



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

**ANÁLISIS GENÉTICO Y MOLECULAR DE  
GERMOPLASMA DE TOMATE CON INTROGRESIONES  
DE *Solanum habrochaites*: MEJORA DE CARACTERES  
RELACIONADOS CON CALIDAD DE FRUTOS**

**Viviana Gabriela Broglia**

**TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR EN  
CIENCIAS AGRARIAS**

**DIRECTOR: Gustavo Rubén Rodríguez  
CO- DIRECTOR: Claudio Olaf Budde**

**2023**

ANÁLISIS GENÉTICO Y MOLECULAR DE GERMOPLASMA DE TOMATE CON  
INTROGRESIONES DE *Solanum habrochaites*: MEJORA DE CARACTERES  
RELACIONADOS CON CALIDAD DE FRUTOS

Viviana Gabriela Broglia

Lic. en Cs. Biológicas UNSa

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Doctor en Ciencias Agrarias, de la Universidad Nacional de Rosario y no ha sido previamente presentada para la obtención de otro título en esta u otra Universidad. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en Salta, durante el período comprendido entre 2013 al 2022, bajo la dirección de:

DIRECTOR: Gustavo Rubén Rodríguez

CO- DIRECTOR: Claudio Olaf Budde

Nombre y firma del Doctorando

Nombre y firma del Director

Nombre y firma del Co - Director

Defendida de 20\_\_.

## **Agradecimientos**

En primer lugar, quiero dar las gracias al Dr. Gustavo Rodríguez por la guía que efectuó a lo largo de cada etapa, por compartir de manera paciente y generosa su conocimiento y experiencia permitiéndome concretar la realización de este trabajo. Al Dr. Claudio Budde por su tiempo y conocimiento, aportando en cada instancia de avance con observaciones pertinentes. Sin estas contribuciones este trabajo no habría sido posible.

Agradezco a las Dras. Graciela Caruso y Mariana Pocoví. Con Graciela compartimos instancias de trabajo de campo y laboratorio, ella estimula mi razonamiento crítico a través del enriquecedor intercambio de ideas y de lecturas. Mariana me brindó las primeras herramientas de trabajo en laboratorio, compartiendo generosamente su experiencia y conocimientos. Gracias a Virginia Albeza por su acompañamiento sereno, brindando ánimo cada vez que lo necesité. Especial agradecimiento a mi mentora intelectual, Mimina Acreche, quien contribuyó enormemente a que tomara la decisión de embarcarme en la empresa para alcanzar el doctorado. MOAIS gracias por acompañarme.

Agradezco a los estudiantes que en algún momento colaboraron en el trabajo de campo.

Mi agradecimiento a las personas que trabajan en el Posgrado de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Rosario, que me brindaron un marco de formación curricular estimulante, a la Universidad Nacional de Salta por haberme formado como profesional y brindado un espacio de ejercicio laboral. Agradezco al programa DOCTORAR por la financiación.

Un especial agradecimiento a Avery, July y Carlitos por el apoyo incondicional y acompañamiento.

## Presentaciones a Congresos y Jornadas

- Broglia, V.; Caruso, G.; Gerala, S. y Rodríguez, G. (2017). Aporte de genes silvestres a caracteres de calidad de fruto de tomate: Análisis de bases genética con uso de genotipos F<sub>2</sub>. Presentación oral. VIII Jornadas de Ciencias Naturales. VI Jornadas de la Enseñanza de las Ciencias Naturales yII Jornadas de Unidad Integrada INTA-U.N.Sa.
- Caruso, G.; Broglia V.; Gerala, S.; Miranda, J. C. y Rodríguez, G. (2017). Repetibilidad y análisis de sendero para la Vida en Estantería genotipos de tomate con introgresión de germoplasma silvestre. VIII Jornadas de Ciencias Naturales. Sesión Posters. VI Jornadas de la Enseñanza de las Ciencias Naturales yII Jornadas de Unidad Integrada INTA- U.N.Sa.
- Broglia, V.; Caruso; G.; Budde, C. y Rodríguez, G. (2017). Análisis de efecto de Introgresiones de *Solanum habrochaites* en Mejoramiento Genético de Tomate para Caracteres de Calidad de Fruto. 9º Congresso Brasileiro de Mejoramiento de Plantas. Sessao de Poster. Foz do Iguazu. Brasil.
- Caruso, G.; Broglia, V. y Feingold, S. (2017). Análisis de la Vida en Estantería en Frutos de Tomate con Introgresión de *Solanum habrochaites*. 9º Congresso Brasileiro de Mejoramiento de Plantas. Sessao de Poster. Foz do Iguazu. Brasil. Agosto 2017.
- Broglia V.G., Caruso G.B. y Martínez C.C. (2016) Propiedades biomecánicas de piel de líneas tomates comerciales y de premejora. Posibles implicancias sobre vida en estantería. 35 Jornadas Argentinas de Botánica: Sesión: Recursos Genéticos.
- Broglia, V.G; Caruso; G.B. y Rodríguez, G.R. (2022). Análisis de introgresiones de *Solanum habrochaites* sobre la vida en estantería y el peso del fruto en tomate. L Congreso Argentino de Genética y II Jornadas Regionales SAG-NEA. Sesión Mejoramiento Genética Vegetal.

### Publicación de resúmenes

- Broglia, V.; Caruso; G.; Budde, C. y Rodríguez, G. (2017). Análisis de efecto de Introgresiones de *Solanum habrochaites* en Mejoramiento Genético de Tomate para Caracteres de Calidad de Fruto. (Resumen) E-BOOK do 9º CBMP 'Melhoramento de plantas: Projetando O Futuro': 147 ISBN 978-85-94437-00-6. <http://www.sbmp.org.br/9congresso/e-book/9-CBMP-E-book-ed-1-PGM-UEM.pdf>.

Caruso, G.; Broglia, V. y Feingold, S. (2017). Análisis de la Vida en Estantería en Frutos de Tomate con Introgresión de Solanum habrochaites (Resumen) E-BOOK do 9º CBMP 'Melhoramento de plantas: Projetando O Futuro' : 146. ISBN 978-85-94437-00-6. <http://www.sbmp.org.br/9congresso/e-book/9-CBMP-E-book-ed-1-PGM-UEM.pdf>.

Broglia V.G., Caruso G.B. y Martínez C.C. (2016) Propiedades biomecánicas de piel de líneas tomates comerciales y de premejora. Posibles implicancias sobre vida en estantería. (Resumen): 251, Actas. Año 35 JAB en Bol. Soc. Argent. Bot. 50 (Supl.) ISSN 1851-2372. <http://botanicaargentina.com.ar/wp-content/uploads/2017/05/SABSuplementoPP3.pdf>.

### **Trabajos Publicados**

2016. Diversidad genética. Importancia y aplicaciones en el mejoramiento vegetal. Genetic diversity. Importance and applications in plant breeding. Caruso, G; V. Broglia y M. Pocovi. Lhawet/ Nuestro entorno. Publicación del Instituto de Ecología y Ambiente Humano. Vol 4 Número 1 :45-50. ISSN (impresa) 2250-5725, ISSN (web) 2422-7250.

2016. Uso de Germoplasma Silvestre en el Programa de Mejora de Tomate. Wild Tomato Germoplasm uses in Tomato Breeding Program. Caruso, G; V. Broglia y M. Pocovi. Lhawet/ Nuestro entorno. Publicación del Instituto de Ecología y Ambiente Humano. Vol 4 Número 1 :21-25. ISSN (impresa) 2250-5725, ISSN (web) 2422-7250.

ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS .....	1
RESUMEN.....	5
ABSTRACT .....	7
INTRODUCCIÓN.....	8
1.1 Generalidades sobre cultivo y origen del tomate.....	8
1.2 Caracteres que definen la calidad del fruto en el tomate.....	12
1.3 Mejoramiento de tomate.....	19
1.4 Introgresión.....	20
1.5 La utilización de los marcadores moleculares en los programas de Mejoramiento genético de tomate.....	22
1.6 Localización de QTLs.....	25
1.7 Estudios de genoma de tomate aplicado a la mejora en Argentina.....	29
1.8 Resultados previos del Grupo de Trabajo.....	29
HIPÓTESIS DE TRABAJO Y OBJETIVO GENERAL.....	32
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	33
MATERIALES Y MÉTODOS.....	34
2.1 CARACTERIZACIÓN FENOTÍPICA Y ANALISIS GENÉTICO DE LINEAS PROGENITORAS, F <sub>1</sub> Y F <sub>2</sub> DE CARACTERES RELACIONADOS CON LA CALIDAD DE FRUTOS	
2.1.1 Material vegetal.....	34
2.1.2 Ensayos en invernáculo .....	34
2.1.3 Variables evaluadas en frutos al estado “pintón” .....	36
Vida en estantería .....	36
Otros caracteres de calidad de fruto.....	37
2.1.4 Variables evaluadas en frutos cosechados al estado “rojo maduro” .....	38
Color estimado de manera cuantitativa .....	38
Caracteres asociados a la caracterización química del fruto .....	40
Caracteres asociados a la consistencia del fruto maduro.....	41

Caracteres asociados a la morfología interna de los frutos .....	41
2.1.5 Variables asociadas a propiedades biomecánicas de la piel de los frutos.....	42
2.1.5 Caracterización Fenotípica en los Ensayos.....	45
Análisis Estadístico.....	46
2.1.6 Análisis Genéticos en líneas progenitoras, F <sub>1</sub> y testigos.....	46
2.1.7 Análisis Genéticos considerando F <sub>2</sub> .....	47
2.2. CONSTRUCCIÓN DE MAPA GENÉTICO Y DETECCIÓN DE QTL	
2.2.1 Material vegetal.....	49
2.2.2 Extracción de ADN.....	50
2.2.3 Caracterización molecular de las líneas progenitoras.....	50
Marcadores SSR y EST-SSR.....	51
2.2.5 Mapa genético de FCN 93-6-2.....	64
Representación gráfica del genotipado.....	64
2.2.5 Mapeo de QTLs para caracteres de calidad de fruto .....	64
RESULTADOS .....	67
3.1 CARACTERIZACIÓN FENOTÍPICA Y ANALISIS GENÉTICO DE LINEAS PROGENITORAS, F1 Y F2 DE CARACTERES RELACIONADOS CON LA CLAIDAD DE FRUTOS	
3.1.1 Caracterización de líneas parentales.....	67
3.1.1.1 Vida en estantería.....	67
Análisis de la interacción Genotipo por Año para Vida en Estantería.....	68
3.1.1.2 Otras variables de calidad de fruto evaluadas en los genotipos uniformes en ambos ensayos .....	68
Variables asociadas a aspectos externos (tamaño, forma y color).....	69
Variables asociadas al descarte del fruto (deshidratación y consistencia).....	70
Análisis de la interacción Genotipo por Año para los otros caracteres considerados en el ensayo .....	71

3.1.1.3 Propiedades biomecánicas evaluada en los genotipos uniformes en Ensayo1 (2013/2014).....	73
3.1.1.4 Variables de calidad de fruto evaluadas en los genotipos uniformes en Ensayo 2 (2015/2016) .....	74
Variables asociadas al sabor del fruto.....	74
Variables que estiman el color del fruto .....	75
Variables que describen la consistencia, morfología interna del fruto y relaciones entre ambos grupos de variables.....	77
3.1.2 Caracterización de la población segregante F <sub>2</sub> (FCN 93-6-2 x LC 138).....	81
3.1.2.1 Análisis estadístico y genético de los caracteres evaluados.....	81
3.1.3.1 Correlaciones fenotípicas y genéticas por fruto .....	89
3.1.3.2 Correlaciones fenotípicas y genéticas por planta .....	91
3.2 CONSTRUCCIÓN DE MAPA GENÉTICO Y DETECCIÓN DE QTL	
3.2.1. Mapa genético de FCN 93-6-2.....	94
3.2.2 Introgresión de germoplasma silvestre en línea de premejora FCN 93-6-2.....	100
3.2.3 Mapeo de QTLs para caracteres de calidad de fruto.....	103
3.2.3.1 Detección de QTLs.....	104
QTLs para VE y variables asociadas a VE .....	106
QTLs para dureza de fruto .....	108
QTLs para variables asociadas a color .....	109
QTLs para variables asociadas a características organolépticas .....	111
3.2.3.2 Análisis de interacción de QTLs.....	112
DISCUSIÓN.....	114
4.1 Caracterización molecular de FCN 93-6-2.....	114
4.2 Caracterización fenotípica de las líneas progenitoras, comparación respecto a F1 y análisis de acciones génicas .....	118
4.3 Interacción Genotipo por Año .....	128
4.4 Caracterización fenotípica F <sub>2</sub> .....	129

4.5 Correlaciones genéticas y fenotípicas .....	136
4.6 Mapeo de QTLs para caracteres de calidad de fruto .....	144
CONCLUSIONES .....	155
CONSIDERACIONES FINALES Y PERSPECTIVAS .....	158
6.1 Consideraciones Finales .....	158
6.2 Perspectivas.....	159
BIBLIOGRAFÍA .....	161
Anexo: Proceso de obtención de la línea de premejora FCN 93-6-2.....	207

## ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS

a\*: Estimador de componente de color del sistema CIELab, la coordenada a\* se asocia a la cromaticidad entre amarillo y rojo

a: aditividad

ACC: ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico

ACO: ACC oxidasa

ACS ACC sintetasa

ADN: Ácido Desoxirribonucleico

b\*: Estimador de componente de color del sistema CIELab, la coordenada b\* se asocia a la cromaticidad entre verde y azul

CIE: *Commission Internationale de l'Eclairage* que regula sistemas de determinación cuantitativa de color

CLi  $\lambda_{472\text{nm}}$  Concentración de licopeno estimada a  $\lambda$  472nm

CLi  $\lambda_{502\text{nm}}$  Concentración de licopeno estimada a  $\lambda$  502nm

cm: Centímetros

cM: centimorgan

Color (Col): Color del fruto

Cons: Consistencia del fruto al momento del descarte

CV: Coeficiente de variación

D.E.: Desvío Estándar

d: dominancia

D1: diámetro mayor del fruto estimado en frutos cosechados al estado rojo maduro

D2: diámetro menor del fruto estimado en frutos cosechados al estado rojo maduro de fragmentos amplificados)

Dha: Deshidratación absoluta del fruto al momento del descarte estimada (en g: evaluada como la pérdida de peso entre la cosecha y el descarte)

Dhc: Deshidratación del fruto al momento del descarte estimada con método cualitativo

Dhr: Deshidratación relativa estimada como la diferencia entre el peso al descarte respecto al peso inicial del fruto

Diam: Diámetro Mayor del fruto

dNTP: Desoxirribonucleótido trifosfato

Dur/D1: índice relativo entre Dureza y Diámetro mayor

Dur/D2: índice relativo entre Dureza y Diámetro menor

Dur: Dureza del fruto

E.E.: Error Estándar

E1: Ensayo 1, primer ensayo

E2: Ensayo 2, segundo ensayo

Ep. Espesor del pericarpio

Ep/D1: índice relativo entre Espesor de pericarpio y Diámetro mayor

Ep/D2; índice relativo entre Espesor de pericarpio y Diámetro menor

Er: Esfuerzo de rotura a la que se rompe la cubierta sometida a tracción

EST: Expressed sequence tag (Marcador de secuencia expresada)

Fir/D1: índice relativo entre Firmeza y y Diámetro mayor

Fir/D2: índice relativo entre Firmeza y y Diámetro menor

Fir: Firmeza del fruto

Fmax: Fuerza máxima necesaria para romper la cubierta de los frutos

For: Forma del fruto, estimada como la relación altura/diámetro

g: Gramo

gl: Grados de libertad

GxA: Interacción genotipo x año

H: genotipo heterocigoto para alelos aportados por *S. habrochaites* y *S. lycopersicum*

H<sup>2</sup>: Heredabilidad en sentido estricto

ha: Hectárea

InDel: inserciones/deleciones

ISSR: Inter simple sequence repeat (Secuencias simples internas repetidas).

L\*: Estimador de componente de color del sistema CIELab, la coordenada L\* se asocia a la acromaticidad

LOD: Logarithm of odds (Logaritmo de las probabilidades)

m: Metro

MAS: Selección asistida por marcadores

MCBA: Mercado Central de Buenos Aires

MEB: microscopio electrónico de barrido

mg: Miligramos

MgCl<sub>2</sub>: Cloruro de Magnesio

ml: Mililitros

mm: Milímetros

mM: Milimolar

MO Microscopio óptico

MPa: Mega Pascales

MY: Módulo de Young que estima la elasticidad de la cubierta

N: Newton

ng: Nanogramos

NI: Número de lóculos

°C: Grado Celsius

p: Valor p (Estadístico de probabilidad)

pb: pares de bases

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

Pf: Peso de fruto en g

pH: pH del jugo e jugo de tomate

QTL: Quantitative trait loci (Loci de caracteres cuantitativos)

R<sup>2</sup>: Porcentaje de variación fenotípica

RD: relación de dominancia

RILs: Recombinant inbred lines (Líneas Endocriadas Recombinantes)

rpm: Revoluciones por minuto

s: Segundos

SAM: S-adenosilmetionina

Sh: genotipo homocigoto para los alelos aportados por *S. habrochaites*

Sl: genotipo homocigoto para los alelos aportados por *S. lycopersicum* (cv *Uco Plata INTA*)

SNP: Single nucleotide polymorphism (Polimorfismo de nucleótido único)

SS Contenido de sólidos solubles en jugo de tomate

SSR: Simple sequence repeat (Microsatélites)

SSR-EST: SSR derivados de secuencias transcritas

t. ha-1: toneladas por hectárea

VE: vida en estantería

W: Watt (Vatio).

X: variable CIEXYZ para estimar componente rojo

Y: variable CIEXYZ para estimar la luminancia

Z: variable CIEXYZ para estimar a cromaticidad entre azul y verde

µg: Microgramos

µl: Microlitros

µM: Micromolar

t: toneladas

## RESUMEN

En los programas de mejora de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) ciertos objetivos se relacionan con caracteres de calidad del fruto. Los mejoradores deben considerar aspectos demandados tanto por productores como por consumidores. Es importante la obtención de líneas que produzcan frutos de aspecto atractivo, sabor deseado, propiedades nutricionales y vida en estantería prolongada. Este último atributo cobra un valor importante porque permite que el producto llegue a los sitios de comercialización sin que se produzcan pérdidas debido al deterioro causado por el tiempo, las distancias y las formas de traslado desde los lugares de cosecha. La aplicación de procesos de mejora genética requiere la existencia de variabilidad genética, y, en el tomate cultivado, esta se ha reducido notablemente como consecuencia de los procesos de domesticación y mejora. Para ampliar la base genética pueden implementarse estrategias que permitan la introgresión de germoplasma de especies silvestres emparentadas. Y luego es necesario evaluar el efecto de estas introgresiones para reconocer el aporte de estas especies y aprovechar su uso en la obtención de materiales para la mejora.

Debido a la importancia que fue adquiriendo el cultivo de tomate en NOA se inició un programa de mejora en la Universidad Nacional de Salta en la década de 1990. El objetivo inicial fue incorporar la resistencia del tomate a la polilla (*Tuta absoluta* Meyrick) una de las principales plagas del tomate. La estrategia se inició con cruzamientos entre *Solanum lycopersicum* cv. Uco Plata INTA y *Solanum habrochaites* S. Knapp & D. M. Spooner, y continuó con retrocruzas, cruza y selección. A lo largo del proceso se obtuvieron genotipos con caracteres agronómicos de interés. Entre estos genotipos se destacó la línea de premejora FCN 93-6-2, que además de resistencia a polilla del tomate evidenció mejora en algunos caracteres de calidad de fruto. Se evaluaron líneas comerciales que contribuyan al aumento del tamaño del fruto y se seleccionó el cv LC 138 (INTA La Consulta – Mendoza). Para avanzar en el proceso de mejora se planteó estimar el grado de introgresión del genoma de *Solanum habrochaites* en la línea de premejora y efectuar el análisis de las bases genéticas relacionadas con caracteres de calidad de fruto considerando la  $F_1$  y  $F_2$  del cruzamiento entre FCN 93-6-2 y LC 138.

Los objetivos fueron: 1. Caracterizar fenotípicamente las líneas FCN 93-6-2 y LC 138. 2. Evaluar fenotípicamente la  $F_2$  obtenida a partir del cruzamiento entre estas líneas para caracteres de calidad de fruto y vida en estantería. 3. Analizar modos de herencia de esos caracteres. 4. Estimar el grado de introgresión del genoma de *Solanum habrochaites*

en FCN 93-6-2 y delimitar las regiones cromosómicas provenientes de la especie silvestre.

5. Evaluar con marcadores moleculares la población segregante  $F_2$  e identificar QTLs para caracteres de calidad de fruto. Se observaron diferencias significativas entre los progenitores en el 81,25% de los 32 caracteres fenotípicos analizados: *vida en estantería* (**VE**), *deshidratación* (**Dhc**, **Dha**, **Dhr**), *consistencia* (**Cons**) al momento del descarte, *peso del fruto* (**Pf**), *altura* (**Alt**), *diámetro* (**Diam**), *forma* (**For**), *contenido de sólidos solubles* (**SS**), *concentración de licopeno* (**CLi**), *pH*, *color* (**Col**, **X**, **Y**, **Z**, **L**, **a\***, **b\***, **Chroma** y **Hue**), *dureza* (**Dur**), *firmeza de la pulpa* (**Fir**), *número de lóculos* (**Nl**), *espesor del pericarpio* (**Ep**); y propiedades biomecánicas (*Esfuerzo de rotura*: **Er**, *Fuerza máxima*: **Fmax** y *Módulo de Young*: **MY**). La línea de premejora FCN 93-6-2 duplicó la **VE** de LC 138, y tuvo frutos de color rojo más intenso, mayor **SS**, **CLi**, **Dur** y menor **MY**. Mientras que LC 138 presentó valores medios más altos en todas las variables asociadas a tamaño. No se observó efecto de interacción genotipo por año en **VE**, **Pf** y **Diam**. En  $F_1$  se detectó heterosis para **VE**, **Col**, **pH**, **CLi**. En el análisis de  $F_2$  el 86% de las heredabilidades estimadas fueron entre moderadas a altas. Se detectó segregación transgresiva para **VE**, **Diam**, **Col**, **SS**, **pH**, **Ep** y **Dur** respecto a FCN 93-6-2, para **b\*** y **Chroma**, respecto a LC 138, y para **Hue** y **CLi** respecto a ambos progenitores. También se detectaron efectos aditivos positivos de alelos silvestres en variables que estiman el color del fruto y con efectos aditivos negativos en variables asociadas al tamaño (**Diam**, **Alt**). Entre las correlaciones genéticas positivas estimadas se destacan las de variables de tamaño (**Pf** y **Diam**) con **VE**. En cuanto a la evaluación molecular, a partir de 167 SSR informativos se observó que FCN 93-6-2, según las distancias estimadas entre SSR probados, posee 56,9 cM (4,57%) introgresados del de genoma de *S. habrochaites*. Estos SSR delimitaron cuatro introgresiones: tres en el cromosoma 11 con dos en el brazo corto y el otro en el brazo largo y una en un extremo el cromosoma 5. A partir del análisis de la  $F_2$ , 11 variables se asociaron al menos a un marcador SSR. Se detectaron QTLs para **VE**, variables relacionadas a este carácter (**Dhc** y **Dhr**), **Dur**, color del fruto a través de algunas variables de espacio color y **SS**. La localización de varios QTLs para un mismo carácter evidenció aportes diferenciales de estas regiones del genoma en especial en la determinación de **VE** y **SS**.

Palabras claves: vida en estantería, calidad de fruto, líneas de introgresión

## ABSTRACT

### GENETIC AND MOLECULAR ANALYSES OF TOMATO GERMOPASM WITH INTROGRESSIONS OF *Solanum habrochaites*: BREEDING FOR FRUIT QUALITY TRAITS

The objectives in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) breeding programs are related to fruit quality. Achieving lines that produce fruits with attractive appearance, nutritional properties, and long shelf-life is important. In cultivated tomatoes, genetic variability has been reduced because of domestication and improvement processes. Germplasm introgression strategies from wild relatives may be used to broaden the genetic bases.

In the province of Salta, Argentina, a breeding program was initiated at the Universidad Nacional de Salta. The initial objective was to incorporate tomato resistance to tomato leaf miner (*Tuta absoluta* Meyrick). The strategy began with crosses between *Solanum lycopersicum* and *Solanum habrochaites* S. Knapp & D. M. Spooner. Throughout the process, the prebreeding line FCN 93-6-2 was remarkable for its attractive agronomic traits. The next breeding steps was select the cultivar LC 138 as parental genotype to increase fruit size. This thesis aimed to 1) phenotypically characterize the FCN 93-6-2 and LC 138 lines, 2) phenotypically evaluate the F<sub>2</sub> (FCN 93-6-23 x LC 138) for fruit quality and shelf-life (**SL**) traits, 3) analyze the inheritance model of these traits, 4) estimate the level of introgression of *Solanum habrochaites* into FCN 93-6-2 genome and to delimit chromosomal regions from the wild species, 5) evaluate the F<sub>2</sub> with molecular markers for fruit quality QTLs identification. Significant differences between parental lines were found for 81.25% of the traits analyzed: The FCN 93-6-2 line had higher values of **SS**, **CLi** and **H** and double mean value than LC 138 for **SL**. LC 138 showed the highest means for size variables. No genotype-by-year interaction effects were observed for **SL**, **FW**, and **D**. In F<sub>1</sub>, heterosis was detected for four variables. A total of 86% of the heritabilities values were moderate to high. Transgressive segregation was detected for **SL** and other six variables respect to FCN 93-6-2. Wild alleles with positive additive effects on variables related to color variables and with negative additive effects on some size variables were detected. FCN 93-6-2 presents 56.9-cM (4.57%) of *S. habrochaites* introgression based on 167 SSR tested. A total of four introgressions were defined: three on chromosome 11 and one on chromosome 5. From the F<sub>2</sub> analysis QTLs were detected for **SL**, **Dhc**, **Dhr**, **H**, fruit color and **SS**. The locations of several QTLs for the same trait showed differential contributions of these genome regions.

Key words: Shelf Life, fruit quality trait, introgression line.

# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1 Generalidades sobre el cultivo y origen del tomate

El tomate es un cultivo de gran extensión e importancia económica mundial. En los últimos 10 años la superficie cultivada alrededor del mundo aumentó un 14,6%, mientras la producción lo hizo un 26,2%, estimándose en más de 174 millones de toneladas cultivadas en 4,84 millones de hectáreas. Hace veinte años Europa y América eran los principales productores, pero en la actualidad lo son China, seguido por India, Estados Unidos, Turquía, Egipto e Irán. Sin embargo, el mayor rendimiento lo obtienen los países de Europa del Norte con producción bajo invernáculo (FAOstat, 2020).

El Ministerio de Agroindustria y Producción de la Nación de nuestro país informó que la estimación de la producción anual en el país es próxima a 1,2 millones de toneladas de tomate y que no cubre la demanda del mercado interno (Ministerio de Agroindustria y Producción, 2017). La producción de esta hortaliza con destino a consumo fresco es de 700.000 t (FAOstat, 2020) y la destinada a la industria alcanzó a 488.000. Entre 2017 y 2018 se produjo un aumento del 20,1% en la producción destinada a la industria y el rendimiento a nivel país alcanzó el récord histórico de 77 t. ha<sup>-1</sup> lo que representa un incremento del 49,8% respecto al año anterior (Angelelli et al., 2020). En Argentina la producción de tomate se efectúa tanto a campo como en invernáculo.

En nuestro país, se estima que la superficie cultivada en los últimos años supera las 20 mil hectáreas. La región del NOA tiene una destacada participación en la producción del tomate comercializado a través del Mercado Central de Buenos Aires (MCBA), en especial en épocas en las que las otras regiones muestran escasa o nula producción (abril a noviembre). Según el MCBA, tomado como referencia, los ingresos en el año 2017 provinieron principalmente de Buenos Aires, con un volumen del 36% sobre el total, Salta 28% y Corrientes 18% (Liverotti, 2018). Es importante tener en consideración que a estos valores de aporte de producción de la región del NOA al consumo en el país informadas por el MCBA debe sumarse la producción que se comercializa en otros mercados del país como en la zona del Litoral, en particular en el Mercado de la Ciudad de Rosario, y en la zona centro del país en este caso por ejemplo a través del Mercado de Abasto de Córdoba. Según lo informado por el Ministerio de Agricultura de la Nación a la producción para la industria el NOA aporta un 12,5% siendo la segunda región luego de Cuyo, región que aporta más de un 70% del consumo de la industria (Benedetti, 2018).

La región NOA se diferencia en tres zonas de producción de tomate de acuerdo con el período de cosecha y abastecimiento a los mercados: zona temprana (Oran, Pichanal, Yuto, Fraile Pintado, Santa Clara), zona intermedia (Apolinario Saravia, Lules) y tardía (Santiago del Estero). La producción en Salta es principalmente bajo invernáculo en las zonas de cultivo temprana, también se realiza a campo en zonas libres de heladas.

En Argentina se informa aproximadamente entre un 7% (Zoilo et al., 2018) y 14% (Rodríguez y Lambert, 2021) de los costos de producción del tomate corresponde a control de plagas, principalmente *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (“mosca blanca”) y *Tuta absoluta* Meyrick (“polilla del tomate”). Las grandes distancias hasta los lugares de comercialización son otro factor que disminuye la rentabilidad de la producción en el NOA, no sólo por el costo directo del transporte, sino también por las pérdidas producidas debido al deterioro de los frutos. Es entonces de interés obtener cultivares con resistencia a plagas, mayor vida en estantería, mayor resistencia al deterioro y mejores propiedades nutraceuticas, incrementando así la rentabilidad del cultivo para los productores de esta región.

El tomate, *Solanum lycopersicum* L., es una especie autógama perteneciente a la familia *Solanaceae*. *Solanum* es el género más grande de la familia de las solanáceas, que abarca hasta 1.700 especies y las especies incluidas en este género están presentes en todas las regiones templadas y tropicales del planeta y se caracterizan por su gran diversidad morfológica y ecológica. Este género es probablemente uno de los de mayor importancia económica dado que incluye especies destinadas al cultivo tanto con fines alimenticios como farmacéuticos (Weese y Bohs, 2007).

La clasificación taxonómica del tomate ha sido objeto de discusión (Peralta y Spooner, 2006). Desde el inicio de su introducción en España, en el siglo XVI, se asumió que estaba relacionado al género *Solanum* y se lo identificó como *Solanum pomiferum* (Bergougnoux, 2014). Su posición genérica dentro de la familia Solanácea ha sido controvertida desde el siglo XVIII. En *Species Plantarum*, Linneo en 1753 clasificó a los tomates en *Solanum* mientras que Miller en 1754, un contemporáneo de Linneo, los incluyó dentro del género *Lycopersicon* (López Casado, 2006). Años más tarde, el género *Lycopersicon* fue reintroducido como género *Solanum* fundamentándose en el uso de información proveniente de análisis de datos moleculares. Como se observa en la Figura 1, *S. lycopersicum* se incluye en el género *Solanum* junto a especies silvestres emparentadas, todos estos “tomates” se clasifican en las secciones: *Lycopersicon* que incluye tres especies y *Ericoperson*, *Neolycopersicon* (Peralta et al., 2006; Peralta et al., 2008; [https://solgenomics.net/about/solanum\\_nomenclature.pl](https://solgenomics.net/about/solanum_nomenclature.pl)).

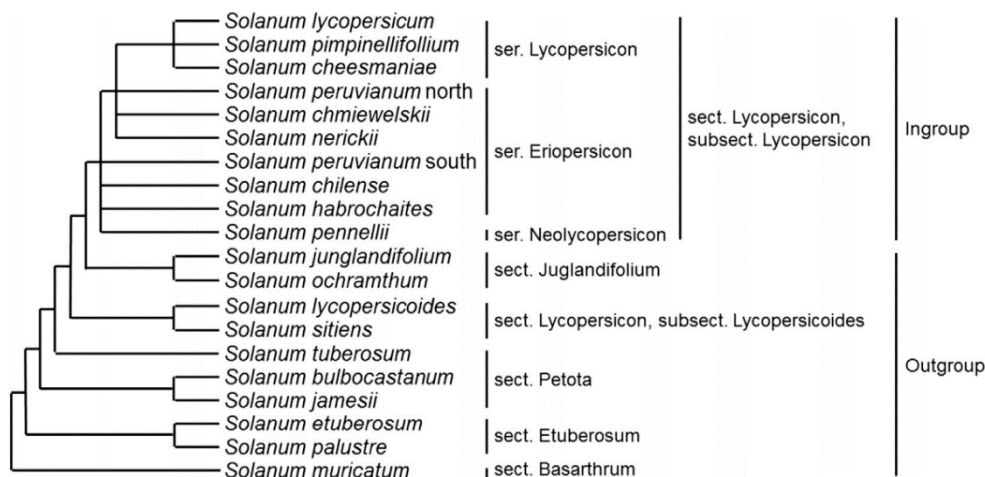


Figura 1. Árbol de relaciones filogenéticas de las especies de tomate y otras relacionadas del género *Solanum* (Bergougnoux, 2014).

En la especie *S. lycopersicum*, se reconocen dos variedades ampliamente distribuidas, la variedad cultivada *S. lycopersicum* var. *lycopersicum*, y una variedad silvestre *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*. Asimismo, la especie silvestre con mayor cercanía filogenética es *S. pimpinellifolium*. El papel que jugaron *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* y *S. pimpinellifolium* durante el proceso de domesticación del tomate al igual que importantes aspectos sobre sus relaciones filogenéticas entre ellas y otras especies silvestres, son tema de debate (Bauchet y Causse, 2012; Blanca et al., 2012).

Se proponen dos hipótesis respecto a las relaciones entre las variedades y su pariente silvestre más cercano: una de ellas propone que *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* sería el ancestro de *S. lycopersicum* var. *lycopersicum* (Labate et al., 2007; Lin et al., 2014; Sahu y Chattopadhyay, 2017), mientras que la otra hipótesis plantea que *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* proviene de cruzamientos entre *S. pimpinellifolium* y la variedad cultivada *S. lycopersicum* var. *lycopersicum* (Nesbitt y Tanksley, 2002; Ranc et al., 2008).

Respecto al origen y proceso de domesticación también se plantean distintas hipótesis proponiendo que pudiera haber sucedido en la Región Andina o en Mesoamérica, basados en evidencias que indican que variedades de tomates cultivadas en Europa y América del Norte comparten marcadores de isoenzimas y moleculares similares a los de México y Centroamérica, lo que sugiere que el tomate fue introducido en Europa y América del Norte desde estas regiones (Peralta y Spooner, 2006, Bauchet y Causse, 2012). Si se considera que la domesticación se inició en la Región Andina, deben plantearse dos momentos. El primero habría incluido procesos de selección en poblaciones de *S. pimpinellifolium* que

llevaron al surgimiento de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* o podrían haberse dado hibridaciones entre estas dos especies en la región ecuatoriana y del norte peruano. El segundo momento habría sido en Mesoamérica, y consistiría en nuevos procesos de selección en poblaciones predomesticadas provenientes de Ecuador y Perú, que habrían completado el proceso de domesticación. Otra hipótesis sobre la domesticación del tomate considera que migraron formas silvestres de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* hasta Mesoamérica donde se efectuó su domesticación hasta obtener *S. lycopersicum* var. *lycopersicum* (Blanca et al., 2015). Investigaciones recientes proponen una tercera hipótesis que plantea que *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* se habría originado en Ecuador hace unos 80.000 años como una especie silvestre resultado de vicarianza, proponiendo que tanto la selección natural como un proceso de domesticación podrían haber actuado para la obtención de caracteres considerados típicos de tomate cultivado, en regiones de Perú y Ecuador. Posteriormente durante la dispersión hacia el norte de Sudamérica, tal vez por acción de la selección natural y deriva génica se pierden caracteres asociados a la domesticación, las poblaciones de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* de la zona septentrional de América del Sur, América Central y México tienden a tener frutos más pequeños, con menos lóculos, pericarpios más delgados, entre otros caracteres, que las poblaciones meridionales de América del Sur. Posteriormente estos caracteres fueron nuevamente seleccionados convergentemente, dando origen al tomate cultivado. Este proceso de redomesticación habría ocurrido hace unos 7.000 años. Esta propuesta es sustentada por resultados de análisis genéticos que indican una mayor proximidad entre el tomate cultivado y las especies silvestres de la región de México que con las especies semidomesticadas de América del Sur (Razifard et al., 2020). En la etapa de colonización los españoles llevaron tomates desde Mesoamérica a España y de allí al resto del mundo (Bergougnoux, 2014).

Este proceso de domesticación conlleva la manifestación de muchas modificaciones morfológicas y fisiológicas asociadas al síndrome de domesticación comunes a diferentes especies (Doebley et al., 2006). En el caso del tomate se destacan caracteres asociados a hábitos de crecimiento (altura de la planta, precocidad) y caracteres de frutos (cuajado, tamaño, forma color, morfología), que provocan a un incremento en el rendimiento del cultivo (Frary et al., 2000; Tanksley, 2004; Cong et al., 2008). Distintos autores destacan, dentro de los caracteres anteriormente mencionados, que el aumento del tamaño del fruto es el rasgo de domesticación más estudiado en el tomate (Nesbitt y Tanksley, 2002; Monforte et al., 2014; Lin et al. 2014, van der Knaap et al., 2014; Mu et al., 2017).

La evolución de especies destinadas al cultivo, modelada a través de los procesos de domesticación además de haber llevado a un incremento de la productividad, al mismo tiempo

ha estrechado sus bases genéticas (Grandillo et al., 2007). Un hecho asociado a la disminución de la variabilidad genética en el tomate sería que su domesticación estuvo acompañada por la transición desde estigmas exertos a insertos, asociada al cambio desde una reproducción alógama facultativa a autógama predominante (Bai y Lindhout, 2007; Foolad, 2007; Rodríguez et al., 2013a; Bauchet et al., 2017). A esta situación se suman la confluencia de la acción de distintos factores como la ocurrencia de al menos dos cuellos de botella (Blanca et al., 2015), endogamia, deriva génica, selección natural y artificial (Foolad, 2007; Labate et al., 2007). Los resultados de análisis en distintas poblaciones de tomates cultivados y especies silvestres, utilizando marcadores moleculares, dan cuenta de una importante erosión genética de las primeras, en comparación con la amplia base genética de las poblaciones de sus parientes silvestres (Frary et al., 2005; Ranc et al., 2008; Jenks y Bebeli, 2011; Bauchet y Causse, 2012; Cebolla-Cornejo et al., 2013; Aflitos et al., 2014; Zhou et al., 2015; Sahu y Chattopadhyay, 2017).

Se estima que *S. lycopersicum* lleva en su genoma menos del 5% de la variabilidad genética disponible en el ex género *Lycopersicum*, el resto se encuentra en las especies silvestres (Tanksley, 2004). Aflitos et al. (2014) reportaron que el número promedio de SNP (Single nucleotide polymorphism - Polimorfismo de nucleótido único) en especies silvestres es 20 veces superior al del tomate cultivado.

## **1.2 Caracteres que definen la calidad del fruto en el tomate**

Para analizar los caracteres que definen la calidad del fruto de tomate es importante explicitar la idea de “calidad de fruto”. En principio Callahan et al. (2011) propusieron definirla como “aquello que los consumidores desean”. Esta definición simple evidencia la complejidad de definir los caracteres involucrados, ya que el fruto de tomate puede destinarse a consumo fresco o para la industria. Si el destino es su industrialización son importantes la acidez total y el contenido de sólidos totales. Mientras que definir calidad de fruto en el mercado fresco es complejo, ya que se ha demostrado una gran heterogeneidad en las preferencias en los consumidores respecto a los caracteres externos y los internos asociados a sabor, textura, o propiedades nutraceuticas (Sinesio et al., 2010; Oltman et al., 2014). Generalmente el atractivo del fruto se basa en su apariencia, se asociaría al tamaño, la forma, el color, la apariencia sin manchas ni deformaciones y también la mayor vida en estantería. Para la reincidencia en la compra el consumidor además de los aspectos antes mencionados considera también características internas, en especial las que definen el sabor y el contenido de antioxidantes. Entre las características comunes a ambos destinos se encuentran la

maduración uniforme, la dureza y el mayor contenido de sólidos solubles y de licopeno, entre otras (Foolad, 2007).

El tamaño, como se indicó previamente es un componente de calidad del fruto de tomate muy importante. A lo largo del proceso de domesticación el tamaño del fruto ha aumentado y la mejora ha permitido obtener variedades de hasta 1.000 g (Muños et al., 2011). Este componente de la calidad de fruto cobra importancia tanto para productores como por consumidores. Es un carácter que se asocia al rendimiento y por lo tanto es de vital interés para el productor. Asimismo, es uno de los atributos externos importantes en la toma de decisiones por parte del consumidor. Es interesante remarcar que en los últimos años se diversificó la oferta de este atributo en función al destino de consumo, incrementándose la aceptación y demanda de frutos de calibres variados. Este carácter impacta en el transporte y la comercialización, teniendo en cuenta que impacta en procesos asociados a la manipulación poscosecha y embalaje.

Respecto al tamaño del fruto, Grandillo et al. (1999) reportaron por primera vez cuatro *QTLs*: *fw1.1* en la región pericentromérica del cromosoma 1, *fw2.2*, *fw3.1* y *fw4.1* en los cromosomas 2, 3 y 4 respectivamente analizando cruzamientos entre especies silvestres y tomates cultivados, que fueron confirmados por múltiples mapeos. Algunos de estos *loci* tienen un gran efecto y puede dar cuenta de hasta en un 30% del peso del fruto. Otros *QTLs* mapeados en el cromosoma 11, asociados al tamaño del fruto y próximos entre ellos, son *fw11.3*, (Huang y van der Knaap, 2011) y *fw11.2* que se localizó en la parte distal del cromosoma (Illa-Berenguer et al., 2015). Un alelo de *fw11.3* (*CSR-D*) provoca aumento de las áreas del pericarpio, causado por aumento del tamaño de las células del mesocarpio y no por aumento del número de capas celulares. La mutación que dio origen a este alelo habría surgido a los inicios del proceso de domesticación del tomate y está presente en todas las variedades con frutos de gran tamaño (Mu et al., 2017). Asimismo, en muchos materiales este carácter ha demostrado estar negativamente correlacionado con otros de interés, como el sabor, lo que impone límites cuando se pretenden reunir ambos atributos en un mismo fruto (Causse et al., 2002).

Los efectos de estos *loci* asociados al tamaño del fruto de alguna manera también explicarían la forma del fruto (Cambiaso et al., 2019a). La forma estaría determinada por diferentes genes que se diferencian entre especies silvestres y tomates cultivados. Rodríguez et al. (2011) señalan que en el tomate cultivado es posible encontrar una amplia variedad de formas mientras que en las especies silvestres predomina la forma esférica. La forma de los frutos es un carácter importante ya que puede definir el destino de la producción. Los

cultivares con frutos alargados o normalmente denominados del tipo “perita” se destinan preferentemente para la industria mientras que los redondos para el mercado en fresco. Estudios del desarrollo indican que las diferencias en la forma del fruto estarían determinadas por eventos que tienen lugar inmediatamente después de la polinización. Se han reportado asociaciones entre forma y algunos *loci*, entre ellos el *locus SUN* en el cromosoma 7 (Xiao et al., 2008), y *OVATE* en el cromosoma 2 (Liu et al., 2002) que posee alelos cuyos efectos varían dependiendo del *background* genético (Gonzalo y van der Knaap, 2008). Asimismo, la identificación de genes supresores de *OVATE* (*sov1*, *sov2*) en los cromosomas 10 y 11 y los efectos del *background* genético indicarían la existencia de otras interacciones entre genes con mayores efectos y otros reguladores tanto de la forma como del tamaño de los frutos (Rodríguez et al., 2013b). Además pueden mencionarse como *loci* que afectan la forma a *fs8.1* y *fs2.1* localizados en los cromosomas 8 y 2 respectivamente (Grandillo et al., 1999; Brewer et al., 2007; Green et al., 2016) que se expresan antes de la anthesis y muy temprano en el desarrollo del ovario. Otros *loci*, *fasciated (fas)* (Cong et al., 2002), mapeado en el cromosoma 11, próximo a *fw11.3* y tres *QTLs locule number (LC)* en el cromosoma 2 (Muños et al., 2011), y en los cromosomas 5 y 6 (Illa-Berenguer et al., 2015) se han identificado como causantes de modificaciones del tamaño del fruto a través de los cambios en el número de carpelos de la flor. Lippman y Tanksley (2001) han reportado que *fas* y *LC* interactúan epistáticamente, contribuyendo sinérgicamente a una gran cantidad de lóculos.

La larga vida en estantería o larga vida poscosecha es uno de los atributos fundamentales de la calidad comercial de los frutos de tomate y se encuentra asociado a los procesos fisiológicos que ocurren durante la maduración del fruto. En tomate estos procesos requieren la expresión de una enorme cantidad de genes (Klee, 1993). Entre los productos de estos genes cabe mencionar a enzimas involucradas en la degradación de las paredes celulares, procesos vinculados al ablandamiento del fruto. También se expresan genes relacionados tanto con la acumulación como degradación de pigmentos, de azúcares, ácidos y compuestos volátiles y hasta moléculas que coordinan y promueven o inhiben la expresión de genes. Numerosos estudios han identificado componentes críticos involucrados en la maduración y ablandamiento del fruto (Seymour et al., 2002; Itai et al., 2003; Giovannoni, 2004; Gapper et al., 2013).

De esta manera, puede plantearse que la vida en estantería se vincula con otras características del fruto como dureza que, considerando el fruto completo, mide la resistencia a la compresión. La disminución en la dureza que ocurre durante la maduración está relacionada con la expresión de genes que codifican para diferentes enzimas pectinolíticas (Seymour et al., 2013). También es posible asociar la vida en estantería a la firmeza del

pericarpio sin piel (pulpa), que estima la resistencia a la penetración del conjunto de tejidos que constituyen el pericarpio sin piel. Así, caracteres como firmeza y dureza, sumados a la forma de deshidratación, podrían considerarse importantes para caracterizar la calidad comercial de los frutos. Los tomates para consumo fresco en las estaciones cálidas se cosechan en estado “verde maduro” para prevenir el daño poscosecha. La maduración fuera de la planta reduce la calidad esperada por los consumidores, por lo que cultivares con mayor vida en estantería del fruto permitirían la cosecha en un estado más maduro y satisfacer en mayor medida los requerimientos de los consumidores.

La maduración del frutos está asociada a la acción del etileno y en los últimos años se aportó conocimiento sobre los mecanismos básicos de la síntesis de etileno, como así también de elementos reguladores (factores de transcripción, receptores, promotores) que operan mediados por esta hormona en la regulación de la maduración del fruto (Seymour et al., 2013). En el proceso de la biosíntesis de etileno, S-adenosilmetionina (SAM) se transforma en ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico (ACC) por la acción de ACC sintetasa (ACS) y luego el ACC es convertido en etileno por ACC oxidasa (ACO). En el genoma del tomate se han descrito doce genes ACS y siete ACO siendo algunos de ellos los que intervienen en la producción de etileno durante la maduración del fruto (Klee y Giovannoni, 2011). El etileno actúa iniciando y coordinado los cambios asociados a la maduración del fruto (Alexander y Grierson, 2002), es por esto que algunas estrategias de mejoramiento genético para prolongar la vida en estantería buscan afectar la expresión de genes que codifican receptores de etileno (Liu et al., 2015).

Se han descrito siete genes receptores de etileno en tomate y tres de ellos se expresan durante la maduración del fruto (LeETR4, LeETR6 y NR) (Hackett et al., 2000; Klee y Giovannoni, 2011). También se identificaron en el genoma reguladores negativos (proteínas kinasas) de la respuesta a etileno codificada por los genes CTR: LeCTR1, LeCTR3 y LeCTR4 (Adams-Phillips et al, 2004). Además, se han descrito cinco genes pertenecientes a familias de genes ERF: *factores de respuesta a etileno* (Dal Cin et al., 2009). A su vez, se reportaron otros tantos genes que actúan junto a los anteriormente mencionados involucrados a la regulación génica ejercida por etileno como los genes MADS-box como ARLEQUIN/TOMATO AGAMOUS-LIKE1 (TAGL1), implicados en el desarrollo del fruto. Giménez et al. (2015) indicaron que *TAGL1* afecta al desarrollo de la cutícula, afectando tanto su grosor y rigidez, como el contenido de sus componentes (cutina, ceras, polisacáridos y compuestos fenólicos). Este hallazgo indicaría el hecho que las formas de deshidratación y la consistencia se vinculan con la vida en estantería.

En cuanto a líneas mutantes de tomate larga vida se destacan: *Nr* (*never ripe*) que es dominante y sus frutos no maduran aun expuestos al etileno, *Cnr* (*colourless nonripening*) también dominante, *rin* (*ripening inhibitor*) que es un alelo recesivo y *nor* (*non ripening*) junto a alcobaça (*alc*) que es alelo de *nor* (Casals et al., 2012). Estos *loci* han sido mapeados en los cromosomas 9, 2, 5 y 10 respectivamente (<http://solgenomics.net/>) y el análisis de estas líneas mutantes contribuyen a la comprensión de las bases genéticas de los procesos de maduración de los frutos (Vrebalov et al., 2002). Estas líneas mutantes comparten características como: ausencia de producción de etileno e incremento de respiración climatérica, presentan todos efectos pleiotrópicos que resultan en la reducción o casi completa abolición de la maduración (Seymour et al., 2002; Rodríguez et al., 2005a). Los estudios de mutantes de cultivares comerciales como “*firm ripening mutant*” (*frm*) y “*Delayed Fruit Deterioration*” (*DFD*) contribuyen al entendimiento de las bases genéticas de la maduración de los frutos (Saladié et al., 2007, Casals et al., 2012). Estos mutantes indican que tanto cambios en la composición y la arquitectura de la cutícula como en el metabolismo de la pared son una parte integral y regulada del programa de maduración. Los análisis de estos mutantes contribuyen a explicar cómo la cutícula afecta al ablandamiento de los frutos de tomate intactos tanto directamente, al proporcionar un soporte físico, como indirectamente, al regular el estado del agua son una parte integral y regulada del programa de maduración.

Los caracteres dureza y firmeza del fruto también se asocian a la vida en estantería, y su caracterización en diferentes genotipos es complicada ya que resulta difícil en algunos casos establecer una correspondencia entre la categorización del consumidor y las mediciones efectuadas con instrumentos (Causse et al., 2002). Estos atributos del fruto están asociados a otros caracteres morfológicos, como el espesor del pericarpio, número de lóculos (Verkerke et al., 1998), a características cito-histológicas como la forma y tamaño de células, adhesión celular y propiedades de la pared celular (Devaux et al., 2005, Chaib et al., 2007). Distintas investigaciones indican que enzimas como la poligalacturonasa, la pectinmetilesterasa, las expansinas, las celulasas, entre otras, que actúan en estos tejidos, explican en parte esta variabilidad en los atributos mencionados (Brummell, 2006; Saladié et al., 2006). Según Sato y colaboradores (2012) se registra más de 50 genes involucrados en cambios de la estructura de la pared celular durante la maduración del fruto.

A modo de síntesis es importante destacar que se ha reportado que alrededor de 5000 genes se expresan en el fruto provocando cambios anatómicos, histológicos y fisiológicos regulados por el ambiente y hormonas vinculados a la maduración (Giovannoni, 2007; Omboki, et al., 2015; Pesaresi et al., 2014; Rodríguez et al., 2013a; Saladié et al., 2007). Esta

cantidad de genes representa más de un 15% de los 33.000 genes estimados en el genoma de tomate.

Desde la década del 90 los cultivares “larga vida” se han incorporado al mercado. Las mutaciones *rin* y *nor* son las más utilizadas por los mejoradores y los híbridos constituyen una gran parte de la producción actual de tomates de larga vida. Sin embargo su calidad es criticada por los consumidores, en particular el color y aroma (Levin y Schaffer, 2013). Una alternativa para superar estas dificultades es incorporar genes de larga vida en estantería provenientes de las especies silvestres de tomate, lo que permite mejorar simultáneamente otros atributos de calidad (Zorzoli et al. 1998; Hovav et al., 2007; Pereira da Costa et al., 2013; Rodríguez et al., 2013a). Para ello, es necesario conocer y entender los procesos de maduración y la contribución de factores genéticos y fisiológicos subyacentes.

El sabor del fruto de tomate es otro carácter complejo que define su calidad. Se considera que está determinado en gran parte por la dulzura y la acidez. La dulzura se relaciona con el contenido de azúcares o contenido en sólidos solubles y la acidez, con la Acidez Titulable y el pH del jugo del fruto (Baldwin et al., 1998; Causse et al., 2003; Causse et al., 2004; Georgelis et al., 2004; Hongsongnorn, 2007).

Al inicio de la maduración del fruto, el almidón almacenado inicia su transformación principalmente en glucosa y fructosa, que llegarán a constituir entre el 2 al 4% del peso del fruto. Los ácidos orgánicos, principalmente málico y cítrico, dan la acidez característica del tomate, haciendo que un fruto maduro indique pH próximo a 4. El balance entre el contenido de azúcares y de ácidos definen en gran medida el sabor del fruto (Klee y Giovannoni, 2011).

En cuanto a las bases genéticas del contenido de sólidos solubles, se han informado dos alelos de origen silvestre responsables de incrementar el contenido de azúcares. Por un lado Fridman et al. (2004) indicaron que el alelo *LIN5* causa aumento del contenido en sólidos solubles en el fruto maduro. Este gen fue mapeado en el cromosoma 7 (Levin y Schaffer, 2013) y la diferencia entre los alelos silvestre y cultivado está dada por una sustitución de un nucleótido (Zanor et al., 2009). El otro gen que se indica relacionado al contenido en sólidos solubles es *AGPL1*, y se reportó que el alelo proveniente de *S. habrochaites* incrementa su contenido (Schaffer, 2000). Este gen se localiza en el cromosoma 1 (Levin y Schaffer, 2013).

Considerando la misma estrategia mencionada para incrementar la vida en estantería se ha evaluado también el uso de germoplasma silvestre para mejorar el sabor de los frutos. Los híbridos obtenidos entre cultivares con algunas especies silvestres manifiestan un sabor agradable debido al equilibrio en el contenido de azúcares y ácidos (Bernacchi et al., 1998a; Georgelis et al., 2006). Si bien el tamaño del fruto y el rendimiento de la cosecha se

incrementaron sustancialmente con la mejora tradicional, con el contenido de sólidos solubles no ocurrió lo mismo. Una posible causa sería que *loci* involucrados en la determinación de ambos rasgos estuviesen ligados (Causse et al., 2002; Foolad, 2007).

El color del fruto maduro es muy importante para definir la calidad del fruto. Durante la maduración, la pérdida de color verde por la degradación de la clorofila está acompañada de la síntesis de carotenoides, en especial del licopeno, el carotenoide más simple y representativo (75 % y 83 % de los pigmentos del fruto maduro). En la determinación del color del fruto de tomate se han identificado numerosos genes y se reconoce una fuerte influencia ambiental (Causse, 2002; Kabelka et al., 2004). El color rojo característico de los frutos de tomate se asocia principalmente al licopeno, que entre el 72% y el 92% se encuentra en la pulpa y la piel, asociado a la presencia de compuestos insolubles (Stinco et al., 2013). Así, estos caracteres que definen la calidad del fruto, uno externo y el otro interno están relacionados. En los últimos años, el estudio del licopeno ha cobrado gran importancia, debido a la capacidad que tiene para actuar como antioxidante, protegiendo a las células humanas del estrés oxidativo producido por la acción de radicales libres. Diversos estudios epidemiológicos han relacionado la ingesta de licopeno con la prevención e inhibición de cierto tipo de células cancerosas y también en la reducción de los niveles de colesterol, disminuyendo así la incidencia de enfermedades cardiovasculares (Candelas et al., 2006; Basu y Imrhan, 2007; Adalid et al., 2010). Atendiendo a estas vinculaciones entre el color, contenido de licopeno y propiedades nutraceuticas, tanto los consumidores como mejoradores aumentaron su atención en el color del fruto (Miura et al., 2012). En cuanto a las bases genéticas se informó la acción y localización de algunos genes mayores que contribuyen a determinar el contenido de licopeno como los genes *hp-1* y *dg* localizados en el cromosoma 1 (Yen et al., 1997; Levin et al., 2003), el gen *ogc* en el cromosoma 6 (Yang et al., 2004) y el gen *Aft* en el cromosoma 10 (Sapir et al., 2008). Además se han descrito varios *QTLs* y genes candidatos que afectan al color del fruto y/o al contenido de licopeno (Liu et al., 2003; Foolad, 2007).

El licopeno es el carotenoide que más contribuye a la coloración, pero no el único. Entre los genes mapeados relacionados con su síntesis se pueden mencionar el gen *Psy-1* que interviene en la síntesis de carotenos y que posee alelos que expresan frutos amarillos al estado maduro y mapeado en el cromosoma 3 (Giovannoni, 2004; Meléndez-Martínez, et al., 2010) y su expresión no afecta la producción de etileno ni el ablandamiento del fruto (Fraser et al., 2007). Ronen et al. (2000) reportaron los alelos *B*, *og*, y *ogc* del *locus*  $\beta$ *Lcy*, en el cromosoma 6, que codifican variantes de una ciclasa que convierte el licopeno en  $\beta$  caroteno produciendo frutos naranjas. En el cromosoma 12 se mapeó un gen, cuyo alelo dominante

Del causa acumulación de  $\delta$ -caroteno y por lo tanto da frutos color naranja (Ronen et al., 1999). También los genes *CRTISO* en el cromosoma 10 (Isaacson et al., 2002), *hp* (*high pigment*) localizado en el cromosoma 1 (Liu et al., 2003; Bino et al., 2005; Levin et al., 2006, Galpaz et al., 2008) y *Zep* en el cromosoma 2 (Ashrafi et al., 2012) afectan la concentración de carotenoides en el fruto.

Durante el proceso de mejora se habría efectuado selección en contra de altos contenidos de estos compuestos al favorecer otros caracteres de importancia agronómica como el peso, color y dureza (Lecomte et al., 2004a; Bartoshuk y Klee, 2013). Sin embargo, en los últimos años aumentó el interés por la incorporación de antioxidantes en la dieta, debido a la expansión de mercados de alimentos funcionales y nutracéuticos. Esta demanda ha provocado que tanto organismos de control como de investigación se centren en la calidad de la nutrición. El desarrollo de nuevas variedades de cultivos con mayor valor nutritivo se ha convertido en un objetivo como consecuencia de esta demanda.

Al igual que caracteres de calidad de fruto previamente considerados, el contenido de compuestos que definen el sabor del fruto, su coloración y el contenido de licopeno dependen de la acción de numerosos genes. Se demostró que estos caracteres están sujetos a fuerte influencia ambiental y que los distintos materiales presentan efectos de diferentes genes (Causse et al., 2002; Bai y Lindhout, 2007; Liu et al., 2017). De la misma forma que para los otros caracteres anteriormente mencionados, se identificaron genotipos, provenientes de poblaciones con introgresiones silvestres, que aportan variabilidad para el desarrollo de los programas de mejora genética. Esta situación se verifica incluso con especies en los que el fenotipo del fruto no permitiría sospechar ese aporte, como es el caso de la contribución de alelos de *S. habrochaites* que se asociaron al aumento en la intensidad del color rojo, aun cuando el color de los frutos de esta especie es amarillo-verdoso (Bernacchi et al., 1998a,b; Kabelka et al., 2004; Stevens et al., 2007).

### **1.3 Mejoramiento de tomate**

La mejora genética del tomate como cultivo destinado a alimentación, en Europa se habría iniciado a principios del siglo XVIII y ya a finales del siglo XIX se disponían de numerosos cultivares con diferentes propósitos (Bergougnoux, 2014). A comienzos del siglo XX algunos organismos gubernamentales, en especial en Estados Unidos iniciaron procesos de mejoramiento genético sistemáticos (Bai y Lindhout, 2007). Por un largo período de tiempo los principales objetivos estuvieron asociados al incremento de la producción por unidad de superficie y la resistencia a enfermedades y plagas, tanto si el propósito era para la industria

como si lo era para el consumo fresco (Robbins et al., 2011, Lin et al., 2014). A partir de la década de 1970, la mejora se focalizó en la producción de híbridos  $F_1$ , principalmente para proteger los logros de los obtentores, por los beneficios de la heterosis y la combinación de caracteres que puede obtenerse (Saleem et al., 2013). A finales del siglo XX, atributos como dureza, vida poscosecha se incorporaron como objetivos en los programas de mejora (Kitagawa et al., 2005, Rodríguez et al., 2006a,b; Pereira da Costa et al., 2013a; Rodríguez et al., 2010, Osei et al., 2017). En los últimos años, el color y el sabor del tomate se incorporaron como objetivo de los mejoradores, junto a la calidad nutracéutica (Klee y Tieman, 2013), dado que los consumidores evidenciaron estas demandas (Georgelis et al., 2004; Cebolla-Cornejo et al., 2013).

Es importante tener en cuenta que los objetivos de los Programas de Mejora Genética de tomate varían en función de distintos factores y están orientados a la búsqueda de la resolución de problemáticas vinculadas al territorio donde se cultivarán las nuevas variedades. Los caracteres asociados a calidad del fruto son de gran importancia en Programas de Mejora, y en este sentido, es necesario considerar los diferentes destinos: industrial y mercado fresco, que poseen requisitos específicos. Así, algunos caracteres de importancia para procesamiento son pH, sólidos totales, sólidos solubles y consistencia, en el caso del mercado destinado a consumo fresco resultan importantes también otros caracteres que hacen a la calidad de los frutos, específicos como tamaño, forma, dureza, larga vida, apariencia externa, textura, gusto, sabor, uniformidad entre otros (Foolad, 2007). Sin embargo, cualesquiera fueran los objetivos resulta imprescindible disponer de amplia variabilidad genética, es decir contar con potencial de mejoramiento. Este requisito en los últimos años se ha logrado con la incorporación de germoplasma silvestre a través de cruzamientos interespecíficos (Causse et al., 2004 Foolad, 2007; Prohens et al., 2017). De esta manera una estrategia utilizada por los programas de mejoramiento genético actuales es incorporar germoplasma de especies silvestres emparentadas a los cultivares y recuperar parte de la diversidad que se perdió durante la domesticación. Este incremento de variabilidad es útil para lograr la mejora genética tanto en caracteres de calidad de fruto, sanidad, como rendimiento en condiciones de cultivo óptimas y de estrés.

#### **1.4 Introgresión**

La introducción de genes desde las especies silvestres hacia el tomate cultivado ha sido, es y probablemente continuará siendo la base genética fundamental para el logro de cultivares e híbridos con nuevas características (Foolad, 2007). Las introgresiones se efectúan normalmente mediante métodos convencionales. El procedimiento se inicia con el

cruzamiento interespecífico y es seguido de retrocruzas con el parental que actúa como receptor (Warschefsky et al., 2014). En este punto conviene remarcar que los cruzamientos interespecíficos conllevan el desafío de identificar y utilizar los rasgos ventajosos para el mejoramiento, teniendo en cuenta que gran parte de la variación genética presente en las especies silvestres tiene un efecto negativo en la adaptación de las plantas a los entornos agrícolas (Gur y Zamir, 2004). A medida que se desarrolla el conocimiento y la tecnología se producen nuevas herramientas biotecnológicas que ofrecen más posibilidades para los mejoradores para la introducción de genes al tomate con mayor efectividad (Díez y Nuez, 2008; Rothan et al., 2018; Zsögön et al., 2018).

Considerando la estrategia de introgresión en los programas de mejora, es necesario atender la importancia de la compatibilidad en las estructuras de los genomas de las especies que hibridan. Las introgresiones causan reestructuraciones de los genomas, cambios en su tamaño por inserciones y/o deleciones. Además, pueden suceder cambios epigenéticos, causados en algunos casos por cambios en los patrones de metilación, provocando alteraciones en la expresión génica. Estas reestructuraciones genómicas originan nuevos genotipos y probablemente nuevos fenotipos, ya sea por la presencia de caracteres particulares, cualitativos, o en el caso de caracteres cuantitativos, originando fenómenos de segregación transgresiva (Baack y Rieseberg, 2007; Warschefsky et al., 2014).

Respecto a los efectos del uso de la estrategia de introgresión en programas de mejora de tomate, existen reportes sobre la obtención de fenotipos mejorados, no predecibles a partir del fenotipo de los parentales (DeVicente y Tanksley, 1993, Bernacchi et al., 1998a,b; Brewer et al., 2007). Los primeros programas de mejora de tomate que utilizaron la introgresión como estrategia de mejora lograron avances respecto a resistencias a pestes y enfermedades, tolerancia a estrés abiótico (Scott et al., 1996; Bernacchi, 1998b; Haanstra et al., 1999; Hanson et al., 2000; Labate y Robertson, 2012). Posteriormente a la aplicación de estrategias de introgresiones en programas de mejora con objetivos de resistencias y tolerancias se inició su uso en la búsqueda de mejora en caracteres de calidad del fruto en tomate. En estos procesos se utilizaron cruzamientos especialmente con *S. pimpinellifolium* y *S. pennelli* (Monforte et al., 2001; Barrantes et al., 2016; Prohens et al., 2019). Mientras que el análisis de introgresiones de *Solanum habrochaites* indican que permite lograr resistencia a mosca blanca *Trialeurodes vaporariorum* West. (Lucatti et al., 2010), a moho gris *Botrytis cinerea* Pers. (Finkers et al., 2007) y a tizón tardío *Phytophthora infestans* Mont. (Haggard et al., 2013). Respecto a consideraciones generales del uso del genoma de *S. habrochaites* en programas de mejora, se destaca que es una de las especies próximas al tomate con mayor variabilidad genética (Bai y Lindhout, 2007). En esta especie el 43 % de las variaciones de SNP (polimorfismos de

nucleótidos simples o *Single Nucleotide Polymorphism*) respecto a *S. lycopersicum* se relacionan con regiones de codificación génica (Sahu y Chattopadhyay, 2017). Aunque esta especie posee frutos verdes, pequeños, con pilosidad y que no son comestibles, se reportó que la acción de sus genes en germoplasma cultivado causa mejora en algunos caracteres de calidad de fruto (Bernacchi, 1998b; Monforte y Tanksley, 2000a, Kabelka et al., 2004 ).

### **1.5 La utilización de los marcadores moleculares en los programas de Mejoramiento genético de tomate**

El tomate y las especies emparentadas presentan una constitución genética estructurada en un número básico de 12 cromosomas. El tamaño físico del genoma diploide de *S. lycopersicum* es de aproximadamente 900 Mpb, de los cuales se han ensamblado 785 Mpb (SL4.0) en 12 grupos de ligamiento, que corresponden a los 12 cromosomas y 9,6 Mpb en un cromosoma virtual (cromosoma 0) con las secuencias que no han podido ser ancladas en ninguno de los cromosomas (Sato et al., 2012, Hosmani et al., 2019).

El genoma de las especies silvestres se conoce menos, aunque los datos indican que presentan menor tamaño, por ejemplo, en *S. habrochaites* es de 760 Mpb. Muchas de las características que definen al tomate cultivado han surgido como consecuencia del aumento del tamaño del genoma y la adquisición de nuevas funciones de genes duplicados (Ichihashi y Sinha, 2014; Sato y Tabata, 2016).

En cuanto a la idea de marcador genético, se considera que es un carácter (morfológico, fisiológico o molecular) polimórfico, es decir que presenta múltiples formas de expresión y con patrón de herencia mendeliana (Foolad, 2007). El empleo de marcadores genéticos permite tanto señalar el locus que controla la diferencia fenotípica y/o para marcar otro locus próximo (ligado) que controla el carácter de interés.

La caracterización agronómica y la información de marcadores genéticos proveen un soporte importante a los programas de mejora. Los marcadores genéticos se emplean en diferentes fases de la mejora de las plantas. En premejora, los marcadores genéticos se han utilizado y utilizan principalmente en estudios de conservación y manejo de los recursos genéticos, conocimiento y uso del sistema reproductivo, caracterización y pureza de cultivares para emplearlos como progenitores. En la mejora la utilización de información proveniente de marcadores genéticos se aplicó y aplica a la selección de progenitores y monitoreo en los híbridos, selección asistida para caracteres cualitativos y cuantitativos, introgresión de genes desde especies silvestres (Masuelli, 1999; Hospital, 2008; Foolad y Panthee, 2012).

En el tomate se han descrito más de 1300 caracteres morfológicos, fisiológicos y de resistencia a enfermedades, de los cuales menos de 400 han sido mapeados (Foolad, 2007, Tanksley, 1993; Díez y Nuez, 2008). El uso de esta clase de marcadores genéticos presenta dificultades debido a las relaciones de dominancia completa, interacciones epistáticas, efectos pleiotrópicos, penetrancia incompleta y expresividad variable. En tomate, la identificación y mapeo de caracteres simples, incluyendo aspectos morfológicos, fisiológicos y de resistencias a enfermedades, comenzó a principio del siglo XX (Jones 1917, MacArthur 1934 en Asprelli, 2011). A partir de las décadas de 1970 y 1980, se incorporó el uso de isoenzimas como marcadores. Esta situación permitió no sólo un incremento en la cantidad de marcadores, sino que sumó ventajas como que son selectivamente neutros, presentan poca influencia ambiental en su expresión y que existe codominancia. Algunos de estos marcadores han sido empleados con éxito asociados a algunos caracteres de interés (Álvarez Gil, 2011).

El desarrollo de marcadores de ácidos nucleicos se inició en 1980 y el fundamento de su análisis es la posibilidad de detectar variaciones en secuencias de nucleótidos. Entre sus ventajas se destacan que permiten discriminar diferencias entre individuos debido a la cantidad de variabilidad presente y permiten asignar alta densidad de marcas en todos los cromosomas. Existen distintas técnicas que detectan esas variaciones o polimorfismos, dando lugar a diversos tipos de marcadores moleculares. El uso de marcadores moleculares para identificar genes de efecto cuantitativo o que controlan caracteres complejos en tomate comenzó en la década de 1980 (Tanksley y Rick, 1980; Weller et al., 1988).

Considerando la disposición lineal de los marcadores moleculares en cada molécula de ADN es posible describir grupos de ligamiento, en los que la distancia que separa a cada par de marcadores depende de la tasa de recombinación entre ellos. La construcción de mapas de ligamiento o genéticos con marcadores moleculares se basa en este principio. Estos mapas genéticos pueden utilizarse para posibilitar la disección de los rasgos complejos, contribuyendo al conocimiento de los loci principales involucrados en el control de una característica cuantitativa (QTLs), su localización cromosómica, la estimación de la magnitud de sus efectos y su relación con el ambiente (Collard et al, 2005; Doerge, 2002, Sehgal et al., 2016). Muchos de los caracteres de interés agronómico o comercial, como los que determinan el rendimiento o la calidad del fruto, son complejos y presentan variación continua, herencia poligénica y frecuentemente interacción con el ambiente.

En premejora los marcadores moleculares resultan útiles para la estimación del aporte genético de los genotipos progenitores y la localización de las porciones de genoma introgresadas (Frisch y Melchinger, 2006; Menda et al., 2014; Prohens et al., 2017). En los

últimos años se ha ampliado su uso tanto para controlar como para facilitar la transferencia de genes intra e interespecíficos minimizando el arrastre por ligamiento, lo que mejora las perspectivas de éxito y permite acelerar el proceso de selección (Collard et al., 2005; Sacco et al., 2013).

A pesar de que el genoma de tomate es considerado uno de los más investigados entre las especies vegetales con una gran cantidad de marcadores moleculares (Aguilera et al., 2011; Tikunov et al., 2003), es aún posible y hasta necesario continuar en la profundización del análisis de marcadores con alto grado de polimorfismo como microsatélites. Este particular grupo de marcadores moleculares, SSR (Simple Sequence Repeats), son también conocidos como repeticiones cortas en tándem (Short Tandem Repeats, STR) o polimorfismos de longitud de secuencia simple (Simple Sequence Length Polymorphism, SSLP). Estos marcadores se caracterizan en ser motivos repetidos en tándem de 1-6 pb (Kalia et al., 2011). Estas repeticiones pueden ser en perfecta repetición en tándem o como repeticiones imperfectas, es decir interrumpidas por otro tipo de repetición. Estos motivos repetidos están flanqueados por secuencias de copia única, que proporcionan un punto de apoyo para la amplificación específica a través de la reacción en cadena de la polimerasa (Polymerase Chain Reaction, PCR). Los SSR se han utilizado y se utilizan por su alto grado de polimorfismo, codominancia, alta reproducibilidad, simplicidad técnica, bajo costo, pequeñas cantidades de ADN requerido y alto poder de resolución. Estas propiedades los convierten en ideales para el análisis de la diversidad genética y la caracterización de variedades (Alvarez et al., 2001; Bredemeijer et al., 2002) y el mapeo de QTLs (Parmar et al., 2010; Kimbara et al., 2018; Zhou et al., 2016).

