

Influencia de genes exóticos sobre la vida en estantería y el peso del fruto de tomate

Pereira da Costa, J.H.; V.A. Martínez, G.R. Rodríguez, G.R. Pratta y R. Zorzoli

RESUMEN

Una característica importante en tomate cultivado (*Solanum lycopersicum*) es la vida en estantería de los frutos (VE), que puede ser incrementada por incorporación de genes exóticos. Esta alternativa, sin embargo, implica una reducción en el peso (Pe). El objetivo de este trabajo fue analizar la herencia de ambos caracteres en un cruzamiento interespecífico, para aplicar luego esta información básica al delineamiento de estrategias de mejoramiento genético. Se utilizaron la cultivar Caimanta, la accesión exótica LA722 (*S. pimpinellifolium*) y las generaciones F_1 , F_2 , $BC_{1,1}$ ($F_1 \times LA722$) y $BC_{1,2}$ (Caimanta $\times F_1$). Se calcularon el grado de dominancia (d/a), la heredabilidad en sentido amplio (H^2) y la heredabilidad en sentido estricto (h^2) para Pe y VE, así como las correlaciones fenotípica (r_p) y genética (r_g) entre ellos. El d/a fue -1 y -0,86; H^2 , 0,35 y 0,45; y h^2 , 0 y 0,52, para Pe y VE respectivamente. La r_p fue 0,36 ($p < 0,01$) y r_g , -0,86. Se generó variancia genética para los caracteres Pe y VE a partir de un cruzamiento interespecífico de tomate; el componente de variación aditiva fue importante para VE pero nulo para Pe, con una asociación fuerte entre efectos génicos opuestos para estos caracteres.

Palabras clave

Análisis genético, mejoramiento genético, *Solanum* sección *Lycopersicon*, recursos fitogenéticos

Pereira da Costa, J.H.; V.A. Martínez, G.R. Rodríguez, G.R. Pratta and R. Zorzoli, 2009. Influence of exotic genes on tomato fruit shelf life and weight. Agriscientia XXVI (1): 7-13

SUMMARY

Fruit shelf life (SL) is an important trait in the cultivated tomato (*Solanum lycopersicum*) that might be increased by introgressing exotic genes. However, this approach causes a reduction in fruit weight (W). The objective of this research

was to analyse the inheritance patterns of both traits in an interspecific cross, in order to subsequently design the appropriate breeding strategy. Plant material included cv. Caimanta, accession LA722 of the exotic *S. pimpinellifolium*, and their F₁, F₂, BC_{1,1} (F₁ × LA722) and BC_{1,2} (Caimanta × F₁) generations. The genetic parameters, degree of dominance (d/a), broad sense heritability (H²), and narrow sense heritability (h²) were estimated for SL and W, and the phenotypic (r_p) and the genetic (r_g) correlations among them were calculated. The d/a were -1 and -0.86, H² were 0.35 and 0.45, and h² were 0 and 0.52, for W and SL respectively. The r_p was 0.36 (p < 0.01) and r_g was -0.86. Genetic variance was generated for both fruit weight and shelf life from this interspecific tomato cross, the additive variance component being important for SL but null for W. Also, a strong association among opposite gene effects was detected for both traits.

Key words

Genetic analysis, plant breeding, *Solanum* section *Lycopersicon*, plant genetic resources

J.H. Pereira da Costa, V.A. Martínez, G.R. Rodríguez, G.R. Pratta y R. Zorzoli. Cátedra de Genética, Facultad de Ciencias Agrarias, U.N. de Rosario, Argentina. Correspondencia a G.R. Pratta: gpratta@unr.edu.ar

