



## GENERACIONES AVANZADAS DE UNA CRUZA DE *Solanum lycopersicum* × *S. habrochaites* COMO PORTAINJERTOS DE TOMATE

## ADVANCED GENERATIONS OF A *Solanum lycopersicum* × *S. habrochaites* CROSS AS TOMATO ROOTSTOCKS

Erika A. Cíntora-Martínez<sup>1</sup>, Ricardo Lobato-Ortiz<sup>1\*</sup>, J. Jesús García-Zavala<sup>1</sup>, Martha Hernández-Rodríguez<sup>1</sup>, Eduardo Rodríguez-Guzmán<sup>2</sup> y Serafín Cruz-Izquierdo<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Posgrado en Recursos Genéticos y Productividad-Genética, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. <sup>2</sup>Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Zapopan, Jalisco. México.

\*Autor de correspondencia (rlobato@colpos.mx)

### RESUMEN

El desarrollo de portainjertos es una importante contribución al mejoramiento del tomate; su uso hace posible conferir caracteres de resistencia sin sacrificar las cualidades agronómicas del germoplasma elite. En el presente estudio se realizó una evaluación agro-morfológica de familias  $F_3$  y  $F_4$  obtenidas del cruzamiento interespecífico entre las accesiones CP-L-S6 de *Solanum lycopersicum* y LA1223 de *S. habrochaites*, con el fin de estudiar su segregación transgresiva e identificar materiales con potencial de portainjerto; además, se caracterizaron mediante SSRs las plantas individuales sobresalientes que produjeron semilla. Los análisis de varianza y de correlaciones identificaron familias con raíces vigorosas y revelaron asociaciones entre esta característica y el contenido de sólidos solubles totales. Los materiales con mayor crecimiento radical presentaron reducción en el rendimiento y en los caracteres de fruto. La familia 1823 presentó la mayor masa radical y produjo la menor cantidad de semilla, lo que revela un intercambio entre las tasas de crecimiento meristemático por crecimiento reproductivo menos vigoroso. Se identificaron tres familias, 1818, 1823 y 1836, con posibilidades de ser seleccionadas en generaciones posteriores. El análisis de cinco de los marcadores muestreados reveló significancia entre los distintos genotipos para cinco variables evaluadas. Los marcadores SSR65 y SSR146 mostraron asociación con diámetro de tallo y biomasa de fruto.

**Palabras clave:** *Solanum habrochaites*, *Solanum lycopersicum*, generaciones avanzadas, marcadores SSR, mejoramiento de portainjertos.

### SUMMARY

The development of rootstocks is an important contribution to the improvement of tomato; its use makes it possible to confer resistance characters without sacrificing the agronomic qualities of elite germplasm. In this study an agro-morphological evaluation of  $F_3$  and  $F_4$  families, obtained from the interspecific cross between the accessions CP-L-S6 of *Solanum lycopersicum* and LA1223 of *S. habrochaites* was carried out, in order to study their transgressive segregation to identify materials with rootstock potential. In addition, outstanding individual plants that produced seed were characterized by using SSRs. The analyses of variance and correlations identified families with vigorous roots and revealed associations between this characteristic and total soluble solids content. Materials with the highest root growth showed reduction in yield and in the fruit traits. Family 1823 presented the highest root mass and produced the least amount of seed, revealing a compensation

of meristematic growth rates for less vigorous reproductive growth. Three families, 1818, 1823 and 1836 were identified with the possibility of being selected in later generations. The analysis of five of the sampled markers revealed significance between the different genotypes for five of the evaluated traits. Markers SSR65 and SSR146 showed association with stem diameter and fruit biomass.

**Index words:** *Solanum habrochaites*, *Solanum lycopersicum*, advanced generations, rootstock breeding, SSR markers.

### INTRODUCCIÓN

El tomate es una de las hortalizas más importantes en el mundo. En México su producción ha sido tan exitosa al grado que es el primer país exportador a nivel mundial, y de manera general, la productividad de este cultivo por unidad de superficie continúa creciendo. Las proyecciones para el año 2030 indican un aumento en el volumen cosechado, que continuará abasteciendo la demanda nacional e internacional (SAGARPA, 2017).

En el ámbito del fitomejoramiento, el incremento de tolerancia a factores bióticos y abióticos, así como el valor nutritivo y sensorial, requiere de un buen manejo y comprensión de la diversidad genética disponible (Bauchet y Causse, 2012).

Para contrarrestar el efecto negativo de los factores bióticos y abióticos se recurre a diferentes técnicas de producción, en las que existe una constante innovación. Una de éstas es el uso de portainjertos, con los cuales se busca conferir sistemas radicales abundantes, que permiten una mayor absorción de agua y nutrientes que, de manera consecuente, mejoren el rendimiento. Es importante estudiar el vigor potencial en el desarrollo de estos materiales, ya que se han registrado casos de injertos en los cuales las respuestas han sido contrarias

a lo deseable; es decir, hubo reducción en el crecimiento apical y en la biomasa seca de las púas (Garita *et al.*, 2018); en otros casos, algunas combinaciones afectaron negativamente el rendimiento (Kacjan Maršić y Osvald, 2004) y caracteres de fruto como contenido de ácido ascórbico, acidez titulable, contenido de sólidos solubles, fenoles totales y actividad antioxidante (Vrcek *et al.*, 2011).

Aunque por cuestiones de compatibilidad, el germoplasma utilizable queda limitado a algunas especies emparentadas, las generaciones  $F_1$  resultantes de cruzamientos interespecíficos a menudo resultan en portainjertos de alta calidad, los cuales incrementan la diversidad genética de los portainjertos. Aprovechando la consecuente heterosis, los patrones disponibles de manera comercial se originan, en su mayoría, a partir de cruzamientos de tomate cultivado (*S. lycopersicum* L.) con la especie silvestre *Solanum habrochaites* (King *et al.*, 2010); esta última posee una gran distribución altitudinal y es de particular interés por su resistencia a temperaturas sub-óptimas del suelo, las cuales inhiben el crecimiento radical en *S. lycopersicum* (Miltau *et al.*, 1986). Las características de raíz como tasa de crecimiento (Zamir y Gadish, 1987), volumen de savia secretada, transporte de iones de potasio ( $K^+$ ) (Brunet *et al.*, 1990) y absorción de iones de amonio ( $NH_4^+$ ) (Bloom *et al.*, 1998) hacen que éstas sean menos susceptibles a efectos de temperaturas bajas en comparación con las plantas del tomate cultivado (Bloom *et al.*, 2004).

