

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**APTITUD COMBINATORIA PARA VARIABLES DE RENDIMIENTO Y
CALIDAD DE FRUTA EN LÍNEAS DE TOMATE PROVENIENTES DEL
PROGRAMA DE MEJORAMIENTO DE INIA**

por

Lidia Manuela GUIMARAENS MOREIRA FERREIRA

**TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2015**

Tesis aprobada por:

Director: -----

Ing. Agr. M. Sc. Matías González Arcos

Ing. Agr. Dr. Carlos Esteban Vicente

Ing. Agr. Ph. D. Guillermo Galván

Fecha: 3 de diciembre de 2015

Autor: -----

Lidia Manuela Guimaraens Moreira Ferreira

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quisiera agradecer y dedicarles este trabajo a mis padres y hermanos, por todo el apoyo incondicional para llevar a cabo mis sueños y poder realizar este trabajo.

A la estación Salto Grande del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA), por brindarme la infraestructura y capital económico y humano para llevar adelante este trabajo.

A las personas que trabajan en el laboratorio de calidad de fruta y en el de horticultura de INIA Salto Grande, por su ayuda y enseñanza a lo largo de todo el trabajo de tesis.

Al Ing. Agr. Jorge Franco por su asesoramiento en el análisis estadístico de los datos, y por la enseñanza que me dejó durante el trabajo.

A mis tutores por su constante dedicación y el gran aporte que brindaron a este trabajo y a mi formación como persona y profesional.

A Sully Toledo por su asesoramiento en la edición del trabajo escrito.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII), por su ayuda económica durante el desarrollo del trabajo.

Y a todos los que de alguna manera colaboraron en la realización de este trabajo.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	3
2.1. ORIGEN DEL TOMATE.....	3
2.2. IMPORTANCIA A NIVEL MUNDIAL.....	3
2.3. EL TOMATE EN URUGUAY.....	5
2.3.1. <u>Zonas y sistemas de producción</u>	6
2.3.2. <u>Estructuras de protección</u>	6
2.3.3. <u>Sistemas de conducción</u>	9
2.3.4. <u>Ciclos de producción</u>	10
2.3.5. <u>Evolución reciente de los sistemas productivos</u>	11
2.3.6. <u>Tipos varietales</u>	12
2.4. MEJORAMIENTO GENÉTICO DE TOMATE.....	15
2.4.1. <u>Diversidad disponible</u>	15
2.4.2. <u>Antecedentes de mejoramiento en tomate</u>	18
2.4.3. <u>Mejoramiento genético en Uruguay</u>	18
2.4.4. <u>Técnicas de cruzamientos</u>	19
2.4.5. <u>Cultivares híbridos</u>	19
2.4.6. <u>Efectos genéticos</u>	20
2.4.6.1. Heredabilidad.....	22
2.4.6.2. Aptitud combinatoria general y específica.....	23
2.4.7. <u>Heterosis</u>	25
2.4.8. <u>Algunos antecedentes de resultados de ACG, ACE, heterosis y heredabilidad en tomate</u>	26
2.4.8.1. Heterosis.....	26
2.4.8.2. Heredabilidad.....	27
2.4.8.3. Aptitud combinatoria.....	27
2.5. HIPÓTESIS.....	28
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	29
3.1. LOCALIZACIÓN DEL EXPERIMENTO.....	29
3.2. MATERIAL GENÉTICO.....	29
3.2.1. <u>Obtención del material vegetal</u>	30

3.2.1.1.	Cruzamientos.....	30
3.2.1.2.	Extracción de semillas.....	30
3.2.2.	<u>Establecimiento del experimento</u>	31
3.2.2.1.	Preparación del suelo.....	31
3.2.2.2.	Siembra de la semilla.....	31
3.2.2.3.	Trasplante.....	32
3.2.2.4.	Fertilización.....	33
3.2.2.5.	Poda y conducción de plantas.....	33
3.2.2.6.	Control químico de plagas y enfermedades.....	33
3.2.2.7.	Cosecha.....	33
3.3.	<u>DISEÑO DEL EXPERIMENTO</u>	34
3.4.	<u>VARIABLES EVALUADAS</u>	34
3.4.1.	<u>Variables productivas</u>	34
3.4.2.	<u>Variables de calidad</u>	36
3.4.3.	<u>Modelo estadístico</u>	38
3.4.4.	<u>Cálculo de heterosis</u>	38
3.4.5.	<u>Cálculo de heredabilidad</u>	38
4.	<u>RESULTADOS</u>	40
4.1.	VARIABLES PRODUCTIVAS.....	40
4.2.	VARIABLES DE CALIDAD.....	42
4.3.	HEREDABILIDAD.....	48
4.4.	HETEROSIS.....	49
4.5.	COMPARACIÓN DE MATERIALES CON RESPECTO A HÍBRIDOS DE REFERENCIA.....	51
4.5.1.	<u>Variables productivas</u>	51
4.5.2.	<u>Variables de calidad</u>	53
5.	<u>DISCUSIÓN</u>	57
5.1.	VARIABLES PRODUCTIVAS.....	57
5.2.	VARIABLES DE CALIDAD.....	58
5.3.	COMPARACIÓN CON MATERIALES DE REFERENCIA.....	60
6.	<u>CONCLUSIONES</u>	62
7.	<u>RESUMEN</u>	64
8.	<u>SUMMARY</u>	66

9. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	68
10. <u>ANEXOS</u>	72

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Genes de interés utilizados para mejorar la resistencia a algunas enfermedades.....	14
2. Especies de la sección <i>Lycopersicum</i> del género <i>Solanum</i> y características de interés para el mejoramiento.....	16
3. Análisis de suelo realizado en el invernáculo utilizado para el ensayo..	31
4. Escala de clasificación del tamaño del fruto de tomate.....	35
5. Cuadrados medios del análisis dialélico de 4 líneas progenitoras de tomate (<i>Solanum lycopersicum</i>) y sus 6 cruzas para las variables productivas.....	40
6. Estimación de los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de 4 líneas progenitoras de tomate (<i>Solanum lycopersicum</i>) de un cruzamiento dialélico para las variables productivas.....	41
7. Estimación de los efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) de 6 híbridos de tomate (<i>Solanum lycopersicum</i>) de un cruzamiento dialélico para las variables productivas.....	41
8. Cuadrados medios del análisis dialélico de 4 líneas progenitoras de tomate (<i>Solanum lycopersicum</i>) y sus 6 cruzas para las variables de calidad.....	43
9. Estimación de los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de 4 líneas progenitoras de tomate (<i>Solanum lycopersicum</i>) de un cruzamiento dialélico para las variables de calidad.....	46
10. Cuadrados medios del análisis dialélico de 4 líneas progenitoras de tomate (<i>Solanum lycopersicum</i>) de un cruzamiento dialélico para la variable firmeza en dos fechas de evaluación.....	46
11. Estimación de los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de 4 líneas progenitoras de tomate (<i>Solanum lycopersicum</i>) de un cruzamiento dialélico para las variable firmeza en dos fechas de evaluación.....	47
12. Estimación de los efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) de 6 híbridos de tomate (<i>Solanum lycopersicum</i>) de un cruzamiento dialélico para las variables de calidad.....	47

13. Clasificación de las variables según heredabilidad.....	48
14. Estimación de la heterosis promedio con respecto al mejor de sus progenitores.....	50
15. Combinaciones híbridas que presentan más de 20% de heterosis respecto al mejor de sus progenitores para las variables estudiadas.	50
16. Comparación de medias de cuatro líneas de tomate y sus seis cruzas con las medias de los dos híbridos comerciales y de los cuatro híbridos provenientes del mismo programa de mejoramiento, para variables productivas analizadas con la prueba Tukey.....	52
17. Comparación de medias de cuatro líneas de tomate y sus seis cruzas con las medias de los dos híbridos comerciales y de los cuatro híbridos provenientes del mismo programa de mejoramiento, para las variables de calidad analizadas con la prueba Tukey.....	55
18. Comparación de medias de cuatro líneas de tomate y sus seis cruzas con las medias de los dos híbridos comerciales y de los cuatro híbridos provenientes del mismo programa de mejoramiento, para la variable de firmeza en ambas fechas de evaluación analizadas con la prueba Tukey.....	56

Figura No.

