

Genetic parameters of an interspecific cross between *S. lycopersicum* L. and *S. habrochaites* Knapp & Spooner

Parámetros genéticos de una cruce interespecífica de *S. lycopersicum* L. y *S. habrochaites* Knapp & Spooner

Ivan Maryn Marín-Montes¹; Ricardo Lobato-Ortiz^{1*};
Guillermo Carrillo-Castañeda¹; Juan Enrique Rodríguez-Pérez²;
J. Jesús García-Zavala¹; Martha Hernández-Rodríguez¹;
Ángela Manuela Velasco-García³

¹Colegio de Postgraduados. Carretera México-Texcoco km 36.5, Montecillo, Texcoco, Estado de México, C. P. 56230, MÉXICO.

²Universidad Autónoma Chapingo. Carretera México-Texcoco km 38.5, Chapingo, Estado de México, C. P. 56230, MÉXICO.

³Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Centro de Investigación Regional Sureste. Antigua carretera Mérida-Motul km 25, Mucuchá, Yucatán, C. P. 97454, MÉXICO.

*Corresponding author: rlobato@colpos.mx, tel. 595 20 200 ext. 1534.

Abstract

The main collection of allelic variants for breeding tomato (*Solanum Lycopersicum* L.) is represented by its wild relatives, which evolved independently. It is important to study different sources of variation that are useful in breeding; therefore, the aim of this study was to evaluate *S. habrochaites* Knapp & Spooner as a source of different alleles by estimating the average degree of dominance, heterosis with respect to the mid-parent, and narrow-sense heritability of an interspecific cross with *S. lycopersicum* L. An S₈ line derived from the LOR95 collection, the LA1223 accession of *S. habrochaites* Knapp & Spooner and the F₁ generation from crossing the two materials were used. Genotypes were evaluated in a randomized complete block design during two greenhouse cycles in a hydroponic production system. Of 14 evaluated traits, total soluble solids concentration, stem diameter, total number of fruits and plant height showed an overdominance of LA1223, as well as heterosis of 17.2, 32.3, 55 and 49.2 % each, and heritability of 35, 93, 72 and 66 %, respectively. F₁ generation had an increase of 2 mm in stem diameter, 30 cm in plant height, 4 fruits and 1.1 °Brix, with respect to the best parent for each variable; this suggests that it would be possible to use LA1223 to broaden the genetic base in the improvement of this vegetable.

Keywords: wild relatives, breeding, narrow-sense heritability, heterosis, average degree of dominance.

Resumen

El acervo principal de variantes alélicas para el mejoramiento genético de jitomate (*Solanum Lycopersicum* L.) está representado por sus parientes silvestres, los cuales evolucionaron de manera independiente. Es importante estudiar diferentes fuentes de variación que sean útiles en el mejoramiento genético; por ello, el objetivo del presente estudio fue evaluar a *S. habrochaites* Knapp & Spooner como fuente de alelos diferentes mediante la estimación del grado promedio de dominancia, heterosis con respecto al progenitor medio y heredabilidad en sentido estricto de una cruce interespecífica con *S. lycopersicum* L. Se empleó una línea S₈ derivada de la colecta LOR95, la accesión LA1223 de *S. habrochaites* Knapp & Spooner y la generación F₁ del cruzamiento de ambas. Los genotipos se evaluaron en un diseño de bloques completos al azar durante dos ciclos bajo invernadero en un sistema de producción en hidroponía. De 14 variables evaluadas, la concentración de sólidos solubles totales, diámetro de tallo, número total de frutos y altura de planta presentaron sobredominancia de LA1223, así como heterosis de 17.2, 32.3, 55 y 49.2 % cada uno, y heredabilidad de 35, 93, 72 y 66 %, respectivamente. La generación F₁ presentó un incremento de 2 mm en el diámetro de tallo, 30 cm en la altura de planta, 4 frutos y 1.1 °Brix, con respecto al mejor progenitor para cada variable; esto sugiere que sería posible emplear LA1223 para ampliar la base genética en el mejoramiento de esta hortaliza.

Palabras clave: parientes silvestres, mejoramiento genético, heredabilidad en sentido estricto, heterosis, grado promedio de dominancia.



Introduction

The origin and pre-domestication of cultivated tomato (*Solanum lycopersicum* L.) was in the Andean region, while its domestication was completed in Mesoamerica, and then it spread throughout the world (Blanca et al., 2012). The wild relative *S. habrochaites* Knapp & Spooner comes from South America and is distributed from southwestern Ecuador to southern Peru in environments with elevations between 500 and 3,300 meters above sea level, where it evolved and is found in the wild (Spooner, Peralta, & Knapp, 2005). Wild relatives and native races of tomato accumulated different genes throughout their evolution; in contrast, commercial varieties or elite germplasm suffered a severe reduction in their genetic variability due to the selection process they underwent, which makes breeding of this vegetable difficult (Bai & Lindhout, 2007).

The native collections of Mexico have wide genetic diversity with contrasting traits, so they could be used in breeding programs (Marín-Montes, Rodríguez-Pérez, Sahagún-Castellanos, Hernández-Ibáñez, & Velasco-García, 2016; Marín-Montes et al., 2019). Martínez-Vázquez, Hernández-Bautista, Lobato-Ortiz, García-Zavala, and Reyes-López (2017) state that the native collections of Mexico have additive effects on traits such as fruit yield, number of fruits per plant, fruit firmness, number of flowers and number of clusters per plant. Flores-Hernández et al. (2018) evaluated wild relatives of tomato and found traits that could be useful for enriching the genetic base of tomato; for example, *S. habrochaites* Knapp & Spooner was the genotype with the highest production of total soluble solids, highest fruit weight and longest leaf length. Similarly, Top et al. (2014) showed that the *S. habrochaites* LA1223 accession can be used to increase the antioxidant activity and phenolic content of the fruits. Hernández-Bautista, Lobato-Ortiz, Cruz-Izquierdo, García-Zavala, and Chávez-Servia (2014) observed that *S. pimpinellifolium* L. and a collection native to Mexico as parents allow taking advantage of dominance and overdominance gene actions for flower and fruit traits.

Currently, *S. habrochaites* Knapp & Spooner is used to form rootstocks *per se* through lines with tolerance to adverse abiotic factors such as drought and low temperatures (Ntatsi et al., 2017; Poudyala, Khatri, & Uptmoora, 2015; Poudyala, Akash, Khatri, Shrestha, & Uptmoor, 2017), and to biotic factors such as insects and viruses (Lucatti et al., 2014; Wolters et al., 2015). These traits allowed its use *per se* and as a parent of interspecific hybrids to increase the vigor and adaptation of tomato, as well as to improve the expression of productive and fruit quality advantages of the genotypes used as offspring (Velasco-Alvarado et al., 2019).

Introducción

El origen y la pre-domesticación del jitomate cultivado (*Solanum lycopersicum* L.) se desarrollaron en la región andina, mientras que su domesticación se generó en Mesoamérica, para después esparcirse a todo el mundo (Blanca et al., 2012). El pariente silvestre *S. habrochaites* Knapp & Spooner proviene de Sudamérica, y se distribuye desde el suroeste de Ecuador hasta el sur de Perú en ambientes con altitudes entre 500 y 3,300 msnm, donde evolucionó y se encuentra de manera silvestre (Spooner, Peralta, & Knapp, 2005). Los parientes silvestres y razas nativas de jitomate acumularon genes diferentes a través de su evolución; en cambio, las variedades comerciales o germoplasma élite sufrieron una reducción severa en su variabilidad genética debido al proceso de selección que experimentaron, lo cual dificulta el mejoramiento genético de esta hortaliza (Bai & Lindhout, 2007).

