



Selección de segregantes transgresivos de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) por calidad de fruto, provenientes de un cruzamiento entre variedades altamente contrastantes

Daniela Alejandra Fernandez Codoseo

Tesina presentada a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de Cuyo para optar el título de Licenciado en Ciencias Básicas con Orientación en Biología.

Director: Dr. Pablo Asprelli

Co-director: Dra. Alejandrina Alaria

Mendoza, Argentina

2017



Agradecimientos

Mis agradecimientos más profundos a Dios por ayudarme a alcanzar mis objetivos e iluminar mi camino. A mis padres Laura y Eugenio, y a mis hermanos Laura y Miguel por creer en mí y por el apoyo que me brindan cada día.

A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de Cuyo por el apoyo que me brindó para finalizar la carrera.

A las cátedras de Botánica Agrícola y de Horticultura de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Cuyo por brindarme sus instalaciones para desarrollar el seminario de investigación.

A la Estación Experimental Agropecuaria La Consulta del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria por el aporte de germoplasma para el presente trabajo.

Al Dr. Ramón Asís de la Facultad de Ciencias Químicas de la Universidad Nacional de Córdoba por su colaboración en el análisis de las muestras por HPLC.

Un agradecimiento especial a mi director de tesis Dr. Pablo Asprelli, por su apoyo constante brindado durante la realización del presente trabajo.

A mi co-directora, Dra. Alejandrina Alaria por sus consejos y opiniones sobre el presente trabajo.

A mis amigas por su empuje y comprensión en los momentos más difíciles.

Y un agradecimiento especial para todas las personas que me acompañaron a lo largo de la carrera.

Índice general

RESUMEN	5
<i>Palabras clave</i>	6
ABSTRACT	7
<i>Key words</i>	8
1. INTRODUCCIÓN	9
1.1. Descripción, origen y domesticación del tomate cultivado	9
1.2. Importancia económica y valor nutricional del tomate	11
1.3. Color del fruto de tomate	12
2. FORMULACIÓN DEL PROBLEMA	12
3. OBJETIVO GENERAL	13
3.1. Objetivos específicos	13
4. HIPÓTESIS	13
5. MATERIALES Y MÉTODOS	13
5.1. Diseño experimental	13
5.2. Análisis morfométrico, morfológico y de calidad	14
5.3. Pigmentos y colores en el tomate	15
5.4. Análisis estadístico y de clasificación	15
5.5. Identificación de genotipos superiores	18
6. RESULTADOS	18
7. DISCUSIÓN	21
8. CONCLUSIONES	31
9. CONSIDERACIONES FINALES	32
TABLAS	33
FIGURAS	42
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	55

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Resultados de la prueba de X ² para la frecuencia de plantas con los diferentes fenotipos de color del fruto en la generación F ₂ ($X^2_{\alpha=0,05 \text{ gl}=3} < 7,8147$).	33
Tabla 2. Resumen del análisis de varianza para las 25 variables cuantitativas analizadas sobre los frutos de tomate de la población F ₂ evaluada. (CMg: cuadrado medio genotipos; CMe: cuadrado medio del error; F: valor de la prueba F; *: p < 0,001; ns: no significativo; GDG: grado de determinación genética, GDG _{Error} : error del grado de determinación genética).....	34
Tabla 3.a. Correlaciones entre las variables cuantitativas de los frutos en la población de tomates analizada.....	35
Tabla 3.b. Correlaciones entre los contenidos de 18 pigmentos detectados por HPLC en pericarpio de los frutos de los individuos de la población de tomates analizada. ...	36
Tabla 3.c. Correlaciones entre las variables cuantitativas y el contenido de pigmentos detectados por HPLC en pericarpio de los frutos de los individuos de la población de tomates analizada.....	37
Tabla 3.d. Correlaciones entre las variables cuantitativas y el contenido de pigmentos detectados por HPLC en pericarpio de los frutos de los individuos de la población de tomates analizada.....	38
Tabla 4.a. Valores promedio y desvío estándar correspondientes a 21 variables cuantitativas, medidas sobre los frutos de tomates en las generaciones parental, F ₁ y F ₂ (R: rojo; M: marrón; A: amarillo; V: verde).....	39
Tabla 4.b. Valores promedio y su desvío estándar correspondientes a 22 variables relacionadas al contenido de pigmentos y a los parámetros de color, medidas sobre los frutos de tomates en las generaciones parental, F ₁ y F ₂ (R: rojo; M: marrón; A: amarillo; V: verde).....	40
Tabla 5. Valores de carga de las variables cuantitativas y del contenido de pigmentos en frutos de tomate en los tres primeros factores extraídos del análisis de componentes principales realizado sobre la población evaluada.	41

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Planta de tomate cultivado. Detalle del hábito de crecimiento herbáceo simpodial, hojas compuestas, inflorescencias y racimo con frutos maduros e inmaduros.....	42
Figura 2. Diversidad fenotípica en poblaciones F2 derivadas de cruzamientos de tomates contrastantes para tamaño, forma y color de fruto.....	43
Figura 3. Imágenes de los frutos del progenitor femenino (entrada 4637) (a) y masculino (entrada 4635) (b), utilizados en este estudio.	44
Figura 4. Representación espacial de las coordenadas cartesianas del espacio de color CIEL*a*b*. El eje vertical z coincide con la coordenada L* que define luminosidad, y en el plano bidimensional xy aparecen los parámetros a* y b* que definen cromaticidad.....	45
Figura 5. Perfiles de HPLC de pigmentos clorofílicos (A) y carotenoides (B y C) utilizados como referencia. Sobre las abscisas se observan los tiempos de retención para cada grupo de moléculas en una columna cromatográfica de fase reversa (C18). Sobre las ordenadas se grafican las intensidades relativas de cada grupo de moléculas.	46
Figura 6. Imágenes de la parte interna de frutos del progenitor femenino 4637, del progenitor masculino 4635, el híbrido F1 y la distribución fenotípica de la población F2.....	47
Figura 7. Dispersión de los genotipos correspondientes al progenitor femenino 4637, al progenitor masculino 4635, el híbrido F1 y la población F2 en las dos primeras componentes principales obtenida del análisis factorial de 25 variables cuantitativas.....	48
Figura 8. Biplot de pigmentos carotenoides y clorofílicos detectados en los frutos de tomate correspondiente al progenitor femenino 4637, al progenitor masculino 4635, el híbrido F1 y la población F2.....	49
Figura 9. Diagrama de dispersión de los dos primeros ejes canónicos obtenidos del análisis discriminante para los frutos de tomate de la generación F2 obtenido a partir de 18 pigmentos y las 25 variables cuantitativas analizadas.....	50
Figura 10. Distribución de los valores del peso de los frutos de tomate correspondiente al progenitor femenino 4637, al progenitor masculino 4635, el híbrido F1 y la población F2.	51

Figura 11. Distribución de los valores del grosor del pericarpio de los frutos de tomate correspondiente al progenitor femenino 4637, al progenitor masculino 4635, el híbrido F1 y la población F2.....	52
Figura 12. Distribución de los valores de sólidos solubles (°Brix) de los frutos de tomate correspondiente al progenitor femenino 4637, al progenitor masculino 4635, el híbrido F1 y la población F2.....	53
Figura 13. Distribución de los valores del índice de color en los frutos de tomate correspondiente al progenitor femenino 4637, al progenitor masculino 4635, el híbrido F1 y la población F2.....	54

RESUMEN

La popularidad del tomate como alimento y sus altos niveles de consumo hacen de esta hortaliza una de las fuentes más importantes de vitaminas y minerales en la dieta humana. En el desarrollo de las variedades actualmente cultivadas se ha prestado especial atención al tamaño, la forma y la uniformidad. Hoy en día los mercados están interesados en diferenciar los productos por otros atributos como son los relacionados con el color, sabor, aroma y por el contenido de sustancias beneficiosas para la salud.

Aunque se sabe mucho acerca de la herencia de los caracteres que determinan el desempeño del cultivo, poco se conoce acerca de la herencia del color del fruto y otros caracteres de calidad nutricional en el tomate cultivado. En este sentido, el objetivo del presente trabajo fue reconocer patrones de variabilidad de caracteres morfométricos, morfológicos y de calidad asociados al contenido de pigmentos de los frutos de tomate provenientes de un cruzamiento entre entradas contrastantes. Integrando la información generada por análisis fenotípicos, genéticos y metabólicos se pudieron identificar genotipos superiores de tomate con diferentes colores, formas y tamaños de los frutos, con buen comportamiento agronómico y destacadas características de calidad.

En el campo experimental del Instituto de Horticultura (FCA-UNCuyo), durante la campaña agrícola 2014-2015, se evaluó una población segregante generada a partir de dos materiales de tomate de fenotipo altamente contrastante. Los frutos se cosecharon en estado maduro para realizar determinaciones de 25 caracteres morfométricos, de aspecto y de calidad, y del contenido de 18 pigmentos carotenoides y clorofílicos. La información generada por el análisis fenotípico, el genético y el metabólico se integró aplicando técnicas de análisis estadísticos uni y multivariados. Estos análisis permitieron cuantificar la variabilidad genética generada, identificar asociaciones entre las variables analizadas y casos particulares de expresión fenotípica.

La frecuencia de los diferentes fenotipos para color de fruto en la generación segregante corresponde a un modelo de herencia de dos genes de segregación independiente con efecto epistático de aparición de un nuevo fenotipo por complementación. Los resultados encontrados indican la existencia de variabilidad genética en la población evaluada para las variables morfométricas y de calidad, los parámetros de color y el contenido de pigmentos. Los descriptores de la forma y el tamaño de los frutos indicaron una tendencia de las plantas segregantes hacia frutos

de menor peso, y de forma redonda o achatada. La disminución de sólidos solubles estaría relacionada con un aumento en el tamaño del fruto y viceversa, y por la influencia del ambiente sobre los diferentes compuestos orgánicos responsables del sabor.

Las variables asociadas al color mostraron valores de heredabilidad intermedios o altos, en correspondencia con un cruzamiento entre variedades altamente contrastantes. Las plantas con frutos rojos y marrones mostraron un alto contenido en licopeno, trans- β -caroteno, trans- γ -caroteno, prolicopeno, di-hidroxi-licopeno y di-cis- γ -caroteno-1,2-epóxido. Muy pocos pigmentos estuvieron relacionados al color amarillo de los frutos. Los pigmentos más relacionados al color verde de los frutos maduros de plantas segregantes F2 fueron clorofila a y b, feofitina a, b y c, y luteína, que también se identificaron en los frutos marrones.

El análisis de componentes principales permitió agrupar genotipos según los rasgos morfológicos y la composición de pigmentos. Los frutos más grandes tendieron a ser achatados, con más hombro, hendidura profunda y un pericarpio más grueso. El análisis factorial de los componentes principales mostró un patrón semejante al del análisis de correlaciones entre los caracteres analizados. La reciprocidad entre las variables morfométricas y entre los descriptores del color y la calidad mostraron el mismo patrón de asociaciones. La falta de correlación entre estos grupos de variables permitiría la selección de ambos caracteres de manera simultánea e independiente. La relación entre los individuos y el contenido de 18 pigmentos mostró al menos dos sistemas de distribución del contenido de clorofilas y carotenoides. El análisis discriminante reveló cuatro grupos correspondientes a las clases fenotípicas establecidas por el color de los frutos, mientras que las variables morfométricas contribuyeron a la dispersión de los individuos en las clases fenotípicas establecidas.

El conocimiento de los componentes de la variabilidad genética para características del fruto de tomate, la diferenciación fenotípica de las nuevas combinaciones genéticas obtenidas y la comprensión de las asociaciones entre los caracteres agronómicos y de calidad permitieron identificar individuos de cualidades sobresalientes en la progenie derivada de un cruzamiento entre variedades contrastantes.

Palabras clave: *Solanum lycopersicum* L., hibridación, caracterización morfométrica, pigmentos carotenoides, pigmentos clorofílicos, diversidad fenotípica, diversidad genética, mejoramiento genético.

ABSTRACT

The popularity of tomatoes as food and its high levels of consumption make this vegetable one of the most important sources of vitamins and minerals in the human diet. In the development of the varieties currently cultivated has been given special attention to the size, shape and the uniformity of fruits. Markets are nowadays interested in products distinguishable by other attributes, such as those related to color, flavor and aroma, and the content of beneficial substances for health.

Although is knows much about the heritage of those characters that determine the crop performance, little is known about the inheritance of the fruit color and others characters of nutritional quality in the cultivated tomato. In this sense, the objective of the present work was recognizing patterns of variability of morphometric, morphological and quality characters associated to the content of pigments of tomato fruits from a cross between contrastant accessions. Integrating the information generated from phenotypic, genetic and metabolic analyses, superior genotypes were identified with different colors, shapes and sizes of fruits, good agronomic performance and with outstanding features of quality.

In the experimental field of the Institute of Horticulture (FCA-UNCuyo) during the season 2014-2015, a segregant population generated from two highly contrasting phenotype materials of tomato were assessed. Fruit were harvested at the ripe stage to make determinations of 25 morphometric, appearance and quality characters, and the content of 18 carotenoids and chlorophyll pigments. The information generated by phenotypic, genetic and metabolic approaches were jointly analyzed applying uni and multivariate statistical techniques. These analyses made it possible to quantify the genetic variability generated, identifying associations between the variables analyzed and particular cases of phenotypic expression.

The frequency of the different phenotypes for fruit color in the segregating generation correspond to a model of inheritance of two genes with independent segregation and an epistatic effect as a new phenotype appear by complementation. These results indicate the existence of genetic variability in the population for the morphometric and quality traits, color parameters and pigments content. Descriptors of fruit shape and size indicated a trend of the segregating plants to fruits of lower weight, and round or flattened shape. The decrease in soluble solids contents would be related with an increase in the fruit size and vice versa, and by environment interactions over the content of different organic compounds responsible of the flavor.

Traits associated with fruit color showed intermediate and high heritability values in correspondence with a cross between highly contrasting varieties. Plants with red and brown fruits showed a high content of lycopene, trans- β -carotene, trans- γ -carotene, prolycopene, dihydroxilycopene and di-cis- γ -carotene-1,2-epoxide. Few pigments were related to the yellow colored of the fruits. The pigments more related to the green color of the mature fruits of F2 plants were chlorophyll a and b, phaeophytin a, b and c, and lutein, that also were identified in brown colored fruits.

Principal components analysis allowed to group genotypes according to morphological traits and pigments composition. The largest fruits tended to be flattened, with marked shoulder, deep indentation and thicker pericarp. Factor analysis of the principal components showed a pattern similar to correlations analysis. Reciprocity between the morphometric traits and descriptors of fruit color and quality showed the same association pattern. The lack of correlation between these groups of variables, permits the selection of both characters simultaneously and in a independent manner. Relationship between individuals and the contents of 18 different pigments showed at least two systems of distribution of carotenoids and chlorophylls content. Discriminant analysis revealed four groups corresponding to the phenotypic classes established by the fruits color, while the morphometric traits contributed to the dispersal of individuals at the corresponding phenotypic classes.

Knowledge of the components of the genetic variability for fruit traits of tomato, the phenotypic characterization of new genetic combinations and the understanding of the associations between agronomic and quality traits allowed to identify individuals of outstanding characteristics in the progenies derived from a crosses between contrasting varieties.

Key words: *Solanum lycopersicum* L., hybridization, morphometric characterization, carotenoids pigments, chlorophylls pigments, phenotypic diversity, genetic diversity, breeding.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Descripción, origen y domesticación del tomate cultivado

El tomate cultivado (*Solanum lycopersicum* L.) pertenece a la familia *Solanaceae*, sección *Lycopersicon*, y comparte el género con otras 12 especies silvestres. Los tomates son nativos del oeste de América del Sur, con dos especies endémicas de las Islas Galápagos (Darwin *et al.*, 2003; Knapp y Darwin, 2007). La descripción hecha por Peralta *et al.* (2008) las caracteriza por ser plantas herbáceas (Figura 1), erectas o decumbentes, de tamaño muy variable según las variedades, y pueden desarrollar raíces adventicias desde los nodos basales. Algunas variedades poseen crecimiento indeterminado, aunque existen otras que son semideterminadas o determinadas (Hernández Leal, 2012). Sus tallos son verdes y ramificados, con numerosos tricomas glandulares que le dan a la planta su aroma característico (Sobрино Vesperinas y Sanz Elorza, 2010).

Poseen un sistema radicular amplio entre los 50-60 cm de profundidad, compuesto de una raíz principal desde la que parten gran cantidad de ramificaciones. Las hojas son compuestas, imparipinnadas y se disponen de forma alterna sobre el tallo (Figura 1). Las inflorescencias son cimosas, de disposición simpodial en el tallo, simples o ramificadas, con numerosas flores de pedicelos cortos y articulados hacia la mitad. Las flores son actinomorfas, hermafroditas y de polinización autógena (Sobрино Vesperinas y Sanz Elorza, 2010; Peralta *et al.*, 2008). El cáliz posee 5 o más sépalos soldados en la base, y es glanduloso-pubescente. La corola es de color amarilla, posee 5 o más pétalos soldados en la base. Los estambres son glabros, iguales entre sí, unidos en la parte inferior y con la parte distal libre (Peralta *et al.*, 2008). El ovario es cónico y poco glandular con el estigma capitado, de color verde usualmente incluido en la columna estaminal (Sobрино Vesperinas y Sanz Elorza, 2010; Peralta *et al.*, 2008). Los frutos son bayas globosas de diferentes tamaños, formas y colores (Figura 2). Las semillas son pequeñas y pubescentes, envueltas por mucílago (Sobрино Illescas y Sobрино Vesperinas, 1989; Madhavi y Salunkhe, 2004; Peralta *et al.*, 2008).

El tomate crece bajo un amplio rango de condiciones, se adapta bien a diferentes tipos de suelos y tiene cierta tolerancia a la salinidad, aunque el crecimiento de las plantas está condicionado por la luz, la humedad y la nutrición que reciben (Alarcón Zayas, 2013). Para un desarrollo completo de su ciclo necesita gran cantidad de calor. La temperatura mínima de germinación se sitúa sobre los 10°C, y la óptima entre los 20 y 30°C, aunque el rendimiento está condicionado por el material cultivado,

y por diversos factores como el clima, la fertilidad del suelo, la sanidad del cultivo, etc. (Sobrinillo Illescas y Sobrinillo Vesperinas, 1989; Madhavi y Salunkhe, 2004).

Se cree que el ancestro más probable del tomate cultivado es *S. pimpinellifolium*, una especie silvestre con la que hibrida naturalmente en el norte de Perú y sur de Ecuador (Peralta *et al.*, 2008). El tomate se domesticó en América, uno de los centros de domesticación propuestos es la zona de Perú (Peralta *et al.*, 2008), y el otro es el sur de México (Jenkins, 1948; Rick y Fobes, 1975). Aunque Perú fue ampliamente aceptado como el centro de domesticación, "la mayor parte de la evidencia histórica, lingüística, arqueológica y etno-botánica favorece a México como la fuente de los tomates cultivados" (Foolad, 2007).

A principios del siglo XVI, el tomate fue llevado a Europa y otras partes del mundo, inicialmente como una curiosidad botánica ya que se sospechaba la presencia de alcaloides en la fruta (Mazzucato *et al.*, 2008). El primer registro escrito sobre el consumo de tomate cultivado en Italia fue realizado por Matthiolus (1544), en el cual se describe el consumo del fruto con aceite y sal. Por lo tanto, el tomate ya se estaba estableciendo en la cocina italiana en ese tiempo (Peralta *et al.*, 2008). En el siglo XVIII la especie fue llevada desde Europa a América del Norte (Rick, 1976) y en el siglo XIX en América del Sur por la región del Río de la Plata. Debido a su éxito como cultivo, el tomate encontró otros centros secundario de diversificación (Bailey *et al.*, 1960; García Martínez *et al.*, 2006).

Algunas de las características más importantes que se seleccionaron durante el proceso de domesticación y el mejoramiento del cultivo fueron un sistema de reproducción con tendencia a la autogamia mediante el acortamiento del estilo, el incremento del tamaño del fruto, formas y colores del fruto muy variados, uniformidad en la producción, entre otros (Chen *et al.*, 2007; Paran y van der Knaap, 2007; Rodríguez *et al.*, 2013). Sin embargo, la selección de los tomates produjo grandes cambios, en especial una reducción en la diversidad genética debido posiblemente a deriva génica, eventos cuellos de botella, selección natural y artificial (Rick, 1976; Rodríguez *et al.*, 2013). Estudios moleculares estimaron que en los cultivares existe menos del 5% de la variación genética disponible mientras que el 95% restante se encuentra en las especies silvestres (Miller y Tanksley, 1990).

Asimismo, la constitución genética diploide ($2n=24$), el pequeño tamaño del genoma, su corto ciclo de cultivo y la disponibilidad de herramientas genómicas y genéticas, convierten al tomate en uno de los más efectivos modelos genéticos para el mejoramiento de los cultivos (Rodríguez, 2007).

El tomate cultivado, además de ser un cultivo de importancia económica, es un organismo modelo para el mejoramiento de los cultivos. Principalmente, por su fácil cultivo bajo una amplia gama de condiciones ambientales, ciclo vital corto, gran potencial reproductivo, constitución genética diploide ($2n=24$), pequeño tamaño del genoma, gran potencial reproductivo, y la disponibilidad de herramientas genómicas y genéticas (Rodríguez, 2007; Asprelli, 2011).

