

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

HETEROSIS WITHIN A VARIETY OF HUSK TOMATO (*Physalis ixocarpa* Brot.)

Aureliano Peña Lomelí¹, José Domingo Molina Galán², Joaquín Ortiz Cereceres², Tarcicio Cervantes Santana², Fidel Márquez Sánchez¹ y Jaime Sahagún Castellanos¹

RESUMEN

En el presente estudio se evaluaron diez familias de medios hermanos derivadas de la variedad CHF1-Chapingo de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) y sus cruza fraternal, con el método dos del diseño dialélico de Griffing. Los objetivos fueron analizar la magnitud de la heterosis intravarietal y determinar la importancia relativa de los efectos aditivos y no aditivos en el rendimiento de fruto y algunos caracteres asociados. Los cruzamientos dialélicos se realizaron en el otoño de 1995 y la evaluación de las cruza se hizo en dos ambientes durante el ciclo primavera-verano de 1996. Los resultados indican que la heterosis media de los híbridos interfamiliares fue significativa ($\alpha = 0.05$) en peso promedio por fruto (6.7 %) y en rendimiento total por planta (4.3 %), lo que sugiere que existen híbridos con mayor expresión que sus familias progenitoras. Los efectos aditivos fueron más importantes que los no aditivos. Sólo un híbrido rindió más (4.5 %) que la mejor familia.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Physalis ixocarpa Brot., aptitud combinatoria, efectos genéticos, dialélicos, tomatillo.

SUMMARY

In the present work a diallelic mating design was made with ten maternal half-sib families of the CHF1-Chapingo variety of husk tomato (*Physalis ixocarpa*

Brot.). The families and their crosses were then evaluated. The objectives were to study the magnitude of the heterosis within this variety and to determine the relative importance of additive and non additive effects in yield and in another associated traits. The diallelic crosses were made in the 1995 fall, and they were evaluated in two environments during the spring-summer cycle of 1996. The average heterosis of the hybrids was significant in average weight per fruit (6.65 %) and in total yield per plant (4.32 %), which indicates that some hybrids had larger expression than their parents in these traits. The additive effects were more important than the non additive ones. Just one hybrid produced more total yield per plant (4.51 %) than the best family.

ADDITIONAL INDEX WORDS

Physalis ixocarpa Brot., Combining ability, genetic effects, diallelic crosses, tomatillo.

INTRODUCCIÓN

Actualmente las razas más importantes en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot) son: Rendidora, Salamanca y Tamazula. Sólo de Salamanca se ha derivado variedades mejoradas (Saray *et al.*, 1978; Peña y Márquez, 1990). La especie es autoincompatible (Pandey, 1957), y la selección masal, familiar de medios hermanos y combinada de medios hermanos son 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).

¹ Universidad Autónoma Chapingo. Depto. de Fitotecnia. Km. 38.5 Carret. México-Texcoco. 56230 Chapingo, Edo. de Méx. Tel. y Fax: 01(595) 2-1642

² Instituto de Recursos Genéticos y Productividad del Colegio de Postgraduados. 56230 Montecillo, Estado de México. Tel. y Fax: 01(595) 2-0262

De manera clásica la genotecnia de una especie alógama de reproducción sexual se inicia con el mejoramiento poblacional por selección, con el objetivo de incrementar las frecuencias génicas de los alelos favorables y con esto acumular efectos aditivos, y posteriormente derivar líneas endogámicas 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. Asimismo, se espera que esos efectos sean mayores cuanto más divergencia genética exista entre las líneas o poblaciones objeto de cruzamiento (Moll *et al.*, 1965; Falconer, 1986; Márquez, 1988).

En tomate de cáscara el mejoramiento genético por selección ha sido efectivo para obtener mejores variedades (Pérez-Grajales *et al.*, 1996; Peña *et al.*, 1997a), siendo de hecho el camino más fácil y rápido para obtenerlas en las razas cultivadas donde el fitomejoramiento no ha sido intensivo. No obstante, considerando que el tomate de cáscara es una especie alógama obligada y por ende las variedades nativas son poblaciones heterogéneas heterocigóticas, el cruzamiento entre líneas endogámicas contrastantes pudiera originar alta respuesta heterótica en los híbridos. En este contexto, es importante estudiar la heterosis intravarietal, 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 derivados por cultivo de anteras (Peña, 1994), o bien utilizar otras estrategias como la formación de sintéticos con familias (recombinación del compuesto hecho con las cruces posibles entre familias), o la formación de híbridos intervarietales de cruce doble me-

dante apareamientos planta a planta, donde éstas tendrían que clonarse para su incremento.

Con base en lo anterior, el presente trabajo se realizó con los objetivos de estudiar la magnitud de la heterosis intravarietal y determinar la importancia relativa de los efectos aditivos y no aditivos en el rendimiento de fruto y algunos caracteres asociados.

REVISIÓN DE LITERATURA

Desde los primeros intentos para explicar el vigor híbrido o heterosis en términos mendelianos se han discutido dos hipótesis principales: a) La hipótesis de la dominancia, que asocia la recesividad con los efectos deletéreos y atribuye el incremento en vigor a la heterocigosidad; es decir, al enmascaramiento de los alelos recesivos deletéreos por sus alelos dominantes correspondientes. Bajo esta hipótesis, el incremento del vigor depende del número de *loci* homocigóticos recesivos en los progenitores que llegan a ser heterocigóticos en el híbrido. b) La hipótesis de la sobredominancia, que postula al heterocigote *per se* como importante debido a que existen *loci* donde éste es superior a los homocigotes, sin requerirse de muchos *loci* de este tipo para explicar un alto vigor híbrido, sobre todo en poblaciones en equilibrio (Crow, 1952).