INTRODUCCIÓN

Los frutos de tomate (*Solanum lycopersicum*) con una larga vida en estantería son altamente apreciados para la comercialización en fresco. La obtención de genotipos de tomate con "larga vida" ha sido uno de los objetivos principales en los programas de mejoramiento genético. Se han detectado varios genes mutantes que afectan el proceso natural de la madurez de los frutos, tales como *rin* (*ripening inhibitor*), *nor* (*non ripening*), *Nr* (*never ripe*), *alc* (*alcobaca*) (Chalukova & Manuehyan, 1991), *Cnr* (*colourless non-ripening*) (Seymour *et al.*, 2002), *dfd* (*delayed fruit deterioration*) (Rose & Saladié, 2004) y *Cwp* (*cuticular water permeability*) (Hovav *et al.*, 2004). Estos genes, que bloquean o alargan el proceso de la madurez, confieren larga vida a los frutos. Sin embargo, tanto en la condición homocigota como heterocigota presentan efectos pleiotrópicos indeseables sobre otros caracteres, tales como color, textura y sabor, que disminuyen la calidad del fruto. Por lo tanto, su uso en el mejoramiento genético es limitado (Mutschler *et al.*, 1992).

A través de las hibridaciones interespecíficas es posible la transferencia de caracteres de interés

agronómico desde las formas silvestres a la especie doméstica, así como el surgimiento de la "nueva variabilidad" debida a los efectos heteróticos resultantes de las interacciones entre genomas evolutivamente alejados (Esquinas-Alcázar, 1987). Zorzoli *et al.* (1998) informaron que los frutos de los híbridos entre dos taxones silvestres (*S. lycopersicum* var. *cerasiforme* y *S. pimpinellifolium*) y un cultivar estándar para la maduración de *S. lycopersicum* presentaron igual vida en estantería que los frutos de los híbridos entre el mismo cultivar y dos líneas homocigotas para *nor* y *rin*, respectivamente. La incorporación de genes exóticos como nueva fuente de variabilidad genética para prolongar la vida en la estantería apareció como una alternativa viable (Pratta *et al.*, 2000). Esta alternativa, sin embargo, implica una reducción en el peso del fruto (Grandillo & Tanksley, 1996).

Antes de comenzar un programa de mejoramiento genético, es necesario determinar los efectos genéticos que la incorporación de nuevos materiales podría tener sobre los caracteres de interés, a los fines de definir con mayor precisión las estrategias a seguir (Kearsey & Pooni, 1996). El objetivo general del presente trabajo fue explorar el aporte de genes

exóticos que influyen sobre la vida en estantería y el peso de los frutos de tomate, a través de la determinación del modo de herencia de ambos caracteres en un cruzamiento interespecífico entre *S. lycopersicum* y *S. pimpinellifolium*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal y diseño

Se utilizaron la cultivar Caimanta de *S. lycopersicum* (origen: INTA Cerrillos, Salta, Argentina), la accesión LA722 de *S. pimpinellifolium* (origen: Tomato Genetic Resources Center, University of California, Davis, US), sus generaciones F_1 y F_2 y las respectivas retrocruzas: $BC_{1,2} = \text{Caimanta} \times F_1$ y $BC_{1,1} = F_1 \times \text{LA722}$. Las hibridaciones fueron realizadas según técnicas estándares (Zorzoli *et al.*, 1998). Los ensayos se realizaron en la Sección Horticultura del Campo Experimental "José F. Villarino" (Zavalla, Santa Fe), ubicado a 31° LS y 61° LO, según un diseño completamente aleatorizado. Las plantas se condujeron bajo invernadero, que fue fertilizado con cama de pollo previo al trasplante. Los plantines se obtuvieron en almácigos y se transplantaron al invernadero a los 60 días de la siembra en surcos separados por 60 cm de distancia. La distancia entre plantas dentro de surco fue de 35 cm y cada planta se sostuvo con hilos de nylon suspendidos de alambres, tal como es lo habitual en la producción de tomate bajo invernadero en la zona de Rosario. El riego se hizo por inundación del surco con una frecuencia suficiente para evitar estrés hídrico, con un promedio de tres riegos por semana. Los frutos ($N = 10$ por planta) se cosecharon en el estado denominado pintón (cuando el 10% de la superficie presenta coloración rojiza). En cada material se evaluaron el peso (Pe, en gramos) y la vida en estantería (VE, en días), de acuerdo a la técnica descripta por Schuelter *et al.* (2002).

