG x G, ZG x 17, Zatará, RP x G, ZG x Q, 17 x ZG, ZG x RP y G x ZG tuvieron los valores medios (\pm error estándar) más altos que varían entre $5,47 \pm 0,33$ para G x ZG y $6,33 \pm 0,37$ para Houdini pero sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$). Para G3 se encontró que los que mayor valor de Pb presentan son: RP x ZG, ZG x G, ZG x 17, RP x G, ZG x Q, 17 x ZG, ZG x RP y G x ZG sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$). Los híbridos RP x G y ZG x G fueron superiores a sus padres con valores medios (\pm error estándar) de $5,94 \pm 0,52$ y $6,36 \pm 0,56$ respectivamente.

Para Pa se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) considerando a todos los grupos de análisis con valores medios (\pm error estándar) que varían desde $1,97 \pm 0,09$ (ToUNR17) a $5,18 \pm 0,28$ (ZG x RP). Al analizar G1 se encontró que el mayor valor lo tienen los genotipos ZG x RP, 17 x ZG, 17 x RP, ZG x 17, RP x ZG, RP x 17, G x ZG, Q x ZG, Houdini, ZG x G, 17 x Q, Zebra Green, Q x 17, ZG x Q, Red Purple y RP x G sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$). Al analizar G2 se obtuvo que Zebra Green, Red Purple, Gema FCA y Querubín FCA son los de mayor Pa con valores medios (\pm error estándar) de $4,18 \pm 0,68$, $3,93 \pm 0,37$, $3,05 \pm 0,21$ y $2,70 \pm 0,13$ respectivamente y sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$). Para G3 se encontró que el mayor valor corresponde a ZG x RP, 17 x ZG, 17 x RP, ZG x 17, RP x ZG, RP x 17, Q x ZG, G x ZG, ZG x G, 17 x Q, Q x 17, ZG x Q y RP x G con valores medios (\pm error estándar) que van desde $3,88 \pm 0,30$ (RP x G) hasta $5,18 \pm 0,28$ (ZG x RP) sin diferencias significativas entre ellos ($p >$

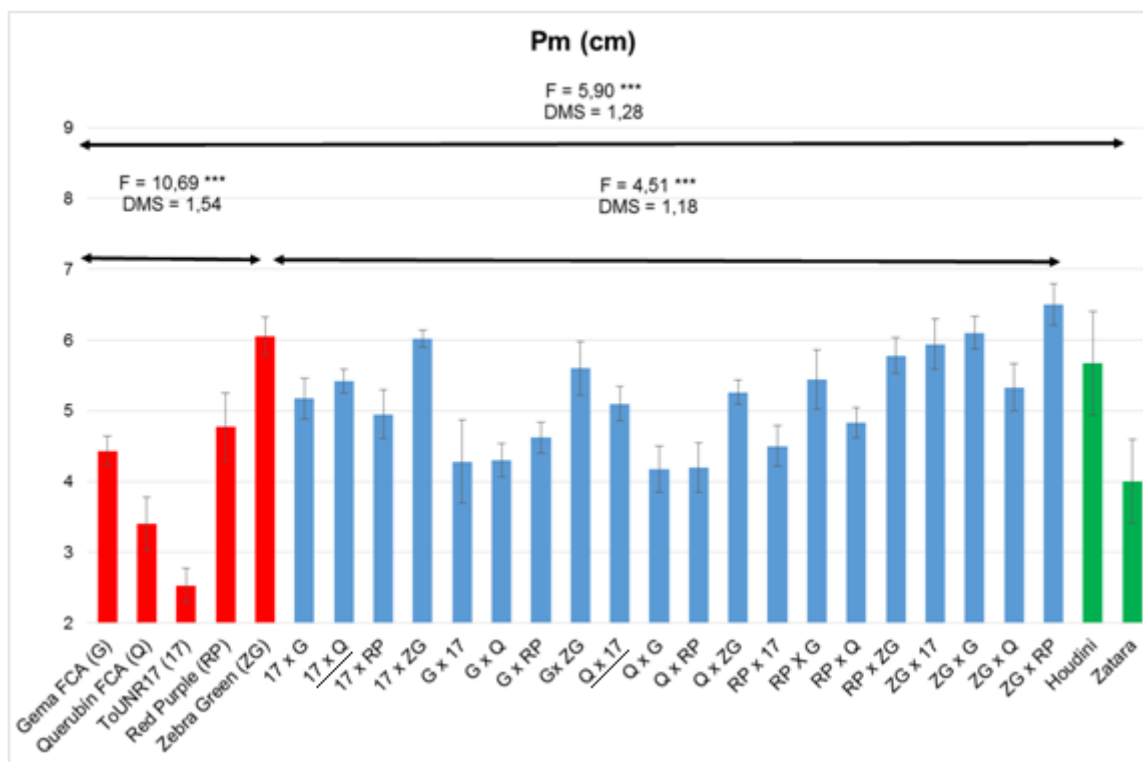
0,05). Los híbridos 17 x Q y su recíproco presentaron heterosis con valores medios (\pm error estándar) de $4,28 \pm 0,31$ y $4,12 \pm 0,32$ respectivamente.

Para el carácter LE, al igual que para Pb, se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) considerando a G1 y G3. No resultando así para G2, donde no se encontraron diferencias significativas entre los genotipos ($p > 0,05$). En G1 se encontró que al mayor valor de LE lo alcanzaron ZG x RP, ToUNR17, RP x G, RP x Q, Houdini, Zatará, G x RP, Red Purple, Querubín FCA, Q x 17, RP x ZG, Q x RP, Zebra Green, Q x G, Gema FCA y G x ZG con valores medios (\pm error estándar) que varían de $3,70 \pm 0,49$ (G x ZG) a $5,30 \pm 0,60$ (ZG x RP) sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$). Al considerar a G3, se encontró que los genotipos con mayor LE son ZG x RP, RP x G, RP x Q, G x RP, Q x 17, RP x ZG, Q x RP, Q x G y G x ZG sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$). Ningún híbrido mostró heterosis.

Para el carácter Inflorescencias por planta (Infl) se encontró que existen diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) para los tres grupos de análisis. Al considerar a G1 se obtuvo que aquellos que mayor número de inflorescencias por planta fueron Gema FCA, Q x G, G x RP, G x Q, RP x G, Q x RP, G x ZG, G x 17, ZG x G, Red Purple, Zatará, Q x 17 y 17 x RP sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$). Cuando se analizó a G2 se encontró que Gema FCA y Red Purple fueron los que mayor Infl tuvieron con $10,25 \pm 0,37$ y $8,75 \pm 0,31$ respectivamente sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$). Considerando a G3 se encontró que aquellos con mayor Infl fueron Q x G, G x RP, G x Q, RP x G, Q x RP, G x ZG, G x 17, ZG x G, Q x 17, 17 x RP, 17 x G y RP x ZG con valores medios (\pm error estándar) que van desde $8,29 \pm 0,42$ (RP x Q) hasta $10,00 \pm 0,45$ (Q x G) sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$).

En la Figura 9 se muestran los valores medios (\pm error estándar), valores del estadístico F de Snedecor y DMS entre los distintos grupos de análisis representados por la extensión de los vectores graficado para el Perímetro medio (Pm) del tallo de la planta. En el eje vertical se grafica la variable y en el horizontal los distintos genotipos comenzando por los progenitores, luego los híbridos del dialélico y por último los dos híbridos testigo. Ningún híbrido mostró heterosis.

Figura 9: Valores medios (\pm error estándar) para el Perímetro medio (Pm) del tallo de la planta, valores del estadístico F de Snedecor y diferencia mínima significativa (DMS) entre los distintos grupos de análisis representados por la extensión de los vectores.



Pm: perímetro medio (cm).

F: es el valor de distribución F de Snedecor considerando a todos los genotipos ensayados (G1); **DMS:** es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F**; **F'**: es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los progenitores del dialélico (G2); **DMS'**: es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F'**; **F'':** es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los híbridos resultantes del dialélico (G3); **DMS'':** es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F''**.

***: $p < 0,001$.

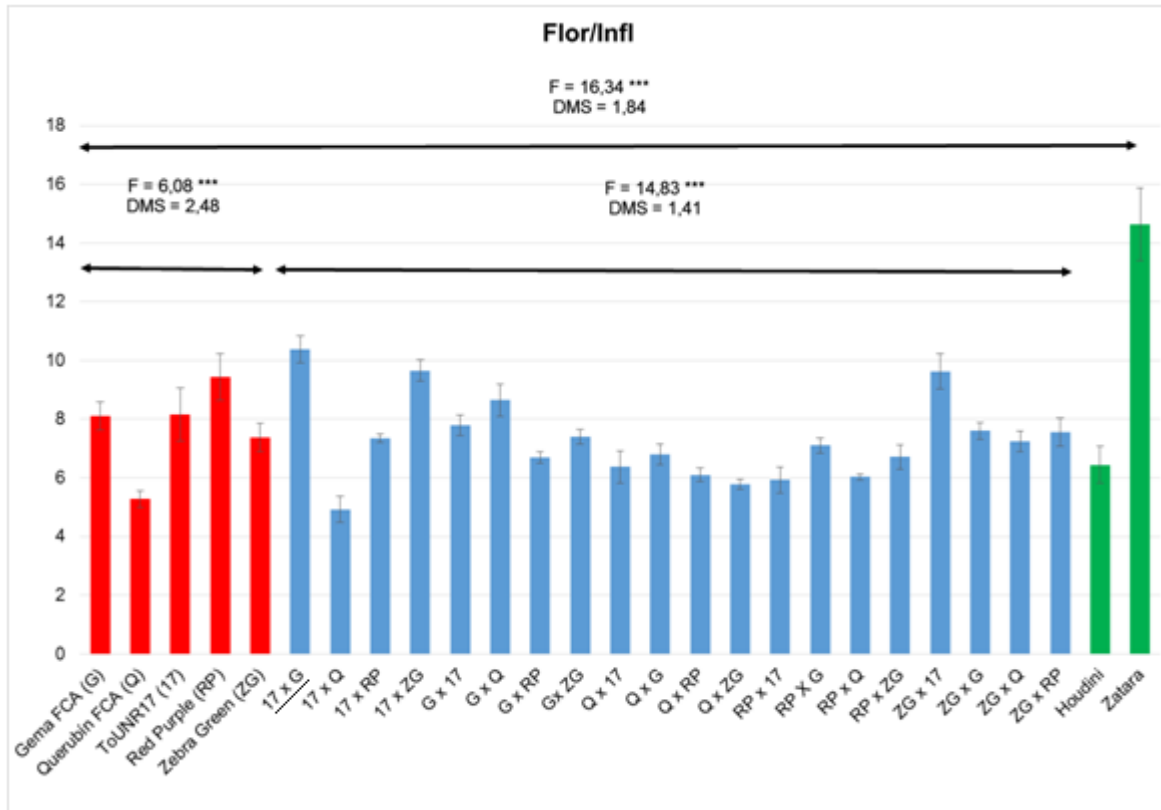
Se muestra subrayado el híbrido que presentó heterosis.

Como se muestra en la Figura 9, para Pm se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) en los tres grupos de análisis realizados. Al considerar a G1 se encontró que los que menor Pm presentaron son ToUNR17, Querubín FCA y Zatará con valores medios (\pm error estándar) de $2,53 \pm 0,24$; $3,40 \pm 0,37$ y $4,00 \pm 0,59$ respectivamente y sin diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ellos. Los que mayor Pm tuvieron son ZG x RP, ZG x G, Zebra Green, 17 x ZG, ZG x 17, RP x ZG, Houdini, G x ZG, RP x G, 17 x Q y ZG x Q con valores medios (\pm error estándar) que van desde $5,33 \pm 0,33$ para ZG x Q hasta $6,50 \pm 0,29$ para ZG x RP.

Cuando se analizó a G2 se encontró que ToUNR17 y Querubín FCA obtuvieron los menores valores de Pm y sin diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ellos. Por otro lado, los mayores valores corresponden a Red Purple y Zebra Green con valores medios (\pm error estándar) de $4,77 \pm 0,48$ y $6,05 \pm 0,27$ respectivamente sin diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ellos. Considerando a G3 se encontró que los menores valores corresponden a Q x G, Q x RP, G x 17, G x Q, RP x 17, G x RP, RP x Q, 17 x RP, Q x 17 y Q x G sin diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ellos. Los mayores valores de Pm lo tuvieron ZG x RP, ZG x G, 17 x ZG, ZG x 17, RP x ZG, G x ZG, RP x G, 17 x Q y ZG x Q sin diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ellos. Se encontró heterosis en los híbridos 17 x Q y su recíproco con valores medios (\pm error estándar) de $5,42 \pm 0,17$ y $5,10 \pm 0,24$ respectivamente.

En la Figura 10 se muestran los valores medios (\pm error estándar), valores del estadístico F de Snedecor y diferencia mínima significativa (DMS) entre los distintos grupos para el Número de Flores por Inflorescencia (Flor/Infl).

Figura 10: Valores medios (\pm error estándar) para el Número de Flores por Inflorescencia por planta, valores del estadístico F de Snedecor y diferencia mínima significativa (DMS) entre los distintos grupos de análisis representados por la extensión de los vectores graficado.



Flor/Infl: flores por inflorescencia.

F: es el valor de distribución F de Snedecor considerando a todos los genotipos ensayados (grupo de análisis 1 o G1); **DMS:** es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F**; **F'**: es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los progenitores del dialélico (grupo de análisis 2 o G2); **DMS'**: es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F'**; **F''**: es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los híbridos resultantes del dialélico (grupo de análisis 3 o G3); **DMS''**: es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F''**.

***: $p < 0,001$.

Se muestra subrayado el híbrido que presentó heterosis.

Para el carácter Flor/Infl se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) para los tres grupos de análisis (Figura 10). Los valores medios (\pm error estándar) oscilan de $4,93 \pm 0,44$ para 17 x Q a $14,63 \pm 1,24$ en el caso de Zatará. El mayor número de flores por inflorescencia considerando a todos los genotipos corresponde a Zatará. Analizando sólo a los progenitores, Red Purple, ToUNR17, Gema FCA y Zebra Green presentaron los mayores valores de Flor/Infl sin

diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ellos con un valor medio (\pm error estándar) de $9,43 \pm 0,80$; $8,15 \pm 0,90$; $8,10 \pm 0,49$ y $7,38 \pm 0,48$ respectivamente. Tomando en consideración únicamente a los híbridos derivados se encontró que 17 x G, 17 x ZG y ZG x 17 fueron los que mayor valor obtuvieron sin diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ellos con valores medios (\pm error estándar) de $10,38 \pm 0,45$, $9,65 \pm 0,37$ y $9,63 \pm 0,59$ respectivamente. Se encontró heterosis en el híbrido 17 x G con un valor medio (\pm error estándar) de $10,38 \pm 0,45$.

En la Tabla 6 se muestra el análisis de Griffing, indicando en las columnas los caracteres evaluados en planta con sus respectivos grados de libertad (gl), cuadrados medios (CM) y valor F de Snedecor. En las filas la aptitud combinatoria general (gca), aptitud combinatoria específica (sca), los efectos recíprocos, el error y el total.

Tabla 6: Análisis de Griffing para caracteres de planta.

	Pb			Pm			Pa			LE			Infl			Flor/infl		
	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F
gca	4	1,38	18,40 ***	4	2,76	43,75 ***	4	1,75	23,15 ***	4	0,59	5,01 ***	4	3,27	17,53 ***	4	4,54	28,04 ***
sca	10	0,47	6,25 ***	10	0,73	11,55 ***	10	0,75	9,95 ***	10	0,74	6,33 ***	10	0,19	1,05 ns	10	2,05	12,70 ***
recíproco	10	0,25	3,34 ***	10	0,15	2,34 **	10	0,12	1,59 ns	10	0,39	3,31 ***	10	0,27	1,46 ns	10	0,86	5,31 ***
error	103	0,07		103	0,06		103	0,08		103	0,12		145	0,19		145	0,16	
total	127			127			127			127			169			169		

Pb: perímetro basal (cm); **Pm:** perímetro medio (cm); **Pa:** perímetro apical (cm); **LE:** longitud del segundo al tercer nudo; **Infl:** inflorescencias por planta; **Flor/Infl:** flores por inflorescencia. **gl:** grados de libertad; **CM:** cuadrado medio; **F:** es el valor de distribución F de Snedecor considerando a los progenitores y los híbridos resultantes del dialélico completo.

gca: aptitud combinatoria general; **sca:** aptitud combinatoria específica.

ns: diferencias no significativas; ****:** $p < 0,01$; *****:** $p < 0,001$.

Puede observarse que para todos los caracteres evaluados en planta tanto para gca como sca se encontraron efectos altamente significativos ($p < 0,001$), a excepción del carácter Infl donde para sca no se encontraron diferencias ($p > 0,05$). Los efectos recíprocos fueron significativos al 0,1% ($p < 0,001$) para Pb, LE y Flor/Infl y significativos al 1% ($p < 0,01$) para Pm. No se encontraron efectos recíprocos significativos ($p > 0,05$) tanto para Pa como Infl.