Desde que se registraron las primeras evidencias de los efectos heteróticos muchos científicos han estado trabajando para explicar sus causas, las bases genéticas, fisiológicas y bioquímicas. En la actualidad existen aún muchas dudas sobre el fenómeno, debido a la complejidad del problema que representa; no obstante, se tienen avances en la identificación de QTL^s (*loci* de caracteres cuantitativos) en maíz directamente correlacionados con la heterosis del rendimiento, mismos que actúan controlando la síntesis de ARN mensajero y de proteínas de muchos genes estructurales que las codifican

(Hallauer y Miranda, 1981; Stuber, 1994; Tsaftaris, 1995). Los QTL^s han sido asociados con sobredominancia; sin embargo, se trata de bloque de genes, por lo que ésta puede ser aparente (Tsaftaris, 1995).

La hipótesis más ampliamente aceptada para la explicación del vigor híbrido es la acción acumulativa de genes dominantes favorables (Gardner y Lonquist, 1966). Márquez (1988) hace un análisis sobre la heterosis, sus teorías y los aspectos relacionados con su entendimiento, señalando que la hipótesis que explique la heterosis debe ser dual, debido a que existen *loci* sobredominantes (los *loci* ligados en repulsión) y *loci* dominantes (*loci* génicos, de dominancia completa o parcial), y también unitaria, porque ambos tipos de *loci* son los mismos y los segundos constituyen a los primeros; por lo que dicha hipótesis debe explicar tanto la heterosis como la depresión endogámica con los mismos genes, pudiendo existir al menos cinco causas de la endogamia-heterosis: dominancia, sobredominancia aparente, alelos múltiples, sobredominancia real y epistasis.

Conocer el valor genotípico de un individuo, o de un conjunto de ellos, es una situación importante en el mejoramiento genético. Generalizando, la estimación de los parámetros genéticos tiene dos objetivos principales: obtener información sobre el número de genes y la naturaleza de la acción de los mismos en la herencia de un carácter, y suministrar la base para la definición de planes de mejoramiento y sus enfoques (Robinson y Cockerham, 1965). Dicho conocimiento se puede lograr con las pruebas de progenie o cruza dialélicas. Existen muchas variantes del dialélico completo, al que Griffing (1956) define como un sistema de cruzamientos en el cual se escoge un conjunto de p líneas endogámicas y se hacen todas las cruza posibles entre ellas, aunque según Christie y Shattuck (1992) hay cuatro análisis básicos: el análisis de aptitud combinatoria general y espe-

cífica, el del conjunto de varianzas y covarianzas, el de efectos aditivos y de dominancia, y el de los dialélicos parciales.

La aptitud combinatoria general (ACG) es el comportamiento promedio de un progenitor en sus combinaciones híbridas y la aptitud combinatoria específica (ACE) es el comportamiento de ciertas combinaciones híbridas en relación a lo que se podría esperar sobre la base del comportamiento promedio de sus progenitores (Sprague y Tatum, 1942).

En la mayoría de los estudios que involucran el uso de diseños dialélicos se utilizan de seis a diez progenitores (Christie y Shattuck, 1992). Considerando un máximo de diez progenitores, las cruza que se generan pueden ser evaluadas en un diseño experimental de bloques completos al azar, siendo de hecho el diseño que generalmente se utiliza (Hallauer y Miranda, 1981). En relación con el tipo de modelo, de manera genérica se utilizan el fijo, donde tanto bloques como cruza se consideran como factores fijos, y el aleatorio, donde tanto bloques como cruza se consideran como factores aleatorios; aunque también pueden ser utilizados modelos mixtos (Griffing, 1956).

El factor cruza se considera como aleatorio cuando el interés es estimar componentes de varianza y los p progenitores son una muestra aleatoria de una población en equilibrio de Hardy-Weinberg y de ligamiento (población ancestral de referencia), o bien para una población descendiente obtenida mediante varios ciclos de recombinación de los cruzamientos dialélicos (Wright, 1985). En contraste, el factor cruza debe considerarse como fijo si el objetivo es estudiar el conjunto particular de progenitores, en cuyo caso la significancia de los efectos de ACG, ACE y de heterosis se prueban con el error experimental (Griffing, 1956; Gardner y Eberhart, 1966; Hallauer y Miranda, 1981; Christie y Shattuck, 1992).

En tomate de cáscara, siendo una especie autoincompatible, las técnicas del cultivo *in vitro* de órganos y tejidos pueden hacer posible la formación de híbridos de cruce simple mediante el cruzamiento de líneas dihaploides obtenidas por cultivo de anteras, aunque es necesario profundizar este aspecto dentro del marco general de un programa de mejoramiento por hibridación, para lo cual se requiere de manera previa conocer la variabilidad genética y la magnitud de la heterosis (Peña, 1994).

MATERIALES Y MÉTODOS

El diseño de apareamiento entre familias se analizó siguiendo el método dos del diseño dialélico de Griffing (1956), estudiándose las $p(p + 1)/2$ cruces posibles entre diez familias de medios hermanos ($p = 10$) de la variedad CHF1-Chapingo, incluidas las correspondientes cruces fraternales en cada una de ellas, obteniéndose 55 cruces totales. Las familias seleccionadas fueron las de mayor rendimiento total en la evaluación de 200 familias de medios hermanos realizada en dos ambientes durante el ciclo de primavera-verano de 1995, con el propósito original de hacer estimaciones de componentes de varianza. Sus características generales se presentan en el Cuadro 1.

