

# HETEROSIS INTERVARIETAL EN TOMATE DE CÁSCARA (*Physalis ixocarpa* Brot.)

A. Peña-Lomeli<sup>1</sup>; J.D. Molina-Galán<sup>2</sup>; T. Cervantes-Santana<sup>2</sup>;  
F. Márquez-Sánchez<sup>1</sup>; J. Sahagún-Castellanos<sup>1</sup>; J. Ortiz-Cereceres<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo. C.P. 56230. Chapingo, Edo. de México.  
<sup>2</sup>Programa de Genética. IREGEP. Colegio de Postgraduados. C.P. 56230. Montecillo, Edo. de México.

## RESUMEN

En el presente trabajo se realizó un experimento bajo el método uno del diseño dialélico de Griffing, haciendo todas las cruzas posibles entre diez variedades de diferente raza de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) con los objetivos de estudiar la magnitud de la heterosis intervarietal; definir, en su caso, los patrones heteróticos correspondientes y determinar la importancia relativa de los efectos aditivos y no aditivos. Los cruzamientos dialélicos se realizaron en el otoño de 1994 y 1995, y la evaluación de las cruzas se hizo en dos localidades durante el ciclo primavera-verano de 1996. De las diez variedades estudiadas, las ocho cultivadas y el tomate milpero silvestre fueron autoincompatibles, en tanto que la variedad silvestre llamada tomate peludo resultó autofértil, aunque no produjo descendencia fértil al cruzarse con las autoincompatibles e indujo partenocarpia, fenómeno que también se presentó en las variedades autoincompatibles *per se* cuando se intentó la autofecundación. Los efectos maternos y recíprocos no fueron significativos, por lo que la herencia de los caracteres peso promedio de fruto (PPF), número total de frutos por planta (FTP) y rendimiento total de fruto por planta (RTP) fue básicamente nuclear. Los efectos de aptitud combinatoria general fueron significativos en los tres caracteres estudiados y los de aptitud combinatoria específica sólo en PPF, por lo que para FTP y RTP los efectos aditivos fueron más importantes que los no aditivos. La heterosis media de los híbridos intervarietales, respecto al promedio de los progenitores, fue significativa en los tres caracteres estudiados (PPF = - 5.73, FTP = 10.42 y RTP = 17.19 %). La cruce entre las variedades Verde Puebla y CHF1-Chapingo rindió más (14.29 %) que el mejor progenitor y sus efectos de heterosis específica fueron más importantes que los de heterosis varietal en los tres caracteres estudiados, por lo que estas variedades podrían ser la base de un programa de mejoramiento por hibridación, dado el patrón heterótico detectado.

**PALABRAS CLAVE:** Aptitudes combinatorias, efectos genéticos, cruzas dialélicas, tomatillo, mejoramiento genético.

## HETEROSIS BETWEEN VARIETIES OF HUSK TOMATO (*Physalis ixocarpa* Brot.)

### SUMMARY

In the present work a diallelic mating design with ten varieties of different husk tomato (*Physalis ixocarpa* Brot.) races was made. The objectives were to study the magnitude of the heterosis between varieties, to define the heterotic pattern, and the relative importance of additive and non additive effects. Diallelic crosses were made in the fall of 1994 and 1995, and they were evaluated in two locations during the spring-summer cycle of 1996. From the ten studied varieties nine of them were self-incompatible and the other one was self-fertile; however, the self-fertile variety did not produce fertile descendants when it was crossed with the others, but those crosses induced parthenocarp. This phenomenon was also observed in the self-incompatible varieties when they were self-pollinated. Maternal and reciprocal effects were not significant; therefore, the inheritance of average fruit weight (AFW), fruits number per plant (FNP) and total yield per plant (TYP) traits was basically nuclear. The general combining ability effects were significant in the three studied traits and the specific combining ability effects were significant just in AFW; therefore, in FNP and TYP the additive affects were more important than the non additive ones. The average heterosis of the intervarietal hybrids was significant in the three studied traits (AFW = - 5.73, FNP = 10.42 y TYP = 17.19 %). The hybrid between the Verde Puebla and CHF1-Chapingo varieties presented more TYP (14.29 %) than the best variety and its specific heterosis effect was more important than the varietal heterosis effect, in the three studied traits; for this, such varieties could be the base of a hybridization breeding program, because of the heterotic pattern found.

