



COMPATIBILIDAD DE CRUZAS ENTRE POBLACIONES SILVESTRES TOLERANTES A VIRUS Y CULTIVADAS DE TOMATE DE CÁSCARA

COMPATIBILITY OF CROSSES BETWEEN WILD TOLERANT TO VIRUSES AND CULTIVATED POPULATIONS OF HUSK TOMATO

María del Rocío Monserrat Tuxtla-Andrade, Natanael Magaña-Lira, Aureliano Peña-Lomelí*, Héctor Lozoya-Saldaña, Santos Gerardo Leyva-Mir y Margarita Gisela Peña-Ortega

Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Texcoco, Estado de México.

*Autor de correspondencia (penalomeli@gmail.com)

RESUMEN

Las enfermedades de origen viral presentan un reto para la agricultura mexicana, ya que hasta el momento no es posible erradicar a los virus por su difícil control. En el cultivo de tomate de cáscara (*Physalis* spp.) las pérdidas de rendimiento por enfermedades virales pueden ser de hasta el 80 %. Una opción ante esta problemática es el mejoramiento genético mediante la incorporación de tolerancia o resistencia al ataque de virus. El objetivo de este estudio fue determinar la compatibilidad de cruces entre poblaciones silvestres resistentes a virus y cultivadas susceptibles, estimar los efectos de aptitud combinatoria general y específica, los efectos maternos y recíprocos, y estudiar su heterosis. Se utilizó un diseño de cruces dialélicas entre poblaciones silvestres y cultivadas, mismas que fueron evaluadas en campo con y sin inoculación de una mezcla de los cinco virus que atacan al cultivo (AMV, CMV, TEV, TMV y TSWV). Todas las cruces mostraron compatibilidad, debido a que las poblaciones son de la misma especie. Los efectos maternos fueron los más importantes, por lo que es recomendable usar como hembra a las poblaciones cultivadas y como macho a las silvestres para la incorporación de resistencia a virus. De las poblaciones silvestres, el progenitor 170 BNGEN es el más apropiado para incorporar resistencia a virus en variedades cultivadas. Se estimaron valores significativos de heterosis con respecto al progenitor medio para rendimiento y tamaño de fruto, por lo que los efectos no aditivos son importantes en la determinación de estas características. Las poblaciones silvestres y las cruces en las que participaron mantuvieron su rendimiento y tamaño de fruto aún en presencia de virus, lo que abre la posibilidad de generar variedades de tomate de cáscara tolerantes a virus.

Palabra clave: *Physalis* spp., compatibilidad, heterosis, mejoramiento genético, resistencia.

SUMMARY

Viral diseases present a challenge for the Mexican agriculture, since up to now there is no possible to eradicate viruses due to their difficult control. In the husk tomato (*Physalis* spp.) crop, yield losses due to viral diseases can be up to 80 %. One option to deal with this problem is genetic improvement by incorporating tolerance or resistance to virus attack. The aim of this study was to determine the compatibility of crosses between virus-resistant wild populations and susceptible cultivated populations, estimate the effects of general and specific combining ability, maternal and reciprocal effects, and to study their heterosis. A diallel cross design was used between wild

cultivated populations, which were evaluated in the field with and without inoculation of a mixture of the five viruses that attack the crop (AMV, CMV, TEV, TMV and TSWV). All the crosses showed compatibility, since populations belong to the same species. Maternal effects were the most important, so it is recommended to use cultivated populations as females and wild populations as males for the incorporation of virus resistance. Of the wild populations, parent 170 BNGEN was the most appropriate for incorporating virus resistance into cultivated varieties. Significant values of heterosis were estimated with respect to the mean parent for yield and fruit size, so non-additive effects are important in determining these characteristics. The wild populations and the crosses in which they participated maintained their yield and fruit size even in the presence of viruses, which opens the possibility of generating virus-tolerant husk tomato varieties.

Index words: *Physalis* spp., compatibility, heterosis, plant breeding, resistance.

INTRODUCCIÓN

El género *Physalis* comprende de 80 a 100 especies en el mundo, de las cuales 70 se encuentran en México, por lo que este país se considera centro de origen, distribución y domesticación de *Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm. (Peña-Lomelí y Santiaguillo-Hernández, 1999). En México se reconocen ocho razas de tomate de cáscara (Silvestre, Milpero, Arandas, Tamazula, Manzano, Rendidora, Salamanca y Puebla) que están distribuidas a lo largo del territorio nacional en altitudes que van desde los 8 hasta los 3350 msnm (Ayala et al., 1992). Dentro de los factores que demeritan el rendimiento del cultivo y la calidad del fruto se encuentran las enfermedades; las causadas por virus fitopatógenos tienen un impacto sustancial en la productividad del tomate de cáscara para la mayoría de las zonas productoras de México (Apodaca et al., 2008; De la Torre-Almaráz et al., 2002). La importancia de estudiar los virus se ha intensificado debido a que los materiales cultivados de tomate de cáscara son altamente susceptibles al complejo viral predominante, lo que causa reducción de hasta un 80 % en la producción. Los virus

tienen la habilidad de infectar a la planta en forma local y sistémica; en esta última, el virus entra a la célula, se replica y luego se mueve hacia el floema hasta colonizar toda o gran parte de la planta. Debido a esta problemática fitosanitaria, es necesario incorporar resistencia genética en las variedades cultivadas y, por lo tanto, es importante estudiar la compatibilidad de cruza de materiales silvestres que son resistentes a virus con materiales susceptibles que posean características de interés comercial. En un estudio previo realizado en la Universidad Autónoma Chapingo, con accesiones del banco de germoplasma de tomate de cáscara, se han identificado seis accesiones cuyo comportamiento fue aceptable para la resistencia al virus mosaico del tabaco (TMV), virus mosaico del pepino (CMV), virus mosaico de la alfalfa (AMV), virus de la marchitez manchada del tomate (TSWV) y virus jaspeado del tabaco (TEV) (Moncayo-Pérez *et al.*, 2020).

En el tomate de cáscara una característica importante es la autoincompatibilidad que predomina en el género *Physalis*; en particular, *Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm. es una planta alógama obligada debido a la autoincompatibilidad gametofítica (Peña-Lomelí y Márquez-Sánchez, 1990). Al respecto, Mulato-Brito *et al.* (2007) y Lu (2014) estudiaron genes de compatibilidad, modo de transmisión y la posible implicación en procesos selectivos que pueden contribuir a enriquecer aspectos de interés para el tomate de cáscara. Se encontró que el gen de la autoincompatibilidad se ubica en los cromosomas nucleares y no se hereda vía citoplasmática. El hecho de no haber limitación para la transferencia de genes entre plantas de la misma especie y especies emparentadas permite usar genes de diferentes especies, géneros y reinos mediante ingeniería genética, lo que hace posible eliminar las barreras de incompatibilidad sexual y fertilidad, ya que genes de especies no relacionadas evolutivamente pueden ser introducidos (Vasil, 2007).