Las familias progenitoras del dialélico se sembraron en invernadero en el otoño de 1995, estableciéndose en dos surcos de 25 plantas cada una. Los cruzamientos se hicieron cubriendo botones de un surco (hembra) y tomando polen del otro (macho). La evaluación de las cruces del dialélico interfamilial se realizó en el ciclo de verano de 1996, en los ambientes Chapingo y Santa Lucía, Edo. de México, bajo condiciones de riego, estableciéndose los lotes experimentales los días 3 y 9 de abril, respectivamente. El diseño experimental utilizado fue bloques 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 y con riego. Los caracteres estudiados fueron: rendimiento total por planta (RTP), expresado en gramos y resultante de la suma de los tres cortes realizados; peso promedio por 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; y número de frutos totales 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 cruces fijo y el de ambientes y repeticiones aleatorios (Hallauer y Miranda, 1981; Sahagún, 1993). Para estudiar la significancia de los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) y aptitud combinatoria específica (ACE) las cruces dialélicas se analizaron con el modelo fijo correspondiente al método dos del diseño dialélico de Griffing (1956). Para el estudio de la heterosis se utilizó el modelo correspondiente al análisis II de Gardner y Eberhart (1966), en el que la estructura de las cruces dialélicas corresponde con el método dos del diseño dialélico de Griffing (1956).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis de varianza y comparación de medias

En el análisis de varianza el factor cruces (C) y los efectos de ACG resultaron significativos ($\alpha \leq 0.05$) en los tres caracteres estudiados (PPF, FTP y RTP), en tanto que los efectos de ACE sólo fueron significativos en PPF (Cuadro 2). La significancia en ACG indica que las fa-

Cuadro 1. Características de las 10 familias de medios hermanos maternos utilizadas como progenitores del dialélico completo interfamiliar.

Familia	Origen	PPF	FTP	RTP
F1	130 / CH94	34.7	49.7	1649.0
F2	26 / CH94	31.1	46.8	1468.0
F3	41 / CH94	32.5	39.8	1319.5
F4	46 / CH94	30.4	47.8	1542.0
F5	213 / CH94	34.1	40.7	1434.3
F6	169 / CH94	33.7	45.7	1524.7
F7	233 / CH94	35.5	38.3	1366.7
F8	50 / CH94	35.8	39.1	1421.7
F9	227 / CH94	36.4	41.0	1444.7
F10	112 / CH94	35.8	39.4	1466.5

PPF = Peso promedio por fruto (g), FTP = Frutos totales por planta y RTP = Rendimiento total por planta (g).

Cuadro 2. Cuadrados medios del análisis de varianza bajo el método dos del diseño dialélico de Griffing de las cruzas (C) posibles de diez familias de medios hermanos de tomate de cáscara de la variedad CHF1-Chapingo evaluadas en dos ambientes (A) con dos repeticiones por ambiente (R/A).

FV	GL	Caracteres ¹		
		PPF	FTP	RTP
A	1	0.1	21346.9 *	17996664.4 *
R/A	2	70.0 *	649.7 *	291063.0 *
C	54	18.0 *	50.2 *	54246.5 *
ACG	9	48.6 *	203.1 *	221903.6 *
ACE	45	11.9 *	19.8	20715.1
AxC	54	12.2 *	32.5	39150.7
AxACG	9	19.7 *	84.4 *	100340.9 *
AxACE	45	10.7 *	22.1	26912.6
Error	108	7.0	32.2	33025.9
CV		7.6	12.7	12.1

FV = Fuentes de variación, GL = Grados de libertad, ACG = Aptitud combinatoria general, ACE = Aptitud combinatoria específica, CV = Coeficiente de variación, * = Significancia con $\alpha \leq 0.05$. ¹ PPF = Peso promedio por fruto, FTP = Frutos totales por planta y RTP = Rendimiento total por planta.

milias difieren en sus efectos aditivos, mientras que la ACE indica que sólo hay efectos importantes de dominancia y/o epistasis en el carácter PPF y en el caso de FTP y RTP son más importantes los efectos aditivos.

Los efectos de la interacción de ambientes fueron estadísticamente significativos ($\alpha \leq 0.05$) con cruzas, ACG y ACE para el carácter PPF y sólo con ACG para FTP y RTP (Cuadro 2). Esto indica que el carácter PPF es menos estable que RTP y FTP. Los coeficientes de variación fueron bajos en los tres caracteres estudiados (Cuadro 2), lo cual indica que la información recabada es confiable.

No hubo diferencias significativas ($\alpha = 0.05$) entre los promedios de cruzas para el carácter FTP (Cuadro 3). Para PPF las cruzas con mayor expresión del carácter fueron la 47 (F7 x F8) y la 26 (F3 x F9), aunque sólo superaron significativamente a las cuatro cruzas de menor PPF (41, 20, 35 y 55, que corresponden a los progenitores F6, F3, F5 y F10, respectivamente), entre las cuales y el resto de las cruzas no hubo diferencia significativa ($\alpha = 0.05$). La cruz 47 fue la de mayor RTP, superando significativamente sólo a las dos cruzas de menor rendimiento (11 y 20, que corresponden a los progenitores F2 y F3, respectivamente), mismas que fueron estadísticamente iguales ($\alpha = 0.05$) al resto de las cruzas. Con base en el análisis de medias de cruzas y considerando las familias que participaron en la formación del mejor híbrido, los mejores progenitores para obtener híbridos interfamiliares de mayor rendimiento y tamaño de fruto que la familia más rendidora (F8) son la F7 y la F8.

Análisis de progenitores

Las diez familias progenitoras fueron estadísticamente iguales ($\alpha = 0.05$) en los tres caracteres estudiados (Cuadro 4). Las familias F8 y F10 presentaron los mayores valores para la

media, ACG y efecto varietal (256.82 y 130.92 g, respectivamente), aunque de estas dos familias sólo la F10 presentó efectos positivos de heterosis varietal. Con base en esto, las dos familias referidas son las mejores para un programa de selección recurrente, aunque de éstas sólo la F8 participó como progenitor del híbrido de mayor rendimiento.

La heterosis media fue significativa ($\alpha \leq 0.05$) en PPF (6.7 %) y RTP (4.3 %), lo que indica que en general los híbridos interfamiliares presentan mayor expresión que sus familias progenitoras en estos caracteres (Cuadro 4). Esto puede ser interpretado como una evidencia de que los efectos no aditivos de los genes involucrados en la determinación de los caracteres PPF y RTP son importantes, lo cual apoya la tesis de explotar estos efectos mediante un programa de hibridación. Al respecto, debe considerarse que las familias tienen un origen común, por lo que no era de esperarse gran diferencia entre ellas, como efectivamente lo demuestra el análisis de medias (Cuadro 4). Por tal razón, la formación de híbridos entre familias de alto rendimiento y con diferente origen germoplásmico dará como resultado una mayor expresión de heterosis y también en un mayor rendimiento (Lonnquist y Gardner, 1961; Robinson y Moll, 1965; León y Lonnquist, 1978).