Actualmente existen portainjertos de tomate que mejoran el rendimiento y calidad de fruto en aspectos como la coloración, forma de fruto, acidez titulable, sólidos solubles y materia seca (Kumar *et al.*, 2015); sin embargo, el costo de la semilla es elevado, alrededor de \$ 0.23 USD por semilla (Ahern Seeds, 2020), y su naturaleza híbrida limita su uso a un solo ciclo de producción. Si bien la meta es una producción uniforme de plántulas saludables a un precio razonable, algunos aspectos como la mano de obra intensiva, que es necesaria para injertar, un periodo de crecimiento más largo y el costo adicional de la semilla híbrida del portainjerto pueden disuadir a los productores de utilizar esta tecnología (Singh *et al.*, 2017). La necesidad de desarrollar un material de portainjerto estable, de fácil acceso y distribución entre productores hace excelso el estudio y aprovechamiento de la diversidad genética de los genotipos de tomate para este uso específico.

En investigaciones anteriores se ha logrado identificar recursos genéticos nativos (Velasco-Alvarado *et al.*, 2017) y exóticos prometedores para ser usados como portainjertos. Dentro de estos últimos destaca la accesión de *S. habrochaites* LA1223 (Velasco-Alvarado *et al.*, 2019), lo cual se logró utilizando líneas e híbridos de diversas

accesiones, estas últimas superaron en rendimiento a los materiales comerciales que fueron evaluados de manera conjunta; por lo anterior, es importante estudiar los individuos sobresalientes resultantes de tales cruzamientos. El objetivo de este estudio fue identificar, mediante caracterización morfológica y molecular, familias de generaciones avanzadas pertenecientes a una cruce entre *S. lycopersicum* y *S. habrochaites* para la formación de nuevos portainjertos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Material vegetal

Se evaluaron 37 familias generadas a partir de plantas seleccionadas (32 familias  $F_3$  y cinco familias  $F_4$ ) derivadas de un cruzamiento entre *S. lycopersicum* accesión CP-L-S6 y *S. habrochaites*, accesión LA1223; los progenitores, junto con la generación  $F_1$  resultante, fueron utilizados como testigos.

### Caracterización agro-morfológica

#### Manejo agronómico y diseño experimental

La caracterización agro-morfológica se llevó a cabo en el año 2018, en condiciones de invernadero, en Montecillo, Estado de México bajo un sistema de producción en hidroponía. La siembra de los materiales se realizó el día 25 de abril del 2018 en charolas de poliestireno con 200 cavidades; se usó peat moss (Kekkilä®, Vantaa, Finlandia) como sustrato. A los 15 días después de la emergencia de plántulas se aplicó riego con solución Steiner (Steiner, 1984) al 25 %.

El trasplante se realizó a los 45 días después de la siembra, como contenedores se usaron bolsas negras de polietileno con capacidad de 12 L, se utilizó arena volcánica (2-12 mm de diámetro) como sustrato. El riego se aplicó con solución Steiner al 100 % a un pH de 5. El diseño experimental fue completamente al azar con dos repeticiones, la unidad experimental fue un grupo de ocho plantas. Las plantas se condujeron con poda a un solo tallo principal mediante la eliminación de chupones y despunte a los 90 días después de trasplante.

Se realizaron aspersiones con BeLeaf® (Flonicamid, FMC), Ampligo (Lambdalclotrina + clorantraniliprol) y aplicaciones en el riego de Confidor® (Imidacloprid, Bayer) para el control de *Bemisia tabaci* cuando se detectaban brotes, aspersiones preventivas con oxiclورو de cobre (Cupravit®, Bayer) y Kasugamicina (Kasumin®, Arysta Life Sciences) para el control de *Clavibacter michiganensis*, Boscalid + Pyraclostrobin (Cabrio C®, BASF) y Azoxystrobin

+ Difenconazol (Amistar Gold®, Syngenta) para el control de *Alternaria solani* y *Oidium* spp. dentro de las primeras 48 horas después de que se presentaron síntomas de estas enfermedades.

### Caracteres evaluados

Se evaluaron las siguientes variables: 1) días a floración del primer racimo (DF), 2) altura a los 90 días después del trasplante (ddt, AP90) en cm, con un flexómetro, 3) diámetro del tallo (DT) en mm, con un pie de rey digital (Truper® Caldi-6MP, México), 4) biomasa de frutos (BPF), 5) sólidos solubles totales (SST, °Brix) con un refractómetro digital (ATAGO®, PAL-1, Tokio, Japón), 6) semillas por fruto (SF), 7) biomasa seca de raíz (BR) en g, 8) biomasa total de frutos (BT) en g, con una balanza granataria digital (AWS®, Cumming, GA, EUA) y 9) biomasa de frutos cosechados de cada planta en g, con una balanza digital (Torrey®, México). Los caracteres de fruto fueron evaluados en cinco frutos del tercer racimo de cada planta.

### Caracterización molecular

Para la extracción de ácidos nucleicos, se cosecharon ápices de 72 plantas individuales pertenecientes a las generaciones  $F_3$  y  $F_4$  que produjeron semilla, junto con ápices vegetativos de los progenitores y materiales  $F_1$  (Maxifort y la generación  $F_1$ ) como controles en la amplificación, para un total de 76 individuos.

La extracción de ADN se realizó mediante un protocolo a base de CTAB, modificado por Bernatzky y Tanksley (1986) y tratado con RNasa A (10 mg mL<sup>-1</sup>). La calidad de

cada extracción (2 µL) se evaluó en gel de agarosa de baja EEO (Sigma®, St. Louis MO, EUA) al 1 %, preparados con buffer TBE (Tris-borato-EDTA) 1x y teñidos con bromuro de etidio (1 µg mL<sup>-1</sup>). Una vez que se verificó la calidad del ADN genómico, se cuantificaron los ácidos nucleicos con un espectrofotómetro NanoDrop 2000® (ThermoScientific, Waltham, MA, EUA). Posteriormente, el ADN de las muestras fue diluido a soluciones de trabajo en TE pH 8.0 a una concentración de 40 ng µL<sup>-1</sup> en placas de 96 pozos.

La reacción en cadena de la polimerasa fue optimizada mediante PCR de gradiente para 12 pares de iniciadores (Cuadro 1) que flanquean secuencias microsatelitales (Fernandez-Pozo *et al.*, 2015). El volumen final de cada reacción individual fue de 15 µL: 6.6 µL de agua grado biología molecular, 2.25 µL de solución amortiguadora 10x, 1.2 µL de dNTPs a 2.5 mM cada uno (Thermo Scientific, USA), 0.6 µL de cloruro de Magnesio 50 mM, 1.5 µL de iniciadores a 2 µM, 0.15 µL de Taq-ADN polimerasa (0.75 U) (Invitrogen, Brasil) y se añadieron 2.7 µL (108 ng) de ADN molde.