Según Ortuño-Olea *et al.* (1998), en especies como tomate de cáscara, que es autoincompatible, puede aumentarse el rendimiento de los híbridos intervarietales si éstos se forman entre dos plantas de dos variedades que no presenten endogamia, lo cual se obtiene por la mayor aptitud combinatoria específica entre algunas plantas y se expresa en alta heterosis. Santiaguillo *et al.* (2004) encontraron heterosis hasta de 40.6 % en cruza planta a planta de las variedades CHF1 Chapingo y Verde Puebla.

La heterosis es el resultado específico de la disimilitud en la constitución de los gametos de los padres, que es expresada como mayor tamaño, vigor, fructificación, resistencia a enfermedades y a plagas, o a regiones climáticas de cualquier clase, manifestada por los organismos cruzados al compararse con los organismos

endogámicos correspondientes (Márquez, 1988). Por lo tanto, se considera esencial para incrementar la productividad de los cultivos, y en consecuencia, satisfacer las necesidades alimenticias del mundo, dado el éxito que ha tenido el aprovechamiento de la heterosis en la agricultura (Duvick, 1999). Para Márquez (1988), existen dos teorías para explicar la heterosis: la primera atribuye la heterosis a efectos de sobredominancia, y la segunda, a efectos de dominancia. Según la hipótesis de la sobredominancia, el heterocigoto es superior a cualquiera de los dos homocigotos, por lo que el vigor híbrido aumenta en proporción directa a la cantidad de heterocigosis. En la hipótesis de la dominancia se establece que el grado de heterosis depende del número de loci con al menos un alelo dominante.

La generación de nuevas poblaciones híbridas que combinen en una sola planta los atributos fenotípicos que son deseados de ambos progenitores, el establecimiento y la conducción de programas de mejoramiento genético convencional de plantas para resistencia o tolerancia a enfermedades requieren de un flujo o transferencia de genes entre dos poblaciones, cada una con características fenotípicas propias (Castillo y Goodman, 1997).

Según Allard y Montoya (1978), un sistema de cruza dialélicas se define como el total de cruzamientos entre un grupo de progenitores. Griffing (1956) señala que en el sistema de cruzamientos dialélicos se escoge una serie de progenitores y se hacen cruza entre ellos. En los análisis de Griffing normalmente se analizan datos de F_1 para estudiar aptitud combinatoria general y específica, pero los de la F_2 y generaciones segregantes también pueden ser utilizados para estimar componentes de varianza (Christie y Shattuck, 1992).

La polinización manual es una técnica necesaria para realizar la transferencia de genes de una población a otra de la misma especie y hacer diversos tipos de cruza para garantizar los resultados deseados en programas de mejoramiento genético (Pérez *et al.*, 1998). En tomate de cáscara, la técnica de polinización manual ha sido establecida con precisión por Peña-Lomelí *et al.* (2018), lo que hace posible realizar cruza intervarietales y retrocruza recurrentes para transferir genes de una población a otra, siempre y cuando la cruza entre éstas sea compatible. En diversos trabajos se han identificado poblaciones silvestres de tomate de cáscara resistentes o tolerantes a virus, en contraste con las cultivadas que son susceptibles (Moncayo-Pérez *et al.*, 2020). Con base en lo anterior, el objetivo de este estudio fue determinar la compatibilidad de cruza entre poblaciones silvestres resistentes a virus y cultivadas susceptibles, estimar los efectos de aptitud combinatoria general y específica, los

efectos maternos y recíprocos, y estudiar su heterosis.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio experimental

Este estudio se dividió en dos fases. La primera consistió en realizar las cruzas manuales entre las poblaciones silvestres y cultivadas en invernadero, Campo Experimental de la Universidad Autónoma Chapingo. En la segunda se evaluaron las cruzas, las cuales se establecieron en el campo experimental de la misma universidad, que se localiza en las coordenadas geográficas 19° 49' LN y 98° 87' LW y altitud de 2250 metros.

Los progenitores estudiados fueron las variedades cultivadas Ámbar MT, Jade TFG y Zafiro MSM (Cuadro 1), registradas en el Catálogo Nacional de Variedades Vegetales por la Universidad Autónoma Chapingo (SNICS, 2021) y las poblaciones silvestres 167 BNGEN, 170 BNGEN y 48 BNGEN. Las poblaciones silvestres fueron seleccionadas por su resistencia a virus, mientras que las cultivadas son variedades susceptibles, pero de interés comercial (Moncayo-Pérez *et al.*, 2020).

Compatibilidad de cruzas

La primera fase se llevó a cabo en invernadero en el ciclo otoño invierno de 2016. Se realizaron cruzas directas y recíprocas entre las accesiones silvestres y poblaciones cultivadas de acuerdo con el Método I de cruzas dialélicas de Griffing (1956), excepto las cruzas dentro de variedades cultivadas y dentro de poblaciones silvestres; es decir, cada progenitor cultivado se cruzó consigo mismo y con los tres progenitores silvestres, y cada progenitor silvestre se cruzó consigo mismo y con los tres progenitores cultivados. Se obtuvo un total de 24 cruzas (Cuadro 1), de las cuales seis

pertenecen a cruzas fraternales de los progenitores, nueve a cruzas directas entre progenitores silvestres y cultivados, y nueve a cruzas recíprocas entre los mismos.

Se utilizó la técnica de polinización controlada descrita por Santiaguillo *et al.* (2004) y Peña-Lomelí *et al.* (2018) para tomate de cáscara. Las flores polinizadas manualmente fueron debidamente marcadas y los frutos fueron cosechados por separado para verificar la presencia de semilla.

Efectos genéticos y heterosis

En la segunda fase de la investigación se sembraron las 24 cruzas en invernadero en el ciclo primavera verano de 2017. La semilla de cada craza se estableció en charolas de poliestireno y se manejaron como lo describen Moncayo-Pérez *et al.* (2020). A los 35 días después de la siembra, el 1 de abril de 2017, se realizó el trasplante en campo. Se usó un diseño experimental de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. Cada unidad experimental estuvo constituida por 22 plantas (27,778 plantas ha⁻¹). El cultivo se condujo a campo abierto con riego por goteo, como lo describen Peña-Lomelí *et al.* (2014).

Variables respuesta

Las variables respuesta fueron el rendimiento por planta (g) en dos cortes (RP1 y RP2), así como tamaño de fruto que se estimó como peso (g) de 10 frutos en cada corte (PF1 y PF2). Con los datos de los dos cortes se calculó el rendimiento total por planta (RTP) y el peso promedio de 10 frutos (PPF).