El hecho de que la heterosis media haya resultado significativa en RTP sugiere que posiblemente la variedad sintética formada con la recombinación de las 45 cruzas dialélicas interfamiliares superará en rendimiento a la variedad CHF1-Chapingo, ya que dichas cruzas fueron formadas con diez de las mejores familias derivadas de ésta, lo que puede representar la acumulación de mayores efectos aditivos favorables vía familias y la explotación de la heterosis residual en el sintético (Márquez-Sánchez, 1992). De hecho, el promedio de las 45 cruzas (1505 gramos por planta) sería un estimador insesgado de la media de los valores genotípi-

Cuadro 3. Medias para los caracteres peso promedio por fruto (PPF), frutos totales por planta (FTP) y rendimiento total por planta (RTP) de las 55 cruzas del dialélico de diez familias (F) de medios hermanos (Método dos de Griffing).

Cruza	Fi	Fj	Caracteres		
			PPF	FTP	RTP
1	1	1	34.4 abcd	48.8 a	1560.2 ab
2	1	2	33.3 abcd	44.9 a	1473.6 ab
3	1	3	34.3 abcd	42.0 a	1413.9 ab
4	1	4	33.7 abcd	48.7 a	1591.2 ab
5	1	5	34.4 abcd	46.6 a	1503.5 ab
6	1	6	34.2 abcd	45.7 a	1524.5 ab
7	1	7	36.1 abcd	39.3 a	1360.7 ab
8	1	8	35.6 abcd	43.0 a	1528.9 ab
9	1	9	36.0 abcd	45.1 a	1538.0 ab
10	1	10	36.0 abcd	46.8 a	1627.2 ab
11	2	2	31.4 abcd	38.3 a	1214.4 b
12	2	3	34.3 abcd	39.8 a	1343.1 ab
13	2	4	34.8 abcd	48.4 a	1579.3 ab
14	2	5	34.8 abcd	43.3 a	1479.4 ab
15	2	6	32.7 abcd	42.5 a	1340.9 ab
16	2	7	37.5 abcd	38.9 a	1408.0 ab
17	2	8	36.9 abcd	41.7 a	1476.1 ab
18	2	9	36.8 abcd	39.5 a	1383.0 ab
19	2	10	34.9 abcd	42.8 a	1448.3 ab
20	3	3	30.7 cd	39.2 a	1201.7 b
21	3	4	33.7 abcd	43.2 a	1421.8 ab
22	3	5	34.2 abcd	39.5 a	1311.5 ab
23	3	6	35.9 abcd	43.3 a	1499.9 ab
24	3	7	36.4 abcd	42.4 a	1417.0 ab
25	3	8	34.5 abcd	45.5 a	1472.3 ab
26	3	9	39.1 a	38.6 a	1455.7 ab
27	3	10	36.1 abcd	43.0 a	1528.3 ab
28	4	4	34.0 abcd	47.3 a	1506.2 ab
29	4	5	34.8 abcd	45.8 a	1524.3 ab
30	4	6	32.3 abcd	53.7 a	1633.3 ab
31	4	7	33.2 abcd	46.5 a	1476.2 ab
32	4	8	35.0 abcd	48.9 a	1688.6 ab
33	4	9	34.3 abcd	44.7 a	1446.0 ab
34	4	10	36.6 abcd	48.4 a	1664.5 ab
DMS			7.8	16.7	534.8

Fi = Familia progenitora i-ésima, Fj = Familia progenitora j-ésima. DMS = Diferencia mínima significativa (Tukey con $\alpha = 0.05$). Dentro de columna, medias con la misma letra son estadísticamente iguales.

Cuadro 3. Continuación.

Cruza	Fi	Fj	Caracteres		
			PPF	FTP	RTP
35	5	5	30.9 cd	45.8 a	1398.5 ab
36	5	6	31.8 abcd	46.8 a	1406.1 ab
37	5	7	35.6 abcd	41.7 a	1442.9 ab
38	5	8	36.0 abcd	44.3 a	1527.1 ab
39	5	9	37.2 abcd	43.4 a	1503.9 ab
40	5	10	39.0 ab	40.7 a	1549.7 ab
41	6	6	30.1 d	49.1 a	1387.4 ab
42	6	7	37.0 abcd	44.3 a	1571.9 ab
43	6	8	35.2 abcd	49.4 a	1597.2 ab
44	6	9	34.9 abcd	47.2 a	1569.7 ab
45	6	10	32.8 abcd	49.4 a	1559.9 ab
46	7	7	36.4 abcd	41.3 a	1441.6 ab
47	7	8	39.1 a	48.5 a	1787.0 a
48	7	9	37.9 abcd	45.3 a	1588.2 ab
49	7	10	36.3 abcd	47.0 a	1655.9 ab
50	8	8	35.8 abcd	48.1 a	1709.9 ab
51	8	9	35.7 abcd	49.0 a	1657.7 ab
52	8	10	36.1 abcd	48.0 a	1646.7 ab
53	9	9	37.5 abcd	43.2 a	1526.9 ab
54	9	10	38.3 abc	43.3 a	1591.3 ab
55	10	10	31.2 bcd	49.9 a	1584.0 ab
DMS			7.8	16.7	534.8

Fi = Familia progenitora i-ésima, Fj = Familia progenitora j-ésima. DMS = Diferencia mínima significativa (Tukey con $\alpha = 0.05$). Dentro de columna, medias con la misma letra son estadísticamente iguales.

Cuadro 4. Media, efectos de aptitud combinatoria general (ACG) y heterosis varietal (HV) de las diez familias (F) progenitoras (Pi).