Las colectas nativas de México poseen amplia diversidad genética con caracteres contrastantes, por lo que se podrían emplear en programas de mejoramiento genético (Marín-Montes, Rodríguez-Pérez, Sahagún-Castellanos, Hernández-Ibáñez, & Velasco-García, 2016; Marín-Montes et al., 2019). Martínez-Vázquez, Hernández-Bautista, Lobato-Ortiz, García-Zavala, y Reyes-López (2017) mencionan que las colectas nativas de México presentan efectos aditivos en caracteres como rendimiento de fruto, número de frutos por planta, firmeza de fruto, número de flores y número de racimos por planta. Flores-Hernández et al. (2018) evaluaron parientes silvestres del jitomate y encontraron características que podrían ser de utilidad para el enriquecimiento de la base genética del jitomate; por ejemplo, *S. habrochaites* Knapp & Spooner fue el genotipo con mayor producción de sólidos solubles totales, mayor peso de fruto y longitud de hoja. De manera similar, Top et al. (2014) demostraron que la accesión LA1223 de *S. habrochaites* puede ser usada para incrementar la actividad antioxidante y contenido fenólico de los frutos. Hernández-Bautista, Lobato-Ortiz, Cruz-Izquierdo, García-Zavala, y Chávez-Servia (2014) observaron que *S. pimpinellifolium* L. y una colecta nativa de México como progenitores permiten aprovechar acciones génicas de dominancia y sobredominancia para caracteres de flores y frutos.

En la actualidad, *S. habrochaites* Knapp & Spooner se usa para formar porta injertos *per se* mediante líneas con tolerancia a factores abióticos adversos como sequía y bajas temperaturas (Ntatsi et al., 2017; Poudyala, Khatri, & Uptmoora, 2015; Poudyala, Akash, Khatri, Shrestha, & Uptmoor, 2017), y a factores bióticos como insectos y virus (Lucatti et al., 2014; Wolters et al., 2015). Dichas características permitieron su uso *per se* y como progenitor de híbridos interespecíficos con el fin de incrementar el vigor y adaptación del jitomate,

Although the use of wild or native relatives in crop improvement is a potential alternative, before using them it is necessary to obtain information regarding their genetic parameters such as type of gene action, variance and combining ability, since these will indicate the improvement method that should be used for each specific case (Dagade, Dhaduk, Mehata, & Barad, 2015; López et al., 2015). In this regard, Parra-Gómez, Lobato-Ortiz, García-Zavala, Reyes-López, and Velasco-Alvarado (2016) identified that the yield components, in interspecific crosses of *S. lycopersicum* L. and *S. pimpinellifolium* L., showed intermediate heritability, so they obtained lines from this cross. Martínez-Vázquez et al. (2017) identified that additive effects have an important impact on yield components, which suggests that Mexico's native tomato populations have the potential to be used in the genetic improvement of this vegetable.

The use of wild relatives in tomato breeding can modify the genetic background of cultivated tomato; therefore, the use of inter-specific crosses could be an alternative to take advantage of the traits of the genotypes in the development of improved varieties. Considering the above, the objective of the present study was to evaluate *S. habrochaites* Knapp & Spooner as a source of alternative alleles for tomato breeding by estimating the average degree of dominance, heterosis with respect to the mid-parent and narrow-sense heritability of an interspecific cross with *S. lycopersicum* L.

Materials and methods

This research was conducted through the Program for the Conservation and Improvement of Tomato Genetic Resources of the Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, located in Montecillo, State of Mexico (19° 30' NL and 98° 53' WL, at 2,250 masl).

Plant material

Two parents and the F_1 generation from the cross of the two genotypes were evaluated. The female parent (LCP-95) was the S_8 line derived from the native LOR95 accession with indeterminate growth habit and pepper-like fruit shape (local description), native to Tehuacan, Puebla. The male parent (Sh) was the LA1223 accession of *S. habrochaites* Knapp & Spooner native to Peru, with indeterminate growth habit and cherry fruit shape; this accession was provided by the Tomato Genetics Resource Center (TGRRC) at the University of Davis, California, United States of America.

Phenotypic evaluation

The agronomic evaluation was carried out in the spring-summer 2016 and 2017 growing seasons, in a hydroponic greenhouse production system. Sowing for

así como mejorar la expresión de ventajas productivas y de calidad de fruto de los genotipos empleados como vástagos (Velasco-Alvarado et al., 2019).

A pesar de que el uso de parientes silvestres o nativos en la mejora de cultivos es una alternativa potencial, antes de iniciar su explotación es necesario obtener la información relativa a parámetros genéticos como tipo de acción génica, varianza y aptitud combinatoria, debido a que estos indicarán el método de mejoramiento que se debe utilizar para cada caso en específico (Dagade, Dhaduk, Mehata, & Barad, 2015; López et al., 2015). En este sentido, Parra-Gómez, Lobato-Ortiz, García-Zavala, Reyes-López, y Velasco-Alvarado (2016) identificaron que los componentes de rendimiento, en cruza interespecíficas de *S. lycopersicum* L. y *S. pimpinellifolium* L., mostraron heredabilidad intermedia, por lo que obtuvieron líneas a partir de este cruzamiento. Martínez-Vázquez et al. (2017) identificaron que los efectos aditivos tienen un impacto importante en componentes del rendimiento, lo cual sugiere que las poblaciones de jitomate nativo de México tienen potencial para ser usadas en el mejoramiento genético de dicha hortaliza.

El uso de parientes silvestres en el mejoramiento genético del jitomate puede modificar la base genética del jitomate cultivado; por ello, el uso de cruza inter específicas podría ser una alternativa para aprovechar las características de los genotipos en el desarrollo de variedades mejoradas. Considerando lo anterior, el objetivo del presente estudio fue evaluar a *S. habrochaites* Knapp & Spooner como fuente de alelos alternativos para el mejoramiento genético mediante la estimación del grado promedio de dominancia, heterosis con respecto al progenitor medio y heredabilidad en sentido restringido de una crusa interespecífica con *S. lycopersicum* L.

Materiales y métodos

La presente investigación se desarrolló en el Programa de Conservación y Mejoramiento de los Recursos Genéticos del Jitomate del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, ubicado en Montecillo, Estado de México (19° 30' latitud norte y 98° 53' longitud oeste, a 2,250 msnm).

Material vegetal

Se evaluaron dos progenitores y la generación F_1 de la crusa de ambos genotipos. El progenitor femenino (LCP-95) fue la línea S_8 derivada de la accesión nativa LOR95 con hábito de crecimiento indeterminado y forma de fruto tipo pimienta (nombre local), originaria de Tehuacán, Puebla. El progenitor masculino (Sh) fue la accesión LA1223 de *S. habrochaites* Knapp & Spooner originaria de Perú, con hábito de crecimiento

the 2016 cycle was conducted on March 12 in 200-cavity polystyrene trays. Peat moss (Kekkila®) was used as substrate. The transplant was performed 43 days after sowing (das). Sowing of the second cycle was carried out on April 23, 2017 in conditions similar to those of the first cycle, and the transplant occurred at 40 das.

A randomized complete block experimental design with four replicates was used; the experimental unit consisted of 20 plants. Each plant was placed in a black 12 L polyethylene bag (12 L), with 4 mm volcanic sand as substrate to obtain a density of 2.7 plants·m⁻² in an open hydroponic system. Plants were spaced 35 cm apart and the rows 2 m apart.

Nutrition was provided with Steiner's (1980) universal solution at pH 5 and was applied according to the phenological stage: 0 to 40 days after transplanting (dat) at 50 %, and from 41 dat to the end of the cycle at 100 %. Plants were led to one main stem, which was blunted at 90 dat. Whitefly (*Bemisia tabaci* Gennadius) was controlled with imidacloprid and 50 lambdacialotrine + 100 chlorantraniliprole. In addition, carboxamide and metalaxyl-M + chlorothalonil were used to control *Phytophthora infestans*, and azoxystrobin to control *Alternaria solani*.

Fourteen agronomic and morphological traits were assessed in all plants in the experimental unit: days to flowering of the first cluster after transplant (DFFC), days to ripening of the first cluster after transplant (DR), number of flowers per cluster (NFL), number of fruits per cluster (NFR), total number of fruits per plant (TNF), number of fruit locules (NL), total fruit yield per plant (TFY, kg·plant⁻¹), average fruit weight of the third cluster (AFW, g), stem diameter (SD, mm), equatorial fruit diameter (ED, mm), polar fruit diameter (PD, mm), total soluble solids (mainly sucrose; B, °Brix), height of the first cluster (CH, cm) and total plant height (PH, cm).

Five fruits from the third cluster of each plant in the experimental unit were used to measure PD, ED, B and AFW. The measurement of CH and PH was made with a flexometer (model FH-3M, TRUPER®, Mexico). TFY and AFW were evaluated with a digital balance (model SP2001, Ohaus®, USA). B was measured with a digital refractometer (model PAL-1, ATAGO®, China). For SD, PD and ED, a standard and metric digital vernier caliper (model CALDI-6MP, TRUPER®, Mexico) was used.