En los últimos años se ha reconsiderado la idea de que los SSR son neutros. Esta situación se fundamenta en que al menos parte de ellos pueden estar localizados en genes funcionalmente importantes para la transcripción, la traducción, la organización de la cromatina, la recombinación, la replicación de ADN, la reparación del ADN, el ciclo celular, etc. De esta manera la selección natural podría actuar sobre estas expansiones o compresiones aleatorias de la longitud de SSR en las regiones genómicas correspondientes (Ellegren, 2004; Schlötterer y Harr, 2004).

Desde su descubrimiento en la década de 1980, los microsatélites son muy empleados, utilizando enfoques de genotipado. Dado que se desarrollaron a partir de secuencias conocidas, es posible predecir su distribución en el genoma; las secuencias de los cebadores; los tamaños de los alelos cultivados y silvestres; y la localización cromosómica y la distancia física y genética en los mapas de referencia (<http://www.solgenomics.net>).

Numerosas evidencias sugieren que la distribución genómica de los SSR no es aleatoria en las regiones de codificación y no codificación (Li et al, 2004). Se localizan preferentemente en regiones centroméricas, aunque también se reportaron, con alto grado de variabilidad en secuencias blanco expresadas (Feingold et al., 2005; Shirasawa et al., 2010; Zhou et al., 2015). Los SSR derivados de secuencias transcritas (EST - SSR) que tendrían cierta importancia funcional, se distribuyen más aleatoriamente en los cromosomas (Shirasawa et al., 2010). Estos marcadores EST - SSR serían más adecuados para estudiar las asociaciones marcador-carácter (Feingold et al., 2005).

El genoma del tomate ha sido caracterizado por una amplia gama de marcadores de ADN (Frery et al., 2005). El primer mapa de ligamiento genético de alta densidad en tomate fue publicado por Tanksley et al. (1992) que analizaron una F<sub>2</sub> proveniente de un cruzamiento interespecífico entre el cultivar VF36-Tm2a y la accesión LA716 de *S. pennellii*, utilizando polimorfismos en la longitud de los fragmentos de restricción (RFLP). Posteriormente, nuevos tipos de marcadores se han desarrollado, lo que permitió que gran cantidad de mapas de ligamiento genético hayan sido publicados utilizando diferentes poblaciones de mapeo e incrementando notablemente la densidad de marcadores (Saliba-Colombani et al., 2000; Gonzalo y van Der Knaap, 2008; Sim et al., 2011). Durante las últimas décadas, se han publicado varios mapas genéticos del tomate, con un total de más de 2.000 *loci* detectados por RFLP, AFLP (polimorfismo de longitud de fragmentos amplificados), CAPS (secuencia polimórfica amplificada escindida) y SSR basados en la cartografía de poblaciones derivadas de cruces entre el tomate y especies silvestres relacionadas (Shirasawa et al., 2010).

Estudios sobre variabilidad genética con marcadores moleculares en las especies silvestres indican que son fuente potencial para mejorar el sabor y la nutrición del tomate cultivado (Fernie et al., 2006; Klee y Tieman, 2013). A partir del análisis de la secuencia del genoma de *Solanum pennellii* y de ILs derivadas de cruzamientos interespecíficos se han detectado QTLs asociados a la calidad de la fruta, incluyendo el contenido de sólidos solubles, las emisiones volátiles, la biosíntesis de pigmentos, así como los metabolitos primarios/secundarios (Chitwood et al., 2013; Bolger et al., 2014; Liu et al., 2016).

## **1.6 Localización de QTLs**

La mejora de caracteres que definen la calidad del fruto es uno de los objetivos actuales de los programas de mejora de tomate. Una de las estrategias empleadas para lograr estos objetivos se basa, en parte, en incrementar la amplitud de la base genética de materiales cultivados mediante la introgresión de genes de tomates silvestres. Luego de localizados los

QTLs, es posible la implementación de diferentes estrategias, como la mejora asistida por marcadores o el aislamiento de genes específicos y su incorporación en un fondo genético seleccionado, con la aplicación de diferentes herramientas biotecnológicas.

En la década de 1980 se efectuaron los primeros estudios con poblaciones  $F_2$  o retrocruzas para identificar QTLs en tomate. En esos trabajos se identificaron asociaciones entre marcadores moleculares y caracteres vegetativos (longitud de entrenudos, número de nodos, tamaño y altura de la planta, entre otros), peso de frutos y semillas, número de flores, tolerancia al frío, entre otros (Foolad, 2007). Aunque existen numerosas publicaciones que reportan QTLs para componentes que determinan la calidad de fruto en el tomate (Lecomte et al., 2004a; Yang et al., 2004; Pereira da Costa et al., 2013; Barrantes et al., 2016; Kimbara et al., 2018; Di Giacomo et al., 2020, Mata-Nicolás et al., 2020), es importante el mapeo de estos *loci* se efectúe en los materiales de cada programa de mejora.

A partir del análisis de la información obtenida en las evaluaciones fenotípicas y del genotipado es posible estimar la acción de los *loci*, las posibles interacciones y efectos simultáneos sobre otros caracteres, como la epistasis, la pleiotropía y ligamiento. El uso de marcadores genéticos para poder localizar los QTLs fue propuesto en 1961 por Thoday y su implementación se alcanzó con el desarrollo y localización de los marcadores moleculares en mapas genéticos, casi dos décadas más tarde (Paterson, 1995). El fundamento de este análisis es que el gen o elemento regulador que explican parte de la expresión del carácter y el *locus* marcador se localizan a corta distancia, en desequilibrio de ligamiento (DL). Además, en el análisis se considera que los valores de las medias del carácter analizado serán significativamente diferentes entre los distintos genotipos del *locus* marcador. Los QTLs de efectos pequeños son difíciles de detectar y también se debe considerar que si dos QTLs están estrechamente ligados al existir alta probabilidad de que segreguen juntos pueden confundirse con uno solo, o hasta pueden no detectarse si están en repulsión los alelos que producen el mismo efecto (Falconer y Mackay, 1996). Así es posible plantear que en los análisis ocurre una subestimación del número de QTLs detectados por ligamiento con marcadores. Atendiendo a lo mencionado previamente, el concepto de QTL se ajusta a la idea de que es una región cromosómica que contiene uno o más factores causales de la variación para un carácter cuantitativo. Los *loci* que determinan caracteres cuantitativos ajustan a los principios de segregación mendeliana y las diferencias en la expresión génica de los alelos que lleva a alteraciones en la función de los productos de la expresión génica pueden generar diferencias fenotípicas entre individuos (Suresh et al., 2014).

El tomate es una de las primeras especies vegetales en las que los investigadores han comenzado a mapear rasgos QTLs de importancia agronómica utilizando marcadores moleculares (Cagas et al., 2008). Se publicaron numerosos trabajos que informan QTLs para componentes de la calidad de frutos utilizando líneas con introgresiones de germoplasma silvestre (Chen et al., 1999; Monforte et al., 2000b; Bouchez et al., 2002; Lecomte et al., 2004a; Chaim et al., 2006; Mathieu et al., 2009; Sun et al., 2012; Rodríguez et al., 2013b; Liu et al., 2016; Pereira da Costa et al., 2016; Celik et al., 2017; Rambla et al., 2017; Di Giacomo et al., 2020). Se destaca que QTLs que controlan un mismo carácter varían tanto en cantidad como en localización en diferentes materiales. Ante esta evidencia, el hallazgo y caracterización de marcadores asociados a calidad de fruto debe realizarse sobre la base de los materiales a usarse en cada programa de mejora. Entonces, es recomendable cuando sea posible, la elaboración del mapa para cada tipo de cruzamiento particular. El análisis de poblaciones segregantes con regiones genómicas derivadas del germoplasma silvestre ha demostrado el potencial de mejorar distintos caracteres (Lin et al., 2010; Gur y Zamir, 2015).

El mapeo de QTLs con marcadores moleculares como SSR proporcionan información no solo de las posibles regiones cromosómicas que controlan caracteres complejos, sino también brinda información sobre los efectos de cada región genómica sobre la variabilidad del carácter. Si bien numerosos estudios han detectado QTLs asociados con diferentes rasgos de interés agronómico y de calidad de fruto en tomate (Grandillo y Tanksley, 1996; Bernacchi et al., 1998a, b, Haanstra et al., 1999; Page et al., 2008; Chapman et al., 2012; Rambla et al., 2017) muchas características importantes no están segregando en las poblaciones mapeadas y muchos de los marcadores no son polimórficos en otras poblaciones de tomate. Además, se ha demostrado que diversas fuentes de variación, tales como las condiciones ambientales, la estructura de la población y el fondo genético podrían influenciar la expresión de los QTLs (Chaib et al., 2007), por lo que los estudios en poblaciones con introgresiones de especies silvestres contribuyen al conocimiento de las bases genéticas de los caracteres de interés y constituyen un aporte significativo para el mejoramiento de la especie.

El incremento de información sobre la relación entre marcadores moleculares y caracteres, en los últimos años, aportó al entendimiento del control molecular de la calidad del fruto. Esta información puso en evidencia la complejidad del control de caracteres individuales de calidad del fruto en tomate, en parte debido a la interacción entre ellos, por ejemplo como el tamaño, la forma, la dureza o el contenido de azúcar y ácido (Ferne et al., 2011; Chapman et al., 2012). La complejidad del análisis es aún mayor al tener en cuenta que se ha reportado en la determinación del diámetro, altura y peso de los frutos en las poblaciones  $F_2$  recíprocas existiría interacción diferencial entre el genotipo utilizado como

progenitor femenino y la expresión del gen *fw2.2* que se expresa en tejidos de origen materno (Cambiaso, 2017).

En tomate, se han mapeado decenas de QTLs que afectan al tamaño y peso del fruto (Grandillo et al., 1999; Cong et al., 2002; Chaim et al., 2006; Lippman et al., 2007; Bertin et al., 2009; Mu et al., 2017). Lo mismo ocurrió para QTLs que controlan el contenido en sólidos solubles (Fridman et al., 2000; Stevens et al., 2007; Bermúdez et al., 2008; Gur y Zamir, 2015), y para QTLs que intervienen en la determinación de color y de contenido de licopeno (Bernacchi, 1998 a, b; Causse et al., 2002; Causse et al., 2007; Ashrafi et al., 2009; Sun et al., 2012; Barrantes et al., 2016; Kimbara et al., 2018). Además, se informaron genes que presentan un efecto importante en relación con otros QTLs que se identificaron intervienen en la determinación del mismo carácter. Así pueden mencionarse a manera de ejemplo que los genes *SUN*, *OVATE*, *LC*, y *FAS* controlan tamaño y la forma de fruto (Rodríguez et al., 2011b), el *fw2.2*, que participa en la regulación del tamaño del fruto (Nesbitt y Tanksley, 2001; Cong et al., 2002) y el gen *Lin5* controla el contenido de sólidos solubles en el fruto (Fridman et al., 2001).

Con respecto a la detección, descripción y uso de genes relacionados a la vida en estantería, se analizaron varios mutantes de maduración espontánea en el tomate, como *rin* (*ripening inhibitor*) inhibidor de la maduración, *nor* (*non ripening*) no maduración y *alc* alcobaça (Giovannoni, 2004). Estos genes presentan efectos pleiotrópicos, afectando otros caracteres vinculados a la maduración como el sabor, el color y la textura. La acción de estos alelos produce tomates de menor calidad respecto a color y sabor, lo que causa que su uso en los programas de mejora sea debatido. Atendiendo a esta situación, distintos programas de mejora trabajan en la generación de poblaciones segregantes con introgresiones silvestres y el mapeo de QTLs que afectan la vida en estantería. En la búsqueda de genes que prolonguen la vida en estantería con menores efectos sobre otros aspectos de la calidad del fruto que los mencionados previamente. En estos análisis de la acción de distintos genes y sus alelos sobre caracteres de calidad a los frutos, como la vida en estantería, se ha observado que es posible incorporarlos desde germoplasma de especies silvestres que incluso presentan frutos verdes, como es el caso de *S. habrochaites*. Para vida en estantería se detectaron QTLs en poblaciones segregantes provenientes de cruzamientos interespecíficos (Pereira da Costa et al., 2013; Celik et al., 2017; Cambiaso 2017, Di Giacomo et al., 2020; Caruso, 2021).

### 1.7 Antecedentes de estudios de genoma de tomate aplicados a la mejora en Argentina

El grupo de investigación de la Cátedra de Genética de la FCA – UNR ha realizado cruzamientos entre genotipos silvestres y cultivados de tomate en la búsqueda de obtener genotipos con larga vida en estantería y mejora en otros caracteres de calidad de fruto. A partir del cruzamiento entre el cultivar Caimanta de *S. lycopersicum* L. y *S. pimpinellifolium* L. accesión LA722 se efectuó selección divergente – antagónica para peso y vida en estantería de los frutos. Como resultado de este proceso obtuvieron RILs discrepantes para ambos caracteres y otros atributos que hacen a la calidad de los frutos (Rodríguez et al, 2006a; Rodríguez et al., 2006b). Este material obtenido fue analizado tanto fenotípica como molecularmente y se encontró amplia variabilidad en ambos tipos de análisis (Pratta et al., 2011a,b). El programa avanzó con la aplicación de método de retrocruzas asistidas por marcadores para introgresar genes silvestres de la accesión LA722 hacia el cultivar argentino Caimanta. Este procedimiento llevó a la obtención de líneas casi isogénicas (NIL, Near Isogenics Lines) con mejor comportamiento para caracteres de interés agronómico. Distintos análisis efectuados en estas líneas evidenciaron diferentes asociaciones entre los caracteres de calidad de fruto evaluados y los marcadores de ADN (AFLP y SSR) utilizados en la caracterización molecular (Pratta et al., 2011a,b; Rodríguez et al., 2013b; Pereira da Costa et al., 2016). Posteriormente se construyeron mapas de ligamiento y evaluaron asociaciones con poblaciones F<sub>2</sub> derivadas de cruzamientos recíprocos entre el cultivar Caimanta LA722. A partir de este análisis se evidenció que QTLs detectados fueron exclusivos de cada población y también se confirmó la presencia de efectos recíprocos tanto a nivel fenotípico como molecular en la determinación de caracteres cuantitativos de interés agronómico (Cambiaso, 2017).

Como resulta evidente, existe mucha información disponible del aporte genético de diferentes *loci* a la calidad de fruto. Sin embargo, alcanzar con rapidez y éxito objetivos de mejora de calidad y en particular en referencia a caracteres asociados a propiedades organolépticas y nutraceuticas del tomate sigue presentando dificultad.

### 1.8 Resultados previos del Grupo de Trabajo

En los últimos 30 años se evidenció una importancia creciente en el cultivo de tomate en Salta, lo que explica en 1998 el surgimiento de un Programa de Mejora Genética de Tomate en la Universidad Nacional de Salta. Éste se inició con la evaluación de germoplasma de diversos orígenes, a fin de detectar los de mayor interés y mejor compatibilidad para utilizarlos como parentales para obtención de líneas resistentes a plagas. El Programa se basó en

principio en que las especies silvestres de *Solanum* de cercano parentesco y con cruzamientos fértiles con el tomate cultivado, son recursos genéticos valiosos para el desarrollo de nuevos cultivares (Grandillo y Tanksley, 1996; Bernacchi et al., 1998a; Zorzoli et al., 2000). Luego de analizar resultados de distintos cruzamientos se seleccionó, para continuar el plan de mejora, descendientes de cruzamientos efectuados entre el cultivar Uco Plata INTA de *S. lycopersicum* y la línea FCN 3-5 selecta de la entrada PI 134417 de *Solanum habrochaites*. Se obtuvieron líneas caracterizadas por su elevado nivel de resistencia a la polilla (*Tuta absoluta* Meyrick) y mosca blanca (*Trialeurodes* sp) (Gilardón et al., 1998; Gray et al., 1999; Gilardón et al., 2002; Gilardón et al., 2004a). En esos años, la posibilidad de incorporar germoplasma silvestre en procesos de mejora para caracteres de calidad del fruto fue reportada por investigadores nacionales y de otros países (Zorzoli et al., 2000; Galiana-Balaguer et al., 2006, Schauer 2006; Rodríguez et al., 2006a; Foolad, 2007; Pratta et al. 2011).

En el desarrollo del Programa de Mejora de tomate de la UNSa se realizaron diferentes evaluaciones que prueban los aportes de la especie silvestre, constituyéndose en una valiosa fuente de genes de interés y características deseables de importancia agrícola y biológica (Gilardón et al., 2004b; Gilardón et al., 2007; Broglia et al., 2010a; Lucatti et al., 2010). En las líneas F<sub>9</sub> y F<sub>10</sub> derivadas del cruzamiento interespecífico inicial entre *Solanum lycopersicum* L. (cv Uco Plata INTA) y *S. habrochaites* S. Knapp and D.M Spooner (ver Anexo 1) se detectaron genotipos cuyos frutos no sufren el proceso de ablandamiento habitual, alargando su vida comercial y que mantienen características comerciales en cuanto a producción de pigmentos carotenoides, sólidos solubles y aroma (Broglia et al., 2011a; Broglia et al., 2014; Caruso, et al., 2016; Broglia et al., 2017). Entre estas se hallaba la línea de premejora FCN 93-6-2.

La línea de premejora FCN 93-6-2 presenta frutos con mayor vida en estantería, alto contenido de sólidos solubles, color rojo intenso y frutos que varían entre 30 a 50 g (Broglia et al., 2011b Broglia et al., 2017) y además ha incorporado resistencia a *Tuta absoluta* Meyr y a *Tetranychus urticae* Koch (Gilardón et al., 2002; Gilardón et al., 2004b) y a mosca blanca (Lucatti et al., 2010). Disponiendo de este material y considerando que en Argentina el principal destino de la producción de tomate es para consumo en fresco (Angelelli et al., 2020), que el fruto de tomate es altamente perecedero, cualquier intento de prolongar su vida en estantería favorece la comercialización y disminuye las pérdidas poscosecha estimadas en aproximadamente el 50 % de lo producido en países en desarrollo (Meli et al., 2010, Rodríguez et al., 2013a). Por esto, se propuso efectuar más evaluaciones y continuar el programa de mejora, esta vez orientado a caracteres de calidad de fruto. Para ello se evaluaron cruzamientos con líneas que pudieran aportar tamaño al fruto, conservando otros

atributos de calidad. Entonces se efectuaron, en primer lugar, evaluaciones locales de rendimiento y resistencia en líneas aportadas por el Programa de Mejora de INTA La Consulta. A partir de los genotipos evaluados se seleccionó la línea LC 330-33-05 (LC 138) como un potencial progenitor para efectuar cruzamientos con.

Considerando el origen de FCN 93-6-2 (hibridación seguida de retrocruzas recurrentes y posterior autofecundación) se esperaría que posea un alto porcentaje genético del parental cultivado: Uco Plata INTA, con regiones de introgresión silvestre. El cruzamiento entre FCN 93-6-2 x LC 138 y las caracterizaciones fenotípicas y genotípicas de  $F_1$  y  $F_2$  derivadas permitiría efectuar un aporte para estudiar aspectos hereditarios de estos caracteres cuantitativos. Se esperaría detectar en la descendencia nuevas combinaciones y esta situación ofrece la posibilidad de detectar marcadores moleculares.

La complejidad en el proceso de obtención de la línea de premejora FCN 93-6-2 (ver Anexo 1) impide predecir el porcentaje de genoma de silvestre incorporado; entonces, el uso de marcadores moleculares de localización genómica conocida puede contribuir a la detección y delimitación de las introgresiones.

La información molecular sobre FCN 93-6-2 en particular y la  $F_2$  pueden proveer importante información y fundamentos para la continuidad del programa de mejora. El análisis de esta tesis representa una oportunidad de evaluar algunos caracteres de interés y localizar los QTLs responsables de modificar características de calidad del fruto. A partir del mapeo y detección de QTLs, la información de marcadores genéticos asociados a los caracteres podrá utilizarse como criterio indirecto de selección, facilitando la transferencia de genes con la ayuda de nuevos marcadores más específicos y reduciendo el arrastre por ligamiento. La localización de QTLs permitirá mejorar las perspectivas de éxito de la selección (Young y Tanksley, 1989) e incorporación de características a partir de líneas premejoradas (Collard et al., 2005; Sacco et al., 2013). La utilización de marcadores en un programa de mejoramiento puede aportar una ventaja muy importante basada en su naturaleza molecular y es que la selección se independiza del fenotipo y el ambiente.

## **HIPÓTESIS DE TRABAJO**

A partir del cruzamiento entre la línea de premejora FCN 93-6-2, portadora de genes silvestres de la especie *Solanum habrochaites*, y la línea comercial LC 138, ocurren nuevas combinaciones génicas que mejoran el comportamiento de los genotipos para caracteres relacionados a la calidad de los frutos en tomate.

La asociación entre la segregación de los marcadores moleculares y los caracteres de interés agronómico en la generación F<sub>2</sub> de este cruzamiento permite la detección de nuevos QTLs para caracteres de calidad de frutos y vida en estantería.

## **OBJETIVO GENERAL**

Caracterizar fenotípica y genotípicamente la generación F<sub>2</sub> proveniente de un cruzamiento entre la línea de premejora FCN 93-6-2 y la línea comercial LC 138 para encontrar nuevas combinaciones genéticas que mejoren la calidad del fruto y para explorar las bases genéticas subyacentes.

## OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Caracterizar fenotípicamente la línea de premejora FCN 93-6-2 obtenida por el grupo de mejora de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Salta y la línea comercial LC 138, obtenida en INTA La Consulta (Mendoza).
- Evaluar fenotípicamente para caracteres de calidad de fruto y vida en estantería la población segregante  $F_2$  obtenida a partir del cruzamiento entre estas líneas.
- Analizar modos de herencia de los caracteres de calidad de fruto y vida en estantería
- Estimar el grado de introgresión del genoma de *Solanum habrochaites* en la línea de premejora FCN 93-6-2 y delimitar las regiones cromosómicas provenientes de la especie silvestre.
- Detectar polimorfismos moleculares entre ambos genotipos parentales a partir de la utilización de marcadores moleculares de ADN.
- Evaluar por medio de marcadores moleculares la población segregante  $F_2$  e identificar QTLs para caracteres de calidad de fruto.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1 CARACTERIZACIÓN FENOTÍPICA Y ANÁLISIS GENÉTICO EN LÍNEAS PROGENITORAS, F<sub>1</sub> Y F<sub>2</sub> DE CARACTERES RELACIONADOS CON CALIDAD DE FRUTOS

#### 2.1.1 Material vegetal

La línea FCN 93-6-2, fue obtenida en la Universidad Nacional de Salta (en proceso de inscripción en el INASE) proveniente de la F<sub>10</sub> del cruzamiento interespecífico entre *Solanum lycopersicum* L. (cv Uco Plata INTA) y *S. habrochaites* S. Knapp and D.M Spooner (FCN 3-5 seleccionada de la accesión silvestre PI 134417). *S. habrochaites* presenta frutos muy pubescentes, lisos y sin hombros, de consistencia dura, así como estilos exsertos, inflorescencias dobles y un gran número de flores/racimo. La línea FCN 93-6-2 se caracteriza por presentar resistencia a polilla del tomate, frutos pequeños, de color rojo intenso y con mayor vida en estantería que Uco Plata INTA (Broglia y Martin Montiel, 2010).

La línea progenitora LC 138 presenta frutos tipo platense de color naranja, con peso medio de 120 g, con crecimiento semi-determinado. Además, es resistente a nemátodos de las raíces (gen *Mi*) y al virus del mosaico del tomate (gen *Tm2*) (Gilardón et al., 2004).

En este estudio, se obtuvo la F<sub>1</sub> (FCN 93-6-2 x LC 138) por medio de cruzamientos manuales, utilizando la línea introgresada FCN 93-6-2 como hembra y a partir de estos individuos se obtuvo por autofecundación la población segregante F<sub>2</sub> (FCN 93-6-2 x LC 138).

Se realizaron dos ensayos en invernáculo. En el primer ensayo pudieron evaluarse 146 plantas (Ensayo 1) y en el segundo 198 plantas de la generación F<sub>2</sub> (FCN 93-6-2 x LC 138) (Ensayo 2) junto a los genotipos progenitores y la F<sub>1</sub>.

Se utilizaron además dos líneas como testigos: Uco Plata INTA y la línea de premejora FCN 13-1-6-1.

#### 2.1.2 Ensayos en invernáculo

La siembra se realizó en terrinas (bandejas de plástico) utilizando como sustrato una mezcla de perlita, enlame y mantillo. Las plántulas, cuatro días previos al trasplante se trataron con fungicida (Almacigol: Sulfato neutro de oxiquinoleina). Dos días antes del trasplante también se redujo el riego. En ambos ensayos las plantas se trasplantaron a los 40 días de la siembra a canteros de 0,60 m x 10 m en un invernáculo de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Salta. El sustrato de los canteros estaba conformado por un

40% de arena media, 55 % enlame y 5% de mantillo o sustrato con alto contenido de materia orgánica.

El invernáculo, en el que se desarrollaron los ensayos, cuenta con control de temperatura con calefactor a gas que enciende cuando la temperatura interior alcanza 6°C y ventiladores extractores y aspersores que se activan cuando se alcanzan los 42°C para eliminar el aire caliente (Figura 2).

La distancia entre plantas fue de 28 cm. Se suministró una fertilización básica granulada NPK 15:15:15, la aplicación se efectuó a unos 20 días posteriores al trasplante y al momento en que comenzaron a aparecer las primeras inflorescencias por postura (por planta), y alejado a 10 cm del tallo. El riego fue por goteo y la periodicidad y duración de este fue automatizado de acuerdo con las condiciones ambientales.



*Figura 2: Vista de las plantas de tomate ubicadas en los canteros del invernáculo.*

Se desarrollaron actividades culturales a demanda, como limpieza del área, aporque, etc. Se realizó tutorado, con ese fin se colocaron postes en los extremos de los canteros y se extendió entre ellos alambres a dos niveles: 1,20 m y 1,70 m de altura de la planta. Las plantas fueron sostenidas con hilos de propileno.

Se efectuó poda, ya que las líneas presentan crecimiento indeterminado y semi-determinado, que consistió en la eliminación de brotes de crecimiento nuevos, dejando dos o tres ejes principales.

El control de ataque de polilla de tomate y mosca blanca se efectuó al momento en que comenzaron a detectarse, para ello se aplicó Emamectina (benzoato) o Acetamiprid.

*Primer Ensayo*

El primer ensayo (E1), se realizó desde fines de 2013 a principio de 2014. Se dispusieron las plantas en tres canteros. En cada cantero se trasplantaron 50 genotipos  $F_2$  y cuatro réplicas de los parentales  $F_1$  y los testigos. El ensayo se efectuó en un diseño en bloques al azar. Se consideró a cada cantero un bloque. La localización de cada planta fue sorteada. Al alcanzar la etapa de evaluación de frutos la supervivencia de plantas fue de un 97,33%, así en este ensayo se evaluaron: 12 plantas FCN 93-6-2, 11 LC 138, 8 plantas FCN 13-2-6-1, 9 Uco Plata INTA, 11 individuos  $F_1$  y 146  $F_2$ .

*Segundo Ensayo*

El segundo ensayo (E2) se realizó durante el año 2015/2016. En este ensayo se evaluaron 198 plantas  $F_2$ , 9 plantas FCN 93-6-2, 11 plantas LC 138, 7  $F_1$  y de las líneas testigos se evaluaron 12 plantas FCN13-1-6-1 y 10 Uco Plata INTA. Se dispusieron las plantas en cuatro canteros. En cuanto a  $F_2$  el ensayo se inició con el trasplante de 250 plantines, en tres canteros se trasplantaron 62  $F_2$  y en un cuarto cantero se dispusieron 64 individuos  $F_2$ . Además, al igual que en el E1 en cada cantero se trasplantaron 4 réplicas de los parentales  $F_1$  y los testigos. El ensayo se efectuó en un diseño en bloques al azar. Se consideró a cada cantero un bloque. La localización de cada planta fue sorteada. Al alcanzar la etapa de evaluación de frutos la supervivencia de plantas fue de un 79,7%.

**2.1.3 Variables evaluadas en frutos al estado “pintón”***Vida en estantería*

Se colectaron al menos 5 frutos de cada planta (146  $F_2$ , 12 FCN 93-6-2, 11 LC 138, 11  $F_1$ , 8 FCN 13-1-6-1 y 9 Uco Plata en el E1 y 198  $F_2$ , 9 FCN 93.6.2, 11 LC 138, 7  $F_1$ , 12 FCN 13.1.6.1 y 10 Uco Plata en E2), sin daño externo visible, en el estado “pintón” (definido como aquel estado de madurez del fruto en el que alcanza aproximadamente el 10% de la superficie externa del fruto con el color de madurez). Los frutos se mantuvieron en una habitación destinada a postcosecha, con temperatura controlada (17°C). Cada fruto se colocó en bandejas de plástico individuales con identificación de línea, número de fruto y fecha de cosecha. Estas bandejas se distribuyeron al azar sobre mesadas, como se muestra en la Figura 3.



Figura 3: Arreglo de bandejas con frutos de tomate en el ensayo de Vida en Estantería.

Dos veces por semana se evaluó cada fruto para decidir su descarte, que se efectuó considerando que no estarían en condiciones de ser comercializados por estar blandos o arrugados (Schuelter et al., 2002).

La *Vida en estantería (VE)* se definió como número de días desde la cosecha en estado “pintón” hasta el descarte del fruto por considerar que deja de ser comercial, por su ablandamiento o deterioro externo.

#### *Otros caracteres de calidad de fruto*

Al momento de la cosecha de los frutos al estado pintón, previo a su ingreso al ensayo de *Vida en Estantería* se registraron variables vinculadas a tamaño y forma. Se consideraron las siguientes variables:

- *Peso de fruto (Pf)*, en g por lectura directa en balanza.
- *Altura (Alt)* en mm: medida en con calibre digital.
- *Diámetro Mayor (Diam)* en mm: medido con calibre digital.
- *Forma (For)*: medida como la relación altura/diámetro. Esta relación permite asignar formas al fruto (redondo cuando la relación es próxima a 1, chato cuando es próxima a 0, y oblongo si la relación es mayor a 1).

Al momento del descarte de los frutos en el ensayo de *VE* para incorporar al análisis las causas de descarte de frutos de distintos fenotipos se evaluaron las siguientes variables:

- *Consistencia (Cons)*: blando/semiblando/duro (Blando = 3, Semiblando = 2 y Duro = 1).
- *Deshidratación cualitativa: (Dhc)* considerando la textura de la piel: arrugada, indica alta deshidratación, poco arrugada que indica deshidratación moderada y lisa que muestra escasa pérdida de agua, en una escala de 1 a 3 (Liso = 1 Poco arrugado = 2, Arrugado = 3).

- *Peso de fruto al descarte (Pfd)*, en g, al momento de descarte, por lectura directa en balanza.
- *Deshidratación absoluta (Dha)* en g: evaluada como la pérdida de peso entre la cosecha y el descarte.
- *Deshidratación relativa (Dhr)* en g: evaluada como cantidad de agua perdida, estimada como la diferencia entre el peso al descarte respecto al peso inicial del fruto.
- *Color (Col)*: se usó la escala visual de 1 a 5 (Monforte et al. 2001) donde 1=amarillo, 2= naranja, 3= rojo, 4 =rojo intenso y 5 = rojo oscuro). Como referencia o patrón interno de los ensayos se consideró que al color de frutos característico del genotipo Uco Plata, que es el padre cultivado de FCN 93-6-2, le corresponde el valor 3.

#### 2.1.4 Variables evaluadas en frutos cosechados al estado “rojo maduro”

Se evaluaron entre tres a cinco frutos cosechados al estado rojo maduro (frutos con uniformidad para el color de madurez en la mayoría de la superficie del fruto) las variables:

*Color estimado de manera cuantitativa*

Se utilizaron variables de color estandarizadas por la *Commission Internationale de l'Eclairage* (CIE).

Los sistemas CIE usan tres coordenadas para ubicar un color en un espacio de color. Estos espacios de color incluyen • CIE XYZ • CIE L\*a\*b\* • CIE L\*C\*h°. Se realizó una evaluación cuantitativa del color mediante un cromámetro CR-400 (KONICA MINOLTA). Se registraron los valores de las variables **X**, **Y**, **Z** del espacio color basados en el hecho de que el ojo humano posee receptores de los tres colores primarios. El espacio XYZ es un espacio matemático, sus valores triestímulos - el valor Y - es proporcional a la luminancia del total de la mezcla aditiva, esto es, que tuviera una sensibilidad espectral que correspondiera a la sensibilidad luminosa del ojo humano. La variable X que estima componente rojo, mientras que Z corresponde a cromaticidad entre azul y verde. Posteriormente se estimaron las variables **L**, **a\*** y **b\*** del espacio de color CIELab (López Camelo y Gómez, 2004). El espacio CIELab está constituido por una esfera que tiene 3 ejes (Figura 4 a y b). El eje central que se describe por la coordenada L\* y dos ejes perpendiculares a este y entre ellos: a\* y b\*. La coordenada L\* se asocia a la acromaticidad, mientras que a\* y b\* son coordenadas cromáticas y se representa como un eje central de una esfera.

**L** = Luminosidad. Con rango de 0 (negro) a 100 (blanco).

**a\*** = Tendencia al rojo (+60) o al verde (-60).

$b^*$  = Tendencia al amarillo (+60) o al azul (-60).

$$L = 116 * \sqrt[3]{Y/Y_n} - 16$$

$$a^* = 500 \left( \sqrt[3]{X/X_n} - \sqrt[3]{Y/Y_n} \right)$$

$$b^* = 200 \left( \sqrt[3]{Y/Y_n} - \sqrt[3]{Z/Z_n} \right)$$

$X_n$ ,  $Y_n$  y  $Z_n$  son los valores triestímulo para el iluminante C a 2° sobre una superficie blanca ( $X_n= 98,04$ ;  $Y_n= 100,00$ ;  $Z_n= 118,11$ ) (Hunter Associates Laboratory Inc., 2013).

- Chroma
- Hue

Ambos parámetros son derivados de CIEL\*a\*b\*. El **Chroma** estima la saturación o viveza del color. En el espacio color, el centro (0) es acromático y a medida que se aleja del mismo, la saturación es más intensa y depende de los valores \*a y \*b en esta relación = ( $\sqrt{a^{*2} + b^{*2}}$ ). **Hue** es una medida angular calculada como  $[\tan^{-1}(b^*/a^*)]$  para valores positivos de  $a^*$  y  $b^*$ . El punto de partida está en el eje rojo + $a^*$  en 0°. Un ángulo Hue de 45° es rojo anaranjado, mientras que 90° es amarillo (Arias et al. 2000). La Figura 4 es una representación gráfica de cómo se interpretan los valores obtenidos para estas variables.

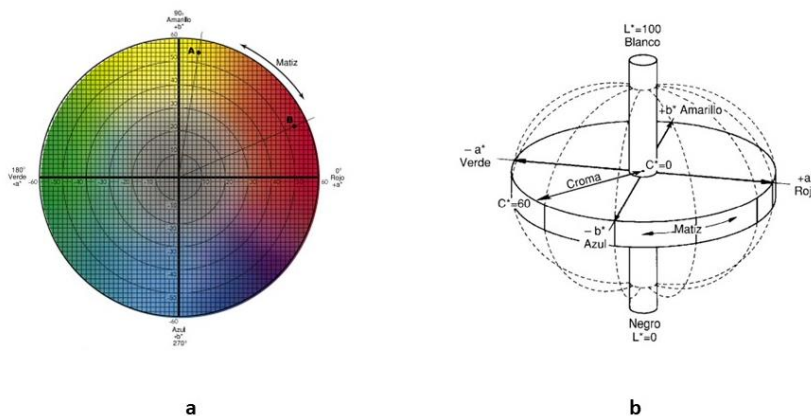


Figura 4: Gráficas de espacio color CIELab (a) y CIE L\*a\*b\* (b) Modificado de X-Rite, 2002.

El registro de la información para estimar las variables de color se realizó en 3 lugares diferentes del plano ecuatorial del fruto, caracterizando a cada fruto con el valor promedio.

Para describir las diferencias de color total entre líneas, se estimaron las distancias euclídeas en el espacio color  $\Delta E^*$  a partir de las coordenadas  $L^*a^*b^*$  (Luo et al., 2007). Considerándose que  $\Delta E^* \leq 3$  como imperceptibles al ojo humano (Biedma González, 2019).

$$\Delta E^* = \sqrt{(\Delta L^*)^2 + (\Delta a^*)^2 + (\Delta b^*)^2}$$

#### *Caracteres asociados a la caracterización química del fruto*

A partir del jugo extraído de tres frutos de cada planta se recolectó la información para la evaluación de las siguientes propiedades químicas:

- *Contenido de sólidos solubles (SS)*: Se determinó en forma directa por el método refractométrico. Se lavaron y cortaron los frutos en mitades, de cada mitad se colocaron dos o tres gotas del jugo de cada tomate sobre el prisma de un refractómetro (0–32 °Brix).
- *pH del jugo (pH)*: Se lavaron y cortaron los frutos, se extrajo el jugo mediante juguera doméstica. Posteriormente se determinó sobre el jugo fresco sin diluir el valor del pH usando un pHmetro.
- *Concentración de licopeno (CLi)*: El jugo obtenido se conservó a una temperatura de -80°C, en bolsas individuales para freezer, protegidas de la luz con bolsas negras de polipropileno. La extracción de licopeno se realizó a partir de una muestra de 2 g de procesado. Se le adicionaron 25 ml de una mezcla de hexano, acetona y etanol (2:1:1). Se incubó durante 30 minutos en baño termostático a 48 °C y se agregaron 10 ml de agua destilada para separar las fases: una polar (agua, alcohol y acetona) y otra no polar (hexano y licopeno), protegiendo el extracto de la luz con papel de aluminio (protocolo de Sadler en Ordóñez et al., 2009). Para la cuantificación de licopeno se midió el volumen de la fase no polar (hexano y licopeno) y se realizó la evaluación espectrofotométrica (espectrofotómetro Genova MK2. Life Science Analyser). Considerando que el licopeno existe en las formas isómeras trans y cis que provocan cambios en la estructura fina del espectro del licopeno, afectando especialmente el pico de mayor  $\lambda$  habiéndose reportado  $\lambda_{max}$  472nm, 502nm (Aguirre Calvo y Santagapita, 2017) se registró la absorbancia a las longitudes de onda ( $\lambda$ ) mencionadas utilizando un espectrofotómetro (Genova MK2, Life Science Analyser).

La estimación de la Concentración de Licopeno en  $\mu\text{g}/100\text{g}$  de muestra se realizó en base a la fórmula propuesta por Cardona et al. (2006).

$$\mu\text{gde licopeno} / 100\text{g de pulpa} = [A \times V \times 104/E^{1\%} \times m] \times 100$$

Donde:

**A**= Absorbancia de la muestra hexano-licopeno a una determinada  $\lambda$  (502nm o 472nm).

**V**= Volumen final, en ml, de la fase licopeno-hexano.

**E<sup>1%</sup>**= Coeficiente de extinción del licopeno en hexano al 1% en una celda de 1 cm a una determinada  $\lambda$ .

**E<sup>1%</sup> <sub>$\lambda$  502nm</sub>** = 3150.

**E<sup>1%</sup> <sub>$\lambda$  472nm</sub>** = 3450.

**m**= Cantidad de muestra, en gramos, de fruto procesado (2 gramos).

#### *Caracteres asociados a la consistencia del fruto maduro*

También en los frutos cosechados al estado “rojo maduro”, se midieron dos variables para estimar la consistencia del fruto cosechado.

- **Dureza: (*Dur*)** sobre el fruto con piel con un durómetro con banco tipo Shore A (SCHWYZ) con una puntera de 16mm (Figura 5 a).
- **Firmeza: *Fir***, (N/cm<sup>2</sup>) que se midió quitando la piel del fruto sobre el pericarpio con un penetrómetro de mano tipo GY-2 con rango 0.2 - 4kg/cm<sup>2</sup>, Aguja 3.5mm Ø, Exactitud +/- 0,02 (Figura 5 b).

Estas variables se registraron en tres puntos equidistantes sobre el eje ecuatorial de cada fruto (Figura 5).

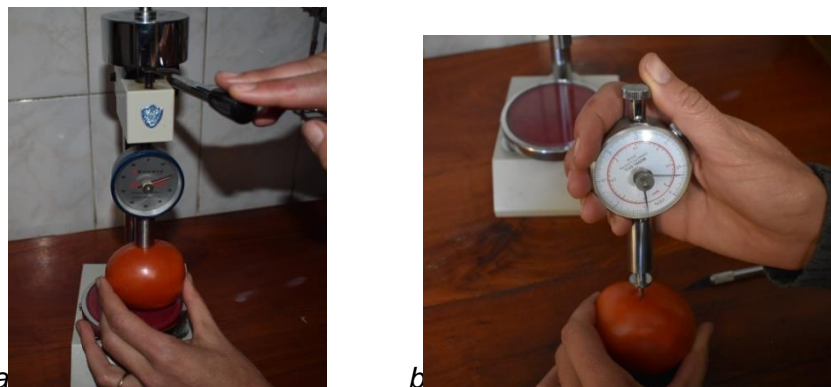


Figura 5: Evaluación de consistencia de frutos. a. Dureza con durómetro b Firmeza con penetrómetro.

#### *Caracteres asociados a la morfología interna de los frutos*

Posteriormente a estos frutos se les efectuaron cortes en el plano ecuatorial para determinar:

- *Espesor del pericarpio ( $E_p$ )* que fue medido con calibre (mm).
- *Número de lóculos ( $N_l$ )*.

En los mismos frutos se midieron las 4 variables como así también tanto el diámetro mayor ( $D1$ ) como el menor ( $D2$ ).

Posteriormente para considerar la caracterización de los genotipos se establecieron índices relativos entre *Firmeza*, *Dureza* y *Espesor de pericarpio* a cada Diámetro ( $Fir/D1$ ,  $Dur/D1$ ,  $Ep/D1$   $Fir/D2$ ,  $Dur/D2$  y  $Ep/D2$ ).

### 2.1.5 Variables asociadas a propiedades biomecánicas de la piel de los frutos

Para este análisis se consideraron tres frutos provenientes de tres plantas de cada genotipo parentales y testigos. A su vez de cada fruto se tomaron tres muestras de la piel de los frutos (cubierta del tomate). Las variables que se registraron la *Fuerza máxima ( $F_{max}$ , en N)* necesaria para romper la piel de los frutos; el *Esfuerzo de rotura ( $E_r$ , en MPa)* es decir a la que se rompe la cubierta sometida a tracción y la elasticidad de la piel del fruto estimada a través del *Módulo de Young ( $MY$ , en MPa)*. Este valor es una constante de proporcionalidad, su valor depende sólo del material y es independiente de la forma o tamaño del objeto (Hugh y Freedman, 2018).

Para medir estas variables se utilizó un dispositivo de estiramiento donde se ubicaron muestras de la piel de cada fruto que consistieron en segmentos rectangulares paradermales de la pared externa del fruto. El dispositivo se conectó a un sensor de fuerzas (PASport) y a un microposicionador. (Figura 6).



Figura 6: Dispositivo de estiramiento de cubierta del fruto

El microposicionador fue controlado por una computadora en la que se programó la velocidad (rango de 0,1 a 2mm/s) y la distancia máxima a la que se sometieron a estiramiento las muestras. El sensor de fuerza estuvo conectado a otra computadora en la que se registró las fuerzas durante el tratamiento. Estos registros permitieron generar gráficas de las fuerzas en función al tiempo que permite determinar el *Módulo de Young* (Figura 7).

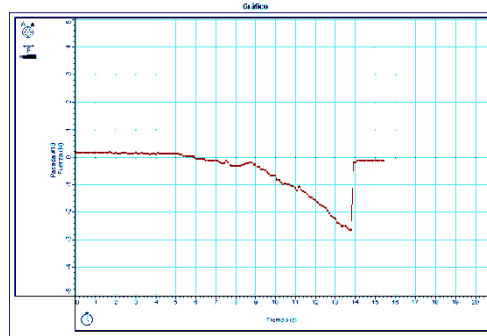


Figura 7. Registro de fuerzas de estiramiento de cubiertas de frutos vs. tiempo

De estas gráficas mostradas en la Figura 7 se obtuvo información sobre el momento en que se inicia el estiramiento (en el punto en que inicia la curva su descenso), sobre la fuerza máxima al momento del rompimiento (punto mínimo en la curva).

#### *Preparación de muestras para la determinación de propiedades biomecánicas de la cubierta del fruto*

Se obtuvieron muestras de las cubiertas de cada fruto. Usando un dispositivo con dos filos paralelos se lograron segmentos rectangulares paradermales de la parte externa del fruto. Se midió con calibre digital la longitud inicial y el ancho de cada muestra y se efectuó el montaje de las muestras de las cubiertas entre dos clips que se conectan por un extremo al sensor de fuerzas conectado a una computadora, mientras que el otro extremo está conectado al microposicionador que controla la velocidad de estiramiento (Figura 6).

#### *Determinación de parámetros biomecánicos de la cubierta del fruto*

El *esfuerzo* se determina como fuerza aplicada ( $F$ ) dividido la sección transversal ( $A$ ) de la muestra  $esfuerzo = F/A$ . La *deformación unitaria* es el cociente entre el incremento en la longitud  $\Delta L$  y la longitud original  $L_0$ , es decir,  $deformación\ unitaria = \Delta L/L_0$ .

Por lo tanto, el ***Er*** se estimó considerando la ***Fmax*** y la *deformación unitaria* al momento de la rotura.

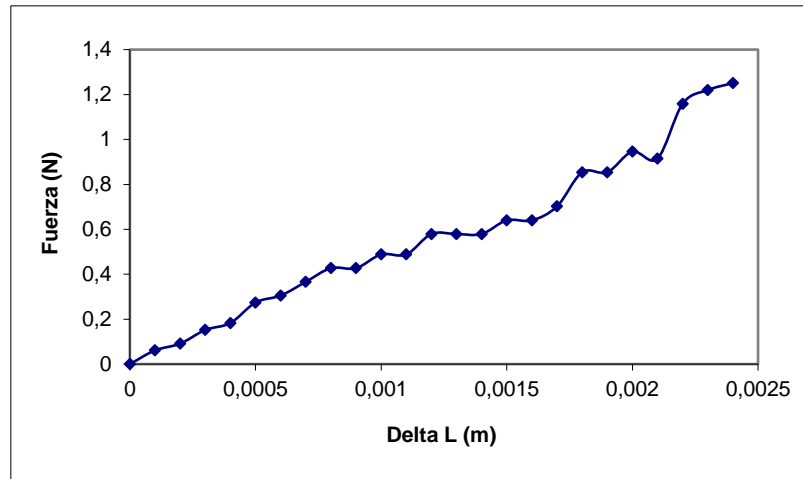


Figura 8: Señal típica de una experiencia de estiramiento de la cubierta de fruto de tomate

La Figura 8 representa una curva que muestra la variación de la fuerza aplicada (N) durante el proceso de estiramiento del segmento de piel de tomate. El sensor de fuerza utilizado puede medir fuerzas en el rango al que se provoca deformación en pieles de tomate con una precisión de 30 mN. Para determinar la deformación provocada en la muestra por la acción de la fuerza se utilizó la frecuencia de registro de datos con la que se programó el sensor a 10 Hz (10 datos por segundo). La velocidad de traslado del microposicionador fue establecida a 1mm/s.

El Módulo de Young (**MY**) de la cubierta de los frutos, atendiendo a que **MY** es una constante de proporcionalidad, que su valor depende sólo del material y es independiente de la forma o tamaño del objeto, se consideró como un parámetro que mide la elasticidad de la cubierta. **MY** se determina como el cociente entre el esfuerzo y la deformación unitaria.

$$MY = \frac{\text{esfuerzo}}{\text{deformación unitaria}} = \frac{F/A}{\Delta L/L_0}$$

En esta experiencia, **MY** se determinó como la pendiente de la recta de una gráfica de *esfuerzo* en función de *deformación unitaria* (Figura 9).

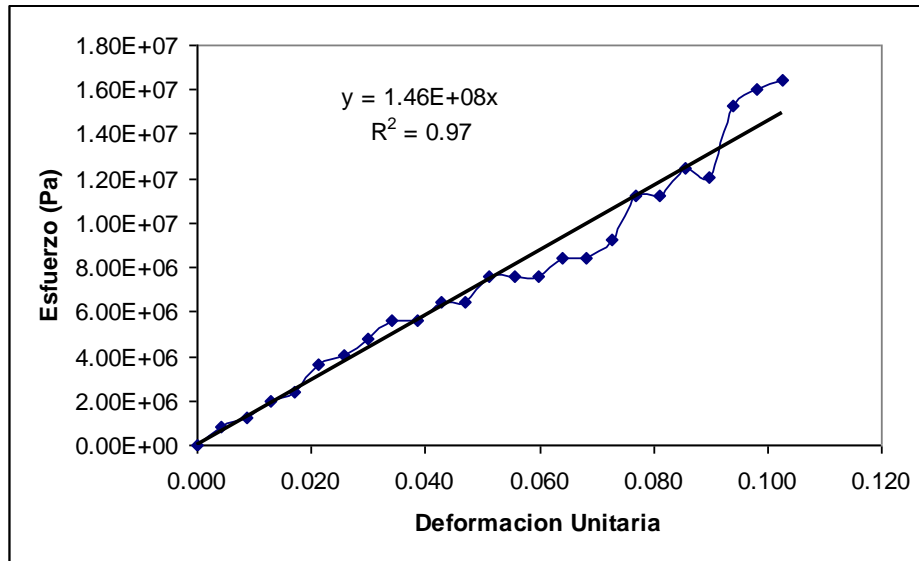


Figura 9: Gráfico de Esfuerzo vs. Deformación para la determinación del Módulo de Young

La sección transversal ( $A$ ) se determinó multiplicando el ancho de cada muestra por el espesor medio de todas las muestras consideradas de ese genotipo. El espesor de las muestras fue calculado observando preparados de estas luego de la prueba de estiramiento al microscopio óptico.

### 2.1.6 Caracterización Fenotípica en los Ensayos

En el Ensayo 1, la  $F_2$  fue evaluada sólo para vida en estantería mientras que en los genotipos progenitores,  $F_1$  y testigos se completó la evaluación con datos evaluando las siguientes variables: ***Pf***, ***Cons***, ***Dhc*** y ***Col***. Asimismo de este ensayo se evaluaron parentales y testigos respecto las variables utilizadas para caracterizar propiedades biomecánicas de la cubierta del fruto como ***Fmax***, ***Er*** y ***MY***.

En los genotipos considerados en el Ensayo 2 se evaluó ***VE***, ***Pf***, ***Alt***, ***Diam***, ***For***, ***Cons***, ***Dhc***, ***Dha***, ***Dhr***, ***Col*** utilizando los frutos que ingresaron y se descartaron en el ensayo de vida en estantería. También se analizaron las variables de color: ***X***, ***Y***, ***Z***, ***L***, ***a\****, ***b\****, ***Chroma***, ***Hue*** y variables químicas que caracterizan al jugo del fruto: ***SS***, ***pH*** y ***CLi*** en una misma muestra de frutos cosechados al estado Rojo Maduro. En otra muestra de frutos cosechados en el mismo estado se evaluaron caracteres asociados a la consistencia y la morfología interna de los frutos de los distintos genotipos: ***Fir***, ***Dur***, ***Ep***, ***NI***, ***D1*** y ***D2*** como así también los índices relativos de ***Fir/D1***, ***Fir/D2***, ***Dur/D1***, ***Dur/D2***, ***NI/D1*** y ***NI/D2***.

### *Análisis Estadístico*

Para todas las variables se verificó la normalidad de las distribuciones para cada línea (progenitores, F<sub>1</sub> y testigos) y la F<sub>2</sub> (Shapiro y Wilk, 1965). Se obtuvieron las medidas de estadística descriptiva considerando la media, valores mínimos y máximos, varianzas y error estándar (E.E.) para los genotipos uniformes (líneas y F<sub>1</sub>) y desvío estándar (D.E.) para las F<sub>2</sub>.

Para los estimadores que requieren descomposición de la varianza (comparación de medias, heredabilidad) se evaluaron los supuestos de distribución normal a través de un gráfico Q-Qplot con los residuos de la variable y la homocedasticidad a través de un gráfico de dispersión de residuos versus valores predichos. Se efectuaron comparaciones entre las líneas mediante pruebas ANOVA, para la comparación de medias entre líneas uniformes se aplicó la prueba de Fisher con corrección de Bonferroni o se efectuaron test no paramétricos según correspondiere.

#### **2.1.7 Análisis Genéticos en líneas progenitoras, F<sub>1</sub> y testigos**

##### *Interacción genotipo x año*

Para la evaluación de la interacción de genotipo x año se consideraron los progenitores, F<sub>1</sub> y líneas testigo. Se analizó la existencia o no de diferencias entre la expresión de las características evaluadas en los genotipos con respecto a los dos ensayos efectuados (E1 -2013/2014 y E2 2015/2016). Se aplicó ANOVA para contrastar los genotipos, los años y sus interacciones, utilizando contrastes ortogonales para distinguir los efectos principales y de interacción que se comparan (Mariotti y Collavino, 2014):

$$m_{ij}=m+G+A+GxA$$

**m:** media general de las expresiones fenotípicas del atributo a través de los genotipos *i* y ambientes *j* (en este caso años) en todas sus combinaciones ( $m_{11}$ ,  $m_{12}$ ,  $m_{21}$ ,  $m_{22}$ ), siendo  $m_{ij}$  las medias de cierto número de repeticiones de cada genotipo en cada año.

**G:** se refiere al efecto genético atribuido a cada genotipo expresado como desvío de la media ambiental respecto a **m**.

**A:** se refiere al efecto año atribuido a cada genotipo expresado como desvío de la media debido al año respecto a **m**.

**GxA:** se refiere a la interacción genotipo x año.

También se efectuó la comparación de los genotipos en ambos años de manera gráfica para visualizar el efecto de las interacciones.

### 2.1.8 Análisis Genéticos considerando F<sub>2</sub>

#### *Aditividad - dominancia*

Se evaluó el ajuste al modelo aditivo-dominante con el test de escala C propuesto por Mather (Kearsey & Pooni, 1996).

$$C = 4\bar{F}_2 - 2\bar{F}_1 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2$$

$$\sigma^2_c = 16S\sigma^2_{F_2} + 4\sigma^2_{F_1} + S\sigma^2_{P_1} + \sigma^2_{P_2} \quad t_{(gl)} = \frac{C}{\sqrt{\sigma^2_c}}$$

gl: suma de los gl de las 4 varianzas usadas en  $\sigma^2_c$ .  $\bar{P}_1, \bar{P}_2, \bar{F}_1$  y  $\bar{F}_2$  son las medias de cada una de las generaciones.

La hipótesis nula (C= 0) representa la falta de efectos diferentes a aditividad y dominancia.

Los efectos de aditividad (a) y dominancia (d) se estimaron según Kearsey & Pooni (1996) a partir del valor genético (promedio) de las generaciones parentales y de las derivadas:

$$a = \bar{P}_1 - m \quad d = \bar{F}_1 - m$$

$$m = \frac{\bar{P}_1 + \bar{P}_2}{2}$$

Se estimó la relación de dominancia RD

$$RD = |d|/|a|$$

que se interpreta como una aproximación al grado de dominancia promedio de los k genes involucrados diferencialmente en la expresión del carácter en la población de referencia (Mariotti y Collavino, 2014).

#### *Segregación transgresiva*

Se evaluó la presencia de herencia transgresiva en la F<sub>2</sub> para las variables estudiadas siguiendo a De Vicente & Tanksley (1993) con modificaciones. Así para determinar segregación transgresiva se adoptó el criterio de detectar fenotipos que superen (hacia los

valores fenotípicos mayores o menores) dos desviaciones estándar desde los valores medios en función de su distribución de cada padre. Se utilizaron pruebas de Chi-cuadrado para comparar el número de individuos esperados, con el número observado en función del número de individuos  $F_2$  analizados para cada carácter, que superaban los umbrales de las dos desviaciones estándares.

### *Heredabilidad*

Para verificar si la segregación fenotípica en  $F_2$  se debía a componentes genéticos, se calculó mediante la relación que estima que proporción de la varianza fenotípica es explicada por la varianza genética considerando cada ensayo por separado. Esta estimación es la heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ), referido también como Grado de Determinación Genética (GDG) (Mariotti y Collavino, 2014). Se calculó mediante componentes de la varianza de las generaciones parentales,  $F_1$  y  $F_2$  (Kearsey y Pooni, 1996). La varianza ambiental  $V_e$  se estimó en función de los genotipos uniformes y la varianza fenotípica  $V_p$ , con la información de la  $F_2$ .

$$V_e = \text{Varianza ambiental} = (V_{LC} + 2V_{F_1} + V_{FCN}) / 4$$

$$V_p = \text{Varianza fenotípica} = V_{F_2}$$

$$V_g = \text{Varianza genética} = V_p - V_e$$

El heredabilidad en sentido amplio se caracterizó en baja, moderada y alta según los siguientes rangos: <30%, 30-60% y >60% respectivamente (Shokat et al, 2015).

### *Correlaciones fenotípicas y genéticas*

En base a los datos de la población segregante  $F_2$  se analizó la asociación lineal entre variables utilizando el coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ), cuando ambos caracteres presentaron distribución normal, o el coeficiente de correlación de Spearman ( $S_r$ ) cuando una o ambas variables no mostraron distribución normal. Para estos análisis se consideraron dos tipos de niveles de análisis: por frutos y por planta. En el caso del primer nivel de análisis permitió comparar variables que fueron evaluadas en el mismo fruto. Para el segundo nivel de análisis se utilizaron los valores promedio por planta de los registros de cada variable evaluada por fruto. Este análisis de correlaciones entre variables por planta permitió analizar las variables consideradas en el ensayo de vida en estantería y las evaluadas en frutos cosechados rojos maduros simultáneamente.

En el caso de las correlaciones considerando frutos se analizaron por separado en tres grupos de variables: aquellas tomadas en frutos al estado pintón (**VE, Pf, Dha, Diam, Alt, Dhc, Cons, Col, SS y pH**); el segundo grupo de variables analizadas está constituido por

aquellas tomadas para la determinación de color con el sistema CIELab junto a caracteres de jugo (**X, Y, Z, L\*, a\*, b\*, Chroma, Hue, CLiλ472, CLiλ502, SS y pH**) y el tercer grupo de variables consideradas está formado por las consideradas al evaluar propiedades biomecánicas (**NI, Ep, D, Fir, Dur**). Luego se compararon los resultados de correlaciones por fruto y por planta.

Las correlaciones genéticas se estimaron a través de la descomposición de varianzas y covarianzas, considerando que los parentales y F<sub>1</sub> proveen información de varianza ambiental y la de F<sub>2</sub> varianza fenotípica (Mariotti y Collavino, 2014).

$$r_{fXY} = \frac{cov_{pXY}}{\sigma_{pX} * \sigma_{pY}}$$

$$r_{gXY} = \frac{cov_{gXY}}{\sigma_{gX} * \sigma_{gY}}$$

$$r_{aXY} = \frac{cov_{eXY}}{\sigma_{eX} * \sigma_{eY}}$$

Donde  $r(XY)$ ,  $cov(XY)$  y  $\sigma$  (X) y  $\sigma$  (Y) son la correlación, la covarianza y las desviaciones estándar fenotípicas (f), genéticas (g) y ambientales (a) para los caracteres X e Y.

## 2.2. CONSTRUCCIÓN DE MAPA GENÉTICO Y DETECCIÓN DE QTL

### 2.2.1 Material vegetal

Para la caracterización molecular de las líneas parentales de FCN 93-6-2, Uco Plata INTA, FCN3-5 (UNSa), seleccionada de la accesión PI 134417 de *S. habrochaites* var. *glabratum* S. Knapp y D. M Spooner y para LC 138 se recolectaron muestras de hojas jóvenes de cada planta. También se utilizaron muestras de estas estructuras vegetales para las caracterizaciones de la F<sub>1</sub> (FCN 93-6-2 x LC 138) y los 198 individuos de la población F<sub>2</sub> (FCN 93-6-2 x LC 138) de E2.

Cada muestra de hojas recolectada fue rotulada con la identificación de la planta y se almacenó en conservadoras con hielo para luego colocarlas en un freezer a -80°C para su conservación. En el momento de su utilización, el tejido vegetal se molió en mortero con ayuda de nitrógeno líquido con el fin de romper las estructuras celulares.

### 2.2.2 Extracción de ADN

La extracción se efectuó con el kit Master Pure Plant leaf 25 DNA (EPICENTRE Biotechnologies, Madison, WI USA). Entre 50 y 100 mg de hojas molidas se colocaron en microtubos de 1,5 ml y se agregó 300 µl de la solución de extracción de ADN provista por el kit. Luego se incubaron las muestras a 70°C por 30 minutos y posteriormente se colocaron en hielo por 10 minutos más. Las muestras se centrifugaron durante 5 minutos a 10.000 rpm para favorecer la precipitación de proteínas. El sobrenadante se trasvasó a un microtubo limpio y se repitió la centrifugación para eliminar residuos. Posteriormente, el sobrenadante resultante fue trasvasado a un nuevo tubo limpio al que se le agregó un volumen igual de isopropanol mezclando por inversión para favorecer el enrollamiento y precipitación del ADN. Esta solución se centrifugó por 5 minutos a 10.000rpm. Posteriormente se quitó el sobrenadante con micropipeta y se agregaron 100 µl de la solución “*Cleanup*” provista en el kit de extracción. Se mezcló con vortex para favorecer la completa disolución del pellet. Luego se agregaron 100 µl de isopropanol mezclando con movimientos suaves de inversión. Una nueva centrifugación favoreció la formación de un nuevo pellet de ADN. El sobrenadante se eliminó, se agregó etanol al 70% frío para limpiar el ADN. Las muestras se centrifugaron nuevamente y se eliminó el etanol, se dejó evaporar el alcohol remanente y por último el ADN se resuspendió en 50 µl of TE buffer.

El ADN extraído se cuantificó por métodos espectrofotométricos de absorbancia a 260 nm, y se determinó su grado de pureza por la relación de absorbancia a 260/280 nm utilizando un nano-espectrofotómetro Nanodrop 2000 (Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, USA).

Posteriormente, las muestras se llevaron a una concentración conocida de 30 ng/ml para facilitar su utilización al momento de la amplificación y fueron conservadas en freezer a -20 °C.

### 2.2.3 Caracterización molecular de las líneas progenitoras

Las líneas progenitoras FCN 93-6-2 y LC 138 fueron caracterizadas molecularmente en primera instancia, a fin de detectar sitios polimórficos. Este reconocimiento de sitios polimórficos fue efectuado de manera comparativa incluyendo en el análisis los parentales de FCN 93-6-2: Uco Plata INTA y *S. habrochaites* S. Knapp and D.M Spooner. El análisis de las introgresiones silvestres en FCN 93-6-2 y la detección de diferencias entre esta línea de premejora y LC 138 se efectuó simultáneamente, para ello se utilizó un set de 188 SSR distribuidos en los 12 cromosomas que representan el genoma de tomate.

Para la estimación de introgresión se consideraron muestras de ADN de cinco individuos de la línea de premejora FCN 93-6-2, de Uco Plata INTA y de *S. habrochaites*. Estas dos últimas son las líneas parentales utilizadas en el programa de mejora para la obtención de FCN 93-6-2. Además, se incluyeron muestras de ADN de tres individuos  $F_1$  (Uco Plata INTA x *S. habrochaites*). Mientras que en la caracterización de LC 138 y  $F_1$  (FCN 93-6-2 x LC 138) se analizaron cinco individuos de cada genotipo.

#### *Marcadores SSR y EST-SSR*

Para evaluar las introgresiones del genoma de *S. habrochaites* en FCN 93-6-2 y para caracterizar a LC 138 se utilizaron 188 marcadores del tipo SSR provenientes de secuencias expresadas (EST-SSR).

En la Tabla 1 se detalla el nombre de cada marcador molecular y el cromosoma en el que se encuentra el polimorfismo que detecta. En la tabla también se informa la posición física según el mapa genético EXPEN2000 basado en una población  $F_2$  de 80 individuos provenientes de un cruzamiento entre *S. lycopersicum* LA925 x *S. pennellii* LA716 y/o en EXPIMP2008 y/o EXPIMP2009, basado en el cruzamiento con *S. pimpinellifolium*. El polimorfismo que puede detectarse con SSR es en cuanto a la variación en el número de repeticiones, de motivos repetidos en tándem de 1-6 pares de bases (pb). Pueden ocurrir en perfecta repetición en tándem o como repeticiones imperfectas, es decir interrumpidas por otro tipo de repetición. Las variantes son detectadas por la variación en la posición de las bandas, producto de corridas electroforéticas.

Se hicieron las amplificaciones en reacciones de PCR (*Polymerase Chain Reaction* o reacción en cadena de la polimerasa) donde las mezclas de reacción tuvieron un volumen final de 10  $\mu$ l. Este volumen contó con 30 ng de ADN, 1X de buffer de reacción (10 mM Tris-HCl, 50 mM KCl, 1,5 mM  $MgCl_2$ ), 0,2 mM dNTPs, 0,7 mM SSR primers forward y reverse y 0,1 U de DNA Polymerase (GoTaq – Promega, Taq Productos Biológicos UNQ). Las reacciones de amplificación se efectuaron en un termociclador Techne (MJ Research, Watertown MA, USA) utilizando el programa de ciclado descrito en Frary et al. (2005) y las condiciones de hibridación indicadas en Sol Genomics Network (<https://solgenomics.net/search/markers/markersearch.pl>) y en Kazusa Tomato Genomics Database (<http://www.kazusa.or.jp/tomato/>) para cada par de cebadores según correspondiera. Estas condiciones como por ejemplo la temperatura de anillamiento (*annealing*) se detallan también en la Tabla 1.