1. Producción y superficie sembrada de tomate de mesa en los últimos 10 años.....	4
2. Principales países productores de tomate fresco.....	4
3. Evolución nacional de la superficie, producción y número de productores de tomate redondo (2002-2013).....	5
4. Diseño y dimensiones de invernáculos más utilizados en el país.....	7
5. Invernáculo de madera utilizado en la zona de Salto (Tropezón). Productor Miguel Gabrielli.....	8
6. Invernáculos metálicos utilizados en la zona de Salto. Modelo “Multicapilla” o “Raspa y Amagado” originario de Almería, España”. Productor Luis Ferreira.....	8
7. Invernáculos metálicos utilizados en Salto (Estación Experimental INIA Salto Grande). Modelo “Capilla”.....	9
8. Sistema de producción bajo invernadero en el Norte.....	10

9. Sistema de producción a campo en la zona sur.....	10
10. Períodos de cosecha de tomate en Uruguay según zona de producción y tecnología de cultivo.....	11
11. Evolución del área sembrada de tomate.....	12
12. Principales tipos de tomate consumidos y comercializados en el país..	15
13. Diagrama de cruzabilidad del tomate y sus parientes silvestres.....	17
14. Siembra de la semilla en las almacigueras.....	32
15. Instalación del experimento en el campo.....	32
16. Esquema de la distribución de las parcelas en el experimento.....	34
17. Balanza digital utilizada en la evaluación.....	35
18. Visualización de la escala de clasificación por tamaño del fruto de tomate. Ordenados de mayor a menor tamaño comenzando por la izquierda.....	36
19. Texturómetro utilizado en la evaluación.....	37
20. Porcentaje de heredabilidad para cada variable evaluada.....	48
21. Porcentajes de tamaño de fruto de cada categoría.....	53

1. INTRODUCCIÓN

El tomate (*Solanum lycopersicum* L.) de la familia de las solanáceas, es una planta originaria de la zona costera oeste de América del Sur. Sin embargo, se considera a México como centro de su domesticación. A partir de la llegada de los españoles en el siglo XVI, fue introducido en Europa, y de ahí a todo el mundo, por lo que en la actualidad es un cultivo cosmopolita (Bai y Lindhout, 2007).

Estudios recientes han encontrado que las antocianinas y licopeno, un carotenoide presente en el tomate, tienen acción como antioxidantes, lo que le atribuye la capacidad de retardar la oxidación mediante la captación de radicales libres presentes en nuestro cuerpo, que podrían disminuir los riesgos de contraer enfermedades mutagénicas, cardiovasculares y cancerígenas (Luna-Guevara et al., 2014). El tomate también es una fuente de vitaminas A, C y E. El incremento en el consumo está relacionado a su potencial como antioxidante.

La producción mundial de tomate, en el año 2012 fue de 161,8 millones de toneladas, donde los países con mayor producción son China, India, y Estados Unidos (FAO, 2014). En nuestro país, la superficie sembrada para la zafra 2012/2013 fue de 320 ha., en campo e invernáculo, con una producción de 33 mil toneladas de tomate de mesa (MGAP. DIEA, 2014). Lo anterior fue posible debido al desarrollo tecnológico de la agricultura protegida que aumenta en el mundo y al uso de híbridos con alto potencial de rendimiento (Grandillo et al., 1999).

El 63% de la producción nacional de tomate corresponde a la zona norte de Uruguay (Salto y Bella Unión) durante los meses de otoño, invierno y primavera en invernáculos. Con estas condiciones, el cultivo de tomate se ve afectado por factores ambientales adversos, tales como bajas temperaturas, alta humedad relativa, y una baja luminosidad que actúan negativamente sobre el potencial productivo y calidad de fruta. Por lo que en esta situación el componente genético (varietal) juega un importante papel.

En los últimos 10 años la producción de tomate de mesa en Uruguay tuvo una disminución del 60% en el número de productores y de un 50% en la superficie sembrada debido a una disminución del cultivo a campo causada por la poca estabilidad del ambiente, con una transición al cultivo protegido, provocando de esta manera solo una disminución del 20% en el rendimiento, ya que bajo cubierta se produce tres veces más que a campo. El consumo per cápita por año se ha mantenido constante a lo largo de los años, siendo de 8,4 kg. (Mercado Modelo, 2014).

Actualmente el 100% de los cultivares utilizados para la producción de tomate en invernadero provienen del extranjero. La evaluación de cultivares introducidos en los últimos 20 años ha mostrado que son escasos los materiales que se adaptan a las condiciones locales, conjugando buena calidad y productividad de fruta (González Arcos, 2013).

Se plantea el mejoramiento genético como una herramienta para generar diversidad propia a partir de la cual seleccionar bajo el ambiente de interés genotipos superiores. En el año 2012 INIA comienza un proyecto de mejoramiento de tomate de mesa, con un fuerte componente en producción bajo invernadero.

Esta actividad permitió desarrollar una primera generación de líneas de tomate caracterizadas. Para aumentar la eficiencia del proceso de generación y selección de los primeros híbridos experimentales nacionales de tomate de mesa es importante conocer y estimar los componentes genéticos que muestran las características cuantitativas y cualitativas en los genotipos bajo estudio, ya que la respuesta a la selección depende en gran medida de la heredabilidad y de la influencia de los genes que están presentes en cada individuo o población. Por lo que el objetivo general de este trabajo es generar información que aporte al aumento de la eficiencia del proceso de generación y selección de los primeros híbridos experimentales nacionales de tomate de mesa.

El análisis de la aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE), conceptos que fueron introducidos por Sprague y Tatum (1942), es una metodología utilizada para identificar progenitores con capacidad de transmitir genes deseables a su progenie, identificar las mejores combinaciones híbridas e información sobre el tipo de acción génica que controla los distintos caracteres agronómicos. Griffing (1956) propuso cuatro métodos para el análisis de diseños dialélicos, los cuales son utilizados para estimar los efectos de ACG y ACE.

Este trabajo tuvo como objetivos específicos estimar la aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE) de cuatro líneas de tomate (F7-F8) y sus cruzas, cuatro híbridos desarrollados en INIA y dos híbridos F1 comerciales de referencia para características agronómicas importantes en rendimiento y calidad. Además, estimar los efectos de heterosis y heredabilidad en las líneas de tomate provenientes del programa de mejoramiento de INIA. También, comparar las variables productivas y de calidad de fruta de los híbridos resultantes del cruzamiento dialélico con dos híbridos de referencia en la región.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. ORIGEN DEL TOMATE

El tomate (*Solanum lycopersicum L.*), pertenece al género *Solanum* de la familia de las Solanáceas. Su centro de origen es la zona costera oeste de América del Sur, principalmente en las zonas de baja altitud y costeras del Perú donde es el centro de diversidad primario de parientes silvestres del tomate (Emmatty, 2006). El lugar y momento original de domesticación es incierto pero existen evidencias que hacia el siglo XV el tomate emigró a México por diversos medios, en donde fue cultivado y donde se logró una etapa bastante avanzada de la domesticación. La diversificación secundaria alcanzó un mayor nivel después que fue introducido a Europa luego de la conquista de México por parte de los españoles en 1520. La transdomesticación llevada en Europa desarrolló diferentes cultivares asociados a nuevos usos y sistemas de producción (Bai y Lindhout, 2007).

2.2. IMPORTANCIA A NIVEL MUNDIAL

El tomate es considerado el segundo cultivo hortícola más importante del mundo en superficie cultivada y volumen de producción. Solo para consumo en fresco en el año 2012 se cultivaron 4.804 mil ha con una producción anual de 161,8 millones de toneladas (FAO, 2014). Esto es posible debido al desarrollo de tecnologías como la horticultura protegida y el uso de híbridos de altos rendimientos (Grandillo et al., 1999).

En los últimos 10 años la producción y el consumo de tomate se ha incrementado en gran manera a nivel mundial debido a su potencial alimenticio y los altos niveles de licopeno, flavonoides, flavonas y vitaminas A, C y E, los cuales presentan muchos beneficios a la salud debido a su condición como antioxidantes, contribuyendo a la prevención de enfermedades del tipo mutagénicas, cardiovasculares y cancerígenas (Luna-Guevara et al., 2014). La figura 1 muestra la evolución de la producción y superficie cultivada de tomate de mesa para los últimos 10 años en el mundo. Se observa que para el primer quinquenio analizado, los aumentos en producción se deben a aumentos de la productividad, mientras que para el segundo quinquenio los aumentos en producción están también explicados por el aumento en la superficie cultivada.