Análisis estadístico

Para estudiar la significancia de los efectos de aptitud combinatoria general (ACG), aptitud combinatoria

Cuadro 1. Identificación de cruzas realizadas entre seis progenitores de tomate de cáscara.

♀ \ ♂		1 Ámbar MT	2 Jade TFG	3 Zafiro MSM	4 167 BNGEN	5 170 BNGEN	6 48 BNGEN
1	Ámbar MT	1 ^{+,++}	x	x	2 ⁺	3 ⁺	4 ⁺
2	Jade TFG	x	5 ⁺⁺	x	6 ⁺	7 ⁺	8 ⁺
3	Zafiro MSM	x	x	9 ⁺⁺	10 ⁺	11 ⁺	12 ⁺
4	167 BNGEN	2 ⁺⁺	6 ⁺⁺	10 ⁺⁺	13 ⁺⁺	x	x
5	170 BNGEN	3 ⁺⁺	7 ⁺⁺	11 ⁺⁺	x	14 ⁺⁺	x
6	48 BNGEN	4 ⁺⁺	8 ⁺⁺	12 ⁺⁺	x	x	15 ⁺⁺

♀: progenitor femenino, ♂: progenitor masculino; ⁺Dialelo, BNGEN: Banco Nacional de Germoplasma de Especies Nativas de la Universidad Autónoma Chapingo, ⁺⁺Progenitores, ⁺Cruzas directas, ⁺⁺Cruzas recíprocas, ^xcruzamientos no incluidos.

específica (ACE), efectos maternos (EM) y efectos recíprocos (ER) se realizó análisis de varianza con el modelo fijo del Método I de Griffing (1956), mediante el programa del módulo IML del paquete Statistical Analysis System, desarrollado por Mastache y Martínez (2003), mismo que también fue utilizado para obtener los mejores predictores lineales insesgados (MPLI) empíricos de ACG, ACE, EM y ER, bajo el modelo:

$$\bar{Y}_{ij} = \mu + g_i + g_j + m_i + m_j + s_{ij} + r_{ij} + e_{ij}$$

donde: \bar{Y}_{ij} es la media de la craza entre los progenitores i-ésimo y j-ésimo ($i \times j$), μ es el efecto general, común a todas las observaciones, g_i y g_j son los efectos de ACG del i-ésimo y el j-ésimo progenitor, respectivamente, m_i y m_j es el efecto materno del i-ésimo y el j-ésimo progenitor, respectivamente, s_{ij} es el efecto de ACE de la craza entre los progenitores i-ésimo y j-ésimo ($s_{ij} = s_{ji}$), r_{ij} es el efecto recíproco de la craza entre los progenitores i-ésimo y j-ésimo ($r_{ij} = -r_{ji}$) y e_{ij} es el error asociado a la craza $i \times j$.

Se estudiaron los efectos de la heterosis con respecto al progenitor medio para el rendimiento de cada una de las cruzas, utilizando la fórmula descrita por Gardner y Eberhart (1966):

$$h_{ij} = \bar{Y}_{ij} - (\bar{Y}_i + \bar{Y}_j) / 2$$

donde: h_{ij} es el efecto de heterosis de la craza entre los progenitores i y j , \bar{Y}_{ij} es la media de la craza entre los progenitores i y j , \bar{Y}_i es la media del i-ésimo progenitor, y \bar{Y}_j es la media del j-ésimo progenitor.

Inoculación de virus

Para evaluar la resistencia de las cruzas se realizó la inoculación con una mezcla de los cinco principales virus que atacan al cultivo de tomate de cáscara, los cuales son: virus mosaico de la alfalfa (AMV), virus mosaico del pepino (CMV), virus jaspeado del tabaco (TEV), virus mosaico del tabaco (TMV) y virus de la marchitez manchada del tomate (TSWV), más el testigo, el cual fue inoculado con solución amortiguadora. La fuente de inóculo para AMV fue *Medicago sativa*, para CMV *Solanum lycopersicum*, para TEV y TMV *Nicotiana tabacum* var. *xanthi* y para TSWV *Datura stramonium*. Para la obtención del extracto infectivo se utilizó la solución amortiguadora de extracción base de fosfatos, con pH 7, que fue elaborada previamente en el laboratorio de Virología del Departamento de Parasitología Agrícola de la Universidad Autónoma Chapingo. La inoculación con la mezcla de virus se hizo 34 días después de la siembra, el 31 de marzo de 2017, cuando las plantas tenían en promedio cinco hojas verdaderas. En cada planta se inoculó la tercera y cuarta

hojas del ápice hacia la base. La inoculación fue mecánica provocando pequeñas lesiones con la ayuda de carburo de silicio para después frotar con un hisopo bañado con solución vírica, misma que se obtuvo por maceración de 5 g de tejido vegetal (1 g de inóculo de cada virus) en 50 mL de solución amortiguadora.

A los 35 días después de la siembra, el 1 de abril de 2017, se trasplantó en campo bajo un diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones, donde se evaluaron las 24 cruzas con y sin inoculación de la mezcla de virus. La unidad experimental constó de 22 plantas ($27,778 \text{ plantas ha}^{-1}$). Se cultivó a campo abierto con riego por goteo (Peña-Lomelí et al., 2014). En la cosecha se tomaron las mismas variables respuesta descritas en el punto anterior.

Para evaluar el efecto de la inoculación de los virus sobre cada una de las cruzas se realizó análisis de varianza con base en el modelo correspondiente a un diseño de tratamientos factorial completo 24×2 , con 24 niveles en el factor genotipos (seis cruzas fraternales de los progenitores, nueve cruzas directas y nueve recíprocas entre progenitores silvestres y cultivados) y dos niveles del factor virus (con y sin inoculación). También se realizaron pruebas de comparación de medias (Tukey, $P \leq 0.05$). Para los análisis se utilizó el programa estadístico SAS versión 9.3 (SAS Institute, 2011).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Compatibilidad de cruzas entre progenitores silvestres y cultivados

Todas las cruzas entre poblaciones silvestres y cultivadas fueron compatibles y produjeron semilla viable y descendencia fértil, lo cual indica que ambas corresponden a la misma especie (Torretti, 2010), aspecto que fue corroborado mediante identificación taxonómica al determinar que las seis poblaciones corresponden a *Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm; por lo tanto, se abre la posibilidad de incorporar genes de resistencia a virus de las poblaciones silvestres a las variedades mejoradas (Ámbar MT, Jade TFG y Zafiro MSM) por medio de retrocruza (Pérez et al., 1998), lo cual representa un aporte significativo al diseño de nuevas estrategias de mejoramiento del cultivo.