Statistical analysis

Combined analysis of variance between assessment cycles and Tukey's range test ($P \leq 0.05$) were performed using SAS® statistical package ver. 9.0 (SAS Institute Inc., 2002). The linear model used was $Y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \gamma_j + \delta_{ij} + B(C) + \varepsilon_{ijkl}$; where Y_{ijkl} is the observation of the i -th genotype in the j -th cycle

indeterminado y forma de fruto cereza; esta accesión fue proporcionada por el Tomato Genetics Resource Center (TGRC) de la Universidad de Davis, California, Estados Unidos de América.

Evaluación fenotípica

La evaluación agronómica se realizó en los ciclos agrícolas primavera-verano de 2016 y 2017, en un sistema de producción de hidroponía bajo invernadero. La siembra del ciclo 2016 se realizó el 12 de marzo en charolas de poliestireno de 200 cavidades. Como sustrato se empleó Peat moss (Kekkila®). El trasplante se realizó 43 días después de la siembra (dds). La siembra del segundo ciclo se realizó el 23 de abril de 2017 en condiciones similares al primer ciclo, y el trasplante ocurrió a los 40 dds.

Se empleó un diseño experimental de bloques completos al azar con cuatro repeticiones, donde la unidad experimental consistió de 20 plantas. Cada planta se colocó en una bolsa de polietileno color negro (12 L), con arenilla volcánica de 4 mm como sustrato para obtener una densidad de 2.7 plantas·m⁻² en un sistema hidropónico abierto. Las plantas tuvieron 35 cm de espacio entre plantas y 2 m entre hileras.

La nutrición se realizó con la solución universal de Steiner (1980) a pH 5, y se aplicó de acuerdo con la etapa fenológica: 0 a 40 días después del trasplante (ddt) al 50 %, y de los 41 ddt al final del ciclo se aplicó al 100 %. Las plantas se condujeron a un tallo principal, el cual se despuntó 90 ddt. El control de mosquita blanca (*Bemisia tabaci* Gennadius) se realizó con imidacloprid y 50 lambdacialotrina + 100 clorantraniliprole. Además, se empleó carboxamida y metalaxil-M + clorotalonil para el control de *Phytophthora infestans*, y azoxystrobin para controlar *Alternaria solani*.

En todas las plantas de la unidad experimental se evaluaron 14 caracteres agronómicos y morfológicos: días a floración del primer racimo después del trasplante (DFPR), días a maduración del primer racimo después del trasplante (DM), número de flores por racimo (NFL), número de frutos por racimo (NFR), número total de frutos por planta (NTF), número de lóculos del fruto (NL), rendimiento total de fruto por planta (PT, kg·planta⁻¹), peso promedio de fruto del tercer racimo (PPF, g), diámetro de tallo (DT, mm), diámetro ecuatorial (DE, mm) y diámetro polar de fruto (DP, mm), sólidos solubles totales (principalmente sacarosa; B, °Brix), altura del primer racimo (AR, cm) y altura total de planta (AP, cm).

Para medir DP, DE, B y PPF se emplearon cinco frutos del tercer racimo de cada planta de la unidad experimental. La medición de AR y AP se realizó con un flexómetro (modelo FH-3M, TRUPER®, México). El PT y PPF se

of the k -th replicate within the l -th block, μ is the overall mean, α_i is the random effect of the i -th observation of the genotype, γ_j is the random effect of the j -th cycle, δ_{ij} is the random effect of the i -th genotype in the j -th cycle, $B(C)$ is the random effect of the l -th block nested in the k -th replicate of the j -th environment and ε_{ijkl} is the random error associated with the experimental unit.

Heterosis with respect to the mid-parent was estimated with the formula: $H = \left(\frac{F_1 - MP}{MP} \right) \times 100$; where H is percentage heterosis (%), F_1 is the phenotypic mean of the F_1 population, MP is the mid-parent and MP is equal to $\frac{P_i + P_j}{2}$ (P_i and P_j are the phenotypic mean of the parent i and j) (Falconer & Mackay, 1996).

The average degree of dominance (DD) was calculated from the phenotypic mean of both parents (LCP-95 and Sh), the mid-parent (MP) and the F_1 generation. Thus, it was considered as an additive (AD) action type when the F_1 mean was equal to MP, as partial dominance towards LCP-95 (PDL) if the F_1 mean was close to the female parent, as partial dominance of Sh (PDH) when the F_1 value was closer to the wild parent, and as overdominance (OD) only if the F_1 phenotypic mean was higher than its parents (Molina-Galán, 1992).

For the calculation of narrow-sense heritability (h^2), the mid-parent-offspring regression methodology was used (Falconer & Mackay, 1996). This analysis was carried out with the RStudio 1.0 statistical package (Rstudio Team, 2015), based on the simple linear regression model.

Results and discussion

Analysis of variance

In the analysis of variance, between-cycle significance was detected for most variables, except for PD. Likewise, significance between genotypes was detected in all evaluated variables. This allowed identifying the existing variation among the evaluated genotypes. Genotype per cycle interaction was significant for TFY, AFW, NFL, DFFC, DR and NL (Table 1), which indicated that the genotypes presented consistency for most of their values across environments. The coefficients of variation suggested that experimental management and control were carried out adequately, which minimized the experimental error and gave validity to the results obtained.

Average degree of dominance and comparison between genotypes

According to the averages obtained for each variable (Table 2), the parents used had contrasting phenotypical traits. This suggests that by making a cross between the two progenitors, it would be possible to increase the genetic base for tomato improvement by generating

evaluaron con una balanza digital (modelo SP2001, Ohaus®, EUA). Los B se midieron con un refractómetro digital (modelo PAL-1, ATAGO®, China). Para DT, DP y DE se utilizó un vernier digital milimétrico y estándar (modelo CALDI-6MP, TRUPER®, México).

Análisis estadístico

Se realizaron análisis de varianza combinados entre ciclos de evaluación y comparaciones de medias de Tukey ($P \leq 0.05$), con ayuda del paquete estadístico SAS ver. 9.0 (SAS Institute Inc., 2002). El modelo lineal que se empleó fue $Y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \gamma_j + \delta_{ij} + B(C) + \varepsilon_{ijkl}$; donde Y_{ijkl} es la observación del i -ésimo genotipo en el j -ésimo ciclo de la k -ésima repetición dentro del l -ésimo bloque, μ es la media general, α_i es el efecto aleatorio de la i -ésima observación del genotipo, γ_j es el efecto aleatorio del j -ésimo ciclo, δ_{ij} es el efecto aleatorio del i -ésimo genotipo en el j -ésimo ciclo, $B(C)$ es el efecto aleatorio de l -ésimo bloque anidado en la k -ésima repetición del j -ésimo ambiente y ε_{ijkl} es el error aleatorio asociado a la unidad experimental.

La heterosis con respecto al progenitor medio se estimó con la fórmula: $H = \left(\frac{F_1 - PM}{PM} \right) \times 100$; donde H es la heterosis porcentual (%), F_1 es la media fenotípica de la población F_1 , PM es el progenitor medio y PM es igual a $\frac{P_i + P_j}{2}$ (P_i y P_j son la media fenotípica del progenitor i y j) (Falconer & Mackay, 1996).

El grado promedio de dominancia (GD) se calculó a partir de la media fenotípica de ambos progenitores (LCP-95 y Sh), progenitor medio (PM) y la generación F_1 . De esta manera, se consideró como tipo de acción aditiva (AD) cuando la media de F_1 fue igual a PM, dominancia parcial hacia LCP-95 (DPL) si la media de F_1 fue próxima al progenitor femenino, dominancia parcial de Sh (DPH) cuando el valor de F_1 fue más cercano al progenitor silvestre, y sobredominancia (SD) sólo si la media fenotípica de F_1 fue superior a sus progenitores (Molina-Galán, 1992).

Para calcular la heredabilidad en sentido restringido (h^2), se empleó la metodología de regresión progenie vs progenitor medio (Falconer & Mackay, 1996). Este análisis se realizó con el paquete estadístico RStudio 1.0 (Rstudio Team, 2015), a partir del modelo de regresión lineal simple.

Resultados y discusión

Análisis de varianza

En el análisis de varianza se detectó significancia entre ciclos para la mayoría de las variables, excepto para DP. Asimismo, se detectó significancia entre genotipos en todas variables evaluadas. Esto permitió identificar la variación existente entre los genotipos evaluados.