**KEY WORDS:** Combining abilities, genetic effects, diallelic crosses, tomatillo, breeding.

## INTRODUCCIÓN

En México existe una gran variabilidad genética en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot). Actualmente se reconocen ocho razas: Silvestre, Milpero, Arandas, Tamazula, Manzano, Rendidora, Salamanca y Puebla (Peña *et al.*, 1992), distribuidas prácticamente en todo el país en altitudes que van desde los 8 hasta los 3 350 msnm (Santiaguillo *et al.*, 1994). Las razas más importantes por la magnitud de su uso comercial son Rendidora, Salamanca y Tamazula, siendo la primera la única en que existen variedades mejoradas (Saray *et al.*, 1978; Peña y Márquez, 1990). La especie es autoincompatible (Pandey, 1957), siendo la selección masal, familiar de medios hermanos y combinada de medios hermanos los métodos genotécnicos de selección más apropiados para su mejoramiento (Peña y Márquez, 1990), aunque la formación de híbridos mediante el uso de líneas dihaploides obtenidas por cultivo de anteras tiene un gran potencial (Peña, 1994).

De manera clásica, la genotecnia estricta de una especie alogama de reproducción sexual debe iniciar con el mejoramiento por selección, con el objetivo de incrementar las frecuencias génicas de los alelos favorables a la menor o mayor expresión de un carácter y con esto acumular efectos aditivos, y posteriormente derivar líneas endogámicas de las poblaciones mejoradas con la finalidad de aprovechar los efectos de dominancia y/o epistáticos de los genes mediante el cruzamiento de éstas, para la obtención de híbridos de alto rendimiento y heterosis, misma que se espera que sea mayor cuanto más divergencia genética exista entre las líneas o las poblaciones objeto de cruzamiento (Moll *et al.*, 1965; Falconer, 1986).

En tomate de cáscara, el mejoramiento genético por selección ha sido efectivo para obtener mejores variedades (Pérez *et al.*, 1996; Peña *et al.*, 1997a), siendo de hecho el camino más fácil y rápido para obtener nuevas variedades en las razas cultivadas donde el fitomejoramiento no ha sido intensivo; sin embargo, es importante estudiar la heterosis intervarietal, ya que ello permitirá evaluar la pertinencia de realizar esfuerzos para iniciar un programa de mejoramiento genético por hibridación, en cuya justificación deberá incluirse la presencia de heterosis alta, pues debe tenerse en cuenta que para la obtención de híbridos de cruce simple con líneas endogámicas es necesario desarrollar las metodologías de obtención y micropropagación de dihaploides por cultivo de anteras (Peña, 1994).

Con base en lo anterior, en el presente trabajo se realizó un experimento bajo el método uno del diseño dialélico de Griffing (1956), haciendo todas las cruces posibles entre diez variedades de diferente raza, con los objetivos de estudiar la magnitud de la heterosis intervarietal; definir, en su caso, los patrones heteróticos correspondientes; y determinar la importancia relativa de los efectos aditivos y no aditivos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El diseño de apareamiento entre variedades se realizó siguiendo el método uno del diseño dialélico de Griffing (1956) y consistió en hacer todas las cruces posibles (directas y recíprocas) entre las *p* variedades progenitoras (*p*=10) y sus correspondientes cruces fraternales. Las poblaciones fueron seleccionadas considerando una variedad nativa por cada una de las ocho razas descritas por Peña *et al.* (1992), adicionándose una variedad silvestre (tomate peludo) y la variedad mejorada CHF1-Chapingo (Cuadro 1).

**CUADRO 1. Raza, origen, y tamaño de fruto de las diez variedades de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) utilizadas en el dialélico intervarietal.**

No.	Variedad	Raza	Origen	Fruto
S1	Tomate peludo	Silvestre	Queréndaro, Mich.	Pequeño
S2	Tomate milpero	Silvestre	Juanacatlán, Jal.	Pequeño
P1	Tomate milpero	Milpero (cultivado)	Tetela del Volcán, Mor.	Mediano
P2	Tomate morado	Arandas	Arandas, Jal.	Mediano
P3	Tamazula	Tamazula	Ahuacatlán, Nay.	Mediano
P4	Manzano	Manzano	Tepetlixpa, Edo. de Méx.	Grande
P5	Rendidora	Rendidora	Zacatepec, Mor.	Grande
P6	CHF1-Chapingo	Rendidora	Chapingo, Edo. de Méx.	Grande
P7	Cerro gordo	Salamanca	Cerro Gordo, Gto.	Grande
P8	Verde Puebla	Puebla	Tecamachalco, Pue.	Muy grande

Para mayor información véase: Peña *et al.* (1992); Ayala *et al.* (1992) y Grimaldo (1997).  
S = Silvestre y P = Progenitor cultivado

Los progenitores del dialélico se sembraron en invernadero, estableciéndose dos surcos de 25 plantas cada uno por variedad. Uno de los surcos se utilizó como progenitor femenino, cubriéndose los botones florales cada tercer día con bolsas de glassine, y el otro como progenitor masculino. Las cruces se realizaron en el otoño de 1994 y de 1995 con el fin de obtener suficiente semilla para realizar las evaluaciones. En ambas ocasiones se cubrió un botón floral por planta (100 en total por progenitor) para determinar si las 10 variedades eran realmente autoincompatibles, encontrándose que la variedad silvestre S1 fue autofértil, por lo que para realizar los cruzamientos, cuando ésta fungió como progenitor femenino, las flores fueron emasculadas antes de la antesis. Las nueve variedades restantes fueron autoincompatibles.