Tabla 1. Información sobre SSR y EST-SSR utilizados en el genotipado de líneas evaluadas para caracterización y detección de introgresión silvestre

Cr	SSR	Posición física	Posición mapeo	Secuencia repetida	Tamaño <i>S. lycopersicum</i> <i>S. habrochaites</i>	Forward primer (5' a 3')	Ref.
1	SSR 92	SL2.50ch 01:1223178..	0,0 cM I E	CT(11)	172+171 172+173	AAGAAGAAGGATCGATCGAAGA TCATGACCACGATACTACATGTT TC	50
1	SSR 478	nd	0,0 cM I E	GGTG (2) CT(16)	450+450 450+400+450	GCAGCATATATCACCTTGGCT CGTGCTCTCCAATAGTTCACC	50
1	TES 1991	nd	14,719 cM K	GGA(5)	169 167	GTCTTTGCTAGTGAGGGGAGG CAATTGTAGACACAAACACAAC CA	55
1	SSR 192	SL2.50ch 01:67921289	31,5cM I E 41,0cM EP8	ATC (6)	169+165 169+ 169	ACAACATGGGAAGCACTTGA ATTAAATTGGGCCATGGTGA	50
1	SSR 98	nd	32,0 cM LOD 3 E	TCT(7)	130+129 130+120	CAACCCATCAATAATAACACCC CCACTGCAGTAGGTAGCTGG	50
1	SSR 266	nd	32,7 cM I E 41,0 cM EP8	TA(5)TGTA( 2)TA(10)	200 nd	CAAGTTCACCTCATTGACCC TGTGTGAGCACTAAAGGACGA	47
1	SSR 61	nd	33,0 cM I E	GA(24)	190+190 148+190	ATGCCTTATGGAAACAACGC CGGGTGTACGAATGTCTTTG	50
1	SSR 336	nd	34,30 cM I E	GCT(6)	nd	GCCCGGGAAATTACTTCTTC CGTCTCTTCCATCCCTCGTA	50
1	SSR 51	nd	39,50 cM LOD3 E	ACAA(6)	128+148 148+148	CTACCCTGGTCTTGGTGGAA AAAGGATGCTCTAGCTTCTCCA	50
1	SSR 589	nd	39,7 cM I E	ACAA(6)	nd 148	CTACCCTGGTCTTGGTGGAA AAAGGATGCTCTAGCTTCTCCA	55
1	SSR 134	SL2.50ch 01:81642736..	43,3 cM I E 75,0 cM EP8	TA (20)	171+172 157+171	CCCTCTTGCCTAAACATCCA CGTTGCGAATTCAGATTAGTTG	50
1	SSR 270	nd	46,0 cM LOD 3 E	GAA (5) GGAGGAA( 7)	244+244 244+255	AGCTCAAGGCTTCTGTTGGA AACCACCTCAGGCACTTCAT	50
1	SSR 316	nd	46,7 cM I E 66,0 EP8	AG(6) TTGCAG(2)	217+217 217+235	CCACCGCAACAAACCTTATT GGGTGGTGAGAAGGATCTGA	55
1	SSR 105	nd	51,0 cM EP8	TC (10)	185 180	GAGCGGCTTCGAATTCATC CATTTGAGCAGAAGCGAACA	52
1	SSR 75	SL2.50ch 01:84471655..	53,5 cM I E	AAT(9)	nd 155	CCATCTATTATCTTCTCTCCAAC AC GGTCCCAACTCGGTACACAC	40

1	SSR 135	SL2.50ch 01:845440 38..	66,0 cM EP8	AG(6) TTGCAG(2)	133+133 128+133	TGATCGCTTGTGTCCACCTA AAAGGAAAGTATGGAAAGCG	50
1	SSR 29	SL2.50ch 01:871974 32	91,0 cM LOD 3 E	AAG(7)	nd 156	AGTTGCTACACAGCAGCCAA AGCGATGAGACAAGAGGCAG	55
1	SSR 222		97,5 cM LOD 2 E	TCT(7)	183+162 163+163	TCTCATCTGGTGCTGCTGTT TTCTTGAGGACCCAGAAAC	55
1	SSR 150	SL2.50ch 01:902336 58..	115,5 cM LOD2 E	CTT(7)	216+216 210+216	ATGCCTCGCTACCTCCTCTT AATCGTTCGTTACAAAACCC	55
1	SSR 308	nd	121,0 cM LOD 3 E 116,0 cM EP8	TA(12)	293+300 293+293	TTCCCTGTTTCAGCCTTTG GGCACGAGAATTTAGCCACT	55
1	SSR 42	SL2.50ch 01:883128 39..	122,0 cM EP8	CTT(6)	nd 182	CCATGGCTTCGTTATCCCTA TAAAGGTGAAGGAACGGGTG	50
1	SSR 346	nd	125,0 cM LOD2 E	CT(2)CT(8)	282 282+286	AAACGCCATATAACACGTTGC TGCTTTCCATAGGATTTCCG	55
1	SSR 9	SL2.50ch 01:930206 23..	134,0 cM I E	ATA(10)	168	CCCTTTGCAAGTTCTTCTTCA TTCATGAGCCAACATAGGAGG	42
1	SSR 572	nd	136,50cM I E	TC(11)	275	AATTCACCTTTCTTCCGTCG TGCAAAGAACAAGACCGTG	45
1	SSR 341	nd	137,5 cM I E	TC(11)	292	TTTCTCTTGTGGGTGGCAAT AAGCCCTCGAATCTGGTAGC	45
1	SSR117	nd	138,0 cM LOD3 E	TC (11)	241 +243 241+249	AATTCACCTTTCTTCCGTCG GCCCTCGAATCTGGTAGCTT	50
1	SSR 156	nd	146,0 cM LOD3 E	TCT(7)	167+167 150+167	CACGCCTATGCACCTTTCTT CTTCAAGGCTAAACCTCCGA	50
1	SSR 37	SL2.50ch 01:946008 24..	146,5 cM I E 131,0 cM EP8	TA(10)	199	ATTGAAGACCGAAACGGTTG TGATAAACCCGGCAAGACT	45
1	SSR 595	SL2.50ch 01:946008 24..	147,0 cM I E	TA(10)	271+271 271+275	ATTGAAGACCGAAACGGTTG AAAGCTCCAGCGTCAGAGTG	55
1	SSR582	nd	148,0 cM EP8	AG(5) TG(7)	230	GGCAGGAGATTGGTTGCTTA TTCCTCCTGTTTCATGCATTC	50
1	SSR 288	nd	158,5 cM LOD2 E 148,0 cM EP8	TGA(7)	275	TCGTGGGAATTTGTTAACCC TCTTCATCGTCCCTCCTCCTG	45
1	SSR 65	nd	159,0 cM I E 148,0 cM EP8	AG(5) TG(7)	233+233 219+233	GGCAGGAGATTGGTTGCTTA TTCCTCCTGTTTCATGCATTC	50/ 55
2	SSR448	nd	00,0 cM I E	CT(14)	nd	GAATGACCATCAGTACGGC	53

					nd	CTGTGCTCCTCTATGCCCTC	
2	SSR 57	SL2.50ch 02:314934 10..	4,50 cM I E	AAC(6)	125	TCCATCTAAGGTCTTTGCCG ACAAAGGAAGTGGGAGAGCA	50
2	SSR 586	SL2.50ch 02:314934 10..	2,0 cM I E	AAC(6)	120+120 120+124	TCCATCTAAGGTCTTTGCCG ACAAAGGAAGTGGGAGAGCA	55
2	SSR 40	SL2.50ch 02:376996 64..	22,0 cM LOD 3 E	AC(7) GC(7)	146+146 146+180	TGCAGGTATGTCTCACACCA TTGCAAGAACACCTCCCTTT	50
2	SSR 66	SL2.50ch 02:386251 35..	25,0 cM LOD2 E 31,0 cM EP8	ATA(8)	185+185 174+185	TGCAACAACCTGGATAGGTGCG TGGATGAAACGGATGTTGAA	50
2	SSR 295	nd	28,0 cM EP8	AAT(9)	204 nd	CTCCAGAAGGAACCTCGATGC CAATTCCTTTACCTGCCAC	55
2	SSR 96	nd	36,5 cM LOD 2 E 39,0 cM EP8	AT(12)	222+224 222+214	GGGTTATCAATGATGCAATGG CCTTTATGTCAGCCGGTGTT	50
2	SSR 104	SL2.50ch 02:395387 69..	36,5 cM E	AT(11)	249	TTCCATTTGAATTCCAACCC CCCCTGCACATCAACTGAC	40
2	SSR 356	nd	44,0 cM LOD3 E	(AT)20	259+259 200+259	ACCATCGAGGCTGCATAAAG AACCATCCACTGCCTCAATC	55
2	SSR 349	nd	47,5 cM I E 44,0 cM EP8	ATAAAA(2) TA(11)	241+242 233+241	GAGTGATCATCCATCCTCTCA GGAAGAGACTTTGGACTAAGGG A	55
2	SSR 605	SL2.50ch 02:415068 63..	48,5 cM I E 44,0 cM EP8	CAA(6)	196+196 176+196	TGGCCGGCTTCTAGAAATAA TGAAATCACCCGTGACCTTT	55
2	SSR 103	nd	51,0 cM I E	CT(13) CCCT(3)	160	CCAACTGGATGACCTTTGTG GTCCAGTGTTTCCAAAGGGA	50
2	SSR 50	nd	70,5 cM I E	TC(6) CCTTC(2)	205	CCGTGACCCTCTTTACAAGC TTGCTTTCTTCTTCGCCATT	55
2	SSR 26	nd	77,5 cM I E	CGG(7)	179+179 173+179	CGCCTATCGATACCACCACT ATTGATCCGTTTGGTTCTGC	50
2	SSR 32	SL2.50ch 02:458596 00	78,0 cM LOD 3 E 58,0 cM EP8	TTC(7)	187+187 175+187	TGGAAAGAAGCAGTAGCATTG CAACGAACATCCTCCGTTCT	50
2	SSR 331	nd	78,0 cM LOD 3 E	CGG(7)	178+179 173+178	CGCCTATCGATACCACCACT ATTGATCCGTTTGGTTCTGC	55
2	SSR 580	SL2.50ch 02:460469 22..	78,0 cM LOD3 E	TTC(7)	335	AACTCATCCTTTCTTCCCTT CCACATGAAAGCATGCAAAG	41

2	SSR 598	SL2.50ch 02:458596 00..	78,0 cM LOD 3 E 60,0 cM EP8	TTC(7)	nd 186	TGGAAAGAAGCAGTAGCATTG CAACGAACATCCTCCGTTCT	43
2	SSR 287	nd	107,0 cM I E	TA(12)	168	GCATCCCAAACAATCCAATC TCCACTTTCAAGATCAGAGCAA	45
2	SSR 125	SL2.50ch 02:510750 82..	110,0 cM LOD2 E	CTAG(2) GT(7) CTTT(4)	192+193 191+192	CCTAAAGAAGATAGGAAGAAAT GCC TCTCTCTACTGAAACAACCAA	50
3	nd	nd	15,745cM K	GGC(7)	261	GCATCGGCTGTTGGAATTTTT CCGGTGTCGGAAGAAGATTA	55
3	TES048 0	nd	35,64 cM K	AAAG(5)	245	GACCATCCTTCTCCAACGAA ATCCAGTCTTCCGGGTCTCT	55
3	TGS 2314	nd	51.492 cM K	AT(10)	135 139	GTCCGAGCTCGAATTCAGTAGA CATGAAACCCCCTTGTGAGT	55
3	TES 1297	nd	53.088 cM K	ATC(6)	155 152	GCTCCTCGGTTTCACAGGTTT CACAACTGCTACGCCTTGAA	55
3	SSR 86	SL2.50ch 03:510814 7..	54,0 cM I E	AG(10)	204+210 208+210	AGGGCAACAAATCCCTCTTT GGAGACGAGGCTGCTTACAC	50
33	SSRB50 753	nd	72,6 cM I E	nd	39. 410	TGCAACATCTTAGCTCCAAGCTA GG CATGGACCAAGAATATGGAAC TGC	55
3	SSR 111	nd	73,9 cM I E 70,0 cM EP8	TC(6) TCTG(6)	188+188 188+200	TTCTTCCCTTCCATCAGTTCT TTTGCTGCTATACTGCTGACA	50
3	SSR 231	SL2.50ch 03:520703 34..	75,4 cM I E	TA(10)	169+169 169+181	TGCCAATCCACTCAGACAAA TGGATTACCAAGGCTTCTT	50
3	SSR 330		75,5 cM I E	TA(13)	279 nd	GCCCAACATTTGCTCAAGTC CCGGTAGGTAGAGAATGAAGAC A	50
3	TES 0056	nd	85,68 cM K	ATC(10)	269	GTGTTTCAGCCAACGACATCAT TTTTGATCGTTGCCTTTTCC	55
3	SSR 22	SL2.50ch 03:634577 58	99,0cM I LOD 2	AT(11)	218+218 206+218	GATCGGCAGTAGGTGCTCTC CAAGAAACACCCATATCCGC	50
3	TES 324	nd	108,18 cM K	AG(11)	146	CGCTAAGCGAAGCAGTGT GAGGGTCGAGATTACCGACA	55
3	TES 1026	nd	108,18 cM K	AGC(7)	271	GCTCATCCTTCCAAGCCCATA ACAACCTCAATCCCCATGAA	55
3	SSR 320	nd	158,0 cM LOD 2 E 112,0 cM EP8	AT(12)	171+172 172+172	ATGAGGCAATCTTCACCTGG TTCAGCTGATAGTTTCTGCG	55

3	SSR 201	SL2.50ch 03:697622 02..	162,0 cM LOD 3 E	TCTT(6)	103 105	AAGACAGAAAGTGCACGTCAGA TGGATGAGAAGAGGGAATCCT	45
3	SSR 601	SL2.50ch 03:697613 98..	162,0 cM LOD 3 E 112,0 cM EP8	ATA(9)	166+166 160+166	TCTGCATCTGGTGAAGCAAG CTGGATTGCCTGGTTGATTT	60
3	SSR 31	SL2.50ch 03:697622 02..	162,0 cM LOD3 E	TCTT(6)	103	AAGACAGAAAGTGCACGTCAGA TGGATGAGAAGAGGGAATCCT	
3	SSR 14	SL2.50ch 03:697613 98..	162,5 cM I E 112,0 cM EP8	ATA(9)	166+166 158+166	TCTGCATCTGGTGAAGCAAG CTGGATTGCCTGGTTGATTT	55
3	SSR 11	SL2.50ch 03:700133 86..	164,0 cM I E	CAG (6)	235+235 228+235	CCTTCAATTGACCTCCCTCA GCATCTGGAATTAGAGGCG	55
3	SSR 300	nd	166,0 cM LOD 3 E 94,54 cM EP9	TTC(10)	650+650 590+650	AATGGCAGCTATGATGAGCC ACCCGACTTCATTTACCTG	55
3	SSR 27	nd	169,0 cM LOD 2 E	TC(6) ATGT(2)	149+149 149+161	CCCAAATCAAGGTTTGTGGT TCAGATGCCACCACTCTCAG	50
3	SSR 290	nd	171,0 cM LOD2 E	GAT(6)	nd	AATCAAGCCAACGCCTCTAA TCATCCTTCGCATACTTCCC	45
4	SSR 72	SL2.50ch 04:429428 ..	0,0 CM I E 0,0 cM EP9	ATTC(2) AC(7)	182	GGTCCCTTCTCTTTGTCC GCGTGTCTTCGATTTGACA	52
4	SSR 296	nd	0,0 cM EP8	AT(10)	100	CCGGAACAAGTCCCTTCATA TCAGCCAAGTTCATGGTACATC	50
4	SSR 43	SL2.50ch 04:212772 5..	14,0 cM LOD 3 E 15,0 cM EP8	TAC(7)	237+237 228+237	CTCCAAATTGGGCAATAACA TTAGGAAGTTGCATTAGGCCA	50
4	SSR 593	SL2.50ch 04:212772 5..	15,0 cM I E	TAC(7)	295+295 285+295	TGGCATGAACAACAACCAAT AGGAAGTTGCATTAGGCCAT	55
4	TES 0491	nd	33.782 cM K	GGT(7)	110 130	GTGAAGGGGCTTTGGTGTAA TCGGTACACAGTGATGCGAT	55
4	SSR 603	SL2.50ch 04:529032 4..	37,0 cM I E 38,0 cM EP8 45,29 cM EP9	GAA(8)	251+251 173+173	GAAGGGACAATTCACAGAGTTT G CCTTCAACTTCACCACCACC	50
4	TES 0476	nd	46,70 cM K	nd	nd	GTTCTACCGCTCCTTAACCCA TCTGAAAACCGGATTTGGTC	55
4	SSR 86	SL2.50ch 03:510814 7	55,0 cM I E	AG(10)	204+210 208+210	AGGGCAACAAATCCCTCTTT GGAGACGAGGCTGCTTACAC	50

4	SSR 450	SL2.50ch 04:480576 69..	54,5 cM I E 48,0 cM EXPEN 2008	AAT(7)	265+265 255+265	AATGAAGAACCATTCCGCAC ACATGAGCCCAATGAACCTC	55
4	SSR 306	nd	56,0 cM I E 48,0 cM EP8	ATT(7)	258+258 248+258	ACATGAGCCCAATGAACCTC AACCATTCCGCACGTACATA	55
4	SSR 310	nd	58,00 cM I E 48,0 cM EP8	TGA(9)	148+149 149+149	GCGATGAGGATGACATTGAG TTTACAGGCTGTGCTTCCT	55- 60
4	SSR 94	SL2.50ch 04:523676 20..	60,0 cM I E	AT(11)	nd	AATCAGATCCTTGCCCTTGA AGCTGAGAAAGAGCAGCCAT	45
4	SSR 555	nd	61,5 cM LOD 2 E	CTT(9)	220 217	TTGATATTAACCATGGCAGCAG TTGATGGGATTGCACAGAAA	41
4	TES 1364	nd	81,07 cM K	AAG(6)	151 157	GGCCTGACCATAAGGCTGTA TCCAAATCCACCTTCTCCAA	55
4	SSR 214	SL2.50ch 04:624699 30..	95,0 cM I E	CTT(7)	221+224 221+222	AAATTCCAACACTTGCCAC CCCACCACTATCCAAACCC	50
4	SSR 146	SL2.50ch 04:637210 22..	102,0 cM I E	AT(7) CAT(5)	243+243 239+243	TATGGCCATGGCTGAACC CGAACGCCACCACTATACCT	50
4	SSR 293	nd	109,0 cM I E	GAG(6)	129	GCAAAGAGCTCGATCTCCAA TTCAGTTACTGGCCTTCGCT	50
4	SSR 627	nd	109,5 cM I E	nd	nd	nd	
4	TES 1225	nd	124,91cM K	AATT(5)	291	GTGAAAAGCAGATGGAGGGTT AGGTATGCAGTGAAGACGCC	55
4	SSR 188	nd	135,5 cM I E	AT(11)	130+140 140+148	TGCAGTGAGTCTCGATTTGC GGTCTCATTGCAGATAGGGC	50
4	SSRB60 800	nd	137,0 cM I E	nd	330 280	AGATCAAGATTAAGACCACCGG AGC TCAGGTGCGAGTGTTACAATCT CTG	55
5	SSR 62	SL2.50ch 05:627936 ..	10,5 cM LOD 2 E	TAA(7)	234	TGCAAATGAATGTCCAGGAT TCAGCAGAGTTATGCCATGC	40
5	SSR 325	nd	18.50 cM I E	TAA(7)	132	CCATTGACAGCCCATTATCC TGATGTGAAAGAGTTGATGAGG	50
5	SSR 602	SL2.50ch 05:252864 7..	27,0 cM I E	AAG(6)	297+299 nd	GGGTCACATACACTCATACTAA GGA GGCAATCATAGCCACTTGGT	55

5	SSR 13	SL2.50ch 05:252864 7..	28,0 cM LOD 2 E	AAG(6)	102+102 97+102	GGGTCACATACACTCATACTAA GGA CAAATCGCGACATGTGTAAGA	50
5	SSR 115	SL2.50ch 05:273216 2..	35,0 cM LOD 3 E	AT(16)	211+223 211+211	CACCCTTTATTCAGATTCCTCT ATTGAGGGTATGCAACAGCC	50
5	SSR 49	SL2.50ch 05:640293 88	106,0 cM I E	TC(6) AC(4)	148+161 161	TCTCAAAGTCGTTCTTCTTGA GGAAGAGAAACGCGGACATA	50
5	TGS149 9	nd	63,98 cM K	AAAT(8)	283	GTTACGGCAATCTCAAAACCC TATCTCCACGTCACCTTCCC	55
5	TGS 0669	nd	79,89 cM K	AG(14)	219 188	GATCGATGTTGGAAGAGGCAA AACCTACAAACGAAAGGGGC	55
5	TGS 1544	nd	80,37 cM K	AAAT(7)	196	AAGGACATTCATCACCAAATCA GAGCAACTGGTTTTTGGAGC	55
5	SSR 590	SL2.50ch 05:640293 88..	107,5 cM I E	TC(6) AC(4)	158+161 161+161	TCTCAAAGTCGTTCTTCTTGA GGAAGAGAAACGCGGACATA	55
5	SSR 162	nd	119,0 cM I E 99,0 cM EP8	TA(14)	224+250 224+246	GCTCTCTACAAGTGGAACCTTCT C CAACAGCCAGGAACAAGGAT	50
6	SSR 48	SL2.50ch 06:284768 7..	6,0 cM LOD2 E	CAC(7)	199	ATCTCCTTGGCCTCCTGTTT GTCATGGCCACATGAATACG	50
6	SSR 47	SL2.50ch 06:313546 0..	6,50 cM LOD 2 E	AT(14)	191+191 180+191	TCCTCAAGAAATGAAGCTCTGA CCTTGGAGATAACAACCACAA	50
6	SSR 128	SL2.50ch 06:376319 40..37636 040	35,0 cM I LOD2 E 37,0 cM EP8	CAG(6) CAA(3) CAG(7)	106+123 123+123	GGTCCAGTTCAATCAACCGA TGAAGTCGTCTCATGGTTCCG	50
6	SSR 326	nd	39,0 cM I E	nd	300	TTAGGCAGCTTACGACTGGA GAGCCAGAGGTCCTTCAGTG	50
6	SSR 578	SL2.50ch 06:416285 10..	44,0 cM LOD 3 E	AAC(6) ATC(5)	294+294 289+294	ATTCCCAGCACAACCAGACT GTTGGTGGATGAAATTTGTG	55
6	SSR350	nd	101,0 cM LOD 3 E	nd	267+267 256+267	GGAATAACCTCTAACTGCGGG CGATGCCTTCATTTGACTT	55
6	SSR 122	SL2.50ch 06:485052 59..	101,0 cM I E	AG(3) AAG(7)	172	ACGGGATTGTACCCAATCAA AGGGTTTGAAGAGGAGGAGG	55
7	SSR	nd	0,00 cM LOD 3 E	ATT(13)	200+200	TCAACAGCATAGTGGAGGAGG	55

	241		13,99 cM EP9		185+200	TCCTCGGTAATTGATCCACC	
7	SSR 108	nd	0,00 cM I E	ACTCTC(12 )	217	TGTGTTGGATGTTTGGCACT GCCATTGAAACTTGCAGAGA	45
7	SSR 285	nd	2,0 cM LOD 3 E	AAT(13)	276+276 265+276	AGTGGCTCTCACCTACTGCG CAATTCTCAGGCATGAAACG	55
7	SSR 52	nd	3,0 cM LOD 3 E	AAC(9)	190+202 202+202	TGATGGCAGCATCGTAGAAG GGTGCGAAGGGATTTACAGA	55
7	SSR 286	nd	12,0 cM EP8	CAG (8)	107	AGCTATGGAGTTTCAGGACCA ATTCAGGTAGCATGGAACGC	48
7	SSR 276	nd	18,0 cM LOD 2 E 37,0 cM EP8 39,36 cM EP9	ATG(7) ATT(7)	148+250 nd	CTCCGGCAAGAGTGAACATT CGACGGAGTACTTTCGCATTT	55
7	SSR 304	nd	30,50 cM I E 37,56 cM EP9	CCA(7)	186	TCCTCCGGTTGTTACTCCAC TTAGCACTTCCACCGATTCC	55
7	SSR 565	SL2.50ch 07:622193 33..	41,2 cM LOD 2 E	GGGAT(3) GTT(2) GAG(2) AAC(3) CAG(7)	236	GAGGATGATGAGAACTCGCC TCAGAGGCTTCTGGGTCACT	55
7	SSR 557	nd	45,9 cM E	ATCT(7)	239	GCCACAAGAAACATTGCTGA TACGCGCACGTGCATAAATA	55
7	SSR 45	SL2.50ch 07:650080 45..	60,0 cM LOD 3 E 80,0 cM EP8	ATT(14)	246	TGTATCTGGTGGACCAATG TCCAAGTATCAGGCACACCA	50
8	SSR 344	nd	4,0 cM I E 0,0 cM INC EP8	AT(12)	275+275 245+275	TGTTGCTCGAACTCTCCAAA CATAGGAGAGGTAACCCGCA	60
8	SSR 244	nd	7,0 cM I E	TA(14)	193+193	TTGTGTTTGGATCTGCCTTGG ACCCTGGCTCTACCCTCACT	55
8	SSR 327	nd	22,5cM I E 20,0 cM EP8	AAT(7)	195+195 180+195	TCAGGATCAGGAGCAGGAGT TGGACTTGTTCATGAACCC	50
8	SSR 15	SL2.50ch 08:529045 15..	22,7 cM I E	CT(12)	192+193 nd	CACTTGCCATCTTCTAGCCC ATGGATGCCCAAATTGAAGA	30
8	TES 0289	nd	38,06 cM K	GGA(8)	278 275	GGGAGTCGTGGGATTATTT ATCTCAGAAGGCCGAGTGTT	55
8	SSR 335	nd	49,7 cM I E 51,0 cM EP8	TCT(6)	225+227 nd	CCTCTCCATTCTGTGGTGGT AACCGTCTCGATTTACAC	55
8	SSR 63	SL2.50ch 08:611089 39..	50,7 cM I E 61,0 cM EP8	AT(39)	250	CCACAAACAATTCCATCTCA GCTTCCGCCATACTGATACG	40

8	SSR 38	SL2.50ch 08:614337 78..	55,0 cM E 61,0 cM EP8	TCT(8)	237+237 237+215	GTTTCTATAGCTGAAACTCAACC TG GGGTTTCATCAAATCTACCATCA	50
8	SSR 594	SL2.50ch 08:614337 78..	55,0 cM LOD3 E	TCT(3)	293+293 273+293	TTCGTTGAAGAAGATGATGGTC CAAAGAGAACAAGCATCCAAGA	55
8	TES 0741	nd	71,51 cM K	GGT(8)	220	GAAATTCGGCTGTTGAGAGG CAAAGACAAGGCCCATGATT	55
8	SSRB10 5694	nd	87,5 cM I E	nd	220 210	AAAGCCAAAAGTGAAGAACTCA AGG CTCGTAAAACGTTTCATCAATCTC GC	53
8	TES 0537	nd	103,133 cM K	GGT(6)	272	GTCCGAAGAACAAAAGGCAGT AAAAGTGGCAATTCAGGTGG	
9	SSR 340	nd	18,0 cM IE	GTTGA(2) GA(7)	281	TTCTCTGTGCGCCATTGTG AAATCAACGCCAATGGTAGG	50
9	SSR 73	SL2.50ch 09:266905 3..	32,0 cM LOD3 E	AG(2) AGA(7) TAGTGA(2)	700+700 700+1300	TGGGAAGATCCTGATGATGG TTCCCTTTCTCTGGACTCA	45
9	SSR 69	SL2.50ch 09:354526 5..	37,0 cM I E	TAT(7)	127	TTGGCTGGATTATTCCTGTTG GCATTTGATAGAAGGCCAGC	55
9	SSR 70	SL2.50ch 09:362650 2..	42,0 cM I E	AT(20)	120+120 93+120	TTTAGGGTGTCTGTGGGTCC GGAGTGCGCAGAGGATAGAG	50
9	TES 551	nd	46,18 cM K	AAC(6)	175	GTTCTGGCAATATCGGGGTA AGTTATAGTTTAGGGGGTATTTG TGT	55
9	TES 1246	nd	50,33 cM K	AG(10)	235 163	TGTTAAATCCGTGAAAGAGCA GCCTCTTTGGCCTTCTTCTT	55
9	SSR 99	SL2.50ch 09:134025 91..	50,35 cM I E	AG(6) AT(5)	176	GCCTCGGATTCAATAGCATT CACAAAGAAGCAAACAACCTCCA	42
9	SSR 237	nd	50,37 cM I E	AT(11)	191+191 160+191	GTGGTAACGGCAAAGGGACT CTTATGGCCTTAGCAGCCAG	55
9	SSRB 56555	nd	50,40 cM I E	nd	280 300	TGCGGTAGACCCACTGAGTTAT CTC AAAAGGGAAGCATTCTTCTCTC CC	55
9	SSR 28	nd	50,45 cM I E	CT(13)	164	ACCAAATGGAAATGGGTCAA CCCTAAGACTAACGACAACCAA	40

9	SSR 19	SL2.50ch 09:627476 3..	51,0 cM LOD3 E	AT(16)	186+188 174+186	ACCAAATGGAAATGGGTCAA CCCTAAGACTAACGACAACCAA	50
9	SSR 110	nd	55,7 cM I E 61,0 cM EP8	AT(10)	170	TGTAACGTCAAACCTCAGGTG CTCCGCAATGTGTTGTATGG	42
9	SSR 383	SL2.50ch 09:660302 31..	57,3 cM LOD 2 E	AT(11)	188+230 188+188	ATTGTACAAAGACCCGTGGC GTTGCACACTGGATCAATGC	50
9	TGS016 0	nd	58,49 cM K	AAT(18)	223 176	GCGAAGGAGGCCATAACATTC TGGACACTTGAACACAACCAA	55
9	TGS 2037	nd	60,82 cM K	AAT(7)	170 168	TCCACTATCATTTGCCTCCA GTGCCCCAGATTAAGGAA	55
9	TES 0226	nd	66,04 cM K	AATT(6)	125	GTTGATATTCAGGGGTCACGG TCTCTCAGCACACTCAAACA	55
9	TES 0252	nd	72,46 cM K	AAT(8)	223	GTACCTGGTGGTAGGTGGTGG CAGGTGGCTTGATTGGATCT	55
9	SSR 112	SL2.50ch 09:697143 29..	80,0 cM LOD 2 E	AAT(7)	111+176 nd	GGAACACAACCAAGAAGTGG TATCGGCTTAGGGTTGTTGG	50
9	SSR 599	SL2.50ch 09:711540 46..	103,0 cM LOD 3 E 109,0 cM EP8	TCA(6) TCATTA(2)	286+285 286+282	GGATTTCTCATGGAGAATCAGT C TCCCTTGATCTTGATGATGTTG	55
9	SSR 333	nd	109,0 cM EP8	TA(13)	204	GTTCCCGCTTGAGAAACAAC CCAATGCTGGGACAGAAGAT	50
10	SSRB 102358	nd	0,0 cM I E	nd	300 280	CTCGATCAATCTGTTCCCTTTTG TG AAGCAAAATCCAGCATCATAGAT CG	55
10	SSR 34	nd	25,3 cM LOD2 E 13,0 cM EP8	GA(7) TCGA(2)	184+183 184+186	TTCGGATAAAGCAATCCACC TCGATTGTGTACCAACGTCC	45
10	SSR 596	nd	25,7 cM LOD2 E 13,0 cM EP8	GA(7) TCGA(2)	184+191 184+179	TTCGGATAAAGCAATCCACC TCGATTGTGTACCAACGTCC	55
10	SSR 218	SL2.50ch 10:431151 14..	33,7 cM I E 24,13 cM EP9	TCA(7)	127+127 127+143	GTGGTTATCCCAAGACCCAA CGCCAGTCTTCTCTGACTT	55
10	SSR 301	nd	33,7 cM I E	TTGGT(2) TA(15)	278+278 278+350	TTCCACCTCAAACCACTCC CCCTTTGACCTGTGCCA	55
10	SSR 526	nd	33,7 cM I E	AT(11) AAAAC(2)	230+230 320+230	AGGGTCCTTCGTTTGGAACT GCATTCCACTTGTGAAGCAT	60
10	SSR 318	nd	34,5 cM I E 31,0 cM EP8	TA(21)	280+280 251+280	GCAGAGGATATTGCATTTCG CAAACCGAACTCATCAAGGG	55

10	SSR 248	nd	35,0 cM I LOD3 E	TA(21)	251+251 221+251	GCATTCGCTGTAGCTCGTTT GGGAGCTTCATCATAGTAACG	55
10	SSR 360	nd	39,0 cM I E	TA (17)	nd	ATCAGCCCTTCCACTGATTG TAAGCAACCACCAATGTTCA	50
10	SSR 159	nd	46,0 cM LOD2 E	CAA(9) CTTC(2)	212+204 nd	ACAACAAAGGCAGCTGGTTC GCTTCCGACAGCCCATATAA	50
10	SSR 85	SL2.50ch 10:615809 12	55,0 cM I E	TAA(7)	179+179 170+179	ATCCGTTAGCTATTGTGCCG TTGCCATGCACTTATCTTCG	50
10	SSR 74	SL2.50ch 10:644099 07	74,0 cM LOD2 E	TCT(7)	199+200 199+203	ACTCACCATGGCTGCTTCTT TTTCTTGAAGGGTCTTTCCC	55
10	SSR 223	nd	75,0 cM LOD2 E	TCT(7)	190 190+191	TGGCTGCCTCTTCTCTGTTT TTTCTTGAAGGGTCTTTCCC	55
10	SSR 479	nd	86,0 cM I E	GAGCGA(2) GC(7)	149+149 137+149	TGTAAGAGTGTCTGCCTGCAC ATGGGTTCCGGTTAGCTCTT	52
10	TES 1966	nd	88,92 cM K	AGC(5)	273	GACCATGGCCTCCTCCTCTAT CGCAAAAAGGGAAAAATGAA	55
11	SSR 136	SL2.50ch 11:186543 9..	11,0 cM LOD 3 E	CAG(7)	149+149 137+149	GAAACCGCCTCTTCACTTG CAGCAATGATTCCAGCGATA	45
11	TES 1970	nd	19,07 cM K	AGC(5)	208 206	GTCGCCTCCTTCTCTCCTTT AGTTGCTGATGTTGCTGTCGT	55
11	SSR 80	SL2.50ch 11:227400 0..	20,0 cM I E 14,0 cM EP8	TTCAA(2) GTACTA(2) CAA(7)	186+186 175+186	GGCAAATGTCAAAGGATTGG AGGGTCATGTTCTTGATTGTCA	50
11	SSR 67	SL2.50ch 11:329059 0..	24,0 cM I E	AGA(2) AAG(7)	900+900 900+100	GCACGAGACCAAGCAGATTA GGGCCTTTCCTCCAGTAGAC	50
11	SSR 76	SL2.50ch 11:500405 8..	37,50 cM I E	CGG(7)	199+199199+2 20	ACGGGTCGTCTTTGAAACAA CCACCGGATTCTTCTTCGTA	50
11	SSR 46	SL2.50ch 11:545913 2..	40,00 cM LOD3 E	AT(14)	375+375 375+400	CCGAGGCGAATCTTGAATAC GCACCATCTCTTGTGCCTCT	50
11	TGS 0340	nd	59,05 cM K	AT(21)	254	GGGTATTGCTTTTCTCCACG TTTAAAGAAGGAAGTAAATTTTC AAAG	55
11	TES 0899	nd	76,82 cM K	GGA(7)	270	GTCAAACCCCTTTTCTTCTCTG TCCGTTTCTTCACCTCCAAC	55
11	TES 0713	nd	89,94 cM K	ATC(8)	281	GCAAGGAGGCTCAGAAATCCA AAAAGGCCATGATGAGATGC	55

11	TGS 0522	nd	72,06 cM K	AT(17)	230	GCAATGATTGAGGCAATGAA TGAAATCGGTGCTTATGATCT	55
11	TES 0813	nd	93,30 cM K	GGA(8)	177	GCATCTCATCATGGCCTTTT TAATTGGGAAGCAAAGTCCG	55
11	TES 1695	nd	117,02 cM K	ATC(6)	279	GACCCAAAAGTTGCAGAATCG AGCAGGCCACAGTTTAGAGC	55
12	SSR 20	SL2.50ch 12:675937 9..	58.20 cM I E 37,0 cM EXPIMP 2007	GAA(8)	157+157 148+157	GAGGACGACAACAACAACGA GACATGCCACTTAGATCCACAA	55
12	SSR 44	nd	60,00 cM LOD3 E	GA(54)	220	TCATCTGCAATTCATGGCTC AGGTCAAGGATGTGCTTCCC	45
12	SSR 124	nd	60,00 cM LOD3 E	CACC(12) GA(7)	1300+1300 1270+1300	TCAATCCATCACACCTTGGA GAGGAAGAAGACCACGCAAA	50
12	SSR 636	nd	61,00 cM I E	nd	nd	nd	
12	SSR 345	nd	72,50 cM I E 42,22 cM EP9	TCC(7)	178+179 nd	AAGCCAAGCTCGAACCTGTA ATCCATGCTGTGCTTTTCAT	55
12	TES 112	nd	83,46 cM K	AAG(9)	166	GCCCATATTAAGCCAAAAA AGACAGCATGAGGTCCGAAT	55

*Nomenclatura de microsatélites: SSR, tomado de - EXPEN2000/EXPIMP2008; TES, tomado de Kazusa Genome Tomato Database. Referencia E: EXPEN 2000, K: KAZUSA F2 2000, EXPIMP 2008: EP8, EXPIMP 2009, EP9. Fuente: <https://www.solgenomics.net/search/markers> y <http://marker.kazusa.or.jp/Tomato/genome/list/>*

Los productos de PCR se separaron en geles desnaturalizantes de poliacrilamida (6% o 7%) utilizando una cuba vertical y buffer TBE (0,5 X y 1 X), corriendo a 40 o 60 W y 1800-2000 V entre dos y tres horas. En cada calle se sembró 4 µl de una mezcla de producto de PCR: buffer de carga (NaOH 10mM; Bromo Phenol Blue 0,05 %; Xilene Cyanoleff 0,05 %; Formamida 95 % v/v), el cual facilita la visualización y sedimentación del producto de PCR o de ácidos nucleicos en las calles del gel, y posee un agente colorante que permite indicar el frente de corrida, el Bromo Phenol Blue. Para la identificación posterior de las bandas, se sembró una calle con marcador de peso molecular de 100-300 pb con bandas cada 10 pb (10bp DNA Weight Ladder INVITROGEN, Carlsbad, USA).

Los fragmentos de amplificación obtenidos y separados en los geles fueron leídos e interpretados utilizando un transiluminador, luego de la tinción con nitrato de plata (Chung y Wong, 2002).

#### 2.2.4 Mapa genético de FCN 93-6-2

A partir del genotipado con microsatélites de *S. habrochaites*, Uco Plata INTA, F<sub>1</sub> y FCN 93-6-2 se estimó la proporción de genoma total y por cromosoma de cada progenitor con base en la proporción de marcadores de cada parental.

Los sitios de introgresión de germoplasma silvestre proveniente *S. habrochaites* en la línea de premejora FCN 93-6-2 se localizaron de manera relativa. Esta ubicación se efectuó utilizando la información que provee la base de datos de SOL Genomics Network (SGN; <https://solgenomics.net/search/markers>) considerando tres mapeos de microsatélites: Tomato - EXPEN2000, basado en 80 individuos F<sub>2</sub> provenientes de un cruzamiento entre *S. lycopersicum* LA925 x *S. pennellii* LA716, también se tuvo en cuenta información proveniente de mapeo Kazusa F2 2000, que contiene datos de marcadores SSR y *loci* intrónicos desarrollados por Shirasawa et al. (2010), (<http://marker.kazusa.or.jp/Tomato/genome/list>). En caso de no contar con la localización de un SSR en esos mapas, se utilizó la posición en el mapa basado en el cruzamiento *S. lycopersicum* (NCEBR-1) x *S. pimpinellifolium* (LA2093), EXPIMP2009 *S. pimpinellifolium* (EXPIMP2009), con menor número de SSR y más diferencias respecto a *S. habrochaites*. La estimación del tamaño en cM del fragmento introgresado se efectuó adicionando la mitad de la distancia que separa al marcador de FCN3-5 (*S. habrochaites*) del marcador Uco Plata INTA (*S. lycopersicum*) adyacente (Finkers et al., 2007). Este criterio se decidió tomando en consideración la heterogeneidad de la densidad de marcadores dentro y entre cromosomas.

##### *Representación gráfica del genotipado*

La representación gráfica del genotipado de la línea de introgresión FCN 93-6-2 fue efectuada utilizando el programa de software GGT (van Berloo, 1999). El software realiza el cálculo del tamaño de los sitios introgresados, como así también el porcentaje de genoma introgresado adicionando a cada intervalo de marcadores introgresados la mitad de la distancia que separa el marcador del genotipo silvestre (*S. habrochaites*) del marcador adyacente al genotipo cultivado (*S. lycopersicum*) según lo informado por Finkers et al. (2007).

#### 2.2.5 Mapeo de QTLs para caracteres de calidad de fruto

Aquellos marcadores que resultaron polimórficos entre FCN 93-6-2 y LC 138 son los que se usaron para efectuar la caracterización molecular de 198 individuos F<sub>2</sub> para la detección de QTLs.

La detección de QTLs (*Loci* de caracteres cuantitativos) se realizó con base a los datos obtenidos del E2. De este ensayo se obtuvo material vegetal para extracción de ADN y se efectuó el análisis con SSR y se realizó la caracterización fenotípica. Se estudiaron 198 genotipos F<sub>2</sub>. Los individuos se caracterizaron para los cuatro marcadores microsatélites polimórficos (de un total de 188 evaluados) y 23 variables de calidad de fruto. Estas variables fueron **VE** y cinco variables relacionadas tanto al momento de descarte como en frutos rojos (**Dhr, Dhc, Cons, Fir, Dur**); seis variables de tamaño y forma: **Pf, Diam, Alt, For, Ep, y Ni**; tres variables relacionadas al sabor y propiedades nutraceuticas: **SS, pH y CLi** y variables de color: **X, Y, Z, L\*, a\*, b\*, Chroma y Hue**.

Respecto al genotipado, en el caso de muestras en las que fue dudosa su interpretación, se repitió su corrida hasta tres veces. Si a pesar de estos intentos no pudo determinarse con seguridad el genotipo, se decidió no incluir al individuo en el análisis del marcador. Se evaluó el ajuste a la segregación esperada en la F<sub>2</sub> (1:2:1) para cada marcador y en conjunto, utilizando la corrección de Bonferroni con un nivel de significancia global del 5% (Schuster y Cruz, 2004).

A partir de la caracterización molecular con los marcadores polimórficos introgresados de *S. habrochaites* en la línea FCN 93-6-2 de cada uno de los individuos de la población F<sub>2</sub> y datos de la caracterización fenotípica del segundo ensayo E2 (presentados en el Capítulo 1), se efectuó la evaluación de las asociaciones fenotipo/marcador genético.

Se efectuó el mapeo de QTLs con el modelo de *locus* simple con:

-Mapeo por marcas simples (MMS) que permite evaluar la asociación de un carácter con un marcador. Se utilizaron los métodos de ANOVA a una vía (considerando como tratamientos los tres genotipos para cada marcador y como variable respuesta, el fenotipo), regresión lineal y máxima verosimilitud.

Se estimaron los efectos génicos aditivos y dominancia y con los cuadrados medios de ANOVA se estimaron los valores de heredabilidad (H<sup>2</sup>). Por el método de regresión se calculó la regresión lineal a intervalos iguales, permitiendo estimar tanto la ubicación del *locus* como el coeficiente de determinación de la regresión (R<sup>2</sup>), que es indicador de la proporción de la varianza fenotípica de la característica explicada por el fragmento de ADN asociada al marcador (Liu, 1998).

-Mapeo por Intervalo Simple (MIS). En el caso de los marcadores ligados también se efectuó el análisis de mapeo de QTLs por intervalos simples (Lander y Botstein, 1989). Este abordaje optimiza las estimaciones de los efectos génicos (a y d) obtenidas del análisis de

marcadores tomados por separado (MMS). Esta metodología de análisis permite evaluar la probabilidad de ocurrencia de un QTLs en una serie de posiciones dentro de un intervalo flanqueado por dos marcadores, utilizando diferentes métodos estadísticos (máxima verosimilitud, regresión) para la estimación de parámetros en cada posición, localizando el QTL donde se maximizan la diferencias entre los genotipos del QTL (Schuster y Cruz, 2004).

Se calculó la puntuación LOD (*LOD score*), que es el logaritmo de las probabilidades de que un marcador y un QTL se encuentren ligados y por lo tanto, se hereden juntos con más frecuencia de lo que lo harían por azar (Broman y Sen, 2009). El umbral para determinar un QTL como significativo fue un valor LOD de 3. Se evaluaron los marcadores con segregación mendeliana a través de una regresión lineal simple, declarándose QTLs a las asociaciones con un  $p \leq 0,05$ . Para detectar la presencia de interacciones entre marcadores con un mismo carácter se utilizó un ANOVA factorial a dos vías. La falta de interacción se consideró indicador de efecto aditivo. Cuando se detectaron asociaciones entre un marcador y más de un carácter se analizó, considerando la posición, una posible indicación de efecto pleiotópico (Hua et al., 2003).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 CARACTERIZACIÓN FENOTÍPICA Y ANÁLISIS GENÉTICO EN LÍNEAS PROGENITORAS, F<sub>1</sub> Y F<sub>2</sub> DE CARACTERES RELACIONADOS CON CALIDAD DE FRUTOS

##### 3.1.1 Caracterización de líneas parentales

##### 3.1.1.1 Vida en estantería

Para la caracterización de las líneas parentales FCN 93-6-2 y LC 138, líneas testigos FCN 13-1-6-1 y Uco Plata INTA y la F<sub>1</sub> 93-6-2 x LC 138 respecto a la variable *Vida en Estantería* (**VE**) se consideraron en este análisis los datos obtenidos en los dos ensayos E1 (2013/2014) y E2 (2015/2016). La variable **VE** ajustó a distribución normal en cada una de los genotipos en ambos períodos analizados. Se encontraron valores de *W* cercanos a 1 y no significativos: F<sub>1</sub> 93-6-2 x 138<sub>2014</sub> ( $W^*=0,84$ ,  $p=0,052$ ), F<sub>1</sub> 93-6-2 x 138<sub>2015</sub> ( $W^*=0,91$ ,  $p=0,498$ ), FCN 13-1-6-1<sub>2014</sub> ( $W^*=0,88$ ,  $p=0,259$ ), FCN 13-1-6-1<sub>2015</sub> ( $W^*=0,96$ ,  $p=0,875$ ), FCN 93-6-2<sub>2014</sub> ( $W^*=0,84$ ,  $p=0,054$ ), FCN 93-6-2<sub>2015</sub> ( $W^*=0,84$ ,  $p=0,1262$ ), LC 138<sub>2014</sub> ( $W^*=0,96$ ,  $p=0,826$ ), LC 138<sub>2015</sub> ( $W^*=0,95$ ,  $p=0,8$ ), Uco Plata<sub>2014</sub> ( $W^*=0,96$ ,  $p=0,824$ ) y Uco Plata<sub>2015</sub> ( $W=0,85$ ,  $p=0,084$ ). En la Tabla 2 se muestra un resumen de los parámetros estadísticos que describen **VE** del de E1 y E2.

Tabla 2. *Vida en estantería*. Parámetros estadísticos de líneas parentales, F<sub>1</sub> y testigos y comparación de medias (LSD Fisher).

Línea	Ensayo	N° plantas	Media VE ± E.E.	CV	Min	Max
FCN 93-6-2	2013 /14	12	49,89 ± 4,08 <sup>d</sup>	25,87	37	75
	2015/16	9	43,03 ± 2,71 <sup>c</sup>	15,65	38	56
LC 138	2013 /14	11	22,34 ± 2,53 <sup>a</sup>	37,61	7	36
	2015/16	11	21,14 ± 1,99 <sup>a</sup>	31,23	9	32
F <sub>1</sub> 93-6-2	2013 /14	11	84,65 ± 3,09 <sup>f</sup>	12,11	65	95
	2015/16	7	74,35 ± 3,88 <sup>e</sup>	14,43	54	87
FCN 13-1-6-1	2013 /14	8	34,27 ± 2,40 <sup>b</sup>	19,77	25	44
	2015/16	12	37,30 ± 1,45 <sup>b</sup>	13,47	28	49
Uco Plata	2013 /14	9	21,52 ± 2,89 <sup>a</sup>	30,85	7	34
	2015/16	10	23,28 ± 2,03 <sup>a</sup>	27,85	11	35

Referencias: VE: Vida en estantería (días). E.E: Error estándar; CV: Coeficiente de variación. Min: Mínimo Max: Máximo. Diferentes letras indican diferencias significativas ( $P \leq 0,01$ )

Las líneas parentales difieren para **VE** en ambos ensayos y FCN 93-6-2 con valores medios de  $49,89 \pm 4,08$  y  $43,03 \pm 2,71$  días de vida en estantería, representa el genotipo con mayor larga vida en estantería. También se diferencia significativamente del progenitor LC 138 con valores medios de  $22,34 \pm 2,53$  y  $21,14 \pm 1,99$  días. Respecto a las líneas testigos, Uco Plata no difiere de LC 138, mientras que FCN13-1-6-1 se comporta como de mayor vida en estantería que las líneas comerciales pero el valor medio es menor que en FCN 93-6-2. También se observa que la  $F_1$  es superior en ambos ensayos ( $\bar{x}=84,65$  y  $74,35$ ). Al comparar las líneas parentales,  $F_1$  y las líneas testigo con ANOVA se encontraron diferencias altamente significativas ( $F= 73,12$ ,  $p<0,0001$ ). Los valores medios de **VE** en las líneas FCN 93-6-2 y  $F_1$  evidencian diferencias cuando se comparan entre los dos ensayos sin perder el orden de referencia respecto a otras líneas (Tabla 2).

#### *Análisis de la interacción Genotipo por Año para Vida en Estantería*

La interacción GxA evaluada por ANOVA resultó no significativa ( $F= 1,44$ ,  $p= 0,2362$ ). En el gráfico de la Figura 10 puede notarse un tipo de interacción cualitativa en el sentido de que la línea parental LC 138 y la testigo UCO Plata modifican sus rankings, sin embargo no existen diferencias significativas (Tabla 2). También se observa que en el ensayo 2013/2014 la diferencia entre la línea progenitora FCN 93-6-2 y la línea testigo FCN 13-1-6-1 es mayor que en el ensayo 2015/2016, aunque no se modifican los ordenes de los genotipos.

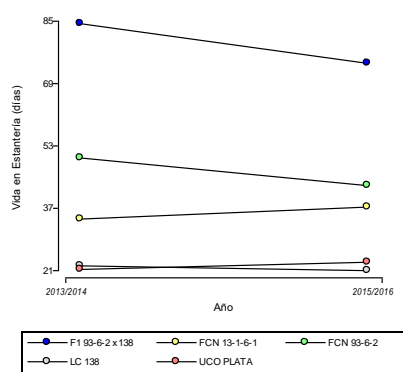


Figura 10. Comportamiento de líneas parentales,  $F_1$  y líneas testigos en dos años sucesivos para VE.

#### **3.1.1.2 Otras variables de calidad de fruto evaluadas en los genotipos uniformes en ambos ensayos**

Las variables *Peso de fruto (Pf)*, *Altura (Alt)*, *Diámetro Mayor (Diam)*, *Forma (For)*, *Color (Col)*, *Deshidratación absoluta (Dha)*, *Deshidratación relativa (Dhr)*, *Deshidratación*

*cuantitativa (Dhc)* y *Consistencia de fruto al descarte (Cons)* se registraron en ambos ensayos. Las variables analizadas se distribuyen normalmente en 50 de las 57 pruebas efectuadas considerando las variables en cada una de las líneas en los dos ensayos, con valores de *W* cercanos a 1 y no significativos.

*Variables asociadas a aspectos externos (tamaño, forma y color)*

En este grupo de variables se incluyeron: *Peso de fruto (Pf)*, *Color (Col)*, *Altura (Alt)*, *Diámetro Mayor (Diam)* y *Forma (For)*. De ellas, **Col** fue la única que no ajustó a una distribución normal para los genotipos LC 138<sub>2015</sub> ( $W^*=0,76$ ,  $p<0,001$ ) y Uco Plata<sub>2015</sub> ( $W^*=0,72$ ,  $p<0,001$ ). Los parámetros estadísticos que describen el comportamiento de las variables en las líneas parentales, testigo y  $F_1$  se muestran en la Tabla 3. En el caso de las variables que no ajustaron a una distribución normal se realizó la prueba de Kruskal-Wallis para la comparación de las medias.

Tabla 3. **Caracteres asociados a aspectos externos del fruto.** Valores medios y error estándar de variables asociadas a aspectos externos de líneas parentales,  $F_1$  y testigos y comparación de medias o medianas (ANOVA, LSD Fisher, y Kruskal Wallis), según corresponda, en variables analizadas en dos ensayos

Línea	Ensayo	Pf		Alt		Diam		For		Col	
		n	Media±E.E	n	Media±E.E	n	Media±E.E	n	Media± E.E	n	Media ± E.E
FCN 93-6-2	2013/14	73	18,86 ± 0,96 <sup>a</sup>	73	31,08 ± 0,47 <sup>a</sup>	73	31,60 ± 0,67 <sup>a</sup>	73	0,99 ± 0,01 <sup>e</sup>	38	2,85 ± 0,05 <sup>ab</sup>
	2015/16	63	26,02 ± 2,29 <sup>a</sup>	60	32,04 ± 0,81 <sup>b</sup>	60	34,76 ± 0,93 <sup>b</sup>	60	0,94 ± 0,01 <sup>d</sup>	54	2,93 ± 0,04 <sup>b</sup>
LC 138	2013/14	39	94,31 ± 6,58 <sup>d</sup>	39	48,79 ± 1,37 <sup>e</sup>	39	59,47 ± 1,58 <sup>cd</sup>	39	0,82 ± 0,02 <sup>b</sup>	38	2,68 ± 0,05 <sup>a</sup>
	2015/16	49	90,50 ± 5,12 <sup>d</sup>	49	48,25 ± 1,32 <sup>e</sup>	49	61,20 ± 1,32 <sup>d</sup>	49	0,79 ± 0,01 <sup>b</sup>	39	2,74 ± 0,04 <sup>a</sup>
F1 93-6-2	2013/14	82	24,80 ± 1,2 <sup>ab</sup>	82	31,77 ± 0,46 <sup>bc</sup>	82	36,71 ± 0,66 <sup>b</sup>	82	0,89 ± 0,02 <sup>c</sup>	71	3,24 ± 0,05 <sup>c</sup>
	2015/16	58	30,06 ± 1,73 <sup>b</sup>	58	35,35 ± 0,80 <sup>c</sup>	58	36,24 ± 1,02 <sup>b</sup>	58	0,99 ± 0,06 <sup>e</sup>	50	3,37 ± 0,06 <sup>c</sup>
FCN 13-1-6-1	2015/16	69	24,79 ± 1,33 <sup>a</sup>	69	28,05 ± 0,69 <sup>a</sup>	69	35,31 ± 0,87 <sup>b</sup>	69	0,81 ± 0,02 <sup>b</sup>	70	3,71 ± 0,04 <sup>d</sup>
Uco Plata	2013/14	41	57,85 ± 3,45 <sup>c</sup>	41	39,37 ± 0,08 <sup>d</sup>	41	51,24 ± 1,22 <sup>c</sup>	41	0,77 ± 0,01 <sup>b</sup>	41	2,72 ± 0,05 <sup>a</sup>
	2015/16	57	64,75 ± 4,72 <sup>c</sup>	57	37,63 ± 0,82 <sup>cd</sup>	57	54,39 ± 1,38 <sup>cd</sup>	57	0,70 ± 0,01 <sup>a</sup>	57	2,94 ± 0,03 <sup>b</sup>
F, p			F=89,47		F=76,18		F=124,26		F=43,76		H=223,38
H, p			<0,0001		<0,0001		<0,0001		<0,0001		<0,0001

Referencias: n: Número de frutos, E.E: Error estándar; Pf: Peso de fruto (g), Alt: Altura (mm), Diam: Diámetro mayor (mm), For: Forma, Col: Color (escala visual Monforte et al., 2001). Diferentes letras indican diferencias significativas ( $p\leq 0,05$ ). F: estadístico de ANOVA, H estadístico de prueba de Kruskal-Wallis y p: probabilidad asociada.

Las diferencias entre medias de las variables analizadas por ANOVA se observan en la Tabla 3. En referencia al peso de los frutos, las líneas progenitoras se diferencian y LC 138 triplica el peso del progenitor con introgresiones silvestres. La  $F_1$  en el E2 (2015/2016) se diferencia de los progenitores. Las medias de las variables **Alt**, **Diam**, **For** y **Col** se diferencian entre progenitores. Las que describen aspectos morfológicos de los frutos, **Alt** y **Diam**, en concordancia con lo registrado para **Pf**, LC 138 presenta valores mayores y  $F_1$  intermedios. Las diferencias en Forma del fruto (**For**) reflejan las observaciones cualitativas, LC 138 presenta frutos más chatos y FCN 93-6-2 y  $F_1$  redondos (Figura 11). Las líneas testigos poseen frutos con formas semejantes a los de LC 138. También existen diferencias entre ambas líneas progenitoras para el color de fruto medido con escala visual, **Col**, y se destaca que la media de  $F_1$  supera a ambos padres indicando frutos de color más intenso respecto a ambos. La línea FCN13-1-6-1 presenta frutos de mayor intensidad de rojos según la evaluación efectuada con esta metodología.



FCN 93-6-2



LC 138

Figura 11. Fotografía de frutos maduros de líneas parentales.

#### *Variables asociadas al descarte del fruto (deshidratación y consistencia)*

De este conjunto de variables que fueron evaluadas periódicamente y registradas al momento del descarte sólo **Dhc** en Uco Plata<sub>2015</sub> ( $W=0,74$ ,  $p=0,01$ ) no mostró ajuste a una distribución normal. Los parámetros estadísticos que describen el comportamiento de las variables en las líneas parentales, testigo y  $F_1$  se muestran en la Tabla 4. En el caso de las variables que no ajustaron a una distribución normal se realizó la prueba de Kruskal-Wallis para la comparación de las medias.

Tabla 4. **Variables asociadas a descarte del fruto.** Valores medios y error estándar de variables asociadas al descarte del fruto de líneas parentales, F1 y testigos y comparación de medias o medianas (ANOVA, LSD Fisher, y Kruskal Wallis), según corresponda, en variables analizadas en dos ensayos.

Línea	Ensayo	n	Dha	Dhr	Dhc	Cons
			Media ± E.E	Media ± E.E	Media ± E.E	Media ± E.E
<b>FCN 93-6-2</b>	2013/14	38	3,47 ± 1,55 <sup>a</sup>	0,2 ± 0,01 <sup>c</sup>	1,66 ± 0,12 <sup>ab</sup>	1,92 ± 0,07 <sup>c</sup>
	2015/16	54	4,42 ± 1,48 <sup>a</sup>	0,18 ± 0,01 <sup>ab</sup>	2,16 ± 0,07 <sup>c</sup>	1,46 ± 0,09 <sup>a</sup>
<b>LC 138</b>	2013/14	38	15,22 ± 1,48 <sup>c</sup>	0,18 ± 0,01 <sup>ab</sup>	1,61 ± 0,12 <sup>a</sup>	1,57 ± 0,12 <sup>ab</sup>
	2015/16	49	16,33 ± 1,48 <sup>c</sup>	0,17 ± 0,01 <sup>ab</sup>	2,02 ± 0,1 <sup>d</sup>	1,76 ± 0,13 <sup>bc</sup>
<b>F1 93-6-2</b>	2013/14	71	6,93 ± 1,48 <sup>ab</sup>	0,30 ± 0,01 <sup>e</sup>	1,89 ± 0,09 <sup>bc</sup>	1,66 ± 0,08 <sup>b</sup>
	2015/16	52	6,97 ± 1,64 <sup>ab</sup>	0,26 ± 0,01 <sup>d</sup>	1,91 ± 0,09 <sup>bcd</sup>	1,85 ± 0,09 <sup>bc</sup>
<b>FCN 13-1-6-1</b>	2015/16	70	4,54 ± 1,42 <sup>a</sup>	0,19 ± 0,01 <sup>c</sup>	2,00 ± 0,07 <sup>cd</sup>	2,51 ± 0,08 <sup>d</sup>
<b>Uco Plata</b>	2013/14	41	8,01 ± 0,90 <sup>b</sup>	0,14 ± 0,02 <sup>a</sup>	2,10 ± 0,12 <sup>cd</sup>	1,74 ± 0,09 <sup>bc</sup>
	2015/16	57	10,36 ± 1,55 <sup>b</sup>	0,14 ± 0,02 <sup>a</sup>	2,07 ± 0,08 <sup>cd</sup>	1,78 ± 0,09 <sup>bc</sup>
<b>F, p</b>			F=9,01	F=20,41	H=22,10	F=12,15
<b>H, p</b>			<0,0001	<0,0001	0,0006	<0,0001

Referencias: n: Número de frutos, E.E: Error estándar. Dha: Deshidratación absoluta (g), Dhr: Deshidratación relativa (g); Dhc: Deshidratación cualitativa, Cons: Consistencia. Diferentes letras indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ). F: estadístico de ANOVA, H estadístico de prueba de Kruskal-Wallis y p: probabilidad asociada

Las diferencias entre medias de las variables analizadas por ANOVA se observan en la Tabla 4. En referencia a estas variables relacionadas con las maneras en que se degradan los frutos, la **Dha** y **Cons** indican diferencias entre los genotipos progenitores y a su vez **Dha** muestra semejanzas entre cada una de ellas con sus correspondientes testigos, coincidiendo las diferencias entre genotipos con los observados para **Pf**. No se evidencian diferencias entre las líneas progenitoras para **Dhr** y **Dhc**, ambas se deshidratan de manera relativa por procesos que las llevan a alcanzar valores semejantes.

*Análisis de la interacción Genotipo por Año para los otros caracteres considerados en el ensayo*

En la Figura 12 se observan los gráficos del análisis de las interacciones entre genotipo x año (GxA), que resultan significativas para **Dhc** (F=3,62;  $p=0,0132$ ), **Cons** (F=5,12;  $p=0,0038$ ), **Alt** (F=4,41;  $p=0,0045$ ), **For** (F=25,6;  $p<0,0001$ ) y **Col** (F=3,95;  $p=0,0086$ ). Mientras que para **Pf** (F=0,30;  $p=0,7616$ ), **Dhr** (F=0,93,  $p=0,4239$ ), **Diam**

( $F=1,51$ ;  $p=0,21249$ ) no existen evidencias significativas para plantear esta interacción. Aunque **Dhr** evidenció efecto por año ( $F=8,51$ ,  $p=0,0037$ ).

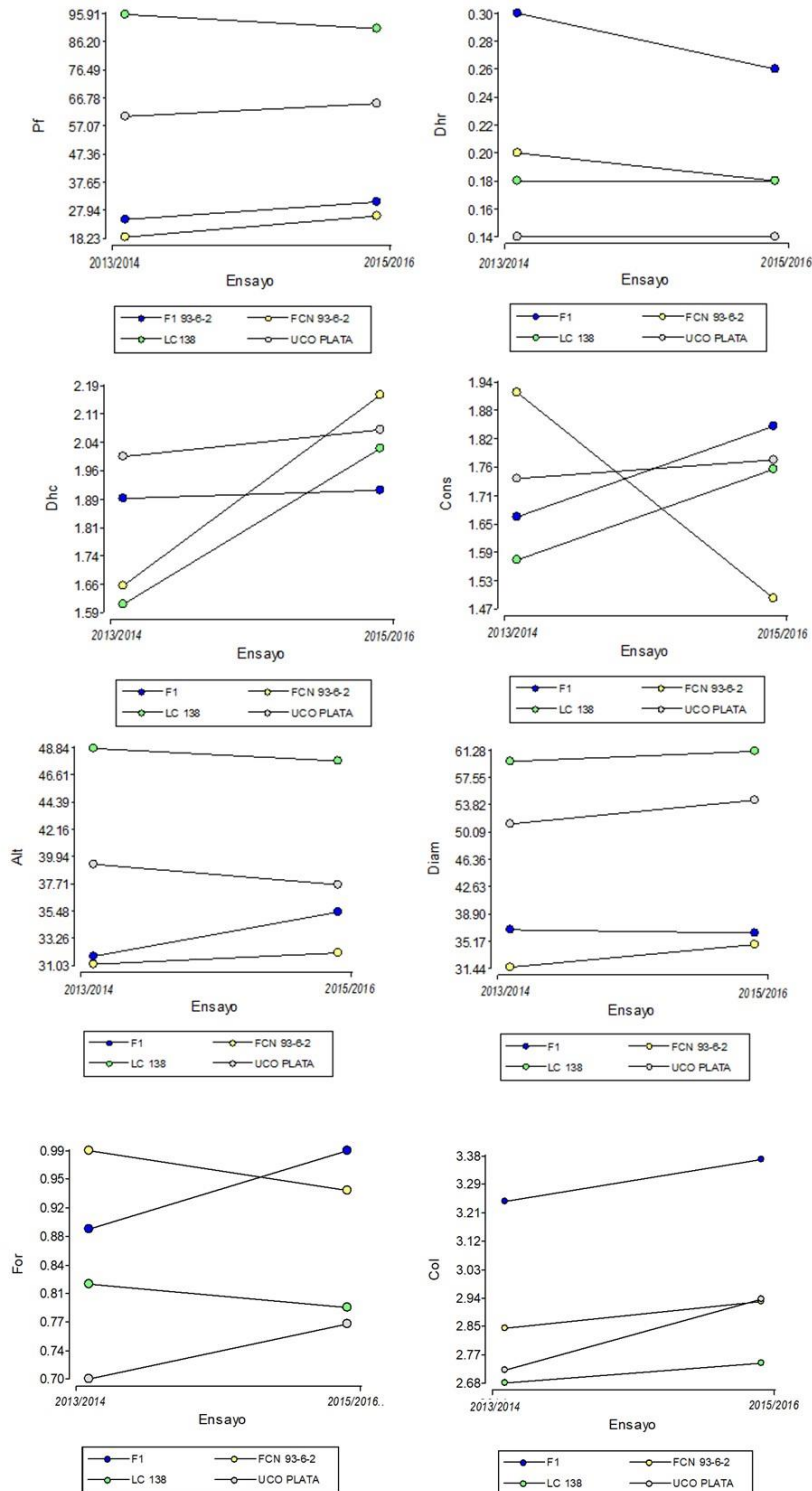


Figura 12. Gráficos de Interacción GxA. Pf: Peso de fruto (g), Dhr: Deshidratación relativa (g); Dhc: Deshidratación cualitativa, Cons: Consistencia, Alt: Altura (mm), Diam: Diámetro mayor (mm), For: Forma, Col: Color (escala visual Monforte et al. 2001).

Puede observarse en la Figura 12 que las interacciones son de tipo cuantitativa para *Alto de fruto* y para *Color* ya que la posición ordinal del mérito de los genotipos no se ha modificado y las diferencias entre genotipos sí se modifican entre ambientes aunque no cambia su orden relativo.

En caso de *Forma de fruto* y las dos variables cuya evaluación es subjetiva (***Dhc*** y ***Cons***) la interacción se produce en el sentido que se registran diferencias entre años respecto a las diferencias entre genotipos y también modificándose sus ordenes. La variable ***Dhc*** muestra los dos tipos de interacción, la cuantitativa entre Uco Plata y F<sub>1</sub> y también una interacción en la que se observa cambio de orden de las medias de los genotipos considerando el comportamiento de las líneas LC 138 y FCN 93-6-2. Estas interacciones se deben a que, en el E1 al momento del descarte los frutos estaban lisos, mientras que en E2 estaban parcialmente arrugados. Para ***Cons*** se plantea una situación semejante para los genotipos FCN 93-6-2 y F<sub>1</sub>, en 2014 los frutos de FCN 93-6-2 al momento del descarte estaban blandos y en el E2 presentaron en promedio un mayor grado de consistencia, mientras que para F<sub>1</sub> ocurrió una situación inversa, al momento del descarte estaban más blandos en el E2.

### 3.1.1.3 Propiedades biomecánicas evaluada en los genotipos uniformes en Ensayo 1 (2013/2014)

Para analizar propiedades biomecánicas de la cubierta de frutos maduros se consideraron tres variables: Fuerza máxima: ***Fmax*** (N), Esfuerzo de rotura: ***Er*** (MPa) y Módulo de Young: ***MY*** (MPa). Las tres variables evaluadas, en las líneas parentales y testigos, ajustan a una distribución normal. Los valores de las medias de los parámetros biomecánicos evaluados, los resultados de ANOVA y la comparación de medias para las líneas parentales de premejora FCN 93-6-2 y dos testigos se indican en la tabla 5.

Las pruebas de estiramiento, al someter las muestras a tensión uniaxial hasta la rotura de la cubierta del fruto por tracción, permitieron calcular la ***Fmax***, que es el valor de la fuerza a la cual se produce la rotura. Esta variable presenta diferencias entre líneas parentales, siendo los frutos de FCN 93-6-2 los que requieren mayor fuerza para romper la cubierta. Con respecto ***Er*** la diferencia entre los progenitores y FCN 93-6-2, en comparación con LC 138, presenta cubierta (piel) más resistente, así se necesita más esfuerzo para producir la rotura. El *módulo de Young* (***MY***) indica que la cubierta de frutos de FCN 93-6-2 presenta mayor plasticidad, mientras que la de los frutos de LC 138 es más rígidas.

Tabla 5. **Propiedades biomecánicas.** Valores medios y error estándar de líneas parentales y testigos y comparación de medias (LSD Fisher).

Línea	n	Fmax	Er	MY
		Media ± E.E	Media ± E.E	Media ± E.E
<b>FCN 93-6-2</b>	8	2,20 ± 0,10 <sup>b</sup>	16,83 ± 1,20 <sup>b</sup>	85,21 ± 7,31 <sup>b</sup>
<b>LC 138</b>	6	1,14 ± 0,08 <sup>a</sup>	20,41 ± 1,58 <sup>a</sup>	125,71 ± 9,32 <sup>a</sup>
<b>FCN 13-1-6-1</b>	7	1,42 ± 0,13 <sup>a</sup>	19,96 ± 1,24 <sup>a</sup>	94,05 ± 7,04 <sup>b</sup>
<b>Uco Plata</b>	6	1,16 ± 0,09 <sup>a</sup>	15,23 ± 1,83 <sup>b</sup>	111,16 ± 10,76 <sup>ab</sup>
<b>ANOVA</b>		F=17,81; p<0,0001	F=3,62; p=0,05	F=4,5; p=0,0086

Referencias: n: Número de frutos. E.E: Error estándar. Fmax: Fuerza máxima (N), Er: Esfuerzo de rotura (MPa), MY: Módulo de Young (MPa). Diferentes letras indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ). F: estadístico de ANOVA y p: probabilidad asociada

### 3.1.1.4 Variables de calidad de fruto evaluadas en los genotipos uniformes en Ensayo 2 (2015/2016)

#### Variables asociadas al sabor del fruto

El análisis al ajuste a la distribución normal para este conjunto de variables consideradas en todas las líneas indicó que en el caso de las que determinan características organolépticas, *contenido de Sólidos Solubles (SS)* y *pH del jugo (pH)* como las asociadas a propiedades nutraceuticas *concentración de licopeno* estimada a longitudes de onda de 472nm (**CLiA472**) y de 502nm (**CLiA502**), presentaron valores de W próximos a 1 y no significativos.

Del análisis de parámetros descriptivos y diferencias entre medias de las variables analizadas para las líneas parentales, testigos y F<sub>1</sub> se observa que tanto las líneas progenitoras como la F<sub>1</sub> presentan diferencias en las cuatro variables analizadas.

Respecto a las variables que definen el sabor de los frutos, FCN 93-6-2 presenta medias más altas de **SS** y **pH** ( $\bar{x}_{SS}=7,30 \pm 0,22$ ,  $\bar{x}_{pH}=4,74 \pm 0,05$ ) que LC 138 ( $\bar{x}_{SS}=3,65 \pm 0,26$  y  $\bar{x}_{pH}=4,43 \pm 0,05$ ) que presenta los menores valores entre las líneas comparadas. La comparación de valores de media de los progenitores indica que los frutos de la línea con introgresión silvestre son más dulces y más ácidos. La F<sub>1</sub> se diferencia para **SS** con valores

intermedios mientras que para **pH** presenta el valor de media más alto entre todas las líneas analizadas (Tabla 6).

Tabla 6. **Variabes asociadas al sabor del fruto**. Valores medios y error estándar de líneas parentales, F<sub>1</sub> y testigos y comparación de medias o medianas (ANOVA, LSD Fisher, y Kruskal Wallis), según corresponda, en variables analizadas en dos ensayos.

Variables	SS		Ph		CLi λ 472		CLi λ 520	
	n	Media ± E.E	n	Media ± E.E	n	Media ± E.E	n	Media ± E.E
<b>FCN 93-6-2</b>	33	7,3 ± 0,22 <sup>d</sup>	32	4,74 ± 0,05 <sup>b</sup>	29	903,83 ± 20,55 <sup>c</sup>	29	1067,88 ± 24,23 <sup>c</sup>
<b>LC 138</b>	24	3,65 ± 0,26 <sup>a</sup>	24	4,43 ± 0,05 <sup>a</sup>	12	796,21 ± 35,20 <sup>b</sup>	12	939,10 ± 41,50 <sup>b</sup>
<b>F<sub>1</sub></b>	25	6,63 ± 0,25 <sup>c</sup>	22	5,28 ± 0,07 <sup>c</sup>	32	989,44 ± 18,81 <sup>d</sup>	32	1167,63 ± 22,2 <sup>d</sup>
<b>FCN 13-1-6-1</b>	40	6,47 ± 0,20 <sup>c</sup>	36	5,47 ± 0,15 <sup>cb</sup>	26	951,43 ± 21,26 <sup>c</sup>	26	1103,45 ± 22,62 <sup>c</sup>
<b>Uco Plata</b>	23	5,54 ± 0,26 <sup>b</sup>	23	4,58 ± 0,05 <sup>a</sup>	13	687,60 ± 24,10 <sup>a</sup>	13	811,05 ± 28,41 <sup>a</sup>
<b>F, p</b>	F=33,70		F=30,15		F=27,92		F=28,03	
<b>H, p</b>	<0,0001		<0,0001		<0,0001		<0,0001	

Referencias: n: Número de frutos, E.E: Error estándar. SS: Sólidos solubles (%), pH acidez del jugo, CLi λ 472: concentración de licopeno estimada a λ 472nm, CLi λ 502: concentración de licopeno estimada a λ 502nm (µg/100g). Diferentes letras indican diferencias significativas (p≤0,05). ). F: estadístico de ANOVA, H estadístico de prueba de Kruskal-Wallis y p: probabilidad asociada

Al comparar la *Concentración de licopeno (CLi)* estimadas en las longitudes de onda λ 472nm y λ 520nm, se detectan diferencias altamente significativas. LC 138 presenta menor **CLi** que las dos líneas introgresadas, aunque fue Uco Plata INTA el genotipo que evidenció la media menor. El genotipo F<sub>1</sub> posee valores de media de **CLi** más altos que la de sus progenitores e incluso el valor más alto entre los genotipos que se evaluaron (Tabla 6).

#### Variabes que estiman el color del fruto

Para las variables utilizadas para describir el color del fruto del sistema CIE, **X**, **Y**, **Z**, **L\***, FCN 93-6-2 no ajustan a distribución normal (W\*<sub>x</sub>=0,90, p<0.0001, W\*<sub>y</sub>=0,91, p<0.0001, W\*<sub>z</sub>=0,92, p<0.0001, W\*<sub>L\*</sub>=0,91, p<0.0001), como tampoco en F<sub>1</sub> las variables **X**, **Y**, **Z**, **L\*** (W\*<sub>x</sub>=0,82, p<0.0001, W\*<sub>y</sub>=0,81, p<0.0001, W\*<sub>z</sub>=0,76, p<0.0001, W\*<sub>L\*</sub>=0,81, p<0.0001), mientras que en LC 138 sólo **Hue** no ajusta a distribución normal (W\*=0,79, p<0.0001). En la línea testigo Uco Plata INTA **L\***, **b\***, **Chroma** y **Hue** no ajustan a una distribución normal (W\*<sub>L\*</sub>=0,88, p<0.0001, W\*<sub>b\*</sub>=0,69, p= p<0.0001, W\*<sub>ch</sub>=0,48, p=

$p < 0.0001$ ,  $W^*_{Hue} = 0,52$ ,  $p = p < 0.0001$ ) y en el caso de FCN13-1-6-1,  $Z$ ,  $L^*$ ,  $b$ , **Hue** y **Chroma** son las variables que describen el color que no ajustan a distribución normal ( $W^*_Z = 1$ ,  $p = 0,0052$ ,  $W^*_{L^*} = 1$ ,  $W^*_b = 1$ ,  $p = 0,0067$ ,  $W^*_{Hue} = 1$ ,  $p = 0,0079$  Y  $W^*_{Ch} = 1$ ,  $p < 0.0001$ ).

En la Tabla 7 se observa que, respecto a las variables de color del Sistema XYZ y CIELab, se detectan diferencias significativas entre las líneas parentales para las ocho variables de color. Los resultados respecto a **X** (mide componente rojo), **Y** (luminosidad), y **Z** (componente azul) muestran en el parental con introgresión silvestre valores más altos, que indican mayor componente de colores, resultando en un color rojo más intenso (diferencia no detectada con el método cualitativo), por otro lado, la  $F_1$  presenta valores intermedios para estas tres componentes de color. En el sistema CIELab,  $a^*$  con valores positivos a valores más altos indica más componente de rojo que de verde, para  $b^*$ , valores mayores indican más componentes de amarillo que de azul mientras que valores mayores de  $L^*$  indica más luminosidad del color. Analizando los valores promedios a partir de este sistema también se detectaron diferencias entre los parentales y entre estos y la  $F_1$ . Estas variables cuantitativas indicadoras de color indican que la línea FCN 93-6-2 tiene frutos de color rojo más intenso.

**Tabla 7. Variables que estiman el color del fruto.** Valores medios y error estándar de líneas parentales,  $F_1$  y testigos y comparación de medias o medianas (ANOVA, LSD Fisher, y Kruskal Wallis), según corresponda, en variables analizadas en dos ensayos.