En la Tabla 7 se muestra un conjunto de matrices que corresponden a cada uno de los distintos caracteres evaluados en planta. En las filas están los progenitores femeninos de los cruzamientos y en las columnas los progenitores

masculinos. Dentro de cada matriz se encuentran los valores de gca de los progenitores (en la diagonal marcada en gris) y la de sca en los híbridos.

Tabla 7: Valores de gca y sca para los caracteres de planta.

Pb						Pm						Pa					
	G	Q	17	RP	ZG		G	Q	17	RP	ZG		G	Q	17	RP	ZG
Gema FCA (G)	-0,11	-0,37	-0,05	0,52	0,36	Gema FCA (G)	-0,13	0,17	0,21	0,13	0,12	Gema FCA (G)	-0,35	-0,15	0,17	-0,06	0,19
Querubin FCA (Q)	0,28	-0,35	0,34	-0,06	0,06	Querubin FCA (Q)	0,07	-0,45	1,06	-0,07	-0,12	Querubin FCA (Q)	0,14	-0,43	0,74	-0,40	0,13
ToUNR17 (17)	-0,02	0,25	-0,22	-0,22	0,56	ToUNR17 (17)	-0,44	-0,16	-0,34	0,03	0,46	ToUNR17 (17)	-0,05	-0,08	0,00	0,60	0,40
Red Purple (RP)	-0,39	-0,43	0,12	0,09	0,28	Red Purple (RP)	-0,41	-0,32	0,23	0,05	0,23	Red Purple (RP)	-0,21	-0,53	0,24	0,18	0,19
Zebra Green (ZG)	-0,45	-0,57	-0,23	0,43	0,60	Zebra Green (ZG)	-0,25	-0,04	0,04	-0,36	0,88	Zebra Green (ZG)	0,02	0,16	0,27	-0,31	0,60

LE						Infl						Flor/Infl					
	G	Q	17	RP	ZG		G	Q	17	RP	ZG		G	Q	17	RP	ZG
Gema FCA (G)	-0,22	-0,40	-0,59	0,53	0,03	Gema FCA (G)	0,90	0,39	-0,27	0,15	-0,16	Gema FCA (G)	0,50	0,98	0,75	-0,83	-0,63
Querubin FCA (Q)	-0,66	-0,03	-0,08	0,12	-0,52	Querubin FCA (Q)	-0,10	0,06	0,28	0,01	0,00	Querubin FCA (Q)	0,92	-1,12	-1,07	-0,05	0,00
ToUNR17 (17)	-0,61	0,64	-0,17	-0,73	-0,17	ToUNR17 (17)	0,25	0,33	-0,56	-0,37	-0,20	ToUNR17 (17)	-1,29	0,72	0,47	-1,06	1,53
Red Purple (RP)	-0,11	-0,23	0,10	0,40	0,51	Red Purple (RP)	0,25	0,36	0,98	0,02	0,06	Red Purple (RP)	-0,20	0,04	0,71	-0,13	-0,37
Zebra Green (ZG)	0,14	0,44	0,15	-0,64	0,01	Zebra Green (ZG)	0,01	-0,06	-0,13	0,08	-0,43	Zebra Green (ZG)	-0,10	-0,74	0,01	-0,42	0,27

Para Pb se encontraron valores extremos de gca para Zebra Green con 0,60 y de sca para los híbridos ZG x Q y 17 x ZG con valores de -0,57 y 0,56 respectivamente.

Para Pm el mayor valor de gca corresponde a Zebra Green con 0,88. El valor más extremo de sca corresponde al híbrido Q x 17 con 1,06.

Para Pa nuevamente Zebra Green tiene el mayor valor de gca con 0,60. El mayor sca es el de Q x 17 con 0,74.

Para LE, Red Purple tiene el mayor valor de gca con 0,40. Los híbridos con sca más extremos son Q x G, 17 x Q, 17 x G y G x 17 con valores de -0,66, 0,64, -0,61 y -0,59 respectivamente.

Para Infl el mayor valor de gca corresponde a Gema FCA con 0,90. Para este carácter, sca resultó no significativo ($p > 0,05$) en el análisis de Griffing.

Para Flor/Infl, Gema FCA tiene el mayor valor de gca con 0,50 seguido de ToUNR17 con 0,47. ToUNR17 en combinación híbrida es el que mayores valores de sca presenta. El mayor efecto de sca corresponde a 17 x ZG con un valor de 1,53.

En la Tabla 8 se presenta el análisis de Hayman para caracteres de planta. En las filas se muestran los caracteres y para cada uno de ellos los grados de libertad (gl), cuadrados medios (CM) y valores de F para repetición, tratamiento, efectos aditivos, no aditivos, maternos, recíprocos. También se muestran el error y total.

Tabla 8: Análisis de Hayman para caracteres de planta.

	Pb			Pm			Pa			LE			Infl			Flor/infl		
	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F
repetición	7	0,88	1,47 ns	7	1,33	2,64 *	7	0,80	1,32 ns	7	1,65	1,76 ns	7	1,87	1,26	7	0,52	0,40 ns
tratamiento	24	2,78	4,64 ***	24	3,52	6,97 ***	24	3,15	5,20 ***	24	2,65	2,82 ***	24	4,58	3,07 ***	24	14,45	11,16 ***
aditivo	4	5,71	9,53 ***	4	8,13	16,10 ***	4	4,24	7,00 ***	4	4,39	4,68 **	4	55,15	37,01 ***	4	68,96	53,28 ***
no aditivo	10	-	ns	10	-	ns	10	-	ns	10	-	ns	10	-	ns	10	-	ns
materno	4	2,79	4,66 **	4	6,08	12,04 ***	4	5,06	8,36 ***	4	6,29	6,71 ***	4	19,48	13,08 ***	4	22,15	17,11 ***
recíproco	6	1,22	2,03 ns	6	-	ns	6	-	ns	6	-	ns	6	1,85	1,24 ns	6	-	ns
error	103	0,6		103	0,51		103	0,61		103	0,938		145	1,49		145	1,29	
total	134			134			134			134			176			176		

Pb: perímetro basal (cm); **Pm:** perímetro medio (cm); **Pa:** perímetro apical (cm); **LE:** longitud del segundo al tercer nudo; **Infl:** inflorescencias por planta; **Flor/Infl:** flores por inflorescencia.

gl: grados de libertad; **CM:** cuadrado medio; **F:** es el valor de distribución F de Snedecor considerando a los progenitores y los híbridos resultantes del dialélico completo.

ns: diferencias no significativas; *: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$.

Como se muestra en la Tabla 8, se encontraron efectos significativos de tipo aditivo y maternos para todos los caracteres de planta ($p < 0,01$). Sin embargo los efectos no aditivos y recíprocos resultaron no significativos ($p > 0,05$) para los mismos caracteres.

En la Tabla 9 se muestra el análisis de Hayman para el cálculo de heredabilidad en sentido amplio y estricto de los caracteres evaluados en planta. En columnas los caracteres y en las filas la variancia ambiental (E), variancia aditiva (A), variancia genética de la dominancia (D1), variancia genética de la dominancia corregida (D2), variancia genética (G), heredabilidad en sentido amplio (h^2_{ampl}) y heredabilidad en sentido estricto (h^2_{est}).

Tabla 9: Heredabilidad en sentido amplio y estricto por Hayman para los caracteres de planta evaluados.

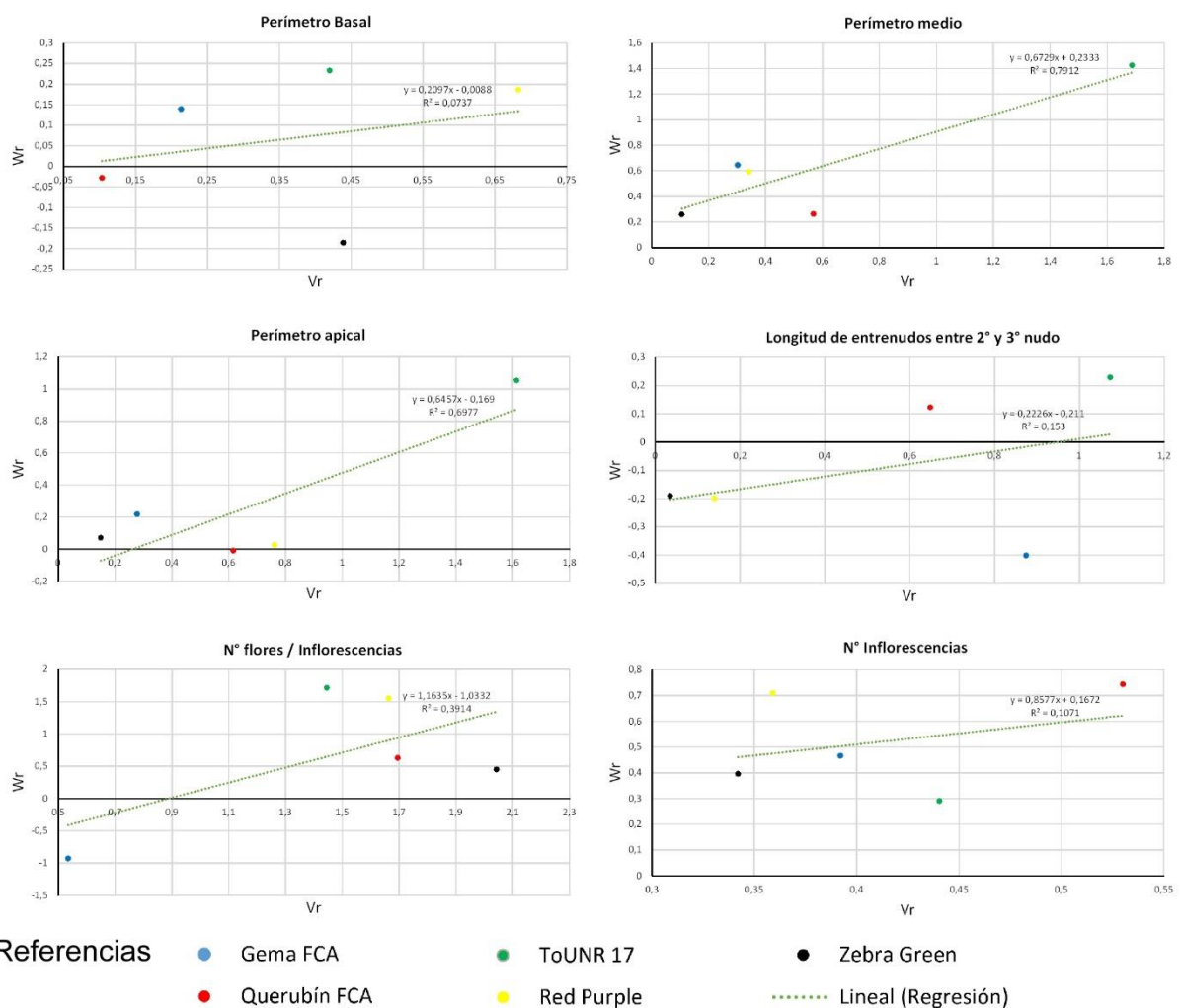
	Pb	Pm	Pa	LE	Infl	Flor/Infl
E	0,07	0,07	0,08	0,12	0,19	0,16
A	0,07	1,73	0,74	0,13	0,77	2,18
D1	1,15	1,47	2,26	2,50	0,03	5,10
D2	1,78	3,33	3,35	2,23	2,54	6,85
G	1,85	5,07	4,09	2,36	3,31	9,03
h^2_{ampl}	0,96	0,99	0,98	0,95	0,95	0,98
h^2_{est}	0,03	0,34	0,18	0,05	0,22	0,24

Pb: perímetro basal; **Pm:** perímetro medio; **Pa:** perímetro apical; **LE:** longitud del segundo al tercer nudo; **Infl:** inflorescencias por planta; **Flor/Infl:** flores por inflorescencia. **E:** variancia ambiental; **A:** variancia aditiva; **D1:** variancia genética de la dominancia; **D2:** variancia genética de la dominancia corregida; **G:** variancia genética; **h^2_{ampl} :** heredabilidad en sentido amplio; **h^2_{est} :** heredabilidad en sentido estricto.

Todos los caracteres de planta tienen una heredabilidad en sentido amplio por encima de 0,95. Respecto a la heredabilidad en el sentido estricto, el mayor valor corresponde al carácter Pm con 0,34 seguido de Flor/Infl e Infl con 0,24 y 0,22 respectivamente. Para Pb y LE la h^2_{est} resultó prácticamente despreciable con valores de 0,03 y 0,05 respectivamente.

La Figura 11 muestra la relación Wv/Vr para los caracteres evaluados en planta. Los puntos corresponden a cada uno de los progenitores.

Figura 11: Gráficos de la relación Wv/Vr para caracteres de planta.



Puede observarse que la recta ajusta mayormente para los caracteres Pm y Pa con valores aproximados del 80 y 70% respectivamente. Para los demás caracteres mostrados el ajuste es bajo ($R^2 < 0,60$) y por tanto no se ajustan al

modelo de este análisis. El mismo criterio se aplicó para los gráficos W_r/V_r de todos los caracteres estudiados en este trabajo.

Para P_m , la pendiente de la recta es distinta de la unidad indicando la presencia de epistasis u otro tipo de interacciones. La intercepción es positiva sugiriendo dominancia parcial. Las variedades que se encuentran cerca del origen como Gema FCA, Querubín FCA, Red Purple y Zebra Green contienen más alelos dominantes para el carácter mientras que ToUNR17 tiene la mayoría de alelos recesivos.

Para P_a ocurre lo mismo a excepción de que la intercepción de la recta con el eje W_r es negativa lo que sugiere sobredominancia para el carácter en cuestión. Como anteriormente se mencionó, se encontró heterosis para este carácter en $17 \times Q$ y su recíproco.

Caracteres evaluados en fruto

Todos los caracteres se distribuyeron normalmente ($p > 0,05$) a excepción de contenido de Sólidos solubles (SS) y Acidez titulable (AT). SS y AT fueron transformados por la función recíproca (INV_SS e INV_AT respectivamente) donde sí se encontró normalidad permitiendo de esa forma el análisis paramétrico de dichos caracteres. En el manuscrito se muestran los valores medios reales de estos caracteres, sin embargo los análisis estadísticos se realizaron con la variable transformada.

En la Tabla 10 se muestran los valores medios (\pm error estándar), valores del estadístico F de Snedecor y diferencia mínima significativa (DMS) entre tres grupos distintos de genotipos para los caracteres de fruto Luminosidad tomado a la cosecha en estado pintón (L1) y los caracteres evaluados en estado rojo maduro Luminosidad (L2), Dureza (D2), Número de Lóculos (Loc), Sólidos Solubles (SS), pH y Acidez Titulable (AT). Primero se presentan los progenitores, luego los híbridos resultantes del dialélico, los dos híbridos testigo y por último los F y DMS de los análisis por G1, G2 y G3. Se presentan en gráficos de barras los caracteres Forma, Peso, a_1/b_1 , D1, V_p y a_2/b_2 por presentar los mayores valores de F en los ANOVA.

Tabla 10: Valores medios (\pm error estándar), valores del estadístico F de Snedecor y diferencia mínima significativa (DMS) entre genotipos para los caracteres de fruto.