La evaluación de las cruces se efectuó en dos localidades, Chapingo y Santa Lucía, Edo. de México, en el ciclo de verano de 1996. El diseño experimental utilizado fue bloques completos al azar con dos repeticiones por localidad. La unidad experimental consistió de un surco de 6.3 m de largo por uno de anchura, quedando constituida por 22 plantas espaciadas a 30 cm. En ambas localidades el establecimiento del cultivo se realizó por trasplante con riego, el día cuatro de mayo el primero y el cinco del mismo mes el segundo. Los caracteres analizados fueron: peso promedio de fruto (PPF), expresado en gramos y cuantificado como promedio de tres cortes, en cada uno de los cuales el dato se obtuvo de una muestra de 0.5 kg donde se contó el número de frutos; rendimiento total de fruto por planta (RTP), expresado en gramos y

resultante de la suma de los tres cortes realizados; y número total de frutos por planta (FTP), proveniente de la suma del número de frutos promedio por planta cosechados en cada corte.

Los datos se analizaron con el modelo correspondiente al diseño de bloques completos al azar en series de experimentos, considerando el factor cruza fijo y el de ambientes y repeticiones aleatorios (Hallauer y Miranda, 1981; Sahagún, 1993). Para estudiar los efectos maternos y recíprocos, las cruza dialélicas se analizaron con el modelo fijo correspondiente al método uno del diseño dialélico de Griffing (1956). Para el estudio de la aptitud combinatoria general (ACG), la aptitud combinatoria específica (ACE) y la heterosis se utilizó el modelo correspondiente al análisis II de Gardner y Eberhart (1966), en el que la estructura de las cruza dialélicas corresponde con el método dos del diseño dialélico de Griffing (1956); es decir, se analizan sólo las  $p(p-1)/2$  cruza y las  $p$  variedades progenitoras. Las fórmulas para el cálculo de los efectos del modelo de heterosis y su interpretación pueden verse en: Gardner (1965), Gardner y Eberhart (1966), Gardner y Lonnquist (1966) y Gardner (1967).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las polinizaciones fueron exitosas en los diez progenitores, excepto en el S1 (silvestre autofértil), el cual cuando se utilizó como hembra sólo produjo rudimentos de semilla y cuando se utilizó como macho indujo partenocarpia. Este fenómeno también se presentó en las variedades autoincompatibles, ya que algunos botones florales cubiertos presentaron desarrollo de fruto, aunque sin semilla. El progenitor S2 (silvestre autoincompatible) sí produjo semilla viable en sus cruzamientos directos y recíprocos con los ocho progenitores cultivados; sin embargo, la semilla producto del cruzamiento fraternal con él mismo y con los otros progenitores presentó latencia, por lo que no fue posible incluirlo en el análisis. Debido a las características de cruzamiento que presentaron los dos progenitores silvestres, el dialélico completo que realmente se evaluó y analizó fue el de las ocho variedades cultivadas (Cuadro 1).

Las ocho variedades cultivadas pertenecen a la misma especie que la silvestre autoincompatible (S2), ya que la descendencia de sus cruzamientos fue fértil, característica esencial en el concepto evolutivo de especie según Dobzhansky *et al.* (1977). En el mismo concepto, la variedad silvestre autofértil (S1) pertenece a otra especie, pues no produjo semilla, o ésta no fue viable, cuando se cruzó con las nueve variedades autoincompatibles. Según el análisis cromosómico hecho por Menzel (1951) y por Grimaldo (1997), esta variedad de tomate autofértil probablemente pertenece a la especie *Physalis pubescens*. El hecho de que las nueve variedades autoincompatibles de *P. ixocarpa* se crucen entre sí, sugiere que las variedades cultivadas no se han diferenciado gran-

damente de su posible antecesor silvestre; sin embargo, Grimaldo (1997), estudiando estas mismas variedades, encontró que presentan diferencias cromosómicas considerables.