Variables	X		Y		Z		L*		a*		b*		Hue (°)		Chroma	
Líneas	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$
FCN 93-6-2	29	$20,53 \pm 0,50^d$	29	$15,97 \pm 0,40^d$	29	$7,54 \pm 0,17^e$	29	$46,03 \pm 0,65^d$	29	$24,80 \pm 0,51^d$	29	$27,99 \pm 0,55^d$	29	$24,47 \pm 0,27^{bc}$	29	$37,49 \pm 0,98^c$
LC 138	12	$8,78 \pm 0,91^a$	12	$6,77 \pm 0,68^a$	12	$3,04 \pm 0,30^a$	12	$31,18 \pm 1,11^a$	12	$19,65 \pm 0,87^a$	12	$22,32 \pm 0,94^b$	12	$24,48 \pm 0,46^c$	12	$29,77 \pm 1,67^a$
F1	32	$12,58 \pm 0,40^b$	32	$9,83 \pm 0,37^b$	32	$4,87 \pm 0,16^c$	32	$36,79 \pm 0,59^b$	32	$21,25 \pm 0,46^b$	32	$23,02 \pm 0,50^b$	32	$23,66 \pm 0,25^b$	32	$33,38 \pm 0,90^b$
FCN 13-1-6-1	26	$9,58 \pm 0,49^a$	26	$7,48 \pm 0,37^a$	26	$3,75 \pm 0,16^b$	26	$32,35 \pm 0,60^a$	26	$19,35 \pm 0,47^a$	26	$20,57 \pm 0,51^a$	26	$23,41 \pm 0,25^a$	26	$28,33 \pm 0,91^a$
Uco Plata	13	$16,05 \pm 0,62^c$	13	$12,39 \pm 0,50^c$	13	$5,73 \pm 0,20^d$	13	$41,25 \pm 0,76^c$	13	$22,10 \pm 0,59^c$	13	$26,19 \pm 0,64^c$	13	$25,05 \pm 0,32^d$	13	$37,23 \pm 1,15^c$
F, p	H=147,36		H=145,45		H=145,39		H=145,45		F=17,32		F=29,05		F=66,31		F=16,90	
H, p	<0,0001		<0,0001		<0,0001		<0,0001		<0,0001		<0,0001		<0,0001		<0,0001	

Referencias: n: Número de frutos.  $\bar{x}$ : media, E.E.: Error estándar. Variables: CIE: X (rojo/verde), Y (luminosidad), Z (azul/amarillo),  $L^*$ (luminosidad),  $a^*$ (rojo),  $b^*$ (amarillo), Chroma, Hue temas XYZ y CIELab, Diferentes letras indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ). ). F: estadístico de ANOVA, H estadístico de prueba de Kruskal-Wallis y p: probabilidad asociada

**Hue** es la medida angular para cambio de color, el ángulo determinado entre  $0^\circ$  y  $45^\circ$  representa en el espacio color el paso de rojo a anaranjado. Para esta variable no se

diferencian las líneas progenitoras, aunque la  $F_1$  sí, indicando que presenta una ubicación más próxima a rojo puro que los progenitores. La línea cuyos frutos muestran un color rojo más puro es FCN13-1-6-1, coincidiendo con los datos registrados por medio de la escala visual (Tabla 3).

La saturación del color, estimada por medio del **Chroma**, fue diferente en las líneas progenitoras y la  $F_1$ . La media de FCN 93-6-2 ( $\bar{x}=37,49 \pm 0,98$ ) indica mayor viveza en el color, característica compartida con la línea testigo comercial Uco Plata INTA, mientras que LC 138 y FCN13-1-6-1 no difieren entre sí presentando valores de media que indican mayor palidez del color ( $\bar{x}_{LC}=29,77 \pm 1,67$ ;  $\bar{x}_{FCN13-1-6-1}=28,33 \pm 1,15$ ). La  $F_1$  mostró un valor de saturación intermedio entre ambos progenitores.

Las estimaciones de *diferencias de color total* entre líneas, estimadas por las distancias euclídeas en el espacio color ( $\Delta E^*$ ), permitieron reconocer diferencias cuantitativas de color entre líneas. Los valores de  $\Delta E^*$  indicaron que las líneas que más se diferencian en el color del fruto son el progenitor LC 138 de  $F_1$  con un  $\Delta E^* = 20,78$ . Luego, distancias semejantes se detectaron entre FCN 93-6-2 y LC 138 y entre FCN 93-6-2 y Uco Plata INTA con  $\Delta E^*$  iguales a 16,70 y 15,72 respectivamente.

Comparando la variable cualitativa (escala visual subjetiva) y las variables indicadoras de los componentes de espacio color registradas con cromámetro se observa que ambos métodos permiten establecer diferencias entre líneas. Aunque el método cuantitativo de determinación de color brinda parámetros más objetivo midiendo diferentes los componentes de color (Tabla 7).

*Variables que describen la consistencia, morfología interna del fruto y relaciones entre ambos grupos de variables*

En la caracterización de los genotipos por medio de las variables: **Dureza (Dur)**, **Firmeza (Fir)**, **Espesor del pericarpio (Ep)** y **Número de lóculos (NI)** se consideraron entre tres y cuatro frutos de cada planta y en los mismos frutos se midieron las cuatro variables, en estos frutos se consignaron diámetro mayor (**D1**) y menor (**D2**), con los que se analizó la relativización de los parámetros de **Dur**, **Fir** y **Ep**.

En cuanto al ajuste a la distribución normal evaluada para todas las variables consideradas para las líneas estudiadas, se detectó que ajustan a distribución normal **Dur**, **Fir**, **D1** y **D2** en todas las líneas y **Ep** en LC 138. **NI** no ajusta a una distribución normal en ninguna de las líneas.

Las medias de **Dur** y **Fir** diferencian ambos progenitores. En cuanto a **Dur** se observa que ambas líneas con introgresión silvestre presentan los frutos con más resistencia a sufrir deformación ( $\bar{x}_{FCN\ 93-6-2}=36,16 \pm 2,43$ ;  $\bar{x}_{FCN13-1-6-1}=36,89 \pm 3,58$ ), seguidos por  $F_1$ . Los frutos más blandos los presentan el progenitor LC 138 ( $\bar{x}=21,53 \pm 5,56$ ) y el cultivar Uco Plata INTA ( $\bar{x}=26,04 \pm 4,81$ ). Analizando **Fir**,  $F_1$  es la línea con frutos con mayor firmeza de la pulpa seguida por LC 138 y FCN 93-6-2, mientras que las líneas con frutos que evidencian pulpas menos duras fueron FCN 13-1-6-1 y Uco Plata INTA (Tabla 8).

Tabla 8. **Variables que describen consistencia y morfología interna del fruto.** Valores medios y error estándar de líneas parentales,  $F_1$  y testigos y comparación de medias o medianas (ANOVA, LSD Fisher, y Kruskal Wallis), según corresponda, en variables analizadas en dos ensayos.

Variables	D1		D2		Dur		Fir		Ep		NI	
	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$
FCN 93-6-2	20	31,90 $\pm$ 0,98 <sup>a</sup>	20	31,10 $\pm$ 0,91 <sup>a</sup>	20	36,16 $\pm$ 2,43 <sup>b</sup>	20	3,32 $\pm$ 0,06 <sup>c</sup>	18	3,71 $\pm$ 0,13 <sup>b</sup>	18	2,86 $\pm$ 0,11 <sup>a</sup>
LC 138	18	60,19 $\pm$ 2,08 <sup>d</sup>	18	59,00 $\pm$ 1,92 <sup>d</sup>	18	21,53 $\pm$ 5,56 <sup>a</sup>	18	3,43 $\pm$ 0,14 <sup>cd</sup>	23	4,40 $\pm$ 0,23 <sup>c</sup>	23	5,50 $\pm$ 0,25 <sup>c</sup>
$F_1$	30	41,75 $\pm$ 0,79 <sup>b</sup>	30	40,17 $\pm$ 0,73 <sup>b</sup>	30	30,97 $\pm$ 2,13 <sup>ab</sup>	30	3,49 $\pm$ 0,05 <sup>d</sup>	53	4,37 $\pm$ 0,15 <sup>c</sup>	53	3,43 $\pm$ 0,13 <sup>b</sup>
FCN13-1-6-1	36	32,18 $\pm$ 1,29 <sup>a</sup>	36	30,65 $\pm$ 1,20 <sup>a</sup>	36	36,89 $\pm$ 3,58 <sup>b</sup>	36	2,79 $\pm$ 0,09 <sup>b</sup>	43	3,19 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	43	3,21 $\pm$ 0,11 <sup>b</sup>
Uco Plata	18	51,61 $\pm$ 1,80 <sup>c</sup>	18	47,38 $\pm$ 1,67 <sup>c</sup>	18	26,04 $\pm$ 4,81 <sup>ab</sup>	18	2,44 $\pm$ 0,12 <sup>a</sup>	33	4,96 $\pm$ 0,15 <sup>d</sup>	33	4,97 $\pm$ 0,16 <sup>c</sup>
F, p	F=61,29		F=63,71		F=2,50		F=23,60		H=75,6		H=82,08	
H, p	<0,0001		<0,0001		P=0,0417		<0,0001		<0,0001		<0,0001	

Referencia: n: Número de frutos  $\bar{x}$ : media, E.E.: Error estándar D1: Diámetro mayor (mm), D2: Diámetro menor (mm), Dur: Dureza (Shore), Fir: Firmeza (N/cm<sup>2</sup>), Ep: Espesor del pericarpio (mm) y NI Número de lóculos, Diferentes letras indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ). F: estadístico de ANOVA, H estadístico de prueba de Kruskal-Wallis y p: probabilidad asociada

Como variables asociadas a la morfología interna se consideraron **Espesor del pericarpio (Ep)** y **Número de lóculos (NI)**. Estas dos variables en las líneas progenitoras se distinguen entre sí. En cuanto a **Ep**,  $F_1$  y LC 138 no se diferencian y FCN 93-6-2 posee menor valor de media que las dos anteriores y FCN13-1-6-1 es la que presenta pericarpio con menor espesor. Respecto al número de lóculos, el progenitor cultivado y el cultivar Uco Plata INTA poseen las medias más altas, FCN 93-6-2 la menor y  $F_1$  un valor intermedio respecto a la cantidad de lóculos en el fruto (Tabla 8).

Las mediciones de estas variables se efectuaron en muestras de frutos cosechados maduros, y se destaca que al considerar las variables **D1** y **D2** y compararlas con los datos

obtenidos de los frutos muestreados en el ensayo para **VE**, que fueron cosechados al estado pintón se diferenciaron y ordenaron las líneas de la misma forma en ambos muestreos: LC 138 con frutos de mayor diámetro, seguidos por Uco Plata INTA, luego F<sub>1</sub> y por último ambas líneas introgresadas (Tablas 8 y 3).

Al considerar **D1** y **D2** (Tabla 9) se observa que no hay diferencias entre la clasificación y ordenamiento obtenido por ANOVA considerando uno u otro diámetro y tampoco varía el resultado en este sentido al analizar *Dureza del fruto* respecto al diámetro. Sin embargo, al considerar **Fir/D** se observa que se invierte el orden de las líneas progenitoras y F<sub>1</sub> respecto al orden evidenciado al considerar **Fir**, resultando ahora la línea FCN 93-6-2 la que presentaría una *Firmeza* relativa más alta, seguida por F<sub>1</sub> y resultaría entonces LC 138 la de menor valor de media para *Firmeza* relativa al diámetro de los frutos. Al relativizar el espesor del pericarpio con el diámetro se detecta también un cambio en cuanto a diferencias y ordenamiento de los genotipos, ya que se uniformizan las líneas y que LC 138 tendría frutos con pericarpio más delgado con relación al diámetro.

Tabla 9. **Variables que relacionan consistencia y tamaño del fruto** Valores medios y error estándar de líneas parentales, F<sub>1</sub> y testigos y comparación de medias o medianas (ANOVA, LSD Fisher, y Kruskal Wallis), según corresponda, en variables analizadas en dos ensayos.

Variables	Dur/D1		Dur/D2		Fir/D1		Fir/D2		Ep/D1		Ep/D2	
	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$	n	$\bar{x} \pm E.E.$
<b>FCN 93-6-2</b>	20	1,15 ± 0,06 <sup>c</sup>	20	1,18 ± 0,06 <sup>c</sup>	20	0,11 ± 0,01 <sup>c</sup>	20	0,11 ± 0,01 <sup>c</sup>	18	0,10 ± 0,01 <sup>b</sup>	18	0,10 ± 0,01 <sup>b</sup>
<b>LC 138</b>	18	0,36 ± 0,07 <sup>a</sup>	18	0,36 ± 0,07 <sup>a</sup>	18	0,06 ± 0,01 <sup>a</sup>	18	0,06 ± 0,01 <sup>a</sup>	23	0,07 ± 0,01 <sup>a</sup>	23	0,07 ± 0,01 <sup>a</sup>
<b>F1</b>	30	0,78 ± 0,05 <sup>b</sup>	30	0,81 ± 0,05 <sup>b</sup>	30	0,09 ± 0,01 <sup>b</sup>	30	0,09 ± 0,01 <sup>b</sup>	53	0,11 ± 0,01 <sup>b</sup>	53	0,11 ± 0,01 <sup>b</sup>
<b>FCN13-1-6-1</b>	33	0,86 ± 0,06 <sup>b</sup>	36	0,90 ± 0,06 <sup>b</sup>	36	0,08 ± 0,01 <sup>b</sup>	36	0,09 ± 0,01 <sup>b</sup>	43	0,10 ± 0,01 <sup>b</sup>	43	0,10 ± 0,01 <sup>b</sup>
<b>Uco Plata</b>	18	0,50 ± 0,07 <sup>a</sup>	18	0,54 ± 0,07 <sup>a</sup>	18	0,05 ± 0,01 <sup>a</sup>	18	0,05 ± 0,01 <sup>a</sup>	33	0,10 ± 0,01 <sup>b</sup>	33	0,11 ± 0,01 <sup>b</sup>
<b>F, p</b>	F=24,22		F=24,03		F=13,56		F=13,23		F=6,94		F=7,78	
<b>H, p</b>	<0,0001		<0,0001		<0,0001		<0,0001		0,0003		0,0001	

Referencia: n: Número de frutos  $\bar{x}$ : media, E.E.: Error estándar Dur/D1: Dureza/Diámetro mayor, Dur/D2: Dureza/Diámetro menor, Fir/D1: Firmeza/Diámetro mayor, Fir/D2: Firmeza/Diámetro menor, Ep/D1: Espesor del pericarpio/ Diámetro mayor y Ni Ep/D2: Espesor del pericarpio/ Diámetro menor. Diferentes letras indican diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ). F: estadístico de ANOVA, H estadístico de prueba de Kruskal-Wallis y p: probabilidad asociada

Considerando los análisis efectuados para las comparaciones entre líneas progenitoras, F<sub>1</sub> y testigos se detectó que las líneas progenitoras se diferencian en los caracteres considerados, respecto a **VE**, **SS**, **pH**, **Col**, variables de color del sistema CIE,

**Dur** y **Fir/D**. El genotipo FCN 93-6-2 mostró mejor comportamiento que LC 138. Esto sería en el sentido que presenta mayor vida en estantería, frutos de color rojo más intenso (**Col**, **X**, **a\***) y luminoso (**Y** y **L\***), con mayor **SS**, **pH** alto y mayor **CLi**. Estas últimas características determinarían un mejor sabor para consumo fresco y mejores contenidos de antioxidantes. FCN 93-6-2 presenta frutos al estado rojo maduro que se observan más firmes y si se considera la relación **Fir/D**, la pulpa es también más dura o consistente. Mientras que LC 138, presentó valores más altos respecto a las variables asociadas al tamaño del fruto: **Pf**, **Alt**, **Diam**, **Ni**, **Ep** y respecto a **Fir**, medida sobre la pulpa, independientemente del diámetro del fruto no mostró diferencias con FCN 93-6-2. Se destaca del análisis que el genotipo F<sub>1</sub> presentó el mayor valor medio para caracteres de importancia agronómica como **VE**, **Col**, **pH**, **CLi** y **Fir**. No se diferenció de LC 138 respecto a **Ep**.

Además, es interesante que, aunque ambas líneas con introgresión silvestres provienen de procesos comunes en el programa de selección para ciertos caracteres no se detectaron diferencias de medias, como para **Pf**, **Alt**, **Diam**, y la **CLi**. Mientras que al considerar **VE**, contenido de sólidos solubles, variables de espacio color CIE y **Dur**, FCN 93-6-2 presenta mayores promedios y FCN13-1-6-1 evidenció mejor comportamiento respecto a **Col**, **Fir** y **Ep**. Situación semejante se evidenció al considerar la línea LC 138 y la línea testigo Uco Plata, no se diferenciaron para **VE**, **Cons**, **Col**, **CLi** entre otras, sin embargo, LC 138 evidenció frutos de mayor tamaño que los de Uco Plata a través de las variables **Pf**, **Diam**, **D1** y **D2**, y evidenció mayor firmeza de la pulpa. Uco Plata en comparación con LC 138 presentó mayor contenido de sólidos solubles, mayor dureza del fruto y mayor espesor del pericarpio.

En cuanto a las propiedades biomecánicas se observó que ambas líneas progenitoras se diferencian. FCN 93-6-2 presenta una cubierta o piel más resistente, para la que se requiere un mayor esfuerzo para partirla y con un mayor Módulo de Young, que indica que es una piel del fruto más rígida.

Respecto al análisis de las interacciones entre genotipo x año (GxA) sólo se detectaron para variables estimadas cualitativamente con escalas arbitrarias (**Dhc** y **Cons** y **Col**), y **For**.

### 3.1.2 Caracterización de la población segregante F<sub>2</sub> (FCN 93-6-2 x LC 138)

#### 3.1.2.1 Análisis estadístico y genético de los caracteres evaluados

En la Tabla 10 se muestran parámetros estadísticos como número de plantas, valores medios y desvíos estándar. Además, se presentan parámetros genéticos como heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ),  $a$  (aditividad),  $d$  (dominancia) y valores de *Relación de dominancia* ( $RD = |d|/|a|$ ) de las variables evaluadas en la población F<sub>2</sub>, asociadas a calidad de fruto.

La población segregante F<sub>2</sub> muestra amplia variabilidad para todos los caracteres analizados (Tabla 10, Figuras 14 a 19). Al comparar los valores medios de las variables con las líneas progenitoras y la F<sub>1</sub> se destaca que, para **VE** en ambos ensayos, las medias de las poblaciones segregantes fueron intermedias respecto a las de ambos progenitores (Tabla 2), **VE**<sub>2013/2014</sub> = 35,18 y **VE**<sub>2015/2016</sub> = 36,17, y en ambos casos mucho menor que las de la F<sub>1</sub><sub>2013/2014</sub> (84,65 ± 3,09) y F<sub>1</sub><sub>2015/2016</sub> (74,35 ± 3,88). Los resultados de E2 también indicaron que la población F<sub>2</sub> presentó medias con valores intermedios respecto a las medias de los progenitores para deshidratación estimada tanto cualitativa como cuantitativamente (**Dhc**, **Dhr**), para todas las variables asociadas los componentes del espacio de color, para la variable asociada a propiedades biofísicas: **Fir**, y a morfología interna: **NI**, **Dur/D** y **Fir/D**. (Tablas 4, 7 y 8 a 10, Figuras 15 a 17 y 19). Mientras que las medias de F<sub>2</sub> son próximas al promedio aritmético de las medias de los progenitores y menores a F<sub>1</sub> para **For**, (lo que implica frutos casi esféricos). Para las variables asociadas a propiedades nutracéuticas: **CLi** estimada en ambas longitudes de onda, **SS**, **pH** se registró también que F<sub>2</sub> evidenció valores de media intermedios entre ambos progenitores y menores que los valores de F<sub>1</sub> (Tablas 6 y 10, Figura 17).

En cuanto a H<sup>2</sup> el rango de valores obtenidos es de 0 para **Ep/D** a 0,95 para **Dhr**. Los mayores valores se obtuvieron para **Dhr**, **Col**, **Fir**, **NI** y **VE** (Tabla 10). La H<sup>2</sup> calculadas resultaron bajas para el 14%, moderadas para el 68% y altas para al 18% de las estimaciones.

Respecto a las estimaciones de los efectos de aditividad ( $a$ ) y dominancia ( $d$ ) a partir del valor genético (promedio) de las generaciones parentales y de las derivadas, se destaca que **VE** en ambos ensayos evidenció valores similares. Las estimaciones de  $RD$  para **VE** en ambos ensayos presentan valores semejantes, ocurrió lo mismo para **Diam** (estimado en ensayo de vida en estantería) y, **D1** y **D2**, (estimados en frutos cosechados

maduros). Los valores de RD indican efectos de dominancia para todos los caracteres, con un rango amplio: entre 0,97 (*Dur/D*) y 125,38 (*Hue*).

Tabla 10. Parámetros estadísticos y genéticos de variables de calidad de fruto evaluadas F<sub>2</sub>.

Variable	n	Media ± DE	CV	Min	Max	H <sup>2</sup>	a	d	RD
<i>VE</i> 2013/2014	146	35,18 ± 20,60	58,56	9,63	114,00	0,45**	13,78	70,87	5,14
<i>VE</i>	198	36,17 ± 9,66	41,28	17,40	75,83	0,61**	13,08	61,27	4,69
<i>Pf</i>	198	36,51 ± 12,46	33,89	8,26	81,61	0,32**	-34,93	61,91	1,77
<i>Dhr</i>	198	0,19 ± 0,05	26,85	0,09	0,43	0,95**	0,01	0,28	28
<i>Dha</i>	198	6,79 ± 2,78	41,16	0,01	67,09	0,32**	-5,91	12,86	2,18
<i>Diam</i>	198	41,61 ± 5,94	14,29	24,59	70,28	0,24**	-49,74	13,43	3,70
<i>Alt</i>	198	35,31 ± 4,69	13,28	22,52	53,13	0,24**	-41,86	8,48	4,94
<i>For (A/D)</i>	198	0,85 ± 0,06	7,48	0,71	1,07	0,33**	0,08	0,86	11,40
<i>Dhc</i>	196	2,12 ± 0,32	15,02	1,00	3,00	0,18	0,11	1,78	16,90
<i>Cons</i>	196	1,83 ± 0,52	28,50	1,00	3,00	0,16	0,03	1,90	38,00
<i>Col</i>	195	3,23 ± 0,40	12,43	2,08	4,00	0,67**	0,05	3,26	59,18
<i>SS (%)</i>	176	5,83 ± 1,33	22,65	3,15	9,67	0,61**	1,67	4,84	2,90
<i>pH</i>	124	4,73 ± 0,30	5,86	4,09	5,67	0,12ns	0,16	4,77	29,81
<i>X</i>	172	14,10 ± 5,86	41,45	7,03	37,06	0,48**	5,84	7,42	1,27
<i>Y</i>	172	10,88 ± 4,45	40,95	5,60	27,76	0,45**	4,50	5,78	1,28
<i>Z</i>	172	5,08 ± 1,93	38,2	2,87	10,96	0,36**	2,13	3,00	1,41
<i>L*</i>	172	38,22 ± 6,94	18,21	28,39	59,65	0,44**	7,19	30,44	4,23
<i>a*</i>	172	22,59 ± 4,43	19,37	12,41	35,36	0,39*	3,05	19,11	6,27
<i>b*</i>	172	24,75 ± 4,52	18,26	17,42	39,91	0,50*	3,04	20,13	6,63
<i>Chroma</i>	172	33,64 ± 6,02	17,76	22,00	53,33	0,46*	4,32	27,79	6,43
<i>Hue (°)</i>	172	23,72 ± 1,90	8,03	14,30	28,16	0,45*	-0,19	23,20	125,38
<i>CLiλ472</i>	106	858,88 ± 181,10	21,00	452,30	1390,94	0,26*	21,46	937,01	43,67
<i>CLiλ502</i>	106	1015,76 ± 215,28	21,00	533,61	1640,33	0,27**	26,00	1105,09	42,51
<i>D1</i>	146	35,43 ± 6,53	18,16	21,07	55,02	0,32*	-14,15	55,90	3,95
<i>D2</i>	146	33,76 ± 5,86	17,27	21,09	52,31	0,31*	-13,95	54,12	3,88
<i>Dur</i>	147	31,48 ± 7,05	22,64	17,44	76,11	0,51**	-0,34	4,72	2,66
<i>Fir</i>	147	3,30 ± 0,56	17,10	1,89	4,44	0,66**	0,05	3,52	63,91
<i>Ep</i>	196	3,82 ± 0,75	19,45	1,78	6,79	0,22*	-0,34	4,72	13,88
<i>NI</i>	194	3,46 ± 0,71	20,56	2,00	6,00	0,57**	-1,33	4,84	3,65
<i>Ep/D</i>	142	0,11 ± 0,03	24,42	0,05	0,20	0,00	0,02	0,10	6,33
<i>Dur/D</i>	140	0,91 ± 0,27	29,14	0,42	2,57	0,64**	0,40	0,39	0,97
<i>Fir/D</i>	140	0,09 ± 0,02	21,74	0,05	0,15	0,33**	0,03	0,07	2,60

Referencias: n: número de plantas. E.E: Error estándar; CV: Coeficiente de variación. Min: Mínimo Max: Máximo. Variables: VE 2013/2014, Vida en Estantería evaluada en el Ensayo 1 (día) VE: Vida en estantería: Ensayo 2 (día), Pf: Peso de fruto (g), Dhr: deshidratación relativa (g), Dha: deshidratación absoluta (g), Diam: diámetro de fruto (mm), Alt: altura de fruto (mm), For (A/D): forma de fruto, Dhc: deshidratación cualitativa, Cons: consistencia, Col: color de fruto, SS: sólidos solubles (%), pH, X, Y, Z, L\*, a\*, b\*, Chroma, Hue (°), CLiλ472: contenido de licopeno medido a λ472 (μg/100g), CLiλ502 contenido de licopeno medido a λ502 (μg/100g), D1: Diámetro mayor de fruto (mm), D2 Diámetro menor de fruto (mm), Dur: Dureza (Shore A), Fir: Firmeza (N/cm<sup>2</sup>), Ep: espesor de pericarpio (mm), NI: número de lóculos, Ep/D: espesor de pericarpio/diámetro mayor, Dur/D: Dureza/diámetro mayor, Fir/D: Firmeza/diámetro mayor de fruto. Parámetros: H<sup>2</sup> Heredabilidad en sentido amplio, a: efecto aditivo, d: efecto de dominancia, RD: relación de dominancia. Diferentes letras indican diferencias significativas (p≤0,05).

La estimación de los parámetros  $C$  y  $\sqrt{\sigma^2 C}$  (significancia de componente  $C$ ) que pone a prueba el modelo de aditividad – dominancia (Kearsey and Pooni, 1996) resultaron significativos para **Diam** (-61.22\*) y **D1** (-35,42\*) de las 29 variables analizadas. Este resultado indica que para interpretar los efectos genéticos que afectan la expresión de estos caracteres podría proponerse la acción de efectos maternos o de interacción génica

En la población  $F_2$  ajustan a distribución normal las variables asociadas a morfología de fruto, ( $Alt_{F_2}$ :  $W^*=0,97$ ;  $p=0,06$ ,  $Diam_{F_2}$ :  $W^*=0,98$ ;  $p=0,21$ ,  $For_{F_2}$ :  $W^*=0,98$ ;  $p=0,37$ ), consistencia ( $Ep_{F_2}$ :  $W^*=0,99$ ;  $p=0,86$ ,  $Ep/D_{F_2}$ :  $W^*=0,91$ ;  $p<0,14$ ,  $Fir/D_{F_2}$ :  $W^*=0,98$ ;  $p=0,27$ ) y concentración de licopeno ( $CLi\lambda 472_{F_2}$ :  $W^*=0,98$ ;  $p=0,56$ ,  $CLi\lambda 502_{F_2}$ :  $W^*=0,98$ ;  $p=0,61$ ).

En la Figura 13 se observan gráficos de distribución de frecuencias relativas de **VE**. Se destaca que la mayoría de los genotipos, en el ensayo 2013/2014 un 63,7% y en el 2015/2016 un 97,0%, tienen registros de **VE** que superan la media de LC 138. Se detectó segregación transgresiva respecto al parental FCN 93-6-2, el de mayor **VE** ( $X^2_{FCN}=20,61$ ,  $p<0,0001$ ) en el Ensayo 2015/2016, representada por el 7,1% de los genotipos.

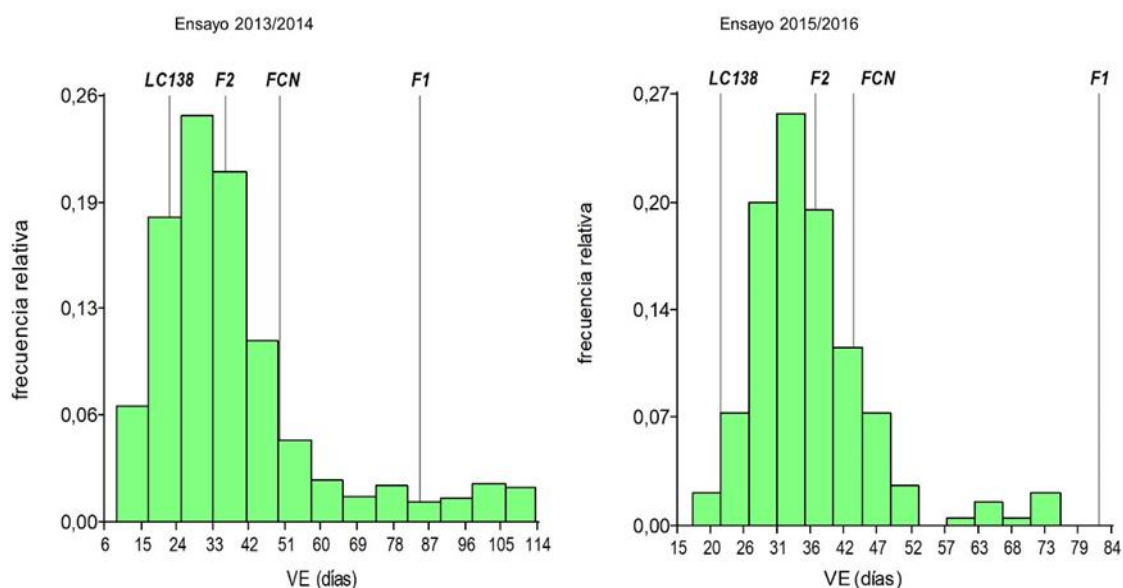


Figura 13. **Vida en Estantería**. Frecuencias relativas en población  $F_2$ . Los valores medios de las líneas progenitoras,  $F_1$  y  $F_2$  se indican con líneas verticales de acuerdo con la escala del eje x. Referencias: VE: Vida en estantería.

La distribución de frecuencias de las variables con las que se asoció el descarte del fruto en los ensayos de Vida en Estantería, como **Cons**, **Dhr** y **Dhc** se muestra en la Figura 14. Considerando **Cons** y **Dhr** se observa, que, en promedio, los frutos de genotipos  $F_2$  alcanzan un grado de ablandamiento y una pérdida relativa de agua intermedias respecto

a los progenitores. Los genotipos  $F_2$  considerando **Cons** están casi uniformemente distribuidos, notándose mayor frecuencia de frutos que al descarte están aún firmes (a la izquierda del gráfico de barras). El 33,3% de los genotipos posee frutos que se descartan más duros que el progenitor con introgresión silvestre. La evaluación visual de la deshidratación del fruto indica que la mayor parte de los genotipos presenta frutos que al momento del descarte comienzan a arrugarse.

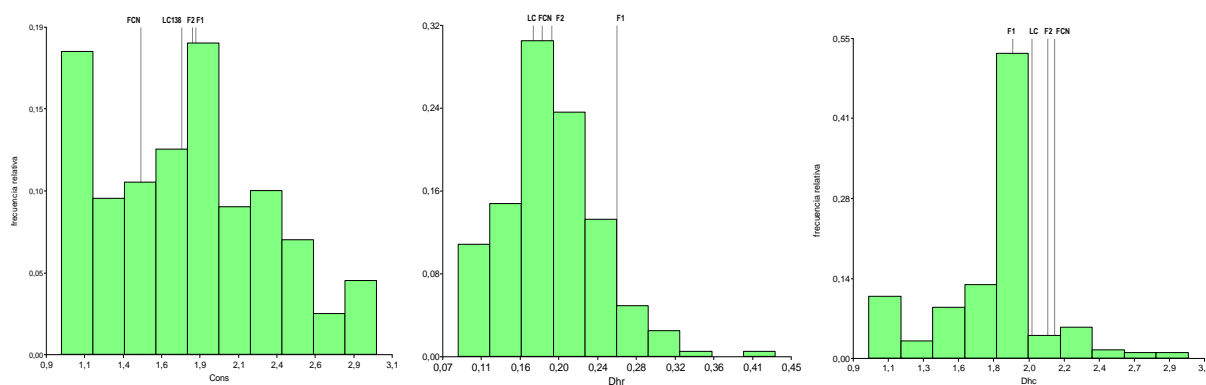


Figura 14. **Variables analizadas asociadas al descarte de frutos.** Frecuencias relativas en población  $F_2$ . Los valores medios de las líneas progenitoras,  $F_1$  y  $F_2$  se indican con líneas verticales de acuerdo con la escala del eje x. Referencias: **Cons**: Consistencia, **Dhr** Deshidratación relativa, **Dhc** Deshidratación cualitativa.

En la Figura 15 se observan gráficas de distribución de frecuencias de variables asociadas a la morfología del fruto. Se destaca que en cuanto a **Pf**, la media de  $F_2$  se ubica próxima al progenitor FCN 93-6-2 destacándose que un 82,8% de los genotipos presenta pesos que superan la media de este progenitor.

También en otras dos variables asociadas a la morfología del fruto, **Alt** y **Diam**, los valores medios en  $F_2$  son próximos a FCN 93-6-2, indicando frutos de menor tamaño que los del padre cultivado (Figura 15). Se detectó segregación transgresiva de **Diam** respecto al padre de menor diámetro ( $X^2_{FCN}=90,16$ ;  $p < 0,0001$ ). Existe amplia variabilidad en cuanto a **For**, lo que representa genotipos con frutos desde formas chatas hasta redondos e incluso algunos genotipos presentan frutos oblongos. La distribución de **Nl** es consistente con **For** en el sentido que mayor número de lóculos se asocia a frutos chatos y la media de  $F_2$  es próxima a FCN 93-6-2 (Figura 15).

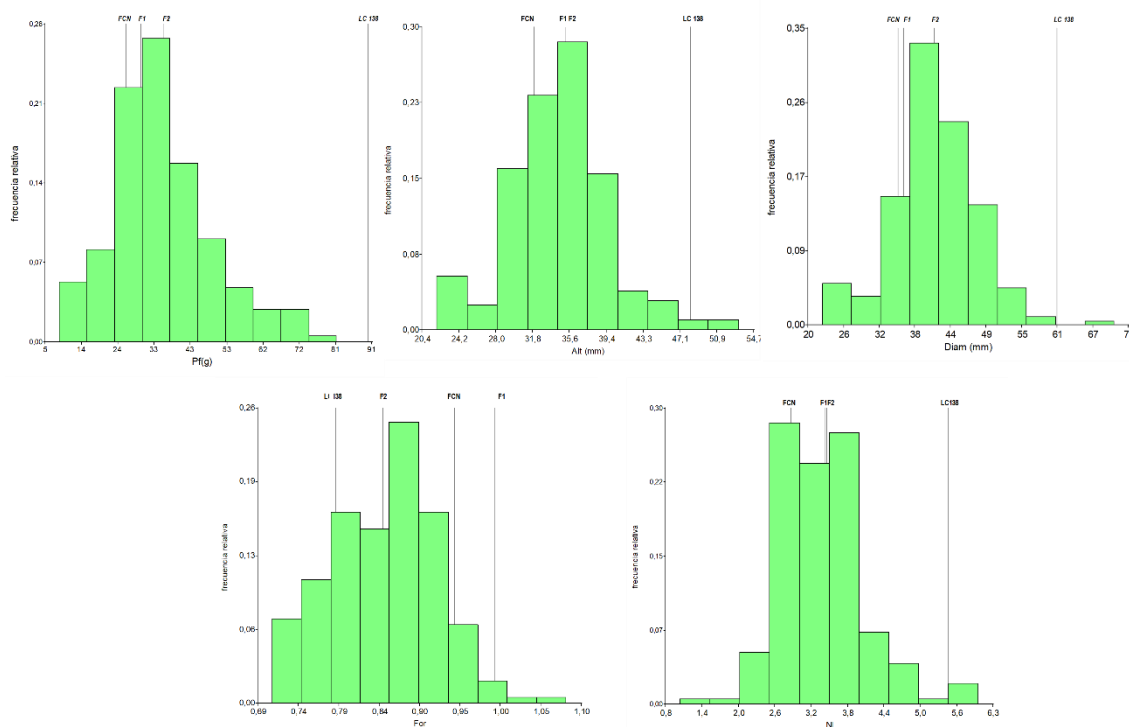


Figura 15. **Variables analizadas asociadas a tamaño y morfología de frutos.** Frecuencias relativas en población F<sub>2</sub>. Los valores medios de las líneas progenitoras, F<sub>1</sub> y F<sub>2</sub> se indican con líneas verticales de acuerdo con la escala del eje x. Referencias: Pf: Peso de fruto (g), Alt: Altura (mm), Diam: Diámetro (mm), For: Forma, NI: Número de lóculos.

La Figura 16 presenta las distribuciones de frecuencias de variables asociadas a color de fruto. Respecto a la variable **Hue** de espacio de color y **Col**, estimada con escala visual, la F<sub>2</sub> presenta valores medios que evidencian genotipos con color rojo más intenso a ambos progenitores, semejantes a F<sub>1</sub>.

Las otras variables asociadas a componentes del espacio color presentan valores medios próximos a los de FCN 93-6-2: **X** (componente rojo), **Y** (luminosidad), **Z** (componente azul), **a\*** (rojo), **b\***(amarillo), **L\***(luminosidad) y **Chroma**. Los valores que presentan estas variables de color asociadas indican que el promedio de los frutos de la F<sub>2</sub> presentaría color rojo y mayor luminosidad, más intenso e incluso supera F<sub>1</sub>.

Para **Hue** se detectó segregación transgresiva respecto a ambos padres ( $X^2_{FCN}=38,41$ ,  $p<0,0001$ ;  $X^2_{LC}=52,15$ ,  $p<0,0001$ ) que representan 9,3% y 10,5% de la F<sub>2</sub> respectivamente. Mientras que para **b\*** y **Chroma** se detectó segregación transgresiva respecto a LC 138 ( $X^2_{LC b^*}=38,41$ ,  $p<0,0001$ ) ( $X^2_{LC Ch}=13,22$ ,  $p=0,0002$ ) que corresponden al 9,3% y 6,4% de los genotipos. Esta situación indica que en F<sub>2</sub> hay genotipos que presentan frutos con más componente amarillo de color y menos luminosos (pálidos) que los de

LC 138. También se detectó segregación transgresiva para **Col** respecto a FCN ( $X^2_{FCN}=374,1$ ,  $p < 0,0001$ ) lo que representa un 23,0% de genotipos de la F<sub>2</sub>.

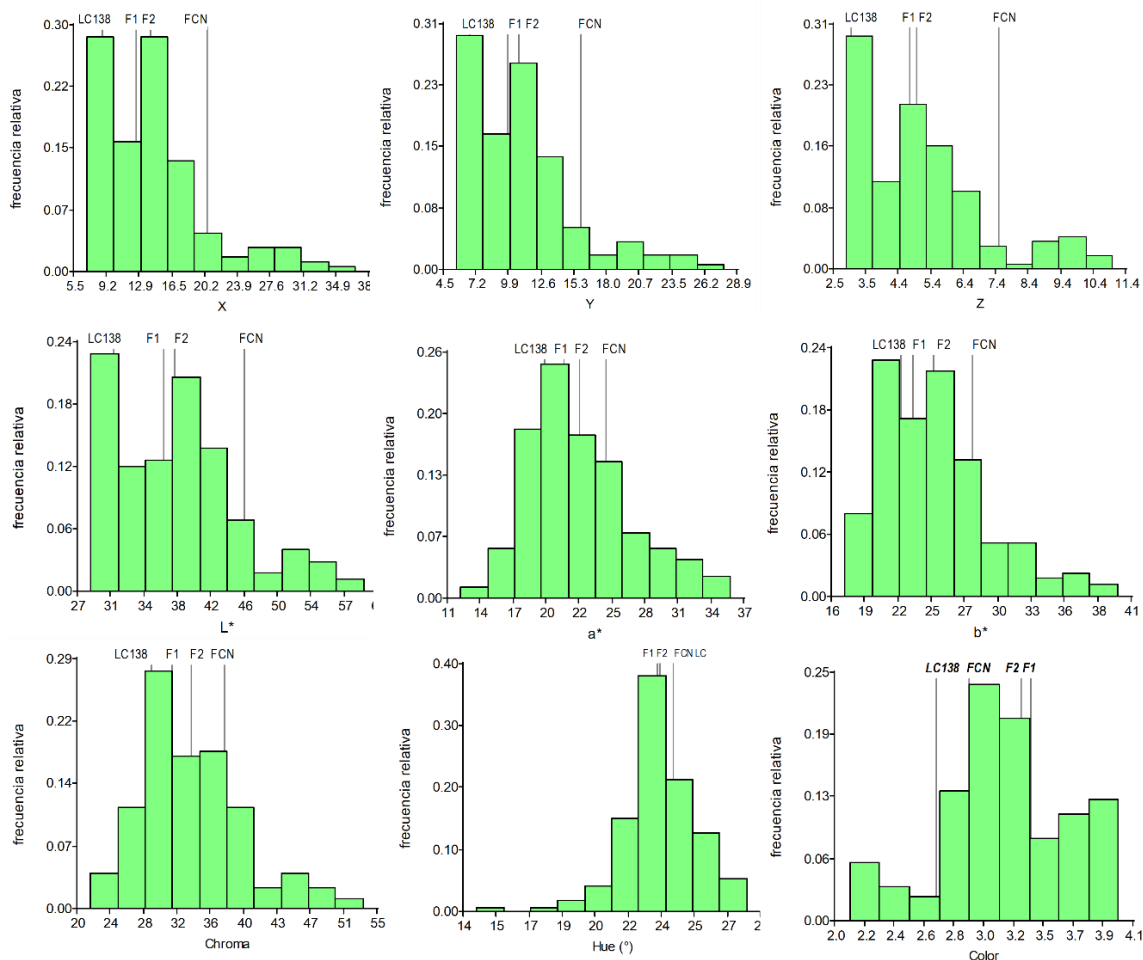


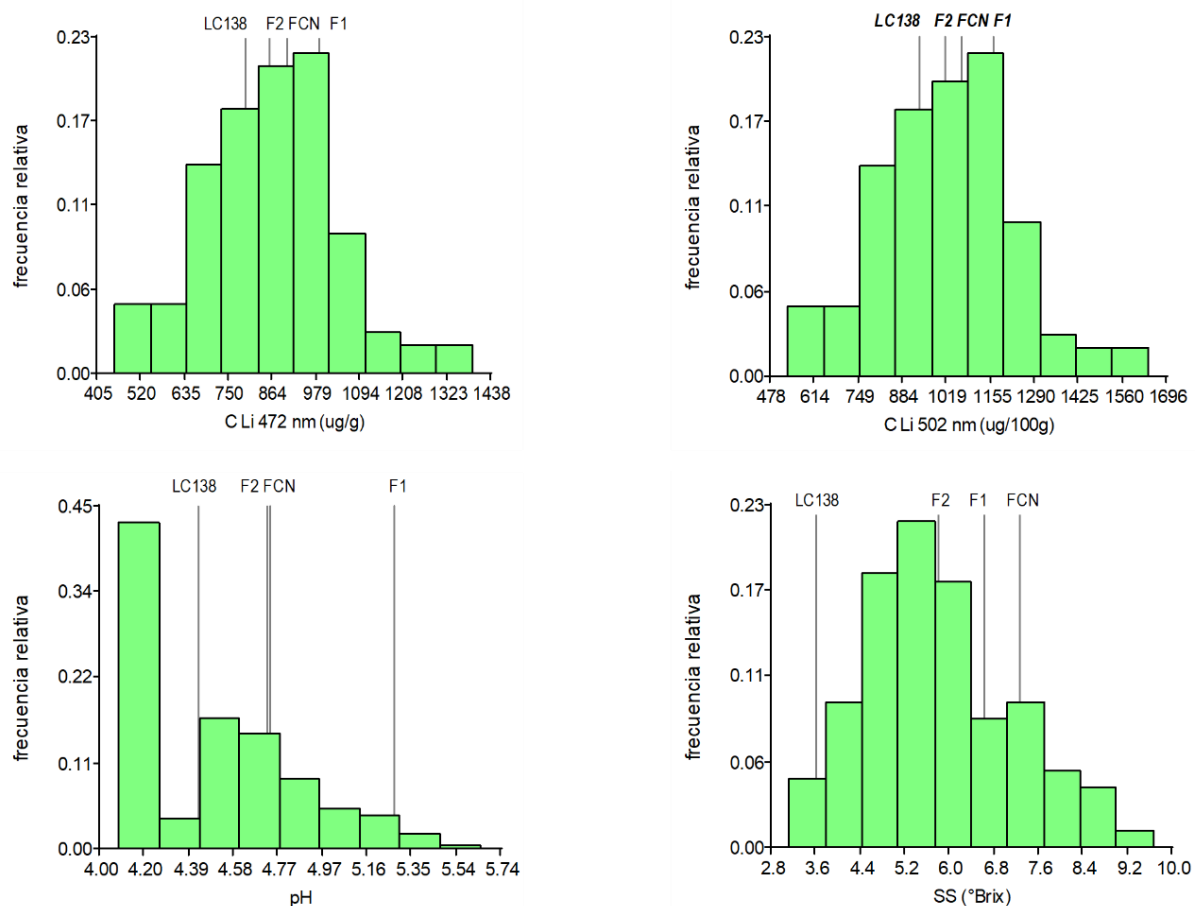
Figura 16. Variables analizadas asociadas al color de fruto. Frecuencias relativas en población F<sub>2</sub>. Los valores medios de las líneas progenitoras, F<sub>1</sub> y F<sub>2</sub> se indican con líneas verticales de acuerdo con la escala del eje x. Referencia: Variables CIE: X (rojo/verde), Y (luminosidad), Z (azul/amarillo), L\* (luminosidad), a\* (rojo), b\* (amarillo), Chroma, Hue y Color (escala modificada de Monforte et al., 2001).

El análisis de *diferencias de color total*, estimadas por las distancias euclídeas en el espacio color ( $\Delta E^*$ ), permitieron reconocer diferencias cuantitativas de color entre líneas y F<sub>2</sub>. La mayor diferencia de color se registró entre LC 138 con F<sub>2</sub> ( $\Delta E^* = 8,12$ ), mientras que la diferencia de color de F<sub>2</sub> con el progenitor con introgresión silvestre fue de 7,63. Entre F<sub>1</sub> y F<sub>2</sub> no se detectaron diferencias de color, ya que el  $\Delta E^*$  estimado fue de 1,96, y  $\Delta E^*$  inferiores a 3, no son perceptibles para el ojo humano (Biedma González, 2019).

En la Figura 17 se muestran las distribuciones de frecuencia de F<sub>2</sub> de variables que se estimaron en frutos cosechados maduros, y que reflejan caracteres asociadas a

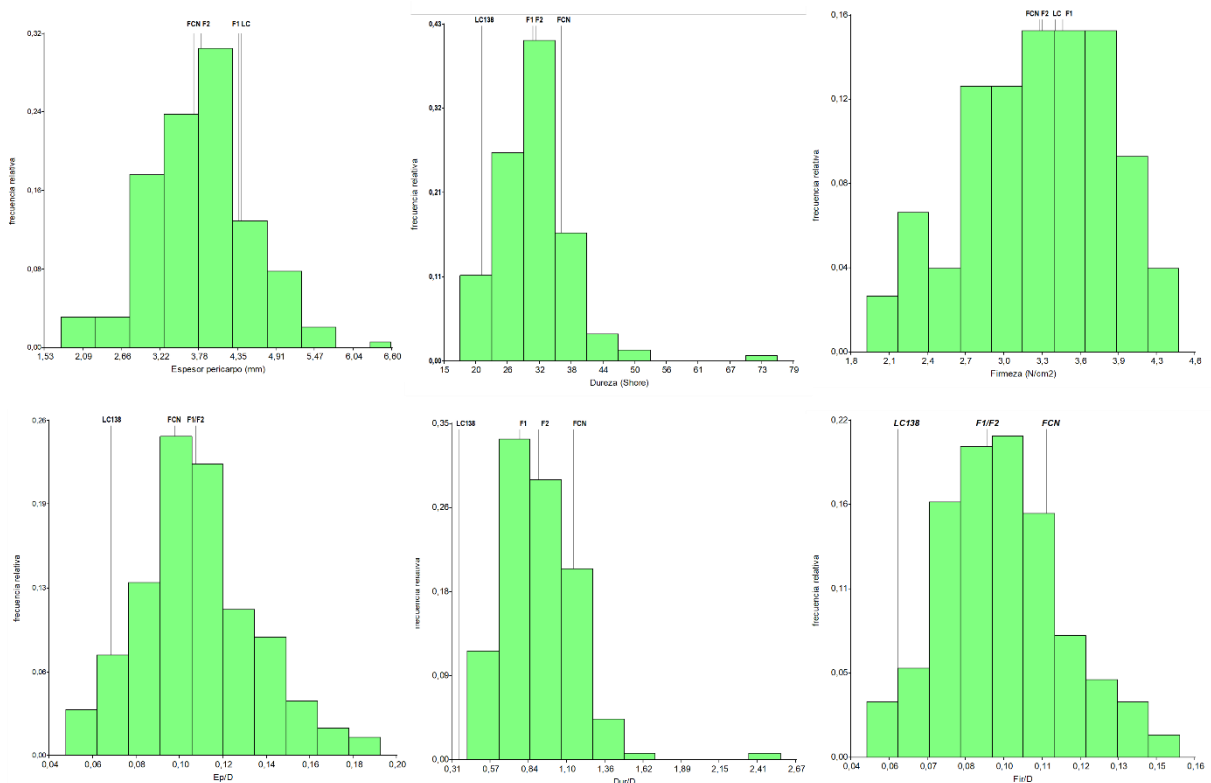
propiedades nutraceuticas. Respecto a la **CLi**,  $F_2$  presenta valores de medias intermedios a los progenitores y alrededor de un 41,0% de los individuos  $F_2$  registraron estimaciones medias mayores al valor medio de la **CLi** obtenido para FCN 93-6-2.

Para las estimaciones a ambas longitudes de onda se detectó segregación transgresiva respecto a las dos líneas parentales, (CLi $\lambda$ 472:  $X^2_{FCN}=6,26$ ,  $p<0,012$ ;  $X^2_{LC}=746,64$ ,  $p<0,0001$ ; CLi $\lambda$ 502:  $X^2_{FCN}=14,77$ ,  $p=0,0001$ ;  $X^2_{LC}=640,7$ ,  $p<0,0001$ ) que representan 5,6%, 40,2%, 7,5% y 37,4% de los genotipos  $F_2$  respectivamente. Considerando las variables que influyen en el sabor del fruto, para **SS** la media de  $F_2$  se ubica más cercana a FCN y para **pH** es casi igual a este progenitor. Se detectó segregación transgresiva respecto a esta línea parental, para **SS**:  $X^2_{FCN}=7,47$ ,  $p<0,006$  y para **pH**  $X^2_{FCN}=31,19$ ,  $p<0,0001$ , detectándose 9 y 13 genotipos transgresivos respectivamente (Figura 17).



**Figura 17 Frecuencias relativas en población  $F_2$  en variables asociadas a propiedades nutraceuticas.** Los valores medios de las líneas progenitoras,  $F_1$  y  $F_2$  se indican con líneas verticales de acuerdo con la escala del eje x. Ref: CLi 462nm: Concentración de licopeno medido a  $\lambda$ 462nm, CLi 502nm: Concentración de licopeno medido a  $\lambda$ 502nm, SS: Sólidos solubles

Las distribuciones de frecuencia de  $F_2$  que se observan en la Figura 18 son de variables asociadas a propiedades biomecánicas del fruto (se estimaron en las mismas muestras de frutos cosechados maduros utilizados para evaluar propiedades nutraceuticas). En la Figura 18 es posible observar que para variables analizadas que se relacionan con propiedades biomecánicas del fruto, tanto para **Fir** como para relaciones **Dur/D** y **Fir/D**, los valores medios de  $F_2$  son próximos al promedio aritmético de los padres, aunque se destaca que para **Fir** las medias de las poblaciones parentales y  $F_2$  son próximas. La media de  $F_1$  se diferencia claramente del resto, representando frutos con mayor *Firmeza*.



**Figura 18 Frecuencias relativas en población  $F_2$  en variables asociadas a propiedades biomecánicas.** Los valores medios de las líneas progenitoras,  $F_1$  y  $F_2$  se indican con líneas verticales de acuerdo con la escala del eje x. Referencias:  $Ep/D$ : Espesor de pericarpio/Diámetro,  $Dur/D$ : Dureza/Diámetro,  $Fir/D$ : Firmeza/Diámetro.

Teniendo en cuenta los efectos del **Ep**, **Dur** como la relación **Ep/D** la media de  $F_2$  es próxima a la de FCN. Se detecta segregación transgresiva respecto a FCN para **Ep** y **Dur**,  $X^2_{Ep}=13,3$ ,  $p<0,0001$  y  $X^2_{Dur}=10,01$ ,  $p<0,0015$ , que representan un 6,2% y 4,8% de genotipos  $F_2$  evaluados para esos caracteres.

Los análisis de segregación transgresiva de este conjunto de variables indican que en la F<sub>2</sub> se detectan genotipos que poseen frutos con mayor **VE**, contenido alto de Sólidos Solubles (valores más altos de °Brix) y mayor **pH**, estas dos últimas combinaciones asociadas a mejor sabor. Además, se detectaron genotipos con segregación transgresiva respecto a FCN 93-6-2 en la evaluación de la variable **Col** que significa que se detectaron individuos de color rojo oscuro. También se destaca que se detectaron genotipos con mayor contenido de licopeno, de mejor consistencia que los del progenitor cultivado.

### 3.1.3.1 Correlaciones fenotípicas y genéticas por fruto

Las correlaciones se analizaron por separado en tres grupos de variables: aquellas tomadas en frutos al estado pintón (**VE, Pf, Dha, Diam, Alt, Dhc, Cons, Col, SS y pH**); el segundo grupo de variables analizadas está constituido por aquellas tomadas para la determinación de color con el sistema CIELab junto a caracteres de jugo (**X, Y, Z, L\*, a\*, b\*, Chroma, Hue, CLiA472, CLiA502, SS y pH**) y el tercer grupo de variables consideradas está formado por las consideradas al evaluar propiedades biomecánicas (**NI, Ep, D1, Dur, Fir**).

Considerando el primer conjunto de variables en la Tabla 11 se indican los estimadores de las correlaciones genéticas (arriba de la diagonal) y fenotípicas (debajo de la diagonal).

Tabla 11. **Estimadores de correlaciones genéticas (arriba de la diagonal) y fenotípicas (debajo de la diagonal) para caracteres de fruto (derecha) y de las correlaciones significativas por planta (izquierda) evaluados en ensayo de Vida en estantería.**

VARIABLES	VE	Pf	Dha	Diam	Alt	For	Dhc	Cons	Col	SS	Ph
VE		0,43**/0,17*	-0,12/-0,42*	0,42*/0,53**	0,89**	-0,25/0,69**	0,95**/0,74**	0	-0,35	-0,60	-0,87
Pf	-0,13		-0,16	0,90**/0,74**	0,99**/0,43*	-0,57*	0	-0,25	-0,51	-0,63*	0,15
Dha	0,58*	-0,12		0/0,87**	-0,79**/0,22*	0,07	0,69**/0,87**	0,36*	-0,15	0,07	-0,01/0,35*
Diam	-0,10	0,87**/0,71**	0		0	-0,60	-0,01/0,41**	-0,40	-0,51	-0,06	-0,10/0,36
Alt	0,08	0,79**/0,82**	-0,01/0,67**	0,80**/0,73**		-0,22	0	0	0	0	0,27*
For	0,29*	-0,06	0,23	-0,31	0,38*/0,54*		0,13	-0,26	0,07	-0,48/0,62*	-0,21
Dhc	-0,24	-0,16	0,03	0,13/0,41**	-0,15	0,03		0,31*/0,36*	0,32*/0,34**	0,96**/0,74**	-0,19/0,81**
Cons	0,27*	0,10	0,25*/0,66*	0,13	0,16	0,06	-0,10		0,30*	-0,15	0,28*/0,29**
Col	-0,02	0,07	-0,07	0,14	0,10	-0,12	-0,07	0,02		0,34*/0,18*	-0,32
SS	0,30*	0,09	0,09	0,06	0,19	0,22	0,03	0,15	0,19		0,28*
Ph	0,35*	0,11	0,03	0,19	0,13	-0,03	0,05	-0,09	0,21	-0,16	

Referencias: VE: Vida en estantería (días) Pf: Peso de fruto (g), Dha: Deshidratación absoluta (g), Diam: Diámetro mayor (mm), Alt: Altura (mm), For: Forma, Dhc: Deshidratación cualitativa, Cons: Consistencia. Col: Color (escala visual Monforte et al, 2001), SS: Sólidos solubles (%), pH acidez del jugo, \*\*indica correlación altamente significativa ( $p \leq 0,01$ ) y \* indica correlación significativa ( $p \leq 0,05$ )

Según se informa en la Tabla 11, en el caso de las 55 correlaciones posibles de cada clase, fenotípicas o genéticas, entre variables consideradas en las muestras analizadas en frutos al estado pintón o al descarte del ensayo de vida en estantería, 10 fenotípicas (18,2%), 16 genéticas (29,9%), resultaron significativas ( $p < 0,01$  o  $p < 0,05$ ). Se destaca que **VE** presenta una alta correlación genética positiva con **Dhc**, **Pf** y **Alt**. También **Alt** y **Diam** presentan alta correlación con **Pf**. La variable **Dhc** presenta correlación genética positiva tanto con el contenido de sólidos solubles y el color, estas dos últimas también muestran correlación positiva entre ellas.

Al analizar las correlaciones entre variables estudiadas en frutos cosechados maduros (Tabla 12), de las 66 correlaciones de cada clase, 27 de las correlaciones fenotípicas (40,9%) y 38 (57,8%) genéticas resultaron significativas. Este mayor porcentaje de correlaciones significativas en este grupo de variables podría explicarse por el hecho de que una gran parte de las variables analizadas corresponden a componentes del espacio color CIELab. Se destacan las correlaciones fenotípicas en tres componentes de color y **CLi** y correlaciones genéticas entre componentes de color y contenido de sólidos solubles.

**Tabla 12. Estimadores de correlaciones genéticas (arriba de la diagonal) y fenotípicas (debajo de la diagonal) para caracteres de fruto (derecha) y de las correlaciones significativas por planta (izquierda) evaluados en muestras para determinación de color, concentración de licopeno, contenido de sólidos solubles y pH.**

Variables	X	Y	Z	L*	a*	b*	Chroma	Hue	CLiλ472	CLiλ502	SS	pH
X		0,99**	0,91**/0,94**	0,97**/0,98**	0,79**/0,68**	0,56**/0,85**	0/0,81**	0,21*/0,52**	-0,27	-0,26	0,38*/0,62**	-0,28/0,65**
Y	0,99**/0,99**		0,93**	0,99**	0,74**/0,62**	0,82**/0,83**	0,84**/0,80**	0,24*/-0,60**	-0,03	-0,03	0,35*/0,62**	-0,59/0,54**
Z	0,94**/0,96**	0,97**/0,99**		0,93**	0,74**	0,68*	0,70**	0,11	-0,10/0,16*	-0,10	-0,07/0,33**	0,41**/0,54**
L*	0,99**/0,99**	0,99**/0,99**	0,98**/0,90**		0,76**/0,61**	0,85**/0,82	0,85**/0,79**	0,24/0,61**	-0,30/-0,23*	-0,30/-0,23*	0,42**/0,74**	0,60**/0,62**
a*	0,88**/0,86**	0,61**/0,78**	0,42*	0,61*/0,78**		0,83**/0,71**	0,90**/0,87**	0,09	0,08	0,08	0,43**	0,75**/0,75**
b*	0,89**/0,96**	0,82**/0,94**	0,67**	0,85**/0,92	0,71*/0,91**		0,99**/0,84**	0,23*/0,25*	-0,37	-0,37	-0,18/0,42**	0,53**/0,32**
Chroma	0,86*/0,94**	0,80**/0,89**	0,61**	0,79**/0,88	0,93**/0,98**	0,92**/0,98**		0,19/0,48**	-0,26	-0,26	0,60**/0,84**	-0,19/0,49**
Hue	-0,03	0,07	0,13	0,06	-0,64	0,09	-0,32		-0,51	-0,51	0,60**	0,43**
CLiλ472	0,03	-0,07	-0,13	-0,06	0,66**/0,71**	-0,08	0,33**/0,53*	-0,99		0,98**	0,65**/0,69**	-0,29/0,60**
CLiλ502	0,03	-0,07	-0,13	-0,06	0,66**	-0,08	0,33**/0,53*	-0,99	0,99**		0,76**/0,69**	-0,06/0,60**
SS	-0,17	-0,18	0,08	-0,16	0,02	0	0,53**	0,13**	0,12	0,11		0,35*/0,23**
pH	-0,13	-0,28	0,01	-0,02	-0,26	-0,30	0,31	-0,16/0,55*	0,10	0,09	0,11	

Referencias: CIE: X (rojo/verde), Y (luminosidad), Z (azul/amarillo), L\*(luminosidad), a\*(rojo), b\*(amarillo), Chroma, Hue Sistemas XYZ y CIELab. CLi λ 472: concentración de licopeno estimada a λ 472nm, CLi λ 502: concentración de licopeno estimada a λ 502nm (μg/100g), SS: Sólidos solubles (%), pH acidez del jugo. \*\*indica diferencias altamente significativas ( $p \leq 0,01$ ) y \* indica diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ ).

El otro grupo de variables analizadas corresponde a la muestra de frutos, cosechados también maduros, de los distintos genotipos para la evaluación de variables asociadas a propiedades biomecánicas. Resultando significativas tres (30,0%) correlaciones fenotípicas y tres (30,0%) genéticas de las diez evaluadas (Tabla 13). Los estimadores de correlación para **NI** con **D1**, para **Dur** con **Ep** y con **Fir** indican que estas características están positiva y estrechamente asociadas genéticamente.

Tabla 13. **Estimadores de correlaciones genéticas (arriba de la diagonal) y fenotípicas (debajo de la diagonal)** para caracteres de fruto y de las correlaciones significativas por planta (izquierda) evaluados en muestras para determinación de propiedades biomecánicas

Variables	NI	Ep	D1	Dur	Fir
NI		0,81**/0,75**	0,60**	-0,02/0,89**	0,06/0,54**
Ep	0,23*		0	0,46**	0,07
D1	0,11	0,27*		-0,08	0,06
Dur	0,02	-0,14	0,61*		0,35*/0,50**
Fir	-0,06	-0,08	-0,05	0,14	

Referencias: NI Número de lóculos, Ep: Espesor del pericarpio (mm), D1: Diámetro mayor (mm), Dur: Dureza (Shore) y Fir: Firmeza (N/cm<sup>2</sup>). \*\*indica diferencias altamente significativas ( $p \leq 0,01$ ) y \* indica diferencias significativas ( $p \leq 0,05$ )

### 3.1.3.2 Correlaciones fenotípicas y genéticas por planta

Dado que se habían estimado algunas en frutos destinados al ensayo de vida en estantería y otras en frutos cosechados rojos se efectuó un análisis de correlaciones de todas las variables considerando los datos por planta. Este tratamiento de los datos permitió detectar relaciones entre variables que no pudieron compararse al utilizar la información obtenida de las estimas de correlaciones considerando la información por fruto.

En las Tablas 11 a 13 se informan los valores de 63 (21,0%) correlaciones fenotípicas y 115 (38,3%) genéticas que resultaron significativas de las 300 estimadas para cada clase de correlación.

Analizando los resultados de comparar los datos por fruto y por planta, respecto a las correlaciones fenotípicas, 40 de las correlaciones por fruto resultaron significativas ( $p < 0,01$  o  $p < 0,05$ ) representando un 30,5%, mientras que para las correlaciones por planta el porcentaje fue menor (21,0%). Al considerar la estimación de correlaciones genéticas se observó una situación similar que para las correlaciones fenotípicas. En el análisis por fruto el 42,0% de los contrastes indicó correlación genética significativa. En el análisis de contrastes por planta el porcentaje de correlación genética significativa fue del 38,3%. La comparación de resultados de ambos análisis (por fruto y por planta) evidenció que el 57,5% de correlaciones fenotípicas se detectaron en las dos comparaciones (23 de 40) y respecto al porcentaje de correlaciones genéticas significativas en común entre ambos análisis fue de 71,9% respecto a las detectadas en las comparaciones por fruto (39 de 55).

Al considerar las correlaciones observadas en ambas comparaciones se detectó que en el caso de las fenotípicas por planta el 91,3% (21) presentaron valores semejantes, el 4,4% valores más altos y también el 4,4% más bajos. En el caso de las correlaciones genéticas 57,0% (22) mostraron valores semejantes, un 23,0% resultaron mayores (9) y el 15,0% tuvieron valores menores a las correlaciones por fruto.

Considerando correlaciones genéticas obtenidas se destaca que la variable **VE** correlacionó de manera positiva con **Pf** y **Dhc** (Tabla 11). Además, mostró correlaciones positivas con **For** ( $r=0,69^{**}$ ), **Dha** ( $r=-0,42^{**}$ ) y fue posible, al considerar el análisis por plantas, detectar correlaciones de **VE** con variables asociadas a la consistencia del fruto al estado rojo: **Dur** ( $r=0,74^{**}$ ), **Fir** ( $r=0,20^{**}$ ); con variables de color como **X** ( $r=0,99^{**}$ ), **Y** ( $r=0,83^{**}$ ), **Z** ( $r=0,92^{**}$ ), **L\*** ( $r=0,91^{**}$ ), **b\*** ( $r=0,88^{**}$ ) y con **CLi** ( $r=0,22^{**}$ ).

En el análisis por planta **Pf** además de correlacionar con **Diam** y **Alt** (Tabla 11) evidenció correlación alta y positiva con **NI** ( $r=0,72^{**}$ ) y con **Fir** ( $r=0,45^{**}$ ). En el caso de la variable **Dha**, además de correlacionarse, como lo hizo en el análisis por fruto con **Dhc** y **Diam**, mostró correlación positiva con **Fir** ( $r=0,27^{**}$ ), **NI** ( $r=0,21^{**}$ ) y algunas variables de color **X** ( $r=0,94^{**}$ ), **Y** ( $r=0,99^{**}$ ), **Z** ( $r=0,98^{**}$ ), **L\*** ( $r=0,91^{**}$ ), **a\*** ( $r=0,81^{**}$ ) **b\*** ( $r=0,77^{**}$ ). En el caso de **Dhc**, se correlacionó positivamente con **Cons** tanto en el análisis por fruto como por planta. Esta correlación indica que los frutos que al descarte estaban más deshidratados también estaban más blandos (Tabla 11).

En cuanto a **NI** además de correlacionarse como ya se indicó de manera positiva con **Pf**, evidenció correlaciones altas y positivas con otra variable asociada a tamaño **Diam** ( $r=0,95^{**}$ ) y con variables consideradas al momento del descarte como registraron **Cons** ( $r=0,94^{**}$ ) que indica que frutos con mayor número de lóculos están más blandos al momento del descarte. También **NI** en el análisis por planta como lo hizo por fruto, evidenció correlaciones con variables asociadas a la consistencia del fruto rojo **Dur** y **Fir** (Tabla 13).

Resultaron también interesantes las correlaciones genéticas entre **Dur** con variables de color **Col** ( $r=0,67^{**}$ ), **a\*** ( $r=0,76^{**}$ ), **b\*** ( $r=0,46^{**}$ ), **Chroma** ( $r=0,44^{**}$ ) y variables asociadas a propiedades nutraceuticas y sabor: **CLi** ( $r=0,97^{**}$ ) y **SS** ( $r=0,59^{**}$ ). También se detectaron correlaciones positivas para **Fir** con **X** ( $r=0,35^{**}$ ), **Y** ( $r=0,33^{**}$ ), **L\*** ( $r=0,37^{**}$ ), **a\*** ( $r=0,76^{**}$ ), **b\*** ( $r=0,51^{**}$ ), **Chroma** ( $r=0,56^{**}$ ), **CLi** ( $r=0,58^{**}$ ) y **pH** ( $r=0,65^{**}$ ).

En cuanto a correlaciones fenotípicas resultan interesantes las de **SS** con **VE** ( $r=0,27^*$ ) y con **Pf** ( $r=0,59^*$ ). Se destacaría que la pérdida de agua estimada en g (**Dha**) correlacionó positivamente con **Ep** ( $r=0,35^{**}$ ) y **NI** ( $r=0,35^{**}$ ) y variables asociadas a

propiedades nutritivas y sabor: **CLi** ( $r=0,85^{**}$ ), **SS** ( $r=0,59^{**}$ ) y **pH** ( $r=0,63^{**}$ ). También la variable que estimó la deshidratación al momento de descarte **Dhc** en este análisis por planta mostró correlación positiva con **Dur** ( $r=0,77^{**}$ ) y **pH** ( $r=0,55^{**}$ ).

En cuanto a variables de consistencia al estado rojo, se encontró correlación positiva de **For** con **Dur** ( $r=0,62^{**}$ ) y con **Fir** ( $r=0,73^{**}$ ), mientras que con **NI** se detectó correlación negativa ( $r=-0,83^{**}$ ) indicando que frutos con menor relación ancho/diámetro (más chatos) poseen mayor número de lóculos.

Al igual que con las correlaciones genéticas, **Hue** mostró correlación positiva con **CLi472** ( $r=0,53^{**}$ ), **pH** ( $r=0,55^{**}$ ), **Dur** ( $r=0,44^*$ ) y **Fir** ( $r=0,71^{**}$ ).

Las variables del espacio color CIELab, igual que considerando los datos por fruto, mostraron correlaciones fenotípicas entre ellas y con valores semejantes, lo mismo ocurrió con **pH** y **SS** (Tabla 12).

En general, atendiendo los resultados de correlaciones genéticas, que son las que revisten importancia debido a las consecuencias para el mejoramiento, se observó tanto al considerar correlaciones por fruto y por planta que incrementos en **VE** conllevan un leve aumento en el peso del fruto, y se observó también una vinculación positiva entre **VE** y **Diam**. En ese sentido resulta interesante que, en el análisis por planta (genotipo), **VE** correlacionó positivamente con **Dur** y **Fir** y a su vez **Fir** mostró correlación positiva con **Pf**. También en ambos análisis se observó correlación de **VE** y **Dhc** que podría asociarse a propiedades biomecánicas de la cubierta del fruto. El análisis por planta permitió observar correlaciones positivamente interesantes en el sentido que mayor **VE** se asoció a mayor contenido de licopeno. Otro conjunto de correlaciones genéticas interesantes observadas por fruto y por planta son las de **SS** con **Col** y variables de CIE que indican mayor **SS** en frutos con coloración roja y mayor luminosidad. El análisis de la correlación de **For** con **Fir** indicaría una tendencia a que frutos redondeados presenten mayor resistencia a la deformación. Esta situación podría vincularse a cuestiones geométricas, considerando que las formas esféricas son más resistentes a la deformación, ya que presentan una relación menor de superficie en contacto con el exterior considerando su volumen, respecto a otras formas geométricas. También dentro de estas correlaciones esperadas podrían mencionarse las de **Dur** con **Ep** y con **Fir**. Se destaca que en el análisis por planta se detectaron correlaciones entre **CLi** y componentes del espacio color.

## 3.2. CONSTRUCCIÓN DE MAPA GENÉTICO Y DETECCIÓN DE QTL

### 3.2.1. Mapa genético de FCN 93-6-2

En la Tabla 14 se muestran los resultados de la evaluación de los 188 microsatélites distribuidos en los 12 cromosomas. Del total de marcadores moleculares considerados, 17 no amplificaron en ninguna de las muestras de los parentales (Uco Plata INTA y FCN 3-5, *S. habrochaites*) ni en FCN 93-6-2, además cuatro marcadores SSR en FCN 93-6-2 no mostraron resultados repetibles. Como se indicó en la metodología ante un genotipado dudoso se hicieron tres repeticiones y en estos casos los resultados fueron contradictorios. De los 167 restantes que resultaron aptos para el análisis de introgresión, 19 fueron monomórficos lo que representa el 11,4% de los marcadores informativos analizados. El 88,6% de los microsatélites restante evidenció polimorfismo. En FCN 93-6-2, considerando los 148 marcadores que resultaron polimórficos, el 97,3% de los marcadores correspondió a Uco Plata INTA y el 2,7% a FCN 3-5 (*S. habrochaites*). Los marcadores de *S. habrochaites* en FCN 93-6-2 permitieron reconocer cuatro introgresiones distribuidas en dos cromosomas. Estos segmentos se localizaron en el cromosoma 5, indicado por el SSR162 y en el cromosoma 11, indicados por los SSR80, SSR67 y TES1695. En el caso de los marcadores del cromosoma 11 dos se ubican en el brazo corto (SSR80 y SSR67) y el otro en el brazo largo (Tabla 14, Figuras 20 y 21).

La introgresión detectada en el cromosoma 5 (indicada por el SSR 162) según EXPEN2000, sería de 5,75 cM, considerando que se encuentra en un extremo del cromosoma entonces se considera su extensión respecto a un solo marcador flanqueante.

En el cromosoma 11, los SSR167 y SSR80 según EXPEN2000 se separan a una distancia de 4cM. Entonces, podría considerarse que el “segmento introgresado” indicado por la posición de los marcadores flanqueantes, tendría 6,75 cM. El microsatélite TES1695 se localiza en el otro brazo, en el extremo del cromosoma. La distancia al marcador flanqueante teniendo en cuenta el marcador adyacente informativo (SSR46), el segmento introgresado podría alcanzar 38,51cM.