Genotipo	L 1	L2	D2	Loc	SS	pH	AT
Gema FCA (G)	44,31 \pm 2,68	37,42 \pm 0,27	49,34 \pm 2,22	2,81 \pm 0,19	5,68 \pm 0,48	4,99 \pm 0,17	4,48 \pm 0,61
Querubín FCA (Q)	43,08 \pm 0,88	37,34 \pm 0,24	48,45 \pm 0,85	3,60 \pm 0,00	7,60 \pm 0,00	4,85 \pm 0,28	6,21 \pm 0,80
ToUNR17 (17)	57,57 \pm 0,67	50,69 \pm 1,06	66,25 \pm 1,25	3,63 \pm 0,38	5,40 \pm 0,40	4,64 \pm 0,05	5,75 \pm 1,25
Red Purple (RP)	46,85 \pm 1,09	39,08 \pm 1,43	40,19 \pm 3,79	5,48 \pm 0,37	6,20 \pm 0,66	4,36 \pm 0,06	6,34 \pm 0,61
Zebra Green (ZG)	51,74 \pm 0,47	46,21 \pm 2,69	38,34 \pm 5,67	3,33 \pm 0,00	6,10 \pm 0,10	4,27 \pm 0,07	9,20 \pm 1,00
17 x G	43,24 \pm 0,60	35,64 \pm 0,65	45,67 \pm 2,68	3,59 \pm 0,16	6,53 \pm 0,29	5,25 \pm 0,12	3,43 \pm 0,27
17 x Q	42,65 \pm 0,91	37,27 \pm 0,01	40,41 \pm 0,98	4,45 \pm 0,70	6,10 \pm 0,10	4,85 \pm 0,08	4,25 \pm 0,25
17 x RP	41,94 \pm 0,47	36,54 \pm 0,47	40,24 \pm 1,16	4,23 \pm 0,28	6,04 \pm 0,35	4,85 \pm 0,09	3,88 \pm 0,14
17 x ZG	47,01 \pm 0,97	37,06 \pm 1,16	42,03 \pm 1,97	4,12 \pm 0,23	5,60 \pm 0,25	4,76 \pm 0,04	4,67 \pm 0,36
G x 17	41,54 \pm 1,11	37,00 \pm 0,11	53,25 \pm 3,13	3,08 \pm 0,20	6,05 \pm 0,81	4,99 \pm 0,17	3,70 \pm 0,65
G x Q	46,93 \pm 1,74	36,54 \pm 1,27	45,13 \pm 1,43	3,23 \pm 0,17	6,70 \pm 0,44	5,01 \pm 0,12	4,58 \pm 0,56
G x RP	42,53 \pm 0,94	36,72 \pm 0,49	39,35 \pm 1,22	3,29 \pm 0,26	5,87 \pm 0,13	4,80 \pm 0,09	3,92 \pm 0,45
G x ZG	45,58 \pm 1,65	37,02 \pm 0,20	35,11 \pm 2,06	2,78 \pm 0,11	4,67 \pm 0,77	4,40 \pm 0,05	5,90 \pm 0,67
Q x 17	43,72 \pm 0,86	38,45 \pm 0,57	48,40 \pm 2,28	3,79 \pm 0,98	6,23 \pm 0,21	4,85 \pm 0,09	4,45 \pm 0,26
Q x G	45,82 \pm 2,69	39,05 \pm 0,90	44,99 \pm 0,55	2,94 \pm 0,22	5,85 \pm 0,69	4,66 \pm 0,16	5,55 \pm 0,67
Q x RP	45,60 \pm 1,63	37,24 \pm 0,23	38,83 \pm 0,51	3,40 \pm 0,21	5,56 \pm 0,19	4,64 \pm 0,08	5,08 \pm 0,35
Q x ZG	42,87 \pm 1,18	38,51 \pm 0,54	42,27 \pm 1,96	3,52 \pm 0,25	4,36 \pm 0,22	4,32 \pm 0,07	6,22 \pm 0,45
RP x 17	41,70 \pm 1,75	37,66 \pm 1,00	34,49 \pm 5,34	3,58 \pm 0,14	5,70 \pm 0,65	4,86 \pm 0,13	4,40 \pm 0,94
RP x G	42,08 \pm 1,26	37,15 \pm 0,34	34,80 \pm 1,68	2,87 \pm 0,13	5,52 \pm 0,19	5,02 \pm 0,05	3,64 \pm 0,20
RP x Q	42,62 \pm 0,79	37,17 \pm 0,16	36,61 \pm 3,13	3,44 \pm 0,44	5,00 \pm 0,20	4,37 \pm 0,05	5,70 \pm 0,17
RP x ZG	42,21 \pm 1,00	37,61 \pm 2,51	38,28 \pm 2,61	3,22 \pm 0,22	4,33 \pm 0,29	4,51 \pm 0,07	5,27 \pm 0,28
ZG x 17	44,88 \pm 0,95	38,77 \pm 0,38	42,80 \pm 3,54	3,53 \pm 0,40	5,50 \pm 0,20	4,84 \pm 0,08	3,65 \pm 0,15
ZG x G	45,47 \pm 1,08	36,35 \pm 1,17	36,53 \pm 2,60	2,89 \pm 0,19	4,89 \pm 0,27	4,65 \pm 0,05	4,93 \pm 0,29
ZG x Q	46,35 \pm 0,57	38,11 \pm 0,31	39,47 \pm 2,18	3,56 \pm 0,31	5,50 \pm 0,22	4,57 \pm 0,03	5,90 \pm 0,41
ZG x RP	43,85 \pm 1,35	39,87 \pm 1,11	27,04 \pm 2,79	3,17 \pm 0,17	5,00 \pm 0,20	4,56 \pm 0,05	5,20 \pm 0,80
Houdini	47,03 \pm 0,81	41,66 \pm 0,50	66,06 \pm 8,63	4,73 \pm 0,22	5,08 \pm 0,95	4,63 \pm 0,09	4,76 \pm 0,47
Zatara	45,60 \pm 0,52	38,32 \pm 0,74	51,93 \pm 1,73	2,06 \pm 0,06	5,28 \pm 0,43	4,47 \pm 0,10	5,35 \pm 0,73
F	9,93***	7,8***	6,05***	3,54***	1,65*	5,88***	2,42***
DMS	4,53	3,59	13,20	1,51	0,07	0,41	0,12
F'	28,56***	16,31***	6,99**	14,32***	0,87 ns	4,57*	1,87 ns
DMS'	4,99	6,27	17,40	1,58	-	0,74	-
F''	2,44*	1,37 ns	4,08***	1,21 ns	2,14**	6,35***	2,50***
DMS''	4,64	-	10,71	-	0,06	0,38	0,12

L1: luminosidad del fruto cosechado en estado pintón; **L2:** luminosidad del fruto cosechado en estado rojo maduro; **D2:** dureza del fruto cosechado en estado rojo maduro; **Loc:** número de lóculos; **SS:** contenido en sólidos solubles ($^{\circ}$ Brix); **AT:** acidez titulable. **F:** es el valor de distribución F de Snedecor considerando a todos los genotipos ensayados (G1); **DMS:** es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F**; **F':** es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los progenitores del dialélico (G2); **DMS':** es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F'**; **F'':** es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los híbridos resultantes del dialélico (G3); **DMS'':** es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F''**.

ns: diferencias no significativas; *: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$.

Para todos los caracteres evaluados considerando a G1 existen diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) entre todos los genotipos, excepto para SS donde se encontró diferencias significativas al 5% ($p < 0,05$). Analizando a G2 se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) para L1, L2, D2 y Loc, significativas ($p < 0,05$) para pH y no significativas ($p > 0,05$) para SS y AT. Cuando se analizó a G3 se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) para D2, pH y AT, significativas al 1% ($p < 0,01$) para SS, significativas al 5% ($p < 0,05$)

para L1 y no significativas ($p > 0,05$) para L2 y Loc. No se encontró heterosis para ninguno de los caracteres que se muestran en la Tabla 12.

Para el carácter L1 se encontró que en G1 el de mayor valor fue ToUNR17 con un valor medio (\pm error estándar) de $57,57 \pm 0,67$ seguido por Zebra Green con $51,74 \pm 0,47$ con diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) entre ellos. Considerando a G2, ToUNR17 presenta el mayor valor con diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) del resto de los progenitores. Al analizar a G3, se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) donde excepto para el híbrido G x 17, el resto de ellos integran el grupo de los genotipos con mayor valor de L1 sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$).

Para la Luminosidad del fruto cosechado al estado maduro (L2) se encuentran diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) tanto para G1 como G2. En ambos casos ToUNR17 con un L2 de $50,69 \pm 1,06$ y Zebra Green de $46,21 \pm 2,69$ son los que mayor valor presentaron y sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$). No sucede lo mismo analizando a G3, ya que para L2 no se hallaron diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$).

Para Dureza del fruto cosechado al estado maduro (D2) se hallaron diferencias significativas entre los tres grupos de análisis mencionados anteriormente. Considerando a G1, ToUNR17, Houdini, G x 17 y Zatará fueron los de mayor valor sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$) con un valor medio (\pm error estándar) de $66,25 \pm 1,25$; $66,06 \pm 8,63$; $53,25 \pm 3,13$ y $51,93 \pm 1,73$ respectivamente. Analizando a G2, se encontró que ToUNR17, Gema FCA y Querubín FCA son los que mayor D2 presentan y sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$) con un valor medio (\pm error estándar) de $49,34 \pm 2,22$ para Gema FCA y $48,45 \pm 0,85$ para Querubín FCA. Luego, teniendo en consideración a G3, se encontró que Q x G, G x Q, 17 x G, Q x 17 y G x 17 son los que mayor valor de D2 tuvieron, sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$), con un valor medio (\pm error estándar) que va desde los $44,99 \pm 0,55$ para Q x G a $53,25 \pm 3,13$ para G x 17.

Para el Número de Lóculos (Loc) se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) tanto considerando a G1 como a G2. Analizando a G1 se encontró que el mayor valor lo tuvieron, y sin diferencias significativas entre ellos (p

> 0,05), Red Purple, Houdini, 17 x Q y 17 x RP con un valor medio (\pm error estándar) de $5,48 \pm 0,37$; $4,73 \pm 0,22$; $4,45 \pm 0,70$ y $4,23 \pm 0,28$ respectivamente. Teniendo en cuenta a G2, Red Purple es el de mayor valor medio. Para G3 no se encontraron diferencias significativas ($p > 0,05$) para este carácter.

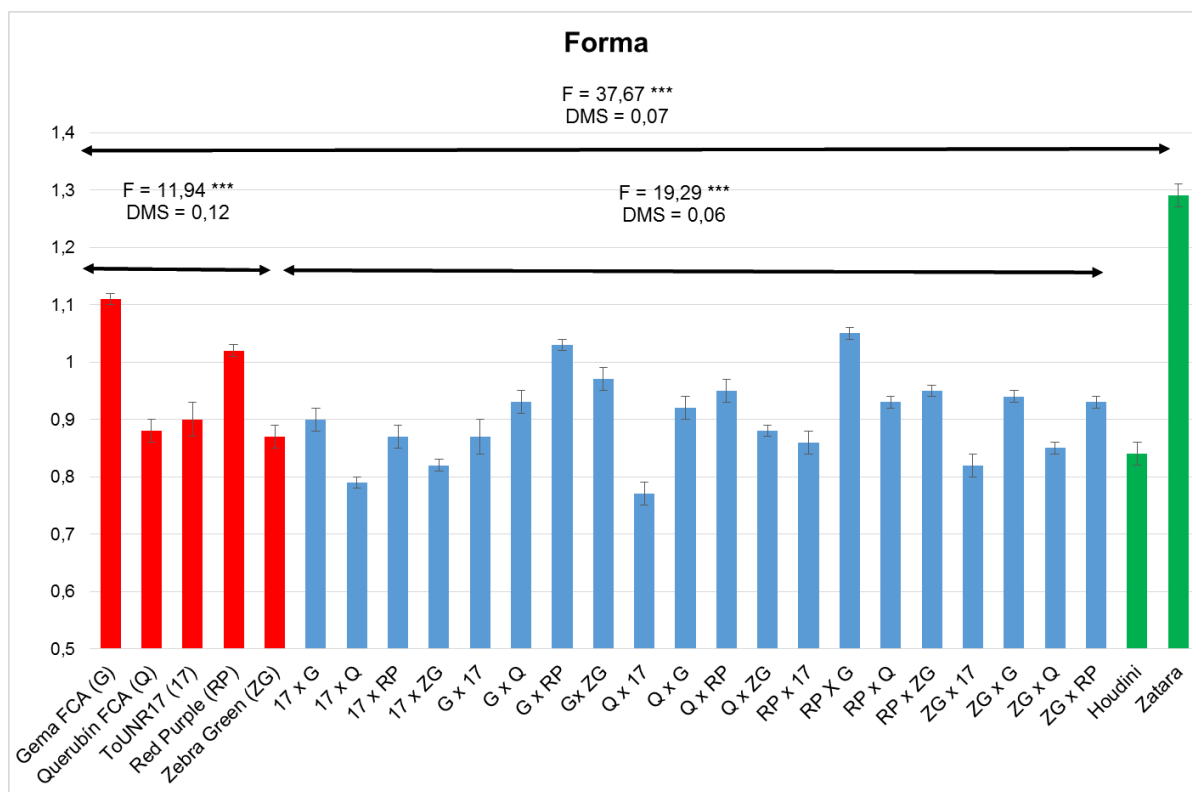
Para SS se encontró diferencias significativas ($p < 0,05$) cuando se compararon los G1 y G3. No existieron diferencias entre los progenitores del cruzamiento para el carácter. Entre los híbridos resultantes el que tuvo un mayor valor del carácter fue G x Q.

Para pH se encontraron diferencias significativas para los tres grupos de análisis. Los valores medios (\pm error estándar) oscilan desde $4,27 \pm 0,07$ para Zebra Green a $5,25 \pm 0,12$ para 17 x G. El genotipo 17 x G es el único híbrido que supera significativamente a los testigos con un valor medio (\pm error estándar) de $5,25 \pm 0,12$. El mayor valor de pH considerando a G1 corresponde a 17 x G, RP x G, G x Q, Gema FCA, G x 17, RP x 17, Q x 17, 17 x RP, 17 x Q y Querubín FCA sin diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ellos. Cuando se analizó a G2, Gema FCA, Querubín FCA y ToUNR17 obtuvieron los mayores valores de pH sin diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ellos con un valor medio (\pm error estándar) de $4,99 \pm 0,17$; $4,85 \pm 0,28$ y $4,64 \pm 0,05$ respectivamente. Tomando en consideración a G3 se encontró que 17 x G, RP x G, G x Q, G x 17, RP x 17, Q x 17, 17 x RP y 17 x Q fueron los que mayor valor obtuvieron sin diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ellos.

Para AT se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) para G1 y G3. Para G2 no se encontraron diferencias significativas ($p > 0,05$) entre los progenitores. Los híbridos Q x ZG, ZG x Q, G x ZG, RP x Q y Q x G superaron significativamente al mayor de los testigos con valores medios (\pm error estándar) de $6,22 \pm 0,45$; $5,90 \pm 0,41$; $5,90 \pm 0,67$; $5,70 \pm 0,17$ y $5,55 \pm 0,67$ respectivamente. Considerando a G1 el mayor valor medio (\pm error estándar) corresponde al progenitor Zebra Green con $9,20 \pm 1,00$. Analizando G3, el híbrido de mayor valor medio (\pm error estándar) corresponde a Q x ZG con $6,22 \pm 0,45$.

En la Figura 12 se presentan los valores medios (\pm error estándar) con los resultados del ANOVA y las DMS para Forma de fruto.

Figura 12: Valores medios (\pm error estándar) para Forma del fruto, valores del estadístico F de Snedecor y diferencia mínima significativa (DMS) entre los distintos grupos de análisis representados por la extensión de los vectores.



Forma: cociente entre altura y diámetro del fruto.

F: es el valor de distribución F de Snedecor considerando a todos los genotipos ensayados (G1);

DMS: es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F**; **F'**: es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los progenitores del dialélico (G2); **DMS'**: es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F'**; **F''**: es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los híbridos resultantes del dialélico (G3); **DMS''**: es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F''**.

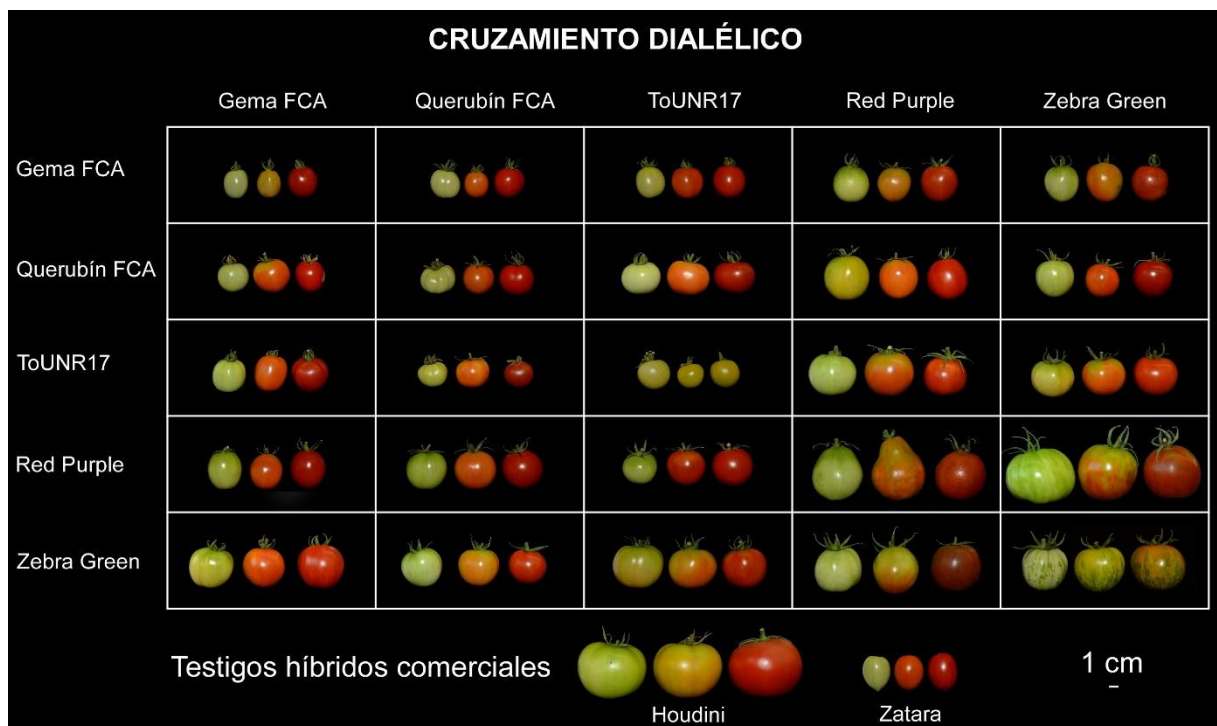
***: $p < 0,001$.