Pi	Media			ACG			HV		
	PPF	FTP	RTP	PPF	FTP	RTP	PPF	FTP	RTP
F1	34.4 a	48.8 a	1560.2 a	-0.3	0.6	11.1	-1.3	-1.9	-63.7
F2	31.4 a	38.3 a	1214.4 a	-0.6	-2.8	-99.1	0.5	0.9	30.5
F3	30.7 a	39.2 a	1201.7 a	-0.5	-3.1	-106.8	1.2	-0.2	28.3
F4	34.0 a	47.3 a	1506.2 a	-0.8	2.5	40.7	-1.7	2.2	21.2
F5	30.9 a	45.8 a	1398.5 a	-0.5	-0.7	-42.0	1.0	-1.6	-22.0
F6	30.1 a	49.1 a	1387.4 a	-1.5	2.4	-5.9	0.1	0.5	40.4
F7	36.4 a	41.3 a	1441.6 a	1.4	-1.3	3.5	-0.3	0.9	13.9
F8	35.8 a	48.1 a	1709.9 a	0.9	1.8	104.4	-0.7	0.5	-36.1
F9	37.5 a	43.2 a	1526.9 a	1.6	-0.8	19.9	-0.7	0.2	-25.6
F10	31.2 a	49.9 a	1584.0 a	0.3	1.4	74.2	1.9	-1.5	13.2
DMS ¹	7.8	16.7	534.8						
HM							2.2 *	-0.4	62.8 *
HM %							6.7	-0.9	4.3

¹ DMS = Diferencia mínima significativa (Tukey con $\alpha = 0.05$). Medias de PPF (peso promedio por fruto), FTP (frutos totales por planta) y RTP (rendimiento total por planta).

Dentro de columna, medias con la misma letra son estadísticamente iguales.

² La heterosis media (HM) fue significativa con $\alpha \leq 0.05$ (*).

cos del sintético cuyos progenitores fueran estas 10 familias (J. Sahagún C., 1997)¹.

Aptitud combinatoria específica y heterosis de los híbridos

El híbrido 47, el de mayor RTP (Cuadro 3), fue también el que tuvo el mayor efecto de ACE, encontrándose que el efecto de ACE fue más importante que los de ACG de sus progenitores (Cuadro 5). Para PPF la craza de mayor ACE fue la 40 y para FTP fue la 30, aunque en el último carácter este tipo de efectos fue menos importante que los de ACG (Cuadro 5). La mayor expresión de los caracteres PPF y FTP en las cruzas no está directamente relacionado con los mayores efectos de ACE; sin embargo, la craza 47 fue la de mayor RTP y también presentó la más alta ACE, por lo que se puede decir que sus progenitores (F7 y F8) son la mejor opción para derivar líneas para un programa de mejoramiento por hibridación, ya que además de presentar una buena ACE, la F8 fue también el progenitor con mayor expresión para rendimiento, ACG y efecto varietal (Cuadro 4).

La heterosis respecto al progenitor medio (Cuadro 6) fue estadísticamente significativa ($\alpha \leq 0.05$) en las cruzas 12, 14, 16, 17, 19, 22, 23, 26, 27, 34, 40, 42 y 54 para PPF; en la craza 40 para FTP y en la craza 13 para RTP. Este parámetro fluctuó entre -5.7 y 25.5 % en PPF, -15.0 y 11.5 en FTP y -9.3 y 16.1 en RTP. En PPF y RTP en general la heterosis fue positiva, mientras que en FTP fue negativa. El no haber encontrado significancia en la heterosis para rendimiento en la craza de mayor RTP (47), sugiere que los efectos de ACG son más importantes que los de ACE, pudiéndose inferir que la aditividad es el tipo de acción génica predominante en la expresión de este carácter;

no obstante, la craza 47 presentó uno de los valores más altos (13.4 %), lo que resulta importante si se considera que uno de sus progenitores (F8) fue el de mayor rendimiento.

La heterosis respecto al mejor progenitor (Cuadro 6) no fue significativa en ninguna de las cruzas, en los tres caracteres estudiados. Esto se debió probablemente a que el conjunto de progenitores seleccionados son realmente de rendimiento alto y en los cuales sus efectos de ACG para rendimiento son los más importantes. Además, por su origen, los progenitores son genéticamente similares (Cuadro 1), por lo que no era de esperarse alta heterosis (Moll *et al.*, 1965). No obstante lo anterior, la craza 47 presentó 4.5 % más de RTP que la mejor familia de las diez evaluadas, lo que confirma nuevamente las ventajas de los progenitores F7 y F8. La heterosis respecto al mejor progenitor varió de -8.7 a 24.9, de -19.5 a 9.4, y de -13.9 a 10.6 %, en PPF, FTP y RTP, respectivamente.

Los efectos de heterosis específica (HE) sólo fueron significativos ($\alpha \leq 0.05$) en el carácter PPF (Cuadro 2). En este carácter, la craza con mayor efecto positivo (2.8) fue la 40, cuyos progenitores fueron F5 y F10, y la de menor efecto (-2.2) fue la 31 (Cuadro 7). Lo anterior indica que para FTP y RTP, en general, los efectos aditivos de los genes son más importantes que los no aditivos (de dominancia y epistáticos). En FTP la HE varió entre -4.3 (cruza 7) y 3.2 (cruza 30); en tanto que para RTP fluctuó entre -153.1 (cruza 7) y 170.7 (cruza 47), presentando esta última efectos negativos de heterosis varietal (-22.2), por lo que es una buena combinación específica de progenitores (Cuadro 7).

El híbrido interfamilial 47 (F7 x F8) fue el único que rindió más que la familia de mayor RTP, siendo también el que presentó el mayor efecto de ACE, uno de los de mayor heterosis

¹ J. Sahagún C. Departamento de Fitotecnia, UACH. 56230, Chapingo, México. Comunicación personal.

Cuadro 5. Efectos de aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE) de los 45 híbridos interfamiliares (Hij) de tomate de cáscara.