Estimación de efectos genéticos y heterosis

En el análisis de varianza (Cuadro 2) se encontraron efectos altamente significativos ($P \leq 0.01$) de las cruzas sobre las seis variables evaluadas. Los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) y aptitud combinatoria específica (ACE) fueron significativos ($P \leq 0.01$) sobre RP1,

RTP, PF1, PF2 y PPF. Los efectos recíprocos sólo mostraron significancia ($P \leq 0.05$) en la variable RTP, en tanto que los efectos maternos (EM) son los más importantes, ya que son altamente significativos en todas las variables, por lo que se puede decir que el mayor peso del efecto de cruza se debe a EM; entonces, las variables evaluadas están relacionadas con genes ubicados en organelos del citoplasma (cloroplastos y mitocondrias) (Bernardo, 2010).

Para RP1 sólo el progenitor 167 BNGEN tuvo efecto de ACG ($P \leq 0.05$) negativo (Cuadro 3), mientras que para RTP cuatro progenitores presentaron efecto de ACG significativo, Jade TFG y Zafiro MSM con efecto positivo, y 167 BNGEN y 48 BNGEN con efecto negativo. Los efectos de los progenitores Ámbar MT, Jade TFG, 167 BNGEN, 170 BNGEN y 48 BNGEN se vieron reflejados en las variables de tamaño de fruto (PF1, PF2 y PPF), comportándose de una forma similar, ya que en las tres variables mencionadas los progenitores Ámbar MT y Jade TFG tuvieron efecto positivo; sin embargo, 167 BNGEN, 170 BNGEN y 48 BNGEN presentaron efectos negativos. Para este caso en particular, el efecto corresponde a características propias de los progenitores, ya que Ámbar MT y Jade TFG son de fruto grande y muy grande, respetivamente, mientras que los progenitores 167 BNGEN, 170 BNGEN y 48 BNGEN son poblaciones silvestres de fruto pequeño (Moncayo-Pérez *et al.*, 2020).

El efecto materno (EM) fue significativo con valor positivo en Ámbar MT para todas las variables; en 170 BNGEN el efecto fue negativo en las variables RP1, RTP y PF2, mientras que 48 BNGEN presenta efecto negativo en RP2, PF1 y PPF (Cuadro 4). Cuando el EM es positivo, es

deseable usar ese progenitor como hembra, al contrario de cuando es negativo. Por lo tanto, en un programa de incorporación de genes de resistencia a virus por retrocruza es recomendable usar al progenitor Ámbar MT como hembra y a los progenitores 170 BNGEN y 48 BNGEN como machos.

En el Cuadro 5 se observa que la combinación Ámbar MT \times 170 BNGEN tuvo efectos negativos sobre las variables RP1 y RTP, y Ámbar MT \times 48 BNGEN presentó efectos negativos en RP1, RTP, PF1 y PPF. En Jade TFG \times 48 BNGEN se observaron efectos negativos sobre RP1 y PF2. Para Zafiro MSM \times 170 BNGEN se presentan efectos positivos solamente sobre la variable RTP. Para Bernardo (2010), los efectos de ACE se relacionan con genes del núcleo y variación de tipo no aditiva. Las combinaciones favorables de genes no aditivos son aquellas cuyo efecto de ACE es positivo, caso contrario a las combinaciones no deseables, que presentan efectos negativos. Debido a que sólo se encontró efecto positivo de ACE en Zafiro MSM \times 170 BNGEN en la variable RTP, se puede decir que en general las variables tienen un componente importante de efectos aditivos.

Se estimó la heterosis con respecto al progenitor medio (HPM) (Cuadro 6), donde se observa heterosis significativa ($P \leq 0.05$) positiva en RP2 para las cruza 1 \times 5 y 1 \times 6, y en RTP para las cruza 1 \times 5, 2 \times 5 y 3 \times 5. En PF2 sólo la cruza 3 \times 5 fue positiva. Por el contrario, se observó heterosis negativa en nueve cruza para la variable RP1. Para RP2 sólo se observaron dos cruza con heterosis significativa y negativa, que son 5 \times 1 y 6 \times 1. Para RTP fueron siete las cruza con HPM negativa.

Cuadro 2. Análisis de varianza con el Método I de cruza dialélicas de Griffing (1956) para seis caracteres evaluados en tomate de cáscara.

FV	GL	RP1	RP2	RTP	PF1	PF2	PPF
Bloques	3	10473.1 *	2971.0	5652.6	2372.6	1605.7	1642.0
Cruzas	23	42,472.8 **	15,642.0 **	76,439.7 **	59,567.1 **	29,543.7 **	42,411.3 **
ACG	5	63,007.7 **	5247.5	96,834.8 **	146,512.7 **	68,444.9 **	102,326.9 **
ACE	15	36,013.2 **	2919.0	34,996.0 **	39,515.5 **	19,791.9 **	28,389.5 **
EM	5	19,201.3 **	51,867.8 **	127,072.5 **	6050.1 **	7157.1 **	5966.8 **
ER	10	2563.1	3040.5	11,363.6 *	1449.6	461.5	814.9
Error	69	3591.1	4413.4	5434.0	1776.9	746.7	846.5
Total	95						
CV (%)		32.9	37.6	20.5	28.6	23.9	22.2

** y *: significativo con $P \leq 0.01$ y $P \leq 0.05$, respectivamente. FV: fuente de variación, ACG: aptitud combinatoria general, ACE: aptitud combinatoria específica, EM: efecto materno, ER: efecto recíproco, CV: coeficiente de variación, GL: grados de libertad, RP1 y RP2: rendimiento por planta en el corte 1 y 2 respectivamente, RTP: rendimiento total por planta, PF1 y PF2: peso de 10 frutos en el corte 1 y 2 respectivamente, PPF: peso promedio de 10 frutos en dos cortes.

Cuadro 3. Aptitud combinatoria general (ACG) de seis progenitores para seis caracteres evaluados en tomate de cáscara.

Progenitores	RP1 (g)	RP2 (g)	RTP (g)	PF1 (g)	PF2 (g)	PPF (g)
1. Ámbar MT	24.37	-0.21	34.81	86.15 *	43.50 *	64.93 *
2. Jade TFG	24.91	6.22	48.20 *	77.05 *	64.25 *	70.80 *
3. Zafiro MSM	28.05	4.98	48.82 *	22.96	16.44	19.61
4. 167 BNGEN	-32.47 *	-4.28	-52.26 *	-60.89 *	-39.50 *	-50.21 *
5. 170 BNGEN	-24.49	-0.16	-35.68	-61.33 *	-41.97 *	-51.72 *
6. 48 BNGEN	-20.36	-6.52	-43.87 *	-63.86 *	-42.65 *	-53.35 *

*: Significativo con $P \leq 0.05$, RP1 y RP2: rendimiento por planta en el corte 1 y 2 respectivamente, RTP: rendimiento total por planta, PF1 y PF2: peso de 10 frutos en el corte 1 y 2 respectivamente, PPF: peso promedio de 10 frutos en dos cortes.