Para el carácter Forma, definido como la relación entre la altura y el diámetro del fruto, teniendo en cuenta a G1, Zatarra fue el que presentó mayor valor con un promedio (\pm error estándar) de $1,29 \pm 0,02$. Valores de forma mayor a 1 son tomates alargados o comúnmente llamados tipo perita, cercano o igual a 1 redondos, y menor a 1 achatados o tipo platense (Rodríguez et al. 2011). Para G2 Gema FCA y Red Purple son los que presentaron mayor valor sin diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ellos con valores medios (\pm error estándar) de $1,11 \pm 0,01$ y $1,02 \pm 0,01$ respectivamente. Considerando a G3, los cruzamientos provenientes de la cruce de los dos progenitores con mayor valor de forma (G x RP y RP x G) son también los de

mayor valor de su clase sin diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ellos y con valores medios (\pm error estándar) de $1,03 \pm 0,01$ y $1,05 \pm 0,01$ respectivamente.

En la Figura 13 se muestra a los frutos de todos los genotipos del ensayo (incluyendo a los testigos) en tres estados de desarrollo: verde maduro (a la izquierda), pintón (en el centro) y rojo maduro (a la derecha) de acuerdo a los estados de maduración en tomate definidos por Giovannoni et al. (2004). En las filas se encuentran representados los progenitores femeninos y en las columnas los masculinos.

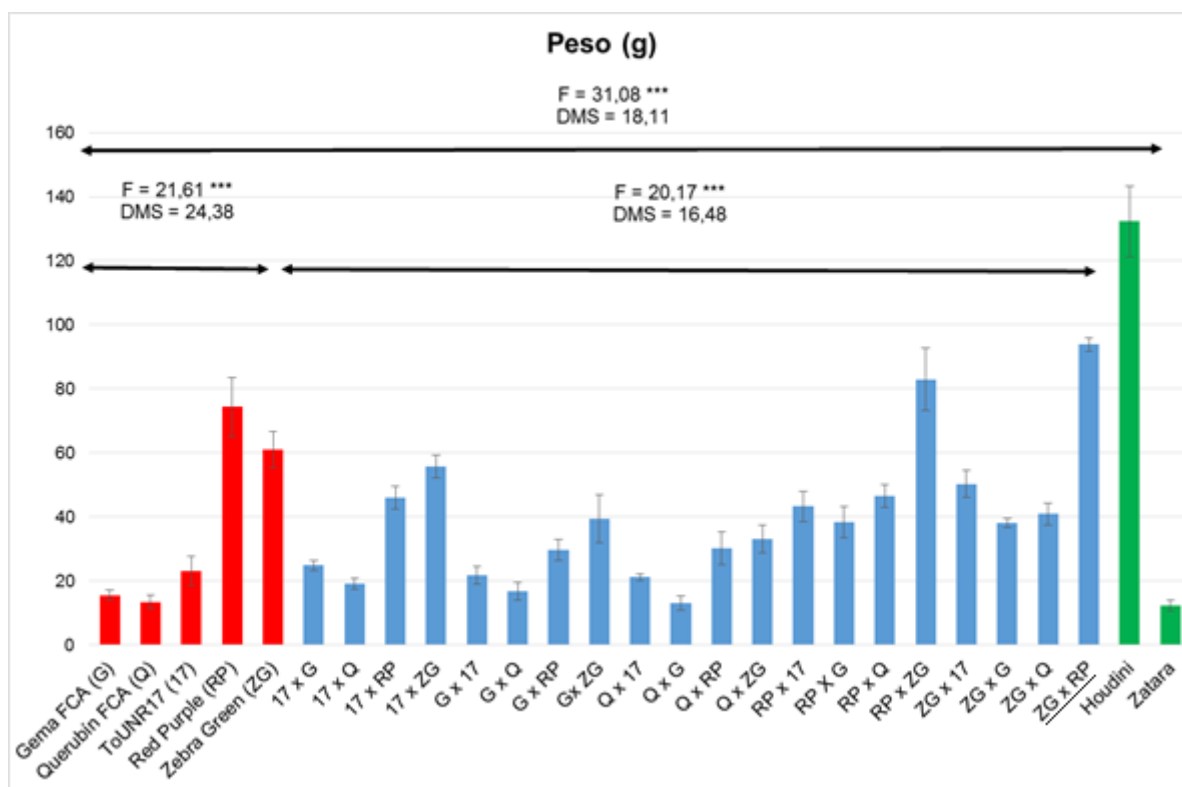
Figura 13: Frutos de todos los genotipos ensayados en tres estados de madurez: verde maduro, pintón y rojo maduro.



La Figura 13 muestra los frutos representativos de los genotipos evaluados, donde pueden observarse diferentes tamaños (relacionado con el carácter peso), formas y colores entre ellos. Houdini, RP x ZG y Red Purple son los de mayor tamaño mientras que genotipos como Gema FCA, Querubín, Q x G y Zatará son de tamaño pequeño. Se observa la forma alargada de los frutos en los genotipos Zatará y Gema FCA en comparación al resto. También se destaca el color amarillo del cultivar ToUNR17 y el verde y amarillo del Zebra Green.

En la Figura 14 se presentan los valores medios (\pm error estándar), valores del estadístico F de Snedecor y diferencia mínima significativa (DMS) entre los distintos grupos de análisis para el Peso de fruto.

Figura 14: Valores medios (\pm error estándar) para Peso del fruto, valores del estadístico F de Snedecor y diferencia mínima significativa (DMS) entre los distintos grupos de análisis representados por la extensión de los vectores.



F: es el valor de distribución F de Snedecor considerando a todos los genotipos ensayados (G1); **DMS:** es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por MSD de Fischer asociada a **F**; **F':** es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los progenitores del dialélico (G2); **DMS':** es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por MSD de Fischer asociada a **F'**; **F'':** es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los híbridos resultantes del dialélico (G3); **DMS'':** es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por MSD de Fischer asociada a **F''**.

***: $p < 0,001$.

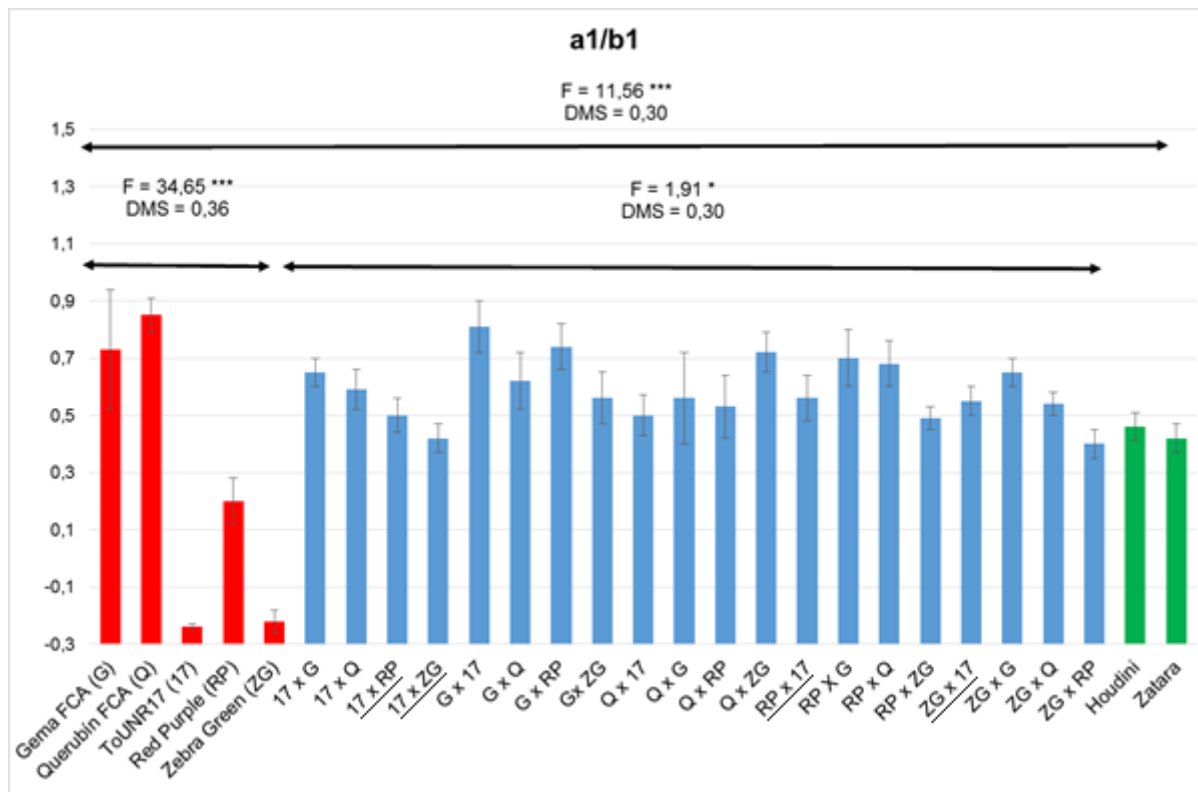
Se muestra subrayado el híbrido que presentó heterosis (ZG x RP).

Para Peso se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) en los tres grupos de análisis realizados (Figura 14). Para G1, los frutos de Houdini fueron los de mayor peso con un promedio (\pm error estándar) de $132,31 \pm 11,06$ g mientras que los de Gema FCA, Querubín FCA, ToUNR17, Zatará, Q x G, G x Q, 17 x Q, Q x 17, 17 x G y G x 17 obtuvieron los valores más bajos sin diferencias

significativas entre ellos ($p > 0,05$). Teniendo en cuenta a G2, los de mayor peso fueron Red Purple con un valor medio de $74,37 \pm 9,21$ g y Zebra Green $61,00 \pm 5,78$ g sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$). Considerando a G3, los dos híbridos resultantes de los cruzamientos entre los dos progenitores de mayor Peso mencionados anteriormente, son los de mayor peso sin diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ellos con valores medios de $93,87 \pm 2,10$ y $82,95 \pm 9,73$ g para ZG x RP y RP x ZG respectivamente. Es interesante destacar que se encontró heterosis para el híbrido ZG x RP con un valor medio de $93,87 \pm 2,10$.

En la Figura 15 se presentan los valores medios y los resultados de los ANOVA y los resultados de las comparaciones múltiples de medias para Color del fruto cosechado en estado pintón.

Figura 15: Valores medios (\pm error estándar) para el cociente entre las absorbancias a longitudes de onda de 540 nm (a) y 675 nm (b) del fruto cosechado en estado pintón, valores del estadístico F de Snedecor y diferencia mínima significativa (DMS) entre los distintos grupos de análisis representados por la extensión de los vectores.



a1/b1: relación entre absorbancia a una longitud de onda de 540 nm (a) y 675 nm (b) del fruto cosechado en estado pintón.

F: es el valor de distribución F de Snedecor considerando a todos los genotipos ensayados (G1); **DMS**: es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F**; **F'**: es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los progenitores del dialélico (G2); **DMS'**: es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F'**; **F''**: es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los híbridos resultantes del dialélico (G3); **DMS''**: es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por MSD de Fischer asociada a **F''**.

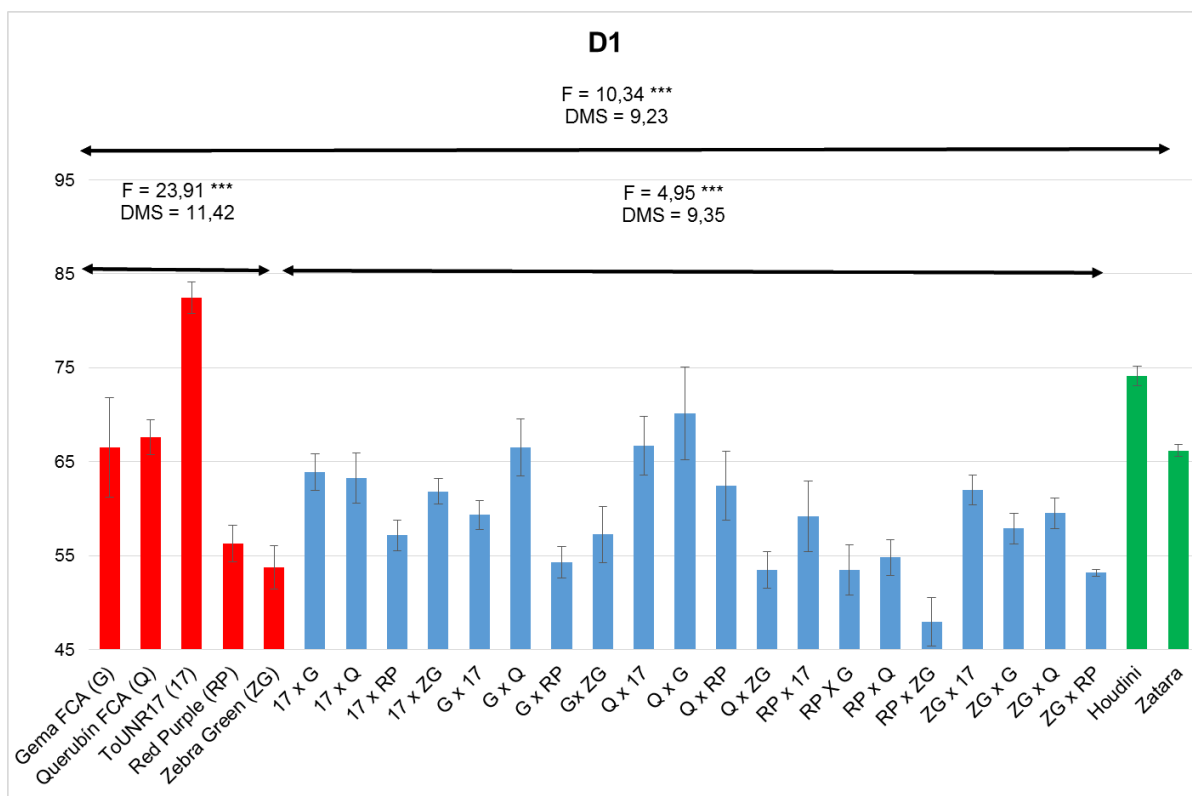
*: $p < 0,05$; ***: $p < 0,001$.

Se muestran subrayados los híbridos que presentaron heterosis.

Se halló heterosis para los híbridos 17 x ZG, ZG x 17, 17 x RP y RP x 17 con valores medios (\pm error estándar) de $0,42 \pm 0,05$; $0,55 \pm 0,05$; $0,50 \pm 0,06$ y $0,56 \pm 0,08$ respectivamente. El híbrido G x 17 superó significativamente al testigo comercial de mayor valor con un valor medio (\pm error estándar) de $0,81 \pm 0,09$. Considerando a G1, se hallaron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) entre los genotipos con los valores más bajos para ToUNR17 ($-0,24 \pm 0,01$) y Zebra Green ($-0,22 \pm 0,04$) sin diferencias significativas ($p > 0,05$) entre ellos (se puede apreciar el color amarillo y amarillo verdoso en la Figura 13). Para este mismo análisis se encuentra que el mayor valor de a1/b1 corresponde a los genotipos Q x 17, 17 x RP, Q x RP, ZG x Q, ZG x 17, G x ZG, RP x 17, Q x G, 17 x Q, G x Q, ZG x G, 17 x G, RP x Q, RP x G, Q x ZG, Gema FCA, G x RP, G x 17 y Querubín FCA sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$) y con valores medios que rondan de los $0,50 \pm 0,07$ (Q x 17) a $0,85 \pm 0,06$ (Querubín FCA). Considerando a G2 se encontraron diferencias altamente significativas entre ellos ($p < 0,001$) donde el valor más bajo corresponde a ToUNR17 y Zebra Green sin diferencias significativas entre ellos y el valor más alto corresponde a Gema FCA ($0,73 \pm 0,21$) y Querubín FCA. Teniendo en cuenta a G3, los híbridos de mayor valor fueron Q x RP, ZG x Q, ZG x 17, RP x 17, G x ZG, Q x G, 17 x Q, G x Q, ZG x G, 17 x G, RP x Q, RP x G, Q x ZG, G x RP y G x 17 sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$).

En la Figura 16 se presentan los valores medios y los resultados de los ANOVA y las prueba de Fisher (o comparación múltiple de medias utilizado) para Dureza del fruto cosechado en estado pintón.

Figura 16: Valores medios (\pm error estándar) para Dureza del fruto cosechado en estado pintón, valores del estadístico F de Snedecor y diferencia mínima significativa (DMS) entre los distintos grupos de análisis representados por la extensión de los vectores.



D1: dureza del fruto cosechado en estado pintón.