Análisis estadístico y genético

El ajuste de las distribuciones observadas de las

variables Pe y VE a la distribución normal se midió con la prueba de Shapiro-Wilk (1965). La comparación de los valores medios de ambas variables entre las generaciones genéticamente uniformes (progenitores y F_1) se realizó a través de la prueba de Duncan. Se calculó el grado de dominancia y se aplicó la prueba de escala para Pe y VE. Luego se analizaron los patrones de distribución de frecuencias de los caracteres en la generación F_2 y las retrocruzas por la prueba no paramétrica del χ^2 . La estimación de los componentes de variación aditiva y no aditiva en la determinación de la vida en estantería y el peso de los frutos se hizo según el método de Mather, calculándose la heredabilidad en sentido amplio (H^2), la heredabilidad en sentido estricto (h^2) y los coeficientes de correlación fenotípica (r_f) y genética (r_g) entre ambos caracteres (Kearsey & Pooni, 1996).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La prueba de Shapiro-Wilk mostró que las variables VE y Pe se distribuyeron normalmente ($W \approx 1$, ns). En las Figuras 1 y 2 se presentan las distribuciones de frecuencia de las dos variables en las generaciones analizadas. Se encontraron diferencias significativas de valores medios (Tabla 1) entre los genotipos progenitores para VE y Pe. El valor medio de la F_1 difirió significativamente del progenitor LA722 para ambos caracteres. Respecto al progenitor Caimanta, su valor medio para Pe presentó diferencias significativas con la F_1 , pero no se encontraron diferencias significativas entre estos genotipos para el carácter VE. La estimación del grado de dominancia mostró una acción génica de dominancia completa para VE ($d/a = -1$) y dominancia parcial para Pe ($d/a = -0,86$). Respecto de los parámetros de la prueba de escala, para Pe A fue no significativo pero B (-69.63) y C (-67.72) fueron significativos. Para VE ninguno de los parámetros fue distinto de cero. Las distribuciones de frecuencias de generaciones segregantes (F_2 , $BC_{1,1}$ y $BC_{1,2}$) de las variables analizadas mostraron diferencias significativas ($\chi^2 = 30,76$ para peso y $\chi^2 = 17,82$ para vida

Tabla 1. Valores medios (\bar{x}) y errores estándares (ES) de la vida en estantería (VE) y el peso (Pe) y de los frutos en los distintos genotipos. Letras distintas indican diferencias significativas (al 1% para Pe y al 5% para VE) según la prueba de Duncan.

Genotipos	Número de plantas	VE (días, $\bar{x} \pm \text{ES}$)	Pe (g, $\bar{x} \pm \text{ES}$)
Caimanta	7	18,06 \pm 1,15 ^b	86,38 \pm 7,33 ^a
LA722	8	26,20 \pm 2,77 ^a	2,01 \pm 0,17 ^c
F_1	7	20,10 \pm 1,65 ^b	8,30 \pm 0,19 ^b
F_2	79	22,81 \pm 8,17	5,21 \pm 3,10
$BC_{1,1}$	35	19,41 \pm 5,73	4,47 \pm 3,33
$BC_{1,2}$	22	21,50 \pm 8,10	12,38 \pm 8,00