Table 1. Mean squares of the combined analysis of variance for 14 traits of an interspecific cross of *S. lycopersicum* L. and *S. habrochaites* Knapp & Spooner evaluated in the spring-summer cycle in 2016 and 2017.

Cuadro 1. Cuadrados medios del análisis de varianza combinado para 14 caracteres de una cruce interespecífica de *S. lycopersicum* L. y *S. habrochaites* Knapp & Spooner evaluada en el ciclo primavera-verano en 2016 y 2017.

Trait/ Carácter	Fuente de variación						
	C ¹	R/C	G	G x C	Error	CV	μ
TFY/PTF	2.1*	0.02	9.3*	0.51*	0.02	15.91	1.065
AFW/PPF	109.0*	9.75	10,407.5*	36.24*	8.77	11.09	26.7
NFR	115.1*	7.93	125.4*	29.62	11.24	29.6	11.32
TNF/NTF	4,075.5*	129.53	4,902.2*	319.39	243.46	25.39	61.43
NFL	368.2*	17.76	3,928.4*	158.29*	17.09	16.95	24.38
ED/DE	25.6*	2.1	2,290.3*	0.01	2.02	4.58	31.05
PD/DP	5.9	5.7	5,970.4*	2.85	11.19	8.48	39.43
SD/DT	2.5*	1.7*	19.5*	0.17	0.43	4.19	15.72
DFFC/DFPR	206.7*	3.47	504.5*	92.66*	5.05	6.83	32.9
DR/DM	210.7*	9.82*	2,021.9*	169.09*	1.87	1.39	98.09
NL	0.05*	0.01*	0.6*	0.11*	0.01	3.11	2.17
B	1.4*	0.4	100.8*	1.5	0.5*	8.2	9
CH/AR	1,540*	61.79	1,088.5*	33.63	64.28	14.8	54.16
PH/AP	2,800.4*	275.56	11,617.1*	592.16	145.32	5.7	2.11
DF/GL	1	6	2	2	12		

¹C = cycle; G = genotype; GxC = genotype x cycle; R/C = replicate/cycle; CV = coefficient of variation; μ = phenotypic mean; DF = degrees of freedom; TFY = fruit yield (kg); AFW = average fruit weight of the third cluster (g); NFR = number of fruits per cluster; TNF = total number of fruits; NFL = number of flowers per cluster; ED = equatorial fruit diameter (mm); PD = polar fruit diameter (mm); SD = stem diameter (mm); DFFC = days to flowering of first cluster; DR = days to ripening of first cluster; NL = number of fruit locules; B = total soluble solids (°Brix); CH = height of first cluster (cm); PH = plant height (m). * = significant with $P \leq 0.05$.

¹C = ciclo; G = genotipo; GxC = ciclo x genotipo; R/C = repetición/ciclo; CV = coeficiente de variación; μ = media fenotípica; GL = grados de libertad; PTF = rendimiento de fruto (kg); PPF = peso promedio de fruto del tercer racimo (g); NFR = número de frutos por racimo; NTF = número total de frutos; NFL = número de flores por racimo; DE = diámetro ecuatorial de fruto (mm); DP = diámetro polar de fruto (mm); DT = diámetro de tallo (mm); DFPR = días a floración del primer racimo; DM = días a madurez del primer racimo; NL = número de lóculos de fruto; B = sólidos solubles totales (°Brix); AR = altura del primer racimo (cm); AP = altura de planta (m). * = significativo con $P \leq 0.05$.

germplasm with allelic combinations provided by the Sh material. Proof of this was that the plants of the LA1223 accession, compared to the LCP-95 parent, were more vigorous in height, but with thin stems, had more flowers and fruits but smaller size and a higher concentration of total soluble solids, and were later in flowering and fruit ripening.

From the comparison of means, the average degree of dominance of the evaluated traits was determined. In CH, NFL, DFFC and DR, partial dominance towards the LCP-95 parent was observed, because the F_1 genotype had lower average values compared to the mid-parent, but very close to LCP-95; in contrast, AFW, TFY, NFR and NL showed partial dominance towards the wild Sh parent, since the F_1 generation was similar to Sh (Table 2). Similarly, earliness and flower number traits were reported to be controlled by partial dominance effects towards wild tomato alleles (Hernández-Bautista et al., 2014; López et al., 2015).

The traits ED and PD showed additivity, since the average values of the F_1 generation were similar to

La interacción genotipo por ciclo resultó significativa para PTF, PPF, NFL, DFPR, DM y NL (Cuadro 1), lo cual indicó que los genotipos presentaron consistencia para la mayoría de sus valores a través de ambientes. Los coeficientes de variación sugirieron que el manejo y el control experimental se realizaron de manera adecuada, lo cual minimizó el error experimental y dio validez a los resultados obtenidos.

Grado promedio de dominancia y comparación entre genotipos

De acuerdo con los promedios obtenidos para cada variable (Cuadro 2), los progenitores empleados presentaron características fenotípicas contrastantes. Esto sugiere que al realizar un cruzamiento entre ambos sería posible incrementar la base genética para el mejoramiento de jitomate mediante la generación de germoplasma con combinaciones alélicas aportadas por el material Sh. Muestra de esto fue que las plantas de la accesión LA1223, en comparación con el progenitor LCP-95, fueron más vigorosas en altura, pero con tallos delgados, presentaron mayor cantidad de flores y

the mid-parent (Table 2). Lippman and Tanksley (2001) showed, in an interspecific cross of *S. lycopersicum* L. and *S. pimpinellifolium* L., that fruit size is regulated by genes with additive effects.

Overdominance in F_1 was identified in traits such as PH, SD, NTF and B, this because their values were higher than the best parent (Table 2). In different works, different results have been reported for total soluble solids and plant size, since these traits were influenced by gene action of dominance. This allowed inferring that Sh increases these traits to a greater extent, and that it has potential as a source of high-value alleles (Chattopadhyay, Dutta, Dutta, & Hazra, 2011; López et al., 2015).

Heterosis

The average heterosis for both cycles ranged from -51 to 56 % in the evaluated traits. Of 14 traits measured, five had positive heterosis, namely PH, SD, B, NFR and TNF, and the rest showed negative heterosis (Table 3). Regardless of the type of value (positive or negative) of

frutos, pero de menor tamaño y mayor concentración de sólidos solubles totales, y fueron plantas más tardías en floración y maduración de fruto.

A partir de la comparación de medias se determinó el grado promedio de dominancia de los caracteres evaluados. En AR, NFL, DFPR y DM se observó dominancia parcial hacia el progenitor LCP-95, debido a que el genotipo F_1 presentó valores promedios inferiores respecto al progenitor medio, pero muy próximos a LCP-95; en cambio, PPF, PTF, NFR y NL mostraron dominancia parcial hacia el progenitor silvestre Sh, puesto que la generación F_1 fue similar a Sh (Cuadro 2). De manera similar, se reportó que caracteres de precocidad y número de flores son controlados por efectos de dominancia parcial hacia alelos de jitomates silvestres (Hernández-Bautista et al., 2014; López et al., 2015).

Los caracteres DE, DP y DL mostraron aditividad, puesto que los valores promedio de la generación F_1 fueron similares al progenitor medio (Cuadro 2). Lippman y Tanksley (2001) demostraron, en una cruza

Table 2. Comparison of means, average degree of dominance and narrow-sense heritability of 14 traits in an interspecific cross of *S. lycopersicum* L. and *S. habrochaites* Knapp & Spooner evaluated in 2016 and 2017.

Cuadro 2. Comparación de medias, grado promedio de dominancia y heredabilidad en sentido restringido de 14 caracteres en una cruza interespecífica de *S. lycopersicum* L. y *S. habrochaites* Knapp & Spooner evaluada en 2016 y 2017.