1.2. Importancia económica y valor nutricional del tomate

El fruto de tomate por su gran aceptación como alimento y versatilidad en la elaboración de comidas, es una de las hortalizas que más se consume en todo el mundo, con un promedio de 14 kg/año per cápita (FAO, 2004) y con una tendencia ascendente (Peralta y Spooner, 2006). En la Argentina existe un incremento en la producción de este cultivo, siendo la tercera especie hortícola en importancia por su superficie cultivada. Una de las zonas productoras más importantes de tomate para industria es la región de Cuyo, mientras que la producción de tomate para mercado en fresco se localiza en los cinturones hortícolas de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires, La Plata, Rosario, Corrientes y Salta (Corvo Dolcet, 2005; IDR, 2004a, b).

En el plano internacional, el tomate es la segunda hortaliza más consumida después de la papa, con casi 13 Kg anual per cápita. En Argentina el consumo per cápita ronda los 26 Kg, de los que 14 Kg corresponden a tomate industrializado, y representa el 1,21% del total mundial (IDR, 2004a; FAO, 2004). El cultivo de tomate se realiza prácticamente a lo largo del país, y se cultivan tanto materiales de polinización abierta como híbridos. La lista es dinámica, debido a que los cultivares se renuevan continuamente buscando satisfacer los requerimientos de rendimiento y sólidos solubles, regularidad en la forma y color del fruto, resistencia a enfermedades, aptitud para el transporte (IDR, 2004a, b; Corvo Dolcet, 2005). Los cultivares comerciales de tomate que se adaptan a las cadenas de producción-consumo, son en su mayoría frutos de color rojo y de características organolépticas deficientes. Aunque pueden tener una vida poscosecha prolongada si se combinan momentos oportunos de cosecha con conservación a bajas temperaturas (Roselló Ripollés y Nuez Viñals, 2006).

Actualmente, los consumidores aumentaron la demanda de productos hortícolas con una preferencia hacia caracteres de calidad como el sabor, aroma y color, pero que también aporten sustancias beneficiosas para la salud. Particularmente, el fruto de tomate es una importante fuente de antioxidantes, como carotenoides, α -tocoferol, flavonoides y compuestos fenólicos, para la dieta humana (Quadrona, 2013). Además,

contienen azúcares como fructosa, glucosa y sacarosa, y ácidos orgánicos como cítrico y málico principalmente, que constituyen del 53% al 65 % de los sólidos solubles. Poseen compuestos volátiles responsables del aroma, aminoácidos, vitaminas (A, C y E) y otros metabolitos (Blum *et al.*, 2005; Asprelli *et al.*, 2016).

De los pigmentos carotenoides encontrados en el fruto de tomate, sobresalen el β -caroteno por ser precursor de la vitamina A (Meléndez Martínez *et al.*, 2004), y el licopeno por poseer una elevada capacidad antioxidante celular (Jones, 2000; Di Mascio *et al.*, 1989; Stahl y Sies, 1996; Gerster, 1997; Bramley, 2002). Además, estos compuestos reducen el riesgo de incidencia de algunos tipos de cáncer mediante la intervención en los sistemas de desintoxicación celular (Quiñones *et al.*, 2012; Tomás Barberán, 2003), la activación de la apoptosis, la disminución de la angiogénesis y la metástasis (Kirsh *et al.*, 2006; Palomo *et al.*, 2010 a, b).

1.3. Color del fruto de tomate

El color del fruto de tomate es uno de los atributos más importantes y complejos de la calidad del producto (Kabelka *et al.*, 2004). Actualmente, se han caracterizado al menos 20 genes de herencia simple que influyen en el contenido de carotenoides, variando en el tipo, concentración y distribución en el fruto. Muchas de las variantes de color han sido identificadas como mutantes espontáneas en materiales cultivados, aunque también están presentes en especies silvestres relacionadas (Labate *et al.*, 2007). Además se han identificado numerosos genes de efecto cuantitativo (QTL) asociados con el color rojo del fruto (Saliba Colombani *et al.*, 2001; Causse *et al.*, 2002), que hasta pueden tener efectos epistáticos y pleiotrópicos (Labate *et al.*, 2007). Liu *et al.* (2003) mencionan que “existe mucho detrás del color del fruto de tomate que solamente genes simples involucrados en la síntesis de pigmentos”.

2. FORMULACIÓN DEL PROBLEMA

El avance en el mejoramiento del valor nutricional del tomate está determinado principalmente por la disponibilidad de suficiente variabilidad genética y el conocimiento de las acciones génicas. La mayoría de las variedades cultivadas y un grupo de especies silvestres poseen frutos rojos a la madurez, pero también hay variedades que producen frutos de color verde, amarillo, anaranjado y marrón.

Los resultados obtenidos recientemente en los perfiles metabólicos de diferentes colecciones de tomate abren nuevos horizontes para relacionar genes específicos con fitonutrientes de interés (Overy *et al.*, 2005; Schauer *et al.*, 2005, 2006; Schauer y Fernie, 2006; Quadrana *et al.*, 2014), los cuales relacionan directamente el consumo de hortalizas con un mejor aporte a la alimentación. En base a esto, es que se han

implementado estrategias basadas en la selección fenotípica de individuos o familias genéticas para mejorar la calidad nutricional del cultivo (Hanson *et al.*, 2004; Rousseaux *et al.*, 2005; Willits *et al.*, 2005).

Actualmente, la oferta creciente de productos hortícolas de mejor calidad, buen sabor, aroma y color denota una preferencia por parte de los consumidores. Simultáneamente, se ha incrementado el interés por los alimentos que contienen compuestos bioactivos, que confieren no solo valor nutricional sino también propiedades beneficiosas para la salud (Peralta *et al.*, 2016).

3. OBJETIVO GENERAL

Reconocer patrones de variabilidad de caracteres morfométricos, morfológicos y de calidad, y en el contenido de pigmentos de los frutos de tomate provenientes de un cruzamiento. Integrando la información generada a partir de análisis fenotípicos, genéticos y metabólicos.

3.1. Objetivos específicos

- Analizar diferentes características morfológicas, fisiológicas y bioquímicas de los frutos de tomate en los individuos parentales, el híbrido y la población segregante.
- Analizar los componentes de la variabilidad y establecer asociaciones entre los caracteres morfométricos y de calidad del fruto de tomate.

4. HIPÓTESIS

Es posible identificar genotipos superiores de tomate cultivado con diferentes colores, formas y tamaños de los frutos, con buen comportamiento agronómico y destacadas características de calidad a partir de una población F2 segregante para dichos caracteres.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Diseño experimental

El experimento se llevó a cabo en el Instituto de Horticultura de la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo, provincia de Mendoza, Argentina (33° 0,3' S; 68° 52,2' O; 912 m.s.n.m.). La población segregante se obtuvo por autofecundación del híbrido entre dos materiales de tomate de fenotipo altamente contrastante.

Las semillas utilizadas para obtener los individuos progenitores fueron generadas por selección de plantas autofecundadas durante cinco temporadas. A

partir de una muestra original de semillas de polinización abierta depositadas en el Banco de Germoplasma del INTA La Consulta. La entrada 4637 actuó como progenitor femenino, la cual es de origen ruso, posee frutos de color marrón, tamaño grande y forma semiaplanada (Figura 3.a). La entrada 4635, procedente de Inglaterra, actuó como progenitor masculino, y corresponde a un tomate tipo cherry de color amarillo pálido y forma esférica (Figura 3.b).

Durante la temporada estival 2014-2015 se evaluaron cinco plantas del progenitor femenino, seis plantas del progenitor masculino, cuatro plantas de la generación F1 y 99 plantas de la generación F2, en un diseño completamente aleatorizado (Montgomery, 1991). El marco de plantación fue de 1,5 m entre surcos y 0,3 m entre plantas. El cultivo estuvo protegido por malla antigranizo, y se realizaron las tareas culturales típicas y fitosanitarias necesarias para su desarrollo hasta finalizar el período de cosecha. El manejo hídrico del cultivo consistió en riegos periódicos por goteo, complementando con riego por surco a fin de mantener el nivel de humedad del suelo en capacidad de campo.

5.2. Análisis morfométrico, morfológico y de calidad

Se cosecharon seis frutos de cada planta cuando los mismos desarrollaron el color de madurez en al menos el 90% de su superficie (Nuez, 1991). De cada fruto se obtuvo el peso (gr) con una balanza analítica. Los frutos se cortaron longitudinalmente. Una mitad se utilizó para medir el contenido de sólidos solubles (°Brix) con un refractómetro manual, mientras que la otra mitad se utilizó para tomar una imagen digital de la cara interna con un escáner de escritorio a 300 dpi con fondo negro.

Las imágenes fueron analizadas mediante el programa *Tomato Analyzer v3.0* (Gonzalo *et al.*, 2009) para obtener los valores de 22 variables cuantitativas medidas sobre los frutos. El tamaño se describió morfométricamente a través del área, ancho, alto y perímetro, mientras que la caracterización morfológica se logró mediante variables que describieron la forma y el aspecto de los frutos (relación alto/ancho, cuadrangularidad proximal, cuadrangularidad distal, triangularidad, hombro, hendidura proximal, hendidura distal, protrusión distal, área del pericarpio, grosor del pericarpio; y el ajuste a las formas elipsoidal, circular, rectangular, obovoide y ovoide).

Los caracteres de calidad incluyeron al contenido de sólidos solubles y los parámetros de color interno del fruto (CIEL *a*b*). De este modo, la descomposición de un determinado color se hace en las coordenadas de cromaticidad que contemplan valores de +L* (blanco) a -L* (negro), de +a* (rojo) a -a* (verde), y de +b* (amarillo) a -b* (azul) de manera complementaria (Figura 4). La calibración del scanner para el

análisis colorimétrico se realizó siguiendo la metodología de Darrigues *et al.* (2008) con un colorímetro manual. Para una descripción más práctica del color del fruto y con fines de gradación se utilizó la función de índice de color (Goose y Binsted, 1964):

$$\text{Índice de color} = \{a \cdot L^* / [(a^2 \cdot L^*) + (b^2 \cdot L^*)]^{1/2}\} / L^*$$

5.3. Pigmentos y colores en el tomate

El contenido y perfil de pigmentos de los frutos se realizó sobre muestras de pericarpio de cada planta pertenecientes a la población parental, F1 y F2 en el Departamento de Bioquímica Clínica, Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Nacional de Córdoba. Las determinaciones se realizaron por cromatografía líquida acoplada a espectrometría de masas (HPLC-MS/MS) con un equipo VARIAN 1200 provisto de bomba cuaternaria y columna cromatográfica de fase reversa (C18) termostaticada a 35°C, y un espectrómetro de masas de triple cuadrupolo equipado con una interfase de ionización por electrospray.

Los extractos lipofílicos e hidrofílicos se obtuvieron según el procedimiento propuesto por Toor y Savage (2005) a partir de porciones de pericarpio liofilizados de los frutos de tomates cosechados. Las condiciones de ensayo y fase móvil fueron las descritas por Ferreres *et al.* (2004), Garrido Frenich *et al.* (2005) y Torres y Andrews (2006) en función de la naturaleza de los diferentes pigmentos. Los criterios de identificación de los compuestos individuales fueron los tiempos de retención y los espectros de masa de los picos obtenidos respecto a estándares comerciales (Figura 5).

A través de la prueba de chi-cuadrado, se analizó la frecuencia de los diferentes fenotipos para color de fruto en la generación segregante respecto a las proporciones mendelianas esperadas (9:3:3:1). De acuerdo a un modelo de herencia de dos genes de segregación independiente con efecto epistático de aparición de un nuevo fenotipo por complementación (Calise y Asprelli, 2011).

5.4. Análisis estadístico y de clasificación

El análisis inicial de los datos se realizó con los programas *Infostat* (Di Rienzo *et al.*, 2013) y *Statistica 6.0* (StatSoft, 2003). Se verificó la distribución normal y se obtuvieron los valores promedio, el desvío estándar y coeficiente de variación de los caracteres cuantitativos evaluados. Además, se analizaron las correlaciones entre ellos y se compararon los valores medios por la prueba de Duncan.

Para determinar el comportamiento de los individuos de tomate evaluados en la población segregante, se realizó un análisis de varianza a un criterio de clasificación (Montgomery, 1991) según el modelo lineal simple:

$$Y_{ij} = \mu + G_i + E_{ij}$$

en donde Y_{ij} es la observación del j-ésimo fruto para la i-ésima planta de la población evaluada, μ es la media general del experimento, G_i es el efecto de la i-ésima planta, y E_{ij} es el error experimental. Suponiendo un diseño completamente aleatorizado, las esperanzas de los cuadrados medios para este modelo (Montgomery, 1991) son:

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrado medio	Esperanza de cuadrado medio
Entre genotipos	$k_1 - 1$	V_1	$\sigma_E^2 + k_2 \sigma_G^2$
Entre réplicas dentro de genotipo	$k_1(k_2 - 1)$	V_2	σ_E^2

A partir de este modelo pueden estimarse las componentes de varianza ambiental, fenotípica y genotípica. Como se considera que la σ_E^2 es una estimación de la varianza ambiental promedio (Mariotti, 1986), la variabilidad genética de una población puede obtenerse a partir de la varianza observacional, de acuerdo a la expresión (Falconer y Mackay, 1996):

$$V_G = V_P - V_E$$

donde V_P es la varianza fenotípica, V_G es la varianza genética y V_E es la varianza ambiental. La varianza genética poblacional σ_G^2 se estima a partir de la varianza observacional consecuencia de la partición del análisis de la varianza:

- Varianza genética (σ_G^2) = $(V_1 + V_2)/k_2$
- Varianza ambiental (σ_E^2) = V_2
- Varianza fenotípica (σ_P^2) = $\sigma_G^2 + \sigma_E^2$

Así, a partir de estos parámetros poblacionales se calculó el grado de determinación genética (GDG) o heredabilidad en sentido amplio para cada variable analizada de acuerdo a la expresión (Mariotti, 1986):

$$GDG = V_G / V_P$$

El análisis de la heredabilidad estima las contribuciones relativas de las diferencias en factores genéticos y no genéticos a la varianza fenotípica total en una población, incluyendo efectos genéticos de aditividad, dominancia, epistasis y las

interacciones genotipo-ambiente. Así, el valor de la heredabilidad indica en qué grado un rasgo se debe a causas genéticas o ambientales (Mariotti, 1986). El intervalo de este parámetro es de 0 a 1, indicando cerca de cero un fuerte componente ambiental, mientras que valores cercanos a la unidad representan una elevada influencia genética y un bajo componente ambiental (Bécquer Zuñiga, 2005). De este modo, su error de estimación está asociado con la variancia de las variancias utilizadas en la estimación. En el supuesto de una distribución normal de los valores de GDG en una población, una estimación aproximada del error del GDG se da por (Mariotti, 1986):

$$EE_{GDG} = \{[2(N-1)(1-GDG^2)(1+(k_2-1)GDG)^2] / [k_2^2(N-k_1)(N-1)]\}^{1/2}$$

Luego, se integró la información generada por el análisis fenotípico, el genético y el metabólico aplicando técnicas de análisis estadísticos uni y multivariados para establecer asociaciones entre las variables morfométricas, los parámetros de color y aspectos de calidad comercial y nutricional. Las técnicas de análisis multivariado permiten la clasificación de individuos en grupos de características uniformes, y detectar las principales variables responsables de dicha dispersión y las relaciones existentes entre ellas (Hotelling, 1933).

Se utilizaron las características morfométricas y de color de los frutos para realizar análisis de componentes principales y de factores (Rao, 1964; Bennett y Bowers, 1976; Dunn y Everitt, 2004) mediante el programa *Statistica 6.0* (StatSoft, 2003). Estos métodos generan un número menor de factores como combinaciones lineales de las variables iniciales por su elevada correlación intragrupal pero con baja correlación con las de distinto grupo (Bennett y Bowers, 1976). Con esta reducción de dimensiones se simplifica el análisis de la dispersión de las observaciones, permitiendo predecir el comportamiento general de la población considerando solo unas pocas características.

El análisis de Biplots (Gabriel, 1971) muestra las observaciones y las variables en el mismo gráfico, de forma tal que se pueden hacer interpretaciones sobre las relaciones conjuntas entre ellas, ya que surgen de las componentes principales de la dispersión. En este trabajo, se aplicó este método para comparar los individuos en función del contenido relativo de los diferentes pigmentos detectados por HPLC. La configuración de las observaciones se corresponden con vectores, donde la distancia, las direcciones y los ángulos pueden interpretarse en términos de las correlaciones entre las variables observadas y sus contribuciones.

Para clasificar a los individuos en función de la descripción integral de los frutos maduros combinando la información morfométrica y el contenido relativo de los

diferentes pigmentos, se realizó un análisis discriminante con programa *Statistica 6.0* (StatSoft, 2003). Este método también presenta combinaciones lineales de las variables originales expresadas por una función discriminante (Jenrich, 1977), pero considerando la pertenencia a priori de cada individuo a uno de los grupos establecidos previamente.

5.5. Identificación de genotipos superiores

La transgresión es definida como la aparición de individuos en la población segregante con valores superiores a los extremos de los fenotipos progenitores (Rick y Smith, 1953). Este fenómeno se da como una propiedad emergente de nuevas combinaciones genéticas generadas por recombinación o por complementación de genes junto con el desenmascaramiento de alelos recesivos.

Con el propósito de detectar individuos transgresivos en la generación F2 con características superiores de calidad de fruto, se compararon los valores medios de las variables peso de fruto, grosor del pericarpio, contenido de sólidos solubles y el índice de color con los observados en ambos parentales y la generación F1 respecto a las cuatro clases fenotípicas determinadas por el color de los frutos. De este modo, aquellos individuos segregantes que superaron el intervalo de confianza del 95% se consideraron transgresivos respecto a la clase fenotípica correspondiente, excepto para el fenotipo de frutos verdes ya que al ser un fenotipo nuevo según el modelo de herencia propuesto para color de fruto carece de parental para su comparación.

La selección de individuos transgresivos para peso de fruto, grosor de pericarpio y contenido de sólidos solubles se realizó sobre aquellas plantas que superaron el límite de confianza superior, a fin de elevar los valores medios en las poblaciones que se deriven de ellas. Para el índice de color se seleccionaron aquellos individuos transgresivos que superaron tanto el límite de confianza superior como el inferior para obtener nuevos genotipos con intensidades de color diferenciales.

6. RESULTADOS

De la población segregante, se observaron 55 plantas de frutos rojos ($A_B_$), 15 de frutos marrones ($aaB_$), 21 de frutos amarillos (A_bb) y ocho plantas de frutos de color verde ($aabb$) (Figura 6). Según el valor obtenido de la prueba de chi-cuadrado (Tabla 1), la proporción de individuos de la generación F2 pertenecientes a cada clase fenotípica se ajustó a una proporción 9:3:3:1 ($X^2_{gl=3}=1,54$; $p_{\alpha=0,05}=7,81$).

El análisis de distribución de frecuencias de las variables morfométricas y de calidad mostró en general un ajuste satisfactorio a la distribución normal. El análisis de

variancia realizado para las variables consideradas (Tabla 2) mostró diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) entre las plantas de la población segregante de tomate evaluadas, excepto para el parámetro de forma obovoide y para la protrusión distal del fruto.

Las estimaciones del grado de determinación genética (GDG), o heredabilidad en sentido amplio, para cada variable mostraron un rango de 0,03-0,44 (Tabla 2). El índice de color y el parámetro de color a^* mostraron los mayores valores de GDG (0,38 y 0,44 respectivamente). Por su parte, el parámetro de color b^* , la forma, y el contenido de sólidos solubles mostraron valores intermedios ($0,22 \leq \text{GDG} \leq 0,31$), mientras que 11 variables tuvieron valores de GDG menores a 0,10.

El análisis de correlaciones mostró que el peso del fruto se vinculó de manera directa con las variables perímetro, área, alto, ancho y área del pericarpio, pero de manera inversa con la forma y el grosor del pericarpio. Las variables descriptoras del aspecto geométrico del fruto se correlacionaron positivamente entre sí, y con las dimensiones de la hendidura proximal y distal. El contenido de sólidos solubles mostró correlaciones bajas con las variables morfométricas (Tabla 3a). Respecto al contenido de pigmentos se observaron pocas correlaciones significativas, algunas de ellas entre di-hidroxi-licopeno, licopeno, licoxantina, luteína, neurosporeno, prolicopeno, fitoflueno y fitoeno. Por otro lado, se observaron correlaciones entre los pigmentos clorofílicos clorofila b, clorofila-deriv.18, clorofila a, feofitina a, feofitina b y feofitina c (Tabla 3b). La única correlación entre las variables morfométricas y el contenido de pigmentos se observó para peso con clorofila a y clorofila-deriv.18. Los parámetros de color CIEL a^*b^* y el índice de color mostraron asociaciones significativas con varios pigmentos del fruto de tomate como trans- β -caroteno, di-hidroxi-licopeno, licopeno, licoxantina, prolicopeno, fitoflueno y fitoeno (Tabla 3c y 3d).

El análisis de factores se realizó a partir de los valores promedio de cada variable cuantitativa evaluada sobre las entradas 4635 y 4637, la generación F1 y F2 de tomate (Tabla 4a y 4b). Se consideraron los 3 primeros factores de carga, ya que con ellos se explicó el 60% de la variabilidad fenotípica. El primer componente aportó un 28%, el segundo un 21% y el tercero un 11%, el resto de los factores no mostraron un aporte significativo a la distribución de los individuos en el espacio multidimensional. Las variables peso, perímetro, área, ancho, alto, forma, cuadrangularidad proximal, cuadrangularidad distal, forma geométrica (elipsoidal, circular, rectangular), alto del hombro, hendidura proximal, hendidura distal, área y grosor del pericarpio presentaron valores de carga $\geq |0,60|$ en la primer componente principal. En la segunda componente las variables que más aportaron fueron los

parámetros L^* y a^* , índice de color, y los pigmentos trans- β -caroteno, di-hidroxi-licopeno, licopeno, licoxantina, prolicopeno, fitoflueno y fitoeno. Para la tercer componente se obtuvieron factores de carga elevados para los pigmentos clorofila a, clorofila b, feofitina a, feofitina b y feofitina c (Tabla 5).