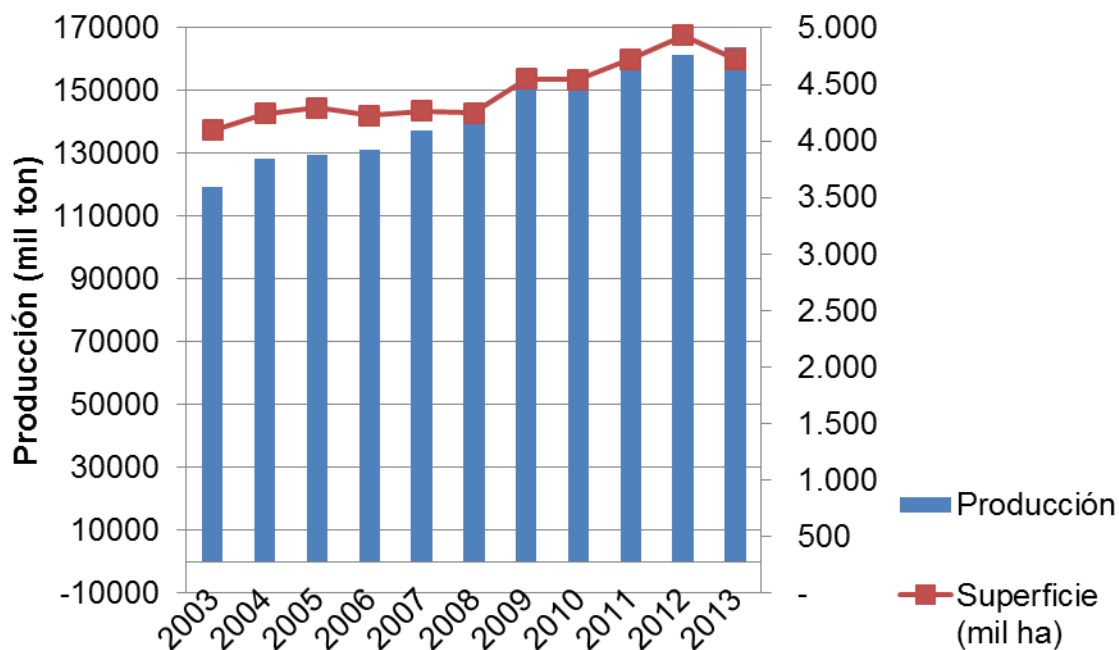


Figura 1. Producción y superficie sembrada de tomate de mesa en los últimos 10 años en el mundo

Fuente: elaborado en base a datos extraídos de FAO (2014)

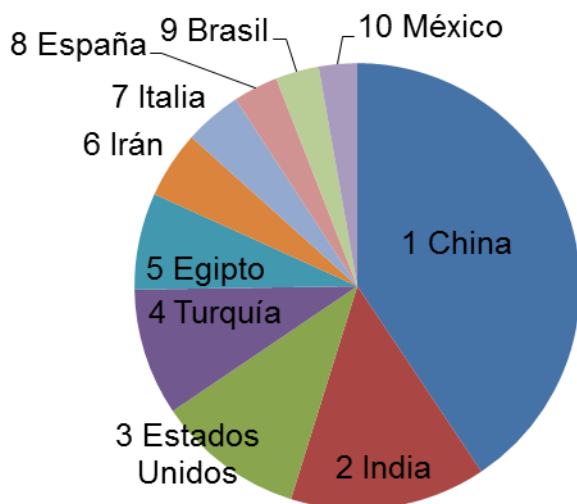


Figura 2. Principales países productores de tomate fresco

Fuente: elaborado en base a datos extraídos de FAO (2014)

En la figura 2 se observan los diez principales países productores de tomates para consumo en fresco en el año 2012, siendo el primero China con una producción de aproximadamente 50 millones de toneladas, seguido por India con 17,5 millones de toneladas (FAO, 2014).

2.3. EL TOMATE EN URUGUAY

En Uruguay el tomate es el principal cultivo hortícola después de la papa. Según MGAP.DIEA (2014) en la zafra 2012/2013 se produjeron 33 mil toneladas de tomate de mesa para consumo en fresco.

La figura 3 muestra que durante el periodo 2002-2013 la producción de tomate de mesa tuvo una disminución del 60% en el número de productores y de un 50% en la superficie sembrada. La producción total disminuyó un 20% y no fue proporcional a la disminución de la superficie plantada ni del volumen de producción. Esto último sería explicado por un aumento marcado en la productividad.

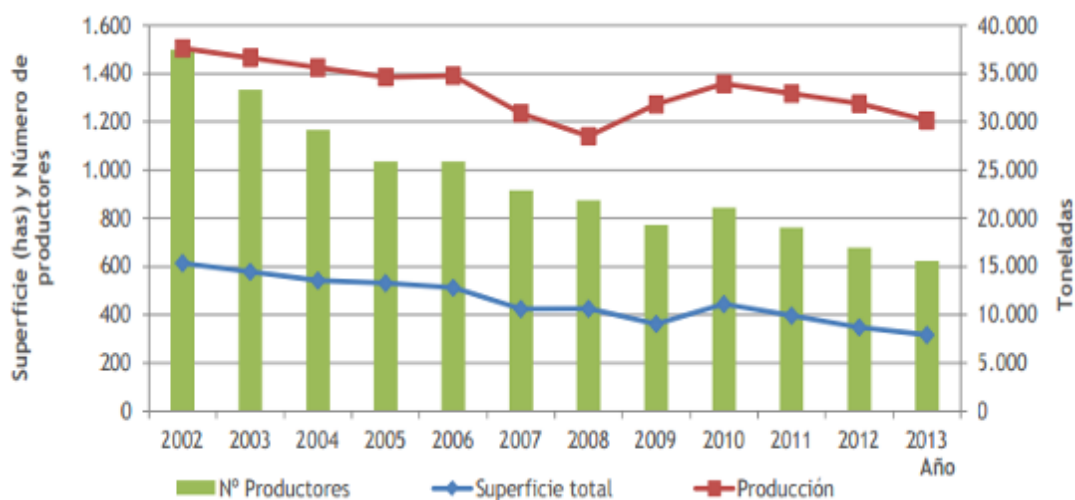


Figura 3. Evolución nacional de la superficie, producción y número de productores de tomate redondo (2002-2013)

Fuente: Mercado Modelo (2014)

Según datos del Mercado Modelo (2014) el consumo de tomate redondo se ha mantenido constante a lo largo de los años, con un consumo per

cápita de 8,4 kg al año. Sin embargo, en los últimos años se observó un incremento en el consumo de otros tipos de tomate como los de forma oblonga (perita) para consumo en fresco y los tomates cherry.

De todas formas, considerando una disminución del 20% en el volumen nacional producido, un volumen de importaciones de tomate fresco despreciable y un mantenimiento o aumento de la población del país, es posible deducir una disminución en el consumo nacional de tomate fresco por habitante por año.

2.3.1. Zonas y sistemas de producción

En Uruguay el tomate se produce en dos zonas principales. A finales del siglo pasado la zona norte (Salto y Bella Unión) se especializó en el cultivo protegido con abastecimiento del mercado central de Montevideo durante los meses de invierno y primavera. La zona sur (Canelones y Montevideo) se especializó en el cultivo a campo con abastecimiento del mercado central durante los meses de verano y otoño.

Actualmente en las dos zonas principales de producción el tomate se cultiva predominantemente bajo protección, y a campo solo en la zona Sur. Según la Encuesta hortícola Sur y Litoral Norte 2013 de DIEA el 89% de la producción de tomate de mesa es bajo cubierta, y el resto es producido a campo. La zona norte concentra el 63% de la producción (19 mil toneladas al año).

2.3.2. Estructuras de protección

El cultivo protegido en Uruguay se realiza en estructuras predominantemente de madera con cobertura plástica fabricada para esta finalidad (generalmente polietileno transparente o difuso de 120 a 150 micrones y protección ultravioleta). A este tipo de estructura se la conoce con el nombre de invernáculo, por el efecto invernadero que se forma dentro de ella. El cultivo se realiza sobre suelo en canteros altos para un mejor desarrollo radicular y mayor drenaje interno, cubiertos o no de polietileno negro que sirve para el control de malezas. Debido a que el cultivo se desarrolla dentro de estas estructuras, y por lo tanto las plantas no tiene acceso al agua de la lluvia, se implementó un sistema de riego por goteo que también es utilizado para fertilizar (fertirriego).

En la figura 4 se pueden ver los distintos diseños de invernáculos de madera utilizados históricamente en el país, y en la figura 5 se muestra un ejemplo actual de estas estructuras. Los diferentes diseños están dados por el volumen de aire que encierran, la cantidad de luz que permiten difundir y el tipo de ventilación. En los últimos años se ha comenzado a explorar la factibilidad de estructuras metálicas con opción de automatización del manejo de cortinas y ventanas cenitales (figuras 6 y 7).