La amplificación se realizó en un termociclador GeneAmp® 9700 (Applied Biosystems, Singapur), con el programa de PCR touchdown (Don *et al.*, 1991) siguiente: un ciclo de desnaturalización a 94 °C durante 1 min, seguido de ocho ciclos de tres etapas, la primera a 94 °C por 1 min para desnaturalización, seguido por 60 s a Y °C (Y = T<sub>m</sub> + 4 °C) para alineación de iniciadores; posteriormente, por 1 min a 72 °C para extensión. En cada uno de estos ciclos se disminuyó la temperatura de alineación por 0.5 °C hasta llegar a la T<sub>m</sub> del marcador; posteriormente, se realizaron 30 ciclos de tres etapas, la primera a 94 °C durante 1 min,

**Cuadro 1. SSRs empleados para la genotipificación de plantas individuales.**

Locus	Cromosoma	Unidad repetitiva	TF (pb)	Tm (°C)
SSR42	1	CTT(6)	182	52
SSR65	1	AG(5) TG(7)	230	52
SSR5	2	CAA(6)	196	60
SSR349A	2	ATAAAA (2) TA (11)	241	60
SSR111	3	TC(6) TCTG(6)	188	52
SSR320	3	AT(12)	171	52
SSR146	4	AT(7) CAT(5)	243	60
SSR306	4	ATT(7)	258	52
SSR162	5	TA (14)	224	50
SSR115	5	AT(16)	211	56
SSR63	8	AT(39)	250	50
SSR38	8	TCT(8)	237	50

TF: tamaño de fragmento, Tm: Temperatura de alineamiento. Fuente: Fernandez-Pozo *et al.* (2015).

seguida por 60 s a Tm (Cuadro 1) y la tercera etapa a 72 °C durante 1 min. Al final de estos 30 ciclos, se realizó uno de extensión final a 72 °C durante 5 min; de ahí, las reacciones fueron enfriadas a 10 °C y su señal de amplificación se evaluó en geles de agarosa al 1 % (Sigma®, St. Louis MO, EUA).

Los patrones de bandeo se obtuvieron mediante electroforesis vertical (MG33-1063, CBS Scientific®, San Diego, CA, EUA) en geles de acrilamida no desnaturalizante al 8% (CIMMYT, 2006). Los fragmentos fueron separados durante 150 min a 250 V; posteriormente, el revelado se realizó mediante tinción con AgNO<sub>3</sub> (Sigma®, St. Louis, MO, EUA) siguiendo el protocolo descrito por el CIMMYT (2006). Los geles resultantes, fueron fotografiados con un transiluminador (MiniBis Pro 16 mm, DNR Bio-Imaging Systems®, Jerusalem, Israel) y los genotipos para cada locus se registraron de manera visual.

Análisis estadístico

Análisis agro-morfológico

Se realizó análisis de varianza (ANOVA) a los datos de las variables evaluadas, el cual incluyó 17 familias de generaciones avanzadas (F<sub>3</sub> y F<sub>4</sub>), que fueron aquellas que produjeron semilla, junto con los progenitores, y la primera generación filial (F<sub>1</sub>). El análisis se realizó a nivel de entradas individuales, entre progenitores, entre generaciones avanzadas y entre grupos (generaciones, progenitores y testigo F<sub>1</sub>). En los casos donde se obtuvieron diferencias significativas, se realizó la prueba de comparación de medias Tukey (P ≤ 0.05); posteriormente, la información de la totalidad de entradas se utilizó para obtener los coeficientes de Pearson y establecer correlaciones entre las variables evaluadas, en especial las de mayor interés para calidad de portainjerto.

Análisis genético

Se evaluaron los datos genotípicos de las plantas individuales, se realizó el análisis simple de marcadores bajo la metodología ANOVA para las 72 plantas individuales estudiadas, excluyendo los controles. Dicho análisis fue realizado para cada marcador, con respecto a cada característica morfológica evaluada, la ecuación lineal usada fue:

$$Y = \mu + f \text{ (marcador)} + e$$

La ecuación describe el efecto del genotipo detectado en cada loci. Nuevamente, en los casos en que se detectó significancia entre los marcadores con respecto a las variables, se realizó la prueba de comparación de medias de Tukey (P ≤ 0.05). Todos los análisis fueron realizados con el software SAS® versión 8.0 (SAS Institute, 2002).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis agro-morfológico

El análisis de varianza particionado (Cuadro 2) detectó efecto altamente significativo (P ≤ 0.01) para todas las variables evaluadas a nivel de entradas, salvo para el diámetro de tallo, al igual que en las generaciones avanzadas. Entre progenitores se encontró efecto significativo en la altura a los 90 ddt, sólidos solubles totales, semillas por fruto, biomasa de raíz y biomasa total de frutos. A nivel de grupos, el análisis reveló efecto significativo en la biomasa promedio del fruto, sólidos solubles totales, semillas por fruto y en la biomasa total de frutos.

Cuadro 2. Cuadrados medios en particiones de los materiales evaluados fenotípicamente.

FV	GL	DF	AP90 (cm)	DT (mm)	BPF (g)	SST (°Bx)	SF	BR (g)	BT (g)
Repeticiones	1	0.4	756.9	0.46	8.399	1.075	11.025	0.605	1134.225
Entradas	19	98.6**	2778.757**	4.04	256**	10.031**	1127.277**	33.471**	68284.962**
Progenitores	1	2.25	4096*	0.07	2583.18	35.64*	2450.25**	30.195*	648830.25*
G. Avanzadas	16	107.029*	2654.341**	4.065	31.033**	7.281**	879.716**	32.819**	14110.047**
Grupos	2	79.339	3115.464	5.829	892.143**	19.225*	2446.277*	40.318	211411.63**
Error	19	29.821	313.636	3.553	7.998	1.571	65.972	5.551	1227.278
CV (%)		6.485	8.225	14.203	35.054	13.096	21.416	23.846	28.97

\*\* : significancia con P ≤ 0.01, \* : significancia con P ≤ 0.05. DF: días a floración, AP90: altura a los 90 días después de trasplante, DT: diámetro del tallo a un metro de altura, BPF: biomasa promedio de frutos, SST: sólidos solubles totales, SF: semillas por fruto, BR: biomasa seca de la raíz, BT: biomasa total de frutos.