Tabla 14. **Microsatélites evaluados**: localización cromosómica y caracterización de FCN 93-6-2.

Cr	Microsatélite	Pos (cM)	FCN 93-6-2	Cr	Microsatélite	Pos (cM)	FCN 93-6-2
1	SSR478	0,00	Monom	1	SSR156	146,00	SL
1	SSR92	0,00	SL	1	SSR37	146,50	SL
1	TES1991	14,72	NA	1	SSR595	147,00	SL
1	SSR192	31,50	SL	1	SSR582	148,00	SL
1	SSR98	32,00	SL	1	SSR288	158,50	SL
1	SSR266	32,70	SL	1	SSR65	159,00	SL
1	SSR61	33,00	NA	2	SSR448	0,00	NA
1	SSR336	34,30	Monom	2	SSR57	4,50	SL
1	SSR51	39,50	SL	2	SSR586	6,00	SL
1	SSR589	39,70	SL	2	SSR40	22,00	SL
1	SSR134	43,40	SL	2	SSR66	25,00	Monom
1	SSR270	46,00	SL	2	SSR295	28,00	SL
1	SSR316	46,70	SL	2	SSR104	36,50	Monom
1	SSR105	51,00	SL	2	SSR96	36,50	Monom
1	SSR75	53,50	SL	2	SSR356	44,00	SL
1	SSR135	54,00	SL	2	SSR349	47,50	SL
1	SSR29	91,00	Monom	2	SSR605	47,05	SL
1	SSR222	97,50	SL	2	SSR103	51,00	SL
1	SSR150	115,50	SL	2	SSR5	53,00	Monom
1	SSR308	121,00	SL	2	SSR50	70,50	SL
1	SSR42	122,00	SL	2	SSR26	77,50	SL
1	SSR346	125,00	SL	2	SSR32	78,00	SL
1	SSR9	134,00	SL	2	SSR331	78,00	SL
1	SSR572	136,50	SL	2	SSR598	78,00	SL
1	SSR341	137,50	SL	2	SSR32	78,00	SL
1	SSR117	138,00	SL	2	SSR331	78,00	SL

Cr	Microsatélite	Pos (cM)	FCN 93-6-2	Cr	Microsatélite	Pos (cM)	FCN 93-6-2
2	SSR580	78,00	SL	4	SSR43	14,00	SL
2	SSR287	107,00	SL	4	SSR593	15,00	SL
2	SSR125	110,00	SL	4	TES0491	33,78	SL
3	TES0894	15,75	SL	4	SSR603	37,00	SL
3	TES0480	35,64	SL	4	TES0491	44,78	NA
3	TGS2314	51,49	Monom	4	TES0476	46,70	NA
3	TES1297	53,09	Monom	4	SSR86	50,50	SL
3	SSR86	54,00	DI	4	SSR450	54,50	SL
3	SSRSH50753	72,60	SL	4	SSR306	56,00	SL
3	SSR111	73,90	SL	4	SSR310	58,00	SL
3	SSR231	75,40	SL	4	SSR94	60,00	SL
3	SSR330	75,50	SL	4	SSR555	61,50	SL
3	TES0056	85,69	SL	4	TES1364	81,07	SL
3	SSR22	99,00	SL	4	SSR214	95,00	SL
3	TES 324	108,18	SL	4	SSR293	95,00	Monom
3	SSR601	112,00	Monom	4	SSR146	102,00	SL
3	TES1026	112,66	SL	4	TES1225	124,90	SL
3	SSR320	158,00	SL	4	SSR 293	129,00	DI
3	SSR31	162,00	SL	4	SSR188	135,50	NA
3	SSR201	162,00	SL	4	SSRSH60800	137,00	SL
3	SSR14	162,50	SL	5	SSR62	10,50	Monom
3	SSR11	164,00	SL	5	SSR325	18,50	SL
3	SSR300	166,00	Monom	5	SSR602	27,00	SL
3	SSR27	169,00	SL	5	SSR13	28,00	SL
3	SSR290	171,00	NA	5	SSR115	35,00	SL
4	SSR296	0,00	NA	5	TGS 1499	63,98	SL
4	SSR72	0,00	SL	5	TGS0669	79,89	SL

Cr	Microsatélite	Pos (cM)	FCN 93-6-2	Cr	Microsatélite	Pos (cM)	FCN 93-6-2
5	TGS1544	80,37	SL	8	SSR38	55,00	SL
5	SSR49	106,00	SL	8	SSR594	55,00	SL
5	SSR590	107,50	SL	8	TES0741	71,51	SL
5	SSR18031	119,00	NA	8	SSRSH105694	87,00	SL
5	SSR162	119,00	SH	8	TES0537	103,13	SL
6	SSR48	6,00	Monom	9	SSR340	18,00	Monom
6	SSR47	6,50	SL	9	SSR73	32,00	DI
6	SSR128	35,00	SL	9	SSR69	37,00	SL
6	SSR326	39,00	SL	9	SSR70	42,00	SL
6	SSR578	44,00	SL	9	TES0551	46,18	SL
6	SSR350	101,00	SL	9	TES1246	50,33	SL
6	SSR122	101,00	SL	9	SSR99	50,35	SL
7	SSR241	0,00	SL	9	SSR237	50,37	SL
7	SSR108	0,00	SL	9	SSRSH56555	50,40	Monom
7	SSR285	2,00	NA	9	SSR28	50,45	SL
7	SSR52	3,00	SL	9	SSR19	51,00	SL
7	SSR286	12,00	SL	9	SSR110	55,70	SL
7	SSR276	18,00	Monom	9	SSR383	57,30	SL
7	SSR304	30,50	SL	9	TES0226	66,04	NA
7	SSR557	45,90	SL	9	SSR112	80,00	SL
7	SSR45	60,00	SL	9	SSR599	103,00	SL
8	SSR344	4,00	SL	9	SSR333	109,00	NA
8	SSR244	7,00	SL	10	SSR4SH102358	0,00	SL
8	SSR327	22,50	SL	10	SSR34	25,30	Monom
8	SSR15	22,70	SL	10	SSR596	25,70	Monom
8	SSR335	49,70	SL	10	SSR4	30,00	SL
8	SSR63	50,70	SL	10	SSR301	33,70	SL

Cr	Microsatélite	Pos (cM)	FCN 93-6-2	Cr	Microsatélite	Pos (cM)	FCN 93-6-2
10	SSR526	33,70	SL	11	SSR46	40,00	SL
10	SSR318	34,50	SL	11	TGS0340	59,05	NA
10	SSR248	35,00	SL	11	TES0899	76,82	SL
10	SSR360	39,00	SL	11	TES0813	93,30	SL
10	SSR159	46,00	Monom	11	TES0713	97,82	NA
10	SSR85	55,00	SL	11	TES1695	117,02	SH
10	SSR74	74,00	SL	12	SSR20	58,20	SL
10	SSR223	75,00	SL	12	SSR124	60,00	SL
10	SSR 479	86,00	DI	12	SSR44	60,00	SL
10	TES1966	88,92	NA	12	SSR636	61,00	NA
11	SSR80	20,00	SH	12	SSR 345	72,50	SL
11	SSR67	24,00	SH	12	TES0112	83,46	NA
11	SSR76	37,50	SL				

Referencias: Cr: cromosoma. Pos: posición. Nomenclatura de microsatélites: SSR tomado de - EXPEN2000/EXPIMP2008. TES tomado de Kazusa Genome Tomato Database. SL: alelo de *S. lycopersicum*. SH: alelo de *S. habrochaites*. NA: no amplifica. DI: Difícil identificación confusa. Monom: monomórfico. Sombreado en gris destacan introgresiones en FCN 93-6-2 de *Solanum habrochaites*

En términos de la localización de los marcadores en mapa según las bases de datos EXPEN 2000, EXPIMP 2008 y Kazusa F2 2000, la longitud total del genoma analizado fue de 1245,6 cM. El total de esta extensión de genoma considerado se distribuye como se observa en la Figura 19, con 955,6 cM de *S. lycopersicum*, que representa el 76,72%. Por otro lado, la extensión de genoma de *S. habrochaites* en FCN 93-6-2 resultó en 56,9 cM, es decir un 4,57%. Las longitudes de marcadores monomórficos y que no amplificaron o fueron no posibles de interpretación representaron el 10,57% y los marcadores monomórficos el 8,15% de las extensiones consideradas.

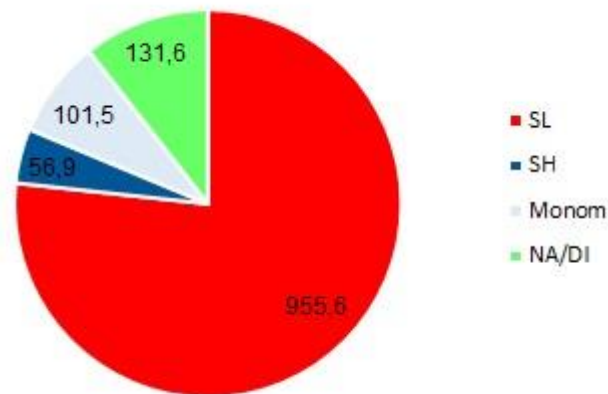


Figura 19: Distribución de la extensión de germoplasma (en cM) analizado en la línea de premejora FCN 93-6 según localización de marcadores reportados EXPEN 2000, EXPIMP 2008 y Kazusa F2 2000. SL: *S. lycopersicum*. SH: *S. habrochaites*. Monom: Monomórficos. NA/DI No amplifica o de difícil interpretación.

En la Figura 20 se observan fotografías de patrón de banda de dos marcadores monomórficos. Respecto a la distribución de esta clase de marcadores se destaca que se detectaron en 8 de los 12 cromosomas. En los cromosomas 6 y 8 todos los marcadores probados evidenciaron germoplasma cultivado (Figura 21).

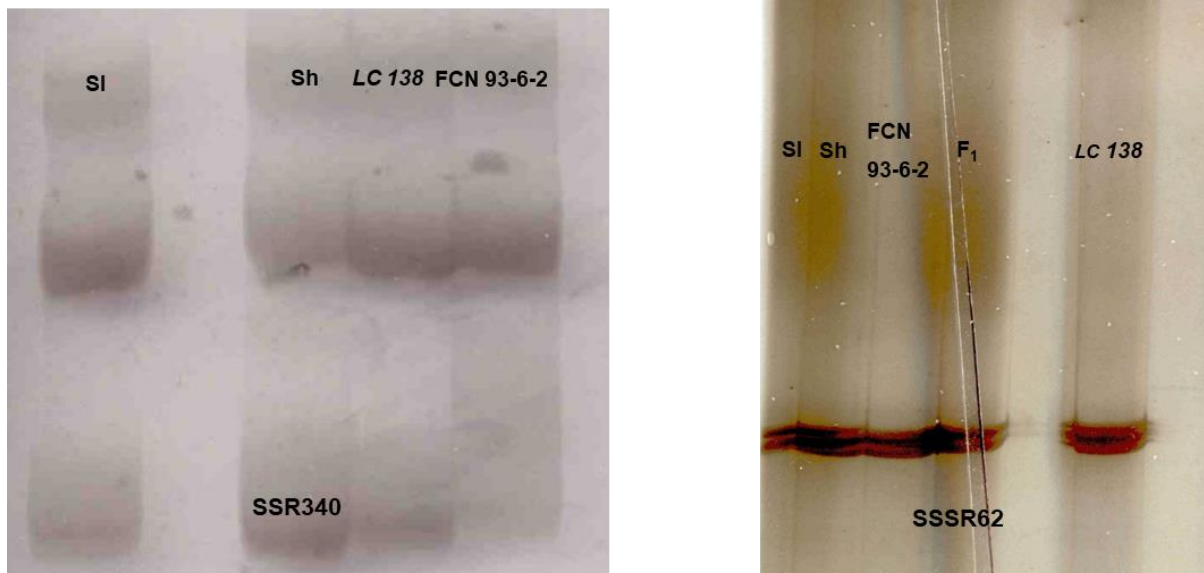


Figura 20: Patrón de bandas SSR340 (monomórfico, cromosoma 9) y SSSR62 (monomórfico, cromosoma 5) en genotipos evaluados. SI: *S. lycopersicum*. Sh: *S. habrochaites*. F<sub>1</sub>: F<sub>1</sub> (FCN 93-6-2 x LC 138), LC 138 y FCN 93-6-2.

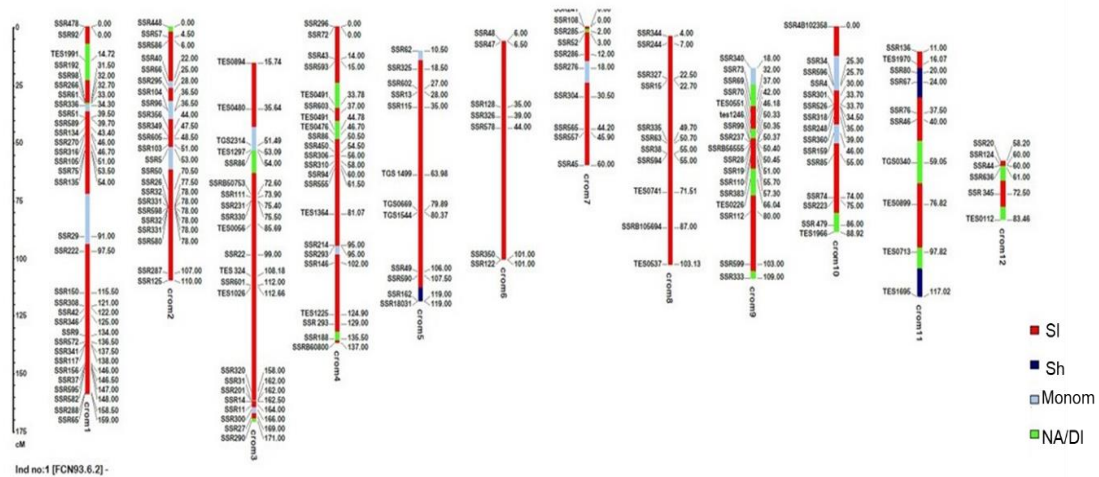


Figura 21: Mapa genético de la línea de premejora FCN 93-6-2 con marcadores microsatélites. Para cada cromosoma la izquierda figura el nombre del microsatélite, a la derecha la distancia en cM con base en EXPEN20007, EXPIMP 2008 y Kazusa F<sub>2</sub> 2000. SI: *S. lycopersicum*. Sh: *S. habrochaites*. Monom: Monomórficos. NA/DI: No amplifica o de difícil interpretación.

### 3.2.2 Introgresión de germoplasma silvestre en línea de premejora FCN 93-6-2

En la evaluación de la línea de premejora FCN 93-6-2 por marcadores en el cromosoma 5, se efectuó el análisis con 11 marcadores microsatélites (Tabla 14, Figura 22). En este cromosoma el SSR62 resultó monomórfico respecto a los parentales (*S. lycopersicum* y *S. habrochaites*) y el SSR162 evidenció el mismo patrón de bandas que *S. habrochaites*, indicando introgresión de germoplasma silvestre en su genoma (Figura 23).

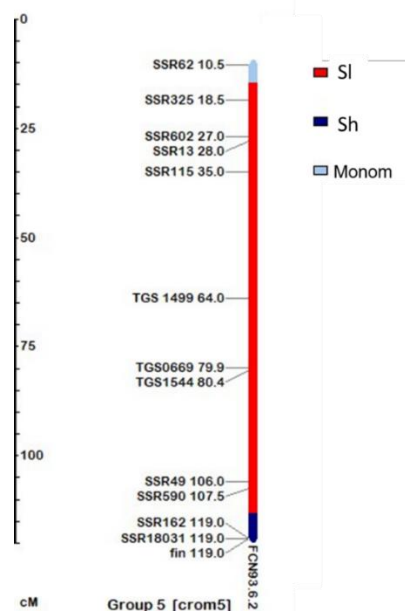


Figura 22: Localización de introgresión delimitada por SSR162 en cromosoma 5 y del marcador monomórfico SSR62. Izquierda, nombre del microsatélite y distancia en cM con base en EXPEN20007, EXPIMP 2008 y Kazusa F<sub>2</sub> 2000. SI: *S. lycopersicum*, Sh: *S. habrochaites*. Monom: Monomórfico.

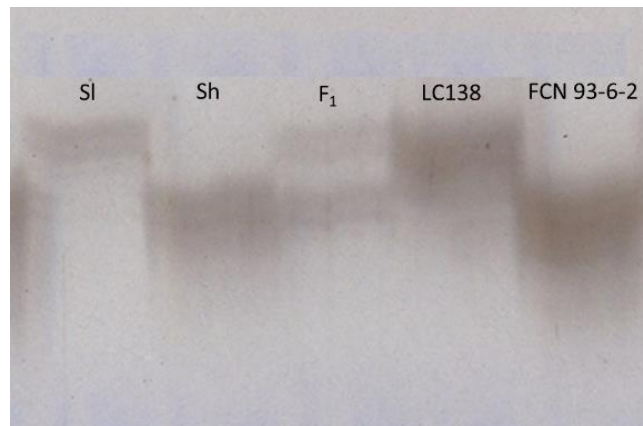


Figura 23: Patrón de bandas SSR162 (cromosoma 5) en genotipos evaluados. Sl: *S. lycopersicum*. Sh: *S. habrochaites*. F<sub>1</sub>: F<sub>1</sub> (FCN 93-6-2 x LC 138). LC 138. FCN 93-6-2.

En la evaluación se contó con un solo marcador, SSR590, que flanqueó a SSR162. Este marcador flanqueante en la línea FCN 93-6-2 mostró el mismo patrón característico de *S. lycopersicum*. Según el mapa EXPEN 2000 (<https://solgenomics.net/marker>) este marcador se localiza a 107,5cM del cromosoma 5. Mientras que en el otro extremo del SSR162 no se logró probar ningún otro marcador. Así, la extensión del segmento introgresado que podría plantearse se extendería al menos por 5,75cM. Este segmento corresponde a un 4,8% de la longitud del cromosoma, considerando el barrido que se efectuó con los marcadores SSR. Aunque podría considerar que el segmento introgresado es de mayor extensión, teniendo en cuenta que no fue posible probar ningún marcador contiguo al otro extremo del SSR162.

El análisis en el cromosoma 11 se efectuó con 11 marcadores microsatélites. Los marcadores SSR80, SSR167 y TES1695 en la evaluación de la línea FCN 93-6-2 son indicadores de introgresión de germoplasma silvestre (Figura 24, Tabla 14). En la Figura 25 se observan patrones de bandas característicos de *S. habrochaites*, para cada uno de los marcadores.

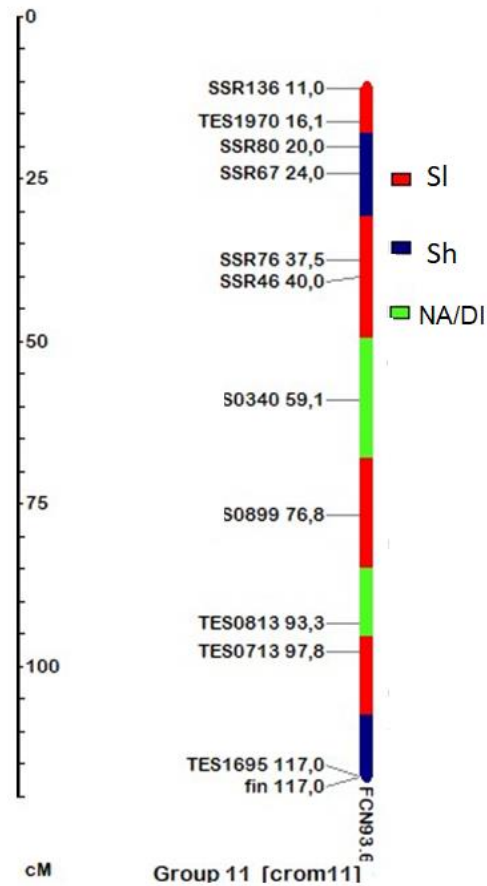


Figura 24: Localización de introgresiones delimitadas por los SSR67, SSR80 y TES1695 en cromosoma 11. Izquierda, nombre del microsatélite y distancia en cM con base en EXPEN20007EXPIMP 2008 y Kazusa F2 2000. SL: *S. lycopersicum*, SH: *S. habrochaites*, NA/DI No amplifica o de difícil interpretación.



Figura 25: Patrón de bandas SSR80, SSR67 y TES1695 (cromosoma 11) en genotipos evaluados. SL: *S. lycopersicum*, SH: *S. habrochaites*, F1: F1 (FCN 93-6-2-x LC 138), LC 138 y FCN 93-6-2.

En el caso de los marcadores SSR80 y SSR167, que se ubican de manera contigua, muestran patrón de bandas de *S. habrochaites* (Figura 24). Considerando sólo la ubicación

de ambos marcadores podría plantearse que el segmento introgresado de germoplasma silvestre tendría una extensión de al menos 10 cM que es la distancia reportada entre ellos según EXPEN 2000 (<https://solgenomics.net/marker>). Aunque también es posible considerar que los límites máximos de la introgresión están dados por los marcadores que flanquean a SSR80 y SSR67, que evidenciaron germoplasma de *S. lycopersicum*. Ante esta situación, podría plantearse que la longitud del segmento introgresado es de 18,43 cM, considerando que el TES1970 se mapeo a 19,07 cM y el SSR76 a 37,5 cM.

El marcador TES1695 indicó la presencia de otro fragmento introgresado en el cromosoma 11, en este caso ubicado en el extremo inferior del cromosoma (Figura 24, Tabla 14). Esta introgresión mostró la misma situación que la del fragmento introgresado asociado al SSR162 del cromosoma 5, ya que se contó con información de un solo marcador adyacente, el TES0813 ubicado a 93,30 cM. Considerando esta situación, el software GGT plantea que el segmento introgresado tendría una extensión de 11,95 cM, dado que considera el límite de introgresión a la mitad de la distancia entre ambos marcadores. También es posible plantear una extensión máxima de 23,72 cM si se considera como límite la posición del marcador TES0813 (posicionado a 93,3 cM), que evidenció presencia de genoma de *S. lycopersicum*.

Teniendo en cuenta todos los marcadores utilizados para la caracterización de Uco Plata y FCN 3-5 (seleccionada de la accesión silvestre PI 134417 *S. habrochaites*), la línea progenitora LC 138 no evidenció diferencias respecto al cultivar Uco Plata.

### **3.2.3 Mapeo de QTLs para caracteres de calidad de fruto**

El análisis de QTLs se efectuó considerando los marcadores microsatélites SSR162, SSR80, SSR167 y TES1695 que resultaron polimórficos entre FCN 93-6-2 y LC 138. Para caracterizar molecularmente la población  $F_2$  se consideraron los 198 individuos del E2 (Ensayo 2015/2016) y los cuatro marcadores SRR-EST que indicaron introgresión del genotipo FCN 3-5 (seleccionada de la accesión silvestre PI 134417) de *S. habrochaites* en FCN 93-6-2.

Los genotipos para los cuatro marcadores fueron analizados poniendo a prueba la segregación independiente de los alelos, considerando que es una población  $F_2$  y que los marcadores son codominantes. Se detectó que no hay diferencias significativas respecto a la proporción 1:2:1. La prueba fue efectuada con el criterio de Bonferroni con una significancia de 0,05 (Tabla 15).

Tabla 15: Prueba de ajuste a segregación igualitaria de alelos de marcadores considerados

Marcador	Sh	H	SI	Chi cuadrado	p (%)
<b>SSR162</b>	60	83	47	4,811	9,02 <sup>ns</sup>
<b>SSR80</b>	50	76	56	5,341	6,92 <sup>ns</sup>
<b>SSR67</b>	57	82	52	2,395	30,21 <sup>ns</sup>
<b>TES1695</b>	55	90	43	1,872	39,21 <sup>ns</sup>

Referencias: SH: *S. habrochaites*, H: Heterocigoto, SL: *S. lycopersicum*. p (%): Probabilidad de diferencias entre valores observados y esperado para segregación igualitaria de alelos de cada locus.

Se estimó la distancia de los marcadores ubicados en el cromosoma 11 en la F<sub>2</sub> (FCN 93-6-2 x LC 138) en función a los porcentajes de recombinación deducidos de la segregación utilizando la corrección de Haldane con un LOD 3. Los resultados del análisis indican que la distancia entre los marcadores SSR80 y SSR67 de 15,97 cM. El microsatélite TES1695, que al igual que los dos marcadores anteriores, pertenece al cromosoma 11, en el análisis del software quedó ubicado en un grupo de ligamiento diferente a los SSR80 y SSR67. El resultado anterior es el esperado ya que la distancia entre estos dos y TES1695 según EXPEN 2000, EXPIMP 2008 y KAZUSA F2 2000, es de 93 cM.

### 3.2.3.1 Detección de QTLs

Un total 21 asociaciones fueron detectadas en los mapeos de QTLs por marca simple por ANOVA y por regresión. Un resumen de los resultados obtenidos se muestra en la Tabla 16.

Para **VE** se detectaron tres QTLs en el cromosoma 11, con valores de p menores a 0,001. Para tres variables relacionadas a **VE** evaluadas al momento del descarte (**Dhr** y **Dhc**) se detectaron tres asociaciones, también con marcadores localizados en el cromosoma 11, y los valores de p en estos casos fueron de 0,04. Se detectó un QTL para **Dur**, variable estimada en frutos al estado rojo. Respecto a las variables asociadas a color del fruto se encontraron dos QTLs, localizados en los cromosomas 5 y 11. Para las variables que estiman color se detectaron diez asociaciones, nueve de estas indicaron QTLs localizados en ambos cromosomas. **Chroma** fue la variable de color para la que se detectó un QTL en el cromosoma 11. La significancia de las asociaciones varió entre 0,01 y 0,05.

También se detectaron tres asociaciones entre **SS** y marcadores localizados en los cromosomas 5 y 11, con valores de p entre 0 y 0,02.

Tabla 16: QTLs para caracteres evaluados asociados a calidad de fruto.

Carácter	Cr	Marcador	Medias genotipos			ANOVA				Regresión			
						F	p	H <sup>2</sup>	r	β <sub>0</sub>	Efecto		R <sup>2</sup>
			Sh	H	SI						a	D	
VE	11	SSR 80	37,67	38,17	30,52	25,12	0,00	0,96	0,22	34,09	-3,59**	6,01**	22,38
	11	SSR67	37,35	38,94	29,15	7,26	<0,001	0,86	0,33	33,97	-2,55**	5,16**	7,11
	11	TES1695	36,21	39,01	30,72	16,75	0,00	0,94	0,26	35,95	5,54**	5,91**	15,92
Dhr	11	SSR67	0,19	0,20	0,18	5,53	0,04	0,82	0,35	0,18	-0,04 <sub>ns</sub>	-0,03**	5,50
Dhc	11	SSR67	1,92	1,85	1,78	3,07	0,04	0,67	0,39	1,91	-0,02 <sub>ns</sub>	-0,12*	3,13
	11	TES1695	1,91	1,80	1,92	2,28	0,04	0,68	0,39	1,85	-0,07*	0,008 <sub>ns</sub>	2,31
Dur	5	SSR162	34,12	33,71	32,83	2,65	0,05	0,66	0,39	32,31	-0,52 <sub>ns</sub>	1,83*	3,03
X	11	SSR80	13,80	15,42	12,70	3,88	0,01	0,76	0,37	13,25	-0,54 <sub>ns</sub>	2,03**	4,03
	5	SSR162	14,76	14,49	12,48	3,11	0,04	0,68	0,39	13,91	1,14*	0,56 <sub>ns</sub>	3,08
Y	11	SSR80	10,70	11,75	9,85	3,58	0,03	0,72	0,38	10,27	-0,42 <sub>ns</sub>	1,47*	3,73
	5	SSR162	11,39	11,14	9,53	2,89	0,05	0,66	0,39	10,75	-0,85*	0,36 <sub>ns</sub>	2,87
Z	11	SSR80	4,94	5,55	4,60	4,57	0,01	0,78	0,36	4,77	0,17 <sub>ns</sub>	0,74**	4,72
	5	SSR162	5,39	5,14	4,55	3,46	0,03	0,71	0,38	5,03	-4,02**	0,83 <sub>ns</sub>	3,41
L*	11	SSR80	37,75	39,71	36,68	4,07	0,02	0,75	0,37	37,25	-0,53 <sub>ns</sub>	2,50**	4,22
	5	SSR162	39,10	38,50	36,22	3,39	0,03	0,71	0,38	38,03	-1,41*	0,83 <sub>ns</sub>	3,34
a*	11	SSR80	22,04	23,55	21,71	4,19	0,02	0,76	0,36	21,89	-0,16 <sub>ns</sub>	1,68**	4,33
	5	SSR162	22,95	22,99	21,30	3,48	0,03	0,72	0,38	22,12	-0,82*	0,87 <sub>ns</sub>	3,43
Chroma	11	SSR80	33,30	34,71	32,56	2,66	0,05	0,62	0,38	32,93	-0,37 <sub>ns</sub>	1,79*	2,80
SS	11	SSR80	5,67	6,29	5,32	11,45	0,00	0,91	0,29	5,92	-1,41 <sub>ns</sub>	0,78**	11,02
	11	SSR67	6,01	6,03	5,65	3,89	0,02	0,74	0,37	5,69	0,23*	0,35*	3,94
	5	SSR162	6,38	6,01	4,92	25,57	0,00	0,96	0,22	5,81	-0,71**	0,35*	20,63

Referencias: Cr: cromosoma; Sh: homocigota *S. habrochaites*, H: heterocigota, SI homocigota *S. lycopersicum*. p: Significatividad de la asociación, H<sup>2</sup>: Heredabilidad, r: Posición de locus respecto al marcador, β<sub>0</sub>: Media de la variable, a: Efecto aditivo, d: Efecto de dominancia. \* significativo. \*\*altamente significativo, ns. No significativo R<sup>2</sup>: Coeficiente de determinación.

El mayor porcentaje de varianza explicada por los QTLs correspondieron a la **VE** (22,4%) y el más bajo a una de las variables estimadas de manera cualitativa (**Dhc**).

No se detectaron asociaciones significativas entre ninguna de las tres regiones genómicas analizadas y las variables asociadas al tamaño del fruto (**Pf, Alt, Diam**) a **For**, contenido de licopeno, a variables de color **b\*** y **Hue** y tampoco a **Cons, Col, Fir, Ep** y **NI**.

#### *QTLs para VE y variables asociadas a VE*

Para el carácter *Vida en Estantería*, los tres marcadores localizados en el cromosoma 11, SSR80, SSR67 y TES1695, indican la presencia de QTLs. Dos asociaciones al carácter fueron con los marcadores mapeados en el mismo grupo de ligamiento SSR80 y SSR67 (Figura 26), ambas con valores de probabilidad significativos tanto respecto a efecto aditivo como dominante (Tabla 16). Los resultados de las pruebas de hipótesis evidenciaron dominancia de la forma alélica del progenitor silvestre (Figura 26 a y b). Los resultados de mapeo por intervalo simple indicarían que ambas asociaciones marcan el mismo *locus* ( $r= 0,12 - 0,18$ ; LOD 11,17).

En el caso de los los SSR80 y SSR67 entre los dos genotipos con alelos silvestres, homocigota para alelos de *S. habrochaites* y heterocigota, se detectaron diferencias significativas en las medias para **VE** con el genotipo homocigota para alelos de *S. lycopersicum* (Sl). En el caso de TES1695, las tres medias evidenciaron diferencias significativas entre ellas. El genotipo heterocigoto para TES1695 fue el que registró la media más alta para **VE**, mientras que el genotipo homocigoto para los alelos de *S. lycopersicum* para SSR67 evidenció la media menor (Tabla 16, Figura 26). También en la Tabla 16 se observan los valores estimados de efectos aditivos y efectos de dominancia de cada marcador a partir del análisis de regresión lineal.

El QTL para **VE** asociado al TES1695 se localizó, según mapeo por ANOVA, más cercano al marcador ( $r=0,26$ ) y sus alelos tendrían un efecto aditivo (Figura 26c).

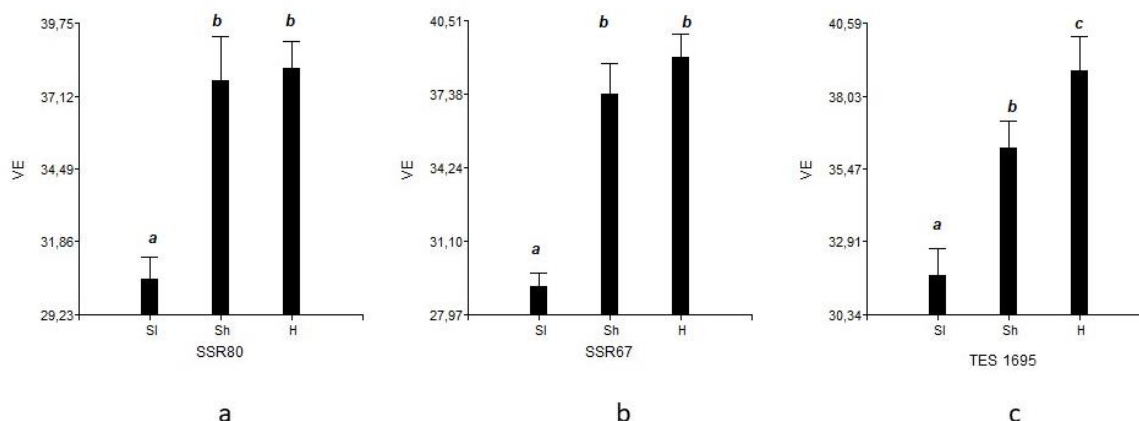


Figura 26: Promedio de **VE** (Vida en Estantería, en días) de los tres genotipos considerando los marcadores: **a.** SSR80, **b.** SSR67 y **c.** TES1695 SI: *S. lycopersicum* Sh: *S. habrochaites*, H: Heterocigoto. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Los valores del coeficiente de determinación teniendo en cuenta las tres asociaciones de manera conjunta dieron cuenta del 45,4% de la variación fenotípica del carácter, destacándose que QTLs asociados a los SSR80 y SSR67 son los que explican la mayor proporción de esta variación estimada en un 29,5%.

Para la variable **Dhc**, que estima el grado de deshidratación del fruto al momento del descarte de manera cualitativa y que es un carácter relacionado a **VE**, el análisis indicó que existen asociaciones para dos de los tres marcadores microsatélites asociados a **VE** (SSR67 y TES1695). El análisis de la asociación al SSR67 permitiría proponer que fuera el mismo *locus* que controla **VE**. Se destaca que el efecto genético detectado en estas asociaciones es también de dominancia del alelo silvestre, en el sentido que los frutos al momento del descarte se han deshidratado menos, evidenciando menor deterioro. El QTL asociado a TES1695 evidenció efecto aditivo para **Dhc** en el mismo sentido que la dominancia evidenciada por SSR67 (Figura 27, Tabla 16) y presentó la estimación de  $H^2$  más alta (0,68) comparando ambos marcadores. Los valores de los coeficientes de determinación indicaron que dan cuenta del 5,4% de la variabilidad del carácter (Tabla 16).

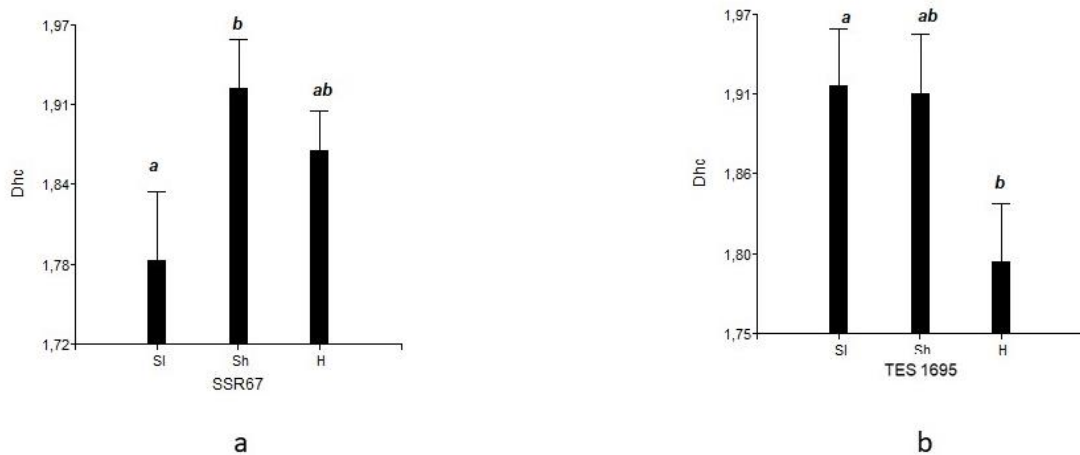


Figura 27: Promedio de **Dhc** (Deshidratación cualitativa) de los tres genotipos considerando los marcadores: **a.** SSR67 y **b.** TES1695 SI: *S. lycopersicum* Sh: *S. habrochaites*, H: Heterocigoto. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Por otra parte, se detectó asociación entre la variable **Dhr** y el SSR67 (Tabla 16). El alelo proveniente de *S. habrochaites* del marcador tendría efecto de dominancia (Figura 28) coincidiendo con el efecto detectado de este alelo para **Dhc**. El valor de  $R^2$  da cuenta del 5,5% de la variabilidad del carácter por el QTL asociado a SSR67. Este valor comparado con el de  $R^2$  para **Dhc** es más alto (Tabla 16).

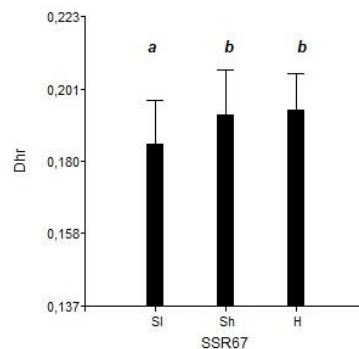


Figura 28: Promedio de **Dhr** (Deshidratación relativa) considerando los tres genotipos del marcador SSR67. SI: *S. lycopersicum* Sh: *S. habrochaites*, H: Heterocigoto. Letras diferentes indican diferencias significativas.

### QTLs para dureza de fruto

Para el carácter **Dur** del fruto se detectó una asociación al marcador SSR162, indicando un QTL en el cromosoma 5. Se evidenciaron diferencias significativas entre las

medias del genotipo homocigota cultivado y los genotipos heterocigota y homocigota silvestre (Tabla 16, Figura 29). Este *locus* tendría efecto de dominancia parcial del alelo de *S. lycopersicum*. La estimación de  $R^2$  da cuenta del 3,0 % de la variabilidad del carácter por el QTL asociado a este microsatélite y la  $H^2$  estimada fue moderada, con un valor de 0,7% (Tabla 16).

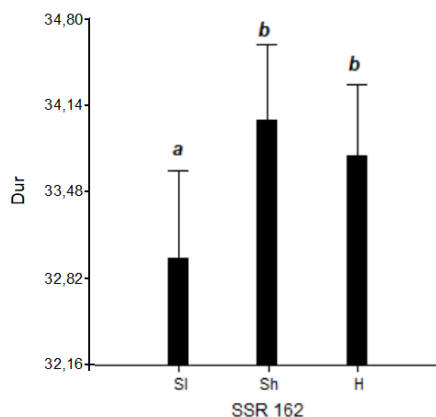


Figura 29: Promedio de **Dur** (Dureza del fruto en  $N/cm^2$ ) considerando los tres genotipos del marcador SSR162 SI: *S. lycopersicum* Sh: *S. habrochaites*, H: Heterocigoto. Letras diferentes indican diferencias significativas.

#### QTLs para variables asociadas a color

Respecto a caracteres asociados a propiedades externas del fruto, como el color estimado por las variables de los componentes del espacio color del sistema CIEXYZ: **X** (índice del componente rojo), **Y** (índice de luminosidad), **Z** (índice del componente azul), y por las variables de los componentes del espacio color del sistema CIELab: **L\*** (índice de luminosidad), **a\*** (índice del componente rojo) y **Chroma** (índice de saturación) se detectaron asociaciones al marcador SSR80. Los efectos génicos detectados fueron en todas las asociaciones de dominancia del alelo de *S. habrochaites*. Este efecto génico puede ilustrarse en gráficos de frecuencias mostrados en la Figura 30, que evidencian un efecto de sobredominancia del alelo o los alelos aportados por el genoma silvestre para las siete variables. Entre los valores estimados del coeficiente de determinación para las variables de color, las de **a\*** y **Z** (4,3 y 4,7%) fueron los más altos.

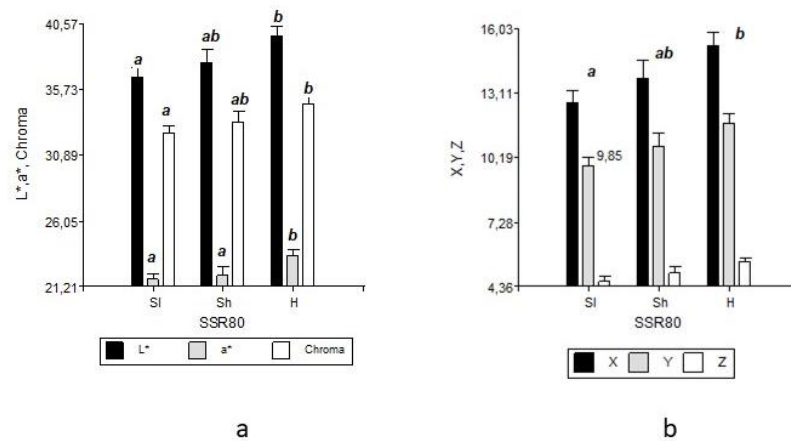


Figura 30: Promedio de **a**. Componentes del espacio color: **L\***, **a\*** y **Chroma**, **b**. Componentes del espacio color: **X**, **Y** y **Z** considerando los tres genotipos del marcador SSR80. SI: *S. lycopersicum*, Sh: *S. habrochaites*, H: Heterocigoto. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Entre SSR162 y los componentes del espacio color **L\***, **a\***, **X**, **Y**, **Z** se detectaron asociaciones (Tabla 16). Los valores de *r* estimados indicaron posiciones casi idénticas de QTLs. En cuanto a las estimaciones de  $R^2$ , estas se encuentran en un rango que da cuenta de entre un 3,1 a un 3,4% de la variación fenotípica para estas variables. En la Figura 31 se observa que el efecto génico de los alelos detectado es aditivo para todas estas variables.

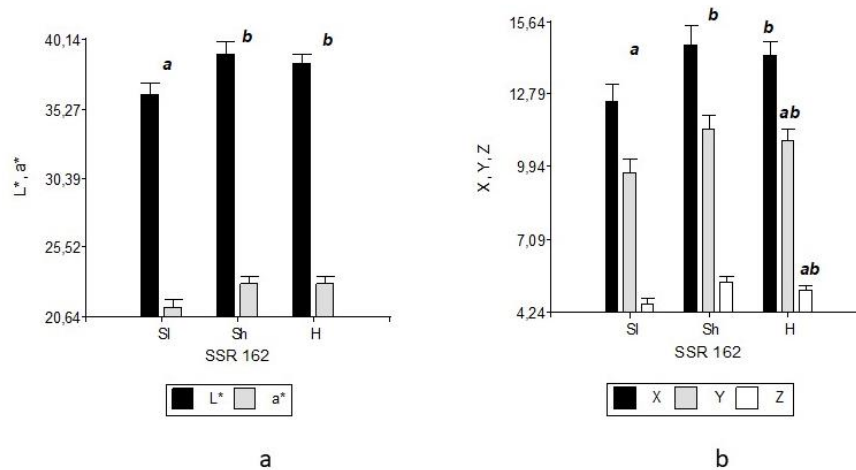


Figura 31: Promedio de **a**. Componentes de espacio color **L\*** y **a\***, **b**. Componentes de espacio color **X**, **Y**, **Z** considerando los tres genotipos del marcador SSR162. SI: *S. lycopersicum*, Sh: *S. habrochaites*, H: Heterocigoto. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Las variables **L\*** y **a\***, indicadoras de luminosidad y color rojo respectivamente, resultaron también asociadas al marcador SSR162, con pequeño efecto aditivo negativo y

con valores de  $r$  similares a los componentes de espacio color  $X$ ,  $Y$  y  $Z$  y también con efecto aditivo (Tabla 16). Considerando esta información, es posible plantear que se trataría de un *locus* que interviene en la determinación del color del fruto maduro, evaluado con variables cuantitativas que lo descomponen.

#### QTLs para variables asociadas a características organolépticas

En cuanto a las variables asociadas a características organolépticas, para el contenido de Sólidos Solubles (**SS**) se detectaron asociaciones con tres de los cuatro marcadores moleculares probados: SSR80 y SSR67 del cromosoma 11 y con SSR162 del cromosoma 5. Para los *loci* asociados a SSR80 y SSR162 se detectaron efectos aditivos negativos y de dominancia de los alelos silvestres, este último fue de mayor magnitud para el SSR80. Mientras que el QTL asociado al SSR67 evidenció también efecto de dominancia del alelo silvestre y mostró efecto aditivo positivo del alelo de *S. habrochaites* (Tabla 16, Figura 32.).

Los QTLs indicados por SSR80 y SSR67 dan cuenta de manera conjunta de un 15,0% de la variación fenotípica (Tabla 16). El análisis de intervalo simple indicaría que se trata de un solo *locus* ubicado muy próximo al SSR80 ( $r=0,25$ ;  $LOD= 4,68$ ). El *locus* asociado al SSR162 (cromosoma 5) explicaría un porcentaje mayor (20,6%) de la variación de la concentración de sólidos solubles. Se puede destacar que este valor de  $R^2$  fue que el segundo más alto en magnitud, después del *locus* para **VE** entre los QTLs detectados.

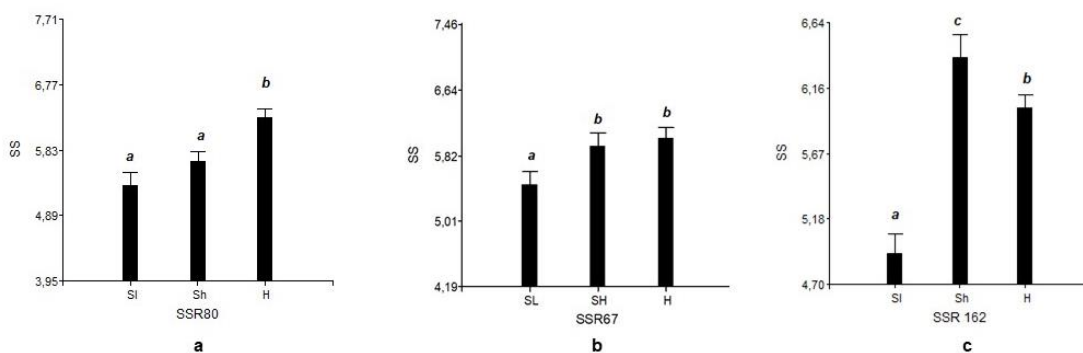


Figura 32: Promedio de **SS** (Contenido de sólidos solubles en °Brix) considerando los tres genotipos de los marcadores: **a.** SSR80. **b.** SSR67 y **c.** SSR162. SI: *S. lycopersicum* Sh: *S. habrochaites*, H: Heterocigoto. Letras diferentes indican diferencias significativas.

### 3.2.3.2 Análisis de interacción de QTLs

Por medio de ANOVA factorial se probó interacción entre marcadores asociados a un mismo carácter. A partir de este análisis se detectaron dos interacciones entre los *loci* asociados a **VE**. Una de las interacciones detectadas fue entre el par de *loci* asociados a TES1695 y SSR 80 ( $F= 3,81$ ;  $p=0,0053$ ), con un valor de  $R^2$  que indicó que la acción génica de los *loci* asociados a estos marcadores da cuenta de manera conjunta del 29,0% de la varianza fenotípica observada en  $F_2$ . La otra asociación significativa se evidenció para los *loci* asociados a TES1695 y SSR 67 ( $F= 3,10$ ;  $p=0,0168$ ), el  $R^2$  indicó que la acción génica de los *loci* asociados a estos marcadores dan cuenta de manera conjunta del 26,00% de la varianza fenotípica de  $F_2$ . También se detectó para la variable **SS** interacción entre QTLs asociados a los marcadores SSR80 y SSR67 ( $F=2,82$ ,  $p= 0,0503$ ) y un  $R^2$  que indica que en el análisis conjunto se explica un 16,0% de la variación fenotípica de  $F_2$ .

Para las demás variables asociadas a más de un marcador el ANOVA factorial no permitió identificar ninguna otra interacción entre *loci*.

También es posible considerar efectos pleiotrópicos. Así, a partir del análisis de los datos por método mapeo por intervalo simple permitió estimar que la asociación encontrada del SSR67 con los caracteres **VE**, **Dhc** y **Dhr** estarían indicando que se trata de un mismo QTLs para estos caracteres: **VE** y deshidratación del fruto al momento del descarte estimados cualitativa y cuantitativamente (**Dhc** y **Dhr** respectivamente). Teniendo en cuenta la posición determinada con valores de frecuencias de recombinación (Tabla 16), podría interpretarse que sería un solo *locus* con efecto pleiotrópico, afectando la deshidratación y por lo tanto la vida en estantería.

En el caso de algunas variables que estiman el color del fruto, se detectaron efectos pleiotrópicos de *loci* asociados a los marcadores SSR80 y SSR162. Así, considerando la semejanza de valores de frecuencia de recombinación obtenidos entre el marcador SSR80 y **L\***, **a\***, **Chroma** y **Col** se trataría de un solo *locus*. En los cuatro casos se detectó efecto de dominancia (Tabla 16). Asimismo, al comparar las asociaciones entre las variables **L\*** y **a\***, indicadoras de luminosidad y color rojo respectivamente, y los componentes de espacio color **X**, **Y** y **Z** con el SSR162 se encontraron valores de  $r$  similares y que en todos los casos el efecto es aditivo (Tabla 16). Con esta información, es posible plantear que se trataría de un *locus* que interviene en la determinación del color del fruto maduro, evaluado con variables cuantitativas.

En resumen, del análisis de los resultados de mapeo de QTLs por métodos de marca simple se detectaron 22 asociaciones, entre los cuatro marcadores probados, con

11 variables de las 21 probadas. Teniendo en cuenta las posiciones relativas entre el marcador y los posibles QTLs, sus efectos y las metodologías utilizadas se observó que SSR80 se asoció a 10 variables; dos de estas estarían vinculadas a la vida en estantería, siete al color del fruto y una al sabor. El SSR67 evidenció asociación con cuatro variables; tres vinculadas a la vida en estantería y la otra al sabor, mientras que TES1695 evidenció asociación a dos variables; ambas relacionadas a la vida en estantería. El SSR162 asoció a ocho variables, seis vinculadas a color, una asociada a la dureza del fruto al estado rojo y la otra asociación fue con una variable asociada al sabor del fruto.

Se detectaron interacciones entre los *loci* asociados a SSR67 y TES 1695 y entre SSR80 y TES1695 en la determinación de **VE**. También se detectó interacción entre SSR67 y SSR80 para la determinación de **SS**.

Además, es posible plantear efectos pleiotrópicos, si se considera la existencia de un *locus* asociado a SSR67 que daría cuenta de las variables de **VE**, **Dhc** y **Dhr**. También se habrían detectado dos *loci* con efecto pleiotrópico relacionados con variables de componentes del color. Un *locus* estaría asociado al marcador SSR80 en el cromosoma 11, dando cuenta de la variación en **Col**, **L\***, **a\*** y **Chroma**. El otro *locus* asociado al SSR162 en el cromosoma 5 que se relaciona con el color del fruto también medido con variables de espacio color **X**, **Y**, **Z**, **L\*** **a\***.

Asimismo, se detectó un QTL que contribuye al carácter **Dur** y está ligado al SSR162. Y por último dos *loci* detectados contribuyen a la determinación del contenido de sólidos solubles, uno ubicado en el cromosoma 11 y otro en el 5.

## DISCUSIÓN

### 4.1 Caracterización molecular de FCN 93-6-2

La caracterización molecular de FCN 93-6-2 resultó muy importante porque es una línea derivada de un cruzamiento interespecífico (ver su proceso de origen en Anexo) y además es una de las líneas progenitoras utilizadas en la obtención de la población F<sub>2</sub>. La información obtenida de su caracterización permitió analizar modos de herencia y efectuar búsqueda de posibles QTLs. El conocimiento de sus características a nivel molecular brindó elementos para conjeturar sobre los aportes que esta línea podría efectuar a la mejora de caracteres de fruto.

Al considerar los 188 EST-SSR distribuidos en los 12 cromosomas del tomate probados para caracterizar a FCN 93-6-2 se destaca que el 88,8% resultó efectivamente informativo. La falta de amplificación de algunos SSR puede explicarse por las diferencias genómicas entre *S. lycopersicum* y *S. habrochaites*. Esto se plantea considerando que los marcadores utilizados fueron diseñados y seleccionados con base en el cruzamiento *S. lycopersicum* x *S. pennellii*. Por medio de los 167 SSR restantes fue posible identificar polimorfismos sólo para cuatro marcadores, que representan introgresiones/diferencias de FCN 93-6-2 respecto de Uco Plata INTA. Estos polimorfismos demarcaron introgresiones en los cromosomas 5 y 11 (Tabla 15, Figuras 18, 20, 23).

La detección en FCN 93-6-2 de solo cuatro microsatélites que indicaron introgresiones podría explicarse, en parte, por las estrategias aplicadas para su obtención. Durante el desarrollo del método de mejoramiento se efectuaron retrocruzas, además de cruzamientos entre líneas “hermanas” que junto a la selección efectuada se orientó a conservar caracteres del progenitor cultivado Uco Plata INTA y por lo tanto de un extenso fondo genético de tomate cultivado. Una situación similar fue reportada en línea de premejora FCN 13-1-6-1, línea testigo larga vida obtenida en el mismo proceso de mejora que FCN 93-6-2. En FCN 13-1-6-1 Caruso (2021) informó cuatro regiones introgresadas en los cromosomas 4 y 9, y 11, y entre ambas existe coincidencia en la introgresión señalada por el marcador TES1695. Es importante atender a que ambas líneas fueron generadas juntas (ver Anexo) con el objetivo de obtener resistencia a polilla del tomate y que luego, en generaciones avanzadas, en evaluaciones de rendimiento y caracteres de calidad de fruto se detectó que ambas presentaban larga vida en estantería. Las diferencias en las regiones introgresadas podría relacionarse, al

menos en parte, a diferencias fenotípicas entre estas líneas para algunos caracteres de calidad de fruto, como forma, tamaño, color entre otras (Tablas 2 a 7).

Los SSR permitieron detectar una introgresión en el extremo del cromosoma 5 y otras introgresiones en los extremos de cada brazo del cromosoma 11. La distancia entre el SSR67 y SSR80 estimada con la población  $F_2$  (FCN 93-6-2xLC 138) fue mayor que en EXPEN2000. Caruso (2021), de igual forma, en el estudio de introgresión en FCN 13-1-6-1 observó mayor distancia entre marcadores de los cromosomas 4 y 9 que la reportada en EXPEN2000. La mayor distancia entre los SSR no significaría necesariamente un aumento en el tamaño del genoma, considerando que estas distancias genéticas estimadas indican probabilidades en función a la proporción de recombinantes. En ese sentido es posible que la introgresión de *S. habrochaites* en un *background* de *S. lycopersicum* haya incrementado las tasas de recombinación entre estos marcadores. Para explicar esta situación puede considerarse lo propuesto por Li et al. (2004) que plantean que en los procesos de introgresión es posible que ocurra desestabilización de los SSR, lo que podría promover eventos de recombinación, incluidos intercambios múltiples. En oposición a esta idea Canady et al. (2006) encontraron tasa de recombinación menores dentro de los segmentos introgresados de *S. pennellii* y *S. habrochaites* en el tomate cultivado. Estos autores plantean que los eventos de recombinación pueden inhibirse tanto por la acción de desacople de un nucleótido como por mutaciones que afecten a los cromosomas (inversiones o translocaciones). En consideración a estas dos propuestas, aún no habría acuerdo en causas que incrementan o reducen las probabilidades de recombinación en distintos sectores de los cromosomas. También la detección de una distancia mayor que las publicadas por EXPEN 2000 entre los SSR80 y SSR67 en el análisis de los datos de esta tesis podría vincularse a dos hechos: el tamaño de las poblaciones de mapeo y los genotipos utilizados. El mapa EXPEN 2000 se basa en 80 individuos  $F_2$  derivada del cruzamiento entre *S. lycopersicum* LA925 x *S. pennellii* LA716 (<https://solgenomics.net/>) mientras que en esta tesis se analizaron 198 individuos  $F_2$  de un cruzamiento proveniente de una línea con introgresión silvestre FCN 93-6-2 x *S. lycopersicum* LC 138. Así podría considerarse que el método de estimación de distancias se efectúa por medio de un cálculo probabilístico y que los distintos tamaños poblacionales podrían dar cuenta de las variaciones en la estimación de las distancias. En este sentido se destaca que poblaciones de mayor tamaño permiten un mejor ajuste. El otro hecho a considerar es que los genotipos parentales utilizados para obtener la  $F_2$  son diferentes y se esperarían sintenias distintas, lo que podría afectar las tasas de recombinación.

Respecto a estos dos marcadores adyacentes (SSR80 y SSR67), que señalan una región de introgresión, es posible plantear que correspondan a un bloque (conjunto/ conglomerado) de genes con mayores diferencias entre las especies silvestres y el tomate cultivado. Al tener en cuenta el origen de FCN 93-6-2, es interesante considerar que existen reportes previos de introgresiones “en bloque” en análisis derivados de cruzamientos entre *S. lycopersicum* con especies silvestres (Ji et al., 2009; Jiménez-Gómez y Maloof, 2009). Asimismo, es de destacar que existen reportes de acción de genoma silvestre en los cromosomas 5 y 11 asociados a calidad de fruto. Así, Cambiaso et al. (2019a) encontraron en una población de RILs, mayor representación del genoma de *S. pimpinelifolium* que del cv. *Caimanta* en los cromosomas 4, 8, 9, 10 y 11, y Tranchida-Lombardo et al. (2018) encontraron un número mayor de SNP en los cromosomas 4, 5, 9 y 11 del genoma de dos variedades locales de tomate (que tienen mayor vida en estantería), cuando lo compararon con el genoma de referencia Heinz 1706.

La detección de introgresiones en la línea de premejora FCN 93-6-2 asociado a los resultados de su caracterización fenotípica, demuestran la utilidad de este método como estrategia para ampliar la base genética de la especie cultivada en programas de mejora de tomate orientados a la calidad del fruto. Uno de los primeros cultivos en los que se aplicó la estrategia de introgresión de genes silvestres buscando la incorporación de genes que otorgaran distintos tipos resistencia es el tomate y en el caso de FCN 93-6-2, *S. habrochaites* fue utilizado como fuente de genes de resistencia a la polilla del tomate. Esta línea de premejora representa estados avanzados del programa y los resultados de esta tesis indicarían que *S. habrochaites* en un fondo genético adecuado aporta a la mejora de caracteres de calidad de fruto. La evidenciada del potencial de especies silvestres en programas de mejora de tomate ya ha sido reportada en numerosas publicaciones (Monforte et al., 2001; Pereira da Costa et al., 2009; Pratta et al., 2011b; Prudent et al., 2011; Barrantes et al., 2016).

Aunque a nivel molecular las diferencias entre las líneas cultivadas analizadas y la línea de premejora no parecerían notorias considerando que corresponden a 4,57%, a nivel fenotípico se detectaron notables diferencias para los caracteres de calidad de fruto estudiados. Esta situación podría vincularse con señalado por Sahu y Chattopadhyay (2017), quienes indican que en tomate serían pocos genes (1192) localizados en cinco de los doce cromosomas (1, 2, 3, 8 y 10) los que reflejan los notables cambios consecuencia de la domesticación. Atendiendo de manera conjunta los cambios ocurridos durante el proceso de domesticación e introgresiones detectadas, Jiménez-Gómez y Maloof (2009) informaron que el tomate cultivado mantiene

características de interés agronómico debido a la fuerte selección purificadora en el 1 % de su genoma (8,76 Mpb) y que más de la mitad de esta selección afecta al cromosoma 11 (4,57 Mpb). Entonces podría considerarse que pequeños cambios en el cromosoma 11 explicarían diferencias apreciables en caracteres de calidad de frutos de las líneas analizadas. Siendo importante destacar que en este cromosoma se localizan genes asociados a caracteres de calidad de fruto como el forma, tamaño del fruto y la deposición de cera (Rodríguez et al., 2013a; Illa-Berenguer et al., 2015; Cambiaso et al., 2019b).

Es posible plantear que las diferencias fenotípicas de FCN 93-6-2 con las líneas cultivadas evaluadas estén explicadas también en parte por introgresiones no detectadas. Una razón de esta situación podría ser, considerando la cantidad de meiosis ocurridas durante el proceso de mejoramiento que le dio origen a FCN 93-6-2, que existen regiones de introgresión más pequeñas que las que pueden detectarse con marcadores EST-SSR. En ese sentido Severin et al. (2010) indican que las introgresiones mayores a 0,5 – 1,0 Mpb pueden ser eficientemente mapeadas si existe un nivel adecuado de polimorfismo entre las líneas parentales. Se destaca como resultado que en resultados de este trabajo indican que la introgresión detectada por los SSR80 y SSR67 sería de aproximadamente 1,2 Mpb (<https://solgenomics.net/>). Es probable que si se analizara el material con otro tipo de marcadores como DArT-seq (Caruso, 2021) o SNP (Cambiaso, 2017) que presentan una mayor densidad y tiene una distribución más homogénea puedan detectarse mayor número de introgresiones.

Los resultados que indican introgresión de genoma de *S. habrochaites* en FCN 93-6-2 corroborarían la hipótesis planteada por diversos autores sobre la posibilidad de que la mejora en la calidad de los frutos podría lograrse con la incorporación de genes provenientes de germoplasma silvestre (McCouch et al. 2013). Es importante esta estrategia ya que logra la incorporación de variabilidad contrarrestando la erosión genética provocada principalmente por la alta presión de selección ejercida. En el mismo sentido Gur y Zamir (2004) sostienen que la biodiversidad presente en el tomate es una fuente subexplotada que puede enriquecer la base genética del cultivo con alelos nuevos que mejoren la productividad, calidad y adaptación.

#### **4.2 Caracterización fenotípica de las líneas progenitoras, comparación respecto a F<sub>1</sub> y análisis de acciones génicas**

Teniendo en cuenta que los genotipos parentales se seleccionaron en la búsqueda de obtener complementación de caracteres de valor agronómico es

importante que se diferenciaron en un 81,3% de variables analizadas (26 de 32). Los resultados de comparación entre líneas no sólo indican diferencias entre genotipos progenitores, sino que también evidencian semejanzas entre cada uno de ellos con sus correspondientes testigos (Tablas 2 a 9). Conforme a lo esperado, dada la historia de obtención de ambas líneas (Figura 33 en Anexo) se detectaron similitudes entre ambas líneas de premejora. Se destaca que FCN 93-6-2 no se diferenció de FCN 13-1-6-1 en variables asociadas al tamaño (**Pf**, **Alt**, **Diam**, **D1** y **D2**), en las que indican deshidratación, y en **pH**, **CLi**, **Dur** y **Ep/D1**. Otra diferencia fenotípica interesante entre las líneas de premejora es **For** que indica que los frutos de FCN 93-6-2 son casi redondos, que podría vincularse con la diferencia en **NI** considerando que se asocia mayor número de lóculos a frutos más chatos. Se destaca también que FCN 93-6-2 evidenció valores más altos de **SS** y **Fir** y las variables del espacio color indican que posee frutos rojos más intensos y luminosos al estado rojo maduro, aunque la apreciación subjetiva del color señala que al momento del descarte de los frutos (**Col**) los de FCN13-1-6-1 serían los “más rojos”. Es posible que esta percepción se deba a otro/s aspecto/s externos del fruto, tal vez vinculados a diferencias en el modo de envejecimiento del fruto o a la degradación de pigmentos. En esta comparación entre las líneas de premejora es importante remarcar que ambas contienen aporte del genoma de *S. habrochaites* en un fondo genético común. Las diferencias fenotípicas podrían explicarse por diferencias tanto en la proporción (menor en FCN 93-6-2) como en localización del genoma introgresado (sólo es común la introgresión evidenciada por TES 1695).

Al comparar LC 138 con la línea comercial testigo Uco Plata de corta vida en estantería se detectaron diferencias en 22 de las 31 variables analizadas. Se destaca que no se diferenciaron en **VE** y que registraron valores similares a los reportados para líneas comerciales (Rodríguez et al, 2010; Casals et al., 2012; Pereira da Costa et al., 2013). Tampoco se diferenciaron en **Diam**, **For**, **NI**, indicando que ambos genotipos presentan frutos más anchos que altos y con numerosos lóculos. Y estas líneas son iguales en variables estimadas en frutos rojos como **Dur/D** y **FMax** que están asociada a la cubierta del fruto y **Fir/D** que se asociaría de cierta manera a la consistencia del pericarpio.

Al analizar el comportamiento de las líneas respecto a **vida en estantería** se destaca que FCN 93-6-2 duplicó la media de **VE** respecto a LC 138 y en los dos ensayos las F<sub>1</sub> presentaron medias de **VE** 1,7 veces mayores que FCN 93-6-2 (línea progenitora con alta **VE**). Aunque esta F<sub>1</sub> no es un híbrido convencional, ya que proviene de una línea de premejora (F<sub>10</sub>) con introgresiones de *S. habrochaites* x *S. lycopersicum* (línea

comercial). Estas observaciones permitirían plantear que existe una acción génica de sobredominancia. Es interesante resaltar que otros trabajos han informado para vida en estantería efectos tanto de dominancia como de sobredominancia de genes silvestres (Rodríguez et al., 2006b; Liberatti et al., 2013; Mahuad et al., 2013).

Respecto a las **variables asociadas al descarte**, las diferencias más notorias en particular entre las líneas parentales fueron en **Dha** que estimó la cantidad de agua (en g) pérdida por cada fruto. **Dha** reflejaría la influencia que ejerce el ambiente sobre la pérdida de agua. Estas distinciones estarían asociadas a diferencias en el tamaño de los frutos de cada línea, frutos más grandes, como LC 138, presentan mayor volumen y así una superficie en contacto con el ambiente para que ocurra evaporación y que pierdan más cantidad de agua. El deterioro del fruto por pérdida de agua es el fundamento de la aplicación de tratamientos poscosecha destinados reducir la velocidad de deshidratación de los frutos para prolongar la duración de las condiciones de calidad (Tolesa y Workneh, 2017). Esto caracteres evaluados al momento del descarte: deshidratación y la pérdida de consistencia sufrida por los frutos luego de su cosecha, podrían ser considerados fundamentales para definir la vida en estantería. En la revisión bibliográfica sólo se encontró que la deshidratación se estimó en un trabajo anterior (Caruso, 2021). La falta de referencias que informe sobre este carácter es probable que se deba a la demanda de tiempo que conlleva el registro de estas variables, considerando el tamaño de muestra a caracterizar. En ese sentido y atendiendo a los resultados sería recomendable en próximos análisis trabajar sólo estimándolo por medio de peso de frutos a la cosecha y al descarte.. Esta propuesta cobra sentido también al atender que las diferencias entre líneas no son claras para las variables estimadas con escalas arbitrarias: **Cons** y **Dhc**. Puede considerarse que como fueron dos criterios considerados de manera conjunta para decidir el descarte, se tomaron los mismos criterios en las diferentes líneas. Ambas variables dependen de otros componentes, posiblemente relacionados con la vida en estantería, aunque no de manera sencilla. Estudios moleculares recientes han demostrado que el ablandamiento del fruto no dependía exclusivamente del metabolismo de la pared celular y por lo tanto no está necesariamente asociado de forma directa a su duración. En este sentido, hay evidencias que indican que otros factores, como el contenido de agua en el fruto y la estructura de la cutícula, también son importantes para definir la vida útil del fruto (Saladie et al., 2007; Matas et al., 2009).

Al considerar **variables relacionadas al tamaño** de los frutos (**Pf**, **Diam**, **Alt**) se destaca que los valores de media más bajos los presentaron FCN 93-6-2 y FCN 13-1-6-1, en comparación con las líneas comerciales. LC 138 presentó para estas variables

valores de medias similares a los reportados para otros cultivares comerciales (Cambiaso et al., 2019a; Rodríguez et al., 2006b; Pereira da Costa et al., 2009; Pratta et al., 2011; Mahuad et al., 2013). En  $F_1$ , los valores medios de **Pf**, **Diam**, **Alt** evidenciaron efectos de dominancia de alelos silvestres de la línea de premejora. Este efecto de dominancia acuerdan con propuestas que en el modo de herencia de alelos de los frutos pequeños serían de efecto aditivo negativo dominante o de dominancia incompleta sobre los alelos involucrados en la expresión de frutos grandes (Weller et al., 1988; Tanksley, 1993; Grandillo et al., 1999; Frary et al., 2000; Angosto Trillo, 2001; Rodríguez et al., 2006a; Pereira da Costa et al., 2009; Rodríguez et al., 2010; Liberatti et al., 2013; Mahuad et al., 2013; Biswas et al., 2016). En el mismo sentido Zorzoli et al. (2000) señalan que se producen modificaciones significativas en el peso cuando se realizan cruzamientos con el taxón silvestre y que el mayor peso de los genotipos de *S. lycopersicum* estaría asociado a una pérdida en la calidad de los frutos respecto a color y sabor.

Al considerar frutos de la línea de premejora y los de  $F_1$  respecto a **For (Alt/Diam)** valores próximos a 1 indican que presentaron formas redondeadas y podría plantearse efecto de dominancia de alelos silvestres. En cuanto a la aptitud comercial de los frutos de estas líneas y atendiendo a la diversificación de la demanda en los últimos tiempos podría considerarse que su menor tamaño respecto a líneas comerciales “tradicionales” y la forma redondeada serían de escasa importancia. En ese sentido estudios de preferencia de consumidores de Alemania y Francia evidencian que tomates pequeños y redondos fueron los mejores posicionados, indicando una creciente valorización de variedades de tamaño pequeño, pero con mejor sabor y color (Causse et al., 2010). También es interesante considerar que en los últimos tiempos debido a la sectorización de consumidores es posible producir nuevas variedades de tomate destinadas a satisfacer diferentes segmentos (Vanucci de Moraes et al., 2017; Jürkenbeck et al., 2020).

El valor medio de **SS** ( $7,33 \pm 0,22$ ) de FCN 93-6-2 es el contenido de sólidos solubles más alto de todas las líneas analizadas. La media de FCN 93-6-2 duplicó la de LC 138 coincidiendo con autores que han informado que algunas accesiones de *S. pimpinellifolium* y *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* presentan contenido de sólidos solubles más altos comparados con genotipos cultivados (Rick, 1976; Georgelis et al., 2006; Rodríguez et al., 2006a;b; Rodríguez et al., 2010; Pratta et al., 2011a; Pereira da Costa et al., 2013). LC 138 presentó valores menores que el cv. Uco Plata y que los reportados para otros cultivares como Rio Grande (Peña y Moreno, 1997; Santiago et al., 2001) y cv M82 (Krieger et al., 2010). La media de  $F_1$  fue un 81% mayor que la del

progenitor cultivado, indicando efecto de dominancia parcial del progenitor con introgresión silvestre teniendo en cuenta que la  $F_1$  se diferenció para **SS** de ambos padres, con una media cercana a FCN 93-6-2. En coincidencia con estos resultados Pereira da Costa et al. (2016) analizando poblaciones con introgresiones silvestre propusieron que el mayor contenido de sólidos solubles es por la presencia de alelos silvestres, y en la descendencia evaluada también detectaron efectos de dominancia parcial. Asimismo Krieger et al. (2010) informaron para una  $F_1$  entre M82 (bajo nivel de azúcar) y la línea mutante *SINGLE FLOWER TRUSS* sft/sft (afectado el gen de la hormona florigenina) efecto intermedio.

Los valores medios de **pH** de las líneas evaluadas coincidieron con valores reportados como característicos de frutos maduros (Peña y Moreno, 1997; Klee y Giovannoni, 2011). Las líneas de premejora no se diferenciaron para valores de media de **pH** y **CLi** y superaron a los de LC 138 y Uco Plata. Para ambos caracteres la  $F_1$  presentó valores de media que superaron al progenitor con introgresión silvestre, lo que evidencia heterosis. El efecto de sobredominancia de alelos silvestres para **pH** fue también reportado en cruzamientos entre *S. pimpinellifolium* x cv Caimanta (Mahud et al., 2013). En cuanto a **CLi** resultó interesante que la  $F_1$  presentó medias mayores respecto también a otros cultivares comerciales de Argentina reportados por Peralta et al. (2017).