Cuadro 4. Efecto Materno (EM) de seis progenitores para seis variables evaluadas en tomate de cáscara.

Progenitores	RP1 (g)	RP2 (g)	RTP (g)	PF1 (g)	PF2 (g)	PPF (g)
1. Ámbar MT	30.07 *	68.10 *	101.33 *	19.33 *	20.05 *	21.16 *
2. Jade TFG	2.60	9.65	12.90	-1.89	7.65	2.31
3. Zafiro MSM	6.29	-21.63	-14.74	-4.04	-2.88	-3.75
4. 167 BNGEN	1.40	10.45	12.28	1.57	2.67	2.18
5. 170 BNGEN	-26.63 *	-28.52	-58.20 *	-2.11	-17.47 *	-9.63
6. 48 BNGEN	-13.73	-38.04 *	-53.56	-12.86 *	-10.03	-12.27 *

*: Significativo con $P \leq 0.05$. RP1 y RP2: rendimiento por planta en el corte 1 y 2 respectivamente, RTP: rendimiento total por planta, PF1 y PF2: peso de 10 frutos en el corte 1 y 2 respectivamente, PPF: peso promedio de 10 frutos en dos cortes.

Cuadro 5. Aptitud Combinatoria Específica (ACE) para seis variables evaluadas en tomate de cáscara.

Cruza	RP1 (g)	RP2 (g)	RTP (g)	PF1 (g)	PF2 (g)	PPF (g)
Ámbar MT × 167 BNGEN	19.68	11.51	32.76	-36.57	-17.16	-27.19
Ámbar MT × 170 BNGEN	-83.62 *	-13.96	-90.05 *	-69.69	-52.43	-61.76
Ámbar MT × 48 BNGEN	-106.38 *	-17.49	-110.24 *	-93.42 *	-59.69	-77.47 *
Jade TFG × 167 BNGEN	-52.21	-16.10	-63.96	-74.92	-54.43	-65.54
Jade TFG × 170 BNGEN	48.42	22.26	59.79	-10.22	-26.26	-18.4
Jade TFG × 48 BNGEN	-86.26 *	32.06	-53.86	-76.70	-63.24 *	-71.91
Zafiro MSM × 167 BNGEN	0.04	-14.93	-13.09	-0.46	23.16	11.61
Zafiro MSM × 170 BNGEN	57.38	36.60	81.75 *	27.83	33.05	30.98
Zafiro MSM × 48 BNGEN	-40.42	20.01	-19.92	-10.58	-1.96	-6.10

*: Significativo con $P \leq 0.05$, RP1 y RP2: rendimiento por planta en el corte 1 y 2 respectivamente, RTP: rendimiento total por planta, PF1 y PF2: peso de 10 frutos en el corte 1 y 2 respectivamente, PPF: peso promedio de 10 frutos.

Entre las cruzas que presentaron heterosis positiva para rendimiento destacan aquellas donde 170 BNGEN (población silvestre) participa como progenitor masculino, lo cual indica que este es un material valioso para conferir resistencia a virus, debido a que en las cruzas con materiales cultivados tendería a conservar la media

de éstos en características de rendimiento. Para las variables de tamaño de fruto, PF1, PF2 y PPF se observaron, respectivamente, 15, 13 y 14 cruzas con HPM negativa. El hallazgo de un gran número de cruzas con HPM negativa para el tamaño de fruto puede indicar que existe variación no aditiva para esta característica (Peña-Lomelí *et al.*, 1998).

Respuesta a la inoculación de virus

Los resultados del análisis de varianza (Cuadro 7) muestran que el factor genotipos y el factor virus presentan significancia ($P \leq 0.05$) en todas las variables, mientras que las interacciones genotipo por virus sólo tuvieron significancia en las variables relacionadas con el tamaño de fruto (PF1, PF2, PPF).

Los coeficientes de variación de las variables son relativamente altos, pero comparables con los valores reportados por López (2015; Com. Pers.¹) en un trabajo anterior; sin embargo, ésto se puede deber a la diversidad genética de las accesiones evaluadas (Peña-Lomelí *et al.*, 2008), así como a la alogamia de la especie y a la variación interna dentro de cruza; ésto implica que en una misma cruza puede haber individuos con diversos grados de tolerancia a los virus, ya que los progenitores utilizados no

son líneas puras, sino poblaciones variables (Santiagoullo *et al.*, 2004).

La prueba de comparación de medias (Cuadro 8) muestra que los progenitores cultivados Ámbar MT y Jade TFG son parte de los grupos superiores, debido a que ya son poblaciones seleccionadas por sus características de valor comercial, entre ellas el rendimiento (Peña *et al.*, 2002; Santiagoullo *et al.*, 2004); en contraste, los progenitores tolerantes a virus (167 BNGEN, 170 BNGEN y 48 BNGEN) están dentro de los grupos medios debido a que, por ser silvestres, no presentan buen tamaño de fruto ni gran rendimiento por planta. La cruza 3 (1 × 5) se encuentra en el grupo superior en las variables RP2 y RTP, mientras que en las demás variables están en los grupos medios. Las cruza 11 (3 × 5) y 22 (6 × 2) son sobresalientes en la variable rendimiento por planta del segundo corte (RP2). Esta información es de mucha utilidad, ya que se demuestra que las cruza entre poblaciones susceptibles y tolerantes tuvieron un buen comportamiento y algunas de ellas un buen rendimiento.

¹López S. C. (2015) Resistencia a virus en germoplasma de tomate de cáscara (*Physalis* spp). Tesis de Maestría en Ciencias en Horticultura. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. 67 p.

Cuadro 6. Heterosis con respecto al progenitor medio (HPM) en tomate de cáscara.

CRUZA	RP1 (g)	RP2 (g)	RTP (g)	PF1 (g)	PF2 (g)	PPF (g)
1 × 4	-33.76	65.51	31.80	-174.63 *	-78.50 *	-126.56 *
1 × 5	-55.66	176.05 *	120.40 *	-137.50 *	-69.58 *	-103.54 *
1 × 6	-210.61 *	129.60 *	-80.98	-211.75 *	-128.00 *	-169.88 *
2 × 4	-87.11 *	0.36	-86.68	-203.75 *	-133.96 *	-168.85 *
2 × 5	39.69	65.09	104.79 *	-136.38 *	-99.88 *	-118.13 *
2 × 6	-236.43 *	64.83	-171.56 *	-223.38 *	-176.13 *	-201.25 *
3 × 4	3.08	-22.19	-19.13	-43.00	5.75	-18.63
3 × 5	69.29	55.76	125.08 *	-8.13	43.25 *	17.56
3 × 6	-138.40 *	69.60	-68.80	-85.38 *	-31.75	-58.56 *
4 × 1	-65.71	-34.46	-100.18 *	-194.38 *	-116.00 *	-155.19 *
4 × 2	-120.75 *	-31.34	-152.09 *	-213.50 *	-167.13 *	-190.31 *
4 × 3	-49.48	10.09	-39.38	-61.50 *	15.00	-23.25
5 × 1	-245.93 *	-128.66 *	-374.60 *	-252.00 *	-178.25 *	-215.13 *
5 × 2	-31.19	-0.14	-31.31	-113.88 *	-142.63 *	-128.25 *
5 × 3	9.21	58.94	68.15	-4.63	2.50	-1.06
6 × 1	-334.76 *	-91.40 *	-426.18 *	-309.25 *	-191.25 *	-250.50 *
6 × 2	-218.75 *	59.28	-159.41 *	-239.13 *	-190.38 *	-214.75 *
6 × 3	-166.38 *	53.33	-113.05 *	-73.88 *	-36.25 *	-55.06 *