### Días a floración

La familia  $F_3$  1832, registró la menor media (73 días), junto con las familias  $F_3$  1833 (75 días), 1834 (76.5 días), la familia  $F_4$  1843 (77 días) y la generación  $F_1$  (77 días); el germoplasma paterno LA1223 (80.5 días) resultó estadísticamente diferente de la familia 1827 (103 días), que fue la más tardía. Entre progenitores y a nivel de grupos no se detectaron diferencias, mientras que en las generaciones avanzadas las diferencias fueron significativas. Las familias 1832, 1833, 1834 y 1843 fueron las más precoces, aunque difirieron estadísticamente únicamente de la entrada 1827 (Cuadro 3). En la mayoría de los cruzamientos de tomate, la heterosis para floración tendió a ser positiva (Hernández-Bautista *et al.*, 2014); ésto se corroboró en la generación  $F_1$  de este cruzamiento, que fue más precoz que sus progenitores. En sus etapas iniciales, la floración establece competencia con el crecimiento vegetativo, aunque bajo condiciones de fotoestrés, el

crecimiento vegetativo presenta una mayor demanda fisiológica que conduce al aborto de inflorescencias (Kinet, 1977); inversamente, restricciones del crecimiento vegetativo en la raíz y en ápices incrementan el desarrollo floral (Wright, 1989). Esta competencia entre órganos vegetativos y reproductivos impacta negativamente sobre el crecimiento de la raíz (Hurd *et al.*, 1979). Si entre las principales cualidades de los portainjertos se procura que los sistemas radicales sean vigorosos, necesariamente se debe seleccionar a favor del crecimiento vegetativo, lo cual implicaría una floración tardía.

Los coeficientes de Pearson, por otra parte, indicaron una correlación negativa entre el número de días a floración y la altura de planta a los 90 días después del trasplante (Cuadro 4), lo cual indica que las familias evaluadas equilibran su crecimiento vegetativo y reproductivo, por lo que las familias precoces serán candidatas a selección.

**Cuadro 3. Comparación de medias haciendo distinción entre entradas**

Entrada	DF	AP90 (cm)	DT (mm)	BPF (g)	SST (°Brix)	SF (semillas)	BR (g)	BT (g)
LA1223 (PM)	80.50 b	229.50 abc	11.795 a	2.54 c	12.075 abc	95.00 a	10.745 bcd	25.00 e
CP-L-S6 (PF)	82.00 ab	165.50 cd	11.53 a	53.365 a	6.105 e	45.50 bcd	5.25 d	830.50 a
$F_1$	77.00 b	265.00 a	13.20 a	9.425 bc	13.83 a	23.50 c-f	15.625 abc	132.50 cde
1813 <sup>†</sup>	88.50 ab	223.50 abc	13.14 a	7.435 bc	8.4 b-e	14.50 def	6.50 cd	130.00 cde
1814 <sup>†</sup>	87.00 ab	163.50 cd	16.425 a	18.515 b	6.73 ed	48.50 bc	9.00 bcd	317.50 b
1817 <sup>†</sup>	86.00 ab	182.00 bcd	14.165 a	8.995 cb	9.485 a-e	54.00 bc	9.00 bcd	207.50 bc
1818 <sup>†</sup>	91.50 ab	204.00 abc	14.165 a	6.27 c	13.03 ab	67.00 ab	17.00 ab	85.00 cde
1823 <sup>†</sup>	88.00 ab	231.00 abc	13.655 a	2.935 c	11.815 a-d	3.50 f	21.50 a	20.00 e
1827 <sup>†</sup>	103.00 a	130.00 d	14.015 a	6.385 c	8.165 b-e	68.50 ab	10.00 bcd	32.50 e
1828 <sup>†</sup>	81.00 ab	210.00 abc	11.69 a	5.68 c	9.645 a-e	45.00 bcd	10.50 bcd	92.50 cde
1830 <sup>†</sup>	87.00 ab	226.50 abc	12.36 a	7.90 bc	8.725 b-e	35.50 b-f	10.00 bcd	180.00 bce
1831 <sup>†</sup>	83.00 ab	164.50 cd	12.435 a	3.84 c	10.29 a-e	51.50 bc	9.00 bcd	22.50 e
1832 <sup>†</sup>	73.00 b	265.00 a	13.765 a	0.785 c	8.685 b-e	15.00 def	7.00 cd	7.50 e
1833 <sup>†</sup>	75.00 b	240.00 ab	14.69 a	6.00 c	9.055 a-e	40.50 b-e	8.00 bcd	115.00 cde
1834 <sup>†</sup>	76.50 b	233.50 abc	11.725 a	3.835 c	6.49 e	36.50 b-f	7.00 cd	60.00 ed
1835 <sup>†</sup>	81.50 ab	198.00 a-d	11.535 a	3.485 c	10.915 a-e	7.50 ef	6.00 d	25.00 e
1836 <sup>†</sup>	90.00 ab	245.50 ab	16.01 a	3.465 c	8.31 b-e	24.00 c-f	12.00 a-d	47.50 ed
1837 <sup>†</sup>	87.50 ab	238.00 ab	14.075 a	2.915 c	7.1 cde	8.00 ef	6.50 cd	30.00 e
1843 <sup>††</sup>	77.00 b	241.00 ab	12.52 a	3.15 c	12.56 ab	53.50 bc	6.50 cd	30.00 e
1844 <sup>††</sup>	89.00 ab	250.00 ab	12.56 a	4.435 c	10.05 a-e	21.50 c-f	10.0 bcd	28.00 e

Medias con letras iguales en las columnas no son estadísticamente diferentes (Tukey,  $P \leq 0.05$ ). <sup>†</sup>: familia  $F_3$ , <sup>††</sup>: familia  $F_4$ , PM: progenitor masculino, PF: progenitor femenino, DF: días a floración, AP90: altura a los 90 DDT, DT: diámetro del tallo a 1 m de altura, BPF: biomasa promedio de frutos, SST: sólidos solubles totales, SF: semillas por fruto, BR: biomasa seca de la raíz, BT: biomasa total de frutos.

Cuadro 4. Coeficientes de correlación de Pearson y su significancia estadística.

	DF	AP90 (cm)	DT (mm)	BPF (g)	SST (°Brix)	SF (semillas)	BR (g)	BT (g)
DF	1.0000							
AP90 (cm)	-0.4248**	1.0000						
DT (mm)	0.2863	0.0220	1.0000					
BPF (g)	-0.0034	-0.4139**	-0.1000	1.0000				
SST (°Brix)	-0.1042	0.2471	-0.1777	-0.3794*	1.0000			
SF (semillas)	0.0905	-0.4024*	0.0118	0.1249	0.1291	1.0000		
BR (g)	0.2834	0.1579	0.1485	-0.2127	0.4656**	0.0216	1.0000	
BT (g)	-0.0284	-0.3612*	-0.0138	0.9638**	-0.4042**	0.1439	-0.2270	1.0000

\*\* : significancia con  $P \leq 0.01$ , \* : significancia con  $P \leq 0.05$ , DF: días a floración, AP90: altura a los 90 DDT, DT: diámetro del tallo a 1 m de altura, BPF: biomasa promedio de frutos, SST: sólidos solubles totales, SF: semillas por fruto, BR: biomasa seca de la raíz, BT: biomasa total de frutos.