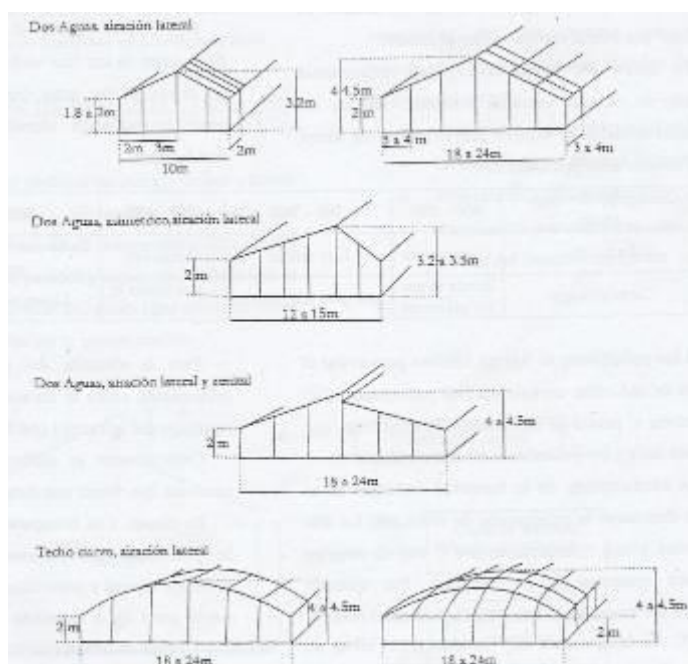


Figura 4. Diseño y dimensiones de invernáculos más utilizados en el país

Fuente: Aldabe Dini (2000)



Figura 5. Invernáculo de madera utilizado en la zona de Salto (Tropezón).
Productor Miguel Gabrielli. Foto: Matías González Arcos



Figura 6. Invernáculos metálicos utilizados en la zona de Salto. Modelo
“Multicapilla” o “Raspa y Amagado” originario de Almería, España”.
Productor Luis Ferreira. Foto: Matías González Arcos



Figura 7. Invernáculos metálicos utilizados en Salto (Estación Experimental INIA Salto Grande). Modelo “Capilla”. Foto: Matías González Arcos

2.3.3. Sistemas de conducción

Bajo invernadero se utilizan cultivares indeterminados conducidos a un solo tallo, con una rafia o hilo colgante en la cual se van enredando las plantas a medida que crecen. En general se utilizan densidades de plantación de entre 2 y 3 plantas por m^2 , dependiendo del sistema productivo, variedad y ciclo de producción. Existen modificaciones a este sistema cuando se realizan ciclos cortos con variedades indeterminadas (mediante la eliminación de la yema apical) o semideterminadas (figura 8).

El cultivo a campo se realiza con cultivares indeterminados, semideterminados o determinados, con conducciones que se realizan generalmente sobre cañas, una por planta, que cada dos o cuatro son unidas por un alambre superior que corre en dirección del cantero (figura 9). Las plantas a medida que van creciendo se van atando a las cañas. Se utilizan densidades de plantación entre 2 y 3,5 plantas por m^2 . Dependiendo si el ciclo de producción es temprano, de estación o tardío, a medida que se retrasa la fecha de trasplante se utiliza una menor densidad.



Figura 8. Sistema de producción bajo invernadero en el Norte. Foto: Matías González Arcos



Figura 9. Sistema de producción a campo en la zona sur. Foto: Matías González Arcos

2.3.4. Ciclos de producción

El tomate de mesa a campo se produce dentro del período libre de heladas, que en la zona sur va desde octubre a mayo. Eso determina un período de cosecha de tomate a campo que va desde diciembre hasta mayo.

Actualmente en el país se produce tomate bajo invernadero durante todo el año. Bajo el sistema protegido se distinguen cuatro posibles ciclos: otoño, primavera, invierno y verano. Tanto la zona norte como la zona sur practican ciclos cortos de 5 o 6 meses que transcurren desde febrero a julio (ciclo otoño) y desde agosto a diciembre (ciclo primavera). A su vez, explotando las ventajas ambientales de cada zona, en el norte se han especializado en un ciclo de 9 meses que va desde abril a diciembre (ciclo invierno) y que tiene la importancia estratégica de abastecer de fruta casi exclusivamente al país durante el período agosto-noviembre. Por otro lado, la zona sur ha tomado el espacio de la producción en invernadero durante el verano, con un ciclo que va desde setiembre a mayo. En la figura 10 se puede observar de manera gráfica el abastecimiento de tomate durante todo el año.



Figura 10. Períodos de cosecha de tomate en Uruguay según zona de producción y tecnología de cultivo

Fuente: Dogliotti et al. (2011)

2.3.5. Evolución reciente de los sistemas productivos

En la figura 11 se observa que durante los últimos cinco años en la zona norte la superficie de cultivo protegido se mantiene constante, en cambio en la zona sur hubo una disminución del cultivo a campo y un aumento del área protegida. Este aumento del cultivo protegido no es de la misma magnitud que el descenso de la producción a campo, debido a que bajo cubierta se obtiene un mayor rendimiento por unidad de superficie en comparación con el cultivo a

campo. Según MGAP.DIEA (2014), en la zona sur a campo se cosechan 3,5 Kg/m² mientras que en la misma zona en invernáculo el rendimiento es de 10,6 Kg/m².

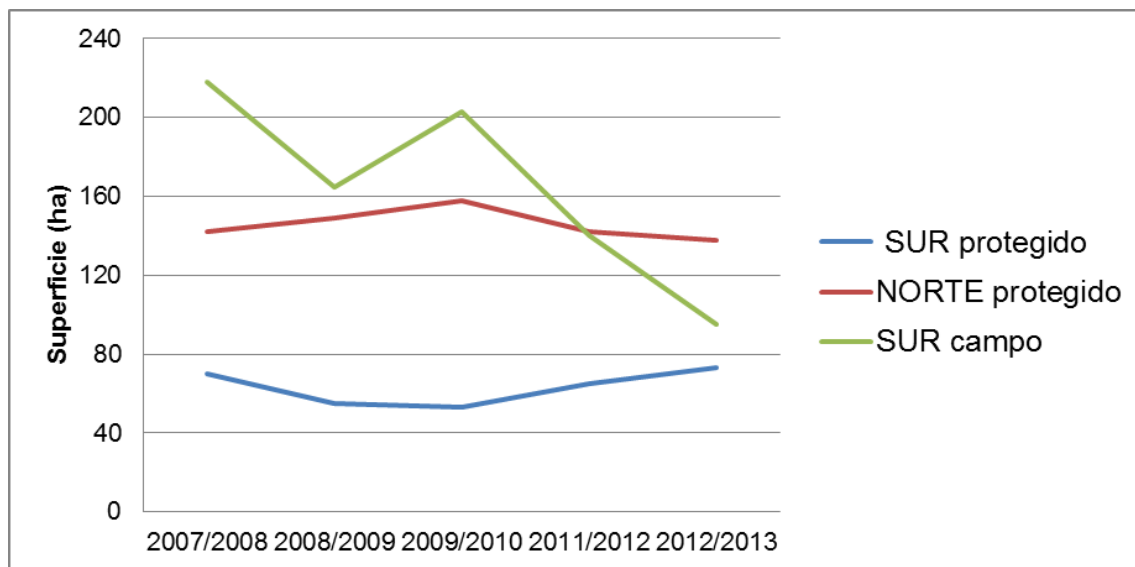


Figura 11. Evolución del área sembrada de tomate

Fuente: elaborado en base a datos extraídos de MGAP.DIEA (2014)

Una de las posibles causas de la transición de cultivos a campo a cultivos protegidos se puede explicar por la poca estabilidad del ambiente en el cultivo a campo, lo que dificulta el manejo y provoca bajos rendimientos y mala calidad del producto. Vientos, lluvias, granizos y la dificultad en el cultivo a campo para el manejo de enfermedades foliares y enfermedades que persisten en el suelo (como el cancro bacteriano) han ido generando una transición definida del cultivo a campo hacia invernaderos. Los invernáculos facilitan el control del ambiente mejorando las condiciones de producción y estabilizando los resultados productivos.