*: Significativo con $P \leq 0.05$, RP1 y RP2: rendimiento por planta en el corte 1 y 2 respectivamente, RTP: rendimiento total por planta, PF1 y PF2: peso de 10 frutos en el corte 1 y 2 respectivamente, PPF: peso promedio de 10 frutos en dos cortes.

Cuadro 7. Análisis de varianza para seis caracteres evaluados en tomate de cáscara.

FV	GL	RP1	RP2	RTP	PF1	PF2	PPF
Bloques (Gen)	3	4077.4	74.8	4652.8	3502.8	779.2	1001.8
Genotipos	23	59,834.9 **	19,864.9 **	104,435.6 **	60,225.7 **	33,171.6 **	44,765.0 **
Virus	1	114,983.8 **	193,330.6 **	606,631.4 **	51,596.4 **	67,659.2 **	63,389.0 **
Gen × Vir	23	15,229.7	6518.2	23,696.6	13,966.0 **	4014.9 **	7742.9 **
Error	132	12,221.0	5489.8	17,589.3	5051.7	899.8	1680.4
CV (%)		71.3	51.5	44.4	54.1	31.5	36.6

** y *: significativo con $P \leq 0.01$ y $P \leq 0.05$ respectivamente, FV: fuente de variación, Gen × Vir: interacción genotipos × virus, CV: coeficiente de variación, GL: grados de libertad, RP1 y RP2: rendimiento por planta en el corte 1 y 2 respectivamente, RTP: rendimiento total por planta, PF1 y PF2: peso de 10 frutos en el corte 1 y 2 respectivamente, PPF: peso promedio de 10 frutos en dos cortes.

Cuadro 8. Prueba de comparación de medias para el factor genotipos en tomate de cáscara.

Genotipo	RP1 (g)	RP2 (g)	RTP (g)	PF1 (g)	PF2 (g)	PPF (g)
Ámbar MT	322.3 a	129.8 a-c	452.1 a-c	406.6 a	243.0 b	324.8 a
2	151.9 a-d	195.1 a-b	347.0 a-d	109.8 c-b	99.4 c-e	104.6 b-e
3	257.5 a-c	236.4 a	493.9 a	223.5 b	114.3 c-d	168.9 b
4	138.9 a-d	203.9 a-b	342.8 a-d	103.4 c-b	71.5 c-g	87.4 c-f
Jade TFG	292.9 a-b	156.6 a-c	449.6 a-c	369.5 a	322.6 a	346.1 a
6	75.0 c-d	150.3 a-c	225.3 b-f	71.0 c	94.7 c-e	82.9 c-f
7	184.2 a-d	190.4 a-b	374.6 a-d	149.4 c-b	109.0 c-d	129.2 b-d
8	60.0 c-d	116.6 a-c	176.7 d-f	74.0 c	66.6 c-g	70.2 c-f
Zafiro MSM	217.1 a-d	118.1 a-c	335.2 a-d	159.5 c-b	109.9 c-d	134.7 b-c
10	150.2 a-d	132.7 a-c	283.0 a-f	115.7 c-b	88.3 c-e	97.7 b-f
11	237.3 a-c	228.5 a	465.8 a-b	133.0 c-b	121.4 c	127.2 b-d
12	120.1 a-d	179.8 a-c	299.9 a-e	82.8 c	82.3 c-e	82.5 c-f
13	175.7 a-d	112.9 a-c	288.5 a-f	98.6 c-b	65.3 c-g	81.9 c-f
14	138.5 a-d	115.1 a-c	253.6 a-f	94.8 c-b	58.5 d-g	76.6 c-f
15	91.1 c-d	144.9 a-c	236.0 b-f	85.9 c-b	86.1 c-e	83.1 c-f
167 BNGEN	74.9 c-d	138.2 a-c	213.2 b-f	99.4 c-b	59.1 d-g	79.3 c-f
17	6.9 d	37.4 c	44.3 f	41.6 c	14.3 g	27.9 f
18	157.9 a-d	163.6 a-c	321.5 a-d	123.5 c-b	78.8 c-f	101.1 b-f
19	200.1 a-d	164.9 a-c	364.9 a-d	138.3 c-b	94.1 c-e	116.2 b-e
170 BNGEN	81.9 a-c	108.7 a-c	190.6 d-f	58.9 c	44.3 e-g	51.6 d-f
21	10.1 d	45.4 c	55.4 e-f	78.5 c	22.0 f-g	43.2 e-f
22	145.3 a-d	236.2 a	381.6 a-d	72.8 c	56.5 d-g	64.6 c-f
23	88.1 c-d	120.5 a-c	208.7 c-f	80.0 c	68.1 c-g	74.1 c-f
48 BNGEN	324.6 a	82.6 b-c	407.1 a-d	113.1 c-b	84.5 c-e	98.8 b-f
DSH	32.3	21.7	38.8	21.1	8.8	12.0

Medias con letras iguales en cada columna no son estadísticamente diferentes (Tukey, $P \leq 0.05$). RP1: rendimiento por planta corte 1, RP2: rendimiento por planta corte 2, RTP: rendimiento total por planta, PF1: peso de 10 frutos corte 1, PF2: peso de 10 frutos corte 2; PPF: peso promedio de 10 frutos en dos cortes; DSH: diferencia significativa honesta.

Cuadro 9. Prueba de comparación de medias para el factor virus en tomate de cáscara.

Inoculación	RP1 (g)	RP2 (g)	RTP (g)	PF1 (g)	PF2 (g)	PPF (g)
Sin virus	182.0 a	176.7 a	358.8 a	149.7 a	114.5 a	131.0 a
Con virus	127.7 b	110.9 b	238.6 b	112.3 b	75.9 b	92.8 b
DSH	32.3	21.7	38.8	21.1	8.8	12.0

Medias con letras iguales en cada columna no son estadísticamente diferentes (Tukey, $P \leq 0.05$). RP1: rendimiento por planta corte 1, RP2: rendimiento por planta corte 2, RTP: rendimiento total por planta, PF1: peso de 10 frutos corte 1, PF2: peso de 10 frutos corte 2, PPF: peso promedio de 10 frutos en dos cortes; DSH: diferencia significativa honesta.