F: es el valor de distribución F de Snedecor considerando a todos los genotipos ensayados (G1);

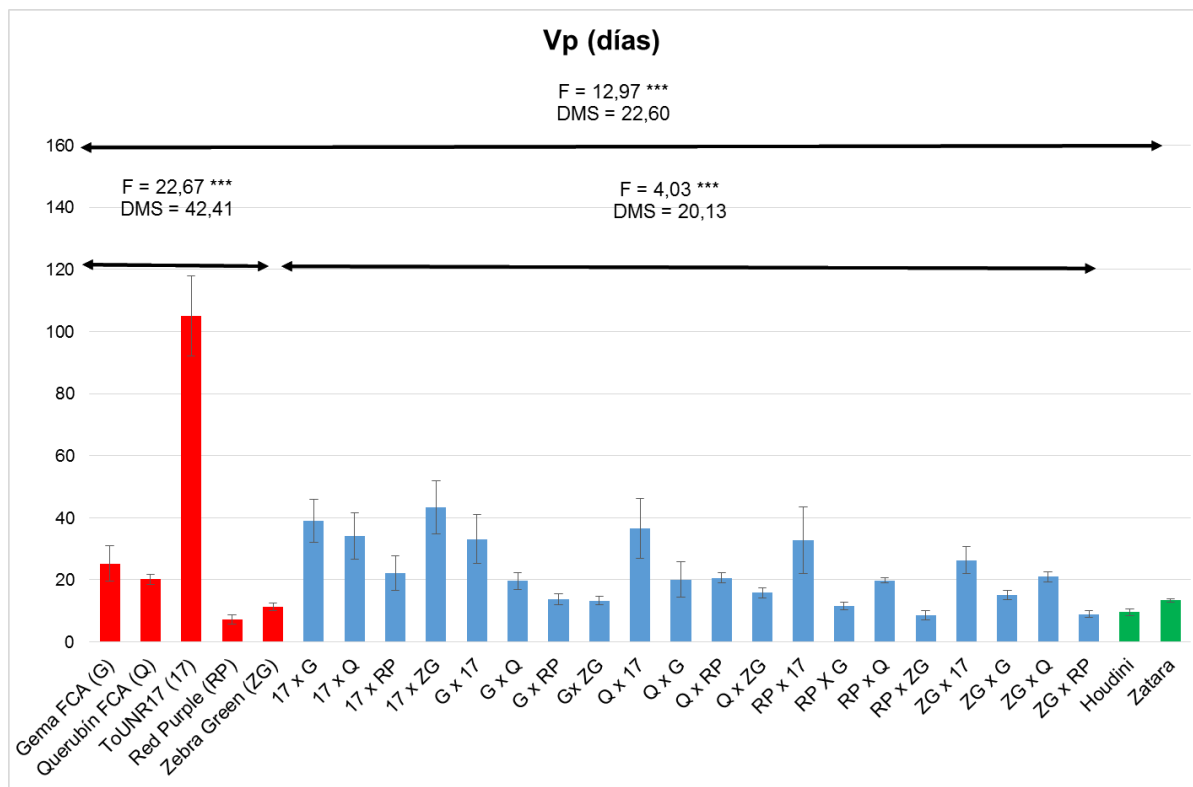
DMS: es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F**; **F'**: es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los progenitores del dialélico (G2); **DMS'**: es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F'**; **F''**: es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los híbridos resultantes del dialélico (G3); **DMS''**: es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F''**.

***: $p < 0,001$.

Los resultados obtenidos para el carácter D1 muestran que considerando a G1, ToUNR17 y Houdini fueron los que presentaron el mayor valor con un valor medio (\pm error estándar) de $82,46 \pm 1,65$ y $74,12 \pm 1,01$ respectivamente, difiriendo significativamente del resto de los genotipos evaluados ($p < 0,001$). Teniendo en cuenta a G2, se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) entre los progenitores. ToUNR17 fue el que mayor valor medio presentó. Si consideramos a G3, los que mayor valor tuvieron son RP x 17, G x 17, ZG x Q, 17 x ZG, ZG x 17, Q x RP, 17 x Q, 17 x G, G x Q, Q x 17 y Q x G sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$) con valores medios (\pm error estándar) que oscilan desde $59,17 \pm 3,77$ para RP x 17 a $70,14 \pm 4,94$ para Q x G. Para este carácter, no se encontró heterosis en ninguno de los híbridos

En la Figura 17 se presentan los valores medios y los resultados de los ANOVA y las pruebas de Fisher para la Vida poscosecha de los frutos.

Figura 17: Valores medios (\pm error estándar) para Vida Poscosecha (Vp), valores del estadístico F de Snedecor y diferencia mínima significativa (DMS) entre los distintos grupos de análisis representados por la extensión de los vectores.



Vp: vida poscosecha (en días).

F: es el valor de distribución F de Snedecor considerando a todos los genotipos ensayados (G1);

DMS: es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F**; **F'** es el

valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los progenitores del dialélico (G2); **DMS'** es

la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F'**; **F''** es el valor de

distribución F de Snedecor considerando sólo a los híbridos resultantes del dialélico (G3); **DMS''** es

la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F''**.

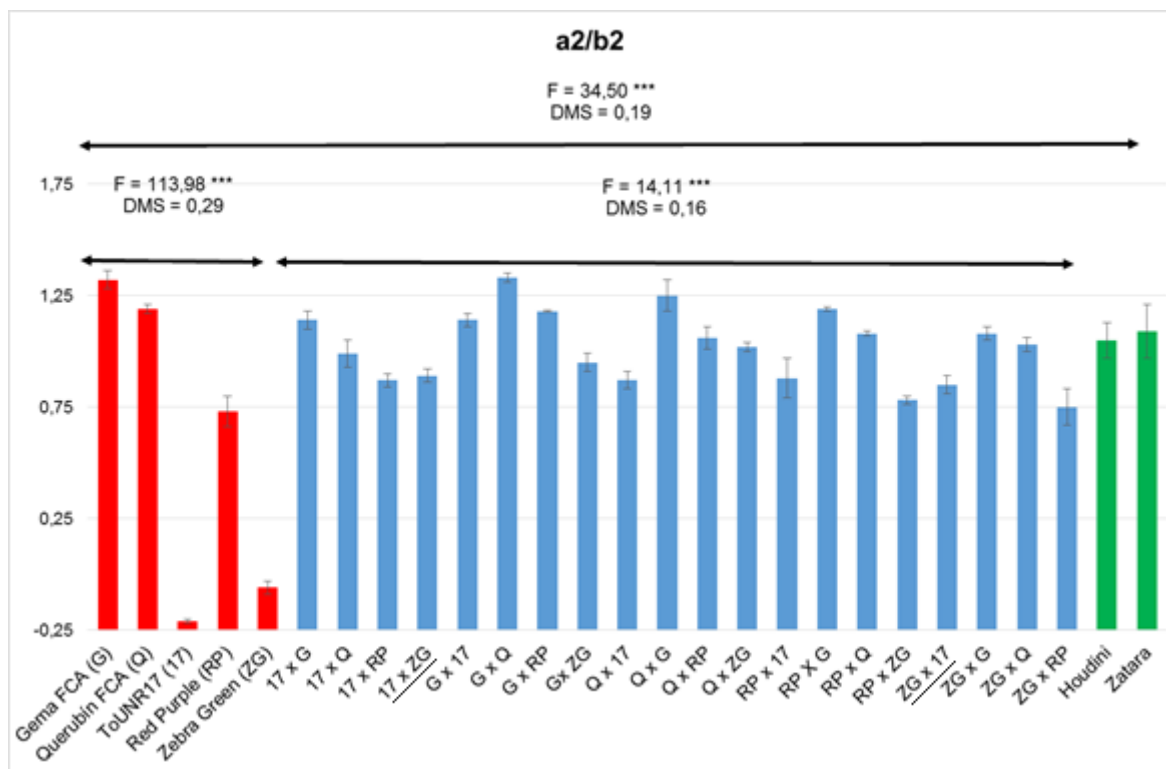
***: $p < 0,001$.

Para Vida poscosecha se encontró que los frutos de ToUNR17 fueron los de mayor valor con una notoria diferencia respecto del resto de los genotipos evaluados (G1). ToUNR17 tuvo un promedio (\pm error estándar) de $105,03 \pm 12,96$ días. Los híbridos Q x 17, 17 x G y 17 x ZG superaron al mayor de los testigos comerciales con un valor (\pm error estándar) de $36,56 \pm 9,72$, $39,05 \pm 6,85$ y $43,35 \pm 8,64$ respectivamente. Considerando a G2, a excepción de ToUNR17, que fue el

progenitor de mayor valor, el resto de los padres no presentaron diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$). Teniendo en cuenta a G3, con excepción de 17 x RP, el resto de los híbridos derivados del progenitor ToUNR17 son los que presentan mayor Vida poscosecha sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$) con valores medios (\pm error estándar) que oscilan entre $26,29 \pm 4,39$ para ZG x 17 hasta $43,35 \pm 8,64$ para 17 x ZG. Este carácter no mostró heterosis en ninguno de los híbridos.

En la Figura 18 se presentan los valores medios y los análisis estadísticos correspondientes para $a2/b2$.

Figura 18: Valores medios (\pm error estándar) para el cociente entre las absorbancias a longitudes de onda de 540 nm (a) y 675 nm (b) del fruto cosechado en estado maduro, valores del estadístico F de Snedecor y diferencia mínima significativa (DMS) entre los distintos grupos de análisis representados por la extensión de los vectores.



$a2/b2$: relación entre absorbancia a una longitud de onda de 540 nm (a) y 675 nm (b) del fruto cosechado en estado maduro. **F:** es el valor de distribución F de Snedecor considerando a todos los genotipos ensayados (G1); **DMS:** es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a **F**; **F':** es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los progenitores del dialélico (G2); **DMS':** es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de

Fischer asociada a F' ; F'' : es el valor de distribución F de Snedecor considerando sólo a los híbridos resultantes del dialélico (G3); DMS'' : es la diferencia mínima significativa ($p < 0,001$) por la prueba de Fischer asociada a F'' .

***: $p < 0,001$.

Se muestran subrayados los híbridos que presentaron heterosis.

Para el carácter a_2/b_2 (Figura 18), se hallaron diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) para los tres grupos de análisis. Se halló heterosis para 17 x ZG y su recíproco con valores medios de $0,89 \pm 0,03$ y $0,85 \pm 0,04$ respectivamente.

Considerando a G1, los valores medios más bajos los tuvieron ToUNR17 ($-0,21 \pm 0,01$) y Zebra Green ($-0,06 \pm 0,03$) sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$). Para este mismo grupo de análisis se encontró que el mayor valor de a_2/b_2 corresponde a los genotipos G x Q, Gema FCA, Q x G, RP x G, Querubín FCA, y G x RP sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$) y con valores medios que rondan entre $1,18 \pm 0,01$ para G x RP y $1,33 \pm 0,02$ para G x Q. Se halló heterosis para los híbridos 17 x ZG y su recíproco, los cuales superan ampliamente a sus progenitores.

Considerando a G2, el valor más bajo corresponde a ToUNR17 y Zebra Green sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$) y el valor más alto corresponde a Gema FCA y Querubín FCA con valores medios de $1,32 \pm 0,04$ y $1,19 \pm 0,02$ respectivamente y sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$).

Teniendo en cuenta a G3, los de menor valor y sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$) fueron ZG x RP, RP x ZG, ZG x 17, 17 x RP, Q x 17, RP x 17 y 17 x ZG con valores medios (\pm error estándar) que rondan desde $0,75 \pm 0,08$ para ZG x RP a $0,89 \pm 0,03$ para 17 x ZG. Para G3, el mayor valor lo tuvieron los híbridos G x RP, RP x G, Q x G y G x Q sin diferencias significativas entre ellos ($p > 0,05$) con valores medios (\pm error estándar) que rondan entre $1,18 \pm 0,01$ para G x RP a $1,33 \pm 0,02$ para G x Q.

En la Tabla 11 se muestran los resultados del análisis de Griffing para los caracteres de fruto. En las columnas los distintos caracteres con sus respectivos grados de libertad (gl), cuadrados medios (CM) y F de Snedecor. En las filas la aptitud combinatoria general (gca), aptitud combinatoria específica (sca), efectos recíprocos, error y el total.

Tabla 11: Análisis de Griffing para caracteres de fruto.

	Forma			Peso			L 1			a1/b1			D1			Vp		
	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F
gca	4	0,03	125,99 ***	4	2482,56	170,11 ***	4	14,51	12,98 ***	4	0,17	34,62 ***	4	203,85	42,51 ***	4	1713,93	62,82 ***
sca	10	0,00	10,71 ***	10	103,03	7,06 ***	10	22,35	19,99 ***	10	0,09	18,90 ***	10	33,80	7,05 ***	10	199,58	7,32 ***
recíproco	10	0,00	0,87 ns	10	29,65	0,04 *	10	1,69	1,51 ns	10	0,01	1,26 ns	10	8,71	1,82 ns	10	23,96	0,88 ns
error	121	0,00		121	14,59		121	1,12		121	0,00		121	4,80		121	27,28	
total	145			145			145			145			145			145		

	L2			a2/b2			D2			Loc			SS			pH			AT		
	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F
gca	4	16,41	34,43 ***	4	47,15	1,29 ns	4	200,11	42,81 ***	4	1,05	11,51 ***	4	0,00	8,32 ***	4	0,23	37,50 ***	4	0,01	17,82 ***
sca	10	17,60	36,95 ***	10	40,53	1,11 ns	10	42,32	9,05 ***	10	0,34	3,77 ***	10	0,00	5,65 ***	10	0,04	6,44 ***	10	0,00	4,65 ***
recíproco	10	0,98	2,06 *	10	67,67	1,85 ns	10	15,83	3,39 **	10	0,09	0,95 ns	10	0,00	2,31 *	10	0,02	3,67 ***	10	0,00	0,74 ns
error	62	0,48		62	36,61		62	4,67		62	0,09		78	0,00		78	0,01		78	0,00	
total	86			86			86			86			102			102			102		

Forma: cociente entre diámetro y altura del fruto; **Peso:** peso del fruto (g); **L1:** luminosidad del fruto cosechado en estado pintón; **a1/b1:** cociente entre las absorbancias a longitudes de onda de 540 nm (a) y 675 nm (b) de; **D1:** dureza del fruto cosechado en estado pintón; **Vp:** vida poscosecha del fruto (días); **L2:** luminosidad del fruto cosechado en estado rojo maduro; **a2/b2:** cociente entre las absorbancias a longitudes de onda de 540 nm (a) y 675 nm (b) del fruto cosechado en estado maduro; **D2:** dureza del fruto cosechado en estado rojo maduro; **Loc:** número de lóculos; **SS:** contenido en sólidos solubles (°Brix); **AT:** acidez titulable
gl: grados de libertad; **CM:** cuadrado medio; **F:** es el valor de distribución F de Snedecor considerando a los progenitores y los híbridos resultantes del dialélico completo.
gca: aptitud combinatoria general; **sca:** aptitud combinatoria específica.
ns: diferencias no significativas; *: p < 0,05; **: p < 0,01; ***: p < 0,001.

Para los caracteres Forma, Peso, L1, a1/b1, D1 y Vp, tanto en la gca como la sca se encontraron efectos altamente significativos (p < 0,001). En cuanto a los efectos recíprocos sólo se encontró significancia al 5% para el Peso.

Para los caracteres L2, D2, Loc, SS, pH y AT, tanto en la gca como sca se encontraron efectos altamente significativos (p < 0,001), a diferencia de a2/b2 donde no se encontraron diferencias (p > 0,05). Los efectos recíprocos fueron significativos sólo para L2, D2, SS y pH con una probabilidad asociada de p < 0,05, p < 0,01, p < 0,05 y p < 0,001 respectivamente.

La Tabla 12 muestra los valores de gca (líneas) en la diagonal con celdas resaltadas en color gris y sca (híbridos) para los caracteres de fruto.

Tabla 12: Valores de gca y sca para caracteres de fruto.