NC	Hij		PPF		FTP		RTP	
			ACG	ACE	ACG	ACE	ACG	ACE
2	1	2	-0.8	-0.9	-2.2	2.4	-88.0	57.1
3	1	3	-0.7	-0.1	-2.4	-0.3	-95.8	5.3
4	1	4	-1.0	-0.3	3.2	0.8	51.8	34.9
5	1	5	-0.8	0.1	-0.1	2.0	-30.9	29.9
6	1	6	-1.8	1.0	3.0	-2.0	5.2	14.9
7	1	7	1.1	-0.01	-0.7	-4.7	14.6	-158.3
8	1	8	0.6	-0.02	2.5	-4.2	115.4	-91.0
9	1	9	1.4	-0.5	-0.2	0.5	30.9	2.6
10	1	10	-0.0	1.0	2.0	-0.03	85.3	37.5
12	2	3	-1.0	0.3	-5.9	0.9	-205.9	44.6
13	2	4	-1.3	1.0	-0.3	3.9	-58.3	133.2
14	2	5	-1.1	0.8	-3.6	2.1	-141.0	116.0
15	2	6	-2.1	-0.3	-0.5	-1.7	-104.9	-58.6
16	2	7	0.8	1.7	-4.2	-1.7	-95.5	-0.9
17	2	8	0.3	1.5	-1.0	-2.1	5.3	-33.7
18	2	9	1.1	0.7	-3.7	-1.6	-79.2	-42.2
19	2	10	-0.3	0.2	-1.4	-0.7	-24.8	-31.4
21	3	4	-1.2	-0.2	-0.5	-1.1	-66.1	-16.5
22	3	5	-1.0	0.1	-3.8	-1.5	-148.8	-44.2
23	3	6	-2.0	2.9	-0.7	-0.7	-112.7	108.2
24	3	7	0.9	0.5	-4.4	2.0	-103.3	15.9
25	3	8	0.4	-0.9	-1.2	2.0	-2.5	-29.7
26	3	9	1.2	2.9	-3.9	-2.3	-87.0	38.2
27	3	10	-0.2	1.2	-1.7	-0.1	-32.6	56.4
29	4	5	-1.3	1.0	1.8	-0.8	-1.2	21.1
30	4	6	-2.3	-0.4	4.9	4.1	34.8	94.1
31	4	7	0.6	-2.5	1.2	0.5	44.2	-72.5
32	4	8	0.1	-0.2	4.4	-0.3	145.1	39.1
33	4	9	0.9	-1.6	1.7	-1.8	60.6	-119.1
34	4	10	-0.5	2.0	3.9	-0.3	115.0	45.1
36	5	6	-2.0	-1.2	1.6	0.4	-47.9	-50.5
37	5	7	0.9	-0.3	-2.1	-1.0	-38.4	-23.1
38	5	8	0.4	0.6	1.1	-1.6	62.4	-39.8
39	5	9	1.1	1.1	-1.5	0.2	-22.1	21.6
40	5	10	-0.2	4.2	0.7	-4.7	32.3	13.0
42	6	7	-0.2	2.1	1.0	-1.5	-2.4	69.9
43	6	8	-0.7	0.9	4.2	0.4	98.5	-5.7
44	6	9	0.1	-0.3	1.5	0.9	14.0	51.3
45	6	10	-1.3	-0.9	3.8	0.9	68.3	-12.9
47	7	8	2.2	1.9	0.5	3.2	107.9	174.7
48	7	9	3.0	-0.2	-2.1	2.6	23.4	60.4
49	7	10	1.6	-0.3	0.1	2.2	77.8	73.7
51	8	9	2.5	-1.9	1.0	3.3	124.2	29.0
52	8	10	1.1	-0.1	3.2	0.04	178.6	-36.4
54	9	10	1.9	1.3	0.6	-2.0	94.1	-7.2

NC = Número de cruce, PPF = Peso promedio por fruto, FTP = Frutos totales por planta, RTP = Rendimiento total por planta y Hij = Híbrido entre el i-ésimo y el j-ésimo progenitores, para $i \neq j$.

Cuadro 6. Heterosis porcentual (HP) respecto al progenitor medio (PM) y al mejor progenitor (MP) de cada uno de los 45 híbridos interfamiliares (Hij).