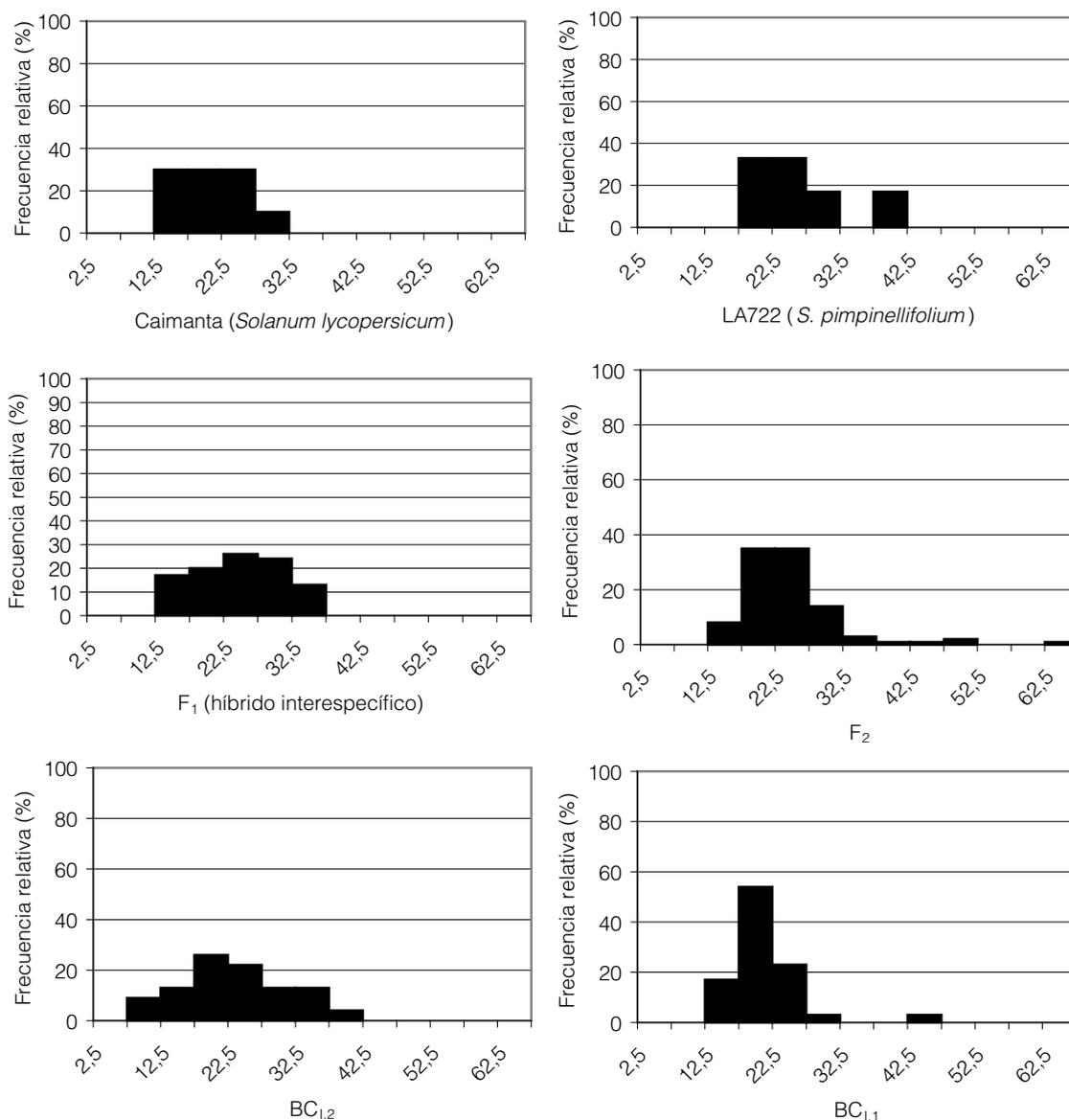


Figura 1. Distribución de frecuencias para el carácter vida en estantería de los frutos (en días)

en estantería, $p < 0,01$) (Figuras 1 y 2). H^2 fue 0,35 para VE y 0,45 para Pe, y h^2 fue 0,52 para VE y 0 para Pe. La r_f (correlación fenotípica) fue 0,36 ($p < 0,01$) y la r_g (correlación genética), -0,86.

En este trabajo se verificó que es posible obtener variación genética para el peso y la vida en estantería de los frutos a través de hibridaciones con especies silvestres, como había sido sugerido previamente por Pratta *et al.* (2000) y Rodríguez *et al.* (2006). Sin embargo, en este experimento Caimanta tuvo una vida en estantería relativamente alta con

respecto a lo esperado según evaluaciones previas; esto pudo deberse a efectos ambientales (es decir, habría cambios en la expresión de genes debida a las condiciones de cultivo propias del año de evaluación). Esto se explica porque los experimentos anteriores se realizaron en condiciones de campo y los presentes ensayos fueron conducidos bajo invernadero. No obstante, las generaciones F₂ y ambas retrocruzas mostraron diferencias para las distribuciones de peso y vida en estantería, lo que indica que los progenitores portan distintos alelos para

ambos caracteres que están segregando en tales generaciones.