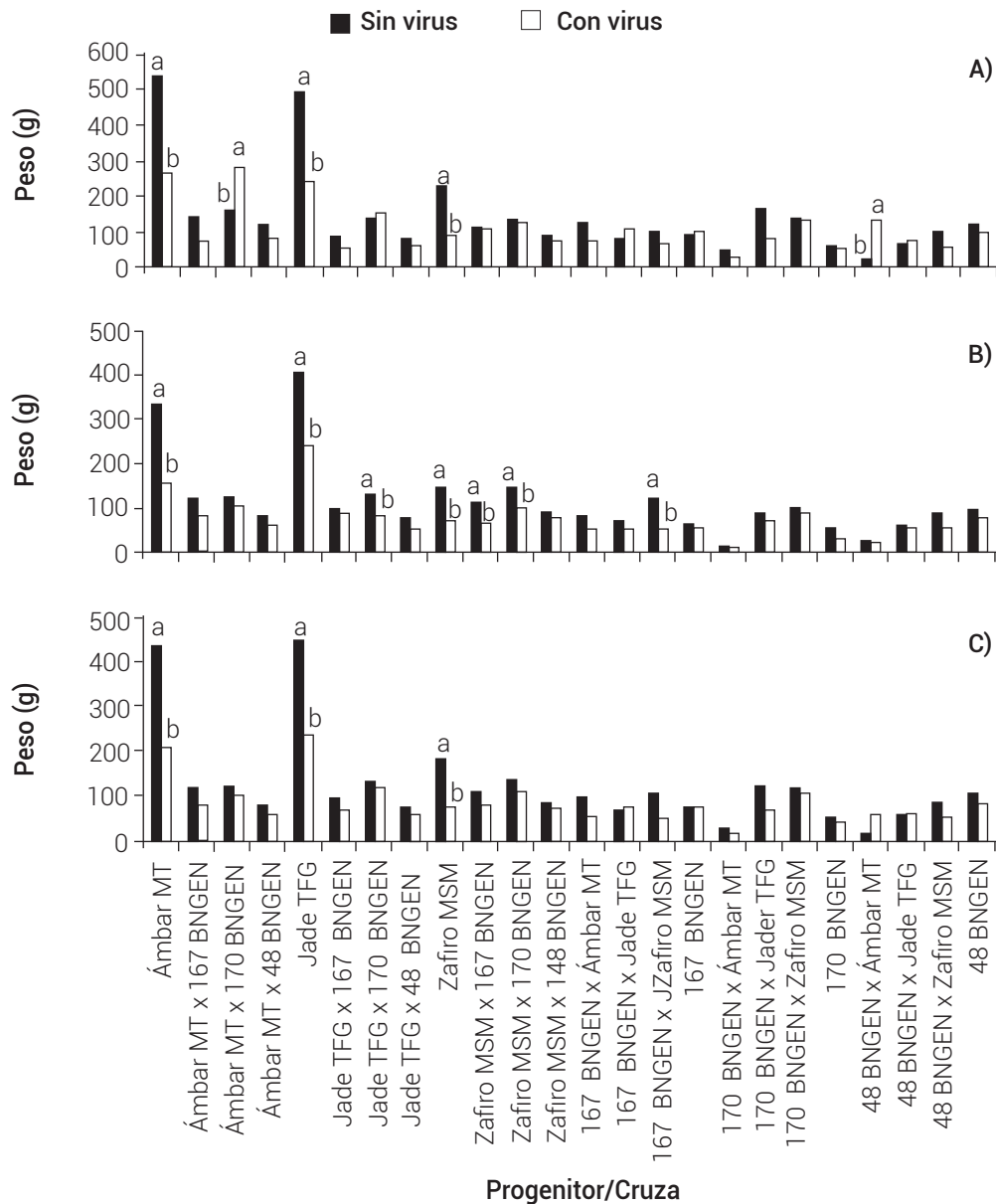


Figura 1. Tamaño de fruto de 24 genotipos de tomate de cáscara. A) peso de 10 frutos en el corte 1, B) peso de 10 frutos en el corte 2, C) peso promedio de 10 frutos en dos cortes. Medias con letras iguales en cada cruza no son estadísticamente diferentes (Tukey, $P \leq 0.05$).

En relación con el factor virus, como era de esperarse, en todas las variables se tuvo mayor expresión cuando las plantas no fueron inoculadas (Cuadro 9). La inoculación con virus redujo en 33.5 % el rendimiento total y en 29.2 % el peso promedio de fruto. Lo anterior demuestra el impacto significativo del ataque de los virus en tomate de cáscara. La interacción genotipos por virus resultó significativa para las variables de tamaño de fruto (PF1, PF2 y PPF). En la Figura 1A se observa que los progenitores susceptibles Ámbar MT, Jade TFG y Zafiro MSM redujeron significativamente ($P \leq 0.05$) su peso de fruto en el corte 1, cuando fueron inoculados con virus; en contraste, las cruza Ámbar MT \times 170 BNGEN y 48 BNGEN \times Ámbar MT tuvieron mayor tamaño de fruto en presencia de virus. En el resto de cruza no hubo diferencias significativas para PF1.

En la Figura 1B, para peso de fruto en el corte 2 la tendencia es similar que en el corte 1, debido a que los mismos progenitores siguieron con la reducción de tamaño de fruto. En este corte las cruza Jade TFG \times 170 BNGEN, Zafiro MSM \times 167 BNGEN, Zafiro MSM \times 170 BNGEN y 167 BNGEN \times Zafiro MSM fueron las más afectadas por los virus.

Para el peso promedio de 10 frutos en los dos cortes (Figura 1C), como era de esperarse, se observa que los progenitores susceptibles (Ámbar MT, Jade TFG y Zafiro MSM) redujeron su tamaño de fruto cuando fueron inoculados con la mezcla de virus. En ninguna de las demás cruza hubo reducción significativa del tamaño de fruto, lo cual indica que efectivamente, los progenitores silvestres y las cruza en que participan presentan genes de tolerancia a los virus que fueron inoculados (AMV, CMV, TEV, TMV, TSWV).

CONCLUSIONES

Las cruza entre poblaciones silvestres resistentes a virus y variedades cultivadas susceptibles fueron compatibles. Se deben usar como hembra las variedades cultivadas y como macho las variedades silvestres en la incorporación de resistencia a virus por retrocruza, dados los efectos maternos registrados. De las poblaciones silvestres, el progenitor 170 BNGEN es el más apropiado para incorporar resistencia a virus en variedades cultivadas. Los efectos no aditivos son importantes en la determinación del rendimiento por planta y el tamaño de fruto, debido a que se encontraron estimaciones significativas de heterosis con respecto al progenitor medio. Las poblaciones silvestres y las cruza en las que participaron mantuvieron su rendimiento y tamaño de fruto, aún en presencia de virus, lo que abre la posibilidad de generar variedades de tomate de cáscara tolerantes a virus.