Altura de planta a los 90 días después del trasplante

La altura de planta fue afectada significativamente por las entradas, los progenitores y por la generación de fitomejoramiento (Cuadro 2). La comparación de medias encontró que la familia F<sub>3</sub> 1832 (265 cm), junto con el testigo F<sub>1</sub> (265 cm) fueron significativamente superiores que las entradas 1814, 1817, 1831, 1827 y el progenitor materno CP-L-S6 (Cuadro 3). El crecimiento vegetal es un carácter influenciado por varios factores como el genotipo, condiciones ambientales, la nutrición proporcionada y actividades hormonales (Martínez-Ballesta *et al.*, 2010); estas últimas determinan si una planta activa el metabolismo de reproducción (floración y posterior formación de frutos) o bien, opta por continuar creciendo vegetativamente. La producción de biomasa a partir de fotosintatos acumulados da lugar al follaje, tallos, raíces y demás órganos vegetativos, para posteriormente dar lugar a la formación y desarrollo de frutos a partir de yemas florales (Wang *et al.*, 2020). En el caso de los portainjertos que destacan por su vigor, es deseable seleccionar materiales que se enfocan en el desarrollo vegetativo, por lo que son ideales las plantas con mayor altura; además de los días a floración, esta variable correlacionó de manera negativa con la biomasa promedio de frutos, el número de semillas por fruto y con la biomasa total (Cuadro 4).

Diámetro de tallo

No se detectaron diferencias significativas entre las familias y generaciones evaluadas para esta variable (Cuadro 3). Al momento de unir un portainjerto con una púa se modifica la morfología del sistema vascular cuando se forma la unión entre ambos materiales (Martínez-Ballesta *et al.*, 2010). La formación de un callo entre la púa y el portainjerto y la diferenciación del nuevo tejido vascular de estas células callo, junto con la producción de xilema y floema secundarios, es esencial para una buena

interacción entre el injerto y el portainjerto (Hartmann *et al.*, 1997). Dado que el diámetro de los tallos no mostró diferencias significativas entre familias y tampoco se detectaron correlaciones significativas entre variables (Cuadro 4), no es factible utilizar este carácter como criterio de selección.

Biomasa promedio de frutos

La biomasa de los frutos presentó diferencias significativas en todos los niveles del análisis, salvo entre progenitores (Cuadro 2). A nivel de entradas, el progenitor materno CP-L-S6 presentó la mayor biomasa de frutos y probó ser estadísticamente diferente a todas las demás entradas (Cuadro 3). La entrada 1814, correspondiente a una familia F<sub>3</sub>, presentó diferencias significativas con las entradas que tuvieron promedios iguales o menores a 6.38 g (Cuadro 3). Fisiológicamente, el desarrollo de frutos constituye una modificación que redirige la translocación de asimilados hacia los órganos reproductivos. En etapas tempranas de fructificación, el crecimiento radical es afectado de manera negativa (Hurd *et al.*, 1979), y si el desarrollo de frutos se retrasa, se induce un mayor desarrollo vegetativo que a su vez, dará lugar a una mayor capacidad fotosintética. Por ello, la selección de material de portainjerto se realiza en contra de un mayor tamaño de fruto; ergo, las familias candidatas para selección tendrán frutos de baja biomasa.

Para esta variable, además de correlacionarse negativamente, con la altura de planta a los 90 ddt, se encontró una correlación negativa con los sólidos solubles totales y lógicamente, con la biomasa total (Cuadro 4); ésto indica que un material con potencial de uso como portainjerto producirá frutos con baja biomasa y altos valores de sólidos solubles.

### Sólidos solubles totales

Como se describió previamente, el análisis particionado encontró diferencias significativas en la concentración de sólidos en los frutos a los cuatro niveles evaluados: entre entradas, progenitores, generaciones avanzadas y grupos (Cuadro 2). Las entradas con menor concentración fueron la familia 1834 y el progenitor materno CP-L-S6, que resultaron estadísticamente inferiores al híbrido  $F_1$ , las familias 1843 y 1818, el progenitor paterno LA1223 y la familia 1823 (Cuadro 3). Para esta variable, las interacciones entre diferentes combinaciones de injerto y portainjerto fluctuaron entre positivas, neutrales y negativas (Davis *et al.*, 2008; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2014). Un alto contenido de sólidos solubles totales está asociado con una mayor capacidad de absorción o traslocación de nutrientes, cualidad deseable en los portainjertos, por lo que las familias que registraron mayores valores de SST serán consideradas candidatas a la selección.

En este estudio se detectó una correlación negativa con biomasa promedio de fruto y se detectaron coeficientes altamente significativos para esta variable con la biomasa de raíz y la biomasa total de frutos (Cuadro 4). De acuerdo con De Souza *et al.* (2012), si entre dos caracteres se demuestra que existe una correlación alta, es posible obtener ganancia genética en uno de ellos al realizar selección indirecta para el otro carácter; esto es de gran ventaja cuando se trata de caracteres altamente cuantitativos, o bien, con baja heredabilidad.

### Semillas por fruto

En los cuatro niveles de análisis se encontró significancia (Cuadro 2). A nivel de entradas, el progenitor paterno LA1223 presentó el mayor número de semillas por fruto (95) y probó ser estadísticamente superior a las entradas con media igual o menor a 54 semillas por fruto (Cuadro 3). Las familias 1827 y 1818 produjeron 43 semillas o más que aquellas entradas con 24 o menos semillas por fruto (ocho familias). Entre familias, la 1827, que también fue la más tardía, fue significativamente superior a aquellas con medias iguales o menores que 24 semillas por fruto (Cuadro 3). La familia 1823 fue la de menor número de semillas por fruto (3.5 semillas). En la mayoría de los cruzamientos interespecíficos, con excepción de aquellos con *S. pimpinellifolium*, que se utiliza para ampliar la base genética del tomate cultivado (Parra-Gómez *et al.*, 2016), es común observar disminución de la fertilidad conforme se avanza en las generaciones. La esterilidad consiguiente, puede ser cromosómica o génica, mientras que la esterilidad completa puede deberse a factores genéticos (Kalloo, 1991). Dentro del clado *Lycopersicon*, el establecimiento de barreras que restringen el flujo de genes

es un aspecto fundamental de la especiación, y la especie *S. habrochaites* constituye un modelo útil en estudios donde surgen barreras reproductivas entre poblaciones (Bedinger *et al.*, 2010); sin embargo, en el mejoramiento de portainjertos por el método de hibridación, estas barreras representan un obstáculo para el desarrollo de líneas, ya que se presenta una disminución de fertilidad. En el caso de portainjertos comerciales, esto no constituye mayor dificultad, ya que no se busca fertilidad más allá de la generación  $F_1$ . Una posible alternativa a la escasez de producción de semilla podría ser la propagación vegetativa del material seleccionado (e.g. esquejes).