2.3.6. Tipos varietales

En Uruguay se utilizan básicamente tres tipos varietales de tomate para consumo en fresco, de acuerdo a su forma y tamaño: tomate redondo, perita (oblongo) y cherry (figura 12). Dentro de las estructuras de producción

comerciales (productores) los cultivares que se utilizan de estos tipos varietales son casi todos híbridos desarrollados y producidos por empresas extranjeras.

El tomate redondo corresponde originalmente al tipo comercial “americano”. Son tomates redondo-achatados, lisos, multiloculares de 180 a 300 gramos de peso, relativamente blandos y de baja conservación. En la década del 90 se incorporaron a este grupo los tomates “larga vida”, los cuales tienen incorporado el gen *rin* en estado heterocigota. Este gen, es un gen regulador, que controla la actividad de otros genes. El gen *rin* controla tanto la producción de etileno durante la maduración, como otros procesos relacionados con la maduración que no dependan del etileno, retardando así el proceso de madurez consiguiendo mayor firmeza y vida poscosecha. En general estos tomates son de forma redondeada, biloculares de 140 a 220 gramos de peso y se comercializaban al principio con la presencia del pedúnculo, para así diferenciarlos de los tomates comunes (americanos). En la década del 2000, aparecieron los tomates “estructurales” que a pesar que no contienen el gen *rin* presentan niveles de firmeza y conservación similares, lo que llevó en cierta forma al desplazamiento de las dos sub-categorías anteriores. Pueden comercializarse con o sin la presencia del pedúnculo. En la actualidad el tomate redondo ocupa un 85-90% del volumen de tomate comercializado en el mercado mayorista de Montevideo.

El tomate perita (saladette o italiano), es un tomate de forma oval u oblonga, liso, con tamaño de 100 a 200 gramos. Esta categoría tuvo un crecimiento notorio a principios del 2000, probablemente debido a la asociación por parte de los consumidores de mejores propiedades organolépticas.

El tomate cherry (cereza) es un tomate miniatura de 25 a 50 gramos que puede ser de formas redondeadas u ovaladas (mini italiano). Al igual que la categoría anterior, ha tenido un crecimiento importante de su consumo a partir de comienzos del 2000, apreciado por sus propiedades organolépticas y facilidad de uso en el consumo fresco.

En las condiciones de Uruguay, si bien cada zona y ciclo de producción pueden tener sus particularidades, a modo general se hace necesario que un cultivar posea el paquete de genes de resistencia descriptos en el cuadro 1.

Cuadro 1. Genes de interés utilizados para la resistencia de cultivares de tomate a algunas enfermedades

Gen	Abreviatura	Patógeno	Enfermedad
<i>Ve</i>	V	<i>Verticillium dahliae</i>	Marchitez por verticilium
<i>I</i>	Fol	<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersici</i> (Raza 1).	Marchitez por fusarium
<i>I-2</i>	Fol	<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersici</i> (Raza 2).	Marchitez por fusarium
<i>Mi</i>	N	<i>Meloidogyne</i> sp.	Nematodos de agallas radicales
<i>Sw-5</i>	TSV	<i>Tospovirus: TSWV, GRSV, TCSV</i>	Peste Negra
<i>Tm2²</i>	TMV ToMV	o <i>Tobamovirus: TMV y ToMV</i>	Virus del mosaico del tomate

Fuente: modificado de Arruabarrena et al. (2015)



Figura 12. Principales tipos de tomate consumidos y comercializados en el país

Fuente: Mercado Modelo (2014)

2.4. MEJORAMIENTO GENÉTICO DE TOMATE

2.4.1. Diversidad disponible

El tomate y sus especies silvestres son plantas dicotiledóneas del género *Solanum* perteneciente a la familia *Solanaceae* del orden *Solanales*. El cuadro 2 muestra una lista con las especies silvestres y cultivadas de la sección *Lycopersicon* del genero *Solanum*.

Cuadro 2. Especies de la sección Lycopersicon del género Solanum y características de interés para el mejoramiento

Especies pertenecientes al “complejo esculentum”	Características de interés
<i>S. lycopersicum</i> L. Miller	Tolerancia a la humedad, resistencia a los hongos y pudrición de la raíz.
<i>S. cheesmaniae</i> (L. Riley)	Tolerancia a la salinidad, gen <i>jointless</i> y pericarpio grueso.
<i>S. galapagense</i> S. (Darwin & Peralta)	Tolerancia a la salinidad, gen <i>jointless</i> y pericarpio grueso.
<i>S. pimpinellifolium</i> L. (Miller)	Color, características de calidad, resistencia a las enfermedades.
<i>S. chmielewskii</i> (Rick)	Alto contenido de azúcar.
<i>S. neorickii</i> D.M. Spooner, G.J. Anderson and R.K. Jansen	Resistencia a bacterias.
<i>S. habrochaites</i> S. Knapp and D.M. Spooner	Tolerancia al frío. Resistencia a insectos y enfermedades.
<i>S. pennellii</i> Correll	Resistencia a la sequía.
Especies pertenecientes al “complejo peruvianum”	
<i>S. chilense</i> (Dunal) Reiche	Resistencia a la sequía y enfermedades.
<i>S. peruvianum</i> L.	Resistencia a enfermedades bacterianas, fúngicas y virus.
<i>S. arcanum</i> Peralta	Resistencia a enfermedades bacterianas, fúngicas y virus.
<i>S. huaylasense</i> Peralta	Resistencia a enfermedades bacterianas, fúngicas y virus.
<i>S. corneliomuelleri</i> (J.F: Macbr)	Resistencia a enfermedades bacterianas, fúngicas y virus.

Fuente: modificado de Peralta et al. (2008), Diez y Nuez (2008)

Todas las especies son diploides ($2n=2x=24$) y con una estructura cromosómica similar que determina genomiomas homólogos con cruzamientos viables con las formas cultivadas, por lo que diferentes especies listadas en el cuadro anterior han sido ampliamente utilizadas en el mejoramiento genético de tomate con el objetivo de incorporar genes de interés capaces de conferir resistencia a enfermedades y plagas, tolerancia a estrés abióticos y mejora de la calidad física, química y nutricional de la fruta. En general el tomate cultivado se utiliza como progenitor femenino en los cruzamientos, aunque a veces existen barreras de incompatibilidad entre algunas especies silvestres (principalmente las del “complejo peruvianum”) y el tomate, siendo necesario el rescate de embriones inmaduros y su posterior cultivo in vitro (Diez y Nuez, 2008, figura 13).

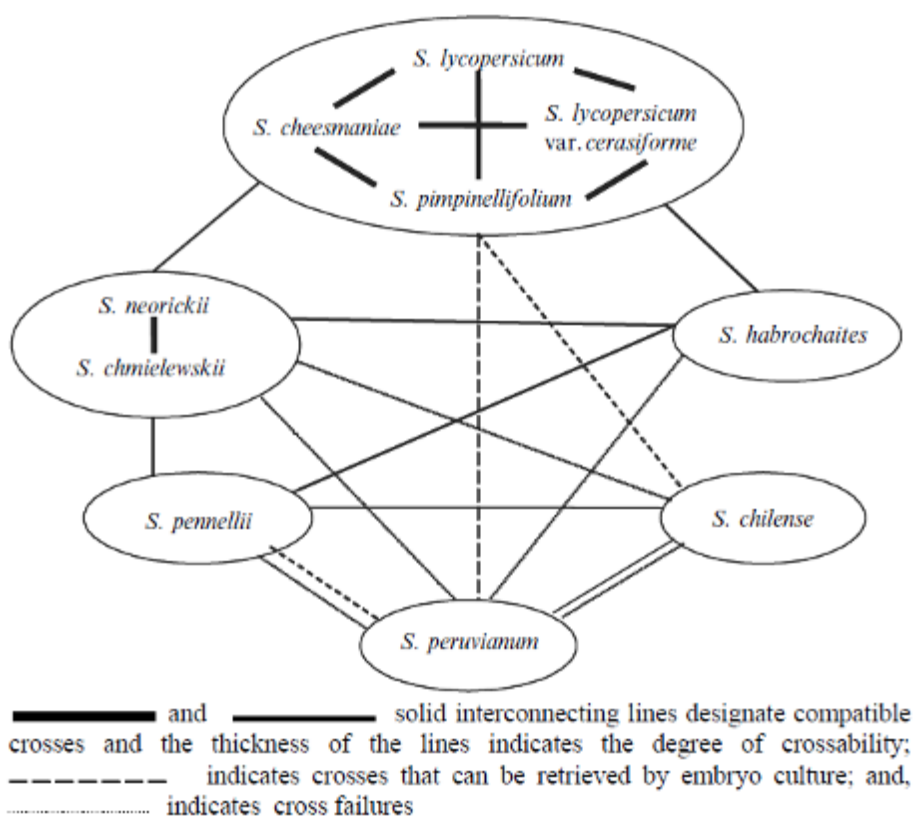


Figura 13. Diagrama de cruzabilidad del tomate y sus parientes silvestres

Fuente: Diez y Nuez (2008)