Al calcular los grados de dominancia, se encontraron acciones génicas de dominancia completa para la vida en estantería y de dominancia parcial para peso. En concordancia con el cambio observado en los valores para la vida en estantería del progenitor cultivado, en este experimento la F_1 no difirió significativamente de Caimanta, en tanto que en experimentos anteriores la F_1 no discrepó de LA722, o bien superó a este progenitor silvestre. El carácter peso, en cambio, se comportó según lo esperado: dominancia parcial hacia los menores valores (Grandillo & Tanksley, 1996; Zorzoli *et al.*, 1998). Los resultados de la prueba de escala obte-

nidos en este trabajo indicaron que para el peso hay interacciones epistáticas o efectos maternos que dificultan el análisis de su herencia según el modelo aditivo-dominante, ya que los parámetros B y C fueron altamente significativos. Para la vida en estantería, por el contrario, ninguno de los parámetros de la prueba de escala fue significativo, por lo que este carácter ajusta al modelo aditivo-dominante y no hay interacciones genéticas o efectos maternos involucrados en su determinación. Estos resultados discrepan de lo encontrado por Rodríguez *et al.* (2008), pero en aquél experimento el progenitor silvestre fue la accesión LA1385 de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, taxón que está más estrechamente emparentado que *S. pimpinellifolium* con *S. lycopersicum*.