### Biomasa seca de raíz

En este carácter se detectó significancia en tres niveles del análisis (Cuadro 2). A nivel de entradas, la prueba de Tukey determinó que la familia 1823 (21.5 g), que registró la mayor masa radical, fue estadísticamente similar a la familia  $F_3$  1818 (17 g), a la entrada 1805 que corresponde a la generación  $F_1$  (15.625 g) y a la familia  $F_3$  1836 (12 g). En resumen, las familias 1823, 1818 y 1836 destacaron por sus sistemas radicales y fueron similares a la  $F_1$ , lo que da pauta a evaluaciones en generaciones futuras. En el caso del mejoramiento de portainjertos, el aumento en la masa radical repercute de manera positiva en la capacidad de absorción de nutrientes y agua (Asins *et al.*, 2010), por lo que es posible realizar preselección para este carácter en plantas sin injertar (Zijlstra y Nijs, 1987), aunque es necesario experimentar para describir los efectos de estos materiales sobre las púas. La incompatibilidad entre un patrón y una púa puede inducir sobrecrecimientos, o bien, crecimiento escaso que puede conducir a que el transporte de agua y nutrientes sea insuficiente (Davis *et al.*, 2008), por lo que es necesario realizar más estudios referentes a la interacción parte aérea-portainjerto para estas familias, además de mantener o mejorar su fertilidad, ya que la familia 1823, sobresaliente para este carácter, fue también la que produjo menos semillas por fruto. Como se mencionó anteriormente, la correlación altamente significativa entre esta variable y los sólidos solubles totales puede utilizarse como criterio de selección.

### Biomasa total de frutos

Se observaron diferencias significativas en los cuatro niveles de análisis (Cuadro 2). A nivel de entradas, el progenitor materno CP-L-S6 destacó por producir el mayor volumen de fruto, y la prueba de comparación de medias lo categorizó como estadísticamente superior al resto de entradas (Cuadro 3). Las familias  $F_3$  que presentaron medias mayores fueron la 1814 (317.5 g), la 1817 (207.5 g) y la 1830 (180 g), que fueron estadísticamente iguales entre sí. Es necesario reiterar que un mayor rendimiento

de frutos antagoniza con el crecimiento vegetativo; las familias con mejor desempeño para calidad de portainjerto son las de menor rendimiento y mayor biomasa radical, en particular las familias 1823, 1818 y 1836. Las correlaciones negativas entre este carácter y otros de naturaleza vegetativa reafirman el planteamiento de que los portainjertos tendrán bajos rendimientos (Cuadro 4).

### Análisis genético

Los análisis de varianza entre marcadores y variables evaluadas encontraron diferencias significativas en cinco marcadores, para cinco caracteres (Cuadro 5).

### Días a floración

El análisis de marcadores con respecto a los días de floración detectó diferencias altamente significativas ( $P \leq 0.01$ ) con los loci SSR349A y SSR111, situados en los cromosomas 2 y 3, respectivamente. Para el locus SSR349A la prueba de medias de Tukey detectó diferencias significativas entre individuos precoces con el genotipo silvestre (78.41 días), individuos heterocigóticos (85.12 días) y homocigóticos (88.35 días) para el alelo de *S. lycopersicum*, sin diferencias estadísticas entre estos últimos dos genotipos. Para el locus SSR111, la comparación de medias encontró diferencias significativas entre individuos homocigóticos para el alelo domesticado (89.76 días) e individuos heterocigóticos (82.73 días), mientras que los homocigóticos silvestres fueron estadísticamente similares a ambos (89 días) (Cuadro 6).

### Altura de planta a los 90 días después de trasplante

En materia de análisis de marcadores se encontró significancia con el locus SSR42. La prueba de comparación de medias encontró que las plantas individuales con el genotipo homocigótico para el alelo silvestre (227.97 cm) mostraron alturas significativamente mayores a los individuos heterocigóticos (200 cm) y homocigóticos (196.43 cm) para el alelo de *S. lycopersicum*. Estos dos últimos no presentaron diferencias significativas entre sí (Cuadro 6).

### Diámetro de tallo

Dos loci muestreados mostraron relación significativa con los diferentes genotipos, el locus SSR65 ( $P \leq 0.01$ ), ubicado en el cromosoma 1 y el SSR146 ( $P \leq 0.05$ ), localizado en el cromosoma 4. En el caso del SSR65, la media de los individuos heterocigóticos (15.28 mm) fue significativamente diferente a los diámetros promedio de los individuos homocigóticos para el alelo silvestre (12.81 mm) y el domesticado (12.90 mm), mismos que no difirieron entre sí. Para el locus SSR146 la comparación de medias probó nuevamente que los individuos heterocigóticos (14.36 mm) fueron estadísticamente diferentes con respecto al diámetro de tallo de los individuos homocigóticos para ambos alelos domesticados (12.93 mm) y silvestres (12.34 mm). Los homocigóticos, reiteradamente, no fueron significativamente diferentes entre sí (Cuadro 6).

### Biomasa promedio de frutos

Para esta variable se encontraron diferencias significativas en dos de los loci muestreados, SSR65 y

**Cuadro 5. Cuadrados medios de variables para cada locus evaluado.**

Locus	DF	AP90	DT	BPF	SST	SF	BR	BT
SSR42	408.64	15,667.33*	9.12	9.13	3.21	1494.28	98.02	37817.63
SSR65	394.41	3083.32	88.88**	88.89**	2.45	4872.82	23.55	64,431.70*
SSR5	390.23	1033.42	12.42	12.41	2.81	86.28	13.95	53,242.78
SSR349A	831.14**	6106.97	10.83	10.83	4.22	641.29	42.53	87197.85
SSR111	812.55**	2634.9	9.36	9.36	6.29	2263.94	10.8	17706.69
SSR320	219.14	2325.47	14.97	14.97	20.7	198.48	10.11	30241.44
SSR146	22.25	2327.52	49.21*	49.22*	4.19	2724.68	47.27	33407.75
SSR306	210.97	7174.71	15.59	15.6	10.06	2678.51	61.24	2219.45
SSR162	77.96	6370.26	1.4	1.41	23.2	986.04	0.72	13189.17
SSR115	257.49	2832.22	29.94	29.93	1.51	83.76	12.98	22182.49
SSR63	63.69	5545.22	15.8	15.8	7.15	719.83	97.08	17246.8
SSR38	93.98	5760.42	39.1	39.11	6.6	756.86	75.64	23409.51

\*\* : significancia con  $P \leq 0.01$ , \* : significancia con  $P \leq 0.05$ , DF: días a floración, AP90: altura a los 90 DDT, DT: diámetro del tallo a 1 m de altura, BPF: biomasa promedio de frutos, SST: sólidos solubles totales, SF: semillas por fruto, BR: biomasa seca de la raíz, BT: biomasa total de frutos.