NC	Hij		HP _{PM}			HP _{MP}		
			PPF	FTP	RTP	PPF	FTP	RTP
2	1	2	1.3	3.1	6.2	-3.1	-8.1	-5.6
3	1	3	5.3	-4.5	2.4	-0.4	-14.0	-9.4
4	1	4	-1.5	1.4	3.8	-2.0	-0.2	2.0
5	1	5	5.3	-1.5	1.6	-0.1	-4.6	-3.6
6	1	6	6.1	-6.6	3.4	-0.6	-6.8	-2.3
7	1	7	2.2	-12.7	-9.3	-0.6	-19.5	-12.8
8	1	8	1.5	-11.3	-6.5	-0.6	-12.0	-10.6
9	1	9	0.1	-2.0	-0.4	-4.1	-7.6	-1.4
10	1	10	9.7	-5.3	3.5	4.7	-6.3	2.7
12	2	3	10.7 *	2.7	11.2	9.5	1.5	10.6
13	2	4	6.3	13.1	16.1 *	2.1	2.3	4.9
14	2	5	11.7 *	3.04	13.2	10.9	-5.4	5.8
15	2	6	6.4	-2.6	3.1	4.2	-13.4	-3.4
16	2	7	10.8 *	-2.1	6.0	3.2	-5.7	-2.3
17	2	8	9.8 *	-3.4	1.0	2.9	-13.2	-13.7
18	2	9	6.8	-3.0	0.9	-2.0	-8.5	-9.4
19	2	10	11.7 *	-3.01	3.5	11.4	-14.3	-8.6
21	3	4	4.0	-0.2	5.0	-1.1	-8.7	-5.6
22	3	5	10.9 *	-7.0	0.9	10.5	-13.7	-6.2
23	3	6	18.2 *	-1.8	15.9	17.0	-11.7	8.1
24	3	7	8.7	5.3	7.2	0.2	2.7	-1.7
25	3	8	3.7	4.3	1.1	-3.7	-5.4	-13.9
26	3	9	14.8 *	-6.2	6.7	4.4	-10.5	-4.7
27	3	10	16.5 *	-3.6	9.7	15.5	-13.9	-3.5
29	4	5	7.3	-1.5	5.0	2.4	-3.1	1.2
30	4	6	0.8	11.5	12.9	-5.1	9.4	8.4
31	4	7	-5.7	5.02	0.2	-8.7	-1.7	-2.0
32	4	8	0.1	2.5	5.0	-2.4	1.7	-1.3
33	4	9	-4.0	-1.2	-4.7	-8.4	-5.5	-5.3
34	4	10	12.1 *	-0.4	7.7	7.4	-3.0	5.1
36	5	6	4.3	-1.4	0.9	2.9	-4.8	0.5
37	5	7	5.9	-4.2	1.6	-2.1	-8.9	0.1
38	5	8	8.02	-5.7	-1.8	0.6	-7.9	-10.7
39	5	9	8.9	-2.5	2.8	-0.7	-5.2	-1.5
40	5	10	25.5 *	-15.0 *	3.9	24.9	-18.5	-2.2
42	6	7	11.3 *	-1.9	11.1	1.7	-9.7	9.0
43	6	8	7.0	1.7	3.1	-1.6	0.6	-6.6
44	6	9	3.2	2.3	7.7	-7.0	-3.8	2.8
45	6	10	7.2	-0.2	5.0	5.2	-1.0	-1.5
47	7	8	8.5	8.6	13.4	7.7	0.9	4.5
48	7	9	2.6	7.2	7.0	1.0	4.8	4.0
49	7	10	7.6	3.1	9.5	-0.06	-5.9	4.5
51	8	9	-2.7	7.5	2.4	-4.9	2.0	-3.1
52	8	10	7.7	-1.9	-0.02	0.8	-3.8	-3.7
54	9	10	11.4 *	-6.9	2.3	2.1	-13.2	0.5

* = Diferencia significativa con $\alpha \leq 0.05$, PPF = Peso promedio por fruto, FTP = Frutos totales por planta, RTP = Rendimiento total por planta, NC = Número de cruce, y Hij = Híbrido entre el i-ésimo y el j-ésimo progenitores, para $i \neq j$.

Cuadro 7. Efectos de heterosis varietal (HV) y específica (HE) en los 45 híbridos interfamiliares (Hij).

NC	Hij		PPF		FTP		RTP	
			HV	HE	HV	HE	HV	HE
2	1	2	-0.7	-1.1	-1.0	2.8	-33.3	56.8
3	1	3	-0.1	-0.4	-2.0	0.4	-35.4	5.7
4	1	4	-3.0	0.3	0.3	0.8	-42.5	37.7
5	1	5	-0.3	-0.2	-3.5	3.2	-85.7	47.1
6	1	6	-1.2	1.0	-1.3	-1.5	-23.3	11.2
7	1	7	-1.6	0.1	-1.0	-4.3	-49.9	-153.1
8	1	8	-1.9	0.2	-1.3	-3.7	-99.8	-69.2
9	1	9	-2.0	-0.2	-1.7	1.2	-89.3	21.0
10	1	10	0.6	0.4	-3.4	1.2	-50.6	42.9
12	2	3	1.7	-0.6	0.7	0.7	58.8	13.6
13	2	4	-1.2	1.1	3.0	3.0	51.7	104.5
14	2	5	1.5	-0.1	-0.8	2.4	8.5	101.7
15	2	6	0.6	-0.8	1.4	-2.1	70.9	-93.7
16	2	7	0.3	1.2	1.7	-2.2	44.3	-27.1
17	2	8	-0.1	1.2	1.4	-2.4	-5.6	-43.2
18	2	9	-0.2	0.3	1.1	-1.9	4.9	-55.3
19	2	10	2.4	-1.0	-0.7	-0.3	43.6	-57.3
21	3	4	-0.5	-0.4	2.0	-1.7	49.5	-44.4
22	3	5	2.2	-1.1	-1.8	-0.8	6.3	-57.7
23	3	6	1.3	2.1	0.4	-0.8	68.7	73.9
24	3	7	0.9	-0.2	0.7	1.8	42.1	-9.6
25	3	8	0.5	-1.5	0.4	1.9	-7.8	-38.5
26	3	9	0.5	2.4	0.04	-2.2	2.7	25.9
27	3	10	3.1	-0.2	-1.7	0.5	41.4	31.2
29	4	5	-0.7	0.9	0.6	-0.9	-0.8	9.9
30	4	6	-1.7	-0.3	2.7	3.2	61.6	62.1
31	4	7	-2.0	-2.2	3.0	-0.4	35.1	-95.6
32	4	8	-2.4	0.2	2.7	-1.1	-14.9	32.6
33	4	9	-2.5	-1.2	2.4	-2.5	-4.3	-129.0
34	4	10	0.2	1.6	0.7	-0.4	34.4	22.3
36	5	6	1.1	-2.0	-1.1	0.8	18.4	-68.0
37	5	7	0.7	-1.0	-0.7	-0.7	-8.2	-31.8
38	5	8	0.3	0.1	-1.1	-1.2	-58.1	-31.9
39	5	9	0.3	0.6	-1.4	0.7	-47.6	26.0
40	5	10	2.9	2.8	-3.1	-3.6	-8.9	4.5
42	6	7	-0.2	1.8	1.4	-1.9	54.3	40.4
43	6	8	-0.6	0.7	1.1	0.2	4.3	-18.6
44	6	9	-0.7	-0.5	0.7	0.8	14.8	34.9
45	6	10	1.9	-2.0	-1.0	1.3	53.6	-42.2
47	7	8	-1.0	1.8	1.4	2.8	-22.2	170.7
48	7	9	-1.0	-0.2	1.1	2.4	-11.7	52.9
49	7	10	1.6	-1.3	-0.6	2.4	27.0	53.3
51	8	9	-1.4	-1.8	0.7	3.1	-61.7	38.2
52	8	10	1.2	-0.9	-1.0	0.4	-22.9	-40.2
54	9	10	1.2	0.6	-1.3	-1.5	-12.4	-14.5