Forma					
	G	Q	17	RP	ZG
Gema FCA (G)	0,07	-0,02	-0,04	0,01	0,00
Querubín FCA (Q)	0,00	-0,03	-0,04	0,01	0,01
ToUNR17 (17)	0,01	-0,01	-0,06	-0,03	-0,01
Red Purple (RP)	-0,01	0,01	0,00	0,05	0,00
Zebra Green (ZG)	0,02	0,02	0,00	0,01	-0,02

Peso					
	G	Q	17	RP	ZG
Gema FCA (G)	-13,56	3,78	4,05	-8,33	-3,27
Querubín FCA (Q)	1,82	-14,15	1,45	-3,46	-4,54
ToUNR17 (17)	-1,52	1,06	-6,09	-5,26	3,45
Red Purple (RP)	-4,35	-8,22	1,37	17,07	15,71
Zebra Green (ZG)	0,68	-3,93	2,74	-5,46	16,74

L1					
	G	Q	17	RP	ZG
Gema FCA (G)	-0,70	2,81	-3,09	-0,61	0,06
Querubín FCA (Q)	0,55	-0,61	-2,39	1,10	-0,95
ToUNR17 (17)	-0,85	0,53	1,30	-3,10	-1,52
Red Purple (RP)	0,23	1,49	0,12	-1,26	-1,88
Zebra Green (ZG)	0,05	-1,74	1,07	-0,82	1,29

a1/b1					
	G	Q	17	RP	ZG
Gema FCA (G)	0,15	-0,21	0,17	0,07	0,06
Querubín FCA (Q)	0,03	0,12	0,01	-0,01	0,12
ToUNR17 (17)	0,08	-0,04	-0,11	0,14	0,21
Red Purple (RP)	0,02	-0,07	-0,03	-0,02	0,08
Zebra Green (ZG)	-0,04	0,09	-0,07	0,04	-0,14

D1					
	G	Q	17	RP	ZG
Gema FCA (G)	1,14	3,97	-5,34	-2,77	0,38
Querubín FCA (Q)	-1,83	2,77	-3,62	0,35	-2,34
ToUNR17 (17)	-2,28	1,72	5,39	-2,74	0,46
Red Purple (RP)	0,42	3,83	-1,01	-4,93	-0,57
Zebra Green (ZG)	-0,32	-3,03	-0,07	-2,62	-4,38

Vp					
	G	Q	17	RP	ZG
Gema FCA (G)	-3,39	0,41	-8,29	0,77	0,05
Querubín FCA (Q)	-0,23	-2,18	-1,02	7,07	3,12
ToUNR17 (17)	-2,97	1,19	22,78	-10,57	-5,44
Red Purple (RP)	1,06	0,39	-5,27	-9,71	1,04
Zebra Green (ZG)	-0,93	-2,60	8,53	-0,17	-7,50

L2					
	G	Q	17	RP	ZG
Gema FCA (G)	-1,39	1,48	-2,27	0,51	-1,50
Querubín FCA (Q)	-1,25	-0,72	-1,40	0,11	-0,55
ToUNR17 (17)	0,68	0,59	1,56	-2,27	-3,21
Red Purple (RP)	-0,21	0,03	-0,56	-0,60	-0,23
Zebra Green (ZG)	0,34	0,20	-0,86	-1,13	1,15

a2/b2					
	G	Q	17	RP	ZG
Gema FCA (G)	1,58	-3,04	-1,16	-1,32	10,26
Querubín FCA (Q)	0,04	-0,16	0,37	0,30	3,76
ToUNR17 (17)	0,00	-0,06	-2,19	2,15	-2,61
Red Purple (RP)	-0,01	-0,01	0,01	-1,99	-2,92
Zebra Green (ZG)	16,44	-8,25	0,02	0,01	2,76

D2					
	G	Q	17	RP	ZG
Gema FCA (G)	1,42	0,34	0,06	-1,35	-3,62
Querubín FCA (Q)	0,07	1,37	-4,95	-0,65	1,48
ToUNR17 (17)	3,79	4,00	6,05	-5,68	-1,65
Red Purple (RP)	2,27	1,11	2,87	-4,93	-0,43
Zebra Green (ZG)	-0,71	1,40	-0,39	5,62	-3,91

Loc					
	G	Q	17	RP	ZG
Gema FCA (G)	-0,47	0,01	0,04	-0,27	-0,04
Querubín FCA (Q)	0,15	0,05	0,30	-0,45	0,14
ToUNR17 (17)	0,68	-0,33	0,26	-0,17	0,22
Red Purple (RP)	0,21	-0,02	0,32	0,32	-0,47
Zebra Green (ZG)	-0,06	-0,02	0,29	0,03	-0,16

SS					
	G	Q	17	RP	ZG
Gema FCA (G)	0,00	-0,01	-0,01	-0,01	0,02
Querubín FCA (Q)	-0,01	-0,01	0,00	0,02	0,02
ToUNR17 (17)	0,01	0,00	-0,01	0,00	-0,01
Red Purple (RP)	-0,01	-0,01	-0,01	0,00	0,02
Zebra Green (ZG)	0,01	0,02	0,00	0,02	0,02

pH					
	G	Q	17	RP	ZG
Gema FCA (G)	0,16	-0,02	0,11	0,12	-0,15
Querubín FCA (Q)	0,18	-0,02	0,02	-0,11	-0,05
ToUNR17 (17)	-0,13	0,00	0,14	0,08	0,14
Red Purple (RP)	-0,11	0,14	0,00	-0,08	0,10
Zebra Green (ZG)	-0,13	-0,13	-0,04	-0,02	-0,20

AT					
	G	Q	17	RP	ZG
Gema FCA (G)	0,03	-0,01	0,03	0,03	-0,02
Querubín FCA (Q)	0,02	-0,02	0,01	-0,01	0,01
ToUNR17 (17)	0,00	0,00	0,03	0,02	0,04
Red Purple (RP)	0,00	0,01	-0,01	0,00	0,01
Zebra Green (ZG)	-0,02	0,00	-0,03	0,00	-0,03

Forma: cociente entre diámetro y altura del fruto; **Peso:** peso del fruto (g); **L1:** luminosidad del fruto cosechado en estado pintón; **a1/b1:** cociente entre las absorbancias a longitudes de onda de 540 nm (a) y 675 nm (b) de; **D1:** dureza del fruto cosechado en estado pintón; **Vp:** vida poscosecha del fruto (días); **L2:** luminosidad del fruto cosechado en estado rojo maduro; **a2/b2:** cociente entre las absorbancias a longitudes de onda de 540 nm (a) y 675 nm (b) del fruto cosechado en estado maduro; **D2:** dureza del fruto cosechado en estado rojo maduro; **Loc:** número de lóculos; **SS:** contenido en sólidos solubles (°Brix); **AT:** acidez titulable.
En gris se muestran los valores de gca que corresponden a cada uno de los progenitores.

Para Forma el mayor valor absoluto de gca corresponde a Gema FCA con 0,07. Los sca más extremos corresponden a G x 17 y Q x 17 ambos con un valor de -0,04.

Para Peso, Red Purple tiene el gca más extremo con un valor de 17,07 seguido por Zebra Green con 16,74. El mayor valor de sca corresponde al híbrido ZG x RP con un valor de 15,71, justamente es el único híbrido que mostró heterosis para el carácter.

Para L1, ToUNR17seguido de Zebra Green tienen los gca más extremos con 1,30 y 1,29 respectivamente. Los valores más extremos de sca corresponden a 17 x RP y G x 17 con -3,10 y -3,09 respectivamente.

Para a1/b1 el valor de gca más extremo corresponde a Gema FCA seguido de Zebra Green con 0,15 y -0,14 respectivamente. Los sca más extremos son los de G x Q y 17 x ZG con -0,21 y 0,21 respectivamente. Recordar que se halló heterosis para G x 17 con un sca de 0,17.

Para D1 el mayor gca corresponde a ToUNR17 con 5,39, luego Red Purple con -4,93. El valor con sca más extremo corresponde a G x 17 con -5,34.

Para Vp el mayor gca corresponde a ToUNR17 con un valor de 22,78, muy por encima de los demás progenitores. Los mayores sca corresponden a los híbridos 17 x RP, ZG x 17 y G x 17 con valores de -10,57, 8,53 y -8,29 respectivamente. Como puede observarse, todos tienen en común al progenitor ToUNR17.

Para el carácter L2, el mayor valor de gca corresponde al cultivar ToUNR17 con 1,56. Los mayores efectos de sca corresponden a 17 x ZG, G x 17 y 17 x RP con valores de -3,21, -2,27 y -2,27 respectivamente.

Para a2/b2 tanto gca como sca resultaron no significativos ($p > 0,05$).

Para D2, el valor más extremo de gca corresponde a ToUNR17 con 6,05. 17 x RP tiene el valor de sca más extremo con -5,68. El sca segundo más extremo es el de ZG x RP con 5,62.

Para Loc, los gca más extremos son los de Gema FCA y Red Purple con 0,47 y 0,32. Los mayores sca corresponden a RP x ZG y Q x RP con -0,47 y -0,45 respectivamente.

Para SS los mayores efectos de gca los tiene el progenitor Zebra Green con un valor de 0,02. Los mayores efectos de sca corresponden a G x ZG, Q x RP, Q x ZG, RP x ZG, ZG x Q y ZG x RP todos con un valor de 0,02.

Para pH, el valor más extremo de gca es el de Zebra Green con -0,20. El mayor efecto de sca le corresponde a Q x G con 0,18.

Para AT, los mayores efectos de gca corresponden a Gema FCA, ToUNR17 y Zebra Green con 0,03, 0,03 y -0,03 respectivamente. El mayor valor de sca corresponde al híbrido 17 x ZG con 0,04.

En la Tabla 13 se presenta el análisis de Hayman para caracteres de fruto. En las filas se muestran los caracteres y para cada uno de ellos los grados de libertad (gl), cuadrados medios (CM) y valores de F para repetición, tratamiento, efectos aditivos, no aditivos, maternos, recíprocos, error y total.

Tabla 13: Análisis de Hayman para caracteres de fruto cosechado en estado pintón.

	Forma			Peso			L 1			a1/b1			D1			Vp		
	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F
repetición	7	0,01	3,56 **	7	129,60	1,11 ns	7	8,10	0,90 ns	7	0	0,59 ns	7	44,0	1,14 ns	7	985,70	4,52 ***
tratamiento	24	0,04	17,89 ***	24	2444,70	20,93 ***	24	87,20	9,76 ***	24	0,5	11,48 ***	24	330,0	8,59 ***	24	2582,30	11,83 ***
aditivo	4	0,20	99,66 ***	4	7780,70	66,64 ***	4	1389,80	155,42 ***	4	0,6	15,92 ***	4	4079,0	106,33 ***	4	13357,90	61,20 ***
no aditivo	10	-	ns	10	-	ns	10	-	ns	10	-	ns	10	-	ns	10	-	ns
materno	4	0,23	117,24 ***	4	626,40	5,37 ***	4	589,00	65,87 ***	4	0,1	2,33 ns	4	952,0	24,81 ***	4	335,20	1,54 ns
recíproco	6	0,00	1,69 ns	6	145,70	1,25 ns	6	-	ns	6	0	0,72 ns	6	-	ns	6	-	ns
error	121	0,00		121	116,80		121	8,90		121	0		121	38,0		121	218,30	
total	152			152			152			152			152			152		

	L2			a2/b2			D2			Loc			SS			pH			AT		
	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F	gl	CM	F
repetición	5	5,60	1,95 ns	5	0,05	6,11 ***	5	57,3	2,04 ns	5	0,616	1,13 ns	6	0,00	0,96 ns	6	0,08	1,87 ns	6	0,00	0,54 ns
tratamiento	24	23,60	8,25 ***	24	0,31	40,55 ***	24	161,7	5,77 ***	24	1,546	2,83 ***	24	0,00	2,45 **	24	0,27	6,27 ***	24	0,01	2,98 ***
aditivo	4	253,50	88,67 ***	4	1,16	151,12 ***	4	634,1	22,61 ***	4	3,305	6,05 ***	4	0,01	7,50 ***	4	6,43	149,157 ***	4	0,05	15,45 ***
no aditivo	10	-	ns	10	-	ns	10	-	ns	10	-	ns	10	-	ns	10	-	ns	10	-	ns
materno	4	466,70	163,26 ***	4	0,33	42,25 ***	4	438,20	15,62 ***	4	2,04	3,73 **	4	0,01	12,38 ***	4	7,6	176,41 ***	4	0,02	5,12 **
recíproco	6	86,10	30,12 ***	6	0,07	8,95 ***	6	250,50	8,93 ***	6	1,64	2,99 *	6	0,00	3,24 **	6	3,73	86,65 ***	6	0,01	1,99 ns
error	62	2,90		62	0,08		62	28,00		62	0,55		78	0,00		78	0,04		78	0,00	
total	91			91			91			91			108			108			108		

Forma: cociente entre diámetro y altura del fruto; **Peso:** peso del fruto (g); **L1:** luminosidad del fruto cosechado en estado pintón; **a1/b1:** cociente entre las absorbancias de 540 nm (a) y 675 nm (b) de; **D1:** dureza del fruto cosechado en estado pintón; **Vp:** vida poscosecha del fruto (días); **L2:** luminosidad del fruto cosechado en estado rojo maduro; **a2/b2:** cociente entre las absorbancias a longitudes de onda de 540 nm (a) y 675 nm (b) del fruto cosechado en estado maduro; **D2:** dureza del fruto cosechado en estado rojo maduro; **Loc:** número de lóculos; **SS:** contenido en sólidos solubles (°Brix); **AT:** acidez titulable.

gl: grados de libertad; CM: cuadrado medio; F: es el valor de distribución F de Snedecor considerando a los progenitores y los híbridos resultantes del dialélico completo.

ns: diferencias no significativas; *: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$.

Se hallaron efectos aditivos altamente significativas ($p < 0,001$) para todos los caracteres evaluados en estado pintón. También se encontraron efectos de tipo materno altamente significativos ($p < 0,001$) para Forma, Peso, L1 y D1, sin embargo no se encontró significancia ($p > 0,05$) para a1/b1 y Vp. No se detectaron efectos recíprocos significativos ($p > 0,05$) para estos caracteres.

Se encontraron efectos aditivos altamente significativos ($p < 0,001$) para todos los caracteres de fruto cosechado en estado rojo maduro. Se encontraron efectos maternos altamente significativos ($p < 0,001$) para L2, a2/b2, D2, SS y pH y significativos al 1% ($p < 0,01$) para Loc y AT. Los efectos recíprocos fueron altamente significativos para L2, a2/b2, D2 y pH, significativos al 1% ($p < 0,01$) para SS, al 5% ($p < 0,05$) para Loc y no significativos ($p > 0,05$) para AT.

En la Tabla 14 se muestra el análisis de Hayman para el cálculo de heredabilidad en sentido amplio y estricto de los caracteres evaluados en fruto. En las columnas los caracteres y en las filas la variancia ambiental (E), variancia aditiva

(A), variancia genética de la dominancia (D1), variancia genética de la dominancia corregida (D2), variancia genética (G), heredabilidad en sentido amplio (h2ampl) y heredabilidad en sentido estricto (h2est).

Tabla 14: Heredabilidad en sentido amplio y estricto por Hayman para los caracteres evaluados en fruto.

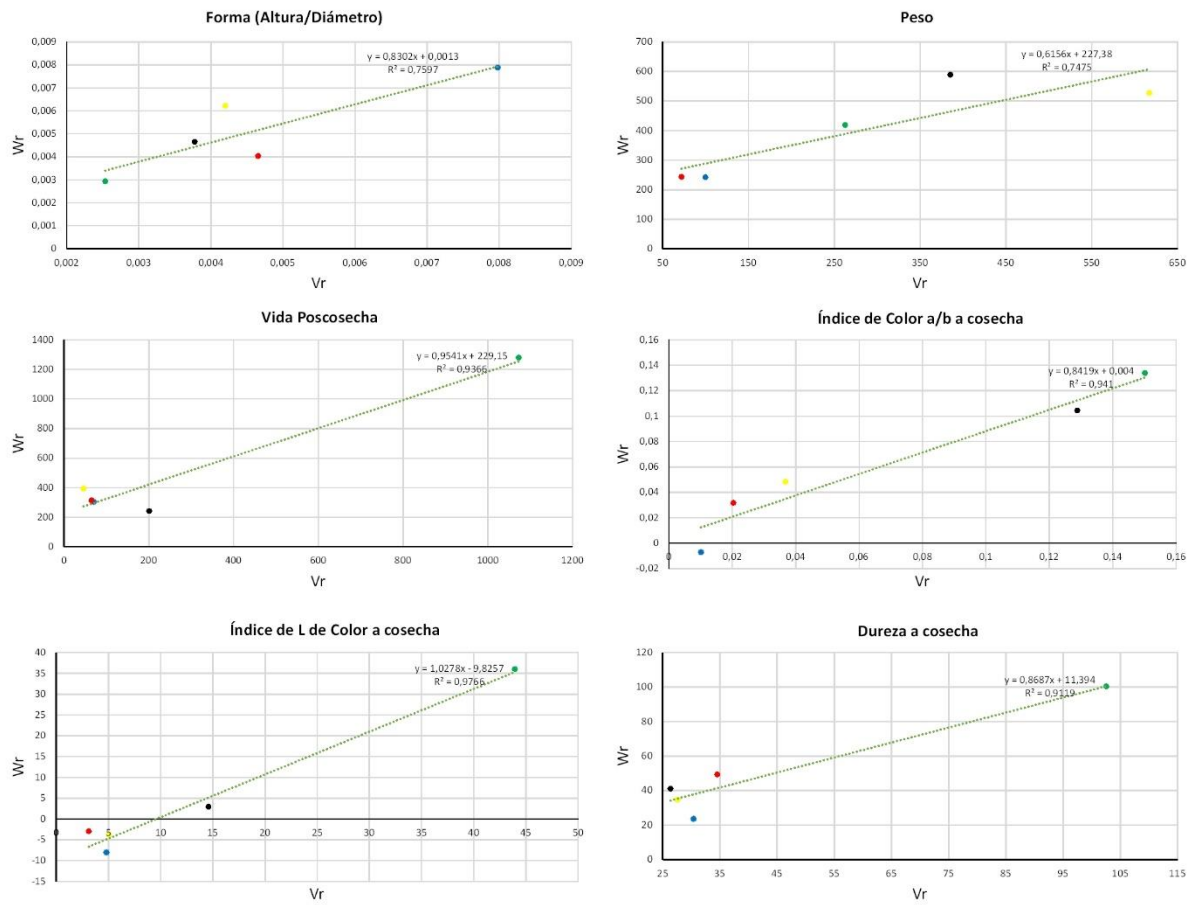
	Forma	Peso	L 1	a1/b1	D1	Vp		
E	0,00	14,68	1,11	0,00	4,83	32,53		
A	0,01	782,29	34,46	0,26	124,13	1604,37		
D1	0,01	290,81	70,40	0,28	94,08	689,18		
D2	0,03	2029,61	59,92	0,34	255,09	1806,22		
G	0,04	2811,90	94,38	0,60	379,22	3410,59		
h2ampl	1,00	0,99	0,99	0,99	0,99	0,99		
h2est	0,25	0,28	0,36	0,43	0,32	0,47		
	L2	a2/b2	D2	Loc	SS	pH	AT	
E	0,00	0,51	5,04	0,09	0,00	0,01	0,00	
A	0,48	35,58	116,99	0,94	0,00	0,09	0,00	
D1	0,31	43,16	66,51	0,78	0,00	0,07	0,00	
D2	0,63	48,72	221,74	1,47	0,00	0,28	0,01	
G	1,11	84,30	338,73	2,41	0,00	0,36	0,01	
h2ampl	1,00	0,99	0,99	0,96	0,98	0,98	0,97	
h2est	0,43	0,42	0,34	0,37	0,07	0,24	0,16	

Forma: cociente entre diámetro y altura del fruto; **Peso:** peso del fruto (g); **L1:** luminosidad del fruto cosechado en estado pintón; **a1/b1:** cociente entre las absorbancias de 540 nm (a) y 675 nm (b) de; **D1:** dureza del fruto cosechado en estado pintón; **Vp:** vida poscosecha del fruto (días); **L2:** luminosidad del fruto cosechado en estado rojo maduro; **a2/b2:** cociente entre las absorbancias a 540 nm (a) y 675 nm (b) del fruto cosechado en estado maduro; **D2:** dureza del fruto cosechado en estado rojo maduro; **Loc:** número de lóculos; **SS:** contenido en sólidos solubles (°Brix); **AT:** acidez titulable. **E:** variancia ambiental; **A:** variancia aditiva; **D1:** variancia genética de la dominancia; **D2:** variancia genética de la dominancia corregida; **G:** variancia genética; **h2ampl:** heredabilidad en sentido amplio; **h2est:** heredabilidad en sentido estricto.