### Análisis de varianza y comparación de medias

El factor cruza resultó significativo ( $P = 0.05$ ) en los tres caracteres analizados (PPF, FTP y RTP). Los efectos de ACG fueron también significativos en los tres caracteres, en tanto que los de ACE sólo fueron significativos en PPF y no hubo significancia en efectos maternos y recíprocos en ninguno de los caracteres. La significancia en ACG indicó que las variedades difieren en sus efectos aditivos, siendo éstos más importantes en unas que en otras, mientras que la ACE significa que sólo hay efectos importantes de dominancia y epistáticos en el carácter PPF y que para FTP y RTP son más importantes los aditivos (Sprague y Tatum, 1942). La no significancia de los efectos maternos y recíprocos sugiere que la herencia de los tres caracteres estudiados es principalmente nuclear; es decir, que los plasmagenes ubicados en el citoplasma no contribuyen diferencialmente a la expresión de dichos caracteres (Williams, 1965).

Los efectos de interacción con ambientes fueron estadísticamente significativos ( $P = 0.05$ ) en cruza, ACG y ACE para el carácter PPF y sólo en ACG para FTP. Esto indicó que los caracteres PPF y FTP son menos estables que RTP, carácter en el que ningún efecto de interacción fue significativo, corroborándose que para rendimiento de fruto el tomate de cáscara es estable (Peña *et al.*, 1997b), al menos en localidades no muy contrastantes.

La cruza P8 x P8 superó significativamente ( $P = 0.05$ ) a todas las cruza en PPF; las cruza 30, 26, 33 y 35 fueron estadísticamente iguales y significativamente de mayor expresión en este carácter que todos los progenitores, exceptuando a P8, progenitor de las cuatro cruza referidas al ser cruzado con P5, P4, P6 y P7, respectivamente. Las cruza 1, 2 y 9 fueron las de menor PPF. Las cruza 2, 9, 3, 10, 7, 6, 11, 4, 8, 12, 1, 13, 17, 14 y 16 fueron las de mayor número de frutos, siendo estadísticamente iguales entre sí ( $P = 0.05$ ), mientras que las cruza 36 (8 x 8), 30 (5 x 8) y 35 (7 x 8) fueron las que tuvieron menor FTP, siendo estadísticamente iguales entre sí y con el resto de las cruza, exceptuando el grupo de mayor FTP referido. Las cruza 33, 26, 23 y 24 tuvieron mayor RTP que el mejor de los progenitores (P8), aunque fueron estadísticamente iguales que éste y sólo superaron significativamente a las cruza 3, 10, 2, 9 (P2), 16 (P3) y 1 (P1), siendo estas tres últimas las de menor RTP. Los progenitores de la cruza de mayor rendimiento fueron P8 y P6, los cuales presentaron efectos de signo positivo (favorables) en ACG y ACE, donde los efectos de ACG (+ 134.91) superaron notablemente a los de ACE (+ 50.92) (Cuadro 2), indicando estabilidad de la cruza en generaciones avanzadas por el predominio de efectos aditivos, situación consistente con los efectos

**CUADRO 2. Parámetros estimados para rendimiento total por planta (RTP) en los 28 híbridos intervarietales (Hij) de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.).**

NC	Hij	Parámetros estimados						
		Media	ACG	ACE	HRPM	HRMP	HV	HE
2	1 2	341.23	-138.03	-1.93	20.30	6.13	4.59	-19.97
3	1 3	370.55	-113.92	3.29	38.94	28.84	73.05	-42.14
4	1 4	533.72	1.98	50.57	39.47*	2.72	72.89	5.20
5	1 5	413.25	-46.10	-21.82	16.94	-10.36	41.55	-54.66
6	1 6	557.17	6.33	69.67	38.89*	0.11	49.34	33.72
7	1 7	462.28	-76.36	57.46	38.91*	10.12	25.47	31.05
8	1 8	567.05	9.82	76.06	36.75*	-2.83	32.63	46.79
10	2 3	346.08	-133.19	-1.91	13.63	7.64	-22.20	-9.23
11	2 4	445.35	-17.29	-18.54	5.90	-14.29	-22.36	-25.79
12	2 5	487.58	-65.37	71.77	24.61	5.76	-53.70	77.05
13	2 6	479.75	-12.94	11.51	9.27	-13.80	-45.91	13.68
14	2 7	397.63	-95.63	12.08	7.27	-5.28	-69.78	23.78
15	2 8	403.45	-9.45	-68.27	-10.85	-30.87	-62.62	-59.43
17	3 4	521.70	6.82	33.71	29.27	0.41	46.10	-0.94
18	3 5	493.98	-41.26	54.07	31.97	7.15	14.76	31.95
19	3 6	494.20	11.17	1.86	17.09	-11.20	22.55	-23.37
20	3 7	461.75	-71.52	52.10	30.55	9.99	-1.32	36.41
21	3 8	521.70	14.66	25.87	19.77	-10.60	5.84	7.33
23	4 5	610.63	74.64	54.82	24.54	17.52	14.60	32.77
24	4 6	607.13	127.07	-1.12	12.84	9.09	22.39	-26.28
25	4 7	544.03	44.38	18.47	15.83	4.71	-1.48	2.85
26	4 8	642.45	130.56	30.72	16.48	10.09	5.68	12.24
28	5 6	532.73	78.99	-27.43	4.70	-4.28	-8.95	-40.07
29	5 7	434.15	-3.70	-43.32	-1.42	-5.83	-32.82	-46.41
30	5 8	568.95	82.48	5.31	8.93	-2.51	-25.66	-0.64
32	6 7	536.58	48.73	6.67	9.91	-3.59	-25.03	0.47
33	6 8	667.00	134.91	50.92	17.00	14.29	-17.87	41.86
35	7 8	484.75	52.22	-48.64	-3.38	-16.94	-41.74	-48.15