G ¹	LCP-95	Sh	F1	LSD/DMSH	MP/PM	DD/GD	h ²
TFY/PTF	2.26 a ²	0.17 c	0.76 b	0.21	1.22	PDH	94
AFW/PPF	68.13 a	2.34 c	9.63 b	3.84	35.24	PDH	52
NFR	7.10 b	14.95 a	11.93 a	4.06	11.03	PDH	20
TNF/NTF	32.91 b	74.00 a	77.38 a	18.29	53.46	OD	72
NFL	8.94 c	49.77 a	14.43 b	5.31	29.36	PDL	28
ED/DE	50.26 a	18.37 c	24.52 b	1.82	34.32	AD	47
PD/DP	69.98 a	17.36 c	30.94 b	3.90	43.67	AD	28
SD/DT	15.31 b	14.40 c	17.45 a	1.17	14.86	OD	93
DFFC/DFPR	32.86 b	40.87 a	24.99 c	2.71	36.87	PDL	17
DR/DM	90.45 b	116.38 a	87.46 c	2.71	103.42	PDL	16
NL	2.48 a	2.00 b	2.04 b	0.11	2.24	PDH	28
B	4.96 c	10.58 b	11.52 a	0.91	7.77	OD	35
CH/AR	56.24 a	64.65 a	41.60 b	10.16	60.45	PDL	17
PH/AP	1.76 c	2.05 b	2.51 a	0.17	1.90	OD	66

¹G = genotypes; LCP-95 = S_a line of LOR95; Sh = LA1223; F1 = F_1 population; MP = mid-parent; TFY = fruit yield (kg); AFW = average fruit weight of the third cluster (g); NFR = number of fruit per cluster; TNF = total number of fruits; NFL = number of flowers per cluster; ED = equatorial fruit diameter (mm); PD = polar fruit diameter (mm); SD = stem diameter (mm); DFFC = days to flowering of the first cluster; DR = days to ripening of the first cluster; NL = number of fruit locules; B = total soluble solids (°Brix); CH = height of the first cluster (cm); PH = plant height (m); DD = average degree of dominance; PDH = partial dominance of LA1223; AD = additivity; PDL = partial dominance of LCP-95; OD = overdominance; h² = narrow-sense heritability (%); LSD = least significant difference. ²Means with the same letter within each row do not differ statistically (Tukey, $P \leq 0.05$).

¹G = genotipos; LCP-95 = línea S_a de LOR95; Sh = LA1223; F1 = población F_1 ; PM = progenitor medio; PTF = rendimiento de fruto (kg); PPF = peso promedio de fruto del tercer racimo (g); NFR = número de frutos por racimo; NTF = número total de frutos; NFL = número de flores por racimo; DE = diámetro ecuatorial de fruto (mm); DP = diámetro polar de fruto (mm); DT = diámetro de tallo (mm); DFPR = días a floración del primer racimo; DM = días a madurez del primer racimo; NL = número de lóculos de fruto; B = sólidos solubles totales (°Brix); AR = altura del primer racimo (cm); AP = altura de planta (m); GD = grado promedio de dominancia; DPH = dominancia parcial de LA1223; AD = aditividad; DPL = dominancia parcial de LCP-95; SD = sobredominancia; h² = heredabilidad en sentido restringido (%); DMSH = diferencia mínima significativa honesta. ²Medias con la misma letra dentro de cada hilera no difieren estadísticamente (Tukey, $P \leq 0.05$).

Table 3. Heterosis with respect to the mid-parent of 14 traits in an interspecific cross of *S. lycopersicum* L. and *S. habrochaites* Knapp & Spooner evaluated in the spring-summer cycle in 2016 and 2017.

Cuadro 3. Heterosis con respecto al progenitor medio de 14 caracteres en una cruce interespecífica de *S. lycopersicum* L. y *S. habrochaites* Knapp & Spooner evaluada en el ciclo primavera-verano en 2016 y 2017.

G ¹	LCP	Sh	F ₁	MP/PM	H	LCP	Sh	F ₁	MP/PM	H	Ha/HP
C	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	
TFY/PTF	1.71	0.14	0.46	0.93	-50.70	2.81	0.21	1.07	1.51	-29.30	-40.00
AFW/PPF	63.83	2.51	7.35	33.17	-0.67	71.83	2.27	10.16	37.05	-0.56	-0.62
NFR	5.79	10.60	11.10	8.17	35.30	8.35	19.4	12.90	13.90	-6.60	14.30
TNF/NTF	26.79	55.75	62.55	41.27	51.56	39.12	92.25	105.3	65.68	60.24	55.90
NFL	8.05	40.75	12.60	24.40	-48.40	10.47	58.80	16.00	34.64	-53.80	-51.10
ED/DE	49.26	17.31	23.46	33.28	-29.50	51.08	19.44	25.36	35.26	-28.10	-28.80
PD/DP	70.10	16.78	29.90	43.44	-31.20	69.59	17.95	31.89	43.77	-27.10	-29.20
SD/DT	15.00	14.30	17.00	14.60	16.60	15.70	14.60	18.10	15.20	19.10	17.90
DFFC/DFPR	31.05	34.10	24.70	32.58	-24.20	34.60	47.65	25.17	41.13	-38.80	-31.50
DR/DM	91.68	124.6	86.95	108.1	-19.58	91.71	108.2	88.19	99.95	-11.77	-15.67
NL	2.67	2.00	2.00	2.34	-14.40	2.29	2.00	2.06	2.15	-3.94	-9.18
B	4.25	10.50	11.60	7.37	57.70	5.65	10.70	11.50	8.17	40.70	49.20
CH/AR	48.26	54.80	35.80	51.53	-30.50	64.76	78.50	49.88	71.63	-30.40	-30.50
PH/AP	1.57	2.03	2.40	1.80	33.40	1.95	2.07	2.64	2.01	31.20	32.30

¹G = genotypes; LCP = S₈ line of LOR95; Sh = LA1223; MP = mid-parent; F₁ = F₁ population; H = heterosis with respect to the MP (%); Ha = average heterosis for both cycles (%); C = evaluation cycle; TFY = fruit yield (kg); AFW = average fruit weight of the third cluster (g); NFR = number of fruits per cluster; TNF = total number of fruits; NFL = number of flowers per cluster; ED = equatorial fruit diameter (mm); PD = polar fruit diameter (mm); SD = stem diameter (mm); DFFC = days to flowering of the first cluster; DR = days to ripening of the first cluster; NL = number of fruit locules; B = total soluble solids (°Brix); CH = height of the first cluster (cm); PH = plant height (m).

¹G = genotipos; LCP = línea S₈ de LOR95; Sh = LA1223; PM = progenitor medio; F₁ = población F₁; H = heterosis respecto al PM (%); Hp = heterosis promedio para ambos ciclos (%); C = ciclo de evaluación; PTF = rendimiento de fruto (kg); PPF = peso promedio de fruto del tercer racimo (g); NFR = número de frutos por racimo; NTF = número total de frutos; NFL = número de flores por racimo; DE = diámetro ecuatorial de fruto (mm); DP = diámetro polar de fruto (mm); DT = diámetro de tallo (mm); DFPR = días a floración del primer racimo; DM = días a madurez del primer racimo; NL = número de lóculos de fruto; B = sólidos solubles totales (°Brix); AR = altura del primer racimo (cm); AP = altura de planta (m).

heterosis, this parameter will always be important for breeding. Positive heterosis is desirable to increase the magnitude of traits like fruit or grain yield; on the other hand, if it were negative, the magnitude of the traits would decrease (Alam et al., 2004; Escorcia-Gutiérrez, Molina-Galán, Castillo-González, & Mejía-Contreras, 2010; Martínez-Martínez et al., 2014).

In the present work, it was observed that B and TNF had the highest positive heterosis, which indicated that Sh increased the values of these traits; in contrast, PD, ED, TFY and AFW presented the highest negative heterosis. This allowed inferring that Sh caused a decrease in fruit size and yield, so Sh would not be useful to improve fruit yield, but it would be useful in other fruit traits.

Commercially, *S. habrochaites* Knapp & Spooner is used for the formation of rootstocks employed in tomato production under adverse conditions, such as drought and low temperatures (Ntatsi et al., 2017; Poudyala et al., 2017), so LA1223 could be used as a parent of hybrids to be used as rootstocks, or to derive lines that are outstanding for this trait and can be used *per se* as rootstock. This is because F₁ showed a 2 mm increase in stem diameter compared to the best parent. Regarding

interespecífica de *S. lycopersicum* L. y *S. pimpinellifolium* L., que el tamaño de fruto está regulado por genes con efectos de aditividad.

Se identificó sobredominancia en F₁ en caracteres como AP, DT, NTF y B, esto debido a que sus valores fueron superiores con respecto al mejor progenitor (Cuadro 2). En diferentes trabajos se han reportado resultados distintos para sólidos solubles totales y tamaño de planta, pues estos caracteres fueron influenciados por dominancia como acción génica. Lo anterior permitió inferir que Sh incrementa en mayor magnitud dichos caracteres, y que tiene potencial como fuente de alelos de alto valor (Chattopadhyay, Dutta, Dutta, & Hazra, 2011; López et al., 2015).