BIBLIOGRAFÍA

- Allard R. W. y J. L. Montoya (1978) Principios de la Mejora Genética de las Plantas. 3ª edición. Omega. Barcelona, España. 498 p.
- Apodaca S. M. A., M. A. Barreras S., E. Cortez M. y J. A. Quintero B. (2008) Enfermedades del tomate de cáscara en Sinaloa. Folleto Técnico No. 31. Campo Experimental Valle del Fuerte, INIFAP. Los Mochis, Sinaloa, México. 33 p.
- Ayala J. P., A. Peña L. y J. Mulato B. (1992) Caracterización de germoplasma de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot) en Chapingo, México. *Revista Chapingo* 79:128-137.
- Bernardo R. (2010) Breeding for Quantitative Traits in Plants. 3rd edition. Stemma Press. Woodbury, Minnesota, USA. 411 p.
- Castillo G. F. and M. M. Goodman (1997) Research on gene flow between improved maize and landraces. In: Gene Flow Among Maize Landraces, Improved Maize Varieties, and Teosinte: Implications for Transgenic maize. CIMMYT. El Batán, Texcoco, Mexico. pp:67-72.
- Christie B. R. and V. I. Shattuck (1992) The diallel cross: design, analysis, and use for plant breeders. *Plant Breeding Reviews* 9:9-36, <https://doi.org/10.1002/9780470650363.ch2>
- De La Torre-Almaraz R., R. Velarde, J. Méndez-Lozano, J. T. Ascencio-Ibañez y R. F. Rivera-Bustamante (2002) Caracterización preliminar de un geminivirus en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* B.) en la región centro de México. *Agrociencia* 36:471-481.
- Duvick D. N. (1999) Heterosis: feeding people and protecting natural resources. In: The Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops. J. G. Coors and S. Pandey (eds.). Crop Science Society of America. Madison, Wisconsin, USA. pp:19-30, <https://doi.org/10.2134/1999.geneticsandexploitation.c3>
- Gardner C. O. and S. A. Eberhart (1966) Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22:439-452, <https://doi.org/10.2307/2528181>
- Griffing B. (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Science* 9:463-93, <https://doi.org/10.1071/B19560463>
- Lu Y. (2014) Molecular evolution at the self-incompatibility locus of *Physalis longifolia* (Solanaceae). *Journal of Molecular Evolution* 54:784-783, <https://doi.org/10.1007/s00239-001-0080-3>
- Márquez S. F. (1988) Genotecnia Vegetal. Métodos, Teoría y Resultados. Tomo II. AGT Editor S. A. México, D. F. 665 p.
- Mastache L. A. A. y A. Martínez G. (2003) Un algoritmo para el análisis, estimación y predicción en experimentos dialélicos balanceados. *Revista Fitotecnia Mexicana* 26:191-200.
- Moncayo-Pérez C. D., N. Magaña-Lira, A. Peña-Lomelí, S. G. Leyva-Mir, J. Sahagún-Castellanos and M. Pérez-Grajales (2020) White smut (*Entyloma australe* Speg.) resistance in tomatillo (*Physalis* spp.) germplasm. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 26:65-77, <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2019.09.016>
- Mulato-Brito J., A. Peña-Lomelí, J. Sahagún-Castellanos, C. Villanueva-Verduzco y J. J. López-Reynoso (2007) Self-compatibility inheritance in tomatillo (*Physalis Ixocarpa* Brot.). *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research* 67:17-24, <https://doi.org/10.2478/v10032-007-0026-4>
- Ortuño-Olea L., A. Manzo-González y A. Peña-Lomelí (1998) Cultivo de anteras en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 4:39-43, <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.1997.06.045>
- Peña L. A., J. D. Molina G., F. Márquez S., J. Sahagún C., J. Ortiz C. y T. Cervantes S. (2002) Respuestas estimadas y observadas de tres métodos de selección en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Fitotecnia Mexicana* 25:171-178.
- Peña-Lomelí A., N. Magaña-Lira, A. Gámez-Torres, F. A. Mendoza-Celino y M. Pérez-Grajales (2018) Polinización manual en dos variedades de tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.) en invernadero. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 24:41-52, <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2017.02.011>
- Peña-Lomelí A. y F. Márquez-Sánchez (1990) Mejoramiento genético de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo* 71:85-88.
- Peña-Lomelí A., J. D. Molina-Galán, T. Cervantes-Santana, F. Márquez-Sánchez, J. Sahagún-Castellanos y J. Ortiz-Cereceres (1998)

- Heterosis intervarietal en tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 4:31-37, <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.1997.12.093>
- Peña-Lomelí A., J. D. Molina-Galán, J. Sahagún-Castellanos, J. Ortiz-Cereceres, F. Márquez-Sánchez, T. Cervantez-Santana y J. F. Santiaguillo-Hernández (2008) Parámetros genéticos en la variedad CHF1 Chapingo de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 14:5-11, <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2006.11.046>
- Peña-Lomelí A., J. J. Ponce-Valerio, F. Sánchez-del-Castillo y N. Magaña-Lira (2014) Desempeño agronómico de variedades de tomate de cáscara en invernadero y campo abierto. *Revista Fitotecnia Mexicana* 37:381-391, <https://doi.org/10.35196/rfm.2014.4.381>
- Peña-Lomelí A. y J. F. Santiaguillo H. (1999) Variabilidad Genética de Tomate de Cáscara en México. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. 26 p.
- Pérez G. M., F. Márquez S. y A. Peña L. (1998) Mejoramiento Genético de Hortalizas. 2a edición. Mundi-Prensa México. México, D. F. 380 p.
- Santiaguillo H. J. F., T. Cervantes S. y A. Peña L. (2004) Selección para rendimiento y calidad de fruto de cruza planta x planta entre dos variedades de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Fitotecnia Mexicana* 27:85-91.
- SAS Institute (2011) SAS/QC 9.3 User's Guide. SAS Institute. Cary, North Carolina, USA. 2323 p.
- SNICS, Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas (2021) Catálogo Nacional de Variedades Vegetales 2020. Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural. Ciudad de México. https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/606027/CNVV_2020_OK.pdf (Agosto 2021).
- Torretti R. (2010) La proliferación de los conceptos de especie en la biología evolucionista. *THEORIA*, 69:325-377.
- Vasil I. K. (2007) A short history of plant biotechnology. *Phytochemistry Reviews* 7:387-394, <https://doi.org/10.1007/s11101-007-9075-z>