DMS 296.29

NC = Número de cruza. Hij = Cruza entre el i-ésimo y el j-ésimo progenitores, para  $i \neq j$ . ACG = Aptitud combinatoria general; ACE = Aptitud combinatoria específica; HV = Heterosis varietal; HE = Heterosis específica y Media, expresados en gramos por planta. HRPM = Heterosis respecto al progenitor medio y HRMP = Heterosis respecto al mejor progenitor, expresados en %. DMS = Diferencia mínima significativa (Tukey con  $P = 0.05$ ). \* significancia con  $P = 0.05$ .

favorables altos de ACG de ambos progenitores (P8 = 69.20 y P6 = 65.71) (Cuadro 3). En las cuatro cruza de RTP más alto el progenitor P4 participó en tres, el P8 en dos, el P6 en dos y el P5 en una (Cuadro 2).

Con base en el análisis de medias de cruza y considerando las variedades que participaron en la formación de los mejores híbridos, se puede inferir que los mejores progenitores para obtener híbridos intervarietales de alto rendimiento y mayor tamaño de fruto (mayor PPF y menos FTP) son P8 (Verde Puebla), P6 (CHF1-Chapingo) y P4 (Manzano).

### Análisis de progenitores

El progenitor P8 presentó el mayor PPF, superando significativamente ( $P = 0.05$ ) a los siete progenitores restantes; los progenitores P4, P5 y P6 fueron estadísticamente iguales entre sí y superaron significativamente a P7, P1, P2 y P3, donde P7 también superó significativamente a P1, P2 y P3, entre los que no hubo diferencia significativa (Cuadro 3).

Para el carácter FTP hubo separación sólo de dos grupos de variedades, estadísticamente iguales dentro de sí y significativamente diferentes entre ellos. El grupo

con mayor expresión del carácter lo formaron las variedades P1, P2 y P3, y el de menor expresión las variedades P4, P5, P6, P7 y P8. Las variedades con mayor RTP fueron P8, P6, P4, P5 y P7, sin diferir significativamente entre sí, aunque de éstas sólo P8 y P6 superaron significativamente a P1, P2 y P3. Las tres variedades de mayor ACG para RTP fueron P8, P6 y P4; para FTP las de menor ACG fueron P8, P5, P6, P7 y P4; en tanto que para PPF las de mayor ACG fueron P8, P4, P5 y P6 (Cuadro 3).

Con base en las medias y la ACG de los progenitores (Sprague y Tatum, 1942; Griffing, 1956; Moll *et al.*, 1965); considerando el mayor RTP, tamaño de fruto (mayor PPF y menos FTP) y ACG para estos caracteres; las mejores variedades para un programa de selección recíproca recurrente o para derivar líneas con fines de obtención de variedades híbridas son P8 y P6, además de P4 por su alta ACG y media para RTP (Cuadro 3).

La heterosis media fue significativa ( $P = 0.05$ ) en los tres caracteres estudiados (PPF = -5.73 %, FTP = 10.42 y RTP = 17.19), lo que indicó que en general los híbridos intervarietales presentan mayor expresión que las variedades progenitoras en RTP y FTP, y menor en PPF (Cuadro 3). Esto puede ser interpretado como una evi-

**CUADRO 3. Medias, efectos de aptitud combinatoria general (ACG) y heterosis varietal (HV) de las ocho variedades progenitoras (Pi) de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.).**