Heterosis

La heterosis promedio para ambos ciclos varió de -51 a 56 % en las diferentes características evaluadas. De 14 caracteres evaluados, cinco presentaron heterosis positiva AP, DT, B, NFR y NTF, y el resto, heterosis negativa (Cuadro 3). Sin importar el tipo de valor (positivo o negativo) que presente la heterosis, este parámetro siempre será importante para el mejoramiento genético.

the impact of the wild parent on tomato yield, Velasco-Alvarado et al. (2019) showed that it increases yield compared to ungrafted plants and commercial rootstocks, and increases the amount of total soluble solids in fruit.

In total soluble solids, heterosis was observed to be high (49.20 %) and higher than other values reported in different studies. For example, Hernández-Bautista et al. (2014) used *S. pimpinellifolium* L. as a male parent and observed negative heterosis for total soluble solids (-0.98 %); in contrast, Yadav, Singh, Baranwal, and Solankey (2013) reported a hybrid of cultivated and wild tomato with high heterosis (37.50 %), but lower than that observed in this work. This indicates that Sh would be useful for improving internal fruit quality; however, it should be considered that using it also modifies traits such as fruit size, weight and shape.

The heterosis observed in NFR (14.30 %) is an intermediate value for the interval from -25 to 38.9 % heterosis with respect to the mid-parent reported by Gul, Ur-Rahman, Khalil, Shah, and Ghafoor (2010) for hybrids generated with wild accessions of *S. lycopersicum*. TNF showed high heterosis (55.90 %), which was found in the range observed by Yadav et al. (2013), who reported heterosis of -52.50 to 58.5 % in intraspecific hybrids of cultivated and wild collections of *S. lycopersicum* L., although lower than that observed in an interspecific cross of *S. lycopersicum* L. and *S. pimpinellifolium* L. (183.93 %) (Hernández-Bautista et al., 2014).

In precocity traits such as days to flowering and ripening, negative heterosis is important because it allows the reduction of these traits (Alam et al., 2004). In this study it was observed that CH, DR and DFFC had negative heterosis, which allowed inferring that Sh decreased the days to flowering and ripening, cluster height and the number of fruits; however, it also reduces important traits for fruit size and weight, which makes the direct use of Sh for elite germplasm improvement difficult. This suggests the need to explore other breeding options such as backcrossing. Martínez-Vázquez, Lobato-Ortiz, García-Zavala, and Reyes-López (2016) report that for fruit size, weight and shape it is preferable to use native collections with similar traits to elite germplasm, since more than 50 % heterosis can be obtained for these traits.

Precocity traits were expressed in conjunction with unwanted traits such as lower weight and smaller fruit size, but it is possible to use Sh in breeding programs through different selection and line derivation techniques that conserve only the *loci* of the Sh parent that control the traits of interest, which could allow using the Sh alleles in an efficient way (Monforte & Tanksley, 2000; Zamir, 2001).

La heterosis positiva es deseable para aumentar la magnitud de caracteres como rendimiento de fruto o grano; en cambio, si fuese negativa disminuiría la magnitud de los caracteres (Alam et al., 2004; Escorcia-Gutiérrez, Molina-Galán, Castillo-González, & Mejía-Contreras, 2010; Martínez-Martínez et al., 2014).

En el presente trabajo se observó que B y NTF presentaron la mayor heterosis positiva, lo cual indicó que Sh aumentó los valores de estas características; en contraste, DP, DE, PTF y PPF presentaron la mayor heterosis negativa. Lo anterior permitió inferir que Sh provocó una disminución para tamaño de fruto y rendimiento, por lo que Sh no sería de utilidad para mejorar el rendimiento de fruto, pero sí sería de utilidad en otros caracteres de fruto.

De manera comercial, *S. habrochaites* Knapp & Spooner se utiliza para la formación de portainjertos empleados en la producción de jitomate bajo condiciones adversas como sequía y bajas temperaturas (Ntatsi et al., 2017; Poudyala et al., 2017), por lo que se podría emplear LA1223 como progenitor de híbridos para su uso como portainjertos, o bien para derivar líneas que sean sobresalientes para esta característica y puedan ser empleadas *per se* como portainjerto. Lo anterior debido a que F₁ mostró un incremento de 2 mm en el diámetro de tallo con respecto al mejor progenitor. En relación con el impacto del progenitor silvestre en el rendimiento de jitomate, Velasco-Alvarado et al. (2019) demostraron que incrementa el rendimiento en comparación con plantas sin injertar y porta injertos comerciales, y aumenta la cantidad de sólidos solubles totales en fruto.

En sólidos solubles totales se observó que la heterosis fue alta (49.20 %) y superior a otros valores reportados en diferentes estudios. Por ejemplo, Hernández-Bautista et al. (2014) emplearon *S. pimpinellifolium* L. como progenitor masculino y observaron heterosis negativa para sólidos solubles totales (-0.98 %); en cambio, Yadav, Singh, Baranwal, y Solankey (2013) reportaron un híbrido de jitomate cultivado y silvestre de *S. lycopersicum* L. con heterosis alta (37.50 %), pero menor a la observada en este trabajo. Esto indicó que Sh sería útil en el mejoramiento de calidad interna de fruto; sin embargo, se debe considerar que al emplearlo también se modifican características como tamaño, peso y forma de fruto.

La heterosis observada en NFR (14.30 %) es un valor intermedio para el intervalo de -25 a 38.9 % de heterosis respecto al progenitor medio reportada por Gul, Ur-Rahman, Khalil, Shah, y Ghafoor (2010) para híbridos generados con accesiones silvestres de *S. lycopersicum*. El NTF mostró heterosis alta (55.90 %), la cual se encontró en el intervalo observado por Yadav et al. (2013), quienes reportaron heterosis de

Heritability

Average narrow-sense heritability was intermediate (44 %) (Table 2) according to the scale presented by Molina-Galan (1992), ranging from 16 % (DR) to 94 % (TFP), which indicated that most of these traits are of additive effects. Thus, selection methods, such as line derivation, are an alternative for breeding in the case of some of the traits evaluated, while low-heritability traits would have to exploit non-additive effects by hybridization (Amaefula, Agbo, & Nwofia, 2014; Dagade et al., 2015).

Traits such as TFY, TNF, SD, and PH had high heritability, indicating that environmental conditions had little impact on phenotypic variance. Thus, the heritability observed was the result of genetic differences between parents (Flint-Garcia et al., 2005). Hernández-Bautista et al. (2014) and Rodríguez et al. (2008) reported similar values for inter- and intra-specific hybrids of *S. lycopersicum* L. and *S. pimpinellifolium* L. in the same traits.

The AFW, ED and B traits had intermediate heritability, so they could be used similarly to the high-heritability traits to take advantage of the additive effects (Table 2). Parra-Gómez et al. (2016) observed intermediate heritability for total soluble solids, fruit weight and fruit diameter in S_3 lines derived from an interspecific cross of *S. lycopersicum* L. with *S. pimpinellifolium* L.

Heritability was low in the traits NFR, NFL, PD, DFFC, DR, NL and CH. These values suggest that the observed variation was promoted by environmental factors and not by genetic factors, so the hybridization method would be the best for using these traits. El-Gabry, Solieman, and Abido (2014) identified in tomato hybrids that NFL, NFR, and DFFC are of low heritability, so they suggested that these traits are of non-additive effects.

Conclusions

In this study, the parents of cultivated and wild tomato were contrasting because they have a different genetic background for fruit yield and quality variables; this allowed the F_1 generation to have traits of interest for improving cultivated tomato, since they would contribute with novel allelic variants of *S. habrochaites* Knapp & Spooner.

Total soluble solids, stem diameter and plant height showed overdominance of *S. habrochaites* Knapp & Spooner; in addition, they presented high positive heterosis. Therefore, the LA1223 wild parent is a valuable material for modifying these traits in *S. lycopersicum*; however, it is necessary to verify the relationship with other traits associated with fruit quality.

-52.50 a 58.5 % en híbridos intraespecíficos de colectas cultivadas y silvestres de *S. lycopersicum* L., aunque inferior a la observada en una cruce interespecífica de *S. lycopersicum* L. y *S. pimpinellifolium* L. (183.93 %) (Hernández-Bautista et al., 2014).