El análisis de componentes principales realizado sobre la población completa, a partir de los valores promedio de cada variable cuantitativa evaluada (Tabla 4a y 4b), mostró que los individuos se distribuyeron en cuatro regiones principales (Figura 7). Se encontró un primer grupo integrado por las plantas del progenitor 4635, próximo al grupo 2 con segregantes de frutos de color amarillo y verde. Mientras que el grupo 3 incluyó a las plantas del progenitor 4637, y el grupo 4 a las plantas de la generación F1 y segregantes de frutos rojos y marrones. Además, pudieron identificarse dos individuos que quedaron alejados de estas agrupaciones.

La relación entre los individuos y su contenido en los diferentes pigmentos detectados por el método de HPLC se obtuvo por el análisis de Biplot (Figura 8). Se observó cierta ortogonalidad en la distribución del contenido de pigmentos clorofílicos y carotenoides. El contenido de clorofila a y b, clorofila-deriv.18, feofitinas a, b y c, luteína y un pigmento no identificado, explica la dispersión de los fenotipos de fruto color marrón y verde (grupos I, II y III). Por su parte, el contenido de trans- β -caroteno, neurosporeno, di-hidroxi-licopeno, trans- γ -caroteno, licoxantina, licopeno, fitoflueno, fitoeno y prolicopeno, explicaron el agrupamiento de los individuos de frutos rojos (grupo V). Por otro lado, el pigmento di-cis- γ -caroteno-1,2-epóxido se asoció a frutos de color amarillo (grupo IV).

La integración de la información generada se logró a través del análisis discriminante, en función de las cuatro clases fenotípicas observadas en la población. Los individuos se distribuyeron tanto por sus perfiles de pigmentos como por características morfométricas y de calidad (Figura 9). Ninguno de los individuos se excluyó del modelo discriminante, el cual contempló todos los caracteres considerados.

Los individuos transgresivos en la generación F2 con características superiores de calidad de fruto se identificaron en función de las variables peso de fruto, grosor del pericarpio, contenido de sólidos solubles y el índice de color, respecto a los observados en ambos parentales y la generación F1 (Figura 10,11,12 y 13). Así, para peso de fruto se seleccionaron los individuos F2-36 y F2-62 de frutos amarillos, y F2-16, F2-112 y F2-53 de frutos rojos. Para el contenido de sólidos solubles se seleccionaron las plantas F2-100 de frutos amarillos, y F2-86, F2-104 y F2-68 de frutos

rojos. Para grosor de pericarpio, los individuos destacados fueron F2-60, F2-61 y F2-111 de frutos rojos. Para índice de color los genotipos destacados F2-8 y F2-90 de frutos amarillos, F2-88 de frutos marrones, y F2-114, F2-14, F2-41, F2-50, F2-64, F2-66, F2-73, F2-84, F2-87, F2-92 y F2-93 de frutos rojos.

Al mismo tiempo, se identificaron individuos transgresivos superiores para dos características. Las plantas F2-112, F2-24 y F2-67 se destacaron por peso de fruto e índice de color, F2-60 por el contenido de sólidos solubles y grosor del pericarpio, F2-104, F2-68, F2-81 y F2-91 por sólidos solubles e índice de color, y F2-56 por grosor del pericarpio e índice de color. Todos estos individuos fueron de frutos color rojo. Finalmente, no se encontró un patrón de asociación de los 18 pigmentos detectados por HPLC con el contenido de sólidos solubles ni con las variables que componen la forma y el tamaño de los frutos.

7. DISCUSIÓN

Los resultados encontrados indican la existencia de variabilidad genética en la población evaluada para las variables morfométricas y de calidad, los parámetros de color y el contenido de pigmentos. La descripción morfométrica y morfológica de los frutos permitió establecer diferencias y determinar asociaciones en diferentes caracteres asociados a la forma, tamaño y aspectos de calidad. La utilización del programa *Tomato Analyzer* permitió analizar objetivamente y de manera rápida las características de los frutos (Brewer *et al.*, 2006, 2007), lo que resulta en información con un alto grado de consistencia y repetitividad (Filho *et al.*, 2010). Los valores de GDG fueron en general altamente variables, desde valores bajos ($GDG < 0,22$) e intermedios ($0,22 \leq GDG \leq 0,31$) a elevados ($GDG > 0,31$), determinados por las diferencias marcadas entre los genotipos utilizados como progenitores y por variaciones de origen ambiental.

El resultado del análisis fenotípico apoya la hipótesis de un sistema digénico con efectos de dominancia que controla la expresión fenotípica del color del fruto. A través de la prueba de chi-cuadrado se pudo verificar que las proporciones fenotípicas observadas en la población de estudio se ajustan a los valores esperados 9:3:3:1 según los principios mendelianos de transmisión independiente. El progenitor femenino 4637 produce frutos marrones ya que porta el alelo “*gf*” en homocigosis recesiva, y el alelo dominante “*R*”. El progenitor 4635 en cambio porta el alelo “*r*” en homocigosis recesiva y el alelo dominante “*GF*”. La generación F1 tuvo frutos de color rojo debido al efecto de complementación. En la generación F2 se encontraron cuatro fenotipos (frutos de color rojo, marrón, amarillo y verde) donde el fenotipo de menor

frecuencia resulta novedoso ya que no aparece en los progenitores ni en la F1, y surge por efecto epistático de complementación.

En comparación con el trabajo de Calise y Asprelli (2011), en las generaciones derivadas de un cruzamiento entre un material con frutos marrones y uno de frutos anaranjados, los genes determinantes del color del fruto mostraron el mismo patrón de segregación. Sin embargo, en otro cruzamiento donde el progenitor de frutos amarillos fue reemplazado por otro de frutos anaranjados presentó una segregación distorsionada. Una explicación posible para estos resultados podría darse a través del trabajo de Barry y Pandey (2009), que describen cinco diferentes mutantes dentro de la secuencia del gen *green flesh*, y Kachanovsky *et al.* (2012) que describen un efecto epistático del gen *tangerine* sobre el gen *yellow flesh*.

Los trabajos acerca de la acción de mutantes simples para la producción de los diferentes pigmentos en el fruto de tomate son numerosos. Actualmente, existen más de 20 mutantes simples caracterizados en tomate que influyen en el tipo, cantidad y distribución de pigmentos en el fruto (Labate *et al.*, 2007). Estos genes actúan sobre la producción de carotenoides y antocianinas, y sobre la degradación de la clorofila en el fruto durante la maduración. Sin embargo, existen muy pocos reportes de resultados de cruzamientos entre tomates cultivados que producen frutos amarillos, anaranjados o marrones. Se han documentado interacciones epistáticas que alteran la ruta biosintética de los carotenoides (Kachanovsky *et al.*, 2012) restituyendo la producción de diferentes pigmentos. Boswell (1937) determinó la existencia de tres genes involucrados en la determinación de los pigmentos de los frutos de pulpa amarilla pálida y pulpa naranja, y la ausencia de color en la piel del fruto. Le Rosen *et al.* (1941) demuestran que el color de la pulpa del fruto y el color de la piel no presentan relaciones genéticas ni químicas. Por otro lado, varios compuestos volátiles importantes derivados del metabolismo de ácidos grasos o degradación de carotenoides, pueden alterarse en mutantes como una consecuencia indirecta de la inhibición de la degradación de clorofila (Goff y Klee, 2006; Barry *et al.*, 2008).

En el brazo largo del cromosoma 8 de tomate se ha identificado al gen *green flesh* (GF) el cual desencadena la degradación de clorofila en el inicio de la maduración del fruto (Park *et al.*, 2007; Barry *et al.*, 2008; Egea *et al.*, 2010). Este gen codifica una proteína requerida para la degradación de la clorofila, pero no contiene dominios ni motivos estructurales que indiquen propiedades funcionales. Barry y Pandey (2009) analizaron la secuencia de ADN de 26 variedades de frutos de color marrón y observaron cuatro alelos que generan el retraso de la degradación de clorofila, acumulando simultáneamente pigmentos carotenoides. El origen de estos

alelos no es muy claro, aunque se sugiere que las variedades que portan estos alelos se han originado en Rusia (Male, 1999).

Los datos de genotipificación indican que la mutación del locus GF ha ocurrido al menos cuatro veces en ocasiones separadas (Park *et al.*, 2007; Barry *et al.*, 2008). La entrada 4637 utilizada en el presente estudio como progenitor femenino corresponde a una selección local de la variedad 'Black from Tula' que es portadora del alelo *gf^β*, miembro de la familia de genes STAY GREEN (SGR), originado por una deleción de 2pb (Park *et al.*, 2007; Barry *et al.*, 2008). El efecto de esta mutación sumada a la acumulación de pigmentos rojos produce el fenotipo de frutos marrones en esta entrada y en la población segregante.

Para la coloración amarilla de los frutos de la entrada 4635 y de algunos individuos de la generación F2, los genes candidatos son *yellow flesh* (*r*) en el brazo corto del cromosoma 3 (Rick y Butler, 1956; Fray y Grierson, 1993), *apricot* (*at*) en el cromosoma 5 (Jenkins y Mckinney, 1955) y *sherry* (*sh*) en el cromosoma 10 (Zscheile y Lesley, 1967). Si bien todos producen frutos amarillos, *apricot* y *sherry* producen además manchas rojas en el fruto maduro. Por su parte, el mutante *yellow flesh* produce polienos reducidos y concentraciones mínimas de pigmentos carotenoides (Labate *et al.*, 2007). Se cree que el color amarillo resulta de bajas cantidades de carotenoides amarillos, como la luteína, que se encuentran normalmente en los tejidos verdes, y de flavonoides en la piel (Paran y van der Knaap, 2007; Vogel *et al.*, 2010).

Entre todos los genes reportados para el color de fruto, los que mejor explican los resultados de este trabajo son "*green flesh*" y "*yellow flesh*". El gen *gf* (*green flesh*) en estado recesivo interrumpe la vía de degradación de la clorofila durante la maduración del fruto (Kerr, 1956). El gen *r* (*yellow flesh*) en estado recesivo interrumpe la ruta biosintética encargada de producir pigmentos carotenoides, principalmente licopeno que confiere el color rojo característicos de tomates cultivados, con la concomitante reducción de pigmentos carotenoides (Vogel *et al.*, 2010). Así, el progenitor 4635 de frutos amarillos tendrá una constitución genética *rrGFGF*, el progenitor femenino 4637 de frutos marrones por la combinación del color rojo de los licopenos con el verde de la clorofila será *RRgfgf*, el híbrido de frutos rojos será *RrGFgf*, y el fenotipo de frutos verdes será el homocigoto doble recesivo (*rrgfgf*) donde tanto la producción de carotenos y la degradación de la clorofila se interrumpen.

Las dimensiones del fruto son reguladas en varias etapas a lo largo del desarrollo de la planta, antes y después de la antesis. Estos niveles involucran al tamaño de los meristemas, el número de primordios y el número de células del

primordio carpelar (Szymkowiak y Sussex, 1992; Clark *et al.*, 1993; Suzaki *et al.*, 2004), la proliferación y la ampliación celular (Dinneny *et al.*, 2005; Ostergaard, 2009; Gillaspay *et al.*, 1993; Xiao *et al.*, 2009; van der Knaap *et al.*, 2014).

Numerosos estudios genéticos en cruzamientos entre tomates silvestres y tomates cultivados de varios tamaños y formas, establecieron que la forma y el tamaño del fruto de tomate son heredados cuantitativamente (Powers, 1941; Fogle y Currence, 1950; Ibarbia y Lambeth, 1969; Labate *et al.*, 2007; Grandillo *et al.*, 1999a; Tanksley, 2004). Además, varios autores han demostrado que genes cualitativos, ya sea con o sin efectos sobre la forma, a menudo también ejercen efectos sobre el tamaño o están ligados a los genes que afectan el tamaño y la forma (Lindstrom, 1928; MacArthur, 1934, 1935; Yeager, 1937; MacArthur y Butler, 1938; Grandillo *et al.*, 1999a). También se conoce la base molecular de las mutaciones que dieron origen a los alelos derivados, inversiones, duplicaciones, así como polimorfismos de nucleótido único en promotores y regiones codificantes (van der Knaap, 2013; van der Knaap *et al.*, 2014).

Los valores obtenidos para los descriptores de la forma y el tamaño de los frutos indicaron una tendencia hacia frutos de menor peso (Grandillo y Tanksley, 1996; Zorzoli *et al.*, 1998), y de formas redonda y achatada. Así, en los híbridos se pudo observar que los frutos presentaron reducción en el peso y el tamaño. Grandillo *et al.* (1999a) proponen que los alelos de los frutos pequeños son parcialmente dominantes sobre los alelos de los frutos grandes. La dominancia parcial de frutos pequeños sobre grandes se demostró en estudios previos por métodos cuantitativos clásicos (MacArthur y Butler 1938; Khalf-Allah y Mousa, 1972; Banerjee y Kallou, 1989; Grandillo *et al.*, 1999a). Las progenies generadas por el cruzamiento entre frutos pequeños y grandes casi siempre segregan de una manera continua con respecto al tamaño y la forma del fruto, lo que indica que durante el proceso de domesticación se han dado mutaciones en un número de diferentes loci genéticos (MacArthur y Butler, 1938; Banerjee y Kallou, 1989; Grandillo *et al.*, 1999a).

Resultados similares respecto a la disminución del peso y tamaño de los frutos en híbridos obtenidos por cruzamientos con especies silvestres fueron descritos por otros autores (Weller *et al.*, 1988; Zorzoli *et al.*, 1998; Lippman y Tanksley, 2001; Rodríguez, 2007). Weller *et al.* (1988) proponen la existencia de poligenes con efectos dominantes en los taxones silvestres que ocasionarían la reducción observada en el tamaño de los frutos provenientes de sus híbridos. Otros autores demostraron que existen efectos geoméricamente aditivos cuando se cruzan genotipos con frutos de tamaño pequeño y genotipos con frutos de tamaño grande (MacArthur y Butler, 1938; Hiorth, 1985; Frary *et al.*, 2000; Rodríguez *et al.*, 2011).

Trabajos de genetistas clásicos proponen entre cinco y 20 genes involucrados en la herencia del tamaño y peso del fruto de tomate (Powers, 1941; Fogle y Currence, 1950; Ibarbia y Lambeth, 1969; Labate *et al.*, 2007). Alpert y Tanksley (1996) identificaron el gen de efecto cuantitativo *fw2.2*, un QTL mayor para el peso de los frutos, ubicado en el cromosoma 2 de tomate que está presente en las especies silvestres y que ha tenido una sustitución alélica durante la domesticación del tomate cultivado. Este gen modula el tamaño del fruto a través del número de células carpelares antes de la antesis, sugiriendo que este alelo puede ser un regulador negativo en la división celular que se ha perdido en el proceso de domesticación del tomate (Frery *et al.*, 2000; Nesbitt y Tanksley, 2001; Cong *et al.*, 2002; Liu y Tanksley, 2003; Tanksley, 2004).

Al mismo tiempo, no hay una separación completa y clara entre los loci que controlan el tamaño y la forma del fruto de tomate. Dos loci, *fas* (fasciated) en el cromosoma 11 (Huang y van der Knaap, 2011) y *lc* (locule number) en el cromosoma 2 (Barrero *et al.*, 2006; Muños *et al.*, 2011), causan cambios en el tamaño del fruto (Muños *et al.*, 2011; Rodríguez *et al.*, 2011) a través de los cambios en el número de carpelos en la flor (Barrero y Tanksley, 2004), sugiriendo que ambos genes actúan juntos por la co-regulación de una vía central que controla el número lóculos (van der Knaap *et al.*, 2014). Todos los tomates de fruto muy grandes multiloculares para consumo en fresco portan uno o ambos de estos genes (Lippman y Tanksley, 2001; Tanksley, 2004). Por otro lado, hay 3 loci mayores que modulan la forma y explican el 71% de la variación observada para atributos específicos de forma de fruto, con mínimos efectos en tamaño del fruto. Estos son *ovate* (cromosoma 2), *sun* (cromosoma 7), y *fs8.1* (cromosoma 8) (van der Knaap y Tanksley, 2001; Tanksley, 2004; Rodríguez *et al.*, 2011, van der Knaap *et al.*, 2004, 2014; Xiao *et al.*, 2008, 2009; Jiang *et al.*, 2009, 2012; Ku *et al.*, 1999; Liu *et al.*, 2002; Hackbusch *et al.*, 2005; Wu *et al.*, 2011).

Con respecto a las variables de aspecto de fruto, hendidura proximal y altura del hombro se encontraron heredabilidades bajas, mientras que Brewer *et al.* (2006, 2007) encontraron diferencias marcadas en la forma proximal del fruto pero también dependiendo del cruzamiento. Además, en el presente trabajo se obtuvo una heredabilidad baja para grosor de pericarpio, a diferencia de lo reportado por Asprelli (2011).

El contenido de sólidos solubles (°Brix) presentó una heredabilidad baja. Esto confirmaría lo hallado en trabajos previos (Saliba Colombani *et al.*, 2001; Brewer *et al.*, 2006, 2007; Calise y Asprelli, 2011). La tendencia hacia una disminución en los niveles

de sólidos solubles podría estar relacionada con un aumento en el tamaño del fruto y viceversa (Causse *et al.*, 2003), y por la interacción del ambiente sobre los diferentes compuestos orgánicos (azúcares y ácidos orgánicos) responsables del sabor (Rodríguez, 2007; Rodríguez Rodríguez *et al.*, 2008; Cebolla Cornejo *et al.*, 2011).

Con respecto a las variables asociadas con el color se encontraron heredabilidades intermedias y altas, en correspondencia con un cruzamiento entre variedades altamente contrastantes. Esto concuerda con lo observado por Brewer *et al.* (2007), Saliba Colombani *et al.* (2001) y Calise y Asprelli (2011). Además, resultó que las observaciones visuales fueron significativamente concordantes con los datos de los parámetros CIEL*a*b* de cuantificación del color.

El cambio de color es uno de los eventos más drásticos que ocurre en los frutos carnosos y sirve como señal a los animales para la dispersión de semillas. El fruto de tomate acumula carotenoides, antocianinas y flavonoides (Seymour *et al.*, 1993). La degradación de la clorofila es uno de los eventos clave que acompañan la reprogramación del metabolismo celular al comienzo de la maduración del fruto, aunque otros eventos no necesariamente interdependientes durante la maduración son poco conocidos (Barry *et al.*, 2008, Barry y Pandey, 2009).

La cantidad y tipo de pigmento varía a nivel celular dependiendo de la fase de desarrollo del tejido u órgano que forma parte y/o en respuestas a señales ambientales. La degradación de la clorofila se da a causa de la senescencia natural, inducida al comienzo de la maduración del fruto y en respuesta a infección de agentes patógenos. Muchos de los pasos que contribuyen a la degradación de la clorofila, incluyendo la identidad de intermediarios y las enzimas que catalizan sus conversiones han sido identificadas durante la década pasada (Armstead *et al.*, 2006, 2007; Ren *et al.*, 2007; Sato *et al.*, 2007; Barry y Pandey, 2009).

La concentración de carotenoides aumenta entre 10 y 15 veces durante la maduración del fruto (Fraser *et al.*, 1994). La acumulación de licopeno comienza cuando el tomate supera el estado “verde maduro” y alcanza el estado “pintón” (Fraser *et al.*, 1994; Giuliano *et al.*, 1993; Pecker *et al.*, 1992). En el estadio “pintón” comienza a acumularse licopeno y su contenido aumenta 500 veces en el fruto maduro. En el fruto de color rojo el licopeno es el mayor constituyente, y en menor cantidad se encuentran β -caroteno, luteína y trazas de otros pigmentos como δ -caroteno (Ronen *et al.*, 1997; Giuliano *et al.*, 1993). La síntesis de licopeno y otros pigmentos carotenoides está regulada por más de 150 QTLs, la mitad de ellos incrementa el contenido de carotenos mientras que la otra mitad los disminuye (Labate *et al.*, 2007).

En el presente trabajo se encontró que las plantas con frutos marrones y rojos mostraron un alto contenido en licopeno, trans- β -caroteno, trans- γ -caroteno, prolicopeno, di-hidroxi-licopeno y di-cis- γ -caroteno-1,2-epóxido. De los pigmentos mencionados, se ha reportado que el licopeno posee una actividad antioxidante superior a la luteína y β -caroteno (Miller *et al.*, 1996; Lin y Chen, 2003), que se asocia con una baja incidencia de ciertas formas de cáncer humano (Miller *et al.*, 2002). Por su parte, se encontró que muy pocos pigmentos detectados por HPLC estuvieron relacionados al color amarillo de los frutos. Sino que las concentraciones de pigmentos asociados al color rojo de los frutos fueron sensiblemente bajas.

Se observó que, los pigmentos clorofila a y b, feofitina a, b, y c, y luteína se asociaron a los frutos maduros de color verde de la generación F2. Estos pigmentos también fueron identificados en los frutos marrones, lo que confirmaría los resultados hallados por Barry *et al.* (2008) sobre el bloqueo de la degradación de la clorofila en el mutante *gf*. Por otro lado, no se han encontrado estudios científicos acerca de alguna propiedad nutracéutica asociada a pigmentos clorofílicos y sus derivados.