2.4.2. Antecedentes de mejoramiento en tomate

Según Emmatty (2006) el mejoramiento genético de tomate se remonta a su origen, donde realizaban mejoramiento seleccionando las mejores plantas. En 1870 y 1893 un productor y semillerista introdujo en los Estados Unidos diferentes variedades de tomate que se obtenían solamente seleccionando dentro de poblaciones heterogéneas. Los descubrimientos sobre la herencia de caracteres por parte del monje Gregor Mendel en el año 1864, y el posterior redescubrimiento de las leyes de Mendel en el siglo XX, permitió en el año 1920 dar comienzo al mejoramiento organizado para incorporar caracteres deseables de una variedad a otra (Emmatty, 2006). Los híbridos de tomate comenzaron a ser populares a partir de los años 1980. En la actualidad, el mejoramiento de este cultivo se ve impulsado por una demanda creciente del producto a nivel mundial, debido a sus propiedades como antioxidante, y sus innumerables beneficios a la salud. Explotando la variabilidad genética encontrada en los parientes silvestres se logró además de un aumento en el rendimiento, adquirir resistencia a algunas enfermedades, mayor vida poscosecha y mejor calidad (Diez y Nuez, 2008).

2.4.3. Mejoramiento genético en Uruguay

En Uruguay se tiene registro de evaluaciones de cultivares de tomate tanto para industria como para el consumo en fresco desde la década de 1970 (Vilaró, 2005). Instituciones como la Facultad de Agronomía de la Universidad de la República, CIAAB (Centro de Investigaciones Agrícolas Alberto Boerger, MGAP) y luego INIA (Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria) han liderado estos procesos desde el sector público, existiendo también algunos ensayos liderados por el sector privado con financiamiento público (González Arcos, 2005).

En 2005 el INIA comenzó un programa de mejoramiento genético con el objetivo de desarrollar variedades de tomate para industria mejor adaptadas a las condiciones locales y con calidad industrial. Como primer resultado, se han liberado en el año 2011 los cultivares “Milongón” y “Repique” (Giménez et al., 2014).

En el año 2012, INIA comenzó un nuevo programa de mejoramiento genético de tomate de mesa, con el objetivo de desarrollar cultivares que se adapten a los diferentes sistemas de cultivo en Uruguay, con un énfasis en la calidad de fruta (González Arcos, 2013). El programa cuenta con campos de selección en las estaciones experimentales de Las Brujas (zona sur, cultivo a campo) y Salto Grande (zona norte, cultivo protegido).

Este proyecto además de buscar cultivares híbridos con características favorables desde el punto de vista productivo y de calidad de fruta, busca garantizar un paquete básico de resistencia a enfermedades de suelo y a enfermedades de virus (cuadro 1), para la selección por resistencia, se ha incorporado la selección asistida por marcadores moleculares para mejorar la eficiencia de selección de líneas parentales (Arruabarrena et al., 2015). Esta herramienta también permite seleccionar para genes de resistencia a enfermedades que aún no causan daño a nivel comercial en Uruguay, es el caso de Begomovirus (gen Ty-1) y *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* (Raza 3).

Hasta el momento se han obtenido líneas parentales promisorias, las cuales fueron utilizadas en cruzamientos biparentales obteniendo híbridos, algunos de los cuales están en etapa de evaluación y forman parte de este trabajo.

2.4.4. Técnicas de cruzamientos

El tomate es una planta autógama por lo que al momento de hacer los cruzamientos en el proceso de mejoramiento es necesario realizar la emasculación de la flor. La emasculación, consiste en separar los órganos masculinos de la flor perfecta (hermafrodita). Luego de realizado este proceso, se deposita el polen de la planta que se desee utilizar como progenitor masculino sobre el estigma de la planta emasculada. Este procedimiento se utiliza para combinar diferentes caracteres o para complementación de alelos favorables para una misma característica, ya sea para el desarrollo de nuevas líneas parentales o de híbridos F1 comerciales. Una ventaja interesante en la realización de cruzamientos manualmente es que una fruta de tomate (una flor polinizada) puede generar varias decenas de semillas híbridas (UdelaR. FA, 2012).

2.4.5. Cultivares híbridos

Para crear un híbrido de tomate se deben seguir dos pasos, el primero es crear las líneas parentales a través de la generación de familias segregantes mediante cruzamientos, seguido por la autofecundación de cada planta hasta lograr líneas puras que se utilizaran como padres. Con este cruzamiento lo que estamos logrando es la combinación de caracteres favorables que presentaban cada uno de los padres del cruzamiento original. Luego que se obtuvieron las líneas puras, se seleccionan las mejores, las que presentan mayor cantidad de

características favorables. Estas serán usadas como padres, se realiza un cruzamiento biparental en donde se produce el híbrido (F1) que luego será comercializado (Emmatty, 2006). De esta manera se combinan caracteres deseables de las líneas puras complementando los efectos dominantes, por ejemplo, resistencia a enfermedades; también es posible explotar la heterosis en ciertos caracteres, creando así un individuo superior a su mejor línea progenitora. Además, si las líneas puras parentales están estabilizadas genéticamente, la población híbrida F1 que se obtiene es completamente homogénea, lo que resulta en una ventaja para reproducir ese genotipo en cada una de las plantas del cultivo comercial.

Además de las ventajas como herramienta de mejoramiento genético, por su constitución genética, los cultivares híbridos permiten la aplicación de los derechos de obtentor mediante un mecanismo biológico, ya que no es posible reconstruir sus características genéticas a partir de las plantas del cultivar, lo que genera una dependencia de la compra de semillas híbridas. Esta ventaja comercial es importante a la hora de fomentar la industria de la semilla y el progreso genético.

Según Duvick (1999) el precio de la semilla híbrida debe ser alto para que las empresas de semillas puedan tener éxito y seguir invirtiendo en investigación, por el alto costo de los programas de fitomejoramiento que incluye la polinización manual entre las líneas parentales. Consultando en marzo de 2015 a las empresas de la zona de producción Litoral-Norte de Uruguay que comercializan semillas importadas los precios de los híbridos de tomate más cultivados oscilan de 0,13 a 0,208 dólares americanos por semilla.

2.4.6. Efectos genéticos

El objetivo final del mejoramiento genético es la obtención de cultivares superiores desde un punto de vista agronómico y de calidad para mercado. En este proceso, un factor clave es la selección de los progenitores que posean los atributos deseables y la capacidad de transmitirlos a sus progenies, más aún cuando pensamos en el mejoramiento por cultivares híbridos. Cada progenitor o línea pura es poseedora de un conjunto de genes que por sí mismos y en la interacción con otros genes y el ambiente van a definir sus características fenotípicas. Conocer qué características pueden ser transmitidas, en qué magnitud y con qué influencia del ambiente, son informaciones fundamentales para generar esquemas de selección que permitan identificar de la forma más eficiente nuestras líneas progenitoras.

El tipo de acción génica es la manera en que un gen manifiesta su efecto, sea en forma individual o en combinación con otros genes. La acción conjunta de un gen o varios genes con el ambiente que los rodea, es lo que se conoce como interacción genotipo por ambiente. Los efectos genéticos son la forma en que se expresan los genes que están relacionados con la herencia presente en diversos caracteres, estos pueden ser favorables o desfavorables dependiendo del carácter que se esté estudiando (Guerra Zitlalapa, 2010).

Según Molina (1992) la acción génica se puede clasificar en tres tipos dependiendo del origen:

1. La acción génica intralocus (efecto individual o conjunto de los genes en un mismo locus).
2. La acción génica interloci (acción conjunta de genes de diferentes loci).
3. La interacción entre los genes y el ambiente.