Pi	Media			ACG			HV		
	PPF	FTP	RTP	PPF	FTP	RTP	PPF	FTP	RTP
P1	7.55 d <sup>z</sup>	34.93 a	245.78 b	-5.61	7.01	-59.38	0.21	5.31	49.92
P2	7.93 d	44.95 a	321.52 b	-6.32	8.00	-78.65	-1.28	-1.39	-45.33
P3	10.40 d	32.25 a	287.60 b	-3.68	2.28	-54.54	1.05	-0.34	23.13
P4	21.50 b	27.48 b	519.58 ab	2.09	-0.29	61.36	1.42	-0.66	22.97
P5	21.95 b	18.18 b	461.03 ab	1.61	-5.05	13.28	0.24	-0.84	-8.37
P6	21.15 b	22.30 b	556.55 a	1.47	-2.20	65.71	0.67	0.48	-0.58
P7	16.60 c	24.10 b	419.80 ab	-0.55	-2.16	-16.98	1.11	-0.96	-24.45
P8	45.10 a	14.00 b	583.58 a	10.99	-7.59	69.20	-3.42	-1.60	-17.29
DMS	6.94	17.36	296.29						
HM							-1.09*	2.84*	72.95*
HM %							-5.73	10.42	17.19

DMS = Diferencia mínima significativa (Tukey con  $P = 0.05$ ); PPF = Peso promedio por fruto, en gramos; FTP = Número total de frutos por planta; RTP = Rendimiento total por planta, en gramos; <sup>z</sup> dentro de columna, medias con la misma letra son estadísticamente iguales (Tukey con  $P = 0.05$ ); HM = Heterosis media; \* significativa con  $P = 0.05$ .

dencia de que los efectos no aditivos de los genes involucrados en la determinación de estos caracteres son importantes, lo cual en principio apoya la tesis de que explotar estos efectos mediante un programa de hibridación bien pudiera justificarse, como también lo señalaron Gómez *et al.* (1997).

Los progenitores con mayor heterosis varietal para PPF fueron P4 y P7; para FTP, P1 y P6; y para RTP P1, P3 y P4. Para RTP el efecto varietal fue -178.65, -102.91, -136.83, 95.15, 36.60, 132.12, -4.63 y 159.15 en P1, P2, P3, P4, P5, P6, P7 y P8, respectivamente. Con base en esto y considerando que los mejores progenitores para un programa de selección recíproca recurrente, diseñado con la idea de explotar los efectos aditivos y no aditivos de los genes, son los de mayor efecto varietal (Gardner y Eberhart, 1966), los mejores progenitores son P8 y P6; pudiendo ser incluido P4 por tener el tercer lugar en cuanto a efecto varietal y presentar heterosis varietal alta y positiva para RTP (Cuadro 3). Con base en el análisis de medias, la ACG, el efecto varietal y la heterosis varietal, se puede decir que los progenitores P8, P6 y P4 son los mejores para iniciar un programa de mejoramiento por hibridación en tomate de cáscara.

#### Aptitud combinatoria específica y heterosis de los híbridos

Los híbridos con un efecto de ACE mayor a 50 g en RTP fueron los correspondientes a las cruzas 8, 6, 7, 23, 18, 20, 33 y 4; encontrándose que en todas ellas, excepto en las cruzas 23 y 33, los efectos de ACE fueron más importantes que los de ACG de los progenitores (Cuadro 2). Las cruzas 30, 26 y 24 fueron las de mayor ACE para PPF, y para FTP las cruzas 8, 2, 6, y 7, aunque estos efectos fueron menos importantes que el de los de ACG, excepto en la cruz 8 para FTP. Claramente, la mayor expresión de los caracteres en las cruzas no estuvo directamente relacionado con los mayores efectos de ACE; sin embargo, la cruz 33 fue la de mayor RTP y también presentó una alta ACE (Cuadro 2), por lo que sus proge-

nitores (el P8 y el P6) son la mejor opción para derivar líneas o familias para un programa de mejoramiento por hibridación, ya que además de presentar una buena ACE fueron también los mejores progenitores con base en el análisis de medias, de ACG y de efecto varietal.

La heterosis estimada respecto al progenitor medio (HRPM) sólo fue estadísticamente significativa ( $P = 0.05$ ) en las cruzas 8, 15, 33 y 35 para PPF, siendo negativa en los cuatro casos; en las cruzas 2, 6, 7 y 8 para FTP (positiva). Para RTP la HRPM sólo fue significativa en las cruzas 4, 6, 7, y 8 (Cuadro 2). La estimación de este parámetro fluctuó entre -35.97 y 15.0, -11.62 y 48.19, y -10.85 y 39.47 % en los caracteres PPF, FTP y RTP, respectivamente. El hecho de no haber encontrado significancia en las cruzas de mayor RTP (33, 26, 23 y 24) sugiere que los efectos de ACG son más importantes que los de ACE, por lo que la aditividad es el tipo de acción génica predominante en la expresión de este carácter.