**Cuadro 6. Comparación de medias entre genotipos de marcadores y variables donde se detectó significancia.**

Genotipo	Loci							
	DF		AP90 (cm)	DT (mm)		BPF (g)		BT (g)
	SSR349A	SSR111	SSR42	SSR65	SSR146	SSR65	SSR146	SSR65
AA	88.35 a	89.76 a	196.43 b	12.90 b	12.93 a (b) <sup>+</sup>	12.9 b	12.93 a (b)	51.23 b
Aa	85.12 a	82.73 b	200.37 b	15.28 a	14.36 a (a)	15.28 a	14.36 a (a)	173.71 a
aa	78.41 b	89.00 ab	227.97 a	12.81 b	12.34 a (b)	12.81 b	12.34 a (b)	102.20 ab

Medias con letras iguales no son estadísticamente diferentes (Tukey,  $\leq 0.05$ ), <sup>+</sup>Agrupaciones en paréntesis se obtuvieron por pruebas de contraste. DF: días a floración, AP90: altura a los 90 DDT, DT: diámetro del tallo a 1 m de altura, BPF: biomasa promedio de frutos, BT: biomasa total de frutos.

SSR146, al igual que en el diámetro de tallo. En el locus SSR65 nuevamente los individuos heterocigóticos (15.28 g) fueron estadísticamente distintos (Tukey,  $P \leq 0.05$ ) a los individuos homocigóticos de ambos alelos (aa = 12.81 y AA = 12.9 g), los cuales no difirieron entre sí. Para el locus SSR146 se encontró mediante contrastes que los individuos homocigóticos para el alelo silvestre (12.34 g) y el domesticado (12.93 g) fueron estadísticamente iguales entre sí, y a su vez, significativamente diferentes de los individuos heterocigóticos (14.36 g) (Cuadro 6).

#### Biomasa total de frutos

Esta variable mostró significancia en análisis de marcadores para el loci SSR65. La prueba de comparación de medias mostró diferencias significativas entre los individuos heterocigóticos (173.71 g) y los homocigóticos para el alelo de CP-L-S6 (51.23 g), mientras que el homocigótico silvestre (102.20 g) fue estadísticamente similar a ambos genotipos (Cuadro 6).

#### CONCLUSIONES

Las familias 1823, 1818 y 1836 mostraron sistemas radicales y alturas de planta superiores a las demás familias evaluadas, lo que se traduciría en un mayor vigor y en un alto potencial para ser usadas como porta injertos. El mayor contraste entre estas familias se dio en el número de semillas, la familia 1818 produjo un número aceptable de semillas por fruto, por lo que podría considerarse ideal para su futura propagación. En la evaluación *per se* de estas generaciones avanzadas, las correlaciones ratificaron una correspondencia negativa entre crecimiento vegetativo y caracteres asociados al rendimiento. En el análisis de marcadores microsatélite, los loci SSR42, SSR65 y SSR146 estuvieron asociados a características de vigor como altura de planta y diámetro de tallo, por lo que constituyen marcadores útiles en la selección asistida para vigor de estos materiales.

#### AGRADECIMIENTOS

Se extiende un agradecimiento al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y al Colegio de Postgraduados por financiar la presente investigación.

#### BIBLIOGRAFÍA

- Ahern Seeds (2020) Catálogo de Productos. Ahern International de México S.A. de C.V. Celaya, Guanajuato, México. <https://www.ahernseeds.com/products/?supplier=all&species=tomato&type=tomato-rootstock&culture=all&lang=es> (Octubre 2020).
- Asins M. J., M. C. Bolarín, F. Pérez-Alfocea, M. T. Estañ, C. Martínez-Andújar, A. Albacete, ... and E. A. Carbonell (2010) Genetic analysis of physiological components of salt tolerance conferred by *Solanum* rootstocks. What is the rootstock doing for the scion? *Theoretical and Applied Genetics* 121:105-115, <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1294-9>
- Bauchet G. and M. Causse (2012) Genetic diversity in tomato (*Solanum lycopersicum*) and its wild relatives. In: Genetic Diversity in Plants. M. Çalışkan (ed.). InTechOpen. Rijeka, Croatia. pp:133-162, <https://doi.org/10.5772/33073>
- Bedinger P. A., G. Pearce and P. A. Covey (2010) RALFs: Peptide regulators of plant growth. *Plant Signaling and Behavior* 5:1342-1346, <https://doi.org/10.4161/psb.5.11.12954>
- Bernatzky R. and S. D. Tanksley (1986) Methods for detection of single or low copy sequences in tomato on Southern blots. *Plant Molecular Biology Reporter* 4:37-41, <https://doi.org/10.1007/BF02672487>
- Bloom A. J., L. B. Randall, P. A. Meyerhof and D. A. St. Clair (1998) The chilling sensitivity of root ammonium influx in a cultivated and wild tomato. *Plant, Cell and Environment* 21:191-199, <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1998.00254.x>
- Bloom A. J., M. A. Zwieniecki, J. B. Passioura, L. B. Randall, N. M. Holbrook and D. A. St. Clair (2004) Water relations under root chilling in a sensitive and tolerant tomato species. *Plant, Cell and Environment* 27:971-979, <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01200.x>
- Brunet P., B. Sarrobert, N. Paris-Pireyre and A. M. Risterucci (1990) Composition chimique de sèves xylémiques du genre *Lycopersicon* (Solanaceae) in relation avec l'environnement. I. Effet de la température. *Canadian Journal of Botany* 68:1942-1947, <https://doi.org/10.1139/b90-255>
- CIMMYT, Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (2006) Protocolos de Laboratorio de Genética Molecular Aplicada del CIMMYT. Tercera edición. CIMMYT. México, D. F. 93 p.
- Davis A. R., P. Perkins-veazie, Y. Sakata, S. López-Galarza, J. V. Maroto, S. G. Lee, ... and J. M. Lee (2008) Cucurbit grafting. *Critical Reviews in Plant Sciences* 27:50-74, <https://doi.org/10.1080/07352680802053940>
- De Souza L. M., P. C. T. Melo, R. R. Luders and A. M. T. Melo (2012) Correlations between yield and fruit quality characteristics of fresh market