La importancia de la detección de genotipos que incrementan el contenido de licopeno radica en que es un objetivo considerado en muchos programas de mejora de tomate. Esta meta en la mejora se asocia a los beneficios para la salud del licopeno, basados en su capacidad antioxidante (Shi y Le Maguer, 2000). Respecto a estrategias utilizadas en la mejora de este carácter cabe mencionar que el uso de mutantes espontáneos como *ogc*, *hp1* y *hp2* para incrementar el contenido de licopeno ha tenido poco éxito, debido a sus efectos pleiotrópicos negativos, principalmente en la tasa de germinación y supervivencia de plántulas (Ashrafi et al., 2012). En este contexto se ha analizado la posibilidad de ampliar la base genética a través de estrategias de introgresión y *S. pimpinellifolium* y *S. pennelli* han sido evaluadas como fuentes de QTLs para incrementar el contenido de licopeno (Liu et al., 2003; Pratta et al., 2011a; Ashrafi et al., 2012). También existen evidencias de que especies silvestres de frutos verdes que no acumulan licopeno, como *S. hirsutum* (Bernacchi et al., 1998a,b), *S. peruvianum* (Fulton et al., 1997), *S. parviflorum* (Borém y Caixeta, 2003; Fulton et al., 2002) y *S. pennellii* (Liu et al., 2003) pueden proveer alelos que influyen en la acumulación de licopeno/  $\beta$ -caroteno en tomate. En acuerdo con estos resultados, en este trabajo se detectó que el aporte de *S. habrochaites* tanto en FCN 93-6-2 como en  $F_1$  y en genotipos

F<sub>2</sub> contribuyó al incremento del contenido de licopeno, respecto a las líneas cultivadas: tanto al dador de germoplasma cultivado (Uco Plata) como a LC 138.

En resumen, respecto a variables asociadas al sabor y propiedades nutraceuticas se destaca que FCN 93-6-2 presentó frutos más dulces, de menor acidez (Causse et al., 2002 indica que pH es estimador de acidez) y con mayor concentración de licopeno que el padre cultivado. Respecto a la acción de germoplasma silvestre sobre contenido de licopeno Kuti y Konuru (2005) propusieron que el aporte de germoplasma de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* explicaría mejora en aspectos nutricionales de los genotipos por ellos evaluados.

Podría considerarse que el contenido de **SS** y **pH** de FCN 93-6-2 indican que sus frutos son ideales para consumo fresco o para aportar a la mejora con ese destino, atendiendo a que un alto contenido de sólidos solubles es un carácter deseable en los programas de mejoramiento ya que se asocia a un mejor sabor. Aunque es reconocido que los consumidores difieren en sus preferencias, en general se destaca que el **pH** cumple un rol importante ya que el sabor estaría asociado al balance entre la dulzura y acidez del jugo del tomate (Klee y Giovannoni, 2011). Además se considera que el buen sabor y aroma de un tomate fresco no estaría determinado solo por la alta o baja concentración de un determinado compuesto, sino más bien por su interacción (Raffo et al., 2002, Hernández Suárez et al., 2008). Se destaca también que en FCN 93-6-2 y en F<sub>1</sub> dado la mayor concentración de licopeno se evidenciaría su mayor potencial nutraceutico. La mejora en estos caracteres no podría haber sido prevista considerando el fenotipo de los frutos de *S. habrochaites*, poniendo en evidencia la complejidad de las interacciones entre genes y entre éstos y el ambiente. Estos atributos reunidos en la línea con introgresión silvestre son importantes, dado que en la actualidad los consumidores demandan productos con mayor calidad para la alimentación. Si se consideran los atributos de manera separada, el valor de contenido de **SS** de FCN 93-6-2 y F<sub>1</sub> indicaría que producen frutos adecuados para procesamiento como mermeladas (Peralta et al., 2017) y los valores medios de **pH**, serían indicativos de su aptitud también para uso para procesamiento industrial (Costa y Campos, 1985; Peña y Moreno, 1997).

Respecto al color de los frutos se evidenciaron diferencias entre líneas por ambas metodologías de evaluación: cualitativa y cuantitativa. El método cualitativo (es comparativo considerando la escala propuesta por Monforte y colaboradores, 2001) permitió caracterizar a los frutos de FCN 93-6-2 como de color rojo intenso, mientras que los frutos de F<sub>1</sub> mostraron valores medios que superaron a FCN 93-6-2. La línea testigo FCN13-1-6-1 evidenció el color con mayor proporción de rojo. Considerando la

metodología cuantitativa, en la revisión bibliográfica se analizaron publicaciones que evalúan principalmente los cambios de color en tomate, en términos de diferentes combinaciones matemáticas de **a\*** y **b\*** (Arias et al., 2000; López Camelo y Gómez, 2004; Carvalho et al., 2005; Pratta et al., 2011a). Sin embargo, Kabelka et al., (2004) y Radzevičius, et al. (2008) indican que un color determinado se define por completo cuando se miden componentes acromáticos como **L\*** (oscuridad o luminosidad relativa), **Y**, **Chroma** y **Hue**. Por ello, en esta tesis se utilizaron todas estas variables para caracterizar el color del fruto de cada genotipo, además de los descriptores cromáticos (valores **a\*** y **b\***, **X** y **Z**).

Los frutos de las líneas de premejora presentaron mayor intensidad del color, ya que las medias de **a\*** y **b\*** fueron las más altas (Tabla 7), prevaleciendo los componentes de rojo al amarillo. FCN 93-6-2 presentó valores mayores de **Hue** y no se diferenció cuanto a la luminosidad (**L\***) del progenitor cultivado. Los valores de **Chroma** indican que los frutos de FCN 93-6-2 se destacaron por su vivacidad en el color (Shewfelt, 2014). Así, atendiendo al conjunto de variables de componentes de color y siguiendo la propuesta de Sacks y Francis (2001) para frutos de tomate, las relaciones antes mencionadas indican que los frutos de FCN 93-6-2 son de color rojo más intenso con mayor vivacidad que los de LC 138 y a los de la línea testigo Uco Plata. La  $F_1$  presentó los frutos con color rojo más intenso coincidiendo con las evaluaciones cualitativas y sus valores de media fueron semejantes a los reportados por Carvalho et al. (2005) para el cv Heinz 9492 e híbridos comerciales. Se destaca también como importante el hecho que, en la caracterización de color de frutos estimados en componentes de color, FCN 93-6-2 y  $F_1$  superaron a LC 138. En especial atendiendo a que los valores medios que caracterizaron al padre cultivado de **L\***, **a\***, **b\***, **Chroma** y **Hue** son próximos a los reportados para otros cultivares (López Camelo y Gómez, 2004; Toor et al., 2006; Perkins-Veazie et al., 2007; Stinco et al., 2013).

La correspondencia detectada en esta tesis entre los resultados del análisis de color de manera cualitativa con la metodología cuantitativa fue reportada por Arias et al. (2000). Este resultado sería un aporte interesante ya que para el caso de materiales similares a los evaluados en esta tesis, permitiría que, en función al objetivo buscado, un operador entrenado puede efectuar una evaluación (asignación) de colores con escala de Monforte y colaboradores (2001) con una demanda menor de tiempo.

En este ensayo **Dur** y **Fir**, podrían considerarse variables que estimaron la “consistencia” del fruto al estado maduro. Para **Dur** se evidenció efecto de dominancia de alelos silvestres en coincidencia con otras publicaciones (Rodríguez et al., 2010; Yogendra y Ramanjini Gowda, 2013). En función a estos resultados y la correlación

genética positiva y alta sería posible proponer una asociación entre **VE** y **Dur**, en particular considerando publicaciones que indican que valores mayores de dureza se relacionan a mayor vida en estantería (Pawar et al., 2016; Yogendra y Gowda, 2013). Así **Dur** sería uno de los varios factores que contribuyen a la **VE**. La relación no sería directa al considerar la caracterización de la  $F_1$ , que respecto a **VE** exhibió la media más alta, aunque para **Dur** el valor medio fue intermedio entre ambos padres. Esta complejidad en las interrelaciones entre ambas variables se evidencia también en publicaciones que indican que *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* (LA1385) presentó menor dureza respecto al cv. “Caimanta” que tuvo menor vida en estantería (Rodríguez et al. 2010). Estos autores sugieren que la mayor vida en estantería de los tomates “Cherry”, es el resultado de mecanismos moleculares diferentes al metabolismo de la pared celular en el pericarpio del fruto. Una posible explicación anatómica a la asociación entre **Dur** y **VE** detectada en los materiales analizados en este trabajo podría vincularse a resultados publicados que indican que las células del fruto regulan su presión de turgencia, así como la integridad de la pared celular a medida que maduran (Vicente et al., 2007). Eso indica que una disminución de la turgencia celular puede estar asociada con la pérdida de agua, lo que puede contribuir al ablandamiento extremadamente tardío de algunos frutos. Atendiendo a que en esta tesis la evaluación de **Dur** se efectuó en fruto integro (con piel) podría plantearse que se reflejarán también propiedades de la cubierta del fruto. La caracterización de las líneas para **Dur** concuerda con los resultados del ensayo de caracterización de propiedades biomecánicas que indican mayores valores de **Fmax** y cubierta más plástica (menor **MY**) en FCN y LC 138 menos **Fmax** y más elástica. Es de destacar que la dureza del fruto también dependería de la organización celular del pericarpio que ocurre en estados tempranos del desarrollo (Dal Cin et al., 2009; Azzi et al., 2015).

Para **Fir**, estimada en frutos sin piel, no se detectaron diferencias entre los progenitores, pero sí de estos con la  $F_1$ . Se considera que junto con **Dur** se asociaría la consistencia del fruto al rojo estado maduro. En el análisis de correlaciones por planta se encontró correlación positiva, aunque mucho menor que para **Fir**. Así podría plantearse que la **Fir** es un componente más que contribuye a **VE**, y que al igual que con **Dur**, la relación no se establecería de manera directa. El hecho de que la  $F_1$  se diferencie de los progenitores y presente una firmeza de fruto mayor podría explicarse en que los padres son portadores de diferentes alelos en los *loci* que controlan este carácter. En este sentido otros autores señalan que diferencias o semejanzas fenotípicas entre los padres no necesariamente son buenos predictores de diferencias genéticas subyacentes (Rodríguez et al., 2005a; Liberatti et al., 2013). Cuando se

considera la variable obtenida de la relativización **Fir/D**, la media que caracterizó a FCN 93-6-2 prácticamente duplicó a la de LC 138 y la F<sub>1</sub> mostró una media con valor intermedio. Sería posible considerar, que la relativización entre **Fir** y **D** sería un indicador que la firmeza estaría parcialmente asociada a mayor resistencia a la manipulación y por lo tanto a **VE**. Meli et al. (2010) detectaron que valores más altos **Fir** se asocian con una menor actividad de enzimas que degradan carbohidratos y proteínas de la pared.

Considerando las variables asociadas a la morfología interna como **Ep** y **NI** se detectaron diferencias entre las líneas progenitoras. La F<sub>1</sub> no se diferenció de LC 138 para **Ep** y su valor de media fue igual que el de F<sub>2</sub>. Este efecto de dominancia en la interacción alélica de los genes que determinan el espesor del pericarpio acuerda con lo informado por Biswas et al. (2016). Esta contribución de LC 138 al incremento del espesor de pericarpio podría considerarse sustancial, dado que es una variable de importancia para la calidad, considerado por ejemplo que los perfiles proteicos del pericarpio están asociados a diferencias en caracteres de calidad de fruto (Rodríguez et al., 2011a; Schauer et al., 2008). Al analizar la relación **Ep/D** se observó que, para frutos de igual diámetro, el espesor del pericarpio fue relativamente mayor en FCN 93-6-2 y en F<sub>1</sub> que en LC 138. Este hecho mostraría que los frutos de la línea de premejora y la F<sub>1</sub> presentaron mayor proporción de materia seca, lo que podría explicar diferencias en la dureza de los frutos maduros o su conservación durante más tiempo.

Al considerar variables que describen propiedades biomecánicas de la piel de los frutos FCN 93-6-2 presentó los valores más altos de **Fmax** y los más bajos de **MY**, lo que indica que posee una cubierta del fruto con mayor plasticidad y menor rigidez, por lo tanto, más resistente a daños por deformación, como los que puede sufrir en el embalaje. En concordancia con los resultados de esta tesis respecto a las diferencias entre progenitores, Giménez y colaboradores (2015) indicaron valores más altos de **Fmax** en especies silvestres respecto a mediciones en cultivares. Estas diferencias entre líneas parentales podrían asociarse en parte a la capacidad de deformación del fruto, teniendo en cuenta resultados de comparación de propiedades biomecánicas de cutículas entre cultivares tolerantes y susceptibles al agrietamiento (Matas et al., 2004; Barga y Neinhuis, 2005; Domínguez et al., 2012). Estos trabajos indican que en general los cultivares susceptibles al agrietamiento presentan mayor **MY**, mayor esfuerzo de fractura y similar deformación máxima, por tanto, más rígidas necesitan de un mayor esfuerzo de rotura para llegar a una deformación máxima similar que en el cultivar tolerante al agrietamiento. Los valores de propiedades biomecánicas de la cubierta que caracterizan a FCN 93-6-2 podrían indicar una menor facilidad a sufrir daño, favoreciéndose la conservación de la integridad el fruto. Esta idea propuesta por Matas

et al. (2004a) se fundamenta en evidencias de que la acción de enzimas sobre paredes celulares reduce la viscosidad, indicada por valores más altos de **MY** (Andrews et al., 2000; Thompson, 2001). También se ha informado diferencias en propiedades mecánicas de cutículas de mutantes larga vida: *DFD* (Saladie et al., 2007), *rin*, *nor*, *alc* (Kosma et al., 2010) y en mutantes TAGL1 (Giménez et al., 2015). Estos resultados indicarían que el control genético de formación y desarrollo de la cutícula impacta en la maduración del fruto y por lo tanto en la vida en estantería. Entonces, atendiendo la caracterización biomecánica de la cubierta de frutos y de vida en estantería de las líneas de premejora y las líneas comerciales caracterizadas en la tesis, podría considerarse que ablandamiento y deterioro distintos de sus frutos podrían deberse, en parte, a diferencias en la actividad de enzimas que degradan las paredes celulares entre líneas.

Así, en el caso de las líneas estudiadas en esta tesis, podría proponerse una asociación entre estos parámetros biomecánicos de la cubierta del fruto y la resistencia a la manipulación, que en parte podría explicar la **VE**. Los frutos de FCN 93-6-2 presentan mayor **VE** y se caracterizan también por mayor resistencia a la presión (**Dur**) estos responden mejor a tensiones mecánicas ofreciendo mayor resistencia a deformarse. De manera análoga, López-Casado et al. (2007) y Domínguez et al. (2012) analizando frutos en diferentes estados de madurez, reportaron **MY** mayores en frutos maduros que al estado inmaduro mientras que la **Fmax** fue menor y el esfuerzo de fractura fue similar. Considerando estas publicaciones mencionadas podría plantearse que los frutos maduros de FCN 93-6-2 se habrían comportado como en estadios menores de madurez que los frutos de líneas cultivadas. FCN 93-6-2 en comparación con LC 138 presentaría frutos con más resistencia a la manipulación (se comportaría como un fruto en estado inmaduro). La mayor rigidez (que caracteriza a LC 138) estaría asociada a una mayor “fatiga” de la cubierta del fruto durante ciclos de expansión y contracción diarios repartidos (Matas et al., 2004b), lo que podría ser una causa de su menor **VE**. En el mismo sentido FCN 93-6-2 debido a su mayor plasticidad tendría una mayor capacidad para soportar mayores fuerzas de tensión.

La relación de la variable **VE** y propiedades biomecánicas fue establecida atendiendo a que una función principal que tiene la cubierta del fruto, en particular la cutícula es la de minimizar la deshidratación, como así también la de proteger contra impactos físicos, químicos y biológicos, actuando como un soporte biomecánico que brinda integridad al órgano (Matas et al., 2004a; Petit-Jiménez et al., 2007). En este punto resulta interesante destacar que en estudios previos de las cubiertas de los frutos de las líneas parentales estudiadas en esta tesis se han encontrado diferencias histológicas. Las líneas difieren en cuanto al espesor de la pared externa (cutícula más

pared celular tangencial externa) del fruto. El espesor de la pared externa del fruto de FCN 93-6-2 presenta un espesor mayor ( $17,32 \pm 3,43\mu\text{m}$ ) que la de LC 138 ( $11,41 \pm 4,19\mu\text{m}$ ). Atendiendo a que la epidermis esta tensionada por la turgencia del fruto, la pared externa (cutícula más pared celular tangencial externa) actúa como una piel (cubierta del fruto) ténsil (Broglia y Martín Montiel, 2010). También se describieron diferencias en la cubierta de los frutos de las líneas parentales a través de análisis de imágenes de Microscopio Electrónico de Barrido (MEB). La cubierta del fruto en FCN 93-6-2 presentó cutícula lisa, con muy escasos tricomas simples y glandulares en cabezuela, presencia de ceras epicuticulares de aspecto granuloso y reticuladas, formando una trama y la de los frutos de LC 138 presentó una mayor densidad de tricomas simples pluricelulares y las ceras epicuticulares de aspecto escamoso están dispuestas formando una trama más condensada (Broglia y Martín Montiel, 2011). Estos resultados podrían considerarse relacionados con las propiedades biomecánicas de las cubiertas de los frutos informadas en esta tesis. Así es posible proponer una relación entre el espesor de la pared externa del fruto y los valores de **Fmax**, dado que mayor espesor se relaciona con mayor resistencia a la deformación (mayor **Fmax** y menor **MY**). López Casado (2006) propuso que la importancia del espesor de la cubierta externa del fruto se debe a que es un componente fundamental en la integridad del fruto ya que es donde mayor presión ejercen las células epidérmicas desde el interior del fruto. La asociación de ambos grupos de características (biomecánicas e histológicas) para explicar, al menos en parte el ablandamiento de los frutos de tomate, fue indicado también por Saladie et al. (2007). Esta confluencia de la acción de diferencias en propiedades biomecánicas y la composición histológica de la pared del fruto podría contribuir a explicar las diferencias en la **VE**. Una posible explicación a la causa de las diferencias en características histológicas y las consecuencias en propiedades biomecánicas de la cubierta de los frutos podría vincularse a modificaciones ocurridas a través del proceso de mejora. Es posible que a lo largo de este se hubiesen favorecido genes cuya acción provocara el engrosamiento de tejidos que constituyen la cubierta de las hojas por lo que algunos genotipos resistentes o tolerantes al ataque de la polilla serían, al menos en parte con una base de resistencia mecánica. Así se seleccionaron alelos que habrían conducido a modificar aspectos anatómicos y bioquímicos en las hojas y que podrían expresarse también en tejidos en el fruto, regulados por otras señales dado que los ovarios son hojas modificadas. Entonces algunos genes que afectan la cubierta de las hojas también podrían afectar la de los frutos.

Respecto a las bases genéticas de los caracteres analizados, es interesante resaltar efecto heterótico de la combinación de alelos en  $F_1$  de variables como **VE**, **Col**,

**pH** y **CLi**. Este fenómeno podría estar causado por la maximización en los efectos de los alelos que provienen de progenitores que presentan divergencia genética y en este sentido el análisis fenotípico de las variables y el estudio molecular en las líneas parentales permitiría indicar que al menos una parte de estas diferencias se originan en sus genomas. A este respecto distintos autores plantean que la heterosis se incrementa al aumentar la divergencia genética para el carácter en cuestión entre los progenitores (Santiaguillo-Hernández et al., 2004; Garg y Cheema, 2011). En el caso del material analizado en esta tesis es posible acordar a esta propuesta teniendo en consideración tanto el origen de la línea de premejora como su caracterización fenotípica. Es importante destacar que el hecho de que en los materiales estudiados en esta tesis la combinación heterótica ocurrió para varios caracteres simultáneamente ha sido ya informada por otros autores (Sahagún-Castellano et al., 2010; Carrillo-Rodríguez et al., 2019; Marín-Montes et al., 2020).

#### 4.3 Interacción Genotipo por Año

Al considerar el análisis de comparación de las variables entre líneas parentales,  $F_1$  y testigos evaluados en ambos ensayos se destaca un comportamiento uniforme de las líneas para **VE**, **Pf** y **Diam**. Este hecho es importante en particular atendiendo a que el cruzamiento planteado entre FCN 93-6-2 y LC 138 pretendía obtener en  $F_2$  genotipos recombinantes para proseguir la mejora respecto a esos caracteres entre otros. Esta estabilidad de comportamiento de los genotipos en el análisis de fenotipos indicaría que la acción de los genes en su determinación es importante. Otros autores también han informado para caracteres como vida en estantería y peso del frutos, estabilidad de genotipos, en el sentido de mantener el orden de los valores de media a pesar de que exista efecto del ambiente (Pratta et al., 2011a; Cambiaso et al., 2019b). Estos resultados indican asociación entre los valores genotípicos y fenotípicos, esperándose en las líneas un comportamiento uniforme y predecible a través del tiempo (semestres o años) y/o ciertas prácticas agronómicas (de cultivo) al menos en la localidad en que se desarrollaron los ensayos. Este resultado indicaría así un efecto del genotipo sustancial para estas características. Aunque para conocer su potencial agronómico se requiere la evaluación en otros ambientes. En el caso de las variables **Alt** y **Col** la interacción podría considerarse de tipo cuantitativo o de escala ya que, aunque la interacción genotipo por año es estadísticamente significativa, no produce cambios en el orden de mérito de los genotipos evaluados en los dos años en que se desarrollaron los ensayos.

#### 4.4 Caracterización fenotípica F<sub>2</sub>

Al considerar el análisis fenotípico de la población segregante, los valores de los coeficientes de variación y rangos de variación de los diferentes caracteres, de manera general, permiten reconocer la existencia de variabilidad en los caracteres analizados (Tabla 10, Figuras 14 a 18). Entre ellos se destacan **VE**, **Dhr**, **Pf**, **CLi** y algunos componentes de color. Para **pH** se estimó el CV más bajo, indicando que es un carácter que no tiene una contribución significativa a la variabilidad en F<sub>2</sub>, situación que podría vincularse con la estimación de heredabilidad en sentido amplio. La divergencia genética para estos caracteres cuantitativos entre las líneas parentales junto a la varianza ambiental que también da cuenta de esta variabilidad fenotípica explicaría los CV (Tabla 10). Otros autores analizando peso de fruto en poblaciones segregantes como RILs provenientes de cruzamientos entre *S. pimpinellifolium* x cv “Moneymaker” (Barrantes et al., 2016), o colecciones de germoplasma que incluían variedades comerciales y especies silvestres como *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, *S. pimpinellifolium*, *S. habrochaites*, *S. pennellii* y *S. peruvianum* (Florido et al., 2008) o poblaciones segregantes entre líneas con introgresiones silvestres y *S. lycopersicum* (Caruso, 2021) coinciden en señalar que los CV en F<sub>2</sub> indicarían en parte la divergencia genética entre los progenitores. En comparación con los resultados de esta tesis, se reportaron valores similares de CV en RILs de *alc* x cv “Vaibhav” en variables morfológicas del fruto como alto, ancho y también para el contenido de sólidos solubles y de licopeno. Para firmeza y número de lóculos los CV informados por estos autores fueron más altos, mientras que vida en estantería mostró un CV menor (Pawar et al., 2016).

El registro de valores de media de ciertas variables de calidad de fruto es indicativo de que en F<sub>2</sub> se obtuvieron genotipos con mejor comportamiento respecto a ambos progenitores (**VE**, variables asociadas a color y sabor). Del análisis de los valores de heredabilidad (Tabla 10) se destaca que en 28 de las 32 variables este parámetro resultó significativo, indicando que la variabilidad fenotípica observada en la F<sub>2</sub> es explicada por su componente genético. Las heredabilidades estuvieron comprendidos entre 0,12 y 0,95, con valores altos para **VE**, **Dhr**, **Fir**, **Dur**, **Dur/D**, **Col**, **SS** y componentes del espacio color. El amplio rango de variación de caracteres estudiados en la generación F<sub>2</sub>, permitió la detección de genotipos adecuados para la mejora causados por la recombinación de genes de ambos progenitores. Es posible que se propiciara el surgimiento a nuevas combinaciones genéticas provocando un incremento de la variabilidad. Otros investigadores han demostrado que el uso de germoplasma de especies silvestres relacionadas permite mejorar caracteres de calidad de fruto (Poysa,

1993; Bernacchi et al., 1998a, b; Lecomte et al., 2004b; Rodríguez et al., 2005a; Rodríguez et al., 2006a; Rodríguez et al., 2010; Pratta et al., 2011a).

Con respecto a **VE** la inclusión de  $F_2$  al análisis genético, permitió evidenciar contribución de genes con efecto no aditivo y también con efecto aditivo. La segregación transgresiva respecto al FCN 93-6-2, sugeriría la existencia de un efecto favorable de la recombinación ocurrida entre ambas líneas. Este efecto fue reportado por De Vicente y Tanksley (1993) en cruzamientos entre *S. lycopersicum* y una accesión de *S. pennellii* para caracteres vegetativos y de fruto y en publicaciones de análisis de cruzamientos entre cultivares, mutantes larga vida y especies silvestres (Pratta et al., 2000; Pratta et al., 2003; Rodríguez et al., 2005a,b). Rodríguez et al. (2010) analizando cruzamientos entre mutante *nor* y tomate tipo “Cherry” indicaron que en esta interacción entre alelos y genes se produce un efecto sinérgico en la vida en estantería cuando se combinan los *loci* del genoma de los progenitores. Así la mayor **VE** en genotipos con segregación transgresiva y  $F_1$ , observada en los materiales analizados en esta tesis, se debería al efecto conjunto de los genes presentes en cada progenitor. La segregación transgresiva junto al análisis efectuado en  $F_1$  que indica sobredominancia reafirman la idea que el aporte del germoplasma silvestre para vida en estantería se debería a la acción de genes cuyos alelos se complementan. La incorporación de genes exóticos, asociada a la recombinación de genes en  $F_2$ , dio lugar a “nueva variabilidad”, en coincidencia con reportes de otros autores (Pereira da Costa et al., 2009; Caruso, 2021). Así podría considerarse que la acción de alelos provenientes de *S. habrochaites* en un fondo genético como el provisto por Uco Plata INTA sería provechosa, en particular para este carácter,

En acuerdo con el análisis genético de parentales y  $F_1$ , el estudio de los fenotipos  $F_2$  también permiten reconocer a **VE** como un carácter complejo, en el que confluyen rasgos como deshidratación, consistencia, firmeza del fruto y otros no analizados en esta  $F_2$  (propiedades biomecánicas, por ejemplo). Así para **VE** (y las otras variables estudiadas que contribuyen a las propiedades de resistencia al deterioro del fruto) podría proponerse que, en la acción de alelos silvestres, el componente de dominancia (o el componente no aditivo) es importante. Se destaca que para esta variable no se detectaron interacciones genéticas o efectos maternos involucrados en su determinación. Este resultado coincide con lo observado en otras poblaciones por Pereira da Costa et al. (2009) y Asprelli (2011) acerca de que la vida en estantería sigue un modelo aditivo-dominante sin interacciones genéticas o efectos maternos involucrados en su determinación. Otros trabajos indican efectos de dominancia (Pratta et al., 2003a) y efectos recíprocos (Cambiaso, 2017), destacándose que estos efectos

dependerían de como ocurriera la combinación de *loci* considerando qué genomas se combinaran en los cruzamientos (Rodríguez et al., 2010).

La diferencia en la intensidad de heredabilidades estimadas de **VE** (moderada en el primer ensayo y alta en el segundo, Tabla 10) puede atribuirse a condiciones de cultivo y evaluación. Así la experiencia del primer ensayo permitió que se efectúen ajustes, en particular mejorando la metodología de toma de datos. Los valores estimados en este trabajo son más altos que los reportados al analizar una colección de tomates criollos por Asprelli (2011) y a los reportados en análisis de poblaciones derivadas de cruzamientos entre cultivares y especies silvestres (Rodríguez et al., 2005a; Rodríguez et al., 2006a; Pereira da Costa et al., 2016), aunque Del Medico et al. (2019) estimaron heredabilidades mayores utilizando análisis multivariado en varios caracteres asociado a calidad de fruto entre ellos **VE**. Es importante tener en cuenta que la heredabilidad es un atributo que corresponde a una población dada, y las metodologías de estimación podrían explicar diferencias.

Respecto a variables asociadas al tamaño de los frutos en  $F_2$  se destaca que para **Pf** se evidenció el efecto de dominancia de alelos silvestres. Este hecho junto a la distribución asimétrica permitirán apoyar la hipótesis sobre modo de herencia de alelos de los frutos pequeños serían de efecto negativo dominantes o de dominancia incompleta (semidominantes) sobre los alelos involucrados en la expresión de frutos grandes (Weller et al., 1988; Tanksley, 1993; Grandillo et al., 1999; Fray et al., 2000; Angosto Trillo, 2001; Rodríguez et al., 2006a; Pereira da Costa et al., 2009; Rodríguez et al., 2010; Liberatti et al., 2013; Mahuad et al., 2013; Biswas et al., 2016). Las heredabilidades estimadas para variables que describen el tamaño y forma del fruto indicaron moderada influencia ambiental. La segregación transgresiva observada para **Diam**, pero no para la **Alt**, podría revelar la acción de distintos genes afectando a las dos dimensiones.

Los valores estimados de heredabilidad para **Pf** y **For** acuerdan con otros autores, Asprelli (2011) reportó el mismo rango de heredabilidades en colecciones de tomates criollos, al igual que Vazquez et al. (2015) al analizar poblaciones  $F_2$  provenientes de cruzamientos entre cultivares. La heredabilidad para **Pf** estimada en el material analizado en esta tesis fue mayor que el estimado por Caruso (2021). Este último resultado podría indicar que la combinación de genotipos posibles respecto a **Pf** es más amplia en el cruzamiento entre FCN 93-6-2 con LC 138 que en el de Uco Plata con FCN 13-1-6-1. Las diferencias en resultados informados para las heredabilidades de la forma y las dimensiones de frutos entre este y otros trabajos basados en distintos cruzamientos (Rodríguez et al., 2005a, Rodríguez et al., 2011b, Gaspar-Peralta et al.

2012, Saleem et al., 2013) podrían reflejar diferencias del fondo genético entre los distintos materiales analizados. El hecho que los valores de heredabilidades estimados fueron moderados (*Pf*, *Diam*) y bajos (*Alt*) para estos caracteres asociadas al tamaño del fruto podrían deberse a la acción de un considerable efecto ambiental. Situación que podría relacionarse a que la cosecha de frutos se efectuó durante un período prolongado (de más de 6 meses) y a diferentes alturas de la planta y posiciones del racimo. Así aspectos de la fisiología contribuyeron a la heterogeneidad ambiental ya que los frutos constituyen sumideros de nutrientes y agua, la competencia entre frutos según su posición (Bertin et al., 2003; Coyago-Cruz et al., 2017). Sin embargo, es posible considerar que los parámetros genético-cuantitativos estimados reflejan el potencial para incrementar el peso de los frutos con la selección de individuos  $F_2$ .

Al considerar variables asociadas al sabor y propiedad nutritivas, respecto **SS**, corroborando lo detectado en  $F_1$ , el parámetro RD indicaría contribución tanto del componente no aditivo y como aditivo, en coincidencia con otros reportes (Krieger et al., 2010; Rodríguez et al., 2010; Biswas et al., 2016). La observación de segregación transgresiva ha sido reportada en análisis de otras poblaciones segregantes (Grandillo y Tanksley, 1996; Causse et al., 2002; Shivaprasad et al. 2012; Zhou et al., 2016). Una proporción importante de la varianza fenotípica fue explicada por componente genético, con heredabilidad alta ( $H^2=0,61$ ), un valor semejante fue reportado por Saliba-Colombani et al. (2001) para cruzamientos con el cv "Cervil" (tomate "Cherry"). En la literatura consultada se ha encontrado un rango muy amplio de valores de heredabilidad para este carácter. Pratta et al. (2011a) informaron un valor de 0,22 y Rodríguez et al. (2010) encontraron variación extrema en la estimación de la heredabilidad en sentido estricto en las poblaciones analizadas. Mientras otras publicaciones informaron heredabilidades mayores a 0,85 (Georgelis et al., 2006; Asprelli, 2011; Gallo et al., 2011; Liberatti et al., 2013; Pereira da Costa et al., 2016).

A partir de los resultados de los análisis fenotípicos se observa que la introgresión silvestre en el germoplasma del tomate provoca un notable incremento del contenido de sólidos solubles. Esta hipótesis ha sido corroborada en publicaciones de exploración de germoplasma silvestre (Eshed y Zamir, 1995; Fridman et al., 2004; Galiana-Balaguer et al., 2006; Barrantes et al., 2016). De esta forma se contribuye a mostrar el potencial de algunas especies, para incrementar el contenido de sólidos solubles. Se ha observado que el efecto de las introgresiones depende del fondo genético (Lecomte et al., 2004b; Rodríguez et al., 2010) y en este caso su combinación con LC 138 generó un incremento importante en  $F_1$  e incluso algunos genotipos  $F_2$  alcanzaron valores promedios de casi 10 °Brix, lo que se considera un valor

notablemente elevado. La detección para **SS** de un efecto positivo del germoplasma silvestre y la estimación de heredabilidad alta en el análisis de materiales estudiados en esta tesis podría considerarse muy positivo, atendiendo a que el contenido de sólidos solubles es el mayor contribuyente a la calidad del tomate procesado y para consumo fresco. Una de las consecuencias negativas reportadas como consecuencia de la mejora del tomate es la pérdida de sabor asociada a diferentes compuestos, entre los que se encuentra el bajo contenido de sólidos solubles y en particular de la relación fructosa-glucosa (Wang y Seymour, 2017). En las variedades cultivadas el contenido de sólidos solubles es variable, pero bajo (Kimbara et al., 2018), mayores valores se informan para variedades antiguas o locales (Juárez-López et al., 2009; Tranchida-Lombardo et al., 2018) y tomates “Cherry” (8 °Brix) (Ceballos-Aguirre et al., 2012).

La F<sub>2</sub> presentó para **CLi** valores medios indicativos de efecto de dominancia de alelos silvestres (Tablas 6 y 10), situación reportada también en otras poblaciones (Rodríguez et al., 2006a; Liberatti et al., 2013). La heredabilidad baja (Tabla 10) podría atribuirse a la variabilidad entre estimaciones de concentración en un mismo genotipo, considerando que se tomaron muestras de frutos a lo largo de seis meses, situación también observada para variables de tamaño de fruto como se analizó previamente. En ese período de tiempo se produjeron cambios en condiciones ambientales en particular respecto al fotoperíodo. A su vez las variaciones en las estimaciones de concentración de licopeno podrían atribuirse a la edad de la planta y/o a la posición del fruto, tanto en la planta como en el racimo. Así el componente ambiental de la varianza podría resultar tanto del efecto de la variación climática como de la variación fisiológica.

Del análisis de las variables asociadas al color en F<sub>2</sub> se destaca que las medias de **Col**, **X**, **a\*** y **Chroma** fueron mayores que las de FCN 93-6-2. Incluso en F<sub>2</sub> se detectaron genotipos con valores medios de variables de color que describen frutos de color rojo más fuerte y con mayor luminosidad que los informados para otros cultivares y para distintas líneas con introgresión de germoplasma silvestre (Carvalho et al., 2005; Gaspar-Peralta et al., 2012; Kabelka, 2004; Lorea et al., 2008; Shi y Le Maguer, 2000; Zapata et al., 2007). Estos valores indican que esos individuos F<sub>2</sub> constituirían germoplasma útil para mejorar ese carácter. Las heredabilidades de componentes de espacio color fueron de magnitud moderada (rango de 0,39 a 0,50) y coinciden con estimaciones en poblaciones de tomates criollos (Asprelli, 2011) y de cruzamientos entre *S. lycopersicum* y *S. pimpinellifolium* (Green et al., 2016).

Al considerar las **variables asociadas a la consistencia del fruto rojo maduro** se destaca que en F<sub>2</sub> para **Dur** se evidenció efecto de dominancia de alelos silvestres. Esta acción génica corrobora lo observado en la comparación de las líneas parentales

con  $F_1$ . También puede destacarse que la heredabilidad resultó moderada y se detectó segregación transgresiva para valores mayores al igual que como se indicó para **VE**. Para **Fir** la heredabilidad fue alta coincidiendo con valores reportados por otros autores (Rodríguez et al., 2005; Del Medico et al., 2019). Se destaca que las heredabilidades de **Fir** y **VE** coinciden en magnitudes, ya reportado por Pawar et al. (2016) proponiendo relaciones de causa efecto entre ambas.

Sintetizando el análisis de  $F_2$ , es posible considerar que para variables como **VE**, **Col**, **SS** que presentaron estimaciones de heredabilidad altas, evidenciaron componente aditivo y presentaron segregación transgresiva, sería posible obtener algún grado de avance en el mejoramiento genético por medio de selección. Para otros caracteres como **Fir**, que presentó un valor alto de heredabilidad, aunque un fuerte efecto de dominancia y segregación transgresiva, la estrategia de mejora es más compleja, debiendo incorporarse más información como las correlaciones con otras variables. Casos de mayor contribución del componente no aditivo en caracteres como **CLi** y **Fir** permitirían indicar que la obtención de híbridos es adecuada a fin de explotar las acciones génicas que rigen estos caracteres. La observación de segregación transgresiva para **VE**, **Diam**, **Col**, **SS**, **pH**, **Ep** y **Dur** (respecto a FCN 93-6-2), para **b\*** y **Chroma** (respecto a LC 138) y para **Hue** respecto a ambos progenitores confirmaría que los cruzamientos entre germoplasmas cultivados y silvestres tienen un gran potencial para generar nuevos fenotipos con rasgos importantes con buenos valores agronómicos, así como con potencial para adaptación a diferentes condiciones. Numerosas publicaciones efectuadas por el grupo de Mejoramiento Genético de Tomate de la UNR y CONICET reportan esta situación (Pratta et al., 2003; Rodríguez et al., 2005a; Pratta et al., 2011a; Rodríguez et al., 2013a; Green et al., 2016; Pereira da Costa et al., 2016), en cruzamientos entre germoplasma cultivado y silvestres proveniente de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* y *S. piminellifolium*. Los autores proponen que este fenómeno en estos casos se explicaría dado que las especies parentales tienen una alta frecuencia de alelos complementarios. Los resultados del análisis de segregación transgresiva de este trabajo de tesis se adecuarían a esta explicación, considerando que son caracteres cuantitativos en los que ambas líneas difieren. La observación de genotipos  $F_2$  con valores mayores de fenotipos respecto a caracteres como **VE**, **SS** y **Dur**, sugiere la existencia de un efecto favorable de la recombinación ocurrida entre ambas líneas. De Vicente y Tanksley (1993) propusieron dos causas para segregación transgresiva (detectada en cruzamientos entre *S. lycopersicum* y una accesión de *S. pennellii*): 1) heterosis, y 2) la conjunción en individuos  $F_2$  de alelos provenientes de los progenitores que en determinados arreglos aumentan o disminuyen el valor de carácter. En los

materiales estudiados en esta tesis ambas razones podrían dar cuenta de la segregación transgresiva. Por una parte, FCN 93-6-2 presenta alta proporción de germoplasma cultivado por lo que estas  $F_2$  podrían mostrar cierto nivel de homocigosis respecto al germoplasma silvestre, y en ese caso sería más probable que la combinación de alelos favorables provenientes de los progenitores explicara la herencia transgresiva. Por otra parte, también es posible que los genotipos transgresivos fueran heterocigotos en algunos *loci*, de esa manera la segregación transgresiva podrá ser la combinación de ambos efectos.

#### 4.5 Correlaciones genéticas y fenotípicas

Las variables en las que se detectaron correlaciones genéticas y fenotípicas mostraron concordancia en relación con el signo. En la mayoría de los casos, las primeras fueron más altas que las correlaciones fenotípicas, esta situación se ha reportado en otros estudios (Duarte et al., 2012). Este hecho se observó tanto en el análisis por fruto como por planta, en correlaciones entre **Pf** con **Diam** y **Pf** con **Alt** en acuerdo con reportes de otros investigadores (Rodríguez et al., 2005b; Florido et al., 2008; Asprelli, 2011; Casals et al., 2012; Vazquez et al., 2015; Cabodevila et al., 2017). También se destaca la concordancia entre ambos tipos de correlaciones entre variables y entre **NI** con **Cons**, estas últimas indicarían que frutos con mayor número de lóculos se encontraban más blandos al momento del descarte. La ocurrencia de correlaciones genotípica y fenotípica con valores similares entre sí podría deberse a la reducción de la varianza de error (ambiental) a proporciones menores (Manna y Paul, 2012).

Resultó interesante la posibilidad de comparar los resultados de correlaciones estimadas por fruto y por planta. El resultado de las primeras fue considerando la estimación de correlaciones entre variables evaluadas en el mismo fruto y el de las segundas permitió contrastar variables evaluadas en distintos frutos del mismo genotipo, por ejemplo, la deshidratación con variables asociadas a caracteres del jugo o la consistencia en frutos rojos. En esta comparación se observó que en algunos pares de variables las correlaciones genéticas fueron consistentes, destacándose que en ambas evaluaciones se detectó correlaciones positivas entre **VE** y **Pf**. Se destacaría no sólo concordancia de comportamiento de los genotipos, sino que estos resultados acuerdan con reportes de Rodríguez et al. (2006), Narolia (2009), Cabodevila et al. (2017) y Caruso (2021). Aunque existen reportes de correlación fenotípica positiva y elevada correlación genética negativa en  $F_2$  entre **Pf** y **VE** (Pereira da Costa et al., 2009) o ausencia de correlación genética que se explicaría si la asociación genética se debía a ligamiento (Pratta et al., 2011b). También existen reportes de correlación fenotípica negativa entre vida en estantería y el tamaño del fruto en poblaciones derivadas de un

cruzamiento entre una variedad india y *alc* (Casals et al., 2012; Pawar et al., 2016). Posiblemente asociado a la correlación positiva entre **VE** y **Pf**, por fruto y por planta, para **VE** con **Diam** se detectó correlación genética positiva y también se detectó correlación genética y fenotípica positiva entre **Pf** y **Diam**. Una posible explicación al hallazgo de correlaciones genéticas positivas entre **VE** con **Pf** y con **Diam** sería que en el proceso de mejora que dio origen a FCN 93-6-2, en su inicio estuvo orientada a lograr resistencia a plagas acompañada de calidad comercial (tamaño) y este proceso habría permitido la acumulación de alelos que aportaron a ambos atributos. Podría plantearse que a lo largo de los procesos de selección para mejora se haya roto el ligamiento de ciertos *loci* y los efectos en promedio de los genes que porten tiendan a incrementar los valores fenotípicos de ambos caracteres. Aunque no debe perderse de vista que los frutos de la línea de premejora y la F<sub>1</sub> son de menor tamaño y mayor vida en estantería que la línea LC 138. La correlación genética positiva detectada entre **VE**, **Pf** y **Diam** en los materiales estudiados en esta tesis reviste importancia debido a las consecuencias para el mejoramiento. Es probable que al menos algunos de los *loci* determinantes del tamaño del fruto tengan efecto pleiotrópico positivo sobre la **VE**, o que las variantes genéticas que incrementan el peso se encuentren ligadas a QTLs determinantes de la mayor vida en estantería.

Las correlaciones genéticas encontradas en ambos análisis (fruto y planta) entre **VE** con **Dhc** y la correlación fenotípica de **VE** con **Dha** fueron altas, hecho probablemente vinculado con la colocación de QTLs para estas variables. Apoyando la idea que **VE** sería una variable compleja explicada por las otras variables que “describen” procesos que lleva a la pérdida del valor de comercialización. Se ha propuesto que los efectos pleiotrópicos pueden producir correlaciones entre caracteres (Grandillo et al., 1999; Phan et al., 2019; Kim et al., 2021). En este sentido se destaca que los QTLs mapeados en este trabajo controlan varios caracteres asociados a calidad de fruto. Existen reportes de QTLs coincidentes para múltiples caracteres en estudios sobre la introgresión de especies silvestres en el tomate cultivado (Frery et al., 2003; Celik et al., 2017).

Respecto a **Cons**, otra variable evaluada al momento del descarte, sólo se detectó correlación fenotípica con **VE** en el análisis por fruto. Sin embargo, podría plantearse entre **VE** y **Cons**, una asociación indirecta al haberse detectado correlación genética por fruto y por planta para **Dhc** con **Cons**. Se debe tener en cuenta que las formas en que se deshidrata el fruto y su consistencia fueron evaluadas al momento en que se consideraba finalizada la **VE**. Los resultados de la comparación de vida en estantería considerando la consistencia y deshidratación de los frutos al descarte

indicarían que esta última al correlacionarse directamente con **VE** sería el factor más importante en la determinación de la vida en estantería. Las evaluaciones de la consistencia mostraron que los frutos que permanecieron firmes, pero sufrieron una deshidratación más rápida, evidenciaron signos no deseables antes que los frutos que al final del ensayo tenían menor consistencia, pero que no presentaban deterioros en la piel por deshidratación. Una deshidratación más lenta, que finalmente da lugar a una mayor pérdida de agua, explicaría en gran parte la mayor vida en estantería de los frutos. Las correlaciones fenotípicas entre **VE**, **Dha**, **Dhc** y **Cons** en el análisis por fruto indicarían que existe un componente ambiental. Este hecho es conocido ya que existen prácticas de poscosecha dirigidas a retardar la deshidratación para prolongar la vida útil de los frutos. Sería interesante realizar un ensayo efectuando un seguimiento de la deshidratación desde la cosecha hasta el descarte de los frutos, registrando de manera periódica el cambio de peso de cada fruto, e incluso registrando imágenes. Este ensayo aportaría información más detallada sobre procesos de deterioro periódico, ya que los valores obtenidos en este trabajo corresponden a un valor promedio y no son informativos del modelo que sigue la deshidratación durante la maduración y envejecimiento de los frutos. Estudios histológicos mostraron que el espesor y distribución de ceras de la cutícula de los frutos de las líneas parentales presentan diferencias (Broglia et al., 2015), lo que podría explicar las diferencias en la deshidratación y **VE** entre estos genotipos.

La correlación genética entre **VE** y **Dur** (alta y positiva) es relevante dado que podría indicar que la mayor dureza a la cosecha implicaría mayor dureza durante la maduración, y por lo tanto mayor vida poscosecha. En este sentido Pawar et al. (2016) indicaron que la dureza de los frutos tuvo uno de los mayores efectos directos positivos sobre la vida útil. Yogendra y Gowda (2013) atribuyen como causa de esta correlación a que habría menor actividad de enzimas, como las que degradan carbohidratos y proteínas de la pared en frutos más duros y con prolongada vida poscosecha. También De Ketelaere et al. (2004) estudiaron la dureza de los frutos de distintas variedades al momento de la cosecha y la tasa de decadencia de dicha dureza, asociadas a la duración de los frutos. Encontraron diferentes patrones de relación entre estas variables, destacando que no siempre una alta dureza inicial da lugar a altos valores de dureza al final del almacenamiento de los frutos. Plantean que parte del problema puede residir en considerar la apariencia visual dada por el inicio de la coloración como un indicador de igual estado de madurez. En ese sentido también existen reportes como los de Caruso (2021) y Rodríguez et al. (2010) que indican una relación contraria a la esperada entre la dureza y la vida en estantería. Rodríguez et al. (2010) sugieren que la mayor

vida en estantería de los tomates “Cherry”, es el resultado de mecanismos moleculares diferentes al metabolismo de la pared celular en el pericarpio del fruto. Mientras que Caruso (2021) lo atribuye a una deshidratación más rápida en los de mayor vida en estantería. Una posible causa a la detección de una correlación genética opuesta entre **VE** y **Dur** en el material estudiado en esta tesis respecto a lo informado por Caruso (2021) que estudio FCN 13-1-6-1 y poblaciones derivadas de cruzamiento entre Uco Plata y esta línea, podría atribuirse a que ambas líneas de premejora ostentarían diferentes reorganizaciones cromosómicas, que se dan frecuentemente en cruzamientos interespecíficos (Anderson, et al., 2010; Gallo et al., 2011).

Respecto a la correlación genética de **VE** con **Fir** detectada en esta tesis fue también informada para otros materiales por Pawar et al. (2016) en un orden de magnitud casi idéntico (0,23 vs 0,20). En este sentido Osorio et al. (2020) analizando cambios durante la maduración de los frutos de líneas mutantes larga vida (*rin*, *nor*, *DFD*) y cultivares (“Ailsa Craig” y “M82”) detectaron cambios sustanciales en la textura, que variaron en los diferentes genotipos como consecuencias de modificaciones en pared celular, en laminilla media y en la pérdida de agua por transpiración durante las últimas etapas de maduración. La detección de estas asociaciones en este trabajo, aunque existen distintas publicaciones que las reportan, serían importantes dado que es difícil establecer relaciones específicas entre bases estructurales del ablandamiento y la pérdida de vida útil (Vicente et al. 2007, Matas et al. 2009, Martínez-González et al. 2017).

Otro grupo de correlaciones genéticas informadas en los resultados a destacar son las que relacionan caracteres asociados a consistencia del fruto al estado rojo maduro como la: **Dur** con **Ep**. Esta correlación podría indicar que el espesor del pericarpio contribuye a la resistencia de la deformación del fruto. Se podría vincular esta correlación a la de **VE** con **Dur** (0,74) analizada previamente y plantear una asociación indirecta de **VE** con **Ep**, esta conexión entre estas variables también fue detectada por Asprelli (2011) en un estudio de colección de germoplasma de tomates criollos. Las vinculaciones mencionadas permitirían plantear que el espesor del pericarpio al ser uno de los constituyentes arquitectónicos del fruto contribuye a su integridad y por lo tanto a la vida en estantería. Respecto a las relaciones entre la **VE** y variables asociadas a la consistencia del fruto es importante atender que se efectuó el almacenamiento de los frutos bajo condiciones controladas (ver metodología). La capacidad de conservación bajo diferentes condiciones de almacenamiento constituye un desafío para investigadores y mejoradores que requiere metodologías y enfoques diversos. En este sentido Page et al. (2010) compararon respuestas de genotipos a condiciones de

almacenamiento en frío, encontrando que el genotipo más firme en la cosecha fue el más sensible al almacenamiento en frío. Las particulares asociaciones en los materiales estudiados en este trabajo, en los que se destaca la diferenciación de las líneas para varios caracteres (**VE** y **Dur**) y similitudes en otros (**Fir**), permiten proponer que de este material se obtendrían genotipos interesantes tanto para la mejora genética como para profundizar análisis que colaboren al desarrollo de modelos explicativos de las relaciones entre estas características que hacen a la calidad del fruto.

Las correlaciones genéticas entre variables asociadas al tamaño y número de lóculos son consideradas como asociaciones fuertes en diferentes poblaciones (Jenks y Bebeli, 2011). Las informadas en esta tesis (**Diam** y **Pf** con **NI**) ya se han detectado en otros materiales (Saliba-Colombani et al., 2000; Rodríguez et al., 2005a; Gallo et al. 2011; Casals et al., 2012; Vázquez et al. 2015). La correlación fenotípica negativa entre **NI** con **For** informada para los materiales estudiados en esta tesis fue también informada en colecciones de tomates criollos (Asprelli, 2011). Esta correlación considerada junto a la correlación genética de **Diam** con **NI** indican una tendencia a que frutos más grandes, de forma aplanada poseen mayor número de lóculos. La correlación genética de **For** con **Fir**, podría considerarse esperada, en el sentido que frutos redondos muestran mayor resistencia a la deformación. Este hecho se debería a que los frutos redondos (esféricos) presentan una relación menor de superficie en contacto con el exterior considerando su volumen, respecto a otras formas geométricas. Una explicación posible a esta serie de correlaciones es que en estos materiales se produce efecto pleiotrópico de genes que intervienen en la determinación del tamaño del fruto y afectan la forma, el número de lóculos o ambos. Existen publicaciones que proponen este tipo de interacción génica para explicar la asociación entre el número de lóculos, tamaño del fruto y por consiguiente a su peso (Lippman y Tanksley, 2001; van Der Knaap y Tanksley, 2001; Mazzucato et al., 2010). Es importante considerar que existen interacciones entre los *loci* involucrados que dependerían del *background* genético de cada genotipo (Rodríguez et al., 2011b; Azzi et al., 2015; Pawar et al., 2016). Las correlaciones fenotípicas de **NI** con **Cons** y **Ep** indicarían que los genotipos con más lóculos se encontraban más blandos al momento del descarte. En este sentido Pawar et al. (2016) afirman que la estructura provista por el número de lóculos en los frutos de tomate afecta no sólo su tamaño y peso sino también su firmeza.

En las comparaciones por fruto efectuadas se destaca a la correlación genética de **Pf** con **For**, que indicaría que los frutos que tienden a formas redondeadas presentan menor peso, situación informada también por Asprelli (2011) y Caruso (2021). Una posible causa de este hecho podría vincularse a efectos de ligamiento como fue

reportado para el *locus, fasciated (fas)* mapeado en el cromosoma 11 (Cong et al., 2002) que está ligado a *fw11.3*. Otra explicación serían efectos pleiotrópicos como es el caso de *QTLs* para número de lóculos para los que se reportó que causan modificaciones del tamaño del fruto a través de los cambios en el número de carpelos de la flor (Illa-Berenguer et al., 2015), y/o que alelos que llevan al crecimiento diferencial del ancho y la altura, sólo puedan expresarse en frutos de mayor tamaño (Cebolla-Cornejo et al., 2013; Grandillo, et al. 1996; van der Knaap y Tanksley, 2001; Rodríguez et al., 2005b).

En el análisis de datos de esta tesis se detectó correlación entre **Pf** con **SS** (-0,63), que es una de las más reconocidas en los estudios de calidad de fruto de tomate (Chen et al., 1999; Krauss et al., 2006; Toor et al., 2006; Bertin et al., 2009; Pawar et al., 2016; Liu et al., 2017). Se ha reportado correlación negativa junto a la identificación de *QTLs* colocalizados, tanto en poblaciones derivadas de cruzamientos interespecíficos con *S. pennelli* (Causse et al., 2002; Foolad, 2007) como en otros materiales (Frery et al., 2000; Saliba-Colombani et al., 2001). Sin embargo, no se detectó variabilidad en regiones cromosómicas en las que se mapearon estos *QTLs* en los materiales considerados en esta tesis. Atendiendo a estas evidencias Celik et al. (2017) consideran que esta correlación negativa impone una limitación para reunir estos atributos de importancia para la calidad del fruto. Esta dificultad podría deberse, como se ha reportado a colocalizaciones de *QTLs* con efectos antagonistas, a la dificultad de reunir *QTLs* con efectos aditivos bajos o menores (Causse et al., 2007) y a las interacciones entre *QTLs* con el fondo genético (Chaib et al., 2007).

Se propone una explicación fisiológica a la correlación negativa de **SS** con **Pf**, que considera que el contenido de sólidos solubles es reflejo del contenido de materia seca en los frutos, los frutos pequeños presentan un porcentaje mayor de materia seca (9 a 15%) en comparación con frutos grandes (3 a 5%) (Georgelis et al., 2004, Gautier et al., 2010; Beckles, 2012). Así, al incrementar tamaño del fruto el contenido de sólidos solubles disminuye. Este efecto de dilución es el que se observa en estos materiales y que fue detectado también en análisis de colecciones de tomates andinos o criollos (Asprelli et al., 2017). Sin embargo, Rick (1974) lograron obtener frutos grandes y alto contenido de sólidos solubles a pesar de una correlación negativa moderadamente fuerte entre estos caracteres, probablemente al lograr la recombinación, lo que pone en evidencia que la correlación en algunos casos no se debería a efectos pleiotrópicos. Acordando con esta idea en la  $F_2$  analizada se detectaron 4 genotipos con frutos relativamente grandes (80g) y alto SS (supera 6°Brix).

Para los componentes del sabor **SS** y **Ph**, se detectaron correlaciones genéticas (análisis de datos por fruto) y correlaciones tanto genéticas como fenotípicas (análisis

de la información planta). Entre las correlaciones genéticas, la más alta fue detectada cuando se consideraron datos por frutos. Este hecho se vincularía a efectos fisiológicos que causan disminución de acidez y aumento en el contenido de azúcares con la madurez de los frutos (Raffo et al., 2002). En acuerdo con estos resultados se han reportaron correlaciones para este par de variables en distintos materiales estudiados (Grandillo y Tanksley, 1996; Doganlar et al., 2002; Rodríguez et al.; 2005b; Haggard et al., 2013).

A su vez, **SS** evidenció también correlación positiva con **Dhc**, que es un indicador de cómo se deshidrataron los frutos hasta el momento de descarte. En este sentido Liu et al. (2016) proponen que para algunos genotipos la relación entre la pérdida de agua y el contenido de **SS** podría explicarse parcialmente por características de la cubierta del fruto. Así en estos materiales esta correlación podría relacionarse con diferencias en las propiedades biomecánicas de la piel de los frutos.

También se detectaron correlaciones genéticas de **SS** con variables del espacio color **L\***, **a\***, **Chroma** y **Hue** y con **Col** (color estimado con escala visual). Estas asociaciones podrían estar vinculadas a colocaciones de QTLs detectados en este material. En estos materiales, los frutos más rojos, con mayor luminosidad y vivacidad están asociados genéticamente a una mayor concentración de azúcares en los frutos. Este hecho fue reportado en poblaciones derivadas de *S. lycopersicum var. cerasiforme* (Crisanto-Juárez et al., 2010).

En este trabajo también se detectaron correlaciones genéticas entre **CLi** con **Z** y **L\*** y correlaciones fenotípicas entre **CLi** y **a\*** y **Chroma**. Esto indica que la concentración de licopeno aumenta al disminuir **L\***, es decir que los frutos más oscuros serían los de mayor concentración de licopeno. Esta situación fue reportada también por Asprelli et al. (2017), indicando también asociación entre la intensidad del color de los frutos, contenido de pigmentos con propiedades antioxidantes y metabolitos relacionados con contenido de azúcares. La situación podría vincularse con lo indicado por Azari y colaboradores (2010) al encontrar que los frutos de la línea mutante de tomate *hp* (alto pigmento) presentan mayores niveles de plastidios, clorofila, carotenoides, flavonoides y ácido ascórbico. Una posible explicación a estas correlaciones entre indicadores de sabor y propiedades nutraceuticas y color del fruto detectadas en esta tesis podría vincularse a la propuesta de que genes no relacionados directamente a la biosíntesis de los carotenoides (por ejemplo, los que intervienen en la percepción de la luz) también pueden afectar al contenido de carotenoides y al valor nutricional del tomate (Liu et al., 2004; Callahan et al., 2011).

Respecto a la utilidad de las correlaciones detectadas entre componentes químicos y nutracéuticos del jugo del fruto y componentes de espacio color (**SS** con **L\*** y **a\***, **CLi** con **L\***, **X** y **Z**) podría destacarse que, profundizando el análisis de las relaciones entre estos componentes del espacio color con concentración de azúcares en los frutos y pigmentos antioxidantes podrían proponerse un método para estimador el contenido de estos últimos.

La correlación genética de **SS** con **CLi** positiva y alta (0,65) detectada en estos materiales ajustaría a la idea de la existencia de una acción coordinada de sistemas de regulación de vías metabólicas de la síntesis de estos compuestos atendiendo a que la biosíntesis de ambos compuestos depende de la disponibilidad de radiación. (Gautier et al., 2008; Biswas et al., 2016).

Al considerar las correlaciones genéticas del análisis efectuado teniendo en cuenta los valores medios por plantas se destaca la de **VE** con **CLi**. Es información relevante ya que indica una diferenciación del comportamiento de los genotipos de larga vida en estantería analizados en este trabajo respecto a los mutantes “larga vida” comerciales. De estos últimos se conoce que presentan bajo contenido de licopeno debido a la alteraciones en la señalización del etileno, los genes y las vías que contribuyen a la acumulación de pigmentos, el proceso de regulación asociado al desarrollo de los plástidos de la fruta, la bioquímica de los atributos sensoriales y la regulación genética general del proceso de maduración (Gapper et al., 2013). Osorio et al. (2020) reportaron que la asociación entre alta **VE** y alto contenido en carotenoides detectada en la línea *DFD* no se detectó en *rin* ni en *nor*. Pawar et al. (2016) proponen que la correlación positiva entre **VE** con **CLi** sería que, dado que el licopeno es un antioxidante, reduce la velocidad de maduración del fruto incrementando la **VE**.

En síntesis, los resultados del análisis de correlaciones podrían considerarse útiles y prácticos en la orientación de programas de mejoramiento. En particular las correlaciones genéticas dado que es la única de naturaleza heredable (Falconer y Mackay, 1996; Kearsey y Pooni, 1996; Cruz et al., 2004; Mariotti y Collavino, 2014). También son de interés particular las variables correlacionadas para las que se detectó colocalización de QTLs (vida en estantería, dureza, color del fruto y caracteres asociados al sabor) destacándose que esta situación se ha detectado en otras poblaciones (Pratta et al., 2011b; Haggard et al., 2013; Pereira da Costa et al., 2013; Caruso, 2021). Las razones que explicarían este hecho son tanto la existencia de pleiotropía como el ligamiento completo de estos *loci*. En ese sentido para profundizar el análisis de las asociaciones de cada conjunto de variables, junto a las acciones de sus alelos y conexiones fisiológicas en la expresión de los caracteres.

#### 4.6 Mapeo de QTLs para caracteres de calidad de fruto

En el mapeo de QTLs, utilizando cuatro marcadores SSR polimórficos y 21 variables se detectaron 21 asociaciones entre 11 variables y marcadores. Teniendo en cuenta las posiciones relativas entre el marcador y los posibles QTLs, sus efectos y las metodologías utilizadas para medir los caracteres evaluados se podría proponer la detección de al menos siete QTLs. En el cromosoma 11 se habrían mapeado cuatro QTLs, dos relacionados a la vida en estantería, uno relacionado al sabor del fruto y uno asociado al color. Se propone que las asociaciones entre SSR80 y SSR67 con la variable **VE** y de **Dhc** y **Dhr** al SSR67 indicarían un QTL. Este planteo se basa en la consideración que **Dhc** y **Dhr** al estimar la deshidratación del fruto al momento del descarte, son componentes de la vida en estantería. Un segundo QTL para **VE** estaría indicado por la asociación de esta variable y **Dhc** al TES1695. Así, en el cromosoma 11 se habrían localizado dos QTLs que explican el carácter vida en estantería evaluado con las variables **VE**, **Dhc** y **Dhr**. Un tercer QTL que da cuenta del color del fruto también localizado en el cromosoma 11, detectado a través de las asociaciones entre SSR80 y variables que estiman componentes de color: **X**, **Y**, **Z**, **L\***, **a\*** y **Chroma**. El cuarto QTL sería el indicado por las asociaciones de los SSR80 y SSR167 a **SS**, pudiendo plantearse en función a los valores de *r* una mayor cercanía a SSR80. En el cromosoma 5 se habrían detectado tres QTLs. Uno para color del fruto, definido por las asociaciones a las variables **X**, **Y**, **Z**, **L\*** y **a\***, otro QTL que da cuenta de la dureza del fruto al estado rojo maduro y un tercer QTL que explica en parte el contenido de sólidos solubles. Al considerar las variables asociadas posible proponer que los QTLs detectados en las regiones de introgresiones observadas en la línea FCN 93-6-2 dan cuenta de diferencias fenotípicas de cuatro caracteres (la vida en estantería, el color del fruto, la dureza del fruto al estado rojo maduro y el contenido de sólidos solubles) relacionados con 11 variables analizadas en la F<sub>2</sub>. En los resultados se reportaron colocaciones de QTLs para diferentes caracteres, hecho puede deberse a ligamento entre QTLs que determinan esos rasgos o a la pleiotropía (Chen y Lübberstedt, 2010). Se destaca que la detección de QTLs coincidentes para varios caracteres ya se ha reportado en estudios sobre la introgresión de especies silvestres en el tomate cultivado (Frery et al., 2003; Yates et al., 2004; Haggard et al., 2013; Pereira da Costa et al., 2013).

Es posible considerar que el número de QTLs localizados fue bajo. Una de las razones de este resultado está vinculada a que en algunos caracteres podría considerarse que han sido evaluados con más de una variable, como por ejemplo **VE** con **Dhr**, **Dha**, **Dhc** y **Cons**. Otra razón estaría relacionada a que sólo se contó para el análisis con marcadores polimórficos indicadores de la introgresión del genoma de S.

*habrochaites* en FCN 93-6-2 pero no con regiones diferenciadas entre la fracción de genoma cultivado entre FCN 93-6-2 y LC 138 y es posible que los alelos cultivados presenten polimorfismo, pero no se lo ha detectado con los microsatélites testeados.

Respecto a **VE** los efectos detectados en el análisis fenotípico acuerdan con la identificación de al menos dos QTLs en el cromosoma 11 que presentaron efectos tanto de dominancia del parental silvestre como aditivos. El efecto de dominancia explicaría que no se observen diferencias de medias entre genotipos heterocigotas y homocigotas del alelo de *S. habrochaites* para SSR80 y SSR67. En cuanto al efecto aditivo de estos QTLs asociados a SSR80 y SSR67 presentaron efectos opuestos al detectado para TES1695. Este hecho colaboraría a la explicación de aquellos genotipos en F<sub>2</sub> que exceden los valores medios que caracterizan a las líneas parentales. Caruso (2021) detectó QTLs para la vida en estantería en el cromosoma 9 en la línea de premejora FCN13-1-6-1 con efectos opuestos de alelos silvestres, coincidiendo con los resultados de esta tesis.

Los efectos aditivos de los alelos del parental cultivado, con menor **VE**, contribuyeron a prolongar la vida en estantería, en coincidencia con publicaciones de otros investigadores (Pereira da Costa et al., 2009; Pratta et al., 2011b; Cambiaso, 2017). Al efectuar la revisión bibliográfica se detectó que SSR80 o marcadores ubicados próximos a este y marcadores próximos a TES1695 fueron asociados a QTLs para **VE**. Pereira da Costa et al. (2013) reportaron un QTL para vida en estantería asociado a SSR80, evaluando generaciones segregantes con intogresiones de *S. pimpinellifolium* en el que el alelo silvestre, al igual que lo observado en el material estudiado en esta tesis, incrementaba la vida en estantería. Estos autores también informaron QTLs en los cromosomas 1, 8 y 10 (con efecto heterótico) por medio de asociaciones a microsatélites que en la evaluación de polimorfismos efectuada en esta tesis no resultaron polimórficos entre FCN 93-6-2 y LC 138 (SSR288, SSR327) o no se obtuvo amplificación (SSR596). Cambiaso (2017) reportó en el cromosoma 11 un QTL con efecto de dominancia de *S. pimpinellifolium* en una ubicación próxima al QTL asociado a TES1695 detectado en este trabajo. El efecto de interacción entre los SSR80 y TES1965 podrían relacionarse a efectos epistáticos que podrían ser interacciones del tipo aditivo x aditivo o aditivo x dominante como fue reportado por Pratta et al. (2011b). Respecto a la contribución de *S. habrochaites* a la vida en estantería, Dal Cin et al. (2009) y Mathieu et al. (2009) reportaron que los frutos de *S. habrochaites* cuando alcanzan su madurez son verdes y duros, poseen una emisión de etileno diez veces más alta que cualquier otra especie de tomate climatérico. Lo que sugeriría que *S. habrochaites* puede ser una buena fuente de genes que modifican la maduración dependiente del etileno.

A partir del análisis fenotípico se evidencia que las variables asociadas al descarte se vinculan con los resultados del análisis de QTLs. Por un lado, **VE**, **Dhc** y **Dhr** se asocian al SSR67 e indicarían un QTL. Es posible considerar que **Dhc** y **Dhr** al estimar la deshidratación del fruto al momento del descarte, son componentes de la vida en estantería. Un segundo QTL para **VE** estaría indicado por la asociación de esta variable y **Dhc** al TES1695. Así, en el cromosoma 11 se habrían localizado dos QTLs que explican el carácter vida en estantería evaluado con las variables **VE**, **Dhc** y **Dhr**. Las razones de este resultado están vinculadas por un lado a que en algunos caracteres podría considerarse que han sido evaluados con más de una variable, como por ejemplo **VE** con **Dhr**, **Dha**, **Dhc** y **Cons**.

Los efectos génicos de los QTLs detectados para **Dhc** difirieron en alguna medida de los efectos detectados para **VE**. En el caso del asociado a SSR67 evidenció sólo efecto dominante de alelo/s silvestre/s, mientras que para QTLs asociado a TES1695 se detectó sólo efecto aditivo. Caruso (año) informó un QTL para deshidratación del fruto en el cromosoma 4, con efectos aditivo y de dominancia parcial del alelo silvestre. Podría plantearse que la vinculación entre **VE** y **Dhc** explicaría que genotipos de mayor **VE** estaban menos deshidratados al momento del descarte (menos arrugados) y este hecho reflejaría la concordancia del efecto de dominancia en los alelos silvestres para **VE** y **Dhc**. También el QTL asociado al SSR67 para **Dhr** (estimada al momento del descarte) indicó efecto de dominancia. La situación marca que el alelo proveniente de *S. habrochaites* se asocia a una menor pérdida de agua en el momento del descarte. Es de destacar que se detectó el mismo tipo de acción génica para ambas variables con las que se estimó la deshidratación, **Dhc** con una escala arbitraria y **Dhr** midiendo gramos de agua perdida respecto al peso total del fruto. **Dhr** podría considerarse que estima la deshidratación de manera más objetiva y precisa que **Dhc**, lo que podría explicar porque el valor de  $R^2$  es mayor para el QTL asociado a SSR67 comparado con **Dhc**. Para los efectos de los alelos en ambos casos se detectó que la acción del alelo silvestre dominante asociado a SSR67 causa menor pérdida de agua. En este análisis es importante destacar que en el análisis fenotípico se encontraron correlaciones genéticas positivas y altas entre **VE** y **Dhc**.

La complejidad genética de la determinación de **VE** se evidencia en la detección de dos QTLs con efectos alélicos distintos y la colocación de QTLs de **VE** y variables que estiman la deshidratación del fruto. La pérdida de agua durante la maduración del tomate se atribuye a los cambios observados en la cutícula, promoviendo la pérdida de la vida en estantería. Así, sería posible considerar que parte de la explicación de la complejidad de la determinación de la vida en estantería se vincula con diferencias en

características microscópicas de la cubierta del fruto (Broglia y Martín Montiel, 2011; Broglia et al., 2015) y propiedades biomecánicas. Estas diferencias fueron detectadas entre las líneas progenitoras y testigos analizados en esta tesis, aunque no fue posible analizarlas en F<sub>2</sub> dada la extrema laboriosidad de su medición. Es interesante considerar la posible vinculación entre la **VE** y propiedades biomecánicas, atendiendo a que la línea de premejora fue obtenida en el marco de un programa de resistencia a polilla del tomate (Gilardón et al., 2004a; Lucatti et al., 2010). En este sentido existen antecedentes de vinculación entre QTLs para resistencia a enfermedades y los caracteres de importancia en la producción hortícola, en poblaciones interespecíficas (Chaim et al., 2006; Barchi et al., 2007; Haggard et al., 2013).

Coincidiendo con los resultados del análisis fenotípico se detectaron evidencias de efecto de dominancia de alelos silvestres para el QTL para **Dur** asociado al SSR162. Este carácter, al igual que **VE**, puede considerarse complejo, dado que depende de factores ambientales y genéticos. En su determinación intervendrían varios genes, habiéndose reportado más de 40 QTLs con distintos efectos y con interacciones complicadas de esclarecer (Seymour et al., 2013). Se observaron agrupaciones de QTLs para dureza en los cromosomas 1, 2, 4, 5, 9, 10, y 11 (Jenks y Bebeli, 2011). En el cromosoma 3, asociados a marcadores que en este material resultaron monomórficos, Pereira da Costa et al. (2013) y Pawar et al. (2016) reportaron QTLs para **Dur**. Se plantea que estarían vinculados a la dureza del fruto genes que codifican enzimas relacionadas con la integridad las paredes celulares como poligalacturonasas, expansinas, o pectin-metilasasas (Page et al., 2010; Wang et al., 2018). En este sentido resulta interesante tener en cuenta que en la evaluación de caracteres de fruto de esta tesis se detectó que la línea FCN 93-6-2 posee una piel (cubierta) del fruto con mayor plasticidad, menor rigidez y por lo tanto más resistencia a la deformación. Causse et al. (2002) reportaron marcadores en el cromosoma 5 (TG095 y CD035), cercanos a SSR162, asociados a la dureza y otros componentes de la textura. Estos autores consideran que el fondo genético y los efectos ambientales tienen gran importancia en estos caracteres, y, además, observaron una correlación genética positiva entre dureza y resistencia de la piel en acuerdo con resultados presentados en esta tesis. No se detectó colocalización de QTLs para **Dur** y **VE**, aunque hubo correlación genética positiva entre **VE** y **Dur**. Esta correlación cobraría relevancia considerando que se han reportado asociaciones entre la vida en estantería y marcadores localizados próximos a SSR162 (Pawar et al., 2016; Velpula et al., 2016) y que Pereira da Costa et al. (2013) han informado que el mismo QTL da cuenta de ambas variables.