En la población de tomate evaluada no se encontraron correlaciones importantes entre las componentes de tamaño (peso, alto, diámetro, grosor de pericarpio) y de calidad (sólidos solubles, color, contenido de pigmentos). A nivel genético, Thomas *et al.* (1994), Bishop *et al.* (1996), Chen *et al.* (1999) y Grandillo *et al.* (1999b) encontraron varios loci para la composición química del fruto que parecen no tener incidencia sobre el tamaño del fruto, a pesar de localizarse en la misma región del genoma. Saliba Colombani *et al.* (2000) y Fulton *et al.* (1997) encontraron una fuerte correlación positiva entre los parámetros de color (L^* y b^*) y tamaño del fruto. Por otro lado, Tanksley *et al.* (1996) y Bernacchi *et al.* (1998) reportaron una correlación opuesta entre estas variables.

Las correlaciones significativas entre los caracteres morfométricos concuerdan con las encontradas en trabajos previos (Saliba Colombani *et al.*, 2000; Rodríguez, 2007; Asprelli, 2011). Esto afirma la tendencia de que los frutos más grandes poseen un hombro profundo, una mayor hendidura, aumento en el número de lóculos y forma aplanada o redonda. Por el contrario, los frutos medianos y pequeños fueron en general redondos sin hombro ni hendidura, y menor cantidad de lóculos. Este patrón resultó similar a los encontrados en otros trabajos discutidos previamente, considerando diferentes poblaciones y ambientes, y diferentes caracteres vegetativos, productivos y de calidad. Sin embargo, sólidos solubles y grosor de pericarpio se comportaron de manera independiente, ya que no se relacionaron con ninguna variable. En el trabajo de Saliba Colombani *et al.* (2001) encontraron que la variable

sólidos solubles se correlacionó negativamente con los parámetros de color, mientras que Tanksley *et al.* (1996) y Fulton *et al.* (1997) encontraron una fuerte correlación positiva entre estas variables.

Los coeficientes de correlación entre los atributos del fruto indican que muchas características estuvieron altamente correlacionadas, formándose tres grupos. El primero con las variables morfométricas que componen el tamaño y la forma del fruto, el segundo grupo con los parámetros que describen cuantitativamente el color, y en el tercero las variables grosor de pericarpio y sólidos solubles. Sin embargo, la falta de correlación entre las variables morfométricas con las de color encontrada en esta población permitiría la selección de ambos caracteres de manera simultánea e independiente (Asprelli, 2011).

Si en un programa de mejoramiento genético se desea seleccionar más de un carácter simultáneamente o se intentara seleccionar indirectamente un carácter, es necesario conocer si existe ligamiento o pleiotropía entre ellos. Estos efectos pueden reflejarse en una respuesta correlacionada, al igual que si se desea seleccionar un carácter de manera individual intentando minimizar asociaciones desfavorables. La correlación indicará además la máxima ganancia genética por generación, lograda para un carácter en función de sus asociaciones con los demás caracteres. La selección direccional para un solo carácter puede dar una respuesta exitosa (Comstock, 1996). Sin embargo, los planes selectivos para más de un carácter pueden también resultar en nuevos materiales genéticos ventajosos.

Al clasificar los atributos de calidad de los frutos de tomate, suele hacerse una primera distinción entre atributos externos e internos en función del momento y facilidad con que cada uno de ellos puede ser valorado. La elección del fruto por parte de los consumidores se realiza primero por las características de calidad externa (aspecto, color, uniformidad, ausencia de manchas, etc.) que son perceptibles por la vista o el tacto. En segundo lugar, por las cualidades organolépticas como el sabor, aroma y textura. Según Rodríguez Rodríguez *et al.* (2008), los principales componentes del sabor del fruto de tomate son los azúcares y ácidos orgánicos, y los compuestos volátiles en el caso del aroma, de forma tal que interactúan proporcionando su sabor característico.

Vogel *et al.* (2010) observaron que los frutos amarillos, deficientes en pigmentos carotenoides, mostraron grandes reducciones en compuestos volátiles y fueron clasificados por un sabor y aceptabilidad pobre por parte de los consumidores, ya que la dulzura de estos frutos se vio disminuida con respecto a los frutos que acumularon

licopeno y carotenos. Sin embargo, en este estudio se identificaron frutos amarillos con valores superiores al promedio para la concentración de sólidos solubles, los cuales representarían fenotipos transgresivos para este carácter. Estos segregantes transgresivos presentan un gran potencial genético para desarrollar frutos con un contenido de azúcares aceptable por el consumidor.

Aunque el sabor es un rasgo complejo, se ha demostrado que una mejora significativa en el sabor de tomate podría lograrse mediante el aumento de contenido de azúcares y ácidos en frutos de tomate por manipulación genética (Jones y Scott, 1983). Numerosos estudios han identificado loci de caracteres cuantitativos (QTL) en tomate a partir de especies silvestres que influyeron en el contenido de sólidos solubles. Muchos de estos QTL tenían un impacto positivo en el contenido de sólidos, pero influyeron negativamente en el rendimiento y el tamaño del fruto (Eshed y Zamir, 1994b; Tanksley *et al.*, 1996; Chen *et al.*, 1999; Yates *et al.*, 2004).

En el presente trabajo, se utilizaron diferentes técnicas de análisis multivariado con el fin de analizar un mismo fenómeno a través de diferentes aspectos continuos y discretos, que al combinarlos permitieron obtener una descripción lo más cercana posible al patrón natural de diversidad fenotípica presente en las diferentes dimensiones consideradas. La asignación de un objeto a un grupo no es irrevocable, pero si se usan diferentes métodos pueden revelarse características sobre los diferentes aspectos de la estructura de los datos (Walker, 1974). Si la aplicación de diferentes métodos lleva a conclusiones similares sobre cierta propiedad de los datos, la probabilidad de que exista tal propiedad se ve incrementada. Si diferentes algoritmos producen la misma división en los datos se acepta la idea de que tales divisiones son reales (Orlóci, 1978). Diferentes autores analizaron a través de análisis multivariados diferentes cruzamientos y colecciones de tomates utilizando una o más de las variables que se utilizaron en este trabajo, para captar la mayor variabilidad posible dentro y entre las poblaciones evaluadas (Brewer, 2006, 2007; Gonzalo *et al.*, 2009).

Para abordar de manera integral el tamaño, la forma, el aspecto y calidad de los frutos de tomate procedentes de plantas de diferentes genotipos, se aplicaron diferentes técnicas multivariadas. La estadística multivariada exploratoria ha sido empleada en muchas áreas de la ciencia aplicada para clasificar y establecer relaciones de similitud entre unidades de las cuales se han medido una gran cantidad de variables (Johnson y Whichern, 1998; Hair *et al.*, 1998). Así, el análisis de componentes principales permitió determinar cuáles fueron los caracteres que presentaron mayor variabilidad, y agrupar genotipos según los rasgos morfométricos y

la composición de pigmentos. De este modo, las plantas con los frutos más claros correspondieron a coloraciones verdes y amarillas. Cuando el índice de forma disminuye la forma de los frutos tiende a ser achatada, con más hombro, hendidura profunda y un pericarpio más grueso. Al contrario, los frutos con índice de forma cercano a 1, tienden a ser esféricos, sin hombro ni hendidura, y con pericarpio más delgado.

El análisis de factores de la información obtenida del análisis de componentes principales (Tabla 5) sugirió que el patrón se asemeja en gran parte al encontrado a través del análisis de correlaciones (Tabla 3a, b, c y d). Esto es de esperar, ya que en el análisis factorial se generan componentes no correlacionadas que son combinación lineal de las variables originales (Pearson, 1901; Hotelling, 1933; Rao, 1964; Dunn y Everitt, 2004). Como se mencionó anteriormente, en el análisis de componentes principales, las primeras tres componentes explicaron el 60% de la variabilidad fenotípica, por lo que el resto de la variabilidad se distribuye en los demás factores. La primera componente explicó el 28% de la variabilidad asociada con las variables que describen la forma y el tamaño del fruto. El segundo componente explicó un 21% de la variabilidad, y se asoció con descriptores del color y algunos pigmentos carotenoides. El tercer componente explicó el 11% de la variabilidad presente y se asoció positivamente con el contenido de pigmentos clorofílicos (Tabla 5).

El análisis de componentes principales realizado sobre la población completa de tomates, a partir de los valores promedio de cada variable cuantitativa evaluada, mostró que los individuos se distribuyeron en cuatro grupos principales (Figura 7). En la región superior, se encontró al grupo 1 integrado por las plantas del progenitor 4635, y al grupo 2 integrado por individuos segregantes de frutos de color amarillo y verde, los que resultaron difíciles de distinguir. Mientras que en la región inferior se encontró al grupo 3, integrado por plantas del progenitor 4637 y al grupo 4 compuesto por plantas de la generación F1 y segregantes de frutos rojos y marrones, formando una nube uniforme. Además, pudieron identificarse dos individuos que quedaron alejados de estas agrupaciones.

La relación entre los individuos y el contenido de 18 diferentes pigmentos detectados por el método de HPLC se obtuvo por el análisis de Biplot (Figura 8) que mostró al menos dos sistemas de distribución del contenido de pigmentos clorofílicos y carotenoides. El contenido de clorofilas a y b, clorofila.deriv18, feofitinas a, b y c, luteína y un pigmento no identificado explica la dispersión de los fenotipos de fruto marrón y verde en los grupos I, II y III. Por su parte, el contenido de trans- β -caroteno, neurosporeno, di-hidroxi-licopeno, trans- γ -caroteno, licoxantina, licopeno, fitoflueno,

fitoeno y prolicopeno condicionan el agrupamiento de los individuos de frutos rojos en el grupo V, aunque de forma inversa con el di-cis- γ -caroteno-1,2-epóxido asociado a frutos de color amarillo (grupo IV).

El análisis discriminante reveló cuatro grupos correspondientes a las clases fenotípicas establecidas por el color de los frutos, y se pudo observar nuevamente el patrón de asociación entre las variables, confirmándose los resultados obtenidos de los otros análisis (Figura 9). Así, el empleo de estas técnicas permitió identificar individuos que combinan características distintivas de interés para los programas de mejoramiento. Esto es relevante ya que se podrían seleccionar frutos con características deseables respecto al tamaño y la forma, y que a su vez posean altos contenidos de vitaminas y antioxidantes.

Como se ha discutido, en esta población podemos ver que las variables que describen el color del fruto, las variables morfométricas y las características asociadas a la calidad del fruto se comportan de manera independiente unas de otras. Esto permite seleccionar individuos en cada clase fenotípica de color para cualquier característica sin alterar ninguna de las variables de otro grupo. Con el análisis de individuos transgresivos dentro de los cuatro fenotipos de la generación F2 se seleccionaron aquellos que superaban el intervalo de confianza de 95% para las variables peso, sólidos solubles, grosor de pericarpio e índice de color (Figura 10,11,12 y 13).

Ningún individuo superó en tamaño al progenitor femenino 4637 que presentó los frutos más grandes. Sin embargo, dentro de la clase fenotípica de frutos rojos se encontraron individuos con un tamaño de fruto mayor que el del híbrido. Es sabido que al cruzar individuos de frutos pequeños con frutos grandes se tiende a la reducción del tamaño en las generaciones subsiguientes. Por su parte, los individuos transgresivos identificados para el grosor del pericarpio representan una oportunidad para mejorar la calidad del fruto, ya que un aumento en el grosor del pericarpio aumenta la vida poscosecha, la resistencia al transporte y la manipulación. Al mismo tiempo, los individuos transgresivos de frutos color rojo ofrecen la oportunidad de mejorar el color en base al aumento del contenido de licopenos y mejorar las propiedades nutraceuticas.

8. CONCLUSIONES

Las generaciones segregantes tempranas del cruzamiento entre materiales de tomate contrastantes para el color, la forma y el tamaño del fruto expusieron una amplia variabilidad genética.

La complejidad de la determinación de los fenotipos de tomate analizados sugiere que la población evaluada contiene diferentes combinaciones de alelos para genes de efectos mayores y menores, cuyas expresiones se vieron afectadas en diferente medida por el ambiente.

También se observaron relaciones recíprocas entre las variables que determinan un carácter como la forma o el tamaño, más que con las componentes de otro carácter. Esto se debería a procesos fisiológicos relacionados que al mismo tiempo podrían estar aislados de otras vías de regulación.

El conocimiento de los factores determinantes de la diversidad fenotípica para características del fruto de tomate de las nuevas combinaciones genéticas obtenidas permitieron identificar individuos de cualidades sobresalientes. Así, se pone a disposición nuevos materiales para continuar con los programas de mejoramiento llevados a cabo por la EEA La Consulta INTA y por la FCA-UNCuyo.

9. CONSIDERACIONES FINALES

Además de revalorizar el germoplasma de tomate disponible en colecciones dinámicas, los resultados obtenidos aportan conocimientos básicos y novedosos que fomentan el desarrollo de trabajos futuros para dilucidar los mecanismos fisiológicos determinantes de aspectos agronómicos, comerciales y nutricionales. La identificación del tipo y contenido de pigmentos en los frutos de tomate de generaciones avanzadas, junto con la medición de la capacidad antioxidante de los mismos, permitirá abrir nuevas perspectivas para definir los mecanismos de regulación y expresión génica implicados en la síntesis de pigmentos.

TABLAS

Tabla 1. Resultados de la prueba de X^2 para la frecuencia de plantas con los diferentes fenotipos de color del fruto en la generación F2 ($X^2_{\alpha=0,05 \text{ gl}=3} < 7,8147$).

Fenotipo	Frecuencias esperadas	Observado	Esperado	Observado-Esperado	X^2
Rojo	9:16	55	55,7	-0,69	0,0085
Marrón	3:16	15	18,6	-3,56	0,6837
Amarillo	3:16	21	18,6	2,44	0,3201
Verde	1:16	8	6,2	1,81	0,5309
General		99			1,5432

Tabla 2. Resumen del análisis de varianza para las 25 variables cuantitativas analizadas sobre los frutos de tomate de la población F2 evaluada. (CMg: cuadrado medio genotipos; CMe: cuadrado medio del error; F: valor de la prueba F; *: $p < 0,001$; ns: no significativo; GDG: grado de determinación genética, GDG_{Error}: error del grado de determinación genética).

Variables	CMg	CMe	F	GDG	GDG _{Error}
Peso	1525,02	50,63	30,14*	0,31	0,042
Sólidos solubles	3,28	0,23	14,02*	0,15	0,039
Perímetro	25,23	1,09	23,09*	0,24	0,041
Área	69,19	2,48	27,93*	0,28	0,042
Ancho	3,08	0,12	24,72*	0,26	0,041
Alto	0,86	0,04	23,91*	0,22	0,041
Forma	0,04	0,0029	14,11*	0,14	0,039
Cuadrangularidad proximal	0,0034	0,0008	4,33*	0,04	0,036
Cuadrangularidad distal	0,0026	0,0016	1,66*	0,02	0,035
Triangularidad	0,02	0,01	1,50*	0,02	0,035
Elipsoidal	0,0006	0,0001	5,64*	0,06	0,037
Circular	0,01	0,0004	12,46*	0,24	0,041
Rectangular	0,0011	0,0003	3,19*	0,03	0,036
Obovoide	0,0005	0,0005	1,03 ^{ns}	-	-
Ovoide	0,0021	0,0013	1,67*	0,02	0,035
Hombro	0,0018	0,0002	7,60*	0,08	0,037
Hendidura proximal	0,01	0,0014	5,44*	0,07	0,037
Hendidura distal	0,0008	0,0002	4,13*	0,04	0,036
Protrusión distal	0,0019	0,0017	1,14 ^{ns}	-	-
Área pericarpio	0	0	2,99*	0,03	0,036
Grosor pericarpio	0,0001	0	8,11*	0,08	0,037
L*	258,33	8,87	29,14*	0,3	0,042
a*	1126,97	26,16	43,08*	0,44	0,043
b*	110,97	9,27	11,97*	0,12	0,038
Color	0,01	0,0003	34,90*	0,38	0,043

Tabla 3.a. Correlaciones entre las variables cuantitativas de los frutos en la población de tomates analizada.

	Sólidos solubles	Perímetro	Área	Ancho	Alto	Forma	Cuadrang.prox	Cuadrang.distal	Triangularidad	Elipsoidal	Circular	Rectangular	Obovoide	Ovoide	Hombro	Hend.proximal	Hend.distal	Protrusión distal	Área pericarpio	Grosor pericarpio	L*	a*	b*	Color
Peso	-0,47	0,68	0,69	0,71	0,54	-0,70	0,55	0,56	-0,01	0,68	0,69	0,63	-0,10	-0,01	0,66	0,61	0,52	0,23	0,54	-0,70	-0,10	0,21	-0,33	0,25
Sólidos solubles		-0,55	-0,53	-0,56	-0,50	0,47	-0,45	-0,22	-0,22	-0,48	-0,48	-0,39	0,08	-0,20	-0,47	-0,48	-0,24	-0,18	-0,46	0,51	-0,10	0,00	-0,05	-0,01
Perímetro			0,99	0,99	0,95	-0,73	0,61	0,50	0,10	0,72	0,72	0,64	-0,10	0,13	0,69	0,68	0,52	0,30	0,81	-0,78	-0,06	0,22	-0,09	0,25
Área				0,98	0,94	-0,72	0,60	0,52	0,08	0,71	0,71	0,63	-0,10	0,12	0,69	0,66	0,53	0,29	0,77	-0,76	-0,05	0,22	-0,10	0,24
Ancho					0,91	-0,80	0,65	0,54	0,11	0,78	0,79	0,68	-0,10	0,14	0,75	0,73	0,55	0,31	0,79	-0,82	-0,03	0,19	-0,09	0,21
Alto						-0,49	0,44	0,38	0,06	0,48	0,47	0,46	-0,09	0,13	0,48	0,49	0,36	0,25	0,82	-0,56	-0,12	0,26	-0,09	0,29
Forma							-0,75	-0,57	-0,17	-0,94	-0,99	-0,77	0,09	-0,14	-0,90	-0,86	-0,60	-0,30	-0,51	0,93	-0,13	-0,01	0,05	-0,02
Cuadrang.proximal								0,32	0,56	0,80	0,75	0,77	-0,26	0,56	0,77	0,76	0,44	0,27	0,42	-0,75	0,14	0,00	-0,01	0,01
Cuadrang.distal									-0,59	0,51	0,55	0,74	0,21	-0,39	0,40	0,32	0,47	0,04	0,47	-0,51	-0,12	0,23	-0,12	0,24
Triangularidad										0,27	0,19	0,01	-0,37	0,79	0,34	0,41	-0,01	0,21	-0,02	-0,23	0,23	-0,20	0,09	-0,20
Elipsoidal											0,97	0,76	-0,08	0,21	0,93	0,90	0,64	0,31	0,49	-0,94	0,12	0,05	-0,02	0,06
Circular												0,75	-0,09	0,15	0,91	0,86	0,60	0,31	0,49	-0,93	0,13	0,02	-0,04	0,03
Rectangular													-0,07	0,13	0,69	0,64	0,54	0,15	0,52	-0,74	0,01	0,13	-0,04	0,13
Obovoide														-0,59	-0,07	-0,10	-0,10	-0,12	-0,01	0,02	-0,16	0,13	0,01	0,12
Ovoide															0,27	0,33	0,02	0,19	0,06	-0,16	0,25	-0,22	0,10	-0,22
Hombro																0,97	0,57	0,28	0,46	-0,91	0,14	0,03	-0,04	0,04
Hendidura proximal																	0,54	0,28	0,47	-0,87	0,12	0,03	-0,04	0,04
Hendidura distal																		0,25	0,40	-0,66	0,05	0,04	-0,07	0,05
Protrusión distal																			0,14	-0,28	0,05	-0,06	-0,05	-0,05
Área pericarpio																				-0,58	-0,19	0,24	-0,19	0,28
Grosor pericarpio																					-0,12	-0,05	0,01	-0,06
L*																						-0,78	0,68	-0,80
a*																							-0,54	0,99
b*																								-0,58

Tabla 3.b. Correlaciones entre los contenidos de 18 pigmentos detectados por HPLC en pericarpio de los frutos de los individuos de la población de tomates analizada.

	Trans- γ -caroteno	Di-cis- γ -caroteno-1,2-epóxido	Desconocido	Di-hidroxi-licopeno	Licopeno	Licoxantina	Luteína	Neurosporeno	Prolicopeno	Fitoflueno	Fitoeno	Clorofila b	Clorofila-der.18	Clorofila a	Feofitina a	Feofitina b	Feofitina c
Trans-β-caroteno	0,52	-0,31	0,19	0,60	0,81	0,74	0,36	0,45	0,59	0,80	0,66	-0,01	0,23	0,15	0,16	-0,06	-0,04
Trans-γ-caroteno		-0,18	0,65	0,23	0,35	0,28	0,23	0,28	0,18	0,40	0,32	0,16	0,16	0,16	0,29	-0,09	-0,01
Di-cis-γ-caroteno-1,2-epóxido			-0,14	-0,25	-0,31	-0,33	-0,15	-0,15	-0,15	-0,41	-0,41	-0,28	-0,13	-0,19	-0,21	-0,26	-0,25
Desconocido				0,15	0,15	0,11	0,11	0,16	0,06	0,15	0,11	0,31	0,02	0,13	0,33	0,08	0,14
Di-hidroxi-licopeno					0,82	0,88	0,24	0,61	0,84	0,68	0,62	0,05	0,32	0,24	0,29	-0,05	0,02
Licopeno						0,91	0,18	0,53	0,79	0,82	0,74	-0,10	0,31	0,19	0,10	-0,18	-0,14
Licoxantina							0,26	0,65	0,78	0,81	0,74	-0,03	0,41	0,29	0,19	-0,17	-0,12
Luteína								0,50	0,20	0,06	-0,08	0,41	0,45	0,44	0,44	0,26	0,31
Neurosporeno									0,56	0,50	0,42	0,04	0,34	0,23	0,22	-0,15	-0,04
Prolicopeno										0,67	0,56	-0,23	0,05	-0,06	-0,03	-0,22	-0,18
Fitoflueno											0,96	-0,14	0,07	-0,02	0,00	-0,13	-0,14
Fitoeno													-0,15	0,05	-0,04	0,00	-0,14
Clorofila b														0,46	0,67	0,77	0,83
Clorofila-der.18															0,93	0,62	0,12
Clorofila a																0,67	0,33
Feofitina a																	0,51
Feofitina b																	
Feofitina c																	

Tabla 3.c. Correlaciones entre las variables cuantitativas y el contenido de pigmentos detectados por HPLC en pericarpio de los frutos de los individuos de la población de tomates analizada.