La heterosis respecto al mejor progenitor sólo fue significativa en 10 cruzas para PPF y en una para FTP, aunque negativa en los once casos. Esto indica que realmente no hubo heterosis respecto al mejor progenitor, debiéndose probablemente a que en el conjunto de progenitores seleccionados algunos como el P8 y el P6 son variedades de rendimiento sobresaliente, donde los efectos de ACG son más importantes para alto rendimiento. No obstante lo anterior, la cruz 33 presentó un 14.29 % más RTP que la mejor variedad de las ocho evaluadas (Cuadro 2), lo que confirma nuevamente el valor de los progenitores P8 y P6. La heterosis respecto al mejor progenitor varió de -62.35 a 10.6, -42.05 a 14.17 y -30.87 a 28.84% en PPF, FTP y RTP, respectivamente.

Los efectos de heterosis específica (HE) solo fueron significativos ( $P = 0.05$ ) en el carácter PPF. En dicho carácter, la cruz con mayor efecto positivo (4.34) fue la 30 y la de mayor efecto negativo (-4.98) fue la 8. Esto indicó que para FTP y RTP, en general, los efectos aditivos de los genes son más importantes que los no aditivos

(de dominancia y epistáticos). Para FTP la HE varió entre -8.27 (cruza 5) y 5.23 (cruza 8). Para RTP fluctuó entre -59.43 y 77.05 (Cuadro 2). De las cuatro cruza que presentaron un RTP mayor que la variedad más rendidora (Cuadro 2) sólo las cruza 26 y 33 presentaron efectos de HE positivos en los tres caracteres, siendo en ambas más importantes los efectos de HE que los de heterosis varietal (HV). La cruza 33 fue la de mayor RTP y también la de mayor HE de las cuatro, por lo que se puede inferir que los mejores progenitores para explotar los efectos no aditivos de los genes y obtener híbridos de alto rendimiento son P8 (Verde Puebla) y P6 (CHF1-Chapingo).

### CONCLUSIONES

Con base en los resultados y su análisis se concluyó lo siguiente: De las diez variedades estudiadas, las ocho cultivadas y el tomate milpero silvestre fueron autoincompatibles, en tanto que la variedad silvestre llamada tomate peludo fue autofértil. Las nueve variedades autoincompatibles se cruzan entre sí y producen descendencia fértil, por lo que pueden considerarse de la misma especie (*Physalis ixocarpa* Brot.), existiendo aún poca separación evolutiva de las variedades cultivadas respecto a la silvestre. La variedad silvestre autofértil no produjo descendencia fértil al cruzarse con las autoincompatibles, por lo que puede considerarse que pertenece a una especie diferente, posiblemente *Physalis pubescens*. La polinización de las variedades autoincompatibles con polen de la autofértil indujo partenocarpia, presentándose este fenómeno también en las variedades autoincompatibles *per se* cuando se intentó la autofecundación. Los efectos maternos y recíprocos no fueron significativos, por lo que la herencia de los caracteres peso y número de frutos y rendimiento por planta es básicamente nuclear. Los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) fueron significativos en los tres caracteres estudiados y los de aptitud combinatoria específica (ACE) sólo en peso promedio por fruto (PPF). En número total de frutos (FTP) y rendimiento total por planta (RTP) los efectos aditivos fueron más importantes que los no aditivos. Con base en el análisis de medias, de ACG y de heterosis varietal, los mejores progenitores para un programa de hibridación o de selección recíproca recurrente son las variedades Puebla, CHF1-Chapingo y Manzano. La heterosis media de las ocho variedades analizadas en el dialélico fue significativa en los tres caracteres estudiados (PPF = -5.73 %, FTP = 10.42 y RTP = 17.19), lo que indicó que en principio es posible obtener híbridos de mayor rendimiento que las variedades. La heterosis respecto a los progenitores medio y mejor, en general, no fue estadísticamente significativa; sin embargo, la cruza entre las variedades Verde Puebla y CHF1-Chapingo rindió más (14.29 %) que el mejor progenitor y sus efectos de heterosis específica fueron más importantes que los de heterosis varietal en los tres caracteres estudiados, por lo que estas variedades podrían ser la base de un programa de mejoramiento por hibridación.