Del análisis molecular se destaca que para el carácter **SS** que se detectó el mayor número de QTLs, con asociación a tres marcadores. La localización de un mayor número de QTLs para **SS** que para otras variables ha sido señalado por diferentes publicaciones (Labate et al., 2007; Jenks y Bebeli, 2011). Esta situación sugiere que son numerosos los procesos involucrados en la regulación del contenido de sólidos solubles, sumado a que la localización de QTLs depende del material analizado y de condiciones ambientales del ensayo. Se destaca que las introgresiones de *S. habrochaites* en FCN 93-6-2, todas con efecto dominante, favorecen al incremento del contenido de sólidos solubles, evidenciado por los valores de media de los heterocigotos. Se destaca que SSR80 evidenció efecto de sobredominancia, efecto genético observado también en el análisis fenotípico (Figura 31). La interacción entre QTLs asociados a marcadores SSR80 y SSR67 podría indicar interacción epistática atendiendo a que ambos QTLs evidenciaron efecto genético de dominancia del alelo silvestre y SSR67 efecto aditivo. Es interesante destacar que Caruso (2021), analizando genotipos con introgresiones de *S. habrochaites* mapeadas en lugares distintos a las de FCN 93-6-2, no detectó QTLs para **SS**. Esta situación podría atribuirse a que las diferencias en las regiones introgresadas en FCN 93-6-2 y FCN 13-1-6-1 explican en parte las diferencias entre ambas líneas provenientes del mismo proceso de mejora.

La asociación de SSR80 con contenido de sólidos solubles ha sido reportada previamente en análisis de accesiones de *S. lycopersicum*, *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* y *S. pimpinellifolium* (Sauvage et al., 2014) y en poblaciones derivadas de *S. pimpinellifolium* (Pereira da Costa et al., 2013). En cuanto al QTL asociado al SSR67 (Tabla 17) también fue reportado por Sun et al. (2012) en un análisis de QTLs dinámicos considerando distintos estadios de maduración del fruto. En la revisión bibliográfica se halló información de análisis de introgresiones de *S. habrochaites* que indican QTLs que no se detectaron en esta tesis (Monforte y Tanksley, 2000b; Fulton et al., 2002; Fridman et al., 2000; Lecomte et al., 2004a; Kimbara et al., 2018; Shammai et al., 2018) dado que se asocian a marcadores que en este material es monomórfico.

El QTL asociado al SSR162 con efecto de dominancia del padre silvestre y efecto aditivo negativo podría considerarse que ha sido reportado en otros materiales si se considera que se han indicado asociaciones entre marcadores localizados en proximidad a este marcador (T1541, 107 cM; TG69 111 cM según EXPEN2000) para contenido de sólidos solubles (Haggard et al., 2013). En materiales analizados en esta tesis se detectó colocalización de QTL para **Dur** y **SS**, destacándose que Lin et al. (2014) proponen que la presencia de QTLs para contenido de sólidos solubles y dureza de la fruta en el cromosoma 5 sería consecuencia de cambios del genoma asociados a los

procesos de domesticación, resultado de selección que generó formación de bloques para estos caracteres en el cromosoma.

El hecho de que los QTLs para **SS** detectados en este trabajo evidencian efectos dominantes de alelos silvestres acuerda con lo señalado por Shammai et al. (2018) respecto del potencial del germoplasma silvestre para mejorar la acumulación de azúcares en el fruto. De acuerdo con estos autores este hecho estaría basado en la regulación de la función del gen *Fgr* del tomate como transportador de azúcares, que en especies silvestres no comestibles causa una mayor acumulación de azúcares. Así considerando los resultados de esta tesis es de destacar el aporte al incremento del contenido de sólidos solubles de *S. habrochaites* teniendo en cuenta que es uno de los principales componentes del sabor del tomate y que es uno de los caracteres que más se ajusta a la percepción del consumidor de la calidad interna (Sun et al., 2012).

A pesar de la correlación negativa entre **Pf** con **SS** (-0,63), que es una de las más reconocidas en los estudios de calidad de fruto de tomate (Chen et al., 1999; Krauss et al., 2006; Toor et al., 2006; Bertin et al., 2009; Pawar et al., 2016; Liu et al., 2017) ningún QTL para **SS** se asoció al peso de los frutos en el análisis de datos de esta tesis.

Para cinco variables del espacio color en el cromosoma 5 y para seis en el cromosoma 11, se detectaron QTLs (Tabla 17). La detección del QTL asociado al SSR162 en el cromosoma 5 explica las variables de color **X**, **Y**, **Z**, **a\*** y **Chroma** con efecto aditivo negativo y acuerda con otros autores que indican que el alelo silvestre causa disminución en la intensidad del color rojo (Liu et al. 2003) y de la luminosidad del color en el fruto (Barrantes et al., 2016; Caruso, 2021). Se considera que valores menores de **L\*** son indicadores de una mejor coloración del fruto, entonces el efecto aditivo negativo del QTL asociado a SSR162 sería positivo en la mejora del color del fruto. En el cromosoma 11, próximo a SSR80 se detectó un QTL para **X**, **Y**, **Z**, **L\***, **a\*** y **Chroma**, con efecto de dominancia del alelo silvestre en todas, produciendo que los genotipos que portan estos alelos muestren color rojo más intenso, con mayor vivacidad y más luminosidad. Una situación semejante fue informada por Kabelka et al. (2004) en una población con introgresiones de *S. habrochaites*, que detectaron QTLs para **L\*** y **Chroma** (asociado a TG523) con incremento de sus valores por acción de alelo silvestre en una posición cercana a SSR80. Los resultados del análisis de variables de espacio color vuelven a poner en evidencia la importancia de las interacciones entre alelos de los parentales cultivado y silvestre. Estas interacciones contribuirían a explicar la segregación transgresiva de F<sub>2</sub> respecto a LC 138 de **b\*** y **Chroma** y de **Hue** respecto a ambos progenitores. El efecto de dominancia en algunos *loci* contribuiría a explicar las distribuciones de frecuencias en F<sub>2</sub> (Figura 16).

Los criterios de la mejora en el color del fruto de tomate podrían variar en función al objetivo del programa. En un posicionamiento más conservador o tradicional podría considerarse que la mejora del color está asociado a coloración más roja e intensa (Kabelka et al., 2004). En términos de variables de espacio color podría interpretarse como mayores valores de  $a^*$ ,  $X$  y **Chroma** y menores valores de  $L^*$ . Así, considerando los resultados del análisis fenotípico y de la acción de los QTLs en conjunto con el color del fruto, la mejora de estas variables tanto en la línea de introgresión como en la  $F_2$ , se deben tanto al aporte del parental cultivado, como al genoma aportado por *S. habrochaites*, cuyos frutos son verdes. Este potencial de aporte a la mejora del color desde especies silvestres con frutos verdes fue ya indicado por otros autores (Fulton et al., 1997; Bernacchi et al., 1998a; Liu et al., 2003; Tieman et al., 2006; Kilambi et al., 2017; Calafiore et al., 2019).

El hecho que las distintas variables del espacio color CIELab y CIEXYZ presentaran correlaciones génicas y fenotípicas en el análisis fenotípico sumado a la detección de asociaciones con marcadores microsatélites que indican colocalización de QTLs apoyarían la propuesta de que se trataría de dos QTLs (en los cromosomas 5 y 11) que dan cuenta del color del fruto. Mientras que las correlaciones altas y positivas detectadas tanto en el análisis por planta entre estas variables que describen el color del fruto ( $X$ ,  $Y$  y  $L^*$ ) con **VE** permitirán plantear la posibilidad de que exista efecto pleiotrópico positivo entre la coloración roja y con mayor luminosidad con la **VE**. También otra explicación alternativa podría ser que las variantes genéticas que incrementan el color rojo se encuentren ligadas a QTLs determinantes de la mayor vida en estantería, lo que resultaría favorable para la obtención de frutos de mayor intensidad de color rojo y más **VE** por selección en este material de trabajo.

La concentración de licopeno se considera responsable de la coloración roja del tomate y se han reportado colocalizaciones de QTLs para el color del fruto y el contenido de licopeno (Saliba-Colombani et al., 2001; Zhang et al., 2016). Sin embargo, en el análisis del material de esta tesis no se detectaron QTLs para concentración de licopeno. Una explicación posible es que en este material los QTLs se localicen en segmentos cromosómicos con introgresiones no detectadas por los SSR evaluados, teniendo en cuenta que se detectó que los parentales difieren respecto a este carácter y que existe variabilidad en la población segregante. En este punto, al considerar la variabilidad de la población segregante es posible plantear otra explicación para la no detección de QTLs para la concentración de licopeno en el jugo de tomate y sería asociada al hecho que **CLi** presentó poca segregación en  $F_2$ , que se asocia a la  $H^2$  baja (Tabla 10, Figura 17). Una tercera explicación podría vincularse a problemas en la

técnica de extracción de licopeno, en la que es posible, dado que involucra distintas etapas, que se arrastran errores, reduciendo la precisión y con ella la posibilidad de detectar asociaciones. La técnica aplicada somete las muestras a una temperatura de 50°C para facilitar la ruptura de las paredes celulares (Ordóñez et al., 2009), lo que podría degradar el licopeno.

En resumen, se destaca que los QTLs mapeados en este trabajo controlan varios caracteres asociados a calidad de fruto. Existen reportes de QTLs coincidentes para múltiples caracteres en estudios sobre la introgresión de especies silvestres en el tomate cultivado (Frery et al., 2003; Celik et al., 2017). Los análisis de los resultados, acuerdan con reportes de colocación de QTLs de vida en estantería variables relacionadas a la deshidratación, color del fruto y caracteres asociados al sabor (Pratta et al., 2011b; Haggard et al., 2013; Pereira da Costa et al., 2013; Caruso, 2021). Las razones que explicarían este hecho son tanto la existencia de pleiotropía como el ligamiento completo de estos *loci*. En ese sentido es necesario analizar las asociaciones de cada conjunto de variables, junto a las acciones de sus alelos y conexiones fisiológicas en la expresión de los caracteres. Así es posible como ya se indicó previamente plantear que los QTLs para **VE**, **Dhc** y **Dha** explicarían su colocación considerando que **VE** sería una variable compleja explicada por las otras variables que “describen” procesos que lleva a la pérdida del valor de comercialización. Mientras que para la colocación de QTLs reportados en esta tesis, que afectan **VE**, variables de color y variables asociadas al sabor del jugo del fruto podría superponerse en una zona en que los de *loci* presentan baja frecuencia de recombinación. La pleiotropía puede explicarse bajo la hipótesis de que esas regiones podrían corresponder a puntos calientes o críticos del ADN que albergan polimorfismos genéticos para factores de transcripción y/o genes reguladores que pueden afectar la expresión de numerosos genes (Breitling et al., 2008). Otros investigadores informaron colocaciones de *loci* distintos a los reportados en este trabajo, que dan cuenta de estos caracteres como vida en estantería con *pH*, con contenido de sólidos solubles y con *L\** (Pereira da Costa et al., 2013), *pH* con *SS*, con forma de maduración del fruto, tamaño y forma del fruto (Doganlar et al., 2002; Haggard et al., 2013), contenido de sólidos solubles y variables de color (Causse et al., 2004), color y *pH* (Celik et al., 2017).

A pesar de que se detectaron diferencias en variables relacionadas al tamaño, y estructura interna del fruto entre los parentales con alta variabilidad genética estimada en la  $F_2$ , no se encontró asociación con ningún marcador. Este resultado podría deberse a que los QTLs que explican las diferencias para estos caracteres se localicen en

segmentos cromosómicos con introgresiones menores no detectadas por los SSR evaluados.

Los resultados obtenidos contribuyen al conocimiento de los QTLs para caracteres importantes para la calidad del fruto, en algunos casos con localizaciones y/o efectos específicos de la población en estudio y diferentes a la informada en la bibliografía y, en otros casos coincidente con hallazgos previos. La detección de QTLs distintos y con diferentes comportamientos de los alelos silvestres podrían explicarse tanto por las diferencias entre alelos de las distintas especies silvestres (*S. pimpinellifolium*, *S. penelli* o *S. habrochaites*) como a sus interacciones con el fondo genético. También las diferencias podrían explicarse, al menos en parte, a modificaciones en la expresión o silenciamiento de genes involucrados. Es importante atender el papel de la epigenética en la determinación de la variación de los rasgos cuantitativos y en la plasticidad fenotípica en caracteres de calidad de fruto de tomate (Grandillo y Cammareri, 2016). Se destaca que algunos de los QTLs detectados para **VE**, **Dur** y **SS** fueron reportados por otros autores asociados a los mismos marcadores o marcadores con localizaciones idénticas o muy próximas a los probados en este trabajo.

Al considerar en conjunto los resultados del análisis fenotípico y del genotipado, es posible considerar a FCN 93-6-2 como un valioso progenitor donante que puede ser utilizado en estrategias de mejora dirigidas a tomates para consumo fresco. Atendiendo a las heredabilidades estimadas en el análisis de QTLs, los caracteres que mejor responderían a la selección asistida por marcadores (MAS) serían **VE** y **SS** asociados a SSR80. Esta observación como se indicó previamente ha sido reportada en otras publicaciones en las que se analizan los aportes de alelos silvestres en *background* distintos. Sin embargo, en la revisión bibliográfica no se encontró referencia a la utilización de este QTLs para MAS, lo que podría sugerir que se requiere avanzar en análisis de la estabilidad y la eficacia de los QTLs. A futuro sería interesante completar el estudio de aquellas regiones del genoma evaluado que tuvieron baja cobertura considerando la distribución de los marcadores SSR e implementar estrategias para un mapeo más fino. Sería importante considerar marcadores como SNP, dado que su número y distribución en el genoma muestran que la cobertura de los marcadores es bastante robusta. Una primera exploración podría efectuarse con un enfoque cuantitativo del tipo *Bulck Segregant Analysis*, considerando que su eficiencia ha sido probada en la detección de QTLs principales que controlan el tamaño y los atributos morfológicos en cruzamientos interespecíficos e intraespecíficos (Rodríguez et al., 2013b; Vazquez et al., 2022). En el futuro, con la disminución del costo de la

secuenciación del genoma completo, tanto los QTLs principales como los menores se detectarán fácilmente si el genotipado se lleva a cabo con un mayor número de individuos por población (Rodríguez et al., 2013b).

También podrían efectuarse ensayos que permitan evaluar la estabilidad de los QTLs localizados a lo largo de las generaciones. Esta clase de análisis podría contribuir a poner a prueba la hipótesis planteada por Barrantes et al. (2016), quienes detectaron que la estabilidad de los QTLs dependería de la clase de acción génica, proponiendo que aquellos con efectos predominantemente aditivo son más estables. Podría considerarse que algunos de los QTLs propuestos en este trabajo contribuyen a validar asociaciones evaluadas en otros entornos genéticos. Entre estas podemos mencionar las asociaciones a SSR80 a **VE** y SSR 162 a **Dur** (Pereira da Costa et al., 2013); SSR80 a **SS** (Sauvage et al., 2014), TES1695 a **VE** (Parmar et al., 2013; Cambiaso, 2017), y SSR 162 a **SS** (Haggard et al., 2013).

## CONCLUSIONES

En relación con los diferentes objetivos propuestos se pueden sintetizar las siguientes conclusiones:

➤ **Caracterizar fenotípicamente la línea de premejora FCN 93-6-2 obtenida por el grupo de mejora de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Salta y la línea comercial LC 138, obtenida en INTA La Consulta (Mendoza).**

- Las líneas progenitoras se diferenciaron en el 81,3% de las variables consideradas. Se destacan diferencias respecto a **VE, For, Dur, Fir**, variables asociadas al tamaño, color, sabor, propiedades nutraceuticas y propiedades biomecánicas de la cubierta del fruto
- FCN 93-6-2 duplicó la **VE** de la de LC 138 y del testigo comercial Uco Plata. FCN 93-6-2 presentó frutos de color rojo más intenso, mayor **SS, CLi, Dur** y menor **MY** que las líneas cultivadas analizadas. LC 138 presentó valores las medias más altas en todas las variables asociadas a tamaño.
- No se observó efecto de interacción genotipo por año en **VE, Pf** y **Diam** lo que implicaría una relativa estabilidad de los genotipos en el tiempo y (ciertos ambientes).

➤ **Evaluar fenotípicamente la población segregante  $F_2$  obtenida a partir del cruzamiento entre estas líneas para caracteres de calidad de fruto y vida en estantería.**

- Los valores de heredabilidad en sentido amplio indican que existe varianza genética para 28 de 32 variables evaluadas. Un 86% de las heredabilidades estimadas fueron entre altas a moderadas.
- Se detectó segregación transgresiva para **VE, Diam, Col, SS, pH, Ep** y **Dur**, respecto a FCN 93-6-2, para **b\*** y **Chroma**, respecto a LC 138, y para **Hue** y **CLi** respecto a ambos progenitores

➤ **Analizar modos de herencia de los caracteres de calidad de fruto y vida en estantería**

- Se detectó efecto heterótico para **VE, Col, pH, CLi**.
- Importante acción de efecto de dominancia combinada con efecto aditivo (menor) de alelos silvestres para **VE**.

- Efectos de dominancia completa o parcial de alelos silvestres para **For, pH, SS, Fir, CLi, Dur y Ni**. Los alelos de LC 138 poseen efecto de dominancia para **Ep**. lo que constituye una sustancial contribución dado que es una variable de importancia para la calidad.
- Acción de efectos maternos o de interacción génica en la expresión de genes que afectan el diámetro de los frutos
- Una mayor contribución con efectos aditivos positivos de alelos silvestres en algunas variables que estiman el color del fruto y con efectos aditivos negativos en algunas variables asociadas al tamaño variables asociadas al tamaño (**Diam, Alt**).
- Se detectaron correlaciones genéticas para 55 pares de variables, constituyéndose en una herramienta más para continuar con el programa de mejoramiento genético. Siendo interesantes las observadas entre variables de tamaño (**Pf y Diam**) con **VE**.
  - **Estimar el grado de introgresión del genoma de Solanum habrochaites en la línea de premejora FCN 93-6-2 y delimitar las regiones cromosómicas provenientes de la especie silvestre.**
- De los 188 SSR, 167 SSR resultaron informativos para el análisis de introgresión, y de estos un 11,4% fueron monomórficos y el 88,6% de los microsatélites restante evidenció polimorfismo. En FCN 93-6-2, considerando los 148 marcadores que resultaron polimórficos, el 97,3% de los marcadores correspondió a Uco Plata INTA y el 2,7% a FCN 3-5 (*S. habrochaites*). Y considerando la extensión de genoma según las distancias estimadas entre SSR probados de *S. habrochaites* en FCN 93-6-2 resultó en 56,9 cM, es decir un 4,57%.
  - **Detectar polimorfismos moleculares entre ambas líneas parentales (o genotipos parentales) a partir del desarrollo y utilización de marcadores moleculares de ADN.**
- Se delimitaron cuatro introgresiones en el cromosoma 11 dos se ubican en el brazo corto y el otro en el brazo largo y una en un extremo el cromosoma 5.
  - **Evaluar molecularmente la población segregante  $F_2$  e identificar QTLs para caracteres de calidad de fruto.**
- En 21 variables analizadas, 11 evidenciaron asociación con al menos un marcador SSR. Se detectaron entre uno y tres QTLs para los caracteres que mostraron asociación.
- Se detectaron QTLs para **VE** y para variables asociadas a este carácter, que podrían considerarse como componentes de la vida en estantería como **Dhc y Dhr** y un QTL asociado a **Dur**. También se detectaron QTLs para el carácter color del fruto a través de asociaciones para algunas variables de espacio color y para **SS**.

- La localización de varios QTLs para un mismo carácter evidenció aportes diferenciales de estas regiones del genoma en especial en la determinación de **VE** y **SS**.

## CONSIDERACIONES FINALES Y PERSPECTIVAS

### 6.1 Consideraciones Finales

Los resultados presentados en este manuscrito demuestran que se alcanzaron los objetivos propuestos. Además, no se rechazó la hipótesis planteada respecto a que la contribución del genoma de *S. habrochaites* en la línea de premejora FCN 93-6-2 produce mejora en caracteres de calidad del fruto de tomate que no se asociaría a las características de los frutos de la especie silvestre. También se corroboró, a partir del análisis de descendencias del cruzamiento entre FCN 93-6-2 y LC 138, la ocurrencia de nuevas combinaciones génicas que mejoran caracteres relacionados a la calidad de los frutos y se detectaron QTLs para vida en estantería y otros caracteres de calidad de frutos.

Respecto al estudio y evaluación de la línea de premejora FCN 93-6-2 se detectaron tres regiones de introgresión de *S. habrochaites* en el fondo genético de *S. lycopersicum*: Al considerar los análisis fenotípicos y genéticos el aporte de genoma silvestre explicaría, al menos en parte, el incremento en el valor medio de la vida en estantería de los frutos que duplicando la **VE** de las líneas cultivadas. La acción del genoma introgresado explicaría también que FCN 93-6-2 presente mejora en otros caracteres de calidad de los frutos, que podrían considerarse importantes, como color (mayores valores de **a\* X** y **Chroma**), contenido de sólidos solubles (incremento promedio de casi 4 %) y concentración de licopeno (promedio de 130 µg/100g) entre otros. Este hecho cobraría valor al considerar ciertas desventajas del uso de mutantes que retrasan la maduración, debido a sus efectos pleiotrópicos sobre los caracteres de calidad previamente mencionados.

Otro aporte de esta tesis sería el análisis de propiedades biomecánicas de la cubierta de los frutos. Por un lado, para efectuarlo fue necesario el diseño y construcción de un equipamiento y software específico. Por otro lado, la evaluación de los genotipos permitió contribuir a la explicación de distintos grados de firmeza y deshidratación de los frutos de las líneas. La cubierta más plástica de los frutos de FCN 93-6-2 sumada a mayor espesor del pericarpio en relación con el diámetro puede asociarse a deshidratación más lenta y mayor firmeza que podría vincularse a una mayor resistencia al daño por compresión. Es interesante plantear que el hecho de que FCN 93-6-2 posea una cubierta de fruto de mayor resistencia a la rotura podría ser consecuencia de eventos genéticos acontecidos en los inicios del programa de mejora cuando estuvo focalizado en la obtención de genotipos resistentes a la polilla del tomate.

Otro aspecto interesante para considerar es que a partir del análisis fenotípico de la generación  $F_2$  se evidencia la complejidad de las interacciones entre genes y entre éstos y el ambiente. Así, para algunas variables, las combinaciones de alelos de ambos parentales (FCN 93-6-2 y LC 138) permitieron detectar en  $F_1$  y  $F_2$  mejor desempeño ya sea como heterosis o como segregación transgresiva. Los casos donde la segregación transgresiva afecta al extremo de interés, como ocurrió para **Fir**, **Col**, **SS**, **CLi**, **L** y **Hue** generan la posibilidad de continuar con el proceso de mejora con la selección de genotipos  $F_2$  y planificar nuevos cruzamientos una vez fijados los genotipos de interés.

La detección de QTLs aportados por el germoplasma silvestre que mejoran la calidad brinda una potencial herramienta para la selección asistida por marcadores moleculares en la obtención de variedades con mayor vida en estantería.

## 6.2 Perspectivas

Los resultados de esta tesis son útiles para la mejora de los caracteres de calidad de fruto en tomate, en el marco de programas de mejora, especialmente en el que se desarrolla en la Universidad Nacional de Salta. Estos resultados constituyen un primer paso para la implementación de estrategias para un mapeo más fino y la indagación de posibles genes candidatos subyacentes a los caracteres de interés. Analizando en conjunto la información obtenida de los genotipos estudiados y considerando la revisión bibliográfica se reconoce la complejidad de las relaciones entre regulación y expresión fenotípica. De esta manera se pone en evidencia la necesidad de conocer mejor las bases genéticas cuantitativas y la detección de QTLs, para caracteres importantes del fruto como los estudiados en este trabajo.

Es interesante avanzar con la construcción de una población de RIL, derivada de la  $F_2$  evaluada en este trabajo. Esta población permitirá llevar a cabo análisis genético-cuantitativos más precisos, como estimar la heredabilidad en sentido estricto de los caracteres, incluir otras variables para la comprensión de las relaciones directas e indirectas con la vida en estantería, así como la descomposición de las causas ambientales y genéticas de las correlaciones fenotípicas. También se facilitaría la evaluación de la estabilidad de los QTLs efectuando ensayos multiambientales. Además, considerando que la estabilidad/inestabilidad de los QTLs también está asociada a entornos genéticos, sería viable la evaluación de poblaciones derivadas del cruzamiento de FCN 93-6-2 con otros cultivares y/o líneas de premejora. Los resultados de estos estudios permitirían estudiar la

interacción de los QTLs con el fondo genético. La información obtenida de la asociación entre el marcador molecular y el carácter podría permitir el aislamiento, clonación e incorporación por trans/cis génesis, aumentándose la velocidad de transferencia o piramidación de genes o QTLs.

A corto plazo la aplicación de la información derivada del análisis cuantitativo y de los marcadores moleculares permitirá continuar con los objetivos de mejoramiento, utilizando la línea de premejora como parental y también genotipos seleccionados en generaciones avanzadas.

## 7. BIBLIOGRAFÍA

Adalid, A. M., Roselló, S., & Nuez, F. (2010). Evaluation and selection of tomato accessions (*Solanum* section *Lycopersicon*) for content of lycopene,  $\beta$ -carotene and ascorbic acid. *Journal of Food Composition and Analysis*, 23(6), 613–618. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2010.03.001>

Adams-Phillips, L., Barry, C., & Giovannoni, J. (2004). Signal transduction systems regulating fruit ripening. *Trends in Plant Science*, 9(7), 331–338. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.05.004>

Aflitos, S., Schijlen, E., De Jong, H., De Ridder, D., Smit, S., Finkers, R., ... Peters, S. (2014). Exploring genetic variation in the tomato (*Solanum* section *Lycopersicon*) clade by whole-genome sequencing. *Plant Journal*, 80(1), 136–148. <https://doi.org/10.1111/tpj.12616>

Aguilera, J. G., Pessoni, L. A., Rodrigues, G. B., Elsayed, A. Y., Da Silva, D. J. H., & De Barros, E. G. (2011). Genetic variability by ISSR markers in tomato (*Solanum lycopersicon* Mill.). *Revista Brasileirade Ciencias Agrarias*, 6(2), 243–252. <https://doi.org/10.5039/agraria.v6i2a998>

Aguirre Calvo, RT. & Santagapita, P. R. (2017). Encapsulation of a free-solvent extract of lycopene in alginate-Ca(II) beads containing sugars and biopolymers. *Aguirre Calvo and Santagapita Chem. Biol. Technol. Agric*, 4, 16. <https://doi.org/10.1186/s40538-017-0099-3>

Akbar, K., Abbasi, F. M., Sajid, M., Ahmad, M., Khan, Z. U., & Ali, H. (2016). Marker-assisted selection and pyramiding of I1 and Ph3 genes for multiple disease resistance in tomato through PCR analysis. *International Journal of Biosciences (IJB)*, 9(3), 108–113. <https://doi.org/10.12692/ijb/9.3.108-113>

Alexander, L., & Grierson, D. (2002). Ethylene biosynthesis and action in tomato: A model for climacteric fruit ripening. *Journal of Experimental Botany*, 53(377), 2039–2055. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf072>

Alvarez Gil, M. (2011). La selección asistida por marcadores (MAS, “Marker-assisted selection”) en el mejoramiento genético del tomate (*Solanum lycopersicum* L.). *Cultivos tropicales*, 32(2), 154-171.

Alvarez, A. E., Van de Wiel, C. C. M., Smulders, M. J. M., & Vosman, B. (2001). Use of microsatellites to evaluate genetic diversity and species relationships in the genus *Lycopersicon*. *Theoretical and Applied Genetics*, 103(8), 1283–1292. <https://doi.org/10.1007/s001220100662>

Anderson, L. K., Covey, P. A., Larsen, L. R., Bedinger, P., & Stack, S. M. (2010). Structural differences in chromosomes distinguish species in the tomato clade. *Cytogenetic and Genome Research*, 129(1–3), 24–34. <https://doi.org/10.1159/000313850>

Andrews, J., Malone, M., Thompson, D. S., Ho, L. C., & Burton, K. S. Peroxidase isozyme patterns in the skin of maturing tomato fruit. , 23 *Plant, Cell and Environment* § (2000).

Andrews, John, Adams, S. R., Burton, K. S., & Evered, C. E. (2002). Subcellular localization of peroxidase in tomato fruit skin and the possible implications for the regulation of fruit growth. *Journal of Experimental Botany*, 53(378), 2185–2191. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf070>

Angelelli, H., Ábrego, V., Argerich, C., J, V., Portela, J., Galmarini, C., ... S, M. (2020). Asociación Tomate 2000 Programa para el aumento de la competitividad de la industria del tomate. Informe Progresos 2019-2020 INTA. Retrieved from <http://inta.gob.ar/unidades/512000>

Angosto Trillo, T. (2001). Mejora genética del sabor en tomate: identificación de marcadores moleculares (pcr-aflps) para selección de genotipos de interés agronómico. F.I.A.P.A. Conocimiento y Tecnología Al Servicio Del Agricultor. Retrieved from <http://www.fiapa.es>

Anwar, S. A., & McKenry, M. V. (2000). Penetration, development and reproduction of *Meloidogyne arenaria* on two new resistant *Vitis* spp. *Nematropica*, 30(1), 9–17. <https://doi.org/10.5772/33073>

Areshchenkova, T., & Ganai, M. W. (2002). Comparative analysis of polymorphism and chromosomal location of tomato microsatellite markers isolated from different sources. *Theoretical and Applied Genetics* 2002 104:2, 104(2), 229–235. <https://doi.org/10.1007/S00122-001-0775-2>

Arias, R., Lee, T. C., Logendra, L., & Janes, H. (2000). Correlation of lycopene measured by HPLC with the L\*, a\*, b\* color readings of a hydroponic tomato and the

relationship of maturity with color and lycopene content. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 48(5), 1697–1702. <https://doi.org/10.1021/jf990974e>

Ashrafi, H., Kinkade, M. P., Merk, H. L., & Foolad, M. R. (2012). Identification of novel quantitative trait loci for increased lycopene content and other fruit quality traits in a tomato recombinant inbred line population. *Molecular Breeding*, 30(1), 549–567. <https://doi.org/10.1007/s11032-011-9643-1>

Ashrafi, H., Kinkade, M., & Foolad, M. R. (2009). A new genetic linkage map of tomato based on a *Solanum lycopersicum* × *S. pimpinellifolium* RIL population displaying locations of candidate pathogen response genes. *Genome*, 52(11), 935–956. <https://doi.org/10.1139/G09-065>

Asprelli, P. D. (2011). RECOLECCIÓN, EVALUACIÓN MORFOAGRONÓMICA Y CARACTERIZACIÓN MOLECULAR DE UNA COLECCIÓN DE GERMOPLASMA DE TOMATE CRIOLLO EN ARGENTINA. Universidad Nacional de Cuyo.

Asprelli, P. D., Sance, M., Insani, E. M., Asis, R., Valle, E. M., Carrari, F., ... Peralta, I. E. (2017). Agronomic performance and fruit nutritional quality of an Andean tomato collection. *Acta Horticulturae*, 1159, 197–204. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2017.1159.29>

Azari, R., Tadmor, Y., Meir, A., Reuveni, M., Evenor, D., Nahon, S., ... Levin, I. (2010). Light signaling genes and their manipulation towards modulation of phytonutrient content in tomato fruits. *Biotechnology Advances*, 28(1), 108–118. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2009.10.003>

Azzi, L., Deluche, C., Gévaudant, F., Frangne, N., Delmas, F., Hernould, M., & Chevalier, C. (2015). Fruit growth-related genes in tomato. *Journal of Experimental Botany*, 66(4), 1075–1086. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru527>

Baack, E. J., & Rieseberg, L. H. (2007). A genomic view of introgression and hybrid speciation. *Current Opinion in Genetics and Development*, 17(6), 513–518. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2007.09.001>

Bai, Y., & Lindhout, P. (2007). Domestication and breeding of tomatoes: what have we gained and what can we gain in the future? *Annals of Botany*, 100(5), 1085–1094. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm150>

Baldwin, E. A., Scott, J. W., Einstein, M. A., Malundo, T. M. M., Carr, B. T., Shewfelt, R. L., & Tandon, K. S. (1998). Relationship between sensory and instrumental analysis for tomato flavor. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, Vol. 123, pp. 906–915. <https://doi.org/10.21273/jashs.123.5.906>

Barchi, L., Lefebvre, V., Signoret, P., Sage-Palloix, A. M., Lanteri, S., & Palloix, A. (2007). Horticultural traits mapping and their association with resistance traits in pepper genome. Consequences for multi-trait breeding using marker assisted selection. *Progress in Research on Capsicum and Eggplant. Proceedings of the XIIIth EUCARPIA Meeting, Warsaw, Poland, 5-7 September 2007*, 169–180.

Bargel, H., & Neinhuis, C. (2005). Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fruit growth and ripening as related to the biomechanical properties of fruit skin and isolated cuticle. *Journal of Experimental Botany*, 56(413), 1049–1060. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri098>

Bargel, H., Koch, K., Cerman, Z., & Neinhuis, C. (2006). Structure-function relationships of the plant cuticle and cuticular waxes—a smart material? *Functional Plant Biology*, 33, 893–910. <https://doi.org/10.1071/FP06139>

Barrantes, W., López-Casado, G., García-Martínez, S., Alonso, A., Rubio, F., Ruiz, J. J., ... Monforte, A. J. (2016). Exploring new alleles involved in tomato fruit quality in an introgression line library of *solanum pimpinellifolium*. *Frontiers in Plant Science*, 7(AUG2016), 1172. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01172>

Bartoshuk, L. M., & Klee, H. J. (2013). Better fruits and vegetables through sensory analysis. *Current Biology*, 23(9), R374–R378. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.03.038>

Basu, A., & Imrhan, V. (2007). Tomatoes versus lycopene in oxidative stress and carcinogenesis: Conclusions from clinical trials. *European Journal of Clinical Nutrition*, 61(3), 295–303. <https://doi.org/10.1038/sj.ejcn.1602510>

Bauchet, G. & Causse, M. (2012). Genetic Diversity in Tomato (*Solanum lycopersicum*) and Its Wild Relatives. In *Genetic Diversity in Plants*. <https://doi.org/10.5772/33073>

Bauchet, G., Grenier, S., Samson, N., Bonnet, J., Grivet, L., & Causse, M. (2017). Use of modern tomato breeding germplasm for deciphering the genetic control of agronomical traits by Genome Wide Association study. *Theoretical and Applied Genetics*, 130(5), 875–889. <https://doi.org/10.1007/s00122-017-2857-9>

Beckles, D. M. (2012). Factors affecting the postharvest soluble solids and sugar content of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruit. *Postharvest Biology and Technology*. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2011.05.016>

Benbouza, H., Jacquemin, J.-M., Baudoin, J., & Mergeai, G. (2006). Optimization of a reliable, fast, cheap and sensitive silver staining method to detect SSR markers in polyacrylamide gels. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, 10(2), 77–81. <https://doi.org/10.1067/mod.2002.129195>

Benedetti, S. (2018). CADENA del TOMATE PARA INDUSTRIA. Retrieved from [http://www.alimentosargentinos.gob.ar/HomeAlimentos/Cadenas de Valor de Alimentos y Bebidas/informes/Resumen\\_Cadena\\_2018\\_TOMATE\\_INDUSTRIA.pdf.19.4&utm\\_campaign=open\\_catalog&userDocumentId=%7B690bb176-d8c9-3294-99c6-83adc0b9cc15%7D](http://www.alimentosargentinos.gob.ar/HomeAlimentos/Cadenas de Valor de Alimentos y Bebidas/informes/Resumen_Cadena_2018_TOMATE_INDUSTRIA.pdf.19.4&utm_campaign=open_catalog&userDocumentId=%7B690bb176-d8c9-3294-99c6-83adc0b9cc15%7D)

Bergougnoux, V. (2014). The history of tomato: From domestication to biopharming. *Biotechnology Advances*, 32(1), 170–189. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.11.003>

Bermúdez, L., Urias, U., Milstein, D., Kamenetzky, L., Asis, R., Fernie, A. R., ... Rossi, M. (2008). A candidate gene survey of quantitative trait loci affecting chemical composition in tomato fruit. *Journal of Experimental Botany*, 59(10), 2875–2890. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern146>

Bernacchi, D., Beck-Bunn, T., Eshed, Y., Lopez, J., Petiard, V., Uhlig, J., ... Tanksley, S. (1998a). Advanced backcross QTL analysis in tomato. I. Identification of QTL for traits of agronomic importance from *Lycopersicon hirsutum*. *Theoretical and Applied Genetics*, 97(3), 381–397. <https://doi.org/10.1007/s001220050908>

Bernacchi, D., T Beck-Bunn, D. E., Bernacchi, D., Beck-Bunn, T., Emmatty, D., Eshed, Y., ... Tanksley, S. (1998b). Advanced backcross QTL analysis of tomato. II. Evaluation of near-isogenic lines carrying single-donor introgressions for desirable wild QTL-alleles derived from *Lycopersicon hirsutum* and *L. pimpinellifolium*. *Theoretical and Applied Genetics*, 97(1–2), 170–180. <https://doi.org/10.1007/s001220050882>

Bertin, N, Borel, C., Brunel, B., Cheniclet, C., & Causse, M. (2003). Do genetic make-up and growth manipulation affect tomato fruit size by cell number, or cell size and DNA endoreduplication? *Annals of Botany*, 92(3), 415–424. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg146>

Bertin, N., Causse, M., Brunel, B., Tricon, D., Génard, M. (2009). Identification of growth processes involved in QTLs for tomato fruit size and composition. *Journal of Experimental Botany*. 60 (1). 237-248.

Biedma González, M. (2019). Discriminación visual del color. Trabajo Fin de Grado. Universidad de Sevilla.

Bino, R. J., De Vos, C. H. R., Lieberman, M., Hall, R. D., Bovy, A., Jonker, H. H., ... Levin, I. (2005). The light-hyperresponsive high pigment-2dg mutation of tomato: alterations in the fruit metabolome. *New Phytologist*, 166(2), 427–438. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01362.x>

Birchler, J. A., Yao, H., & Chudalayandi, S. (2007). Biological consequences of dosage dependent gene regulatory systems. *Biochimica et Biophysica Acta - Gene Structure and Expression*, Vol. 1769, pp. 422–428. <https://doi.org/10.1016/j.bbaexp.2006.12.002>

Biswas, P., Chattopadhyay, A., & Hazra, P. (2016). Genetic control of fruit yield and quality characters in tomato genotypes possessing hp-1, ogc, dg, Aft and rin genes. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 76(3), 326–332. <https://doi.org/10.5958/0975-6906.2016.00049.3>

Blanca, Jose, Cañizares, J., Cordero, L., Pascual, L., Díez, M. J., & Nuez, F. (2012). Variation Revealed by SNP Genotyping and Morphology Provides Insight into the Origin of the Tomato. *PLoS ONE*, 7(10), e48198. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048198>

Blanca, José, Montero-Pau, J., Sauvage, C., Bauchet, G., Illa, E., Díez, M. J., ... J Blanca, J. M.-P. C. S. (2015). Genomic variation in tomato, from wild ancestors to contemporary breeding accessions. *BMC Genomics*, 16(1), 1–19. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-1444-1>

Bolger, A., Scossa, F., Bolger, M. E., Lanz, C., Maumus, F., Tohge, T., ... Fernie, A. R. (2014). The genome of the stress-tolerant wild tomato species *Solanum pennellii*. *Nature Genetics*, 46(9), 1034–1038. <https://doi.org/10.1038/ng.3046>

Borém, A. y Caixeta, E. T. (2009). Marcadores moleculares. Ed. Folha de Viosa.

Borém, A., & Caixeta, E. T. (2003). Tecnologías de Marcadores Moleculares para Estudios de Diversidad Genética de Plantas: Módulo de Aprendizaje. Illus. Nelly Giraldo. Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos (IPGRI), Roma, Italia. (M. C. de Vicente & T. Fulton, Eds.). Roma, Italia.

Bouchez, A., Hospital, F., Causse, M., Gallais, A., & Charcosset, A. (2002). Marker-assisted introgression of favorable alleles at quantitative trait loci between maize elite lines. *Genetics*, 162(4), 1945–1959. <https://doi.org/10.1038/nrg701>

Bredemeijer, G. M. M., Cooke, R. J., Ganai, M. W., Peeters, R., Isaac, P., Noordijk, Y., ... Vosman, B. (2002). Construction and testing of a microsatellite database containing more than 500 tomato varieties. *Theoretical and Applied Genetics*, 105(6–7), 1019–1026. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1038-6>

Breitling, R., Li, Y., Tesson, B. M., Fu, J., Wu, C., Wiltshire, T., ... Jansen, R. C. (2008). Genetical genomics: Spotlight on QTL hotspots. *PLoS Genetics*, 4(10). <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PGEN.1000232>

Brewer, M. T., Moyseenko, J. B., Monforte, A. J., & Van Der Knaap, E. (2007). Morphological variation in tomato: A comprehensive study of quantitative trait loci controlling fruit shape and development. *Journal of Experimental Botany*, 58(6), 1339–1349. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl301>

Brogliá, V, Caruso, G., & Budde, C. Rodríguez, G. (2017). Análisis de efecto de Introgresiones de *Solanum habrochaites* en Mejoramiento Genético de Tomate para Caracteres de Calidad de Fruto. E-BOOK Do 9o CBMP 'Melhoramento de Plantas: Projetando O Futuro,' 147. Retrieved from <http://www.sbmp.org.br/9congresso/e-book/9-CBMP-E-book-ed-1-PGM-UEM.pdf>.

Brogliá, V, Caruso, G., Pocoví, M., Hernández, C., & C, Q. (2011a). Analisis Genetico de Caracteres de Calidad de Fruto en Tomate. *Journal of Basic & Applied Genetics. (Formerly MENDELIANA). ACTAS. XL Congreso Argentino de Genética*, III, XXI, S-207.

Brogliá, V, Pocovi, M., Caruso, G., Gilardon, E., & Hernandez, C. (2010a). Map QTLs for long shelf-life in *S. lycopersicum* x *S. habrochaites* populations. WP1.4: “Unraveling the molecular mechanisms of tomato texture related to post harvest quality. “Unraveling the Molecular Mechanisms of Tomato Texture Related to Post Harvest Quality” 5th EU-SOL Project Meeting EU-SOL & Lat-SOL Joint Symposium.

Brogliá, V., & Martin Montiel, D. (2010b). Informe Trabajo de Investigación No 1813 “Análisis histológico de la cutícula y pared celular de la vida en estantería y otros caracteres de calidad de frutos de tomate de líneas de premejora.”

Broglia, V., & Martin Montiel, D. (2011b). "Análisis histológico de la cutícula y pared celular de la vida en estantería y otros caracteres de calidad de frutos de tomate de líneas de premejora." Informe Final CIUNSA Trabajo de Investigación N°1813

Broglia, V., Caruso, G., Hernandez, C., Pocovi, M., & Isola, M. . (2014). Evaluación de la Calidad de Fruto en una Línea de Tomate con Intogresión de Germoplasma Silvestre. Fruit Quality Assessment of Tomato Breeding Line with Wild Introgression. Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica. XXXIV Jornadas Argentinas de Botánica, 47, 247.

Broglia, V., Isola, M., & Martin Montiel, D. (2015). Análisis de la estructura histológica de la cubierta del fruto de tomate en líneas de premejora y su posible relación con vida en estantería. Histological structure tomato fruit cover analysis in breeding lines and its possible relation with shelf life. Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica., (46), 211.

Broman, K. W., & Sen, S. (2010). A Guide to QTL Mapping with R / qtl. Journal of Statistical Software, 32(Book Review 5). <https://doi.org/10.18637/jss.v032.b05>

Brummell, D. A. (2006). Cell wall disassembly in ripening fruit. Functional Plant Biology, 33(2), 103–119. <https://doi.org/10.1071/FP05234>

Cabodevila, V. G., Cacchiarelli, P., & Pratta, G. R. (2017). Identificación de QTL en las generaciones segregantes de un híbrido de segundo ciclo de tomate. Revista de La Facultad de Ciencias Agrarias, 49(2), 1–18.

Cagas, C. C., Lee, O. N., Nemoto, K., & Sugiyama, N. (2008). Quantitative trait loci controlling flowering time and related traits in a *Solanum lycopersicum* × *S. pimpinellifolium* cross. Scientia Horticulturae, 116(2), 144–151. <https://doi.org/10.1016/J.SCIENTA.2007.12.003>

Calafiore, R., Aliberti, A., Ruggieri, V., Olivieri, F., Rigano, M. M., & Barone, A. (2019). Phenotypic and molecular selection of a superior *Solanum pennellii* introgression subline suitable for improving quality traits of cultivated tomatoes. Frontiers in Plant Science, 10, 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00190>

Callahan, A. M., Causse, M., Stevens, R., Amor, B. Ben, Faurobert, M., Muños, S., ... Bebeli, P. J. (2011). Breeding for Fruit Quality. In Breeding for Fruit Quality (Vol. 622). <https://doi.org/10.1002/9780470959350>

Cambiaso, V. (2017). Construcción de un mapa y detección de QTLs asociados a la vida poscosecha y interespecífico de tomate. 98. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Rosario.

Cambiaso, V., Gimenez, M., Pereira da Costa, J., Vazquez, D. V., Picardi, L. A., Pratta, G. R., & Rodríguez, G. R. (2019b). Selected genome regions for fruit weight and shelf life in tomato RILs discernible by markers based on genomic sequence information. *69(3)*, 447–454. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.19015>

Cambiaso, V., Pratta, G. R., Pereira da Costa, J. H., Zorzoli, R., Francis, D. M., & Rodríguez, G. R. (2019a). Whole genome re-sequencing analysis of two tomato genotypes for polymorphism insight in cloned genes and a genetic map construction. *Scientia Horticulturae*, 247(December 2018), 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.12.001>

Canady, M. A., Ji, Y., & Chetelat, R. T. (2006). Homeologous recombination in *Solanum lycopersicoides* introgression lines of cultivated tomato. *Genetics*, 174(4), 1775–1788. <https://doi.org/10.1534/genetics.106.065144>

Candelas, M., Alanis, M., & Olague, F. (2006). Lycopene measurement and other carotenoids in tomato and tomato powder. *Revista Mexicana de Agronegocios*, X(19), 2–12. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-14-1.1>

Cardona, E. M., Ríos, L. A., & Restrepo V. G. M. (2006). Extracción del carotenoide licopeno del tomate chonto (*Lycopersicum esculentum*). *VITAE, Revista de La Facultad de Química Farmacéutica*, 13(2), 44–53

Carrillo-Rodríguez, J., Chávez-Servia, J., Lobato-Ortiz, R., & Perales-Segovia, C. (2019). Generation and evaluation of heterogeneous genotypes of tomato for small-scale farmers. *Journal of Plant Breeding and Crop Science*, 11(3), 91–99. <https://doi.org/10.5897/jpbcs2018.0782>

Caruso, G. B. (2021). Mapeo de QTLs de caracteres de calidad de fruto de tomate en una línea con introgresión de *Solanum habrochaites* S. Knapp & D. M. Spooner. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Salta.

Caruso, G., Broglia, V., & Pocovi, M. (2018). Uso de Germoplasma Silvestre en el Programa de Mejora de Tomate Wild Tomato Germoplasm uses in Tomato Breeding Program. In Lhawet (Vol. 4). Retrieved from <http://portalderevistas.unsa.edu.ar/ojs/index.php/Lhawet/article/view/271>

Caruso, G., Broglia, V., & Pocovi, M. (2016). Diversidad genética. Importancia y aplicaciones en el mejoramiento vegetal. Genetic diversity. Importance and applications in plant breeding. *Lhawet/ Nuestro Entorno. Publicación Del Instituto de Ecología y Ambiente Humano.*, 4, 45–50.

Carvalho, W., Fonseca, M. E. de N., Silva, H. R. da, Boiteux, L. S., & Giordano, L. de B. (2005). Estimativa indireta de teores de licopeno em frutos de genótipos de tomateiro via análise colorimétrica. *Horticultura Brasileira*, 23(3), 819–825. <https://doi.org/10.1590/s0102-05362005000300026>

Casals, J., Pascual, L., Cañizares, J., Cebolla-Cornejo, J., Casañas, F., & Nuez, F. (2012). Genetic basis of long shelf life and variability into Penjar tomato. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59(2), 219–229. <https://doi.org/10.1007/s10722-011-9677-6>

Causse, M., Buret, M., Robini, K., Verschave, P., & M Causse, M. B. K. R. P. V. (2003). Inheritance of nutritional and sensory quality traits in fresh market tomato and relation to consumer preferences. *Journal of Food Science*, 68(7), 2342–2350. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.2003.tb05770.x>

Causse, M., Duffe, P., Gomez, M. C., Buret, M., Damidaux, R., Zamir, D., ... Rothan, C. (2004). A genetic map of candidate genes and QTLs involved in tomato fruit size and composition. *Journal of Experimental Botany*, 55(403), 1671–1685. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh207>

Causse, M., Saliba-Colombani, V., Lecomte, L., Duffé, P., Rousselle, P., Buret, M., ... Buret, M. (2002). QTL analysis of fruit quality in fresh market tomato: a few chromosome regions control the variation of sensory and instrumental traits. *Journal of Experimental Botany*, 53(377), 2089–2098. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf058>

Causse, Mathilde, Chaïb, J., Lecomte, L., Buret, M., & Hospital, F. (2007). Both additivity and epistasis control the genetic variation for fruit quality traits in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, 115(3), 429–442. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0578-1>

Causse, Mathilde, Friguet, C., Coiret, C., LéPicier, M., Navez, B., Lee, M., ... Grandillo, S. (2010). Consumer Preferences for Fresh Tomato at the European Scale: A Common Segmentation on Taste and Firmness. *Journal of Food Science*, 75(9), S531–S541. <https://doi.org/10.1111/J.1750-3841.2010.01841.X>

Ceballos-Aguirre, N., Vallejo-Cabrera, F. A., & Arango-Arango, N. (2012). Evaluación del contenido de antioxidantes en introducciones de tomate tipo cereza (*Solanum* spp.). *Acta Agronomica*, 61(3), 230–238.

Cebolla-Cornejo, J., Roselló, S., & Nuez, F. (2013). Phenotypic and genetic diversity of Spanish tomato landraces. *Scientia Horticulturae*, 162, 150–164. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.07.044>

Celik, I., Gurbuz, N., Uncu, A. T., Frary, A., & Doganlar, S. (2017). Genome-wide SNP discovery and QTL mapping for fruit quality traits in inbred backcross lines (IBLs) of *Solanum pimpinellifolium* using genotyping by sequencing. *BMC Genomics*, 18(1), 1. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-3406-7>

Chaib, J., Devaux, M. F. M.-F., Grotte, M.-G. M. G., Robini, K., Causse, M., Lahaye, M., ... Marty, I. (2007). Physiological relationships among physical, sensory, and morphological attributes of texture in tomato fruits. *Journal of Experimental Botany*, 58(8), 1915–1925. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm046>

Chaim, A. Ben, Borovsky, Y., Rao, G., Gur, A., Zamir, D., & Paran, I. (2006). Comparative QTL mapping of fruit size and shape in tomato and pepper. *Israel Journal of Plant Sciences*, 54(3), 191–203. [https://doi.org/10.1560/IJPS\\_54\\_3\\_191](https://doi.org/10.1560/IJPS_54_3_191)

Chapman, N. H., Bonnet, J., Grivet, L., Lynn, J., Graham, N., Smith, R., ... Seymour, G. B. (2012). High-resolution mapping of a fruit firmness-related quantitative trait locus in tomato reveals epistatic interactions associated with a complex combinatorial locus. *Plant Physiology*, 159(4), 1644–1657. <https://doi.org/10.1104/pp.112.200634>

Chen, F. Q., Foolad, M. R., Hyman, J., St. Clair, D. A., Beelaman, R. B., F. Chen, M. F. J. H., ... Beelaman, R. B. (1999). Mapping of QTLs for lycopene and other fruit traits in a *Lycopersicon esculentum* x *L. pimpinellifolium* cross and comparison of QTLs across tomato species. *Molecular Breeding*, 5(3), 283–299. <https://doi.org/10.1023/A:1009656910457>

Chen, Y., & Lübberstedt, T. (2010). Molecular basis of trait correlations. *Trends in Plant Science*, Vol. 15, pp. 454–461. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.05.004>

Chitwood, D. H., Kumar, R., Headland, L. R., Ranjan, A., Covington, M. F., Ichihashi, Y., ... Sinhaa, N. R. (2013). A quantitative genetic basis for leaf morphology in a set of precisely defined tomato introgression lines. *Plant Cell*, 25(7), 2465–2481. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.112391>

Collard, B. C. Y., Jahufer, M. Z. Z., Brouwer, J. B., & Pang, E. C. K. (2005). An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica*, 142(1–2), 169–196. <https://doi.org/10.1007/s10681-005-1681-5>

Cong, B., Barrero, L. S., & Tanksley, S. D. (2008). Regulatory change in YABBY-like transcription factor led to evolution of extreme fruit size during tomato domestication. 40(6), 800–804. <https://doi.org/10.1038/ng.144>

Cong, B., Liu, J., & Tanksley, S. D. (2002). Natural alleles at a tomato fruit size quantitative trait locus differ by heterochronic regulatory mutations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(21), 13606–13611. <https://doi.org/10.1073/pnas.172520999>

Costa, L. C. G., & Campos, M. A. P. (1985). Índices físicos e físico-químicos em tomates. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 20 (9). 1101-1114. <https://seer.sct.embrapa.br/index.php/pab/article/view/16243>

Coyago-Cruz, E., Corell, M., Moriana, A., Hernanz, D., Stinco, C. M., & Meléndez-Martínez, A. J. (2017). Effect of the fruit position on the cluster on fruit quality, carotenoids, phenolics and sugars in cherry tomatoes (*Solanum lycopersicum* L.). *Food Research International*, 100, 804–813. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2017.08.002>

Crisanto-Juárez, A. U., Vera-Guzmán, A. M., Chávez-Servia, J. L., & Carrillo-Rodríguez, J. C. (2010). Calidad de frutos de tomates silvestres (*Lycopersicon esculentum* Var. *Cerasiforme dunal*) de Oaxaca, México. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 33(4), 7–13.

Cruz, C. D., Regazzi, A. J., & Souza Carneiro, P. C. (2004). *Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético. Volumen 1 (3ra.)*. Vicosa: Editora UFV.

Dal Cin, V., Kevany, B., Fei, Z., & Klee, H. J. (2009). Identification of *Solanum habrochaites* loci that quantitatively influence tomato fruit ripening-associated ethylene emissions. *Theoretical and Applied Genetics*, 119(7), 1183–1192. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-1119-x>

De Ketelaere, B., Lammertyn, J., Molenberghs, G., Desmet, M., Nicolai, B., & De Baerdemaeker, J. (2004). Tomato cultivar grouping based on firmness change, shelf life and variance during postharvest storage. *Postharvest Biology and Technology*, 34(2), 187–201. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2004.03.007>

Del Medico, A. P., Cabodevila, V. G., Vitelleschi, M. S., & Pratta, G. R. (2019). Multivariate estimate of heritability for quality traits in tomatoes by the multiple factor analysis. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 54. <https://doi.org/10.1590/S1678-3921.pab2019.v54.00064>

Devaux, M. F., Barakat, A., Robert, P., Bouchet, B., Guillon, F., Navez, B., & Lahaye, M. (2005). Mechanical breakdown and cell wall structure of mealy tomato pericarp tissue. *Postharvest Biology and Technology*, 37(3), 209–221. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2005.04.013>

DeVicente, M. C., & Tanksley, S. D. (1993). QTL analysis of transgressive segregation in an interspecific tomato cross. *Genetics*, 134(2), 585–596. <https://doi.org/10.1080/01140671.2005.9514373>

Di Giacomo, M., Luciani, M. D., Cambiaso, V., Zorzoli, R., Rodríguez, G. R., & Pereira da Costa, J. H. (2020). Tomato near isogenic lines to unravel the genetic diversity of *S. pimpinellifolium* LA0722 for fruit quality and shelf-life breeding. *Euphytica*, 216(8), 126. <https://doi.org/10.1007/s10681-020-02649-z>

Díez, M. J., & Nuez, F. (2008). Tomato. In *Vegetables II*. 2, 249–323. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-74110-9\\_7](https://doi.org/10.1007/978-0-387-74110-9_7)

Doebley, J. F., Gaut, B. S., & Smith, B. D. (2006). The Molecular Genetics of Crop Domestication. *Cell*, 127(7), 1309–1321. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.12.006>

Doerge, R. W. (2002). Mapping and analysis of quantitative trait loci in experimental populations. *Nature Reviews Genetics*, 3(1), 43–52. <https://doi.org/10.1038/nrg703>

Doganlar, S., Frary, A., Ku, H.-M. M., Tanksley, S. D., & S Doganlar, A. F. H. K. S. T. (2002). Mapping quantitative trait loci in inbred backcross lines of *Lycopersicon pimpinellifolium* (LA1589). *Genome*, 45(6), 1189–1202. <https://doi.org/10.1139/g02-091>

Domínguez, E., Fernández, M. D., Hernández, J. C. L., Parra, J. P., España, L., Heredia, A., & Cuartero, J. (2012). Tomato fruit continues growing while ripening, affecting cuticle properties and cracking. *Physiologia Plantarum*, 146(4), 473–486. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01647.x>

Duarte, D. E. Lagos, T. y Lagos, L. K. 2012. Genotypic, Phenotypic and Environmental Correlations in 81 Genotypes of Tomato Tree (*Cyphomandra Betacea* Cav. Sendt.) *Revista de Ciencias Agrícolas* 29(2): 67 - 80.

Ellegren, H. (2004). Microsatellites: simple sequences with complex evolution. *Nature Reviews. Genetics*, 5(6), 435–445. <https://doi.org/10.1038/nrg1348>

Eshed, Y., & Zamir, D. (1995). An introgression line population of *Lycopersicon pennellii* in the cultivated tomato enables the identification and fine mapping of yield-associated QTL. *Genetics*, 141(3), 1147–1162. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2011.11.031>

Eshed, Y., & Zamir, D. (1996). Less-Than-Additive Epistatic Interactions of Quantitative Trait Loci in Tomato. *Genetics Society of America*, 143, 1807–1818.

Falconer, D. S. & Mackay, T. F. C. (1996). *Introduction to quantitative genetics*. Longman.

FAOSTAT. The Statistics Division of the FAO. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Retrieved November 15, 2020, from [http://www.fao.org/faostat/es/#search/superficie cultivada tomate](http://www.fao.org/faostat/es/#search/superficie+cultivada+tomate)

Feingold, S., Lloyd, J., Norero, N., Bonierbale, M., & Lorenzen, J. (2005). Mapping and characterization of new EST-derived microsatellites for potato (*Solanum tuberosum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 111(3), 456–466. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-2028-2>

Fernie, A. R., Klee, H. J., & Manuel Estevez, J. (2011). The use of natural genetic diversity in the understanding of metabolic organization and regulation. <https://doi.org/10.3389/fpls.2011.00059>

Fernie, A. R., Tadmor, Y., & Zamir, D. (2006). Natural genetic variation for improving crop quality. *Current Opinion in Plant Biology*, Vol. 9, pp. 196–202. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.01.010>

Finkers, R., Van Heusden, A. W., Meijer-Dekens, F., Van Kan, J. A. L., Maris, P., & Lindhout, P. (2007). The construction of a *Solanum habrochaites* LYC4 introgression line population and the identification of QTLs for resistance to *Botrytis cinerea*. *Theoretical and Applied Genetics*, 114(6), 1071–1080. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0500-2>

Florida, M., Alvarez, M., Lara, R. M., Plana, D., Caballero, A., Florida, R., & Moya, T. S. C. (2008). Análisis de la variabilidad morfoagronómica en la colección de tomate (*Solanum* L. sección *Lycopersicon* subsección *Lycopersicon*) conservada ex situ en Cuba. *Cultivos Tropicales*, 29(2), 43–48.

Foolad, M. R. (2007). Genome mapping and molecular breeding of tomato. *International Journal of Plant Genomics*. <https://doi.org/10.1155/2007/64358>

Foolad, M. R., & Panthee, D. R. (2012). Marker-Assisted Selection in Tomato Breeding. *Critical Reviews in Plant Sciences*, Vol. 31, pp. 93–123. <https://doi.org/10.1080/07352689.2011.616057>

Frary, A., Doganlar, S., Daunay, M. C., & Tanksley, S. D. (2003). QTL analysis of morphological traits in eggplant and implications for conservation of gene function during evolution of solanaceous species. *Theoretical and Applied Genetics*, 107(2), 359–370. <https://doi.org/10.1007/s00122-003-1257-5>

Frary, A., Nesbitt, T. C., Frary, A., Grandillo, S., Van Der Knaap, E., Cong, B., ... Tanksley, S. D. (2000). fw2.2: A quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size. *Science*, 289(5476), 85–88. <https://doi.org/10.1126/science.289.5476.85>

Frary, A., Xu, Y., Liu, J., Mitchell, S., Tedeschi, E., & Tanksley, S. (2005). Development of a set of PCR-based anchor markers encompassing the tomato genome and evaluation of their usefulness for genetics and breeding experiments. *Theoretical and Applied Genetics*, 111(2), 291–312. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-2023-7>

Fraser, P. D., Enfissi, E. M. A., Halket, J. M., Truesdale, M. R., Yu, D., Gerrish, C., & Bramley, P. M. (2007). Manipulation of Phytoene Levels in Tomato Fruit: Effects on Isoprenoids, Plastids, and Intermediary Metabolism. *The Plant Cell*, 19(10), 3194–3211. <https://doi.org/10.1105/tpc.106.049817>

Fridman, E., Carrari, F., Liu, Y. S., Fernie, A. R., & Zamir, D. (2004). Zooming in on a quantitative trait for tomato yield using interspecific introgressions. *Science*, 305(5691), 1786–1789. <https://doi.org/10.1126/science.1101666>

Fridman, E., Liu, Y. S., Carmel-Goren, L., Gur, A., Shores, M., Pleban, T., ... Zamir, D. (2001). Two tightly linked QTLs modify tomato sugar content via different physiological pathways. *Molecular Genetics and Genomics*, 266(5), 821–826. <https://doi.org/10.1007/s00438-001-0599-4>

Fridman, E., Pleban, T., & Zamir, D. (2000). A recombination hotspot delimits a wild-species quantitative trait locus for tomato sugar content to 484 bp within an invertase gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(9), 4718–4723. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.9.4718>

Frisch, M., & Melchinger, A. E. (2006). Marker-based prediction of the parental genome contribution to inbred lines derived from biparental crosses. *Genetics*, 174(2), 795–803. <https://doi.org/10.1534/genetics.106.057273>

Fulton, T. M., Beck-Bunn, T., Emmatty, D., Eshed, Y., Lopez, J., Petiard, V., ... Tanksley, S. D. (1997). QTL analysis of an advanced backcross of *Lycopersicon peruvianum* to the cultivated tomato and comparisons with QTLs found in other wild species. *Theoretical and Applied Genetics*, 95(5–6), 881–894. <https://doi.org/10.1007/s001220050639>

Fulton, T. M., Bucheli, P., Voirol, E., López, J., Pétiard, V., & Tanksley, S. D. (2002). Quantitative trait loci (QTL) affecting sugars, organic acids and other biochemical properties possibly contributing to flavor, identified in four advanced backcross populations of tomato. *Euphytica*, 127(2), 163–177. <https://doi.org/10.1023/A:1020209930031>

Galiana-Balaguer, L., Roselló, S., & Nuez, F. (2006). Characterization and selection of balanced sources of variability for breeding tomato (*Lycopersicon*) internal quality. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 53(5), 907–923. <https://doi.org/10.1007/s10722-004-6696-6>

Gallo, M., Zorzoli, R., Rodríguez, G. R., & Pratta, G. R. (2011). Ligamiento genético entre variables asociadas a calidad del fruto de tomate y polipéptidos expresados en dos estados de madurez. *Revista de La Facultad de Ciencias Agrarias*, 43(2), 145–156.

Gallusci, P., Hodgman, C., Teyssier, E., & Seymour, G. B. (2016). DNA methylation and chromatin regulation during fleshy fruit development and ripening. *Frontiers in Plant Science*, Vol. 7, p. 807. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00807>

Galpaz, N., Wang, Q., Menda, N., Zamir, D., & Hirschberg, J. (2008). Abscisic acid deficiency in the tomato mutant high-pigment 3 leading to increased plastid number and higher fruit lycopene content. *Plant Journal*, 53(5), 717–730. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03362.x>

Gapper, N. E., McQuinn, R. P., & Giovannoni, J. J. (2013). Molecular and genetic regulation of fruit ripening. *Plant Molecular Biology*, 82(6), 575–591. <https://doi.org/10.1007/s11103-013-0050-3>

Garg, N., & Cheema, D. S. (2011). Assessment of fruit quality attributes of tomato hybrids involving ripening mutants under high temperature conditions. *Scientia Horticulturae*, 131(1), 29–38. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.09.024>

Gaspar-Peralta, P., Carrillo-Rodríguez, J. C., Chávez-Servia, J. L., Vera-Guzmán, A. M., & Pérez-León, I. (2012). Variation in agronomic traits and lycopene in advanced tomato (*Solanum lycopersicum* L.) cultivars. *Phyton*, 81, 15–22. <https://doi.org/10.32604/phyton.2012.81.015>

Gautier, H., Diakou-Verdin, V., Bénard, C., Reich, M., Buret, M., Bourgaud, F., ... Génard, M. (2008). How does tomato quality (sugar, acid, and nutritional quality) vary with ripening stage, temperature, and irradiance? *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56(4), 1241–1250. <https://doi.org/10.1021/jf072196t>

Gautier, H., Lopez-Lauri, F., Massot, C., Murshed, R., Marty, I., Grasselly, D., ... Génard, M. (2010). Impact of ripening and salinity on tomato fruit ascorbate content and enzymatic activities related to ascorbate recycling. *Functional Plant Science and Biotechnology*, 4(1), 66–75. Retrieved from <https://www.researchgate.net/publication/228476654>

Georgelis, N., Scott, J. W., & Baldwin, E. a. (2004). Relationship of tomato fruit sugar concentration with physical and chemical traits and linkage of RAPD markers. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 129(6), 839–845.

Georgelis, N., Scott, J. W., & Baldwin, E. A. (2006). Inheritance of high sugars from tomato accession PI 270248 and environmental variation between seasons. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 131(1), 41–45. <https://doi.org/10.21273/jashs.131.1.41>

Gilardón, E., Gorustovich, M., Collavino, G., Hernández, C., Pocoví, M., Bonomo, M. L. C., & Olsen, A. (2002). Resistencia de líneas de tomate a la polilla del tomate (*Tuta absoluta* Meyr.) en laboratorio y a campo. In *Invest. Agr.: Prod. Prot. Veg* (Vol. 17).

Gilardón, E., Hernández, C., Broglia, V., Pocoví, M., & Caruso, G. (2007). Informe Proyecto 1154: "Evaluación de caracteres de interés agronómico de un grupo de líneas de introgresión descendientes de un cruzamiento interespecífico en el gen *Lycopersicon*". Salta, Argentina.

Gilardón, E., Gorustovich, M., Petrinich, C., Olsen, A., Hernández, C., Collavino, G., & Gray, L. (1998). Evaluación del nivel de resistencia de plantas de tomate a la polilla del tomate (*Tuta absoluta* Meyrick) mediante un bioensayo simple. *Revista de La Facultad de Agronomía, La Plata*, 103(2), 173–176.

Gilardón, E., Hernández, C., Broglia, V., Pocoví, M., & Caruso, G. (2010). Informe Proyecto CIUNSa 1460 "Mapeo de genes involucrados en caracteres de interés agronómico en líneas de tomate descendientes de un cruzamiento interespecífico." Salta, Argentina.

Gilardón, E., Hernández, C., Pocoví, M., Collavino, G., Gray, L., Gorustovich, M., ... Broglia, V. G. (2004a). Tomato lines resistant to the South American tomato pinworm, *Tuta absoluta* Meyr. (Lepidoptera: Gelechiidae). *Tomato Genetic Cooperative Research*, 54, 19–21.

Gilardón, E., Pocoví, M., Hernández, C., Collavino, G., & Broglia, V. (2004). Long shelf life in tomato breeding lines derived from an interespecific crossing. 1st Solanaceae Genome Workshop Centre Bio System Genomics (CBSG), 12–14.

Giménez, E., Dominguez, E., Pineda, B., Heredia, A., Moreno, V., Lozano, R., & Angosto, T. (2015). Transcriptional activity of the MADS box ARLEQUIN/TOMATO AGAMOUS-LIKE1 gene is required for cuticle development of tomato fruit. *Plant Physiology*, 168(3), 1036–1048. <https://doi.org/10.1104/pp.15.00469>

Giovannoni, J. (2007). Genomics approaches to understanding ripening control and fruit quality in tomato. *Acta Horticulturae*, 738, 63–72.

Giovannoni, J. J. (2004). Genetic regulation of fruit development and ripening. *Plant Cell*, Vol. 16, pp. S170–S180. <https://doi.org/10.1105/tpc.019158>

Gonzalo, M. J., & Van Der Knaap, E. A. (2008). comparative analysis into the genetic bases of morphology in tomato varieties exhibiting elongated fruit shape. , 116 *Theoretical and Applied Genetics*

Goulao, L. F., & Oliveira, C. M. (2008). Cell wall modifications during fruit ripening: when a fruit is not the fruit. *Trends in Food Science and Technology*, 19(1), 4–25. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2007.07.002>

Grandillo, S. & Cammareri, M. (2016). *The Tomato Genome*. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-53389-5>

Grandillo, S., Tanksley, S. D., & Zamir, D. (2007). Exploitation of natural biodiversity through genomics. *Genomics-Assisted Crop Improvement*, 1, 121–150. [https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6295-7\\_6](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6295-7_6)

Grandillo, S., & Tanksley, S. D. (1996). QTL analysis of horticultural traits differentiating the cultivated tomato from the closely related species *Lycopersicon*

pimpinellifolium. *Theoretical and Applied Genetics*, 92(8), 935–951. <https://doi.org/10.1007/BF00224033>

Grandillo, S., Ku, H. M., & Tanksley, S. D. (1999). Identifying the loci responsible for natural variation in fruit size and shape in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, 99(6), 978–987. <https://doi.org/10.1007/s001220051405>

Gray, L., Collavino, G., Gilardon, E., Hernandez, C., & Olsen, a. G. S. (1999). Heredabilidad de la resistencia a la “Polilla del tomate” ( *Tuta absoluta* Meyrick ) y su correlación genética con caracteres de calidad, en descendencias de cruza interespecíficas del Género *Lycopersicon*. *Investigación Agraria: Producción y Protección Vegetales*, 14(3), 445–451.