	Trans- β -caroteno	Trans- γ -caroteno	Di-cis- γ -caroteno-1,2-epóxido	Desconocido	Di-hidroxi-licopeno	Licopeno	Licoxantina	Luteína	Neurosporeno	Prolicopeno	Fitoftueno	Fitoeno	Clorofila b	Clorofila-der.18	Clorofila a	Feofitina a	Feofitina b	Feofitina c
Peso	0,15	0,01	-0,16	-0,07	0,44	0,35	0,44	0,41	0,31	0,21	0,11	0,10	0,33	0,81	0,73	0,43	0,05	0,14
Sólidos solubles	-0,08	0,10	0,04	0,05	-0,23	-0,16	-0,20	-0,37	-0,23	-0,24	-0,06	-0,02	-0,19	-0,28	-0,26	-0,13	-0,14	-0,14
Perímetro	0,10	-0,07	-0,22	-0,04	0,27	0,26	0,25	0,25	0,13	0,22	0,16	0,15	0,18	0,30	0,28	0,15	0,07	0,08
Área	0,07	-0,08	-0,20	-0,05	0,27	0,25	0,24	0,23	0,10	0,22	0,14	0,13	0,17	0,29	0,26	0,14	0,06	0,07
Ancho	0,06	-0,09	-0,21	-0,06	0,26	0,24	0,23	0,27	0,13	0,20	0,12	0,12	0,20	0,33	0,31	0,16	0,08	0,09
Alto	0,18	-0,03	-0,22	0,01	0,27	0,29	0,25	0,20	0,07	0,25	0,21	0,19	0,16	0,19	0,18	0,13	0,09	0,10
Forma	0,13	0,17	0,13	0,16	-0,15	-0,11	-0,13	-0,28	-0,16	-0,06	0,03	0,02	-0,19	-0,43	-0,39	-0,13	-0,06	-0,07
Cuadrangularidad proximal	-0,11	-0,13	-0,13	-0,10	0,03	0,06	0,07	0,15	0,00	-0,01	-0,03	-0,02	0,17	0,36	0,35	0,06	0,03	-0,01
Cuadrangularidad distal	0,10	0,01	-0,12	-0,13	0,31	0,26	0,26	0,25	0,21	0,23	0,15	0,16	0,07	0,31	0,24	0,14	-0,07	0,03
Triangularidad	-0,18	-0,11	-0,01	0,03	-0,23	-0,17	-0,17	-0,08	-0,17	-0,19	-0,14	-0,14	0,08	0,02	0,07	-0,08	0,11	-0,01
Elipsoidal	-0,10	-0,13	-0,15	-0,12	0,13	0,11	0,14	0,27	0,16	0,05	0,00	0,01	0,13	0,41	0,35	0,08	-0,01	-0,01
Circular	-0,12	-0,16	-0,13	-0,15	0,14	0,10	0,13	0,29	0,16	0,06	-0,03	-0,02	0,17	0,43	0,38	0,13	0,05	0,05
Rectangular	0,00	-0,06	-0,19	-0,12	0,18	0,18	0,17	0,23	0,13	0,10	0,08	0,09	0,16	0,41	0,36	0,15	0,02	0,04

Tabla 3.d. Correlaciones entre las variables cuantitativas y el contenido de pigmentos detectados por HPLC en pericarpio de los frutos de los individuos de la población de tomates analizada.

	Trans- β -caroteno	Trans- γ -caroteno	Di-cis- γ -caroteno-1,2-epoxido	Desconocido	Di-hidroxi-licopeno	Licopeno	Licoxantina	Luteína	Neurosporeno	Prolicopeno	Fitoenueno	Fitoeno	Clorofila b	Clorofila-der. 18	Clorofila a	Feofitina a	Feofitina b	Feofitina c
Obovoide	0,12	0,05	-0,04	-0,07	0,05	0,10	0,03	-0,07	0,01	0,06	0,12	0,13	-0,09	-0,07	-0,08	-0,03	-0,07	-0,01
Ovoide	-0,23	-0,14	0,02	0,03	-0,25	-0,20	-0,17	-0,11	-0,15	-0,21	-0,18	-0,17	0,07	0,01	0,08	-0,10	0,05	-0,01
Hombro	-0,11	-0,11	-0,17	-0,10	0,10	0,11	0,11	0,25	0,12	0,02	-0,02	0,00	0,15	0,44	0,39	0,10	0,01	0,02
Hendidura proximal	-0,07	-0,11	-0,18	-0,08	0,12	0,14	0,14	0,24	0,13	0,05	0,02	0,03	0,17	0,42	0,38	0,12	0,05	0,05
Hendidura distal	-0,15	-0,08	-0,12	-0,06	0,04	-0,02	0,01	0,18	0,12	-0,05	-0,09	-0,09	0,15	0,30	0,26	0,04	-0,02	-0,02
Protrusión distal	-0,01	-0,09	-0,13	-0,08	0,05	-0,02	0,02	0,09	-0,05	-0,06	-0,04	-0,05	0,13	0,14	0,17	0,04	0,15	0,10
Área pericarpio	0,18	0,02	-0,26	-0,02	0,28	0,26	0,23	0,32	0,18	0,24	0,19	0,18	0,29	0,27	0,27	0,30	0,19	0,30
Grosor pericarpio	0,09	0,11	0,15	0,11	-0,11	-0,12	-0,11	-0,26	-0,16	-0,05	0,01	0,01	-0,16	-0,41	-0,37	-0,10	0,00	-0,05
L*	-0,72	-0,48	0,37	-0,35	-0,58	-0,69	-0,66	-0,14	-0,34	-0,48	-0,71	-0,65	-0,16	-0,16	-0,16	-0,34	-0,07	-0,14
a*	0,78	0,41	-0,31	0,12	0,63	0,83	0,78	0,06	0,41	0,63	0,84	0,79	-0,28	0,13	-0,01	-0,03	-0,36	-0,32
b*	-0,48	-0,25	0,16	-0,15	-0,44	-0,48	-0,51	-0,09	-0,17	-0,26	-0,40	-0,35	-0,26	-0,41	-0,40	-0,39	-0,14	-0,19
Color	0,78	0,40	-0,31	0,13	0,64	0,82	0,79	0,08	0,41	0,63	0,82	0,77	-0,24	0,18	0,04	0,02	-0,34	-0,29

Tabla 4.a. Valores promedio y desvío estándar correspondientes a 21 variables cuantitativas, medidas sobre los frutos de tomates en las generaciones parental, F1 y F2 (R: rojo; M: marrón; A: amarillo; V: verde).

Variables	Entradas						
	4637	4635	F1	F2 R	F2 M	F2 A	F2 V
Peso	197,7± 29,8	10,5 ± 0,27	49,9 ± 8,1	32,6 ± 19,9	31,9 ± 14,2	34,1 ± 21,3	33,5 ± 12,5
Sólidos solubles	5,3 ± 0,33	8,1 ± 0,27	6,0 ± 0,43	6,7 ± 0,81	6,8 ± 0,62	6,4 ± 0,81	6,3 ± 0,76
Perímetro	17,3 ± 1,5	6,9 ± 1,3	14,6 ± 3,3	13,3 ± 2,4	13,2 ± 1,9	13,6 ± 2,8	13,6 ± 1,7
Área	17,6 ± 1,9	3,2 ± 1,4	14,3 ± 5,4	11,6 ± 4,1	11,5 ± 3,1	11,9 ± 4,5	11,9 ± 2,7
Ancho	5,6 ± 0,33	2,1 ± 0,41	4,4 ± 0,99	4,1 ± 0,84	4,0 ± 0,67	4,2 ± 0,98	4,2 ± 0,60
Alto	3,8 ± 0,22	1,8 ± 0,34	3,8 ± 0,83	3,4 ± 0,47	3,4 ± 0,37	3,4 ± 0,42	3,4 ± 0,34
Forma	0,59 ± 0,04	0,86 ± 0,02	0,87 ± 0,04	0,81 ± 0,09	0,82 ± 0,07	0,77 ± 0,12	0,78 ± 0,09
Cuadrangularidad proximal	0,79 ± 0,03	0,72 ± 0,02	0,72 ± 0,02	0,74 ± 0,03	0,73 ± 0,03	0,74 ± 0,03	0,75 ± 0,02
Cuadrangularidad distal	0,68 ± 0,03	0,61 ± 0,02	0,64 ± 0,01	0,63 ± 0,03	0,63 ± 0,02	0,63 ± 0,02	0,62 ± 0,02
Triangularidad	1,2 ± 0,09	1,2 ± 0,04	1,1 ± 0,04	1,2 ± 0,06	1,2 ± 0,07	1,2 ± 0,06	1,2 ± 0,04
Elipsoidal	0,06 ± 0,01	0,02 ± 0,0	0,02 ± 0,0	0,03 ± 0,01	0,03 ± 0,01	0,03 ± 0,02	0,03 ± 0,01
Circular	0,15 ± 0,01	0,04 ± 0,01	0,04 ± 0,01	0,06 ± 0,03	0,06 ± 0,02	0,08 ± 0,05	0,07 ± 0,03
Rectangular	0,57 ± 0,02	0,52 ± 0,02	0,53 ± 0,02	0,54 ± 0,02	0,54 ± 0,01	0,54 ± 0,02	0,54 ± 0,01
Obovoide	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,01	0,01 ± 0,01	0,01 ± 0,01	0,01 ± 0,01	0,003 ± 0,009	0,0 ± 0,0
Ovoide	0,12 ± 0,03	0,13 ± 0,02	0,12 ± 0,02	0,14 ± 0,02	0,12 ± 0,02	0,15 ± 0,02	0,12 ± 0,02
Hombro	0,08 ± 0,02	0,02 ± 0,004	0,02 ± 0,01	0,03 ± 0,02	0,02 ± 0,01	0,04 ± 0,03	0,03 ± 0,01
Hendidura proximal	0,12 ± 0,05	0,03 ± 0,01	0,03 ± 0,02	0,06 ± 0,04	0,05 ± 0,03	0,07 ± 0,07	0,06 ± 0,03
Hendidura distal	0,03 ± 0,03	0,001 ± 0,001	0,003 ± 0,003	0,01 ± 0,022	0,002 ± 0,003	0,010 ± 0,015	0,01 ± 0,01
Protrusión distal	0,03 ± 0,02	0,003 ± 0,004	0,01 ± 0,01	0,01 ± 0,02	0,01 ± 0,03	0,01 ± 0,01	0,02 ± 0,02
Área pericarpio	0,56 ± ,002	0,55 ± 0,001	0,56 ± 0,001	0,56 ± 0,001	0,56 ± 0,002	0,56 ± 0,001	0,56 ± 0,001
Grosor pericarpio	0,24 ± 0,005	0,25 ± 0,001	0,25 ± 0,001	0,24 ± 0,004	0,25 ± 0,003	0,24 ± 0,01	0,245 ± 0,003

Tabla 4.b. Valores promedio y su desvío estándar correspondientes a 22 variables relacionadas al contenido de pigmentos y a los parámetros de color, medidas sobre los frutos de tomates en las generaciones parental, F1 y F2 (R: rojo; M: marrón; A: amarillo; V: verde).

Variables	Entradas						
	4637	4635	F1	F2 R	F2 M	F2 A	F2 V
L*	53,1 ± 2,5	63,4 ± 1,8	53,4 ± 3,7	53,5 ± 4,1	51,7 ± 4,8	67,9 ± 2,7	61,9 ± 3,4
a*	18,8 ± 2,8	-8,2 ± 0,67	22,6 ± 5,6	19,8 ± 6,8	4,9 ± 6,8	-9,6 ± 1,2	-17,5 ± 1,7
b*	31,7 ± 1,6	40,8 ± 1,0	36,4 ± 4,00	40,4 ± 4,07	38,9 ± 3,7	47,4 ± 3,9	43,6 ± 5,3
Color	0,07 ± 0,01	-0,025 ± 0,002	0,07 ± 0,02	0,06 ± 0,02	0,02 ± 0,02	-0,024 ± 0,002	-0,048 ± 0,004
Trans-β-caroteno	14,7 ± 1,8	1,8 ± 0,5	17,0 ± 1,7	12,9 ± 3,2	11,5 ± 2,0	2,4 ± 0,8	3,2 ± 0,84
Trans-γ-caroteno	1,5 ± 0,35	0,45 ± 0,24	1,6 ± 0,16	1,44 ± 0,47	2,3 ± 2,3	0,13 ± 0,20	0,0 ± 0,0
Di-cis-γ-caroteno-1,2-epóxido	0,0 ± 0,0	0,23 ± 0,03	0,35 ± 0,07	0,02 ± 0,06	0,02 ± 0,05	0,22 ± 0,23	0,005 ± 0,013
Desconocido	0,28 ± 0,19	0,0 ± 0,0	0,59 ± 0,19	0,38 ± 0,19	0,96 ± 1,10	0,05 ± 0,12	0,49 ± 0,83
Di-hidroxi-licopeno	3,3 ± 2,4	0,0 ± 0,0	2,1 ± 1,1	1,3 ± 0,97	1,1 ± 0,83	0,01 ± 0,05	0,03 ± 0,08
Licopeno	112,0 ± 11,4	0,29 ± 0,34	101,5 ± 46,9	68,9 ± 28,5	41,4 ± 17,9	0,38 ± 0,37	0,17 ± 0,28
Licoxantina	4,3 ± 1,1	0,02 ± 0,05	2,5 ± 1,02	2,05 ± 0,94	1,17 ± 0,72	0,009 ± 0,031	0,0 ± 0,0
Luteína	11,2 ± 0,84	4,3 ± 0,82	5,9 ± 1,1	6,8 ± 2,0	8,01 ± 0,98	6,7 ± 1,5	7,2 ± 1,5
Neurosporeno	1,3 ± 0,44	0,22 ± 0,12	0,26 ± 0,07	0,67 ± 0,50	0,63 ± 0,29	0,40 ± 0,20	0,01 ± 0,03
Prolicopeno	1,02 ± 0,72	0,0 ± 0,0	1,6 ± 0,64	0,84 ± 0,56	0,47 ± 0,34	0,35 ± 0,22	0,009 ± 0,025
Fitoflueno	8,1 ± 1,2	0,0 ± 0,0	8,7 ± 1,9	9,5 ± 2,9	6,6 ± 3,0	0,12 ± 0,53	0,0 ± 0,0
Fitoeno	15,8 ± 3,8	0,61 ± 0,11	12,9 ± 2,7	19,0 ± 7,8	12,4 ± 5,7	0,91 ± 0,80	0,38 ± 0,10
Clorofila b	1,2 ± 0,18	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,08 ± 0,16	1,13 ± 0,12	0,02 ± 0,08	1,4 ± 0,32
Clorofila-der.18	2,8 ± 0,92	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,01 ± 0,05	0,32 ± 0,23	0,0 ± 0,0	0,03 ± 0,07
Clorofila a	8,3 ± 2,5	0,05 ± 0,14	0,08 ± 0,16	0,14 ± 0,23	1,8 ± 0,89	0,04 ± 0,10	2,2 ± 1,6
Feofitina a	3,3 ± 0,71	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,07 ± 0,39	2,5 ± 0,9	0,0 ± 0,0	0,75 ± 0,47
Feofitina b	4,5 ± 1,4	0,52 ± 0,41	0,32 ± 0,23	0,75 ± 0,81	10,5 ± 5,4	0,38 ± 0,30	14,5 ± 5,0
Feofitina c	0,50 ± 0,15	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	0,01 ± 0,06	0,77 ± 0,45	0,0 ± 0,0	0,93 ± 0,20

Tabla 5. Valores de carga de las variables cuantitativas y del contenido de pigmentos en frutos de tomate en los tres primeros factores extraídos del análisis de componentes principales realizado sobre la población evaluada.

	Factor 1	Factor 2	Factor 3
Peso	0,77	0,22	0,30
Sólidos solubles	-0,50	-0,04	-0,14
Perímetro	0,83	0,18	0,10
Área	0,82	0,16	0,09
Ancho	0,87	0,14	0,11
Alto	0,62	0,23	0,13
Forma	-0,95	0,04	-0,04
Cuadrangularidad proximal	0,81	-0,03	0,01
Cuadrangularidad distal	0,60	0,15	0,02
Triangularidad	0,19	-0,15	-0,01
Elipsoidal	0,95	-0,01	-0,02
Circular	0,94	-0,04	0,03
Rectangular	0,83	0,06	0,04
Obovoide	-0,08	0,08	-0,07
Ovoide	0,19	-0,18	-0,02
Hombro	0,92	-0,02	0,02
Hendidura proximal	0,88	0,01	0,04
Hendidura distal	0,70	-0,07	0,02
Protrusión distal	0,31	-0,04	0,11
Área pericarpio	0,60	0,22	0,29
Grosor pericarpio	-0,95	0,02	-0,02
L*	0,11	-0,83	-0,27
a*	0,09	0,93	-0,19
b*	-0,06	-0,57	-0,35
Color	0,11	0,93	-0,15
Trans-β-caroteno	-0,09	0,86	0,12
Trans-γ-caroteno	-0,14	0,51	0,24
Di-cis-γ-caroteno-1,2-epóxido	-0,15	-0,39	-0,31
Desconocido	-0,16	0,27	0,35
Di-hidroxi- licopeno	0,14	0,77	0,11
Licopeno	0,13	0,91	-0,02
Licoxantina	0,15	0,89	0,03
Luteína	0,24	0,14	0,46
Neurosporeno	0,11	0,54	0,07
Prolicopeno	0,05	0,73	-0,17
Fitoflueno	-0,01	0,92	-0,08
Fitoeno	0,01	0,85	-0,11
Clorofila b	0,14	-0,10	0,95
Clorofila-der.18	0,47	0,21	0,49
Clorofila a	0,41	0,11	0,67
Feofitina a	0,10	0,13	0,85
Feofitina b	-0,04	-0,20	0,81
Feofitina c	-0,01	-0,16	0,89
Aporte proporcional	28%	21%	11%

FIGURAS



Figura 1. Planta de tomate cultivado. Detalle del hábito de crecimiento herbáceo simpodial, hojas compuestas, inflorescencias y racimo con frutos maduros e inmaduros.



Figura 2. Diversidad fenotípica en poblaciones F2 derivadas de cruzamientos de tomates contrastantes para tamaño, forma y color de fruto.



Figura 3. Imágenes de los frutos del progenitor femenino (entrada 4637) (a) y masculino (entrada 4635) (b), utilizados en este estudio.

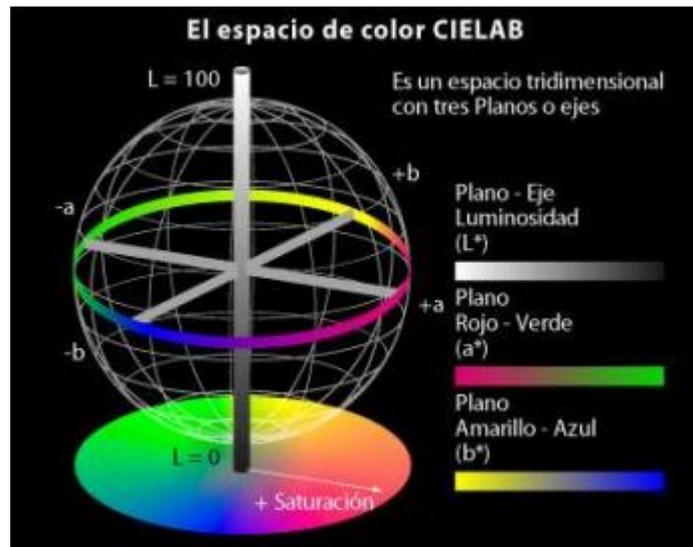
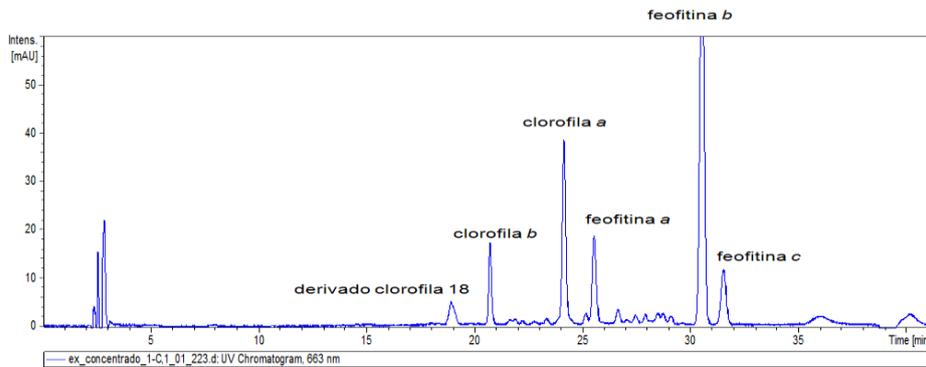
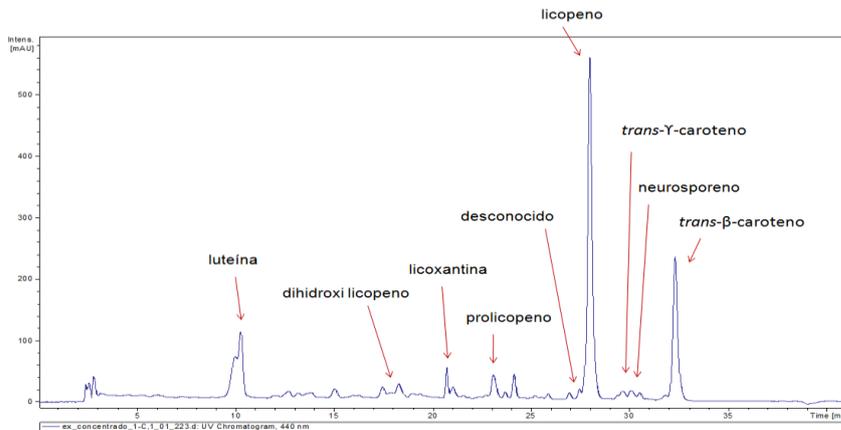


Figura 4. Representación espacial de las coordenadas cartesianas del espacio de color CIEL^{*}a^{*}b^{*}. El eje vertical z coincide con la coordenada L^{*} que define luminosidad, y en el plano bidimensional xy aparecen los parámetros a^{*} y b^{*} que definen cromaticidad.