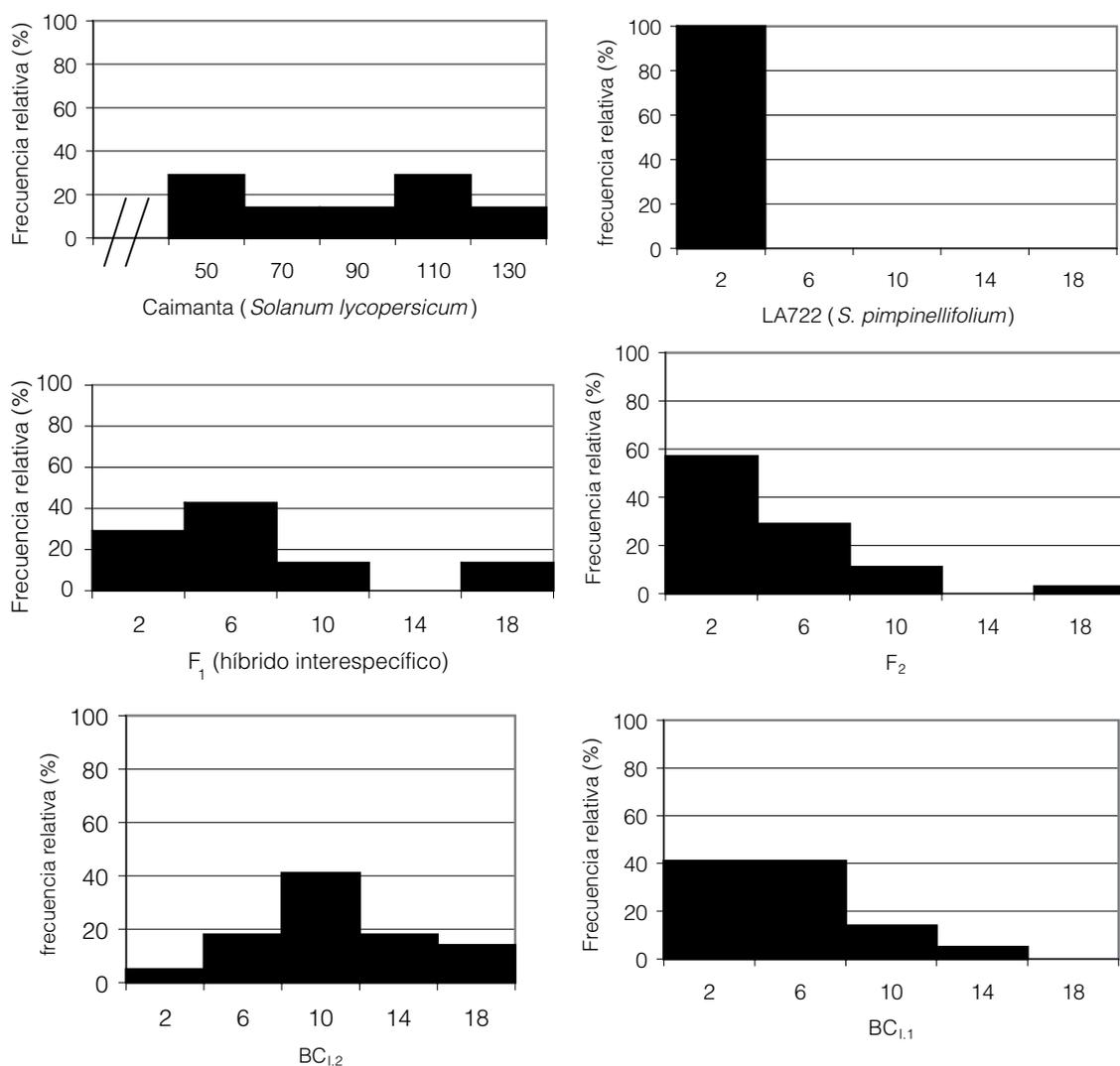


Figura 2. Distribución de frecuencias para el carácter peso de los frutos (en gramos)

Los valores de heredabilidad en sentido amplio indican que existe variancia genética para ambos caracteres, lo que posibilita su mejoramiento genético. La mayor contribución del componente no aditivo indica que se deberán obtener híbridos a fin de explotar las acciones génicas que rigen el peso de los frutos. La heredabilidad en sentido estricto, parámetro sólo significativo para la vida en estantería, indica que el mayor componente de la variación genética se debe en este caso a variancia de los efectos aditivos de los genes. Es entonces posible realizar selección para este carácter, a fin de aumentar su valor medio.

Por otro lado, pudo observarse que además de disminuir notablemente el peso de los frutos, los genes exóticos no ampliaron su variabilidad genética, ya que en todas las generaciones segregantes el rango de variación no superó al del híbrido interespecífico. La generación BC_{1,2} fue la que tuvo la mayor variancia fenotípica, en coincidencia con lo observado en Caimanta, y su media fue 100% superior a la de la F₂, aunque significativamente menor a la del progenitor cultivado. Estos resultados confirman que, para peso, cuanto mayor sea la media mayor será la variancia, como fuera tempranamente observado por Pratta *et al.* (1996) y Zorzoli *et al.* (1998), y pueden ser debidos a la acumulación de genes recesivos con efectos positivos sobre el tamaño del fruto que este cultivo sufrió durante el proceso de domesticación (entre ellos, el QTL *fw2.2* reportado por Grandillo & Tanksley, 1996). Este hecho, a su vez, puede explicar la no detección de variancia aditiva, que se relaciona a un "problema de escala" y no a una condición genética real, ya que existen antecedentes sobre la obtención de una respuesta a la selección significativa para peso en generaciones segregantes de cruzamientos interespecíficos de tomate (Rodríguez *et al.*, 2006). Respecto a la vida en estantería, la incorporación de los genes exóticos amplió considerablemente el rango de variación de la generación F₂, lo que indica que la recombinación de genes de ambos progenitores tuvo efectos positivos sobre este carácter debido al surgimiento a la "nueva variabilidad" reportada por Esquinas-Alcázar (1987). Concurrentemente, este efecto se redujo en las generaciones de retrocruza, en las que ya no están representados en igual proporción los genomas de ambas especies. Sin embargo, por sus mayor valor medio de peso y por presentarse en ella plantas similares a LA722 para la vida en estantería, la retrocruza Caimanta x F₁ se convierte en una generación segregante apropiada para comenzar un proceso selectivo.