Green, G. Y., Pereira da Costa, J. H., Cambiaso, V., Pratta, G. R., Zorzoli, R., & Rodríguez, G. R. (2016). Single and joint effect of the basal region of chromosome 2 and centromeric region of chromosome 8 on morphological and fruit quality traits in tomato. *Euphytica*, 210(3), 327–339. <https://doi.org/10.1007/s10681-016-1689-z>

Gur, A., & Zamir, D. (2004). Unused natural variation can lift yield barriers in plant breeding. *PLoS Biology*, 2(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020245>

Gur, A., & Zamir, D. (2015). Mendelizing all components of a pyramid of three yield QTL in Tomato. *Frontiers in Plant Science*, 6(DEC). <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01096>

Haanstra, J. P. W., Wye, C., Verbakel, H., Meijer-Dekens, F., Van Den Berg, P., Odinot, P., ... Peleman, J. (1999). An integrated high-density RFLP-AFLP map of tomato based on two *Lycopersicon esculentum* x *L. pennellii* F2populations. *Theoretical and Applied Genetics*, 99(1–2), 254–271. <https://doi.org/10.1007/s001220051231>

Hackett, R. M., Ho, C.-W., Lin, Z., Foote, H. C. C., Fray, R. G., & Grierson, D. (2000). Antisense Inhibition of the Nr Gene Restores Normal Ripening to the Tomato Never-ripe Mutant, Consistent with the Ethylene Receptor-Inhibition Model 1. Retrieved from [www.plantphysiol.org](http://www.plantphysiol.org)

Haggard, J. E., Johnson, E. B., & St. Clair, D. A. (2013). Linkage relationships among multiple QTL for horticultural traits and late blight (*P. infestans*) resistance on chromosome 5 introgressed from wild tomato *solanum habrochaites*. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 3(12), 2131–2146. <https://doi.org/10.1534/g3.113.007195>

Hanson, P. M., Bernacchi, D., Green, S., Tanksley, S. D., Muniyappa, V., Padmaja, A. S., ... Chen, J. (2000). Mapping a Wild Tomato Introgression Associated with Tomato Yellow Leaf Curl Virus Resistance in a Cultivated Tomato Line. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 125(1), 15–20. <https://doi.org/10.21273/JASHS.125.1.15>

Hernández Suárez, M., Rodríguez Rodríguez, E. M., & Díaz Romero, C. (2008). Chemical composition of tomato (*Lycopersicon esculentum*) from Tenerife, the Canary Islands. *Food Chemistry*, 106(3), 1046–1056. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2007.07.025>

Hongsoongnern, P. (2007). Understanding the sensory characteristics of fresh and processed tomatoes using descriptive sensory analysis. Tesis (PhD) Kansas State University, 196. Retrieved from <https://krex.k-state.edu/dspace/bitstream/handle/2097/261/PairinHongsoongnern2007.pdf?sequence=1>

Hosmani, P. S., Flores-Gonzalez, M., van de Geest, H., Maumus, F., Bakker, L. V., Schijlen, E., ... Saha, S. (2019). An improved de novo assembly and annotation of the tomato reference genome using single-molecule sequencing, Hi-C proximity ligation and optical maps. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/767764>

Hospital, F. (2008). Challenges for effective marker-assisted selection in plants. *Genetica* 2008 136:2, 136(2), 303–310. <https://doi.org/10.1007/S10709-008-9307-1>

Hovav, R., Chehanovsky, N., Moy, M., Jetter, R., & Schaffer, A. A. (2007). The identification of a gene (*Cwp1*), silenced during *Solanum* evolution, which causes cuticle microfissuring and dehydration when expressed in tomato fruit. *Plant Journal*, 52(4), 627–639. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03265.x>

<http://marker.kazusa.or.jp/Tomato/>, en

[http://redgeomatrica.rediris.es/cart02/arb0lB/cart0B/Bcap5/5\\_9\\_3.htm](http://redgeomatrica.rediris.es/cart02/arb0lB/cart0B/Bcap5/5_9_3.htm)

<http://sensing.konicaminolta.com.mx/2014/09/entendiendo-el-espacio-de-color-cie-lab/>

<http://www.solgenomics.net>

<https://blogagricultura.com/estadisticas-tomate-produccion/>

[https://solgenomics.net/about/solanum\\_nomenclature.pl](https://solgenomics.net/about/solanum_nomenclature.pl). New nomenclature for *Lycopersicon* - Sol Genomics Network. Retrieved November 16, 2020,

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/search/all/?term=tomato>.

Hua, J., Xing, Y., Wu, W., Xu, C., Sun, X., Yu, S., & Zhang, Q. Single-locus heterotic effects and dominance by dominance interactions can adequately explain the genetic basis of heterosis in an elite rice hybrid. , 100 Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America § (2003).

Huang, Z., & van der Knaap, E. (2011). Tomato fruit weight 11.3 maps close to fasciated on the bottom of chromosome 11. Theoretical and Applied Genetics, 123(3), 465–474. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1599-3>

Hugh, Y., & Freedman, R. (2018). Física Universitaria con Física Moderna (Primera; Person Education, Ed.). México.

Hunter Associates Laboratory Inc. (2013). Application Note Color versus Appearance.

Ichihashi, Y., & Sinha, N. R. (2014). From genome to phenome and back in tomato. Current Opinion in Plant Biology, 18(1), 9–15. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.12.004>

Idea & Corpeño, B. (2004). Manual Del Cultivo. (114), 38. Retrieved from [http://www.fintrac.com/docs/elsalvador/Manual\\_del\\_Cutivo\\_de\\_Tomate\\_WEB.pdf](http://www.fintrac.com/docs/elsalvador/Manual_del_Cutivo_de_Tomate_WEB.pdf)

Illa-Berenguer, E., Van Houten, J., Huang, Z., & van der Knaap, E. (2015). Rapid and reliable identification of tomato fruit weight and locule number loci by QTL-seq. Theoretical and Applied Genetics, 128(7), 1329–1342. <https://doi.org/10.1007/s00122-015-2509-x>

Isaacson, T., Ronen, G., Zamir, D., & Hirschberg, J. (2002). Cloning of tangerine from tomato reveals a Carotenoid isomerase essential for the production of  $\beta$ -carotene and xanthophylls in plants. Plant Cell, 14(2), 333–342. <https://doi.org/10.1105/tpc.010303>

Itai, A., Ishihara, K., & Bewley, J. D. (2003). Characterization of expression, and cloning, of  $\beta$ -D-xylosidase and  $\alpha$ -L-arabinofuranosidase in developing and ripening tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fruit. Journal of Experimental Botany, 54(393), 2615–2622. <https://doi.org/10.1093/jxb/erg291>

Jenks, M. A., & Bebeli, P. J. (2011). Breeding for Fruit Quality. In Breeding for Fruit Quality. <https://doi.org/10.1002/9780470959350>

Ji, Y., Scott, J. W., & Schuster, D. J. (2009). Toward Fine Mapping of the Tomato Yellow Leaf Curl Virus Resistance Gene Ty-2 on Chromosome 11 of Tomato. *HortScience*, 44(3), 614–618. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.44.3.614>

Jones, N; Ougham, H., & Thomas, H. (1997). Markers and mapping: we are all geneticists now. *New Phytology*, (137), 165–177. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00826.x>

Juárez-López, P., Castro-Brindis, R., Colinas-León, T. ., Ramírez-Vallejo, P. ., Sandoval-Villa, M. ., Reed, D. W. ., ... King, S. . (2009). Evaluation of quality in fruits of seven native tomato (*Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme*) genotypes [Evaluación de calidad en frutos de siete genotipos nativos de jitomate (*Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme*)]. *Revista Chapingo, Serie Horticultura*, 15(2 SPL), 5–9. Retrieved from <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-78650785920&partnerID=40&md5=d0b3d8d01e16494fd05e896d39c0e754>

Jürkenbeck, K., Spiller, A., & Meyerding, S. G. H. (2020). Tomato attributes and consumer preferences – a consumer segmentation approach. *British Food Journal*, 122(1), 328–344. <https://doi.org/10.1108/BFJ-09-2018-0628>

Kabelka, E., Yang, W., & Francis, D. M. D. (2004). Improved tomato fruit color within an inbred backcross line derived from *Lycopersicon esculentum* and *L. hirsutum* involves the interaction of loci. *Journal of the ...*, 129(2), 250–257. <https://doi.org/10.21273/jashs.129.2.0250>

Kalia, R. K., Rai, M. K., Kalia, S., Singh, R., & Dhawan, A. K. (2011). Microsatellite markers: an overview of the recent progress in plants. *Euphytica*, 177(3), 309–334. <https://doi.org/10.1007/s10681-010-0286-9>

Kearsey, M. J., & Pooni, H. S. (1996). *The Genetical Analysis of Quantitative Traits* (First). London: Chapman & Hall.

Kilambi, H. V., Manda, K., Rai, A., Charakana, C., Bagri, J., Sharma, R., & Sreelakshmi, Y. (2017). Green-fruited *Solanum habrochaites* lacks fruit-specific carotenogenesis due to metabolic and structural blocks. *Journal of Experimental Botany*, 68(17), 4803–4819. <https://doi.org/10.1093/JXB/ERX288>

Kim, M., Nguyen, T. T. P., Ahn, J. H., Kim, G. J., & Sim, S. C. (2021). Genome-wide association study identifies QTL for eight fruit traits in cultivated tomato (*Solanum*

lycopersicum L.). Horticulture Research, Vol. 8. <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00638-4>

Kimbara, J., Ohyama, A., Chikano, H., Ito, H., Hosoi, K., Negoro, S., ... Hayashi, T. (2018). QTL mapping of fruit nutritional and flavor components in tomato (*Solanum lycopersicum*) using genome wide SSR markers and recombinant inbred lines (RILs) from an intra-specific cross. *Euphytica*, 214(11), 210. <https://doi.org/10.1007/s10681-018-2295-z>

Kitagawa, M., Ito, H., Shiina, T., Nakamura, N., Inakuma, T., Kasumi, T., ... Ito, Y. (2005). Characterization of tomato fruit ripening and analysis of gene expression in F1 hybrids of the ripening inhibitor (*rin*) mutant. *Physiologia Plantarum*, 123(3), 331–338. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2005.00460.x>

Klee, H. J. (1993). Ripening Physiology of Fruit from Transgenic Tomato (*Lycopersicon esculentum*) Plants with Reduced Ethylene Synthesis. *Plant Physiol*, 102, 911–916. <https://doi.org/102/3/911> [pii]

Klee, H. J., & Giovannoni, J. J. (2011). Genetics and Control of Tomato Fruit Ripening and Quality Attributes. *Annu. Rev. Genet*, 45, 41–59. <https://doi.org/10.1146/annurev-genet-110410-132507>

Klee, H. J., & Tieman, D. M. (2013). Genetic challenges of flavor improvement in tomato. *Trends in Genetics*, Vol. 29, pp. 257–262. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2012.12.003>

Koenig, D., Jiménez-Gómez, J. M., Kimura, S., Fulop, D., Chitwood, D. H., Headland, L. R., ... Maloof, J. N. (2013). Comparative transcriptomics reveals patterns of selection in domesticated and wild tomato. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(28). <https://doi.org/10.1073/pnas.1309606110>

Kosma, D. K., Parsons, E. P., Isaacson, T., Lü, S., Rose, J. K. C., & Jenks, M. A. (2010). Fruit cuticle lipid composition during development in tomato ripening mutants. *Physiologia Plantarum*, 139(1), 107–117. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2009.01342.x>

Krauss, S., Schnitzler, W. H., Grassmann, J., & Voitke, M. (2006). The influence of different electrical conductivity values in a simplified recirculating soilless system on inner and outer fruit quality characteristics of tomato. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 54(2), 441–448. <https://doi.org/10.1021/jf051930a>

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

Kumar Velpula, P., Singh Parihar, D., & Pinnamaneni, R. (2016). Identification of Linked Markers for Delayed Fruit Ripening in Tomato Using Simple Sequence Repeat (SSR) Markers. *Journal of Plant Molecular Breeding*, 4(2), 26–32. <https://doi.org/10.22058/jpmb.2016.25532>

Kuti, J. O., & Konuru, H. B. (2005). Effects of genotype and cultivation environment on lycopene content in red-ripe tomatoes. *Journal of the Science of Food and Agriculture J Sci Food Agric*, 85, 2021–2026. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2205>

Labate, J. A., & Robertson, L. D. (2012). Evidence of cryptic introgression in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) based on wild tomato species alleles. *BMC Plant Biology* 2012 12:1, 12(1), 1–12. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-133>

Labate, J., Grandillo, S., & Fulton, T. (2007). Tomato (pp. 1–96). In *Vegetables* Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-34536-7>.

Lai, T., Wang, X., Ye, B., Jin, M., Chen, W., Wang, Y., ... Hong, Y. (2020). Molecular and functional characterization of the SBP-box transcription factor SPL-CNR in tomato fruit ripening and cell death. *Journal of Experimental Botany*, 71(10), 2995–3011. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa067>

Lander, E. S., & Botsteins'b, D. + \$. (1989). Mapping Mendelian Factors Underlying Quantitative Traits Using RFLP Linkage Maps.

Lecomte, L., Duffé, P., Buret, M., Servin, B., Hospital, F., & Causse, M. (2004a). Marker-assisted introgression of five QTLs controlling fruit quality traits into three tomato lines revealed interactions between QTLs and genetic backgrounds. *Theoretical and Applied Genetics*, 109(3), 658–668. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1674-0>

Lecomte, L., Saliba-Colombani, V., Gautier, A., Gomez-Jimenez, M. C., Duffé, P., Buret, M., & Causse, M. (2004b). Fine mapping of QTLs of chromosome 2 affecting the fruit architecture and composition of tomato. *Molecular Breeding*, 13(1), 1–14. <https://doi.org/10.1023/B:MOLB.0000012325.77844.0c>

Levin, I, De Vos, C. H. R., Tadmor, Y., Bovy, A., Lieberman, M., Oren-Shamir, M., ... Bino, R. J. (2006). High pigment tomato mutants-more than just lycopene (a review). In *Jerusalem Israel Journal of Plant Sciences* (Vol. 54).

Levin, I., & Schaffer, A. A. (2013). Mapping and tagging of simply inherited traits. In *Genetics, Genomics, and Breeding of Tomato* (pp. 109–149). <https://doi.org/10.1201/b14578>

Levin, I., Frankel, P., Gilboa, N., Tanny, S., & Lalazar, A. (2003). The tomato dark green mutation is a novel allele of the tomato homolog of the DEETIOLATED1 gene. *Theoretical and Applied Genetics*, 106(3), 454–460. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1080-4>

Li, Y.-C., Korol, A. B., Fahima, T., & Nevo Eviatar. (2004). Microsatellites Within Genes: Structure, Function, and Evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 21(60), 991–1004.

Liberatti, D., Rodríguez, G., Zorzoli, R., & Pratta, G. (2013). Tomato second cycle hybrids differ from parents at three levels of genetic variation. *International Journal of Plant Breeding*, 7(1), 1–6.

Lin, T., Zhu, G., Zhang, J., Xu, X., Yu, Q., Zheng, Z., ... Huang, S. (2014). Genomic analyses provide insights into the history of tomato breeding. *Nature Genetics*, 46(11), 1220–1226. <https://doi.org/10.1038/ng.3117>

Lippman, Z., & Tanksley, S. (2001). Dissecting the genetic pathway to extreme fruit size in tomato using a cross between the small-fruit wild species *Lycopersicon pimpinellifolium* and *L. esculentum* var. Giant Heirloom. *Genetics*, 158, 413–422.

Lippman, Z., Semel, Y. & Zamir, D. (2007). An integrated view of quantitative trait variation using tomato interspecific introgression lines. *Current Opinion in Genetics and Development*. 17 (6), 545-552. [10.1016/j.gde.2007.07.007](https://doi.org/10.1016/j.gde.2007.07.007)

Liu, B.-H. (1998). *Statistical genomics: linkage, mapping, and QTL analysis*. CRC Press.

Liu, J., Van Eck, J., Cong, B., & Tanksley, S. D. (2002). A new class of regulatory genes underlying the cause of pear-shaped tomato fruit. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(20), 13302–13306. <https://doi.org/10.1073/pnas.162485999>

Liu, M., Pirrello, J., Chervin, C., Roustan, J. P., & Bouzayen, M. (2015). Ethylene control of fruit ripening: Revisiting the complex network of transcriptional regulation. *Plant Physiology*, 169(4), 2380–2390. <https://doi.org/10.1104/pp.15.01361>

Liu, X., Shen, H., Yang, W., Zhang, H., & Geng, X. (2017). Association and Genetic Identification of Loci for Four Fruit Traits in Tomato Using InDel Markers. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1269. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01269>

Liu, Y., Roof, S., Ye, Z., Barry, C., Van Tuinen, A., Vrebalov, J., ... Phillips, R. L. (2004). Manipulation of light signal transduction as a means of modifying fruit nutritional quality in tomato. Retrieved from [www.doublehelix.too.it](http://www.doublehelix.too.it)

Liu, Y.-S., Gur, A., Ronen, G., Causse, M., Damidaux, R., Buret, M., ... Zamir, D. (2003). There is more to tomato fruit colour than candidate carotenoid genes. *Plant Biotechnology Journal*, 1(3), 195–207. <https://doi.org/10.1046/j.1467-7652.2003.00018.x>

Liu, Z., Alseekh, S., Brotman, Y., Zheng, Y., Fei, Z., Tieman, D. M., ... Klee, H. J. (2016). Identification of a *Solanum pennellii* chromosome 4 fruit flavor and nutritional quality-associated metabolite QTL. *Frontiers in Plant Science*, 7(November 2016). <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01671>

Liverotti, O. (2018). Boletín de frutas y hortalizas. Tomate. Gerencia de Calidad y Tecnología. Corporación del Mercado Central de Buenos Aires. [http://www.mercadocentral.gob.ar/sites/default/files/docs/boletin-INTACMCBA-72-tomate\\_0.pdf](http://www.mercadocentral.gob.ar/sites/default/files/docs/boletin-INTACMCBA-72-tomate_0.pdf)

López Camelo, A. F., & Gómez, P. A. (2004). Comparison of color indexes for tomato ripening. *Horticultura Brasileira*, 22(3), 534–537. <https://doi.org/10.1590/S0102-05362004000300006>

López Casado, M. G. (2006). Biomecánica de la epidermis y la cutícula del fruto de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) y su relación con el agrietado. Retrieved from <http://www.riuma.uma.es/xmlui/bitstream/handle/10630/2522/16754724.pdf?sequence=1>

López-Casado, G., Matas, A. J., Domínguez, E., Cuartero, J., & Heredia, A. (2007). Biomechanics of isolated tomato (*Solanum lycopersicum* L.) fruit cuticles: The role of the cutin matrix and polysaccharides. *Journal of Experimental Botany*, 58(14), 3875–3883. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm233>

Lorea, R. D., Rodríguez, G. R., Pratta, G. R., Cointry, E. L., Picardi, L. A., & Zorzoli, R. (2008). Efecto sobre caracteres de interés agronómico de genes provenientes de poblaciones silvestres de tipo cerasiforme y mutantes en un genotipo cultivado de tomate. *Revista de Investigaciones de la Facultad de Ciencias Agrarias - UNR*, 0(14), 023-033. <https://cienciasagronomicas.unr.edu.ar/journal/index.php/agr>

Lucatti, A. F., Alvarez, A. E., Machado, C. R., & Gilardón, E. (2010). Resistance of tomato genotypes to the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (West.) (Hemiptera: Aleyrodidae). *Neotropical Entomology*, 39(5), 792–798. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2010000500019>

Lucatti, Alejandro Francisco. (2014). Whitefly resistance in tomato: from accessions to mechanisms. 144 p. PRI. Wageningen University. Retrieved from <https://pdfs.semanticscholar.org/6496/29ab4e0a61be1e716898aea0d786ae4f1521.pdf>

Luo, W., Westland, S., Brunton, P., Ellwood, R., Pretty, I. A., & Mohan, N. (2007). Comparison of the ability of different colour indices to assess changes in tooth whiteness. *Journal of Dentistry*, 35(2), 109–116. <https://doi.org/10.1016/j.jdent.2006.06.006>

Mahuad, S. L., Pratta, G. R., Rodriguez, G. R., Zorzoli, R., & Picardi, L. A. (2013). Preservation of *Solanum pimpinellifolium* genomic fragments in recombinant genotypes improved the fruit quality of tomato. *Journal of Genetics*, 92(2), 195–203. <https://doi.org/10.1007/s12041-013-0245-z>

Manna, M., & Paul, A. (2012). Studies on genetic variability and characters association of fruit quality parameters in Tomato. *Horticultural. Flora Research Spectrum*, 12(110–116).

Marín-Montes, I. M., Lobato-Ortiz, R., Carrillo-Castañeda, G., Rodríguez-Pérez, J. E., García-Zavala, J. J., Hernández-Rodríguez, M., & Velasco-García, Á. M. (2020). Genetic parameters of an interspecific cross between *S. lycopersicum* L. and *S. habrochaites* Knapp & Spooner. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 26(6), 111–123. <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2020.01.003>

Mariotti, Jorge A.; Collavino, N. G. (2014). Los caracteres cuantitativos en la mejora genética de los cultivos (1ra ed.; Orientación Gráfica, Ed.). Buenos Aires.

Masuelli, R. (1999). Uso de marcadores moleculares en el mejoramiento genético de especies hortícolas. *Avances En Horticultura*, 4(1)(5505), Edición on-line.

Mata-Nicolás, E., Montero-Pau, J., Gimeno-Paez, E., Garcia-Carpintero, V., Ziarsolo, P., Menda, N., ... Díez, M. J. (2020). Exploiting the diversity of tomato: the development of a phenotypically and genetically detailed germplasm collection. *Horticulture Research*, 7(1). <https://doi.org/10.1038/s41438-020-0291-7>

Matas, A. J., Cuartero, J., & Heredia, A. (2004b). Phase transitions in the biopolyester cutin isolated from tomato fruit cuticles. *Thermochimica Acta*, 409(2), 165–168. [https://doi.org/10.1016/S0040-6031\(03\)00357-5](https://doi.org/10.1016/S0040-6031(03)00357-5)

Matas, A. J., Gapper, N. E., Chung, M.-Y., Giovannoni, J. J., Rose, J. K., Teplitski, M., & Wright, A. (2009). Biology and genetic engineering of fruit maturation for enhanced quality and shelf-life This review comes from a themed issue on Food biotechnology Edited by. *Current Opinion in Biotechnology*, 20, 197–203. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2009.02.015>

Matas, A., Cobb, E., Bartsch, J., Paolillo, D., & Niklas, K. J. (2004a). Biomechanics and anatomy of *Lycopersicon esculentum* fruit peels and enzyme-treated samples. 91(3), 352–360.

Mathieu, S., Cin, V. D., Fei, Z., Li, H., Bliss, P., Taylor, M. G., ... Tieman, D. M. (2009). Flavour compounds in tomato fruits: Identification of loci and potential pathways affecting volatile composition. *Journal of Experimental Botany*, 60(1), 325–337. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern294>

Mazzucato, A., Ficcadenti, N., Caioni, M., Mosconi, P., Piccinini, E., Reddy Sanampudi, V. R., ... Ferrari, V. (2010). Genetic diversity and distinctiveness in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) landraces: The Italian case study of “A pera Abruzzese.” *Scientia Horticulturae*, 125(1), 55–62. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2010.02.021>

Meléndez-Martínez, A. J., Fraser, P. D., & Bramley, P. M. (2010). Accumulation of health promoting phytochemicals in wild relatives of tomato and their contribution to in vitro antioxidant activity. *Phytochemistry*, 71(10), 1104–1114. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2010.03.021>

Melgosa, M., Gómez, M. D. M. P., Yebra, A., Huertas, R., & Villaverde, E. H. (2001). Algunas reflexiones y recientes recomendaciones internacionales sobre evaluación de diferencias de color. *Óptica pura y aplicada*, 34(1), 1-10

Meli, V. S., Ghosh, S., Prabha, T. N., Chakraborty, N., Chakraborty, S., & Datta, A. (2010). Enhancement of fruit shelf life by suppressing N-glycan processing enzymes. *PNAS*, 107(6), 2413–2418. <https://doi.org/10.1073/pnas.0909329107>

Menda, N., Strickler, S., Edwards, J., Bombarely, Aureliano Dunham, D., Martin, G., Mejia, L., ... Muelle, L. (2014). Analysis of wild-species introgressions in tomato inbreds uncovers ancestral origins. *BMC Plant Biology*, 14(287), 1–16.

Ministerio de Agroindustria y Producción. (2017). Mercado Externo del Tomate Subsecretaría de Mercados Agropecuarios Ministerio de Agroindustria. Retrieved from [https://www.agroindustria.gob.ar/sitio/areas/ss\\_mercados\\_agropecuarios/areas/hortalizas/\\_archivos/000030\\_Informes/000994\\_Informe del Mercado Externo del Tomate - 2017.pdf](https://www.agroindustria.gob.ar/sitio/areas/ss_mercados_agropecuarios/areas/hortalizas/_archivos/000030_Informes/000994_Informe%20del%20Mercado%20Externo%20del%20Tomate%20-%202017.pdf)

Miura, K., Sato, A., Shiba, H., Kang, S. W., Kamada, H., & Ezura, H. (2012). Accumulation of antioxidants and antioxidant activity in tomato, *Solanum lycopersicum*, are enhanced by the transcription factor SlICE1. *Plant Biotechnology*, 29(3), 261–269. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.12.0303b>

Momotaz, A. (2010). Identification of Quantitative Trait Loci Conferring Resistance to *Bemisia tabaci* in an F2 Population of *Solanum lycopersicum* × *Solanum habrochaites* Accession. *Journal of the ...*, 135(2), 134–142. Retrieved from <http://journal.ashspublications.org/content/135/2/134.short>

Monforte, A. J., & Tanksley, S. D. (2000b). Fine mapping of a quantitative trait locus (QTL) from *Lycopersicon hirsutum* chromosome I affecting fruit characteristics and agronomic traits: Breaking linkage among QTLs affecting different traits and dissection of heterosis for yield. *Theoretical and Applied Genetics*, 100(3–4), 471–479. <https://doi.org/10.1007/s001220050061>

Monforte, A. J., Diaz, A., Caño-Delgado, A., & Van Der Knaap, E. (2014). The genetic basis of fruit morphology in horticultural crops: Lessons from tomato and melon. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 65, pp. 4625–4637. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru017>

Monforte, A. J., Friedman, E., Zamir, D., & Tanksley, S. D. (2001). Comparison of a set of allelic QTL-NILs for chromosome 4 of tomato: Deductions about natural variation and implications for germplasm utilization. *TAG Theoretical and Applied Genetics*, 102(4), 572–590. <https://doi.org/10.1007/s001220051684>

Monforte, Antonio J, & Tanksley, S. D. (2000a). Development of a set of near isogenic and backcross recombinant inbred lines containing most of the *Lycopersicon*

hirsutum genome in a *L. esculentum* genetic background: A tool for gene mapping and gene discovery. *Genome*, 43(5), 803–813. <https://doi.org/10.1139/g00-043>

Mu, Q., Huang, Z., Chakrabarti, M., Illa-Berenguer, E., Liu, X., Wang, Y., ... Van Der Knaap, E. (2017). Fruit weight is controlled by Cell Size Regulator encoding a novel protein that is expressed in maturing tomato fruits. *PLoS Genet*, 13, e1006930. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1006930>

Muños, S., Ranc, N., Botton, E., Berard, A., Rolland, S., Duffe, P., ... Causse, M. (2011). Increase in Tomato Locule Number Is Controlled by Two Single-Nucleotide Polymorphisms Located Near WUSCHEL. *Plant Physiology*, 156(4), 2244–2254. <https://doi.org/10.1104/pp.111.173997>

Narolia, R. (2009). Studies on genetic divergence in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). (Thesis of M.Sc.). Andhra Pradesh Horticultural University. Andhra Pradesh.

Nesbitt, T. C., & Tanksley, S. D. (2002). Comparative sequencing in the genus *Lycopersicon*. Implications for the evolution of fruit size in the domestication of cultivated tomatoes. *Genetics*, 162(1), 365–379.

Nieri, D., Di Donato, A., & Ercolano, M. R. (2017). Analysis of tomato meiotic recombination profile reveals preferential chromosome positions for NB-LRR genes. *Euphytica*, 213(9), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-1982-5>

Oltman, A. E., Jervis, S. M., & Drake, M. A. (2014). Consumer attitudes and preferences for fresh market tomatoes. *Journal of Food Science*, 79(10), S2091–S2097. <https://doi.org/10.1111/1750-3841.12638>

Omboki, R. B., Wu, W., Xie, X., & Mamadou, G. (2015). Ripening Genetics of the Tomato Fruit. (June), 567–572.

Ordóñez, A. L., Balanza, M. E., Martín, F. R., & Flores, C. A. (2009). Estabilidad del Carotenoide Licopeno en Tomates en Conserva. *Información Tecnológica*, 20(4), 31–37. <https://doi.org/10.4067/S0718-07642009000400005>

Osei, M. K., Danquah, A., Blay, E. T., Danquah, E., & Adu-Dapaah, H. (2017). An overview of tomato fruit-ripening mutants and their use in increasing shelf life of tomato fruits. *African Journal of Agricultural Research*, 12(51), 3520–3528. <https://doi.org/10.5897/AJAR2017.12756>

Osorio, S., Carneiro, R. T., Lytovchenko, A., McQuinn, R., Sørensen, I., Vallarino, J. G., ... Rose, J. K. C. (2020). Genetic and metabolic effects of ripening mutations and vine detachment on tomato fruit quality. *Plant Biotechnology Journal*, 18(1), 106–118. <https://doi.org/10.1111/pbi.13176>

Page, D., Gouble, B., Valot, B., Bouchet, J., Callot, C., Kretschmar, A., ... Faurobert, M. (2010). Protective proteins are differentially expressed in tomato genotypes differing for their tolerance to low-temperature storage. *Planta*, 232, 483–500.

Page, D., Marty, I., Bouchet, J. P., Gouble, B., & Causse, M. (2008). Isolation of genes potentially related to fruit quality by subtractive selective hybridization in tomato. *Postharvest Biology and Technology*, 50(2–3), 117–124. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2008.05.017>

Parmar, P., Oza, V. P., Chauhan, V., Patel, A. D., Kathiria, K. B., & Subramanian, R. B. (2010). Genetic Diversity and DNA Fingerprint Study of Tomato Discerned by SSR Markers. *International Journal of Biotechnology and Biochemistry*, 6(5), 657–666.

Parmar, P., Sudhir, A., Preethi, R., Dave, B., Panchal, K., Subramanian, R. B., ... Kathiria, K. B. (2013). Identification of a SSR marker (TOM-144) linked to Fusarium wilt resistance in *Solanum lycopersicum*; *American Journal of Molecular Biology*, 03(04), 241–247. <https://doi.org/10.4236/AJMB.2013.34031>

Paterson, A. H. (1995). Molecular dissection of quantitative traits: progress and prospects. *Genome Research*, 5(4), 321–333. <https://doi.org/10.1101/gr.5.4.321>

Pawar, P., Gowda, R., Ramegowda, & Ravishankar, P. (2016). Phenotypic evaluation and molecular characterization of alc / Vaibhav recombinant inbred population of tomato for yield, shelf life and fruit quality parameters. *International Journal of Agronomy and Agricultural Research (IJAAR)*, 8(2), 25–36. Retrieved from <http://www.innspub.net/ijaar/phenotypic-evaluation-and-molecular-characterization-of-alc-vaibhav-recombinant-inbred-population-of-tomato-for-yield-shelf-life-and-fruit-quality-parameters/>

Peña, C. G., & Moreno, D. P. (1997). Evaluación de trece cultivares e híbridos de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.), en Tocoron, Aragua - Venezuela. *Revista Forestal Venezolana*, 41, 45–52.

Peralta, I. E., Peppi, D., Sance, M., Asis, R., Asprelli, P. D., & Galmarini, C. R. (2017). Nutritional quality of orange tomatoes for fresh consumption and processing products. *Acta Horticulturae*, 1159, 205–214. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2017.1159.30>

Peralta, I. E., Spooner, D. M., & Knapp, S. (2008). Taxonomy of wild tomatoes and their relatives. In *The American Society of Plant Taxonomists* (Vol. 84).

Peralta, I.E., Knapp, S., & Spooner, D. M. (2006). Nomenclature for wild and cultivated tomatoes. *Report of the Tomato Genetics Cooperative*. 56, 1–12.

Peralta, Iris E., & Spooner, D. M. (2006). History, origin, and early cultivation of tomato (solanaceae). In D. I. Razdan, Maharaj K. (University of Delhi & M. U. Mattoo, Autar K. (Sustainable Agricultural Systems Laboratory Beltsville (Eds.), *Genetic Improvement of Solanaceous Crops Volume 2: Tomato* (Vol. 2, pp. 1–24). <https://doi.org/10.1201/b10744-2>

Pereira da Costa, J. H., Martínez, V. A., Rodríguez, G. R., Pratta, G. R., Zorzoli, R., & Pratta, G. R. (2009). Influencia de genes exóticos sobre la vida en estantería y el peso del fruto de tomate. *AgriScientia*, 26(1), 7–13.

Pereira da Costa, J. H., Martínez, V. A., Rodríguez, G. R., Zorzoli, R., & Pratta, G. R. (2009). Influencia de genes exóticos sobre la vida en estantería y el peso del fruto de tomate. *Agriscientia*, XXVI (1), 7–13

Pereira da Costa, J. H., Rodríguez, G. R., Liberatti, D. R., Mahuad, S. L., Marchionni Basté, E., Picardi, L. A., ... Pratta, G. R. (2016). Tomato second cycle hybrids as a source of genetic variability for fruit quality traits. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 16(4), 289–297. <https://doi.org/10.1590/1984-70332016v16n4a44>

Pereira da Costa, J. H., Rodríguez, G. R., Picardi, L. A., Zorzoli, R., & Pratta, G. R. (2018). Genome-wide expression analysis at three fruit ripening stages for tomato genotypes differing in fruit shelf life. *Scientia Horticulturae*, 229(June 2017), 125–131. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.11.004>

Pereira da Costa, J. H., Rodríguez, G. R., Pratta, G. R., Picardi, L. A., & Zorzoli, R. (2013). QTL detection for fruit shelf life and quality traits across segregating populations of tomato. *Scientia Horticulturae*, 156, 47–53. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.03.015>

Perkins-Veazie, P., Roberts, W., & Collins, J. K. (2007). Lycopene content among organically produced tomatoes. *Journal of Vegetable Science*, 12(4), 93–106. [https://doi.org/10.1300/J484v12n04\\_07](https://doi.org/10.1300/J484v12n04_07)

Pesaresi, P., Mizzotti, C., Colombo, M., & Masiero, S. (2014). Genetic regulation and structural changes during tomato fruit development and ripening. *Frontiers in Plant Science*, 5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00124>

Petit-Jiménez, D., González-León, A., González-Aguilar, G., Sotelo-Mundo, R., & Báez-Sañudo, R. (2007). Cambios de la cutícula durante la ontogenia del fruto de MANGIFERA INDICA L. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 30, 51–60.

Phan, N. T., Trinh, L. T., Rho, M. Y., Park, T. S., Kim, O. R., Zhao, J., ... Sim, S. C. (2019). Identification of loci associated with fruit traits using genome-wide single nucleotide polymorphisms in a core collection of tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Scientia Horticulturae*, 243, 567–574. <https://doi.org/10.1016/J.SCIENTA.2018.09.003>

Poysa, V. (1993). Evaluation of tomato breeding lines resistant to bacterial canker. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 15(4), 301–304. <https://doi.org/10.1080/07060669309501927>

Pratta, G. R., Rodriguez, G. R., Zorzoli, R., Valle, E. M., & Picardi, L. A. (2011a). Phenotypic and molecular characterization of selected tomato recombinant inbred lines derived from the cross *Solanum lycopersicum* × *S. pimpinellifolium*. *Journal of Genetics*, 90(2), 229–237. <https://doi.org/10.1007/s12041-011-0063-0>

Pratta, G. R., Rodriguez, G., Zorzoli, R., Valle, E. M., & Picardi, L. A. (2011b). Molecular markers detect stable genomic regions underlying tomato fruit shelf life and weight. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 11(2), 157–164. <https://doi.org/10.1590/s1984-70332011000200008>

Pratta, G., Zorzoli, R., & Picardi, L. (2000). Interacciones genéticas entre germoplasma silvestre y cultivado de *Lycopersicum* spp. con efectos sobre la calidad del fruto del tomate. *Plant Genetic Resources Newsletter*, 124, 7–12. Retrieved from <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=XF2002404881>

Pratta, Guillermo Raúl, Cánepa, L. N., Zorzoli, R., & Picardi, L. A. (2003). Efecto del germoplasma silvestre sobre caracteres de interés agronómicos en híbridos intra e interespecíficos del género *Lycopersicon*. *Revista de Investigaciones de La Facultad de Ciencias Agrarias-UNR*, 3, 99–107.

Prohens, J., Frary, A., Chetelat, R. T., Ruggieri, V., Calafiore, R., Aliberti, A., ... Barone, A. (2019). Phenotypic and Molecular Selection of a Superior *Solanum pennellii*

Introgression Sub-Line Suitable for Improving Quality Traits of Cultivated Tomatoes. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00190>

Prohens, J., Gramazio, P., Plazas, M., Dempewolf, H., Kilian, B., Díez, M. J., ... Vilanova, S. (2017). Introgressomics: a new approach for using crop wild relatives in breeding for adaptation to climate change. *Euphytica*. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-1938-9>

Prudent, M., Causse, M., Génard, M., Tripodi, P., Grandillo, S., & Bertin, N. (2009). Genetic and physiological analysis of tomato fruit weight and composition: influence of carbon availability on QTL detection. *Journal of Experimental Botany*, 60(3), 923–937. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern33>

Radzevičius, A., Viškelis, P., & Bobinas, Č. (2008). Quality and physiological parameters of tomato (&lt;i>Lycopersicon esculentum&lt;/i> Mill.) fruits of Lithuanian selection. *Biologija*, 54(2), 108–111. <https://doi.org/10.2478/v10054-008-0022-8>

Raffo, A., Leonardi, C., Fogliano, V., Ambrosino, P., Salucci, M., Gennaro, L., ... Quaglia, G. (2002). Nutritional value of cherry tomatoes (*Lycopersicon esculentum* cv. Naomi F1) harvested at different ripening stages. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 50(22), 6550–6556. <https://doi.org/10.1021/jf020315t>

Rambla, J. L., Medina, A., Fernández-Del-Carmen, A., Barrantes, W., Grandillo, S., Cammareri, M., ... Granell, A. (2017). Identification, introgression, and validation of fruit volatile QTLs from a red-fruited wild tomato species. *Journal of Experimental Botany*, 68(3), 429–442. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw455>

Ranc, N., Mũos, S., Santoni, S., & Causse, M. (2008). A clarified position for *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* in the evolutionary history of tomatoes (Solanaceae). *BMC Plant Biology*, 8(1), 130. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-8-130>

Rao, A. V., Waseem, Z., & Agarwal, S. (1998). Lycopene content of tomatoes and tomato products and their contribution to dietary lycopene. *Food Research International*, 31(10), 737–741. [https://doi.org/10.1016/S0963-9969\(99\)00053-8](https://doi.org/10.1016/S0963-9969(99)00053-8)

Razifard, H., Ramos, A., Della Valle, A. L., Bodary, C., Goetz, E., Manser, E. J., ... Caicedo, A. L. (2020). Genomic evidence for complex domestication history of the cultivated tomato in Latin America. *Molecular Biology and Evolution*, 37(4), 1118–1132. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz297>

Rick, C. M. (1976). Natural variability in wild species of *Lycopersicon* and its bearing on tomato breeding. *Genetica Agraria*, 30, 249–259. Retrieved from <http://agris.fao.org/agris-search/search/display.do?f=1977/XE/XE77105.xml;XE7760527>

Robbins, M. D., Sim, S. C., Yang, W., Van Deynze, A., Van Der Knaap, E., Joobeur, T., & Francis, D. M. (2011). Mapping and linkage disequilibrium analysis with a genome-wide collection of SNPs that detect polymorphism in cultivated tomato. *Journal of Experimental Botany*, 62(6), 1831–1845. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq367>

Rocío, T., Calvo, A., & Santagapita, P. R. (2017). Encapsulation of a free-solvent extract of lycopene in alginate-Ca(II) beads containing sugars and biopolymers. *Aguirre Calvo and Santagapita Chem. Biol. Technol. Agric*, 4, 16. <https://doi.org/10.1186/s40538-017-0099-3>

Rodríguez, C. A. y Lambert, A. S. (2021). Producción de tomate bajo cubierta, aportes para la transición de una producción convencional a una con enfoque agroecológico. Trabajo Final. Lic en Administración Rural. Facultad Regional de Concordia. UNT.

Rodríguez, G. R., Kim, H. J., & Van Der Knaap, E. (2013a). Mapping of two suppressors of *OVATE* (*sov*) loci in tomato. *Heredity*, 111(3), 256–264. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.45>

Rodríguez, G. R., Munos, S., Anderson, C., Sim, S.-C. S. C., Michel, A., Causse, M., ... van der Knaap, E. (2011b). Distribution of *SUN*, *OVATE*, *LC*, and *FAS* in the tomato germplasm and the relationship to fruit shape diversity. *Plant Physiology*, 156(1), 275–285. <https://doi.org/10.1104/pp.110.167577>

Rodríguez, G., Pereira da Costa, J., Pratta, G., Zorzoli, R., LA, y P., & Picardi, L. (2013b). Recursos genéticos y genómicos para mejorar la calidad del fruto en tomate. *Agromensajes*, 35, 30–34. <https://doi.org/10.1007/s11547-014-0476-y>

Rodríguez, G., Pratta, G., Zorzoli, R., & Picardi, L. A. (2005a). Caracterización de la generación segregante de un híbrido de tomate con genes nor y silvestres. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 40(1), 41–46. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2005000100006>

Rodríguez, G. R., Pratta, G. R., Zorzoli, R., & Picardi, L. A. (2005b). Transgressive segregation for fruit quality traits in a cross between exotic and mutant genotypes of *lycopersicon*. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 33(4), 373–379. <https://doi.org/10.1080/01140671.2005.9514373>

Rodríguez, G. R., Pratta, G. R., Zorzoli, R., & Picardi, L. A. (2006a). Evaluación de caracteres de planta y fruto en líneas recombinantes autofecundadas de tomate obtenidas por cruzamiento entre *Lycopersicon esculentum* y *L. pimpinellifolium*. *Cien. Inv. Agr.*, 33(2), 133–141.

Rodríguez, G. R., Pratta, G. R., Zorzoli, R., & Picardi, L. A. (2006b). Recombinant lines obtained from an interspecific cross between *Lycopersicon* species selected by fruit weight and fruit shelf life. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 131(5), 651–656. <https://doi.org/10.21273/jashs.131.5.651>

Rodríguez, G. R., Pratta, G. R., Liberatti, D. R., Zorzoli, R., & Picardi, L. A. (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(1), 137–147. <https://doi.org/10.1007/s10681-010-0241-9>

Rodríguez, G. R., Pratta, G. R., Zorzoli, R., & Picardi, L. A. (2011b). Factores Genéticos Que Afectan La Calidad Del Fruto De Tomate. In *Tomato Analyzer (Vol. 5)* 451-463.

Ronen, G., Carmel-Goren, L., Zamir, D., & Hirschberg, J. (2000). An alternative pathway to  $\beta$ -carotene formation in plant chromoplasts discovered by map-based cloning of Beta and old-gold color mutations in tomato. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(20), 11102–11107. <https://doi.org/10.1073/pnas.190177497>

Ronen, G., Cohen, M., Zamir, D., & Hirschberg, J. (1999). Regulation of carotenoid biosynthesis during tomato fruit development: Expression of the gene for lycopene epsilon-cyclase is down-regulated during ripening and is elevated in the mutant Delta. *Plant Journal*, 17(4), 341–351. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1999.00381.x>

Rothan, C., Diouf, I., & Causse, M. (2018). Trait discovery and editing in tomato. <https://doi.org/10.1111/tpj.14152>

Sacco, A., Di Matteo, A., Lombardi, N., Trotta, N., Punzo, B., Mari, A., & Barone, A. (2013). Quantitative trait loci pyramiding for fruit quality traits in tomato. *Molecular Breeding : New Strategies in Plant Improvement*, 31(1), 217–222. <https://doi.org/10.1007/s11032-012-9763-2>

Sacks, E. J., & Francis, D. M. (2001). Genetic and environmental variation for tomato flesh color in a population of modern breeding lines. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 126(2), 221–226. <https://doi.org/10.21273/jashs.126.2.221>

Sahagún-Castellano, J., Mendoza-de Jesús, V., Rodríguez-Pérez, J. E., Legaria-Solan, J. P., Peña-Lomelí, A., & Pérez-Grajale, M. (2010). Intervarietal heterosis in indeterminate saladette tomato. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, XVI(1), 57–66. <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2010.16.007>

Sahu, K. K., & Chattopadhyay, D. (2017). Genome-wide sequence variations between wild and cultivated tomato species revisited by whole genome sequence mapping. *BMC Genomics*, 18(1), 430. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-3822-3>

Saladie, M., Matas, A. J., Isaacson, T., Jenks, M. A., Goodwin, S. M., Niklas, K. J., ... Rose, J. K. C. (2007). A Reevaluation of the Key Factors That Influence Tomato Fruit Softening and Integrity. *Plant Physiology*, 144(2), 1012–1028. <https://doi.org/10.1104/pp.107.097477>

Saladié, M., Rose, J. K. C., Cosgrove, D. J., & Catalá, C. (2006). Characterization of a new xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase (XTH) from ripening tomato fruit and implications for the diverse modes of enzymic action. *Plant Journal*, 47(2), 282–295. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02784.x>

Saleem, M. Y., Iqbal, Q., & Asghar, M. (2013). Genetic variability, heritability, character association and path analysis in F1 hybrids of tomato. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*, 50(4), 649–653.

Saliba-Colombani, V., Causse, M., Gervais, L., & Philouze, J. (2000). Efficiency of RFLP, RAPD, and AFLP markers for the construction of an intraspecific map of the tomato genome. *Genome*, 43(1), 29–40. <https://doi.org/10.1139/g99-096>

Saliba-Colombani, V., Causse, M., Langlois, D., Philouze, J., & Buret, M. (2001). Genetic analysis of organoleptic quality in fresh market tomato. 1. Mapping QTLs for physical and chemical traits. *Theoretical and Applied Genetics*, 102(2–3), 259–272. <https://doi.org/10.1007/s001220051643>

Santiago, J., Mendoza, M., Borrego, F. (2001). Evaluación agronómica de tomate (*Lycopersicon esculentum* M) en invernadero. *Evaluación de Tomate (Lycopersicon Esculentum, MILL) En Invernadero: Criterios Fenológicos y Fisiológicos*, 12(1), 49–56. Retrieved from

[https://www.google.cl/url?sa=t&source=web&rct=j&url=http://www.fao.org/input/download/standards/13948/CXS\\_319s\\_2015.pdf&ved=2ahUKEwiy76TI0MTbAhXHF5AKHUQhAtcQFjAAegQICRAB&usg=AOvVaw24AGt6ROMez8CN14D0Y00-](https://www.google.cl/url?sa=t&source=web&rct=j&url=http://www.fao.org/input/download/standards/13948/CXS_319s_2015.pdf&ved=2ahUKEwiy76TI0MTbAhXHF5AKHUQhAtcQFjAAegQICRAB&usg=AOvVaw24AGt6ROMez8CN14D0Y00-)

Santiaguillo-Hernández, J., Cervantes Santana, T., & Peña Lomelí, A. (2004). Selección para rendimiento y calidad de fruto en cruzamientos entre variedades-. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 27, 85–91.

Sapir, M., Oren-Shamir, M., Ovadia, R., Reuveni, M., Evenor, D., Tadmor, Y., ... Levin, I. (2008). Molecular Aspects of Anthocyanin fruit Tomato in Relation to high pigment-1. *Journal of Heredity*, (3), 292–303. <https://doi.org/10.1093/jhered/esm128>

Sato, S., & Tabata, S. (2016). Tomato genome sequence. In H. Ezura, T. Ariizumi, J. GarciaMas, & J. Rose (Eds.), *Biotechnology in Agriculture and Forestry* (Vol. 70, pp. 1–13). [https://doi.org/10.1007/978-3-662-48535-4\\_](https://doi.org/10.1007/978-3-662-48535-4_)

Sato, S., Tabata, S., Hirakawa, H., Asamizu, E., Shirasawa, K., Isobe, S., ... The Tomato Genome Consortium. (2012). The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. *Nature*, 485(7400), 635–641. <https://doi.org/10.1038/nature11119>

Sauvage, C., Segura, V., Bauchet, G., Stevens, R., Do, P. T., Nikoloski, Z., ... Causse, M. (2014). Genome-wide association in tomato reveals 44 candidate loci for fruit metabolic traits. *Plant Physiology*, 165(3), 1120–1132. <https://doi.org/10.1104/pp.114.241521>

Schaffer, A., Levin, I., & Oguz, I. (2000). ADPglucose pyrophosphorylase activity and starch accumulation in immature tomato fruit: the effect of a *Lycopersicon hirsutum*-derived introgression encoding for the large subunit. *Plant Sci*, 152, 135–144.

Schauer, N., Semel, Y., Balbo, I., Steinfath, M., Repsilber, D., Selbig, J., ... Fernie, A. R. (2008). Mode of inheritance of primary metabolic traits in tomato. *The Plant Cell*, 20(3), 509–523. <https://doi.org/10.1105/tpc.107.056523>

Schlötterer, C., & Harr, B. (2004). Microsatellite instability. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 92(3–4), 177–181. <https://doi.org/10.1159/000056898>

Schuelter, A. R., Finger, F. L., Casali, V. W. D. D., Brommonschenkel, S. H., & Otoni, W. C. (2002). Inheritance and genetic linkage analysis of a firm-ripening tomato mutant. *Plant Breeding*, 121(4), 338–342. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0523.2002.00719.x>

Schuster, I., & Cruz, C. (2004). *Estatística genômica aplicada a populações derivadas de cruzamentos controlados*.

Scott, J. W., Stevens, M. R., Barten, J. H.M., Thome, C. R., Polston, J. E., Schuster, D. J., Serra, C. A. (1996). Introgression of resistance to whitefly-transmitted geminiviruses from *Lycopersicon chilense* to tomato. *Bemisia*: 1995. Taxonomy, biology, damage, control and management. 357-367. <https://worldveg.tind.io/record/23541>

Sehgal, D., Singh, R., & Rajpal, V. R. (2016). Quantitative Trait Loci Mapping in Plants: Concepts and Approaches. 31–59. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-27090-6\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-319-27090-6_2)

Severin, A. J., Peiffer, G. A., Xu, W. W., Hyten, D. L., Bucciarelli, B., O'Rourke, J. A., ... Stupar, R. M. (2010). An Integrative Approach to Genomic Introgression Mapping. *Plant Physiology*, 154(1), 3–12. <https://doi.org/10.1104/pp.110.158949>

Seymour, G. B., Chapman, N. H., Chew, B. L., & Rose, J. K. C. (2013). Regulation of ripening and opportunities for control in tomato and other fruits. *Plant Biotechnology Journal*, Vol. 11, pp. 269–278. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2012.00738.x>

Seymour, G. B., G, M., Eriksson, E., A, P., & King, G. J. (2002). Genetic identification and genomic organization of factors affecting fruit texture. *Journal of Experimental Botany*, 53(377), 2065–2071. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf087>

Shammai, A., Petreikov, M., Yeselson, Y., Faigenboim, A., Moy-Komemi, M., Cohen, S., ... Schaffer, A. (2018). Natural genetic variation for expression of a SWEET transporter among wild species of *Solanum lycopersicum* (tomato) determines the hexose composition of ripening tomato fruit. *Plant Journal*, 96(2), 343–357. <https://doi.org/10.1111/tpj.14035>

Shapiro, S. S., & Wilk, M. B. (1965). An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika*, 52(3/4), 591. <https://doi.org/10.2307/2333709>

Shewfelt, R. L. (2014). Measuring Quality and Maturity. In *Postharvest Handling: A Systems Approach* (pp. 387–410). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-408137-6.00014-4>

Shirasawa, K., Isobe, S., Hirakawa, H., Asamizu, E., Fukuoka, H., Just, D., ... Tabata, S. (2010). SNP discovery and linkage map construction in cultivated tomato. *DNA Research*, 17(6), 381–391. <https://doi.org/10.1093/dnares/dsq024>

Shivaprasad, P. V., Dunn, R. M., Santos, B. A. C. M., Bassett, A., & Baulcombe, D. C. (2012). Extraordinary transgressive phenotypes of hybrid tomato are influenced by

epigenetics and small silencing RNAs. *EMBO Journal*, 31(2), 257–266. <https://doi.org/10.1038/emboj.2011.458>

Shokat, S., Azhar, M., Nabi, G., & Iqbal, Q. (2015). Heritability for characters related to earliness in tomato estimation of heritability and genetic advance for some characters related to earliness in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). In *J. Agric. Res.* 3. 53

Sim, S., Van Deynze, A., Michel, A., & Francis, D. (2011). Population structure and genetic differentiation associated with breeding history and selection in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Heredity*, 106, 927–935. <https://doi.org/10.1038/hdy.2010.139>

Sinesio, F., Cammareri, M., Moneta, E., Navez, B., Peparaio, M., Causse, M., & Grandillo, S. (2010). Sensory Quality of Fresh French and Dutch Market Tomatoes: A Preference Mapping Study with Italian Consumers. *Journal of Food Science*, 75(1), S55–S67. <https://doi.org/10.1111/J.1750-3841.2009.01424.X>

Sinha, S., Ramanjini Gowda, P. H., Kumar, S., & Mallikarjuna, M. (2014). Shelf Life Evaluation in Selected Tomato (*Solanum*). *Austin Journal of Biotechnology & Bioengineering*, 1(3), 13–16.

Spooner, D. M., & Peralta, I. E. (2000). Classification of wild tomatoes: a review. *Kurtziana*, 28(1), 45–54.

Stevens, R., Buret, M., Duffé, P., Garchery, C., Baldet, P., Rothan, C., & Causse, M. (2007). Candidate genes and quantitative trait loci affecting fruit ascorbic acid content in three tomato populations. *Plant Physiology*, 143(4), 1943–1953. <https://doi.org/10.1104/pp.106.091413>

Stinco, C. M., Rodríguez-Pulido, F. J., Escudero-Gilete, M. L., Gordillo, B., Vicario, I. M., & Meléndez-Martínez, A. J. (2013). Lycopene isomers in fresh and processed tomato products: Correlations with instrumental color measurements by digital image analysis and spectroradiometry. *Food Research International*, 50(1), 111–120. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2012.10.011>

Sun, Y. D., Liang, Y., Wu, J. M., Li, Y. Z., Cui, X., & Qin, L. (2012). Dynamic QTL analysis for fruit lycopene content and total soluble solid content in a *Solanum lycopersicum* x *S. pimpinellifolium* cross. *Genetics and Molecular Research: GMR*, 11(4), 3696–3710. <https://doi.org/10.4238/2012.August.17.8>

Suresh, B. V., Roy, R., Sahu, K., Misra, G., & Chattopadhyay, D. (2014). Tomato genomic resources database: An integrated repository of useful tomato genomic information for basic and applied research. *PLoS ONE*, 9(1), 1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086387>

Tanksley, S. D. (2004). The Genetic, Developmental, and Molecular Bases of Fruit Size and Shape Variation in Tomato. *The Plant Cell Online*, 16(suppl\_1), S181–S189. <https://doi.org/10.1105/tpc.018119>

Tanksley, S. D., & Rick, C. M. (1980). Isozymic gene linkage map of the tomato: Applications in genetics and breeding. *Theoretical and Applied Genetics*, 58(2), 161–170. <https://doi.org/10.1007/BF00279708>

Tanksley, S. D., Ganai, M. W., Prince, J. P., De Vicente, M. C., Bonierbale, M. W., Broun, P., ... Young, N. D. (1992). High density molecular linkage maps of the tomato and potato genomes. *Genetics*, Vol. 132, pp. 1141–1160. <https://doi.org/10.1086/337602>

Tanksley, S. D., Grandillo, S., Fulton, T. M., Zamir, D., Eshed, Y., Petiard, V., ... Beck-Bunn, T. (1996). Advanced backcross QTL analysis in a cross between an elite processing line of tomato and its wild relative *L. pimpinellifolium*. *Theoretical and Applied Genetics*, 92(2), 213–224. <https://doi.org/10.1007/BF00223378>

Tanksley, Steven D. (1993). Mapping Polygenes. *Annual Reviews Inc.*, 27, 205–233. Retrieved from [www.annualreviews.org](http://www.annualreviews.org)

Thompson, D. S. S. (2001) Extensiometric determination of the rheological properties of the epidermis of growing tomato fruit. , 52 (359) *Journal of Experimental Botany* 1291-1301 §.

Tieman, D. M., Zeigler, M., Schmelz, E. A., Taylor, M. G., Bliss, P., Kirst, M., & Klee, H. J. (2006). Identification of loci affecting flavour volatile emissions in tomato fruits. *Journal of Experimental Botany*, 57(4), 887–896. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj074>

Tikunov, Y. M., Khrustaleva, L. I., & Karlov, G. I. (2003). Application of ISSR markers in the genus *Lycopersicon*. *Euphytica*, 131(1), 71–80. <https://doi.org/10.1023/A:1023090318492>

Tolesa, G. N., & Workneh, T. S. (2017). Influence of storage environment, maturity stage and pre-storage disinfection treatments on tomato fruit quality during winter in

KwaZulu-Natal, South Africa. *Journal of Food Science and Technology*, 54(10), 3230–3242. <https://doi.org/10.1007/s13197-017-2766-6>

Toor, R. K., Savage, G. P., & Lister, C. E. (2006). Seasonal variations in the antioxidant composition of greenhouse grown tomatoes. *Journal of Food Composition and Analysis*, 19(1), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2004.11.008>

Tranchida-Lombardo, V., Cigliano, R. A., Anzar, I., Landi, S., Palombieri, S., Colantuono, C., ... Grillo, S. (2018). Whole-genome re-sequencing of two Italian tomato landraces reveals sequence variations in genes associated with stress tolerance, fruit quality and long shelf-life traits. *DNA Research*, 25(2), 149–160. <https://doi.org/10.1093/dnares/dsx045>

van Berloo, R. (1999). Computer note. GGT: software for the display of graphical genotypes. *Journal of Heredity*, 90(2), 328–329. <https://doi.org/10.1093/jhered/90.2.328>

van Der Knaap, E., & Tanksley, S. D. (2001). Identification and characterization of a novel locus controlling early fruit development in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, 103(2–3), 353–358. <https://doi.org/10.1007/s001220100623>

Vanucci de Moraes, G. L., Souki, G. Q., & Moura, L. R. C. (2017). Behavior of consumers of fresh tomatoes: A study using factor analysis. *Organizações Rurais & Agroindustriais*, 19(4), 322–333. <https://doi.org/10.21714/2238-68902017v19n4p322>

Vazquez, D. V., Pereira da Costa, J. H. Illa-Berenguer, E., Van der Knaap, E., & Rodríguez, G. R. (2015). Identificación de regiones genómicas que controlan caracteres de interés en el fruto de tomate por secuenciación de grupos discrepantes. 4 pag <https://bibliotecavirtual.unl.edu.ar:8443/bitstream/handle/11185/1442/F.8.2.2.pdf>

Vazquez, D. V., Pereira da Costa, J. H., Godoy, F. N. I., Cambiaso, V., & Rodríguez, G. R. (2022). Genetic basis of the lobedness degree in tomato fruit morphology. *Plant Science*, 319(March), 111258. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111258>

Velpula, P. K., Parihar, D. S., & Pinnamaneni, R. (2016). Identification of Linked Markers for Delayed Fruit Ripening in Tomato Using Simple Sequence Repeat (SSR) Markers. *Journal of Plant Molecular Breeding*, 4(2), 26–32. <https://doi.org/10.22058/jpmb.2016.25532>

Verkerke, W., Janse, J., & Kersten, M. (1998). Instrumental measurement and modelling of tomato fruit taste. *Acta Horticulturae*, 456, 199–205. <https://doi.org/10.17660/actahortic.1998.456.22>

Vicente, A. R., Saladié, M., Rose, J. K., & Labavitch, J. M. (2007). The linkage between cell wall metabolism and fruit softening: looking to the future. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 87(8), 1435–1448. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2837>

Vrebalov, J., Ruezinsky, D., Padmanabhan, V., White, R., Medrano, D., Drake, R., ... Giovannoni, J. (2002). A MADS-Box Gene Necessary for Fruit Ripening at the Locus. *Science*, 296(April), 343–346.

Wang, D., & Seymour, G. B. (2017). Tomato Flavor: Lost and Found? *Molecular Plant*, 10(6), 782–784. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.04.010>

Wang, D., Yeats, T. H., Uluisik, S., Rose, J. K. C., & Seymour, G. B. (2018). Fruit Softening: Revisiting the Role of Pectin. *Trends in Plant Science*, Vol. 23, pp. 302–310. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.01.006>

Wang, K., Jiao, Z., Xu, M., Wang, Y., Li, R., Cui, X., ... Zhang, S. (2016). Landscape and Fruit Developmental Regulation of Alternative Splicing in Tomato by Genome-Wide Analysis. *Horticultural Plant Journal*, 2(6), 338–350. <https://doi.org/10.1016/J.HPJ.2017.01.007>

Wang, Y., Tang, X., Cheng, Z., Mueller, L., Giovannoni, J., & Tanksley, S. D. (2006). Euchromatin and pericentromeric heterochromatin: Comparative composition in the tomato genome. *Genetics*, 172(4), 2529–2540. <https://doi.org/10.1534/genetics.106.055772>

Warschefsky, E., Penmetsa, R. V., Cook, D. R., & von Wettberg, E. J. B. (2014). Back to the wilds: Tapping evolutionary adaptations for resilient crops through systematic hybridization with crop wild relatives. *American Journal of Botany*, 101(10), 1791–1800. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400116>

Weese, T. L., & Bohs, L. (2007). A three-gene phylogeny of the genus *Solanum* (Solanaceae). *Systematic Botany*, 32(2), 445–463. <https://doi.org/10.1600/036364407781179671>

Weller, J. I., Soller, M., & Brody, T. (1988). Linkage Analysis of Quantitative Traits in an Interspecific Cross of Tomato (*Lycopersicon esculentum* X *Lycopersicon pimpinell-olium*) by Means of Genetic Markers.

Xiao, H., Jiang, N., Schaffner, E., Stockinger, E. J., & Van Der Knaap, E. (2008). A retrotransposon-mediated gene duplication underlies morphological variation of tomato fruit. *Science*, 319(5869), 1527–1530. <https://doi.org/10.1126/science.1153040>

X-Rite. (2002). Entender la Comunicación del Color (p. 26). p. 26. Retrieved from [https://www.xrite.com/-/media/xrite/files/whitepaper\\_pdfs/l10-001\\_a\\_guide\\_to\\_understanding\\_color\\_communication/l10-001\\_understand\\_color\\_es.pdf](https://www.xrite.com/-/media/xrite/files/whitepaper_pdfs/l10-001_a_guide_to_understanding_color_communication/l10-001_understand_color_es.pdf)

Yang, W., Bai, X., Kamoun, S., Van Der Knaap, E., Kabelka, E., Eaton, C., ... David Francis. (2004). Discovery of single nucleotide polymorphisms in *Lycopersicon esculentum* by computer aided analysis of expressed sequence tags. *Molecular Breeding*, 14(1), 21–34. <https://doi.org/10.1023/B:MOLB.0000037992.03731.a5>

Yates, H. E., Frary, A., Doganlar, S., Frampton, A., Eannetta, N. T., Uhlig, J., & Tanksley, S. D. (2004). Comparative fine mapping of fruit quality QTLs on chromosome 4 introgressions derived from two wild tomato species. , 135 *Euphytica* §

Yen, H. C., Shelton, B. A., Howard, L. R., Lee, S., Vrebalov, J., & Giovannoni, J. J. (1997). The tomato high-pigment (hp) locus maps to chromosome 2 and influences plastome copy number and fruit quality. *Theoretical and Applied Genetics*, 95(7), 1069–1079. <https://doi.org/10.1007/s001220050664>

Yogendra, K. N., & Ramanjini Gowda, P. H. (2013). Phenotypic and molecular characterization of a tomato (*Solanum lycopersicum* L.) F2 population segregation for improving shelf life. *Genetics and Molecular Research*, 12(1), 506–518. <https://doi.org/10.4238/2013.January.9.4>

Young, N. D., & Tanksley, S. D. (1989). RFLP analysis of the size of chromosomal segments retained around the Tm-2 locus of tomato during backcross breeding. *Theoretical and Applied Genetics*, 77(3), 353–359. <https://doi.org/10.1007/BF00305828>

Yu, Q., Wang, B., Li, N., Tang, Y., Yang, S., Yang, T., ... Asmutola, P. (2017). CRISPR/Cas9-induced Targeted Mutagenesis and Gene Replacement to Generate Long-shelf Life Tomato Lines. *Scientific Reports*, 7(1), 11874. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12262-1>

Zanor, M. I., Osorio, S., Nunes-Nesi, A., Carrari, F., Lohse, M., Usadel, B., ... Fernie, A. R. (2009). RNA Interference of LIN5 in Tomato Confirms Its Role in Controlling Brix Content, Uncovers the Influence of Sugars on the Levels of Fruit Hormones, and

Demonstrates the Importance of Sucrose Cleavage for Normal Fruit Development and Fertility. *Plant Physiology*, 150(3), 1204–1218. <https://doi.org/10.1104/pp.109.136598>

Zapata, L., Gerard, L., Davies, C., Oliva, L., & Schvab, M. (2007). Correlación matemática de índices de color del tomate con parámetros texturales y concentración de carotenoides. *Ciencia, Docencia y Tecnología*, 18(34), 207–226.

Zhang, J., Zhao, J., Liang, Y., & Zou, Z. (2016). Genome-wide association-mapping for fruit quality traits in tomato. *Euphytica*, 207(2), 439–451. <https://doi.org/10.1007/s10681-015-1567-0>

Zhang, N., Brewer, M. T., & van der Knaap, E. (2012). Fine mapping of fw3.2 controlling fruit weight in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, 125(2), 273–284. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1832-8>

Zhang, S., Yu, H., Wang, K., Zheng, Z., Liu, L., Xu, M., ... Cui, X. (2018). Detection of major loci associated with the variation of 18 important agronomic traits between *Solanum pimpinellifolium* and cultivated tomatoes. *The Plant Journal*, 95(2), 312–323. <https://doi.org/10.1111/tbj.13952>

Zhou, H., Wang, X., Huang, Z., Gao, J., Guo, Y., Du, Y., & Hu, H. (2016). Identification of Quantitative Trait Loci for Fruit Weight, Soluble Solids Content, and Plant Morphology Using an Introgression Line Population of *Solanum pennellii* in a Fresh Market Tomato Inbred Line. *Horticultural Plant Journal*, 2(1), 26–34. <https://doi.org/10.1016/j.hpj.2016.02.007>

Zhou, R., Wu, Z., Cao, X., & Jiang, F. L. (2015). Genetic diversity of cultivated and wild tomatoes revealed by morphological traits and SSR markers. *Genetics and Molecular Research*, 14(4), 13868–13879. <https://doi.org/10.4238/2015.October.29.7>

Zoilo, O. J., Bernardi, M.J., Colonese, M. C. Castro, J. E. (2018). Tecnologías de producción y costos disponibles para la agricultura familiar. INTA. Publicación EEA Bella Vista – Serie Técnica N° 66. ISSN 1515-9299,

Zorzoli, R., Pratta, G. R., & Picardi, L. A. (2000). Genetic variability for the tomato fruit's shelf-life and weight in F3 families derived from an interspecific hybrid. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 35(12), 2423–2427. <https://doi.org/10.1590/s0100-204x2000001200013>

Zorzoli R, Pratta GR, Picardi LA (1998) Efecto de los mutantes nor y rin y de genes silvestres sobre características del fruto en *Lycopersicon*. *Mendeliana* 13:12–19.

Zsögön, A., Čermák, T., Naves, E. R., Notini, M. M., Edel, K. H., Weini, S., ... Peres, L. E. P. (2018). De novo domestication of wild tomato using genome editing. *Nature Biotechnology*, Vol. 36. <https://doi.org/10.1038/nbt.4272>

### Proceso de obtención de la línea de premejora FCN 93-6-2

El proceso de obtención (Figura 33) de esta línea incluyó no sólo retrocruzas, sino también cruzamientos dirigidos, policruzamientos y selección para resistencia y fertilidad. El proceso contempló que a partir de  $F_2$  se efectuó selección genealógica durante 6 generaciones con algunas variantes respecto al método tradicional, debido a que por su origen interespecífico las plantas presentaron grados variables de esterilidad por lo que, durante las primeras generaciones, se efectuó una fuerte selección por fertilidad (número de racimos por planta y número de frutos por racimo). A su vez también como el objetivo inicial del Programa de Mejora de Tomate consistió en la obtención de líneas resistentes a la polilla del tomate (*Tuta absoluta* Meyr), las plantas seleccionadas por fertilidad en la  $F_3$  del cruzamiento Uco Plata x FCN3-5) fueron inoculadas dos veces con polilla de tomate y se seleccionaron 22 plantas por su comportamiento ante la plaga, seleccionándose los fenotipos resistentes debido al aporte de genoma silvestre. El peso promedio de los frutos de estas líneas osciló entre 4,5 a 30 g (Gilardón et al., 2010).

En la siguiente generación ( $F_4$ ) se seleccionaron plantas individuales teniendo en cuenta vigor, fertilidad y resistencia a polilla del tomate, eliminando plantas con menor performance para los aspectos anteriormente mencionados. Se permitió en estas plantas selectas la autofecundación y se efectuaron también policruzamientos (flores fecundadas por una mezcla de polen de todas las plantas seleccionadas en ensayos conducidos en invernáculo). Esta estrategia tuvo por finalidad permitir mayor recombinación entre los genes de plantas segregantes. En  $F_5$  se efectuaron retrocruzas por el cultivar Uco Plata INTA para incorporar características comerciales. Posteriormente con 94 líneas  $F_6$  provenientes de selectas coleccionadas en invernáculo, productos de policruzamientos y retrocruzas se efectuaron ensayos a campo con diseño en bloques completo al azar y ensayos comparativos en invernáculo con testigos (Uco Plata INTA y Uco 8) y la línea silvestre (FCN3-5).

En esta  $F_6$  se evaluó de cada línea el vigor, la sanidad (resistencia a polilla, resistencia a mancha bacteriana y arañuela roja (*Tetranychus* sp.), el rendimiento (número de racimos por planta, número de frutos por racimo y peso promedio de fruto), la forma, el tamaño y el color de los frutos. A partir de estos datos se seleccionaron plantas individuales, de las que se cosechó semilla y se continuó avanzando en las generaciones por autofecundación. En los ensayos en las que se evaluaron las líneas de  $F_8$  a  $F_{10}$  se consideraron además de las variables anteriores, el tamaño y el color de frutos, el contenido

de sólidos solubles (°Brix), el pH del jugo y uniformidad general de las líneas (Gilardón et al., 2010).

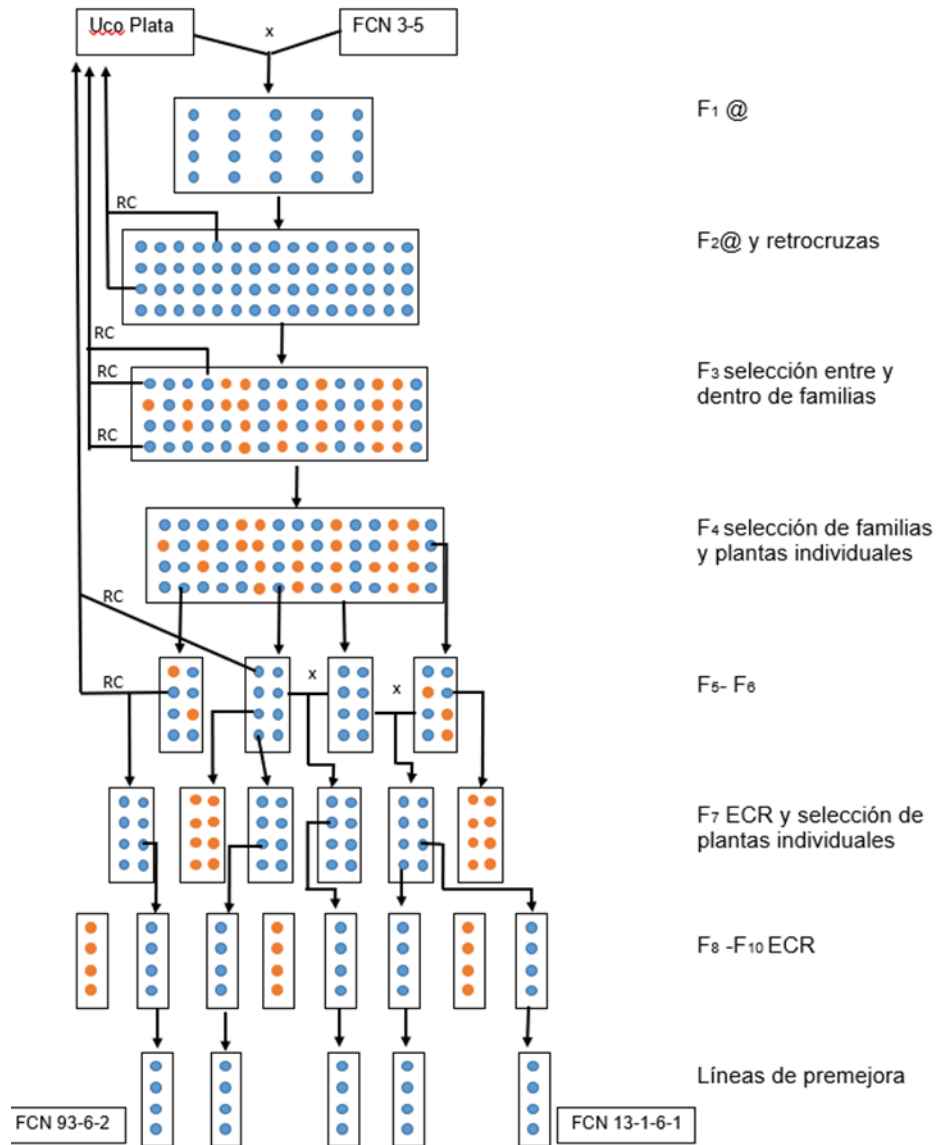


Figura 33: Esquema explicativo de obtención líneas de premejora.  
 • genotipo seleccionado • genotipo eliminado @ autofecundación RC: retrocruza