- tomatoes. *Horticultura Brasileira* 30:627-631, <https://doi.org/10.1590/S0102-05362012000400011>
- Don R. H., P. T. Cox, B. J. Wainwright, K. Baker and J. S. Mattick (1991) 'Touchdown' PCR to circumvent spurious priming during gene amplification. *Nucleic Acids Research* 19:4008, <https://doi.org/10.1093/nar/19.14.4008>
- Fernandez-Pozo N., N. Menda, J. D. Edwards, S. Saha, I. Y. Tecle, S. R. Strickler, ... and L. A. Mueller (2015) The Sol Genomics Network (SGN)—from genotype to phenotype to breeding. *Nucleic Acids Research* 43:D1036-D1041, <https://doi.org/10.1093/nar/gku1195>
- Garita S. A., M. A. Guimarães, M. C. Arango, J. P. J. Tello and M. Rusciotti (2018) Performance of tomato rootstocks in false root-knot nematode (*Nacobbus aberrans*) infested soil. *Australian Journal of Crop Science* 12:1725-1731, <https://doi.org/10.21475/ajcs.18.12.11.p1283>
- Hartmann H. T., D. E. Kester, F. T. Davies and R. L. Geneve (1997) Plant Propagation: Principles and Practices. Prentice Hall. Upper Saddle River, NJ, USA. 770 p.
- Hernández-Bautista A., R. Lobato-Ortiz, S. Cruz-Izquierdo, J. J. García-Zavala y J. L. Chávez-Servia (2014) Variación fenotípica, heterosis y heredabilidad de una cruz interespecífica de jitomate. *Interciencia* 39:327-332.
- Hurd R. G., A. P. Gay and A. C. Mountfield (1979) The effect of partial flower removal on the relation between root, shoot and fruit growth in the indeterminate tomato. *Annals of Applied Biology* 93:77-89, <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1979.tb04729.x>
- Kacjan Maršič N. and J. Osvald (2004) The influence of grafting on yield of two tomato cultivars (*Lycopersicon esculentum* Mill.) grown in a plastic house. *Acta Agriculturae Slovenica* 83:243-249.
- Kalloo G. (1991) Interspecific and intergeneric hybridization in tomato. In: Genetic Improvement of Tomato. G. Kalloo (ed.). Monographs on Theoretical and Applied Genetics. Vol 14. Springer. Heidelberg, Germany. pp:73-82, [https://doi.org/10.1007/978-3-642-84275-7\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-642-84275-7_7)
- Kinet J. M. (1977) Effect of light conditions on the development of the inflorescence in tomato. *Scientia Horticulturae* 6:15-26, [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(77\)90074-7](https://doi.org/10.1016/0304-4238(77)90074-7)
- King S. R., A. R. Davis, X. Zhang and K. Crosby (2010) Genetics, breeding and selection of rootstocks for Solanaceae and Cucurbitaceae. *Scientia Horticulturae* 127:106-111, <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2010.08.001>
- Kumar P., M. Edelstein, M. Cardarelli, E. Ferri and G. Colla (2015) Grafting affects growth, yield, nutrient uptake, and partitioning under cadmium stress in tomato. *HortScience* 50:1654-1661. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.50.11.1654>
- Martínez-Ballesta M. C., C. Alcaraz-López, B. Muries, C. Mota-Cadenas and M. Carvajal (2010) Physiological aspects of rootstock-scion interactions. *Scientia Horticulturae* 127:112-118, <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2010.08.002>
- Miltau O., D. Zamir and J. Rudich (1986) Growth rates of *Lycopersicon* species at low temperatures. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung* 96:193-199.
- Parra-Gómez M. A., R. Lobato-Ortiz, J. J. García-Zavala, D. Reyes-López y M. J. Velasco-Alvarado (2016) Evaluación de líneas de una cruz interespecífica de tomate. *Revista Fitotecnia Mexicana* 39:59-65, <https://doi.org/10.35196/rfm.2016.1.59-65>
- SAGARPA, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (2017) Planeación Agrícola Nacional. Jitomate Mexicano 2017-2030. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Ciudad de México. 20 p.
- Sánchez-Rodríguez E., R. Leyva, C. Constán-Aguilar, L. Romero and J. M. Ruiz (2014) How does grafting affect the ionome of cherry tomato plants under water stress? *Soil Science and Plant Nutrition* 60:145-155, <https://doi.org/10.1080/00380768.2013.870873>
- SAS Institute (2002) SAS/STAT User's Guide. Version 8. Sixth edition. SAS Institute. Cary, North Carolina, USA. 112 p.
- Singh H., P. Kumar, S. Chaudhari and M. Edelstein (2017) Tomato grafting: a global perspective. *HortScience* 52:1328-1336, <https://doi.org/10.21273/HORTSCI11996-17>
- Steiner A. A. (1984) The universal nutrient solution. In: Proceedings of the 6th International Congress on Soilless Culture. International Society for Soilless Culture. Wageningen, The Netherlands. pp:633-650.
- Velasco-Alvarado M. J., R. Lobato-Ortiz, J. J. García-Zavala, R. Castro-Brindis, S. Cruz-Izquierdo, T. Corona-Torres and M. K. Moedano-Mariano (2017) Mexican native tomatoes as rootstocks to increase fruit yield. *Chilean Journal of Agricultural Research* 77:187-193, <https://doi.org/10.4067/S0718-58392017000300187>
- Velasco-Alvarado M. J., R. Lobato-Ortiz, J. J. García-Zavala, R. Castro-Brindis, S. Cruz-Izquierdo y T. Corona-Torres (2019) Injertos interespecíficos entre *Solanum lycopersicum* L. y *S. habrochaites* Knapp & Spooner como alternativa para incrementar el rendimiento de fruto. *Agrociencia* 53:1029-1042.
- Vrcek I. V., M. Samobor, M. Bojic, M. Medic-Saric, M. Vukobratovic, R. Erhatic, ... and Z. Matotan (2011) The effect of grafting on the antioxidant properties of tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Spanish Journal of Agricultural Research* 9:844-851, <https://doi.org/10.5424/sjar/20110903-414-10>
- Wang R., Y. Gui, T. Zhao, M. Ishii, M. Eguchi, H. Xu, ... and Y. Iwasaki (2020) Determining the relationship between floral initiation and source-sink dynamics of tomato seedlings affected by changes in shading and nutrients. *HortScience* 55:457-464, <https://doi.org/10.21273/HORTSCI14753-19>
- Wright C. J. (1989) Interaction between vegetative and reproductive growth. In: Manipulation of Fruiting. C. J. Wright (ed.). Proceedings of Previous Easter School in Agricultural Science, 18-22 April 1988. Butterworth-Heinemann Ltd. Oxford, UK. pp:15-27, <https://doi.org/10.1016/B978-0-408-02608-6.50007-2>
- Zamir D. and I. Gadish (1987) Pollen selection for low temperature adaptation in tomato. *Theoretical and Applied Genetics* 74:545-548, <https://doi.org/10.1007/BF00288849>
- Zijlstra S. and A. P. M. Den Nijs (1987) Effects of root systems of tomato genotypes on growth and earliness, studied in grafting experiments at low temperature. *Euphytica* 36:693-700, <https://doi.org/10.1007/BF00041520>