La elevada y negativa correlación genética detec-

tada en la generación F₂ indica que los caracteres están regidos por genes con efectos pleiotrópicos que aumentan la vida en estantería y reducen el peso de los frutos, o bien por genes que están estrechamente ligados, con efectos en promedio opuestos sobre ambos caracteres. Por lo tanto, será necesario trabajar con un elevado número de plantas en las generaciones segregantes más avanzadas a fin de encontrar individuos recombinantes para estos *loci* en los que se haya roto el ligamiento y los efectos en promedio de los genes que porten tiendan a incrementar los valores fenotípicos de ambos caracteres.

CONCLUSIONES

En este cruzamiento interespecífico de tomate, el componente de variación aditiva fue importante para vida en estantería pero nulo para peso. Se detectaron interacciones y/o efectos maternos en la determinación de peso. La elevada y negativa correlación genética indica efectos génicos opuestos para vida en estantería y peso de los frutos de tomate.

AGRADECIMIENTOS

A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, que financió este trabajo a través del PICT 8-25481.

G.R. Pratta y R. Zorzoli pertenecen al CONICET y al Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Rosario, respectivamente.

BIBLIOGRAFÍA

- Chalukova, M. and H. Manuehyan, 1991. Breeding for carotenoid pigments in tomato, en Genetic improvement of tomato. Springer – Verlag, Berlin TM, pp. 179-195.
- Esquinas-Alcázar, J. T., 1987. Plant genetic resources: a base for food security. *Ceres* 20: 39-45.
- Grandillo, S. and S. D. Tanksley, 1996. *QTL* analysis of horticultural traits differentiating the cultivated tomato from the closely related species *Lycopersicon pimpinellifolium*. *Theor. Appl. Genet.* 92: 935-951.
- Hovav, R.; S. Shen and A. Schaffer, 2004. Map-based cloning of a gene (*Cwp*) that controls cuticular permeability in mature tomato fruit. En First Solanaceae Genome Workshop 2004. Wageningen, The Netherlands, p. 83 (Abstract).
- Kearsey, M. and H. Pooni, 1996. The genetical analysis of quantitative traits. Chapman and Hall. Londres. 381 pp.
- Mutschler, M. A.; D. W. Wolfe, E. D. Cobb and K. S. Yourstone, 1992. Tomato fruit quality and shelf life in hybrids

- heterozygous for the alc ripening mutants. HortScience 27: 352-355.
- Pratta, G.; R. Zorzoli y L. A. Picardi, 2000. Interacciones genéticas entre germoplasma silvestre y cultivado de *Lycopersicon* spp. con efectos sobre la calidad del fruto de tomate. Plant Gen. Res. News. 124: 7-12.
- Rodríguez, G. R.; G. R. Pratta, R. Zorzoli and L. A. Picardi, 2006. Recombinant lines obtained from an interspecific cross among *Lycopersicon* species selected by fruit weight and fruit shelf life. J. Am. Soc. Hort. Sci. 131: 651-656.
- Rodríguez, G. R.; L. Sequin, G. R. Pratta, R. Zorzoli and L. A. Picardi, 2008. Protein profiling in F₁ and F₂ generations of two tomato genotypes differing in ripening time. Biol. Plant. 52: 548-552.
- Rose, J. and M. Saladié, 2004. Reevaluating the key molecular determinants of tomato fruit softening and postharvest deterioration. En: First Solanaceae Genome Workshop 2004. Wageningen, The Netherlands. p. 32 (Abstract).
- Schuelter, A. R.; F. L. Finger, V. W. D. Casali, S. H. Brommonschenkel and W. C. Otoni, 2002. Inheritance and genetic linkage analysis of a firm-ripening tomato mutant. Plant Breed. 121: 338-342.
- Seymour, G.; K. Manning, E. Eriksson, A. Popovich and G. King, 2002. Genetic identification and genomic organization of factors affecting fruit texture. J. Exp. Bot. 53: 2065-2071.
- Shapiro, S. S. and M. B. Wilk, 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). Biometrika 52: 591-611.
- Zorzoli, R., G. Pratta y L. A. Picardi, 1998. Efecto de los mutantes nor y rin y de genes silvestres sobre características del fruto en *Lycopersicon*. Mendeliana 13: 12-19.