En caracteres de precocidad como días a floración y madurez, la heterosis negativa es importante porque permite la reducción de estas características (Alam et al., 2004). En este estudio se observó que AR, DM y DF presentaron heterosis negativa, lo que permitió inferir que Sh disminuyó los días a floración y madurez, la altura de racimo y el número de frutos; sin embargo, también reduce características importantes para tamaño y peso de fruto, por lo cual se dificulta el uso directo de Sh para el mejoramiento de germoplasma élite. Lo anterior sugiere la necesidad de explorar otras opciones de mejoramiento como retrocruza. Martínez-Vázquez, Lobato-Ortiz., García-Zavala, y Reyes-López (2016) mencionan que para tamaño, peso y forma de fruto es preferible usar colectas nativas con características similares al germoplasma élite, ya que se puede obtener más de 50 % de heterosis para estas características.

Las características de precocidad se expresaron en conjunto con caracteres indeseados como menor peso y tamaño de fruto, pero es posible emplear Sh en programas de mejoramiento genético a través de diferentes técnicas de selección y derivación de líneas que conserven únicamente los *loci* del progenitor Sh que controlan las características de interés, lo que podría permitir usar los alelos de Sh de manera eficiente (Monforte & Tanksley, 2000; Zamir, 2001).

Heredabilidad

La heredabilidad promedio, en sentido restringido, fue intermedia (44 %) (Cuadro 2) de acuerdo con la escala de Molina-Galán (1992), y presentó un intervalo de 16 % (DM) a 94 % (PTF), lo cual indicó que la mayoría de estos caracteres son de efectos aditivos. De esta manera, los métodos de selección, como la derivación de líneas, son una alternativa para el mejoramiento genético en algunos caracteres evaluados, mientras que en los caracteres de heredabilidad baja se tendrían que explotar los efectos no aditivos por medio de hibridación (Amaefula, Agbo, & Nwofia, 2014; Dagade et al., 2015).

Los caracteres como PTF, NTF, DT y AP presentaron heredabilidad alta, lo cual indicó que las condiciones ambientales tuvieron poco impacto sobre la varianza fenotípica. Así, la heredabilidad observada fue consecuencia de diferencias genéticas entre progenitores (Flint-Garcia et al., 2005). Hernández-Bautista et al. (2014) y Rodríguez et al. (2008) reportaron valores similares para híbridos inter e intra específicos de *S. lycopersicum* L. y *S. pimpinellifolium* L. en los mismos caracteres.

The use of *S. habrochaites* Knapp & Spooner in breeding would be possible by selecting the offspring successive to the cross evaluated, since heritability was intermediate to high for most of the variables evaluated. Thus, this wild relative represents a viable alternative to broaden the genetic base of the breeding programs of cultivated tomato.

End of English version

References / Referencias

- Alam, M. F., Khan, M. R., Nuruzzaman, M., Parvez, S., A. Swaraz, A. M., Alam I., & Ashan, N. (2004). Genetic basis of heterosis and inbreeding depression in rice (*Oriza sativa* L.). *Journal of Zhejiang University-SCIENCE A*, 5, 406-411. doi: 10.1631/jzus.2004.0406
- Amaefula, C., Agbo, C. U., & Nwofia, G. E. (2014). Hybrid vigour and genetic control of some quantitative traits of tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Open Journal of Genetics*, 4(1), 30-39. doi: 10.4236/ojgen.2014.41005
- 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. doi: 10.1093/aob/mcm150
- Blanca, J., Cañizares, J., Cordero, L., Pascual, L., Diez, 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. doi: 10.1371/journal.pone.0048198
- Chattopadhyay, A., Dutta, S., Dutta, P., & Hazra, P. (2011). Studies on heterobeltiosis, combining ability and gene action in tomato (*Solanum lycopersicum*). *International Journal of Plant Breeding*, 5(2), 88-93. Retrieved from [http://www.globalsciencebooks.info/Online/GSBOonline/images/2011/IJPB_5\(2\)/IJPB_5\(2\)88-93o.pdf](http://www.globalsciencebooks.info/Online/GSBOonline/images/2011/IJPB_5(2)/IJPB_5(2)88-93o.pdf)
- Dagade, S. B., Dhaduk, L. K., Mehata, D. R., & Barad, A. V. (2015). Genetic architecture of some yield and biochemical traits of tomato *Solanum lycopersicum* L. *Electronic Journal of Plant Breeding*, 6(3), 787-791. Retrieved from <http://ejplantbreeding.org/index.php/EJPB/article/view/482>
- El-Gabry, M. A., Solieman, T. I., & Abido, A. I. (2014). Combining ability and heritability of some tomato (*Solanum lycopersicum* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae*, 167, 153-157. doi: 10.1016/j.scienta.2014.01.010
- Escorcia-Gutiérrez, N., Molina-Galán, J. D., Castillo-González, F., & Mejía-Contreras, J. A. (2010). Rendimiento, heterosis y depresión endogámica de cruza simples de maíz. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 33(3), 271-279. Retrieved from <http://www.scielo.org.mx/pdf/rfm/v33n3/v33n3a12.pdf>
- Falconer, D. S., & Mackay, T. F. (1996). *Introduction to quantitative genetics*. Harlow, England: Longman Group Ltd.
- Flint-Garcia, S. A., Thuillet, A. C., Yu, J., Pressoir, G., Romero, S. M., Mitchell, S. E., Doebley, J., Kresovich, S., Goodman, M. M., & Buckler, E. S. (2005). Maize association population:

Los caracteres PPF, DE y B presentaron heredabilidad intermedia, por lo que se podrían utilizar de manera similar a los caracteres de heredabilidad alta para aprovechar los efectos aditivos (Cuadro 2). Parra-Gómez et al. (2016) observaron heredabilidad intermedia para sólidos solubles totales, peso y diámetro de fruto en líneas *S₃* derivadas de una cruce interespecífica de *S. lycopersicum* L. con *S. pimpinellifolium* L.

La heredabilidad fue baja en los caracteres NFR, NFL, DP, DFPR, DM, NL y AR. Estos valores sugieren que la variación observada fue promovida por factores ambientales y no por factores genéticos, de manera que el método de hibridación sería el mejor para emplear estas características. El-Gabry, Solieman, y Abido (2014) identificaron en híbridos de jitomate que NFL, NFR y DFPR son de heredabilidad baja, por lo que sugirieron que estos caracteres son de efectos no aditivos.

Conclusiones

Los progenitores de jitomate cultivado y silvestre fueron contrastantes debido a que tienen una diferente base genética para las variables de rendimiento y calidad evaluadas; esto permitió que la generación F1 presentara caracteres de interés para el mejoramiento del jitomate cultivado, ya que aportarían variantes alélicas novedosas de *S. habrochaites* Knapp & Spooner.

Los caracteres sólidos solubles totales, diámetro de tallo y altura de planta presentaron sobredominancia de *S. habrochaites* Knapp & Spooner; además, presentaron heterosis positiva alta. Por esto, el progenitor silvestre LA1223 es un material valioso para modificar dichas características en *S. lycopersicum*; sin embargo, es necesario verificar la relación con otros caracteres asociados a calidad de fruto.

El uso de *S. habrochaites* Knapp & Spooner en el mejoramiento genético sería posible mediante la selección de las progenies sucesivas a la cruce evaluada, debido a que la heredabilidad fue de intermedia a alta para la mayoría de variables evaluadas. De esta manera, dicho pariente silvestre representa una alternativa viable para ampliar la base genética de los programas de mejoramiento genético del jitomate cultivado.