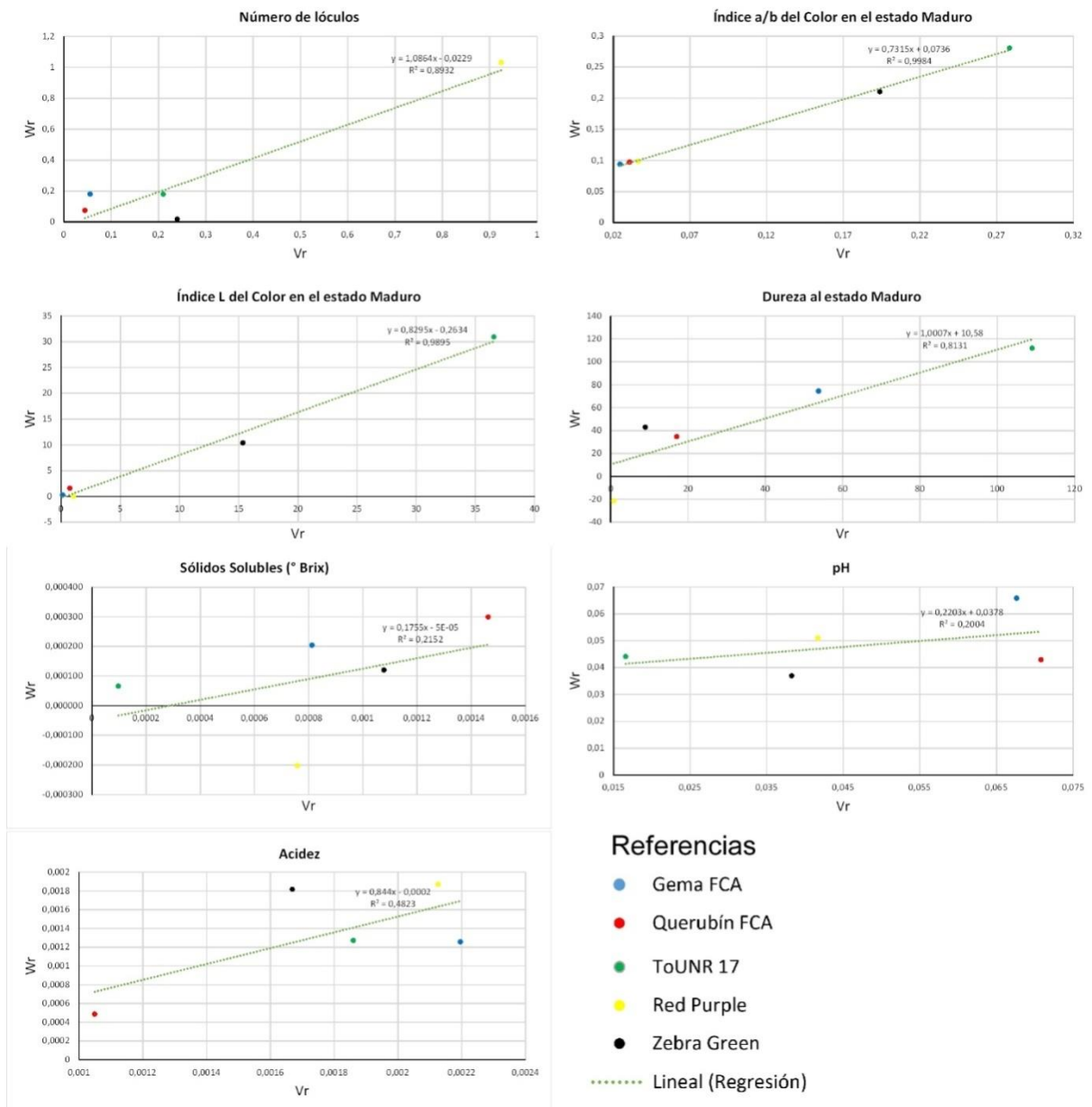
Todos los caracteres de fruto tienen una heredabilidad en sentido amplio igual o mayor a 0,96. Respecto a la heredabilidad en sentido estricto, los mayores valores corresponden a Vp, a1/b1, L2 y a2/b2 con 0,47; 0,43; 0,43 y 0,42 respectivamente. Para Loc, D2 y pH se hallaron valores de h2est de 0,37, 0,34 y 0,24 respectivamente.

La Figura 19 muestra la relación Wv/Vr para los caracteres evaluados en fruto. Los puntos corresponden a cada uno de los progenitores.

Figura 19: Gráfico Wr/Vr para caracteres de fruto.



- Referencias
- Gema FCA
 - ToUNR 17
 - Zebra Green
 - Querubín FCA
 - Red Purple
 - - - - - Lineal (Regresión)



En el caso de caracteres de fruto cosechado en estado pintón, la recta ajusta con valores aproximados del 75% para Forma y Peso, 94% para Vp y a1/b1, 98% para L1 y 91% para D1. Excepto para Peso, para los demás caracteres la pendiente es cercana a la unidad indicando que para ellos no se encontrarían acciones génicas epistáticas u otro tipo de interacciones.

Para Forma, la intercepción de la recta con Wr es positiva sugiriendo dominancia parcial. Querubín FCA, ToUNR17, Red Purple y Zebra Green contienen más alelos dominantes mientras que Gema FCA, el progenitor más alargado tiene la mayoría de los alelos recesivos.

Para Peso, la intercepción de la recta con W_r también es positiva lo que sugiere, al igual que Forma, dominancia parcial. Gema FCA y Querubín contienen la mayoría de los alelos dominantes mientras que Red Purple los recesivos. ToUNR17 y Zebra Green contienen similares proporciones de alelos dominantes y recesivos.

Para V_p , la intercepción positiva de la recta, al igual que para Forma y Peso, indicaría la existencia de dominancia parcial. Gema FCA, Querubín FCA, Red Purple y Zebra Green contienen la mayoría de los alelos dominantes mientras que ToUNR17 tiene la mayoría de los alelos recesivos.

En el caso de a_1/b_1 la recta intercepta con el origen indicando dominancia completa. La mayoría de los alelos dominantes los contienen Gema FCA, Querubín FCA y Red Purple. En contraste, la mayoría de los alelos recesivos los tienen ToUNR17 y Zebra Green.

Para L1, la intersección de la recta es negativa, indicando acción de sobredominancia. Los alelos dominantes los contienen en su mayoría Gema FCA, Querubín FCA, Red Purple y Zebra Green. ToUNR17 contiene los alelos recesivos.

Para D1, la recta intercepta positivamente, indicando dominancia parcial. Al igual que para L1, la mayoría de los alelos dominantes están contenidos por Gema FCA, Querubín FCA, Red Purple y Zebra Green y los recesivos por ToUNR17.

Para los caracteres de fruto cosechado en estado maduro la recta ajusta adecuadamente para Loc, a_2/b_2 , L2 y D2 con valores de R^2 superiores a 0,80.

Podría considerarse que para Loc, L1 y D1 la pendiente de la recta es cercana a la unidad y por lo tanto indicaría que no hay evidencia de epistasis u otro tipo de interacciones mientras que para a_2/b_2 sucedería lo contrario. La recta en Loc, L1 y D1 intercepta el origen indicando dominancia total, en cambio en a_2/b_2 la intercepción de la recta es positiva sugiriendo dominancia parcial.

CONCLUSIONES PARCIALES

Existen diferencias fenotípicas y genéticas para todos los caracteres entre los progenitores y sus híbridos.

Se encontró gca y sca significativa para todos los caracteres excepto para a²/b².

Existe heterosis para pocos híbridos y para algunos caracteres.

Se encontraron efectos maternos para caracteres de planta y morfología mientras que para caracteres de calidad de fruto se hallaron efectos maternos y recíprocos significativos.

DISCUSIÓN

Los cinco cultivares de tomate elegidos como progenitores en este estudio muestran gran diversidad fenotípica para caracteres de fruto. Sin embargo, la diversidad o distancia genética entre ellos es desconocida. Estos genotipos fueron caracterizados por 71 marcadores moleculares de tipo INDEL y cuatro marcadores funcionales para el peso y el número de lóculos en los frutos. Esta caracterización molecular demostró que a pesar de que los progenitores son líneas puras con siete o más ciclos de autofecundación, en todos menos Zebra Green se encontraron similares niveles de *loci* (dentro del total de marcadores evaluados y que amplificaron correctamente) en estado heterocigota. Los porcentajes de heterocigosis encontrados variaron entre 1,5% para Red Purple hasta 3,08% para Querubín.

Las distancias genéticas y el agrupamiento entre los cinco progenitores responden al origen de los cultivares. Gema FCA, Querubín FCA y ToUNR17 son *RILs* provenientes del cruzamiento interespecífico entre Caimanta y la accesión silvestre LA722, mientras que Red Purple y Zebra Green son variedades criollas estadounidenses (ver Materiales y Métodos, Capítulo I). En el agrupamiento se encontraron dos grupos separados a una altura de 80. Uno de los grupos está integrado por Red Purple y Zebra Green que los separa una altura de 10 y presentan un 100% de au. Red Purple y Zebra Green fueron también aquellos que menos se diferenciaron del testigo Caimanta con un 13,11 y 9,38% de polimorfismo respectivamente. El otro grupo está formado por ToUNR17, Querubín FCA y Gema FCA y se separan a una altura de 35 (au = 99). Este agrupamiento estuvo condicionado por los marcadores InDel utilizados los cuales fueron seleccionados en función de su polimorfismo entre Caimanta y la accesión silvestre LA722 (Cambiaso 2017). Red Purple y Zebra Green como son variedades criollas estadounidenses carecen de los genes silvestres de LA722 y por lo tanto en el análisis de clúster se esperaba que agrupen juntos. En los marcadores funcionales que resultaron polimórficos entre los cultivares (FAS, FW3.2 y LC) se encontró que a excepción de Red Purple el resto de los cultivares portaban el alelo cultivado. A través de este análisis se demostró que la divergencia fenotípica que existe entre los cinco

cultivares está explicada por el polimorfismo moleculares existente entre los cultivares evaluados.

Las distancias genéticas entre los genotipos progenitores utilizados en este estudio no son predictores del comportamiento agronómico de los híbridos resultante entre ellos. Por ejemplo, a pesar que el valor de polimorfismo encontrado entre Red Purple y Zebra Green fue el más bajo del ensayo con un 7,81%, los híbridos derivados demostraron tener buen comportamiento agronómico presentando tallos gruesos y frutos de alto peso ($82,95 \pm 9,73$ y $93,87 \pm 2,10$ gramos para RP x ZG y ZG x RP respectivamente) de color y dureza propicios para su consumo.

A partir de estos resultados resulta interesante evaluar los híbridos derivados del cruzamiento dialélico entre los cinco cultivares de tomate elegidos en este estudio dado que es importante cruzar materiales divergentes en un programa de mejoramiento y evaluar el impacto de las interacciones intra e interloci de los alelos que portan sobre el fenotipo resultante (Hayman, 1954; Griffing, 1956; Moreira et al. 2003; Ipsinadis et al. 2006; Marchionni Basté et al. 2010; Sánchez Aspeytia et al. 2010). Se realizó un cruzamiento dialélico completo, según el Método 1 del modelo de Griffing en el que se incluyeron los cinco cultivares y los diez híbridos entre ellos con sus recíprocos siguiendo un diseño completamente aleatorizado con repeticiones. Todos los cruzamientos fueron exitosos y por lo tanto pudieron evaluarse en su totalidad permitiendo un análisis agronómico y genético exhaustivo.

Se encontraron diferencias significativas entre los genotipos para todos los caracteres ($p < 0,05$). Para la mayoría de los caracteres los híbridos mostraron valores en el rango que tienen sus progenitores. Considerando todas las combinaciones híbridas y todos los caracteres evaluados sólo el 4,1 % presentó heterosis. Siete híbridos mostraron heterosis para caracteres evaluados en planta y otros siete para caracteres evaluados en fruto, dentro de estos últimos un sólo híbrido presentó heterosis para el peso de los frutos (F_1 ZG x RP) y seis para el color. Esto demuestra que el fenómeno de heterosis en estos híbridos y caracteres evaluados es una excepción y no una regla.

A través del análisis del cruzamiento dialélico por las metodologías propuestas por Griffing y Hayman se comprobó la existencia de efectos maternos y recíprocos significativos para la mayoría de los caracteres. Efectos recíprocos sobre

caracteres de planta y fruto en tomate ya han sido informados por otros autores en tomate (Smith et al. 2008, Cambiaso et al. 2014, Li et al. 2014). El efecto materno es un fenómeno poco estudiado en la especie que se ha detectado para algunos caracteres de fruto (Smith et al. 2008; Lupașcu et al. 2015).

En el análisis genético del cruzamiento dialélico, se encontraron valores de heredabilidad en sentido estricto y amplio para todos los caracteres estudiados. Similares resultados fueron encontrados por distintos autores para alguno de los caracteres evaluados en este estudio tales como peso de los frutos, color, pH, acidez y vida poscosecha de los frutos (Rodríguez et al. 2006; Rodríguez et al 2010; Panthee et al. 2015). Por otro lado, para gca y sca se encontraron efectos altamente significativos para casi todos los caracteres excepto para $a2/b2$. De la misma forma, hay evidencias de la existencia de efectos altamente significativos de gca y sca para Infl, Flor/Infl, Peso, Forma, L, color, Vp, D, Loc, SS, Ph, y AT (Marchionni Basté et al. 2010; El-Gabry et al. 2014; Panthee et al. 2015; Torre Figueireido et al. 2015).

Como ha sido señalado anteriormente, dada la divergencia fenotípica y genética entre los progenitores utilizados en el experimento podría esperarse que las acciones génicas más importantes fueran las aditivas. Se encontró heterosis para algún híbrido en los caracteres de planta Pb, Pm, Pa y Flor/Infl para los que también se hallaron efectos altamente significativos de sca en el análisis de Griffing. No obstante hay que tener en cuenta que el criterio de presencia de heterosis utilizado en este estudio fue cuando el híbrido superó al padre de mayor valor, mientras que en los valores de sca están contemplados no sólo la heterosis como la superación del híbrido respecto al promedio de los genotipos parentales sino también la dominancia respecto a alguno de los genotipos parentales. Si bien para los caracteres de planta se encontraron valores de heredabilidad en sentido amplio entre 96 y 99%, los valores de heredabilidad en sentido estricto fueron mucho menores con 3, 34, 18 y 24% para los caracteres Pb, Pm, Pa y Flor/Infl respectivamente de manera que, exceptuando Pm, no se esperará un marcado efecto en la selección para la mejora de estos caracteres.