A



B



C

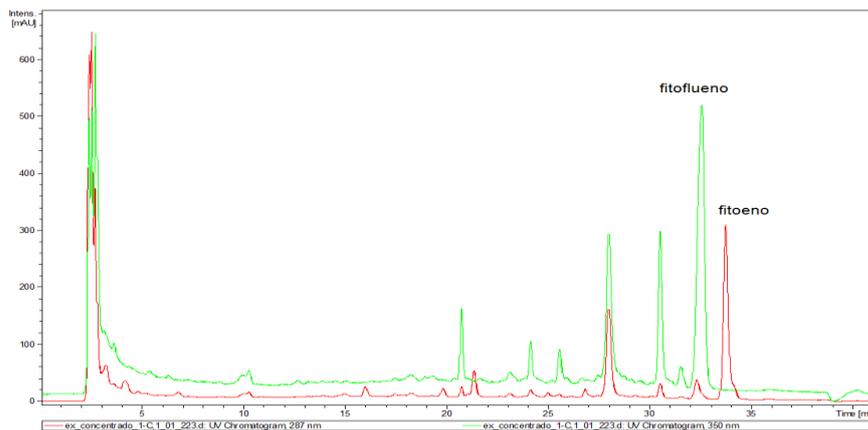


Figura 5. Perfiles de HPLC de pigmentos clorofílicos (A) y carotenoides (B y C) utilizados como referencia. Sobre las abscisas se observan los tiempos de retención para cada grupo de moléculas en una columna cromatográfica de fase reversa (C18). Sobre las ordenadas se grafican las intensidades relativas de cada grupo de moléculas.

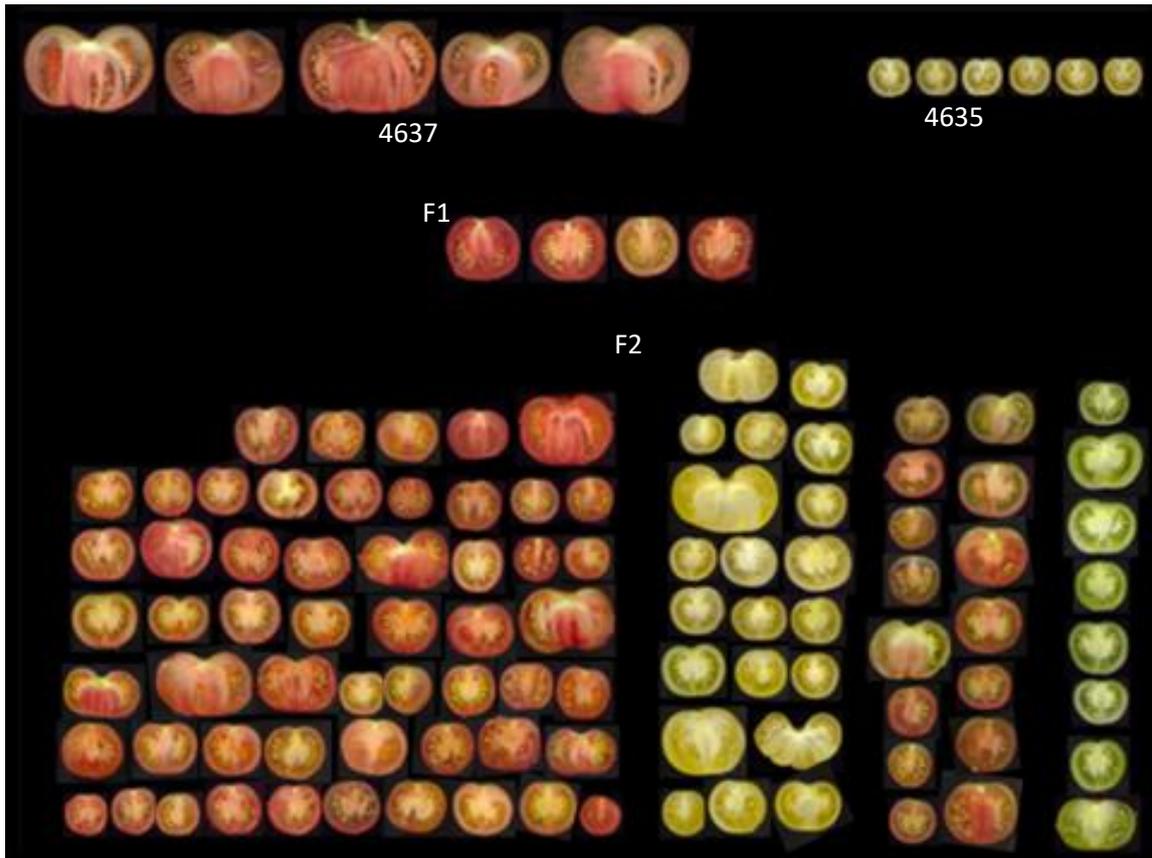


Figura 6. Imágenes de la parte interna de frutos del progenitor femenino 4637, del progenitor masculino 4635, el híbrido F1 y la distribución fenotípica de la población F2.

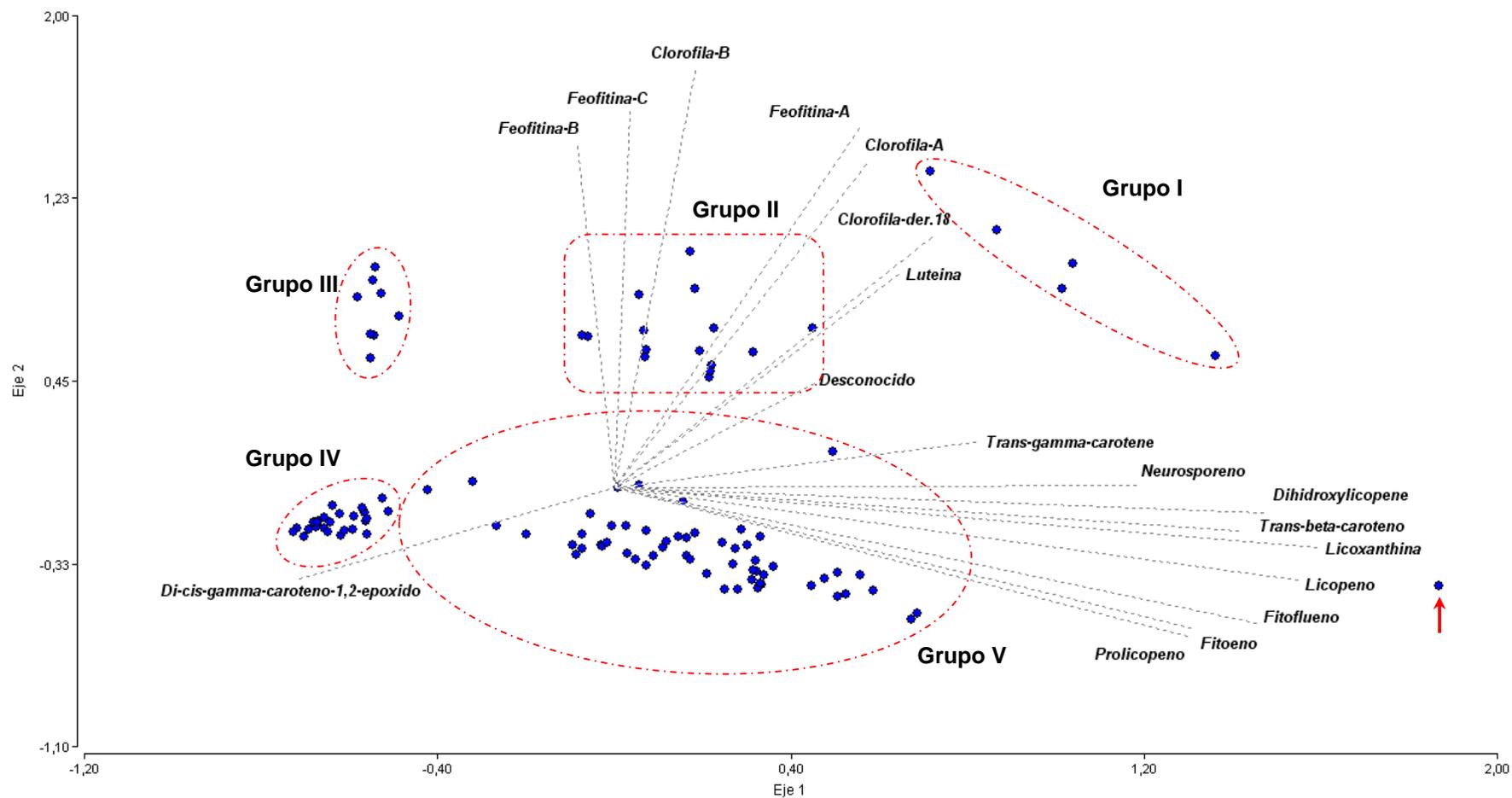


Figura 8. Biplot de pigmentos carotenoides y clorofílicos detectados en los frutos de tomate correspondiente al progenitor femenino 4637, al progenitor masculino 4635, el híbrido F1 y la población F2.

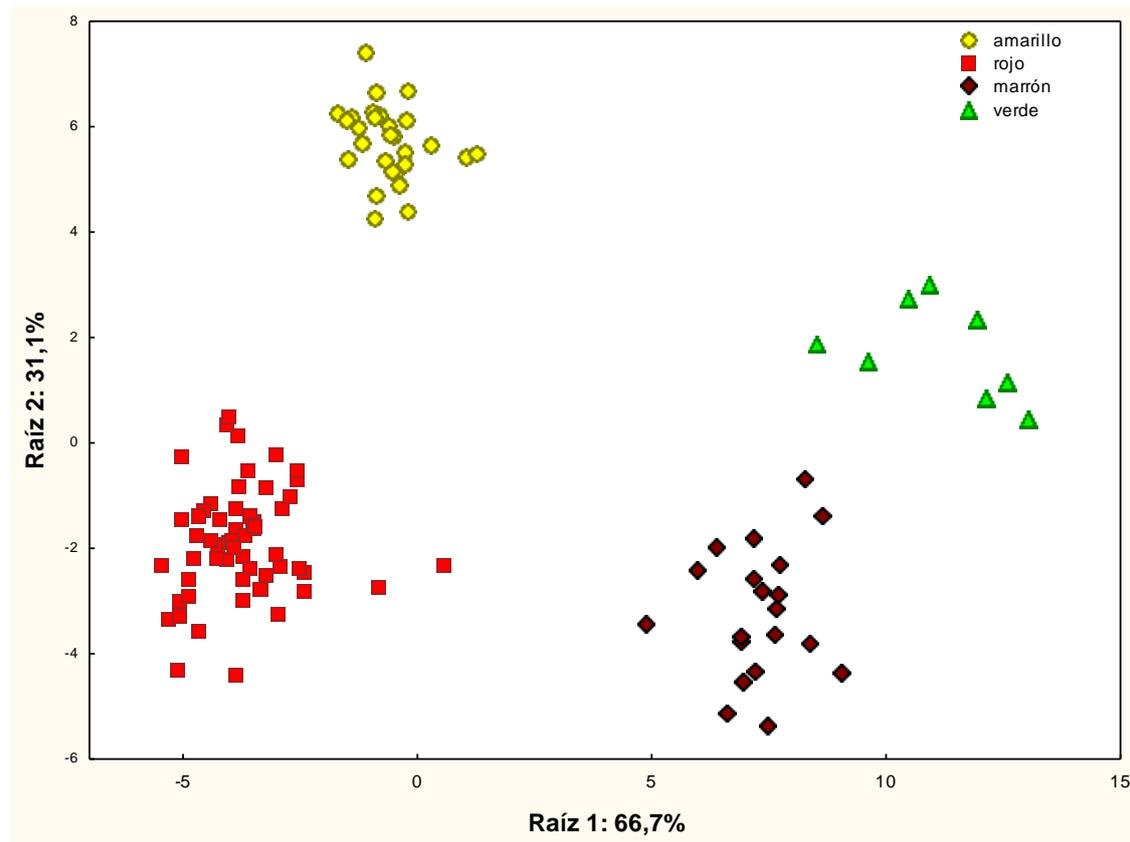


Figura 9. Diagrama de dispersión de los dos primeros ejes canónicos obtenidos del análisis discriminante para los frutos de tomate de la generación F2 obtenido a partir de 18 pigmentos y las 25 variables cuantitativas analizadas.

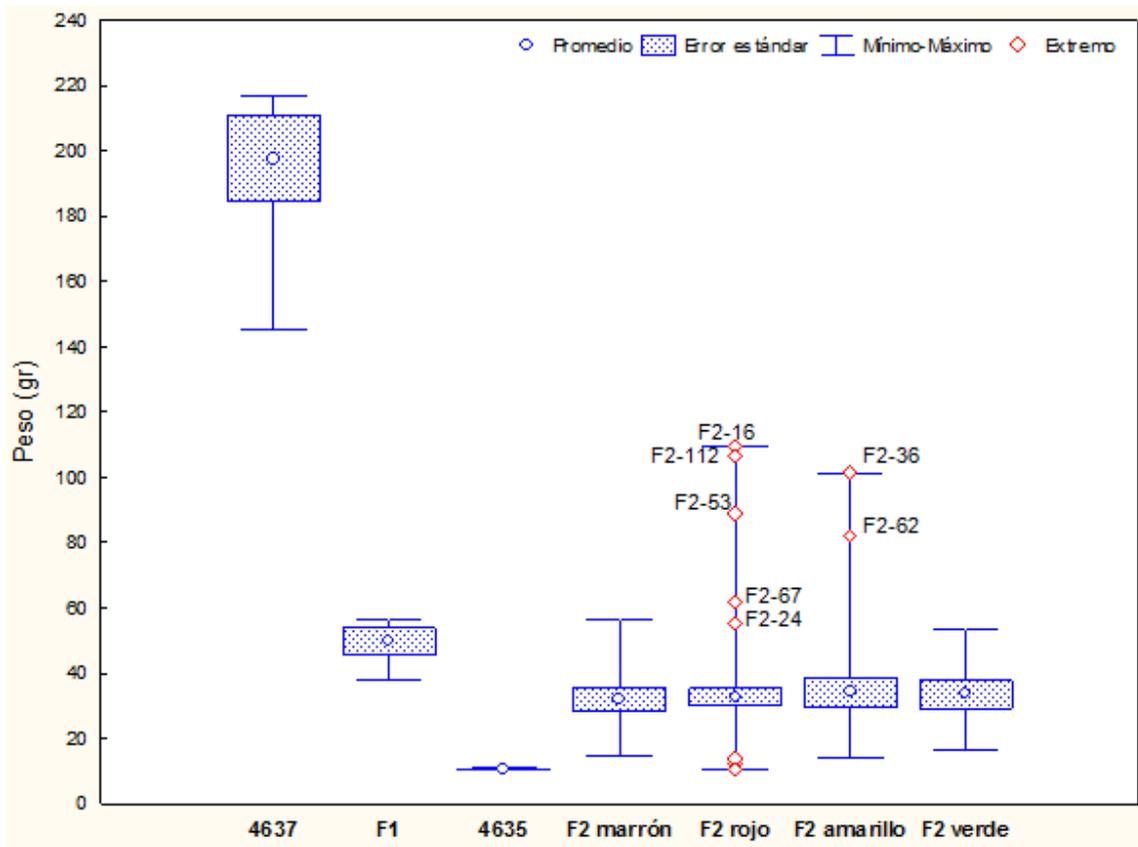


Figura 10. Distribución de los valores del peso de los frutos de tomate correspondiente al progenitor femenino 4637, al progenitor masculino 4635, el híbrido F1 y la población F2.

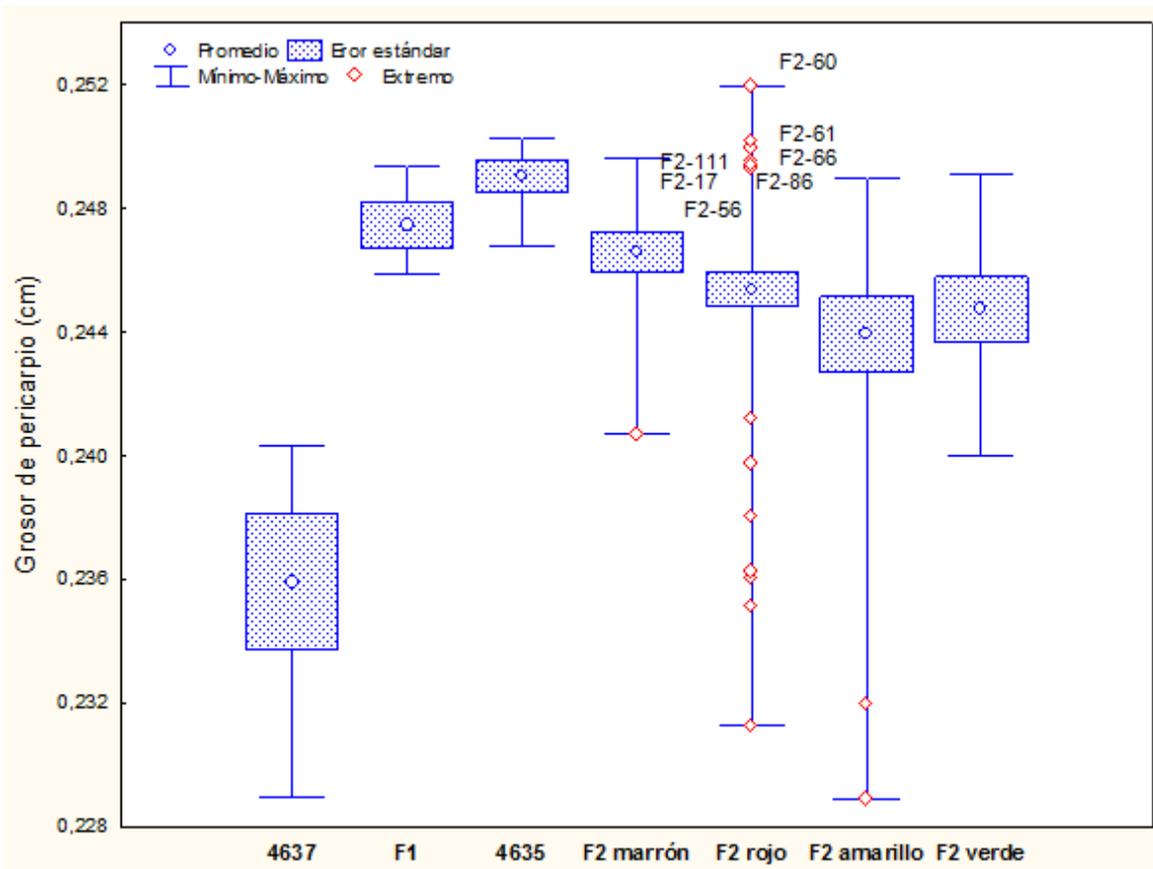


Figura 11. Distribución de los valores del grosor del pericarpio de los frutos de tomate correspondiente al progenitor femenino 4637, al progenitor masculino 4635, el híbrido F1 y la población F2.