NC = Número de cruza; Hij = Híbrido entre el i-ésimo y el j-ésimo progenitores, para $i \neq j$; PPF = Peso promedio por fruto; FTP = Frutos totales por planta y RTP = Rendimiento total por planta.

respecto al progenitor medio (13.4 %) y el de mayor efecto de HE, teniendo además heterosis respecto al mejor progenitor de 4.5 %. Con base en esto, se puede inferir que los mejores progenitores para explotar los efectos no aditivos de los genes y obtener híbridos interfamiliares de alto rendimiento son F7 y F8, aunque se esperaría mayor heterosis cruzando familias de diferente origen, ya que a mayor divergencia genética de los progenitores de un híbrido, dentro de ciertos límites, su heterosis es mayor (Lonnquist y Gardner, 1961; Robinson y Moll, 1965; León y Lonnquist, 1978).

CONCLUSIONES

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. Para frutos totales por planta y rendimiento total por planta los efectos aditivos fueron más importantes que los no aditivos. Con base en el análisis de medias, ACG, ACE, heterosis varietal y heterosis específica, los mejores progenitores para un programa de selección recurrente recíproca son las familias F7 y F8. La heterosis interfamilial media fue significativa ($\alpha = 0.05$) en peso promedio por fruto (6.7 %) y rendimiento total por planta (4.3 %), lo que indica que existen híbridos interfamiliares que presentan mayor expresión que sus familias progenitoras en estos caracteres. La heterosis respecto al mejor progenitor no fue significativa ($\alpha = 0.05$) en ninguna de las cruzas, en los tres caracteres estudiados, aunque hubo un híbrido interfamilial que rindió más (4.5 %) que la mejor familia; esto último indica que el cruzamiento entre familias de diferente origen, o entre líneas endogámicas, produce mayor heterosis.

BIBLIOGRAFÍA

- Christie, B. R., and V. I. Shattuck. 1992. The diallel cross: Design, analysis, and use for plant breeding. *Plant Breeding Reviews* 9: 9-35.
- Crow, J. F. 1952. Dominance and overdominance. *In*: Gowen, J. W. (ed.). *Heterosis*. Iowa State College Press. Ames, Iowa. pp: 282 - 297.
- Falconer, D. S. 1986. *Introducción a la Genética Cuantitativa*. Trad. F. Márquez S. Editorial CECSA. 2a. Edición. México. 383 p.
- Gardner, C. O. y J. H. Lonnquist. 1966. *Teoría genético-estadística y procedimientos útiles para el estudio de las variedades y cruzamientos intervarietales de Maíz*. CIMMYT. Folleto de Investigación No. 2. 37 p.
- _____ and S. A. Eberhart. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22 (3): 439-452.
- _____ 1967. Simplified methods for estimating constants and computing sums of squares for a diallel cross analysis. *Fitotecnia Latinoamericana* 4 (2): 1-12.
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. Jour. Biol. Sciences*. 9: 463 - 493.
- Hallauer, A. R. and J. B. Miranda, Fo. 1981. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Iowa State University Press, Ames, Iowa. 468 p.
- León de, J. L. and J. H. Lonnquist. 1978. Heterosis in full-sibs within and between half-sib families in open-pollinated varieties of maize. *Crop Science* 18: 26-51.
- Lonnquist, J. H. and C. O. Gardner. 1961. Heterosis in intervarietal crosses in maize and its implication in breeding procedures. *Crop Science* 1 (3): 179-183.
- Márquez S., F. 1988. *Genotecnia Vegetal. Métodos Teoría Resultados*. Tomo II. AGT Editor. México. 665 p.

- Márquez-Sánchez, F.** 1992. On the yield prediction of composite varieties of maize. *Maydica* 37: 271-274.
- Moll, R. H., J. H. Lonnquist, J. Vélez-Fortuño and E. C. Johnson.** 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.). In: Memoria de la XL Reunión Anual. Interamerican Society for Tropical Horticulture. 13 al 19 de noviembre. Tuxtla Gutiérrez, Chis., México. p. 67.
- _____ y **F. Márquez S.** 1990. Mejoramiento genético de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo* 71/72: 85-88.
- Pérez-Grajales, M., J. Sahagún-Castellanos, A. Peña-Lomelí.** 1996. Estimación de varianza aditiva y heredabilidad en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). In: Memoria del XVI Congreso Nacional de Fitogenética. 6-11 de octubre. Montecillos, Texcoco, Edo. de México. p. 125.
- Robinson, H. F. y C. C. Cockerham.** 1965. Estimación y significado de los parámetros genéticos. *Fitotecnía Latinoamericana* 2 (1 y 2): 23-38.
- _____ y **R. H. Moll.** 1965. Procedimientos útiles para mejorar el comportamiento de cruces inter-variedades. *Fitotecnía Latinoamericana* 2 (1 y 2): 39-56.
- Sahagún C., J.** 1993. Funcionalidad de cuatro modelos para las evaluaciones genotípicas en series de experimentos. *Revista Fitotecnía Mexicana.* 16: 161-171.
- Saray M., C. R., A. Palacios A. y E. Villanueva.** 1978. Rendidora: una nueva variedad de tomate de cáscara. *El Campo* 54(1041): 17-21.
- Sprague, G. F. and L. A. Tatum.** 1942. General vs specific combining ability in single crosses of corn. *J. Am. Soc. of Agronomy* 34(10): 923-932.
- Stuber, C. W.** 1994. Heterosis in plant breeding. *Plant Breeding Reviews* 12: 227-251.
- Tsaftaris, S. A.** 1995. Molecular aspects of heterosis in plants. *Physiologia Plantarum* 94: 362-370.
- Wright, A. J.** 1985. Diallel designs, analysis, and reference populations. *Heredity* 54: 307-311.