### LITERATURA CITADA

- AYALA P., J.P.; PEÑA L., A.; MULATO B., J. 1992. Caracterización de germoplasma de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) en Chapingo, México. Revista Chapingo 79/80:128-137.
- DOBZHANSKY, T.; AYALA, F.J.; STEBBING, G.L.; VALENTINE, J.W. 1977. Evolution. W.H. Freeman and Company. San Francisco, USA. pp. 195-232.
- FALCONER, D.S. 1986. Introducción a la Genética Cuantitativa. Trad. F. Márquez S. Editorial CECSA. 2a. Edición. D. F., México. 383 p.
- GARDNER, C.O. 1965. Teoría de genética estadística aplicable a las medias de variedades, sus cruces y poblaciones afines. Fitecna Latinoamericana 2(1 y 2):11-22.
- GARDNER, C.O. 1967. Simplified methods for estimating constants and computing sums of squares for a diallel cross analysis. Fitecna Latinoamericana 4(2):1-12.
- GARDNER, C.O.; LONNQUIST, J.H. 1966. Teoría genético-estadística y procedimientos útiles para el estudio de las variedades y cruzamientos inter-varietales de maíz. CIMMYT. Folleto de Investigación No. 2. 37 p.
- GARDNER, C.O.; EBERHART, S.A. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. Biometrics 22(3):439-452.
- GÓMEZ R., F.; SAHAGÚN C., J.; PEÑA L., A. 1997. Estimación de heterosis, aptitud combinatoria general y específica en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Revista Chapingo Serie Horticultura (enviado).
- GRIFFING, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Aust. Jour. Biol. Sciences 9:463-493.
- GRIMALDO J., O. 1997. Relación entre el grado de domesticación y las características citológicas y morfológicas del fruto en tomate de cáscara (*Physalis* spp.). Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillos, Méx. 71 p.
- HALLAUER, A.R.; MIRANDA F., J.B. 1981. Quantitative Genetics in Maize Breeding. Iowa State University Press, Ames, Iowa. USA. 468 p.
- MENZEL, Y. M. 1951. The cytotaxonomy and genetics of *Physalis*. Proc. Amer. Philos Soc. 95(2):132-183.
- MOLL, R. H.; LONNQUIST, J. H.; VÉLEZ-FORTUÑO, J.; JOHNSON, E. C. 1965. The relationship of heterosis and genetic divergence in maize. Genetics 52:139-144.
- PANDEY, K. K. 1957. Genetics of self incompatibility in *Physalis ixocarpa* Brot: a new system. Am. J. Bot. 44: 879-887.
- PEÑA L., A. 1994. Hibridación en tomate de cáscara. (*Physalis ixocarpa* Brot.). Memoria de la XL Reunión Anual de la Interamerican Society for Tropical Horticulture. 13 al 19 de noviembre. Campeche, Campeche. México. p. 67.
- PEÑA L., A.; MÁRQUEZ S., F. 1990. Mejoramiento genético de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Revista Chapingo 71/72:85-88.
- PEÑA L., A.; MOLINA G., J. D.; MÁRQUEZ S., F.; SAHAGÚN C., J.; ORTIZ C., J.; CERVANTES S., T. 1997a. Respuestas estimadas y observadas de tres métodos de selección en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Fitecna Mexicana (enviado).

- PEÑA L., A.; MOLINA G., J.D.; SAHAGÚN C., J.; CERVANTES S., T.; ORTÍZ C., J.; MÁRQUEZ S., F. 1997b. Varianza aditiva, heredabilidad y correlaciones en la variedad CHF1-Chapingo de tomate de cáscara. (*Physalis ixocarpa* Brot.) Agrociencia (recibido).
- PEÑA L., A.; MULATO B., J.; AYALA P., J.P.; MONTALVO H., D. 1992. Caracterización de germoplasma de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Memoria del XIV Congreso Nacional de Fitogenética. 4-9 de octubre. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. p. 511.
- PÉREZ-GRAJALES, M.; SAHAGÚN-CASTELLANOS, J.; PEÑA-LOMELÍ, A. 1996. Estimación de varianza aditiva y heredabilidad en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Memoria del XVI Congreso Nacional de Fitogenética. 6-11 de octubre. Montecillos, Texcoco, Edo. de México. p. 125.
- SAHAGÚN C., J. 1993. Funcionalidad de cuatro modelos para las evaluaciones genotípicas en series de experimentos. Revista Fitotecnia Mexicana 16:161-171.
- SANTIAGUILLO H., J.F.; LÓPEZ M., R.; PEÑA L., A.; CUEVAS S., J. A.; SAHAGÚN C., J. 1994. Distribución, colecta y conservación de germoplasma de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Revista Chapingo Serie Horticultura 2:125-129.
- SARAY M., C.R.; PALACIOS A., A.; VILLANUEVA, E. 1978. Rendidora: una nueva variedad de tomate de cáscara. El Campo 54(1041):17-21.
- SPRAGUE, G.F.; TATUM, L.A. 1942. General vs specific combining ability in single crosses of corn. J. Amer. Soc. of Agronomy 34(10):923-932.
- WILLIAMS, W. 1965. Principios de Genética y Mejora de las Plantas. Editorial Acribia, Zaragoza, España. pp. 203-276.



**Tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.)**

(Foto: José Luis Espinoza López)