Dentro de la acción génica intralocus se encuentran los efectos aditivos, de dominancia y sobredominancia. Los efectos aditivos son los que ocurren entre genes complementarios, no alelomorfos y que pueden alterar al mismo carácter, con efectos pequeños pero acumulativos, intensificando la expresión del carácter, se los identifica como herencia cuantitativa (Guerra Zitlalapa, 2010). También existen efectos de dominancia, son desviaciones a partir de la aditividad, donde el heterocigoto se parece más a un progenitor que al otro. Existe dominancia completa cuando un gen en estado heterocigoto y el correspondiente homocigoto tienen efectos iguales (Poehlman-Allen, 2006), y dominancia parcial o incompleta cuando el fenotipo del heterocigoto es distinto al de los homocigotos, y se genera un fenotipo intermedio (Klug et al., 2006). La sobredominancia existe cuando cada alelo aporta un efecto por separado, y los alelos combinados en el heterocigoto aportan un efecto mayor que el de cada uno por separado (Poehlman-Allen, 2006). Por último la codominancia ocurre cuando dos alelos diferentes de un único gen son expresados al mismo tiempo, por lo que, ningún alelo es dominante o recesivo (Klug et al., 2006), en una interacción.

Por otro lado la acción génica interloci es el resultado de interacciones de genes en distintos loci. Esta dada por genes epistáticos, los cuales pueden carecer de un efecto individual, pero tienen un efecto cuando se combinan. Existen varios tipos de epistasis como: acción complementaria, modificadora, inhibidora, enmascaradora, doble, efecto aditivo y genes pleiotrópicos (Poehlman-Allen, 2006).

2.4.6.1. Heredabilidad

La heredabilidad de un carácter es el parámetro genético más importante ya que refleja la importancia de los efectos genéticos sobre la expresión de una característica (fenotipo), sobre la variabilidad fenotípica total, permitiendo estimar la respuesta a la selección.

La heredabilidad se refiere siempre a un cruzamiento determinado, a una determinada población o al paso de una generación a la siguiente y por lo tanto no puede hablarse de un valor único de la heredabilidad para un carácter cuantitativo de una determinada especie. Por el contrario, ocurren variaciones en su valor por causas genéticas y por la influencia del ambiente.

La heredabilidad se aplica solo a la población y el ambiente en que se estimó, por lo que no es conveniente estimarla cuando el objetivo del programa de mejoramiento es la creación de híbridos, pero si cuando el objetivo es continuar la selección para obtener líneas a partir de la progenie de los híbridos (Rodríguez et al., 2008).

La medida estadística que es importante para el cálculo de la heredabilidad es la varianza. La heredabilidad se la puede estimar en sentido amplio (H^2) donde se la define como el cociente entre la varianza genética (V_G) sobre la varianza fenotípica (V_F). La varianza genética se define como la sumatoria de las varianzas de los efectos aditivos (V_A), de dominancia (V_D) y epistáticos (V_I). La varianza fenotípica es la suma de la varianza ambiental (V_E) y la V_G .

Debido a que cuando hay reproducción sexual solo los efectos aditivos son heredables, la heredabilidad se la puede calcular en sentido estricto (h^2) como el cociente entre la V_A/V_F .

Los valores de heredabilidad pueden ir de 0 a 1. Cuando es cero, como es el caso de una población clonal, nada de la variación en el carácter es genético, sino que se debe al ambiente, por lo que realizar selección es ineficiente. En el otro extremo, si la heredabilidad es 1, no existe variación ambiental, por lo que el valor fenotípico es igual al valor genético, permitiendo realizar una selección efectiva. Una heredabilidad mayor a 0,7 se considera muy alta (Cardellino et al., 1987).

2.4.6.2. Aptitud combinatoria general y específica

Los términos de aptitud combinatoria general (ACG) y aptitud combinatoria específica (ACE) fueron introducidos por Sprague y Tatum (1942). Son parámetros genéticos que se calculan para variables cuantitativas, y que son relativos al conjunto de la población evaluada, o en términos prácticos, relativas al promedio del ensayo. La ACG se define como el efecto de un genotipo sobre el promedio de sus descendientes, medida como la desviación de lo esperado de la progenie de un genotipo con respecto a la media general. La ACG, por tanto, evalúa la porción aditiva de los efectos genéticos. Por otro lado la aptitud combinatoria específica se refiere al desvío observado en el valor de un híbrido con respecto al comportamiento esperado en base a las ACG de los padres, evaluando los efectos de dominancia y epistásis. La aptitud combinatoria debe determinarse en varios individuos de la población y no solo en uno, y así poder seleccionar los que exhiban la más alta aptitud combinatoria (de la Cruz et al., 2005).

Según Griffing (1956) la ACE se usa para designar aquellos casos en que ciertos cruzamientos tienen un comportamiento relativamente mejor o peor de los que se esperarían basados en las ACG de los padres. La ACE es un indicador de los efectos intralocus (dominancia, sobredominancia) e interlocus (epistasis) que se obtienen con un genotipo híbrido.

Debido a que se conocen las bases genéticas que explican la aptitud combinatoria, cuando los valores de ACG son mayores que los de ACE son más importantes los efectos aditivos, en caso contrario cuando la ACE es mayor son más importantes los efectos no aditivos como dominancia y epistásis.

Según Hoegemeyer y Hallauer (1976) la ACE es más importante que la ACG en un programa de mejoramiento, cuando la finalidad del mismo es la obtención de híbridos, debido a que con la aptitud combinatoria específica se puede hacer un mejor uso de los efectos no aditivos.

Mediante el conocimiento de la aptitud combinatoria, el fitomejorador logra una mayor eficiencia en su programa de mejoramiento, pues le permite conocer la capacidad que tiene una línea pura o endogámica de transmitir sus caracteres deseables a su progenie híbrida, identificar las mejores combinaciones híbridas, y obtener información sobre el tipo de acción génica que influye en los diferentes caracteres.

Modelos para el estudio de las aptitudes combinatorias

En los programas de mejoramiento de plantas se utilizan cruza dialélicas para obtener información de aptitud combinatoria general y específica, y parámetros genéticos de germoplasma. La estimación de estos parámetros ayuda a la toma de decisiones mejorando la eficiencia en los programas de mejoramiento.

El dialélo completo consiste en que “p” padres sean cruzados en todas las combinaciones posibles para producir un determinado número de progenies $p(p-1)$ si se incluyen los cruzamientos recíprocos y $p(p-1)/2$ si no se los incluye. Las líneas padres pueden ser totalmente homocigotas o tener algún grado de heterocigosis.

Este sistema de cruzamientos también proporciona información sobre la heredabilidad y heterosis en poblaciones de plantas.

Metodología de Griffing

Griffing (1956) estableció cuatro métodos de diseños dialélicos para la estimación de las ACG y ACE de líneas, los cuales son adecuados cuando el número de progenitores es reducido. Cuando se utiliza un número alto de padres se adecua mejor el método de mestizos, en el cual utiliza una amplia base de genotipos usando un probador para estimar la ACG de las líneas (Vergara Ávila et al., 2005).

Dependiendo del material experimental que se utilice para el análisis de cruzamientos dialélicos es el método de Griffing que se aplique:

- Método 1: incluye los padres, la F1 y la F1 recíproca (todas las p^2 combinaciones).
- Método 2: incluye los padres y un set de la F1, pero no incluye la F1 recíproca. El número de combinaciones es: $[(p \cdot (p-1)) + p]/2$.
- Método 3: incluye la F1 y la F1 recíproca, pero no incluye a los padres ($p \cdot (p-1)$ combinaciones).
- Método 4: incluye solamente un set de la F1, no incluye la F1 recíproca ni los padres ($p \cdot (p-1)/2$ combinaciones).

Según Griffing (1956) dependiendo de la naturaleza de los progenitores se pueden generar dos modelos de análisis:

- Modelo 1 o modelo fijo: el material experimental se considera como la población en la cual se harán inferencias. En estos estudios se

estiman y comparan habilidades combinatorias generales y específicas, pero no se pueden determinar componentes de varianza genética, ni heredabilidad.

- Modelo 2 o modelo aleatorio: se parte del supuesto que los padres constituyen una muestra aleatoria de genotipos de una población de referencia sobre la que se realizarán ciertas inferencias. Este modelo permite estimar componentes de varianza y heredabilidad.

Programas computacionales para análisis dialélicos

A pesar del extenso uso de los cruzamientos dialélicos, su análisis suele ser complejo, por lo cual existen varios programas computacionales que tratan algunos aspectos de las cruza dialélicas para facilitar su análisis.

El macro DIALLEL-SAS 05 (Zhang et al., 2005) es el más completo para este tipo de análisis ya que analiza los cuatro métodos dialélicos de Griffing (1956) en ambos modelos (fijos y aleatorios), y también calcula el análisis de Gardner-Eberhart II y III, analiza un número de 4 a 12 padres, analiza datos de dialélicos en más de un ambiente. En un modelo de efectos aleatorios proporciona las estimaciones de las varianzas de ACG, ACE, que se pueden utilizar para la estimación de las varianzas aditivas y de dominancia, y heredabilidad en sentido estricto. También proporciona información sobre las interacciones de ACG x ambiente y ACE x ambiente.