Fin de la versión en español

a high-resolution platform for quantitative trait locus dissection. *The Plant Journal*, 44(6), 1054-1664. doi: 10.1111/j.1365-313X.2005.02591.x

Flores-Hernández, L. A., Lobato-Ortiz, R., Sangerman-Jarquín, D. M., García-Zavala, J. J., Molina-Galán, J. D., Velasco-Alvarado, M. J., & Marín-Montes, I. M. (2018). Diversidad

- genética dentro de especies silvestres de *Solanum*. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 24(2), 85-96. doi: 10.5154/r.rchsh.2017.08.030
- Gul, R., Ur-Rahman, H., Khalil, I. H., Shah, S. M., & Ghafoor, A. (2010). Heterosis for flower and fruit traits in tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *African Journal of Biotechnology*, 9(27), 4144-4151. Retrieved from <http://www.academicjournals.org/journal/AJB/article-abstract/33BE4A517238>
- Hernández-Bautista, A., Lobato-Ortiz, R., Cruz-Izquierdo, S., García-Zavala, J. J., & Chávez-Servia, J. L. (2014). Variación fenotípica, heterosis y heredabilidad de una cruza interespecífica de jitomate. *Interciencia*, 39(5), 327-332. Retrieved from <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=33930879011>
- Lippman, Z. & Tanksley, S. D., (2001). Dissecting the genetic pathway to extreme fruit size in tomato using a cross between the small-fruited wild species *Lycopersicon pimpinellifolium* and *L. esculentum* var. giant heirloom. *Genetics*, 158(1), 413-422. Recuperado de <http://www.genetics.org/content/158/1/413>
- López, E., Gabriel, J., Angulo, A., Magne, J., la Torre, J., & Crespo, M. (2015). Herencia y relación genética asociados al rendimiento, madurez en híbridos de tomate [*Solanum lycopersicum* L. (Mill.)]. *Agronomía Costarricense*, 39(1), 107-119. Retrieved from http://www.mag.go.cr/rev_agr/v39n01_107.pdf
- Lucatti, A. F., Meijer-Dekens, F. R., Mumm, R., Visser, R. G., Vosman, B., & van Heusden, S. (2014). Normal adult survival but reduced *Bemisia tabaci* oviposition rate on tomato lines carrying an introgression from *S. habrochaites*. *BioMed Central Genetics*, 15, 142-153. doi: 10.1186/s12863-014-0142-3
- Marín-Montes, I. M., Lobato-Ortiz, R., Carrillo-Castañeda, G., Rodríguez-Pérez, J. E., García-Zavala, J. J., & Velasco-García, A.M. (2019). Riqueza alélica de poblaciones nativas de jitomate ("*Solanum lycopersicum*" L.) para el mejoramiento genético. *Agrociencia*, 53(3), 355-370. Retrieved from <http://www.colpos.mx/agrocien/Bimestral/2019/abr-may/art-4.pdf>
- Marín-Montes, I. M., Rodríguez-Pérez, J. E., Sahagún-Castellanos, J., Hernández-Ibáñez, L., & Velasco-García, A. M. (2016). Morphological and molecular variation in 55 native tomato collections from Mexico. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 22(2), 117-131. doi: 10.5154/r.rchsh.2016.03.008
- Martínez-Martínez, R., Méndez-Infante, I., Castañeda-Aldaz, H. M., Vera-Guzmán, A. M., Chávez-Servia, J. L., & Carrillo-Rodríguez, J. C. (2014). Heterosis interpoblacional en agromorfología y capsaicinoides de chiles nativos de Oaxaca. *Revista Fitotecnía Mexicana*, 37(3), 199-207. Retrieved from <https://www.revistafitotecniamexicana.org/documentos/37-3/2r.pdf>
- Martínez-Vázquez, E. A., Hernández-Bautista, A., Lobato-Ortiz, R., García-Zavala, J. J., & Reyes-López, D. (2017). Exploring the breeding potential of Mexican tomato landraces. *Scientia Horticulturae*, 220, 317-325. doi: 10.1016/j.scienta.2017.03.031
- Martínez-Vázquez, E. A., Lobato-Ortiz, R., García-Zavala, J. J., & Reyes-López, D. (2016). Heterosis de cruza entre líneas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) nativo mexicano tipo pimienta y líneas de tipo saladette. *Revista Fitotecnía Mexicana*, 39(1), 67-77. Retrieved from <https://www.revistafitotecniamexicana.org/documentos/39-1/8r.pdf>
- Molina-Galán, J. D. (1992). *Introducción a la genética de poblaciones y cuantitativa (Algunas implicaciones en genotecnía)*. México: AGT.
- Monforte, A. J., & Tanksley, S. D. (2000). 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. doi: 10.1139/g00-043
- Ntatsi, G., Savvas, D., Papatotiropoulos, V., Katsileros, A., Zrenner, R. M., Hinch, D. K., Zuther, E., & Schwarz, D. (2017). Rootstock sub-optimal temperature tolerance determines transcriptomic responses after long-term root cooling in rootstocks and scions of grafted tomato plants. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1-15. doi: 10.3389/fpls.2017.00911
- Parra-Gómez, M. A., Lobato-Ortiz, R., García-Zavala, J. J., Reyes-López, D., & Velasco-Alvarado, M. J. (2016). Evaluación de líneas de una cruza interespecífica de tomate. *Revista Fitotecnía Mexicana*, 39(1), 59-65. Retrieved from <http://www.scielo.org.mx/pdf/rfm/v39n1/v39n1a10.pdf>
- Poudyal, D., Akash, M., Khatri, L., Shrestha, D. S., & Uptmoor, R. (2017). *Solanum habrochaites* introgression line grafted as rootstock in cultivated tomato maintains growth and improves yield under cold and drought stresses. *Journal of Crop Improvement*, 31(4), 589-607. doi: 10.1080/15427528.2017.1319887
- Poudyal, D., Khatri, L., & Uptmoor, R. (2015). An introgression of *Solanum habrochaites* in the rootstock improves stomatal regulation and leaf area development of grafted tomatoes under drought and low root-zone-temperatures. *Advances in Crop Science and Technology*, 3(3), 175-185. doi: 10.4172/2329-8863.1000175
- Rodríguez, J., Álvarez, M., Moya, C., Plana, D., Dueñas, F., Lescay, E., & Rodríguez, S. (2008). Evaluación de la heterosis y heredabilidad en híbridos cubanos de tomate (*Solanum lycopersicum*). *Cultivos Tropicales*, 29(3), 63-68. Retrieved from <http://www.redalyc.org/pdf/1932/193221653008.pdf>
- RStudio Team. (2015). *RStudio: Integrated Development for R*. RStudio, Inc., Boston: Author. Retrieved from <http://www.rstudio.com/>
- SAS Institute Inc. (2002). *User's guide of Statistical Analysis System*. Cary, USA: Author.
- Spooner, D. M., Peralta, I. E., & Knapp, S. (2005). Comparison of AFLPs with other markers for phylogenetic inference in wild tomatoes [*Solanum* L. section *Lycopersicon* (Mill.) Wettst.]. *Taxon*, 54(1), 43-61. doi: 10.2307/25065301
- Steiner, A. A. (1980). The selective capacity of plants for ions and its importance for the composition and treatment of the nutrient solution. *Acta Horticulturae*, 98, 87-98. doi: 10.17660/ActaHortic.1980.98.7
- Top, O., Bar, C., Ökmen, B., Özer, D. Y., Ruscuklu, D., Tamer, N., Frary, A., & Doganlar, S. (2014). Exploration of three

- Solanum* species for improvement of antioxidant traits in tomato. *HortScience*, 49(8), 1003-1009. doi: 10.21273/HORTSCI.49.8.1003
- Velasco-Alvarado, M. J., Lobato-Ortiz, R., García-Zavala, J. J., Castro-Brindis, R., Cruz-Izquierdo, S., & Corona-Torres, T. (2019). Injertos interespecíficos entre *Solanum lycopersicum* L. y *S. Habrochaites* Knapp & Spooner como alternativa para incrementar el rendimiento de fruto. *Agrociencia*, 53(7), 1029-1042. Retrieved from <https://www.colpos.mx/agrocien/Bimestral/2019/oct-nov/art-7.pdf>
- Wolters, A. M., Caro, M., Dong, S., Finkers, R., Gao, J., Visser, R. G., Wang, X., Du, Y., & Bai, Y. (2015). Detection of an inversion in the Ty2 region between *S. lycopersicum* and *S. habrochaites* by a combination of de novo genome assembly and BAC cloning. *Theoretical and Applied Genetics*, 128(10), 1987-1997. doi: 10.1007/s00122-015-2561-6
- Yadav, S. K., Singh, B. K., Baranwal, D. K., & Solankey, S. S. (2013). Genetic study of heterosis for yield and quality components in tomato (*Solanum lycopersicum*). *African Journal of Biotechnology*, 8(44), 5585-5591. doi: 10.5897/AJAR2013.7699
- Zamir, D. (2001). Improving plant breeding with exotic genetic libraries. *Nature Reviews Genetics*, 2, 983-989. doi: 10.1038/35103590