También se encontraron valores de heredabilidad en sentido amplio alto y de heredabilidad en sentido estricto intermedio o bajo para los caracteres de fruto Peso, $a1/b1$ y $a2/b2$ y efectos de sca altamente significativos para Peso y $a1/b1$ aunque

contrariamente a lo esperado, no significativos para a_2/b_2 . Los valores de heredabilidad en sentido estricto para estos caracteres oscilan entre 28 y 43% por lo que podrían tenerse en cuenta en un proceso de mejora si se busca respuesta a la selección

Si bien muchos autores sostienen que existe algún grado de asociación entre la dureza del fruto a la cosecha y su vida poscosecha ello no resulta siempre así y esto fue demostrado cuando estudiamos la tasa de ablandamiento del fruto durante su poscosecha. Fue más importante la tasa de ablandamiento durante este período que la dureza inicial del fruto (Bueno et al. 2015). Estos resultados se confirman aquí ya que existe diferencia altamente significativa para V_p entre Houdini y ToUNR17 mientras que para Dureza no se encontraron diferencias cuando se analizaron sólo a los progenitores (ver Figura 16 y 17).

Es interesante destacar que los híbridos derivados de ToUNR17 son los que presentan el valor medio más elevado de V_p respecto de los demás cuando se compara a los híbridos del dialélico. Además, si bien ToUNR17 no presenta características organolépticas aceptables para su consumo debido a su color amarillento (valor medio \pm error estándar de a_1/b_1 y a_2/b_2 igual a $-0,24 \pm 0,01$ y $-0,21 \pm 0,01$ respectivamente) y un alto valor medio de dureza (valor medio \pm error estándar de D1 y D2 de $82,46 \pm 1,65$ y $66,25 \pm 1,25$ respectivamente) en los híbridos estas características quedan enmascaradas por las características favorables para el consumo de los otros progenitores. Cabe destacar que V_p fue el carácter para el cual se halló el mayor valor de heredabilidad en sentido estricto, con un 47%. Esto sugiere que ToUNR17 podría ser tenido en cuenta en un programa de selección para incrementar los valores medios del carácter.

Se encontró heterosis en el índice de color a_1/b_1 para los híbridos 17 x ZG y su recíproco. Los frutos de ambos cruzamientos son de color rojo mientras que sus progenitores son de coloración amarillo o amarillo verdoso lo que indicaría que están actuando al menos dos *loci* distintos que dan el color amarillo en ToUNR17 y amarillo verdoso en el cultivar Zebra Green.

Como se aprecia en la Figura 20, a excepción de ToUNR17, el resto de los progenitores contienen en su mayoría alelos dominantes para los caracteres evaluados. Asimismo se encontró que para todos los caracteres la mayoría de los

genotipos contienen alelos dominantes. Esto concuerda con lo observado en los híbridos derivados de ToUNR17 donde se enmascaran las características recesivas de dicho progenitor dando como resultado frutos con menor dureza, de color rojo y menor vida poscosecha que su progenitor de larga vida pero con valores suficientemente interesante para el mercado en fresco. Haciendo este mismo tipo de análisis, es interesante destacar que el cultivar Zebra Green posee genes que favorecen al porte vegetativo de las plantas mientras que Gema FCA para las estructuras reproductivas. Para Forma, la intercepción de la recta con W_r es positiva sugiriendo dominancia parcial de los alelos intervinientes. Querubín FCA, ToUNR17, Red Purple y Zebra Green contienen más alelos dominantes mientras que Gema FCA, el progenitor de fruto alargado, tiene la mayoría de los alelos recesivos. Los materiales utilizados en este estudio no portan los alelos cultivados en los genes conocidos *SUN* y *OVATE* y por lo tanto si hay variabilidad para el carácter forma del fruto es para otros genes que no son conocidos. Gonzalo y van der Knaap (2008) demostraron que existen 20 o más *QTLs* que controlan este carácter en el germoplasma del tomate cultivado y para la mayoría de los alelos que producen fruto alargado actúan como recesivos.

Para el Peso de los frutos, Red Purple tiene el gca más alto con un valor de 17,07 seguido por Zebra Green con 16,74. Los sca más extremos corresponden a $G \times RP$ y $RP \times Q$ con -8,33 y -8,22 respectivamente. $ZG \times RP$ de hecho fue el único híbrido que presentó heterosis. Los genes de bajo peso son dominantes lo que en parte concuerda con lo que se puede ver en el Gráfico W_r/V_r para el carácter donde se observa que Zebra Green y Red Purple contienen en su mayoría genes recesivos, y de alto peso. En concordancia con estos resultados, Weller et al (1988) encontró que en las especies silvestres y entre las que se encuentra *S. pimpinellifolium* existen poligenes con efectos dominantes que causan la reducción en el peso de fruto. En este trabajo los cultivares obtenidos en el programa de mejoramiento de la FCA-UNR portan alelos silvestres en sus genomas y posiblemente en varios de los genes que controlan el peso de los frutos. Los híbridos obtenidos a partir de estos cultivares presentaron bajo peso posiblemente por la dominancia de los genes de bajo peso que portan. Similarmente, Lippman y Tanskey (2001) informaron que la mayoría (67%) de la variación fenotípica en el

tamaño de fruto en tomate podría ser atribuido a seis *loci* principales y que los alelos para fruto pequeño presentan dominancia parcial respecto de los que codifican para fruto grande.

Para el caso del color, estimado a partir del índice de $a1/b1$ la recta intercepta con el origen indicando dominancia completa. La mayoría de los alelos dominantes los contienen Gema FCA, Querubín FCA y Red Purple. En contraste, la mayoría de los alelos recesivos los tienen ToUNR17 y Zebra Green.

Para V_p , la intercepción positiva de la recta, al igual que para Forma y Peso, indicaría la existencia de dominancia parcial. Gema FCA, Querubín FCA, Red Purple y Zebra Green contienen la mayoría de los alelos dominantes mientras que ToUNR17 tiene la mayoría de los alelos recesivos. Pereira da Costa et al. (2013) en cruzamientos derivados del cultivar Caimanta y LA722 de *S. pimpinellifolium* encontró *QTLs* con efectos recesivos de la especie silvestre que prolongan la vida poscosecha de los frutos por lo que ToUNR17 podría portar alguno de estos alelos. Por otro lado, Rodríguez et al. (2006 y 2010) demostró que las accesiones silvestres de tomate tales como LA722 y LA1385 de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* ofrecen una alternativa para aumentar la variabilidad genética tanto para vida poscosecha y calidad del fruto en los programas de mejoramiento de tomate.

Este estudio demostró que las diferencias fenotípicas entre los cinco cultivares utilizados como progenitores en este estudio se corresponden con discrepancias a nivel molecular. Los híbridos resultantes de los cruzamientos entre ellos produjeron interesantes combinaciones fenotípicas y genéticas mayormente como consecuencia de un fuerte componente aditivo, y que el fenómeno de la heterosis es la excepción en su combinación híbrida. Finalmente, el gran aporte de los efectos recíprocos y maternos sobre los componentes de la variancia fenotípica encontrados para la mayoría de los caracteres estudiados en planta y fruto de tomate indican que debería prestarse más atención a la dirección del cruzamiento en los programas de mejoramiento puesto que estos afectan la expresión de los caracteres en el híbrido.

CONCLUSIÓN

Se concluye que los cinco cultivares utilizados como progenitores en este estudio difieren para los caracteres y los genes subyacentes, que la heterosis es la excepción en su combinación híbrida, y que la dirección del cruzamiento afecta la expresión de caracteres en el híbrido.

BIBLIOGRAFÍA

1. Angosto Trillo T, Lozano Ruíz R, Martínez Zapater JM, et al. (2001) Mejora genética del sabor en tomate: Identificación de marcadores moleculares (PCR-AFLPs) para selección de genotipos de interés agronómico. FIAPA, Fundación para la Investigación Agraria de la Provincia de Almería, <http://www.fiapa.es>.
2. Bartoszewski G, Niedziela A, Szwacka M, et al. (2003) Modification of tomato taste in transgenic plants carrying a thaumathin gene from *Thaumatococcus daniellii* Benth. *Plant Breeding* 122: 347-351.
3. Blanca J, Cañizares J, Cordero L, et al. (2012) Variation revealed by SNP genotyping and morphology provides insight into the origin of the tomato. *PLoS One* 7: e48198.
4. Blanca J, Montero-Pau J, Sauvage C, et al. (2015) Genomic variation in tomato, from wild ancestors to contemporary breeding accessions. *BMC Genomics* 16: 257
5. Blum A, Merai M, Wirsansky I, et al. (2005) The beneficial effects of tomatoes. *E. Journal of Internal Medicine* 16: 402-404.
6. Bueno RA, Pereira da Costa JH, Zorzoli R, et al. (2015) Variación de caracteres de calidad del fruto de tomate durante la poscosecha. XLIV Congreso Argentino de Genética, 13 al 26 de Septiembre de 2015, Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. *Journal of Basic and Applied Genetic Suppl.* Vol XXVI (1): 184.
7. Cambiaso V (2017) Construcción de un mapa y detección de QTLs asociados a la vida poscosecha y calidad de los frutos en un cruzamiento interespecífico de tomate. Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Agrarias de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Rosario. pp 103.
8. Cambiaso V, Rodríguez GR, Pereira da Costa JH, et al. (2014) Efectos citoplasmáticos sobre caracteres de calidad de fruto en las generaciones F₁ y F₂ de un cruzamiento interespecífico de tomate. XXXVII Congreso Argentino de Horticultura. Lugar: Mendoza, Mendoza. Fecha: 23 al 26 de Septiembre de 2014.

9. Chakrabarti M, Zhang N, Sauvage C, et al. (2013) A cytochrome P450 regulates a domestication trait in cultivated tomato. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 110: 17125–17130.
10. Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, et al. (2001) Infostat, versión 2001, Grupo Infostat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
11. El-Graby MAH, Solieman TIH, Abido AIA (2014) Combining ability and heritability of some tomato (*Solanum lycopersicum*) cultivars. *Scientia Horticulturae* 167: 153-157.
12. Falconer DS, Mackay TFC (1996) *Introduction to Quantitative Genetics*. Fourth Edition Longman Group Ltd., Edinburgh Gate England, pp 184-201.
13. Ferratto J, Mondino MC, Longo A, et al. (2006) Diagnóstico y necesidades de estrategias de intervención del Proyecto Hortícola de Rosario. 40.
14. Foolad MR (2007) Genome mapping and molecular breeding of tomato. *International Journal of Plant Genomics*. doi:10.1155/2007/64358.
15. Giovannoni JJ (2004) Genetic regulation of fruit development and ripening. *The Plant Cell* 16: 170-180 (Supplement).
16. Gonzalo MJ, van der Knaap E (2008) A comparative analysis into the genetic bases of morphology in tomato varieties exhibiting elongated fruit shape. *Theoretical and Applied Genetics* 116: 647–656.
17. Grierson D, Fray R (1994) Control of ripening in transgenic tomatoes. *Euphytica* 79: 251-263.
18. Griffing B (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Science* 9: 463-493.
19. Hayman BI (1954) The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39: 789-809.
20. Hayman BI (1963) Notes on diallel cross theory. In *statistical genetics and Plant breeding* 982: 571-578.
21. Ipsinadis CG, Tokatlidis IS, Vafias B, et al. (2006) Criteria for developing second-cycle hybrids in maize. *Asian Journal of Plant Science* 5: 680-685.
22. Kearsey M, Pooni H (1996) *Thegenetical analysis of quantitative traits*. Chapman and Hall. Great Britain.

23. Li J, Sun Q, Yu N, et al. (2014) The role of small RNAs on phenotypes in reciprocal hybrids between *Solanum lycopersicum* and *S. pimpinellifolium*. *BMC Plant Biology* 14: 296.
24. Lippman Z, Tanksley SD (2001) Dissecting the genetic pathway to extreme fruit size in tomato using a cross between the small-fruited wild species *Lycopersicon pimpinellifolium* and *L. esculentum* var. Giant Heirloom. *Genetics* 158:413–22.
25. Lupașcu G, Grigorcea S, Mihnea N (2015) The influence of the maternal factor on the effects of gene involved in the control of quantitative characters in tomato. *Oltenia for Studies in Natural Sciences* 31: 43-46
26. Marchionni Basté E, Liberatti DR, et al. (2010) Diallel analysis for fruit traits among tomato recombinant inbred lines derived from an interspecific cross *Solanum lycopersicum* x *S. pimpinellifolium*. *Journal of Applied Horticulture* 12(1): 21-25.
27. Meli VS, Ghosh S, Prabha TN, et al. (2010) Enhancement of fruit shelf life by suppressing N-glycan processing enzymes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107: 2413-2418.
28. Miller JC, Tanksley SD (1990) RFLP analysis of phylogenetic relationships and genetic variation in the genus *Lycopersicon*. *Theoretical and Applied Genetics* 80: 437 - 448.
29. Moreira C, Echandi MA, Méndez CR (2003) Heterosis y habilidad combinatoria en líneas de tomate para mesa con adaptación a altas temperaturas. *Revista Agrícola Tropical* 33: 51-58.
30. Muños S, Ranc N, Botton E, et al. (2011) Increase in tomato locule number is controlled by two single-nucleotide polymorphisms located near WUSCHEL. *Plant Physiology* 156: 2244-2254.
31. Murtagh F, Legendre P (2014) Ward's hierarchical agglomerative clustering method: which algorithms implement Ward's criterion? *Journal of Classification* 31: 274-295.
32. Nakamura RR, Stanton ML (1989) Embryo growth and seed size in *Raphanus sativus*: maternal and paternal effects in vivo and in vitro. *Evolution* 43: 1435-1443.

33. Nuez F (1991) La mejora genética de hortalizas. En: "Rallo L, Nuez F (Eds.). La horticultura española en la C. E. Sociedad Española de Ciencias Hortícolas. ediciones de Horticultura, Reus 2: 482-505.
34. Panthee DR, Perkins-Veazie P, Anderson C, et al. (2015) diallel analysis for lycopene content in the hybrids derived from different colored parents in tomato. *American Journal of Plant Science* 6: 1483-1492.
35. Peralta IE, Spooner DM, Knaap S (2008) Taxonomy of wild tomatoes and their relatives (*Solanum* sect. *Lycopersicoides*, sect. *Juglandifolia*, sect. *Lycopersicon*; Solanaceae). *Systematic Botany Monographs*, 84:1-186.
36. Pereira da Costa JH, Rodríguez GR, Pratta GR, et al. (2013) QTL detection for fruit shelf life and quality traits across segregating populations of tomato. *Scientia Horticulturae* 156: 47-53.
37. Pollak PE (1991) Cytoplasmic effects on components of fitness in tobacco hybrids. *Evolution* 45: 785-790.
38. Rick CM (1973) Potential genetic resources in tomato species: clones from observations in native habitats. In "Genes, Enzymes and Populations. Ed. Sbn. Plenum, New York", pp 255-269.
39. Rodríguez GR, Muños S, Anderson C, et al. (2011) Diversity of SUN, OVATE, LC, and FAS in the tomato germplasm and their effect on fruit morphology. *Plant Physiology* 156: 275-285.
40. Rodríguez GR, Pratta GR, Liberatti DR, et al (2010) Inheritance of shelf life and other quality traits of tomato fruit estimated from F1's, F2's and backcross generations derived from standard cultivar, nor homozygote and wild cherry tomato. *Euphytica* 176:137–147.
41. Rodríguez GR, Pratta GR, Zorzoli R, et al. (2006) recombinant lines obtained from an interspecific cross between *lycopersicon* species selected by fruit weight and fruit shelf life. *Journal of American Society for Horticultural Science* 131(5): 561-656.
42. Sánchez Aspeytia, D (2010) *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* Vol.1 Núm.4 1 de octubre - 31 de diciembre, 2010 p. 455-467.

43. Schuelter AR, Finger FL, Casali VWD, et al. (2002) Inheritance and genetic linkage analysis of a firm-ripening tomato mutant. *Plant Breeding* 121: 338-342.
44. Shapiro SS, Wilk MB (1965) An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52: 591-611.
45. Smith CJS, Watson C.F, Ray J, et al. (1988) Antisense RNA inhibition of polygalacturonase gene expression in transgenic tomatoes. *Nature* 334: 724-726.
46. Smith SM, Scott JW, Bartz JA, et al. (2008) Diallel analysis of fruit water absorption in tomato, a contributing factor in postharvest decays. *Journal of American Society for Horticultural Science* 133: 55-60.
47. The Tomato Genome Consortium (2012) The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. *Nature* 485: 635-641.
48. Torre Figueiredo AS, Tadeu Vilela de Resende J, et al. (2015) Combining ability and heterosis of relevant fruit traits of tomato genotypes for industrial processing. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 15: 154-161
49. Warnock SJ (1988) A review of taxonomy and phylogeny of the genus *Lycopersicon*. *HortScience* 23: 669 - 673.
50. Weller JI, Soller M, Brody T (1988) Linkage analysis of quantitative traits in an interspecific cross of tomato (*Lycopersicon esculentum* x *Lycopersicon pimpinellifolium*) by means of genetic markers. *Genetics* 118: 329 -339.