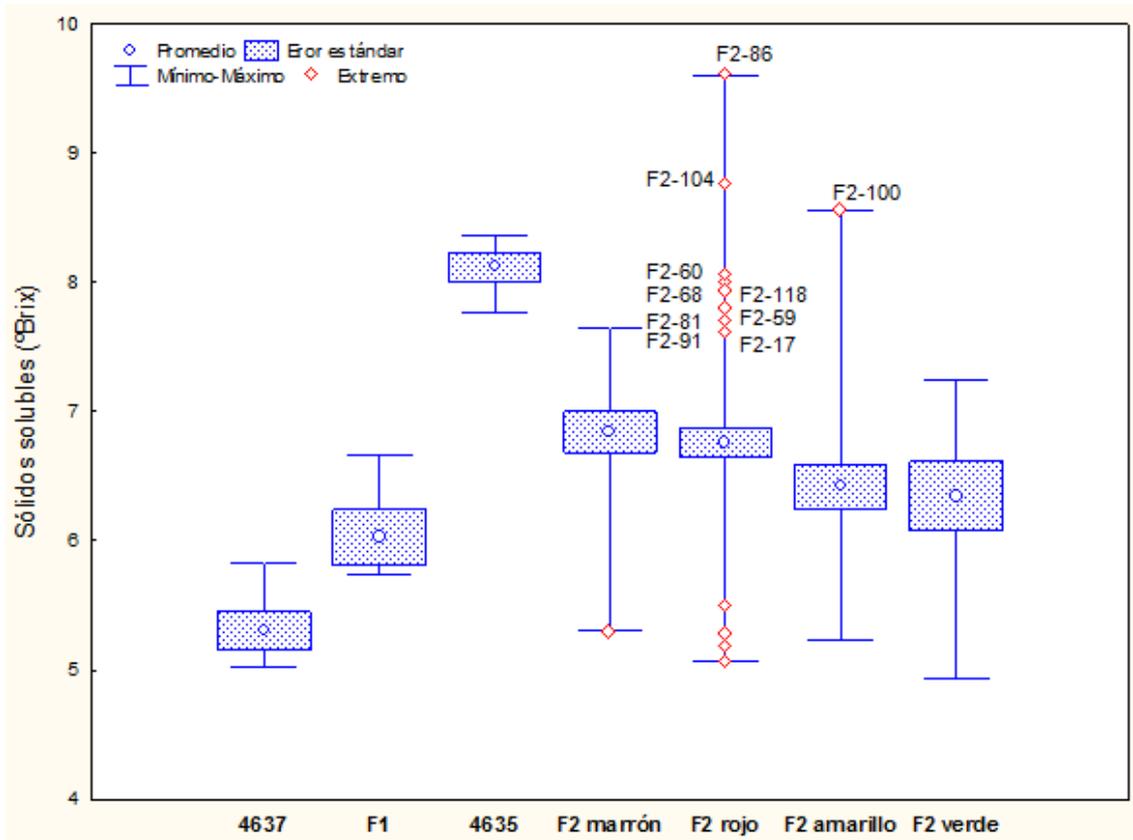


Figura 12. Distribución de los valores de sólidos solubles (°Brix) de los frutos de tomate correspondiente al progenitor femenino 4637, al progenitor masculino 4635, el híbrido F1 y la población F2.

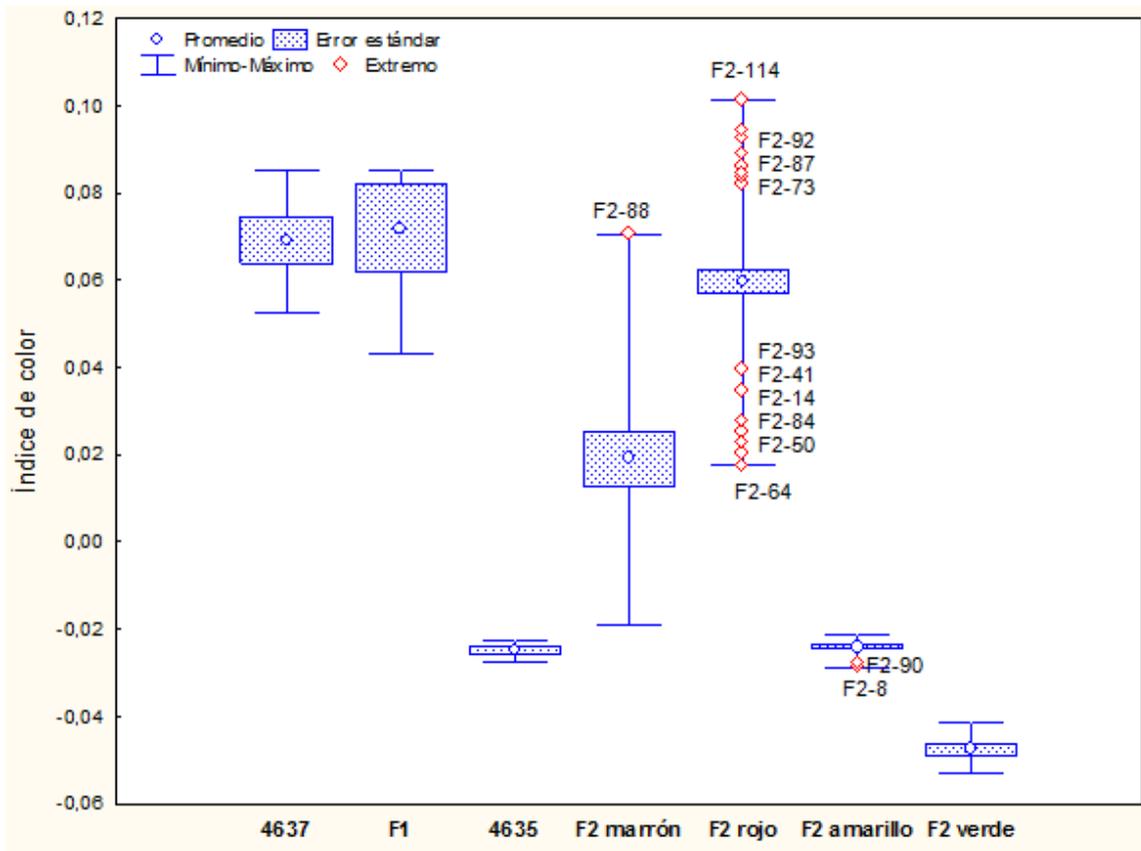


Figura 13. Distribución de los valores del índice de color en los frutos de tomate correspondiente al progenitor femenino 4637, al progenitor masculino 4635, el híbrido F1 y la población F2.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alarcón Zayas, A. (2013). Calidad poscosecha del tomate (*Solanum lycopersicum* L.) cultivado en sistemas ecológicos de fertilización. Tesis (Ph D). Universidad Politécnica de Madrid, 1-201.

Alpert, K.B. y Tanksley, S.D. (1996). High-resolution mapping and isolation of a yeast artificial chromosome contig containing *fw2.2*: A major fruit weight quantitative trait locus in tomato. *Plant Biology*, 93: 15503-15507.

Armstead, I.; Donnison, I.; Aubry, S.; Harper, J.; Hortensteiner, S.; James, C., *et al.* (2006). From crop to model to crop: identifying the genetic basis of the staygreen mutation in the *Lolium/Festuca* forage and amenity grasses. *New Phytologist*, 172: 592-597.

Armstead, I.; Donnison, I.; Aubry, S.; Harper, J.; Hortensteiner, S.; James, C., *et al.* (2007). Cross-species identification of Mendel's/locus. *Science*, 315: 7.

Asprelli, P.D. (2011). Recolección, evaluación morfoagronómica y caracterización molecular de una colección de germoplasma de tomate criollo en Argentina. Tesis (Ph D). Programa de Posgrado en Biología. Área Biología Celular y Molecular. PROBIOL. Universidad Nacional de Cuyo, 1-216.

Asprelli, P.D.; Sance, M.; Insani, M.; Asís, R.; Valle, E.M.; Carrari, F., *et al.* (2016). Agronomic performance and fruit nutritional quality of an Andean tomato collection. *Acta Horticulturae* (en prensa).

Bailey, L.H; Tracy, W.W; Kyle, E.J y Watts, R.L. (1960). Tomato. En: Bailey, L.H. (Ed.), *The standard cyclopedia of horticulture*. New York, USA: The Macmillan Company.

Banerjee, M.K. y Kalloo. (1989). The inheritance of earliness and fruit weight in crosses between cultivated tomatoes and two wild species of *Lycopersicon*. *Plant Breeding*, 102: 148-152.

Barrero L. S.; Cong B.; Wu F. y Tanksley S. D. (2006). Developmental characterization of the fasciated locus and mapping of Arabidopsis candidate genes involved in the control of floral meristem size and carpel number in tomato. *Genome*, 49: 991-1006.

Barrero L. S. y Tanksley S. D. (2004). Evaluating the genetic basis of multiple-locule fruit in a broad cross section of tomato cultivars. *Theoretical and Applied Genetics*, 109: 669-679.

Barry, C.S.; McQuinn, R.P.; Chung, M.Y.; Besuden, A. y Giovannoni, J.J. (2008). Amino acid substitutions in homologs of the STAY-GREEN protein are responsible for the green-flesh and chlorophyll retainer mutations of tomato and pepper. *Plant Physiology*, 147:179-187.

Barry, C.S y Pandey, P. (2009). A survey of cultivated heirloom tomato varieties identifies four new mutant alleles at the green-flesh locus. *Molecular Breeding*, 24: 269-276.

Bécquer Zuñiga, U. (2005). Heredabilidad y correlaciones genéticas y fenotípicas para caracteres de crecimiento en el camarón Blanco *Litopenaeus schmitti* (Burkenroad, 1936), (Decapoda, Dendrobranchiata). Tesis (Ph D). Universidad de la Habana, 1-121.

Bennett, S. y Bowers, D. (1976). *An Introduction to Multivariate Techniques for Social and Behavioral Sciences*. London, England (UK): Macmillan.

Bernacchi, D.; Beck-Bunn, T.; Emmatty, D.; Eshed, Y.; Inai, S.; Lopez, J., *et al.* (1998). Advanced backcross QTL analysis of tomato. II Evaluation of near-isogenic lines carrying single-donor introgressions for desirable wild QTL-alleles derived from *Lycopersicon hirsutum* and *Lycopersicon pimpinellifolium*. *Theoretical and Applied Genetics*, 97: 170-180.

Bishop, G.J.; Harrison, K. y Jones, J.D.G. (1996). The tomato *Dwarf* gene isolated by heterologous transposon tagging encodes the first member of a new cytochrome P450 family. *Plant Cell*, 8: 959-969.

Blum, A.; Merei, M.; Wirsansky, I. y Ben-Arzi, S. (2005). The beneficial effects of tomatoes. *European Journal of Internal Medicine*, 16(6): 402-404.

Boswell, V. (1937). Improvement and genetics of tomatoes, peppers, and eggplant. En: Wallace, H.A. (Ed.), *Yearbook of Agriculture*. Washington DC, USA: Government Printing Office, 176-206.

Bramley, P.M. (2002). Regulation of carotenoid formation during tomato fruit ripening and development. *Journal of Experimental Botany*, 53(377): 2107-2113.

Brewer, M.T.; Lang, L.; Fujimura, K.; Dujmovic, N.; Gray, S. y van der Knaap, E. (2006). Development of a controlled vocabulary and software application to analyze fruit shape variation in tomato and other plant species. *Plant Physiology*, 141(1):15-25.

Brewer, M.T.; Moyseenko, J.B.; Munforte, A.J. y van der Knaap, E. (2007). Morphological variation in tomato: a comprehensive study of quantitative trait loci

controlling fruit shape and development. *Journal of Experimental Botany*, 58(6): 1339-1349.

Calise, C. y Asprelli, P.D. (2011). Herencia del color y otros atributos del fruto de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) en un cruzamiento entre variedades contrastantes. XXXIV Congreso Argentino de Horticultura, Buenos Aires, Argentina, 39.

Causse, M.; Saliba Colombani, V.; Lecomte, L.; Duffe, P.; Rousselle, P. y Buret, M. (2002). QTL analysis of fruit quality in fresh market tomato: a few chromosome regions control the variation of sensory and instrumental traits. *Journal of Experimental Botany*, 53: 2089-2098.

Causse, M.; Buret, M.; Robini, K. y Verschave, P. (2003). Inheritance of nutritional and sensory quality traits in fresh market tomato and relation to consumer preferences. *Journal of Food Science*, 68(7): 2342-2350.

Cebolla Cornejo, J; Roselló, S; Valcárcel, M; Serrano, E; Beltrán, J. y Nuez, F. (2011). Evaluation of Genotype and Environment Effects on Taste and Aroma Flavor Components of Spanish Fresh Tomato Varieties. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 59 (6): 2440-2450.

Chen, K.Y.; Cong, B.; Wing, R.; Vrebalov, J. y Tanksley, S.D. (2007). Changes in regulation of a transcription factor lead to autogamy in cultivated tomatoes. *Science*, 318(5850): 643–645.

Chen, F.Q.; Foolad, M.R.; Hyman, J.; St. Clair, D.A. y Beelaman, R.B. (1999). Mapping of QTLs for lycopene and other fruit traits in a *Lycopersicon esculentum* x *L. pimpinellifolium* cross and comparison of QTLs across tomato species. *Molecular Breeding*, 5: 283-299.

Clark, S.E; Running, M.P. y Meyerowitz, E.M. (1993). CLAVATA 1, a regulator of meristem and flower development in Arabidopsis. *Development*, 119: 397-418.

Comstock, R.E. (1996). *Quantitative Genetics with Special Reference to Plants and Animals Breedings*. Ames (Iowa), USA: Iowa State University Press.

Cong, B.; Liu, J. y Tanksley, S.D. (2002). Natural alleles at a tomato fruit size quantitative trait locus differ by heterochronic regulatory mutations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 99: 13606-13611.

Corvo Dolcet, S. (2005). Zonas de Producción del Cultivo del Tomate en la Argentina. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos. Dirección de Agricultura, 1-15.

Cox, S. (2000). History of the Tomato: From discovery to modern commercialism: The complete story behind *Lycopersicon esculentum*. <http://www.landscapeimagery.com/tomato.html>. Recuperado 28 de enero 2010.

Darrigues, A.; Hall, J.; van der Knaap, E.; Francis, D.M.; Dujmovic, N. y Gray, S. (2008). Tomato Analyzer-color Test: A New Tool for Efficient Digital Phenotyping. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 133: 579-586.

Darwin, S.C; Knapp, S. y Peralta, I.P. (2003). Taxonomy of tomatoes in the Galápagos Islands: Native and introduced species of *Solanum* section *Lycopersicon* (*Solanaceae*). *Systematics and Biodiversity*, 1: 29-53.

Di Mascio, P.; Kaiser, S. y Sies, H. (1989). Lycopene as the most efficient biological carotenoid singlet oxygen quencher. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 274(2): 532-538.

Dinneny, J.; Weigel D. y Yanofsky, M. (2005). A genetic framework for fruit patterning in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 132: 4687-4696.

Di Rienzo, J.A., Casanoves, F; Balzarini, M.G; Gonzalez, L; Tablada, M. y Robledo, C.W. (2013). InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

Dunn, G. y Everitt, B.S. (2004). An introduction to mathematical taxonomy. Mineola (Nueva York), USA: Dover Publications Inc.

Egea, I.; Barsan, C.; Bian, W.; Purgatto, E.; Latché, A.; Chervin, C., *et al.* (2010). Chromoplast differentiation: current status and perspectives. *Plant Cell Physiology*, 51: 1601-1611.

Eshed, Y. y Zamir, D. (1994b). Introgressions from *Lycopersicon pennellii* can improve the soluble-solids yield of tomato hybrids. *Theoretical and Applied Genetics*, 88: 891-897.

Esquinas Alcázar, J. y Nuez Viñals, F. (1995). Anatomía y fisiología de la planta. En: Nuez, F. (Ed.), *El Cultivo del Tomate*. Bilbao, España: Mundi-Prensa.

Falconer, D.S. y Mackay, T.F.C. (1996). Introduction to quantitative genetics. 4th edition. Edinburgh Gate (UK): Longman Group Ltd.

FAO. Base de datos Estadísticos 2004. FAOSTAT Agriculture data. <http://faostat.fao.org>

Ferrerres, F.; Llorach, R. y Gil Izquierdo, A. (2004). Characterization of the interglycosidic linkage in di-, tri-, tetra-, and pentaglycosylated flavonoids and

differentiation of positional isomers by liquid chromatography/electrospray ionization tandem mass spectrometry. *Journal of Mass Spectrometry*, 39(3): 312-321.

Filho, J.M; Gomes Junior, F.G; Bennett, M.A; Wells, A.A. y Stieve, S. (2010). Using Tomato Analyzer software to determine embryo size in x-rayed seeds. *Revista Brasileira de Sementes*, 32(2): 146-153.

Fogle, H.W. y Currence, T.M. (1950). Inheritance of fruit weight and earliness in a tomato cross. *Genetics*, 35: 363-380.

Foolad, M.R. (2007). Genome mapping and molecular breeding of tomato. *International Journal of Plant Genomics*, 2007: 1-52.

Frary, A.; Nesbitt, T.C.; Frary, A.; Grandillo, S.; van der Knaap, E.; Cong, B., *et al.* (2000). Cloning and transgenic expression of fw2.2: a quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit. *Science*, 289: 85-87.

Fraser, P.D; Truesdale, M.R.; Bird, C.R.; Schuch, W. y Bramley, P.M. (1994). Carotenoid Biosynthesis during Tomato Fruit Development. Evidence for Tissue-Specific Gene Expression. *Plant Physiology*, 105(1): 405-413.

Fray, R.G. y Grierson, D. (1993). Identification and genetic analysis of normal and mutant phytoene synthase genes of tomato by sequencing, complementation and co-suppression. *Plant Molecular Biology*, 22(4): 589-602.

Fulton, T.M.; Beck-Bunn, T.; Emmatty, D.; Eshed, Y.; Lopez, J.; Petiard, V. *et al.* (1997). QTL analysis of an advanced backcross of *Lycopersicon peruvianum* to the cultivated tomato and comparisons with QTLs found in other wild species. *Theoretical and Applied Genetics*, 95: 881-894.

Gabriel, K.R. (1971). The biplot graphic display of matrices with application to principal component analysis. *Biometrika*, 58(3): 453-467.

García Martínez, S.; Andreani, L.; García Gusano, M., Geuna, F. y Ruiz, J.J. (2006). Evaluation of amplified fragment length polymorphism and simple sequence repeats for tomato germplasm fingerprinting: utility for grouping closely related traditional cultivars. *Genome*, 49 (6): 648-656.

Garrido Frenich, A.; Hernández Torres, M.E.; Belmonte Vega, A.; Martínez Vidal, J.L. y Plaza Bolaños, P. (2005). Determination of ascorbic acid and carotenoids in food commodities by liquid chromatography with mass spectrometry detection. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53 (19): 7371-7376.

Gerster, H. (1997). The potencial role of lycopene for human health. *Journal of the American College of Nutrition*, 16: 109-116.

Gillaspy, G; Ben-David, H. y Gruissem, W. (1993). Fruits: a developmental perspective. *Plant Cell*, 5: 1439-1451.

Giuliano, G.; Bartley, G. E. y Scolnik, P. A. (1993). Regulation of carotenoid biosynthesis during tomato development. *Plant Cell*, 5: 379-387.

Goff, S.A. y Klee, H.J. (2006). Plant volatile compounds: sensory cues for health and nutritional value? *Science*, 311: 815-819.

Gonzalo, M.J.; Brewer, M.T.; Anderson, C.; Sullivan, D.; Gray, S. y van der Knaap, E. (2009). Tomato fruit shape analysis using morphometric and morphology attributes implemented in tomato analyzer software program. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 134(1):77–87.

Goose, P.G. y Binsted, R. (1964). *Tomato paste, puree, juice and powder* (First Edition). London, England: Food Trade Press Ltd.

Grandillo, S. y Tanksley, S.D. (1996). Analysis of horticultural traits differentiating the cultivated tomato from the closely related species *Lycopersicon pimpinellifolium*. *Theoretical and Applied Genetics*, 92: 935-951.

Grandillo, S.; Ku, H.M. y Tanksley, S.D. (1999a). Identifying the loci responsible for natural variation in fruit size and shape in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, 99: 978-987.

Grandillo, S.; Zamir, D. y Tanksley, S.D. (1999b). Genetic improvement of processing tomatoes: A 20 years perspective. *Euphytica*, 110: 85-97.

Hackbusch, J.; Richter, K.; Muller, J.; Salamini, F. y Uhrig, J. F. (2005). A central role of *Arabidopsis thaliana* ovate family proteins in networking and subcellular localization of 3-aa loop extension homeodomain proteins. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 102: 4908-4912.

Hair, Jr. J. F.; Anderson, R. E.; Tatham, R. L. y Black, W. C. (1998). *Multivariate Data Analysis* (5th edition). New York, USA: Macmillan Publishing Company.

Hanson, P.M.; Yang, R.Y.; Wu, J.; Chen, J.T.; Ledesma, D.; Tsou, S. y Lee, T.C. (2004). Variation for antioxidant activity and antioxidants in tomato. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 129(5): 704-711.

Hernández Leal, E. (2012). Derivación de líneas de generaciones tempranas de híbridos de jitomate (*Solanum lycopersicum* L.). Tesis (Ph D). Institución de enseñanza e investigación en Ciencias Agrícolas. Montecillo, México, 1-112.

Hiorth, G.E. (1985). *Genética Cuantitativa I: Fundamentos Biológicos*. Capítulos 8-15. Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Agrarias. Córdoba, Argentina.

Hotelling, H. (1933). Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *Journal of Educational Psychology*, 24: 417-411 y 498-520.

Huang, Z. y van der Knaap, E. (2011). Tomato fruit weight 11.3 maps close to fasciated on the bottom of chromosome 11. *Theoretical and Applied Genetics*, 123: 465-474.

Ibarbia, E.A. y Lambeth, V.N. (1969). Inheritance of soluble solids in a large/small-fruited tomato cross. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 94: 496-498.

IDR (Instituto de Desarrollo Rural). (2004a). Tomate. <http://www.idr.org.ar/pdf/4Tomate.pdf>, p46.

IDR (Instituto de Desarrollo Rural). (2004b). Programa de relevamiento hortícola provincial. *Estadísticas hortícolas provinciales*, p24.

Jenkins, J. A. (1948). The origin of the cultivated tomato. *Economy Botany*, 2: 379-392.

Jenkins, J.A. y Mackinney, G. (1955). Carotenoids of the apricot tomato and its hybrids with yellow and tangerine. *Genetics*, 40(5): 715-720.

Jenrich, R.I. (1977). Stepwise Discriminant Analysis. En: Einslein, K., Ralston, A. and Wilf, H.S. (Eds.), *Statistical Methods for Digital Computers*. New York, USA: Wiley.

Jiang, N.; Gao, D.; Xiao, H. y van der Knaap, E. (2009). Genome organization of the tomato sun locus and characterization of the unusual retrotransposon Rider. *Plant Journal*, 60: 181-193.

Jiang, N.; Visa, S.; Wu, S. y van der Knaap, E. (2012). Rider transposon insertion and phenotypic change in tomato. En: Grandbastien, M.A. (Ed.), *Plant Transposable Elements, Topics in Current Genetics*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.

Johnson, R.A. y Wichern, D.W. (1998). *Applied Multivariate Statistical Analysis* (4th edition). Published by Prentice Hall.

Jones, C.M. (2000). Evaluation of carotenoids and anthocyanins in high pigment, processing, heirloom, and anthocyanin fruit tomatoes. Masters Thesis. Oregon State University, Corvallis.

Jones, R.A. y Scott, S.J. (1983). Improvement of tomato flavor by genetically increasing sugar and acid contents. *Euphytica*, 32: 845-855.

Kabelka, E.; Yang, W. y Francis, D.M. (2004). Improved Tomato Fruit Color within an Inbred Backcross Line Derived from *Lycopersicon esculentum* and *L. hirsutum* involves the Interaction of Loci. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 129(2): 250-257.

Kachanovsky, D.E.; Filler, S.; Isaacson, T. y Hirschberg, J. (2012). Epistasis in tomato color mutations involves regulation of phytoene synthase 1 expression by cis-carotenoids. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 109: 19021-19026.

Kerr, E.A. (1956). Green flesh, gf. *Tomato Genetics Cooperative Report*, 6:17.

Khalf-Allah, A.M. y Mousa, A.G. (1972). Relative importance of types of gene action of early yield, total yield and fruit size in tomato. *Egyptian Journal of Genetics and Cytology*, 1: 51-60.

Kirsh, V.A.; Mayne, S.T.; Peters, U.; Chatterjee, N.; Leitzmann, M.F.; Dixon, L.B., *et al.* (2006). A prospective study of lycopene and tomato product intake and risk of prostate cancer. *Cancer Epidemiology Biomarkers and Prevention*, 15(1): 92-98.

Knapp, S. y Darwin, S.C. (2007). Proposal to conserve the name *Solanum cheesmaniae* (L. Riley) Fosberg against *S. cheesmanii* Geras. (Solanaceae). *Taxon*, 55: 806-807.

Ku, H. M.; Doganlar, S.; Chen, K. Y. y Tanksley S. D. (1999). The genetic basis of pear-shaped tomato fruit. *Theoretical and Applied Genetics*, 99: 844-850.

Labate, J. A.; Grandillo, S.; Fulton, T.; Muños, S.; Caicedo, A. L.; Peralta, I. *et al.* (2007). Tomato, Chapter 1. En: Kole, C. (Ed.), *Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants, Volume 5 Vegetables*. Berlin (Heidelberg), Germany: Springer-Verlag.

Le Rosen, A. L.; Went, F.W. y Zecheister, L. (1941). Relation between genes and carotenoids of the tomato. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 27: 236-242.

Lin, C.H. y Chen, B.H. (2003). Determination of carotenoids in tomato juice by liquid chromatography. *Journal of Chromatography A*, 1012(1): 103-109.

Lindstrom, E.W. (1928). Linkage of size, shape and color genes in *Lycopersicum*. *Verh. 5th Int. Kong. Vererb. Ber.* 2: 1031-1057.

Lippman, Z. y Tanksley, S.D. (2001). Dissecting the genetic pathway to extreme fruit size in tomato using a cross between the small-fruited wild species *L. pimpinellifolium* and *L. esculentum*, var. Giant Heirloom. *Genetics*, 158: 413-422.

Liu, J.; Van Eck, J.; Cong, B. y Tanksley, S. D. (2002). A new class of regulatory genes underlying the cause of pear-shaped tomato fruit. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 99: 13302-13306.

Liu, Y.S.; Gur, A.; Ronen, G.; Causse, M.; Damidaux, R.; Buret, M., *et al.* (2003). There is more to tomato fruit colour than candidate carotenoid genes. *Plant Biotechnology Journal*, 1(3): 195-207.

Liu, J. y Tanksley, S.D. (2003). Generation and analysis of an artificial gene dosage series in tomato to study the mechanisms by which the cloned QTL fw2.2 controls fruit size. *Plant Physiology*, 132: 292-299.

MacArthur, J. W. (1934). A fruit size effects of qualitative genes in the tomato. *American Naturalist*, 68: 73-74.

MacArthur, J. W. (1935). Relations of size and qualitative characters. (Abstract) *Proceedings Royal Society of Canada*, 1936: 117-118.

MacArthur, J.W y Butler, L. (1938). Size inheritance and geometric growth processes in the tomato fruit. *Genetics*, 23: 253-268.

Madhavi, D. L. y Salunkhe, D. K. (2004). El tomate. En: Salunkhe, D. K. y Kadam, S. S. (Ed.), *Tratado de ciencia y tecnología de las hortalizas*. Zaragoza, España: Acribia.

Male, C.J. (1999). 100 heirloom tomatoes for the American garden. New York, USA: Workman Publishing.

Mariotti, J.A. (1986). *Fundamentos de genética biométrica. Aplicaciones al mejoramiento genético vegetal*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington, DC.

Mazzucato, A.; Papa, R.; Bitocchi, E.; Mosconi, P.; Nanni, L.; Negri, V., *et al.* (2008). Genetic diversity, structure and marker-trait associations in a collection of Italian tomato (*Solanum lycopersicum* L.) landraces. *Theoretical and Applied Genetics*, 116: 657-669.

Meléndez Martínez, A.; Vicario, I. M. y Heredia, F. (2004). Estabilidad de los pigmentos carotenoides en los alimentos. *Archivos Latinoamericanos de Nutrición*, 54(2):209-215.

Miller, E.C.; Giovannucci, E.; Erdman, J.W. Jr.; Bahnson, R.; Schwartz, S.J. y Clinton, S.K. (2002). Tomato products, lycopene, and prostate cancer risk. *Urologic Clinics of North America*, 29(1): 83-93.

Miller, N.J.; Sampson, J.; Candeias, L.P.; Bramley, P.M. y RiceEvans, C.A. (1996). Antioxidant activities of carotenes and xanthophylls. *FEBS Letters*, 384: 240-242.

Miller, J. y Tanksley, S.D. (1990). RFLP analysis of phylogenetic relationships and genetic variation in the genus *Lycopersicon*. *Theoretical and Applied Genetics*, 80(4): 437-48.

Montgomery, D.C. (1991). *Diseño y análisis de experimentos*. Grupo editorial Iberoamérica, México.

Muños, S.; Ranc, N.; Botton, E.; Bérard, A.; Rolland, S. y Duffe', P., *et al.* (2011). Increase in tomato locule number is controlled by two SNPs located near WUSCHEL. *Plant Physiology*, 156: 2244-2254.

Nesbitt, T.C y Tanksley, S.D. (2001). fw2.2 directly affects the size of developing tomato fruit, with secondary effects on fruit number and photosynthate distribution. *Plant Physiology*, 127: 575-583.

Nuez, F. (1991). La mejora genética de hortalizas. En: Rallo, L., Nuez, F (Ed.), *La horticultura española en la CE*. Sociedad Española de Ciencias Hortícolas. Ediciones de Horticultura, Reus:482-505.

Orlóci, L. (1978). *Multivariate analysis in vegetation research*. 2° edition. Dr.Junk, B.V. Publishers.

Ostergaard, L. (2009). Don't 'leaf' now. The making of a fruit. *Current Opinion in Plant Biology*, 12: 36-41.

Overy, S. A.; Walker, H. J.; Malone, S.; Howard, T. P.; Baxter, C. J.; Sweetlove, L. J., *et al.* (2005). Application of metabolite profiling to the identification of traits in a population of tomato introgression lines. *Journal of Experimental Botany*, 56(410): 287-296.

Palomo, I.; Moore Carrasco, R.; Carrasco, G.; Villalobos, P. y Guzmán, L. (2010a). El consumo de tomates previene el desarrollo de enfermedades cardiovasculares y cáncer: antecedentes epidemiológicos y mecanismos de acción. *Idesia*, 28(3): 121-129.

Palomo, I.; Fuentes, E.; Carrasco, G.; González, D. y Moore Carrasco, R. (2010b). Actividad antioxidante, hipolipemiante y antiplaquetaria del tomate (*Solanum lycopersicum* L.) y el efecto de su procesamiento y almacenaje. *Revista chilena de nutrición*, 37(4): 524-533.

Paran, I. y van der Knaap, E. (2007). Genetic and molecular regulation of fruit and plant domestication traits in tomato and pepper. *Journal of Experimental Botany*, 58(14): 3841-3852.

Park, S.Y.; Yu, J.W.; Park, J.S.; Li, J.; Yoo, S.C.; Lee, N.Y., *et al.* (2007). The senescence-induced stay-green protein regulates chlorophyll degradation. *Plant Cell*, 19: 1649-1664.

Pearson, K. (1901). On lines and planes of closest fit to systems of points in space. *Philosophical Magazine*, series 6, 2(11): 559-572.

Pecker, I.; Chamovitz, D.; Linden, H.; Sandmann, G. y Hirschberg, J. (1992). A single polypeptide catalyzing the conversion of phytoene to ζ -carotene is transcriptionally regulated during tomato fruit ripening. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 89: 4962-4966.

Peralta, I.E. y Spooner, D.M. (2006). History, origin and early cultivation of tomato (*Solanaceae*). En: Razdan, M.K. and Mattoo, A.K. (Eds), *Genetic improvement of Solanaceous crops*. Enfield, USA: Science Publishers.

Peralta, I. E.; Spooner D. M. y Knapp, S. (2008). Taxonomy of wild tomatoes and their relatives (*Solanum sect. Lycopersicoides*, *sect. Juglandifolia*, *sect. Lycopersicon*; *Solanaceae*). *Systematic Botany Monographs*, 84: 1-186.

Peralta, I.E.; Peppi, D.; Sance, M.; Asis, R.; Asprelli, P.D. y Galmarini, C.R. (2016). Nutritional quality of orange tomatoes for fresh consumption and processing products. *Acta Horticulturae* (en prensa).

Powers, L. (1941). Inheritance of quantitative characters in crosses involving two species of *Lycopersicon*. *Journal of Agricultural Research*, 63: 149-174.

Quadrana, L.D. (2013). Análisis funcional de los determinantes genéticos del metabolismo de vitamina E en tomate. Tesis (Ph D). Universidad de Buenos Aires, 1-228.

Quadrana, L.; Almeida, J.; Asís, R.; Duffy, T.; Dominguez, P.G.; Bermúdez, L., *et al.* (2014). Natural occurring epialleles determine vitamin E accumulation in tomato fruits. *Nature Communications*, 5: 3027.

Quiñones, M.; Miguel, M. y Aleixandre, A. (2012). Los polifenoles, compuestos de origen natural con efectos saludables sobre el sistema cardiovascular. *Nutrición Hospitalaria*, 27(1): 76-89.

Rao, C.R., 1964. The use and interpretation of principal component analysis in applied research. *Sankhya, serie A*, 26: 329-358.

Rick, C. M. (1976). Tomato (family *Solanaceae*). Simmonds, N. W. (Ed.), *Evolution of Crop Plants*. New York, USA: Longman Publications.

Rick, C.M. (1978). The tomato. *Scientific American*, 239(2):76-87.

Rick, C.M. (1995). Tomato: *Lycopersicon esculentum* (*Solanaceae*). Smartt, J. and Simmonds, N.W. (Ed.), *Evolution of Crop Plants*, 2nd edition.

Rick, C.M y Butler, L. (1956). Phylogenetics of the tomato. *Advances in Genetics*, 8: 267-382.

Rick, C.M y Fobes, J. F. (1975). Allozyme variation in the cultivated tomato and closely related species. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 102(6): 376-84.

Rick, C. y Smith, M.P.G. (1953). Novel variation in tomato species hybrids. *American Naturalist*, 87: 359-373.

Rodríguez, G.R. (2007). Nuevas fuentes de variabilidad genética para el mejoramiento del fruto en *Lycopersicon esculentum* MILL. Tesis (Ph D). Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario.

Rodríguez, G.R.; Muños, S.; Anderson, C.; Sim, S.C.; Michel, A.; Causse, M., *et al.* (2011). Distribution of SUN, OVATE, LC, and FAS in the Tomato Germplasm and the Relationship to Fruit Shape Diversity. *Plant Physiology*, 156(1): 275-285.

Rodríguez, G.R.; Pereira da Costa, J.H.; Pratta, G.R.; Zorzoli, R. y Picardi, L.A. (2013). Recursos Genéticos y Genómicos para Mejorar la Calidad del Fruto en Tomate. *Agromensajes*, 35: 30-34.

Rodríguez Rodríguez, G.; Cárdenas Herrera, Y. y Sánchez Hernández, L. (2008). Efectos de heterosis para el contenido de sólidos solubles y el tamaño del fruto en el tomate (*Solanum lycopersicum* L.) y su adaptación para los sistemas de cultivo protegido. *Revista Agrotecnia de Cuba*, 34(1): 66-77.

Ren, G.D; An, K; Liao, Y; Zhou, X; Cao, Y.J; Zhao, H.F., *et al.* (2007). Identification of a novel chloroplast protein AtNYE1 regulating chlorophyll degradation during leaf senescence in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 144: 1429-1441.

Ronen, G.; Cohen, M.; Zamir, D. y Hirschberg, J. (1997). Regulation of carotenoid biosynthesis during tomato fruit development: expression of the gene for lycopene epsilon-cyclase is down-regulated during ripening and is elevated in the mutant Delta. *Plant journal*, 17(4): 341-351.

Roselló Ripollés, S.A. y Nuez Viñals, F. (2006). Mejora genética de la calidad en plantas. Coord. por Gerardo Llácer III, págs. 333-360.

Rousseaux, M.C.; Jones, C.M. y Adams, D. (2005). QTL analysis of fruit antioxidants in tomato using *Lycopersicon pennellii* introgression lines. *Theoretical and Applied Genetics*, 111:1396-1408.

Saliba Colombani, V.; Causse, M.; Gervais, L. y Philouze, J. (2000). Efficiency of AFLP, RAPD and RFLP markers for the construction of an intraspecific map of the tomato genome. *Genome* 43, 29-40.

Saliba Colombani, V.; Causse, M.; Langlois, D.; Philouze, J. y Buret, M. (2001). Genetic analysis of organoleptic quality in fresh market tomato. 1. Mapping QTLs for physical and chemical traits. *Theoretical and Applied Genetics*, 102: 259-272.

Sato, Y.; Morita, R.; Nishimura, M.; Yamaguchi, H. y Kusaba, M. (2007). Mendel's green cotyledon gene encodes a positive regulator of the chlorophyll-degrading pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 104: 14169-14174.

Schauer, N. y Fernie, A.R. (2006). Plant metabolomics: towards biological function and mechanism. *Trends in Plant Science*, 11(10): 508-516.

Schauer, N.; Semel, Y.; Roessner, U.; Gur, A.; Balbo, I.; Carrari, F., *et al.* (2006). Comprehensive metabolic profiling and phenotyping of interspecific introgression lines for tomato improvement. *Nature Biotechnology*, 24(4): 447-454.

Schauer, N.; Steinhauser, D.; Strelkov, S.; Schomburg, D.; Allison, G.; Moritz, T., *et al.* (2005). GC-MS libraries for the rapid identification of metabolites in complex biological samples. *FEBS Letters*, 579(6): 1332-1337.

Seymour, G.B.; Taylor, J.E. y Tucker, G.A. (1993). *Biochemistry of fruit ripening*. London, England: Chapman and Hall Publishers, 454.

Sobrinho Illescas, E. y Sobrinho Vesperinas, E. (1989). *Tratado de Horticultura Herbácea*. Biblioteca Agrícola Aedos Series. Editorial Aedos.

Sobrinó Vesperinas E. y Sanz Elorza M. (2010). «*Solanum*.» *Flora Ibérica*, RJB/CSIC, Madrid.

Soressi, G.P. (1969). Il Pomodoro. Trattato di genetica agraria speciale, Quaderno 3. Edagricole, Bologna.

Stahl, W. y Sies, H. (1996). Lycopene: A Biologically Important Carotenoid for Humans? *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 336(1): 1-9.

Statsoft (2003). Statistica for Windows Software system for Datenanalyse, Version 6. www.statsoft.com

Suzaki, T; Sato, M; Ashikari, M; Miyoshi, M; Nagato, Y. y Hirano, H.Y. (2004). The gene FLORAL ORGAN NUMBER 1 regulates floral meristem size in rice and encodes a leucine rich repeat receptor kinase orthologous to Arabidopsis CLAVATA 1. *Development*, 131: 5649-5657.

Szymkowiak, E.J y Sussex, I.M. (1992). The internal meristem layer (L3) determines floral meristem size and carpel number in tomato periclinal chimeras. *Plant Cell*, 4: 1089-1100.

Tanksley, S.D. (2004). The Genetic, Developmental, and Molecular Bases of Fruit Size and Shape Variation in Tomato. *Plant Cell*, 16: S181-S189.

Tanksley, S.D.; Grandillo, S.; Fulton, T.M.; Zamir, D.; Eshed, Y.; Petiard, V., *et al.* (1996). Advanced backcross QTL analysis in a cross between an elite processing line of tomato and its wild relative *L. pimpinellifolium*. *Theoretical and Applied Genetics*, 92(2): 213-224.

Thomas, C.M.; Jones, D.; English, J.J.; Carrol, B.J.; Bennetzen, J.L.; Harrison, K., *et al.* (1994). Analysis of the chromosomal distribution of transposon-carrying T-DNAs in tomato using the inverse polymerase chain reaction. *Molecular and General Genetics*, 242: 573-585.

Tomás Barberán, F. A. (2003). Los polifenoles de los alimentos y la salud. *Alimentación, Nutrición y Salud*, 10(2): 41-53.

Toor, R.K. y Savage, G.P. (2005). Antioxidant activity in different fractions of tomatoes. *Food Research International*, 38(5): 487-494.

Torres, C.A. y Andrews, P.K. (2006). Developmental changes in antioxidant metabolites, enzymes, and pigments in fruit exocarp of four tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) genotypes: β -carotene, *high pigment-1*, ripening inhibitor, and 'Rutgers'. *Plant Physiology and Biochemistry*, 44(11-12): 806-818.

van der Knaap, E. y Tanksley, S.D. (2001). Identification and characterization of a novel locus controlling early fruit development in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, 103: 353-358.

van der Knaap, E. (2013). Morphology Matters. *International Innovation*, 116: 81-83.

van der Knaap, E.; Chakrabarti, M.; Hsuan Chu, Y.; Clevenger, J.P.; Illa-Berenguer, E.; Huang, Z., *et al.* (2014). What lies beyond the eye: the molecular mechanisms regulating tomato fruit weight and shape. *Plant Science*, 5(227): 1-10.

van der Knaap, E.; Sanyal, A.; Jackson, S. A. y Tanksley, S. D. (2004). High-resolution fine mapping and fluorescence *in situ* hybridization analysis of sun, a locus controlling tomato fruit shape, reveals a region of the tomato genome prone to DNA rearrangements. *Genetics*, 168: 2127-2140.

Vogel, J.T.; Tieman, D.M.; Sims, C.A.; Odabasi, A.Z.; Clark, D.G. y Klee, H.J. (2010). Carotenoid content impacts flavour acceptability in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 90: 2233-2240.

Walker, B.H. (1974). Some problems arising from the preliminary manipulation of plant ecological data for subsequent numerical analysis. *Journal of South African Botany*, 40:1-13.

Weller, J.I.; Soller, M. y Brody, T. (1988). Linkage analysis of quantitative traits in an interspecific cross of tomato (*Lycopersicon esculentum* × *Lycopersicon pimpinellifolium*) by means of genetic markers. *Genetics*, 118: 329-339.

Willits, M. G.; Kramer, C. M.; Prata, R. T.; De Luca, V.; Potter, B. G.; Steffens, J. C., *et al.* (2005). Utilization of the genetic resources of wild species to create a non-transgenic high flavonoid tomato. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53: 1231-1236.

Wu, S.; Xiao, H.; Cabrera, A.; Meulia, T. y van der Knaap, E. (2011). SUN regulates vegetative and reproductive organ shape by changing cell division patterns. *Plant Physiology*, 157: 1175–1186.

Xiao, H.; Jiang, N.; Schaffner, E. K.; Stockinger, E. J. y van der Knaap, E. (2008). A retrotransposon-mediated gene duplication underlies morphological variation of tomato fruit. *Science*, 319: 1527-1530.

Xiao, H; Radovich, C; Welty, N; Hsu, J; Li, D; Meulia, T. *et al.* (2009). Integration of tomato reproductive developmental landmarks and expression profiles and the effect of SUN on fruit shape. *BMC Plant Biology*, 9: 49.

Yates, H. E.; Frary, A.; Doganlar, S.; Frampton, A.; Eannetta, N. T., *et al.* (2004). Comparative fine mapping of fruit quality QTLs on chromosome 4 introgressions derived from two wild tomato species. *Euphytica*, 135: 283-296.

Yeager, A. F. (1937). Studies on the inheritance and development of fruit size and shape in the tomato. *Journal of Agricultural Research*, 55: 141:152.

Zorzoli, R.; Pratta, G. y Picardi, L.A. (1998). Efecto de los mutantes *nor* y *rin* y de genes silvestres sobre características del fruto en *Lycopersicon*. *Mendeliana*, 13: 12-19.

Zscheile, F. P. y Lesley, J. W. (1967). Pigment analysis of sherry: flesh color mutation resembling yellow in the tomato. *Journal of Heredity*, 58: 193-9.