2.4.7. Heterosis

La heterosis o vigor híbrido es el fenómeno por el cual el híbrido o progenie, resultante del cruzamiento entre dos líneas puras o endogámicas, es superior en tamaño, crecimiento, rendimiento y vigor con respecto a sus progenitores. Las bases genéticas que la explican son dominancia, sobredominancia y epistásis (no aditivas).

La heterosis se la puede calcular de dos maneras: con respecto a la media de sus progenitores o con respecto al mejor de sus progenitores. La primera da cuenta de la heterosis que se obtiene en comparación con el valor esperado en base a los efectos aditivos de los progenitores, pero la esta última es la que más importa en los programas de mejoramiento.

El porcentaje de heterosis estimado con respecto a la media de sus progenitores se calcula de la siguiente manera:

$$Heterosis \% = \frac{F1 - (P1 + P2) \div 2}{(P1 + P2) \div 2} \times 100$$

Siendo: F1 la media de la primera generación de la cruce de dos genotipos, P1 y P2 son la media de cada padre por separado.

La heterosis con respecto al mejor de sus progenitores se puede estimar como:

$$Heterosis \% = \frac{F1 - (MP)}{MP} \times 100$$

Siendo: F1 la media de la primera generación de la cruce de dos genotipos, y MP la media del mejor de los progenitores.

La estimación de la heterosis es muy importante en los programas de mejoramiento, y más aún cuando el objetivo de los mismos es la creación de híbridos para comercializar; por lo que es conveniente seleccionar los híbridos más heteróticos para calidad, tamaño de fruta, además del buen comportamiento frente a enfermedades y plagas (Rodríguez et al., 2008).

Para que el vigor híbrido o heterosis en una planta autógama sea económicamente ventajoso, este debe superar en 25% el rendimiento de la mejor variedad comercial (Le-Minh-Hong, citado por Rodríguez et al., 2008).

2.4.8. Algunos antecedentes de resultados de ACG, ACE, heterosis y heredabilidad en tomate

2.4.8.1. Heterosis

Según estudios realizados por Rodríguez et al. (2008) en los cuales evaluaron heterosis y heredabilidad en híbridos F1 de tomate cubanos para los caracteres de rendimiento y sus componentes, se espera encontrar heterosis importante (mayor al 120%) en los caracteres de rendimiento por planta, número de frutos por planta, y masa promedio del fruto. El rendimiento por planta fue el único carácter que demostró heterosis positiva en todas las combinaciones realizadas en su estudio, los cuales coinciden en estudios

realizados por Le-Minh-Hong (1992) donde se plantea que la heterosis es generalmente mayor para el rendimiento que para sus componentes.

Martínez et al. (1989) realizaron el análisis de la heterosis y habilidad combinatoria para el carácter producción por planta y sus componentes a partir de un cruzamiento dialélico, llegaron a los resultados de que el carácter número de frutos por planta presentó heterosis promedio positiva y alta, mientras que en cambio el peso promedio de fruto presentó heterosis promedio negativa.

2.4.8.2. Heredabilidad

Según la evaluación de heredabilidad en híbridos cubanos de tomate realizada por Rodríguez et al. (2008) todos los caracteres evaluados (rendimiento por planta, número de frutos por planta, peso promedio de los frutos, diámetro ecuatorial y polar de los frutos, días a floración y maduración) expresaron valores altos de heredabilidad, con excepción del rendimiento que arrojó valores medio. Becker, citado por Rodríguez et al. (2008) considera que valores inferiores a 25% son bajos, entre 25 y 50% son medios, y superiores al 50% son altos.

2.4.8.3. Aptitud combinatoria

Guerra Zitlalapa (2010) estimó la aptitud combinatoria en siete líneas de tomate tipo saladette y sus 21 cruzas aplicando el método experimental 2 y modelo 1 propuesto por Griffing (1956). Encontró diferencias altamente significativas ($p < 0,01$) para los efectos de ACG de rendimiento, número total de frutos, peso promedio de frutos y longitud de fruto. El periodo en días a inicio de floración presentó diferencias significativas en ACG, en cambio el diámetro de fruto no presentó diferencias estadísticas para ninguna fuente de variación (repetición, genotipo, ACG y ACE) esto puede deberse al tipo de fruta que presentan estas líneas, que es de tipo saladette. Para ACE no se presentaron diferencias estadísticas para ninguna fuente de variación (repetición, genotipo, ACG y ACE), esto indica que todos los progenitores y las cruzas se comportaron de manera similar para ACE.

2.5. HIPÓTESIS

- Existe al menos una línea de tomate con mejor habilidad combinatoria general para caracteres productivos y de calidad de fruta.
- Existe al menos un híbrido F1 con mejor habilidad combinatoria específica que el resto de los híbridos evaluados.
- Con la hibridación se beneficia por lo menos una de las características evaluadas.
- Los híbridos evaluados son competitivos con los materiales de referencia.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. LOCALIZACIÓN DEL EXPERIMENTO

El experimento se llevó a cabo en un invernáculo de las instalaciones del Programa Nacional de Investigación en Producción Hortícola dentro de la Estación Experimental Salto Grande, del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA), ubicada en Salto, Uruguay, situada a 31° 16´ 21,2” latitud Sur y 57° 53´ 30,3” longitud W, durante los meses de enero a junio del año 2015.

3.2. MATERIAL GENÉTICO

El material genético que se empleó fueron 4 líneas puras (F8) de tomate redondo (M1, M2, M3 y M4) como progenitores y sus correspondientes híbridos F1 sin los recíprocos. Las líneas puras usadas como progenitores provienen del proyecto de mejoramiento genético de tomate de INIA. Fueron seleccionadas a partir de la primera generación de líneas del proyecto, producto de cruzamientos entre materiales comerciales en el año 2011. Dentro de las 20 líneas totales de esa primera generación, se seleccionaron estas cuatro por presentar características contrastantes en varios caracteres de interés.

Además de las líneas puras progenitoras y sus correspondientes híbridos producto de cruza dialélicas, se incluyeron en el ensayo como materiales de referencia a los híbridos comerciales “Torry” y “Elpida” de las empresas Syngenta y Enza Zaden respectivamente, los cuales son los más cultivados en la zona norte de Uruguay y presentan además de alto rendimiento, una alta adaptación a las condiciones de producción, y cuatro híbridos preliminares del proyecto de mejoramiento de tomate de INIA (M13, M14, M15 y M16), producto de combinaciones diferentes de líneas puras de la primera generación, los cuales presentan características favorables y se desea compararlos con estos nuevos híbridos.

3.2.1. Obtención del material vegetal

3.2.1.1. Cruzamientos

Para realizar los cruzamientos de las líneas de tomate, se realizó previamente la emasculación de las flores de las plantas que se utilizaron como progenitor femenino. En un primer paso se seleccionaron las mejores flores de los racimos. Estas flores deben estar cerradas, en estado de pimpollo, para asegurar que el polen aún no estuviera maduro (viable), que las anteras no hayan iniciado la dehiscencia, y por lo tanto que no haya habido autofecundación. La emasculación se realizó quitando con una pinza todos los sépalos y estambres de la flor. También se quitaron algunos pétalos, dejando 3 o 4 para utilizarlos como indicador del momento más adecuado para la polinización, el cual se produce cuando los pétalos toman una coloración amarillo intenso, igual al de la flor de tomate abierta. Eso ocurrió aproximadamente a las 48 horas de la emasculación. Si se poliniza en el momento oportuno se obtiene un mayor tamaño de las semillas.

El polen de las plantas que se utilizaron como progenitores masculinos se obtuvo retirando los estambres de las flores y colocándolos en una placa de Petri a 30°C por 24 horas con el fin de secarlos. Luego se colocaron los estambres en tubos Ependorf que se agitaron con un shaker para que las anteras desprendan los granos de polen. El polen, queda en el fondo de cada tubo. Por último se eliminaron los estambres vacíos y se conservó cada tubo, en heladera (5°C) hasta su utilización.

Para la polinización se puso en contacto el polen extraído con el estigma de la flor emasculada. Esto se realizó con la ayuda del mismo tubo que contiene el polen. Luego de la polinización, cada flor se identificó con una etiqueta donde aparece el nombre del padre y de la madre. No es necesario tapar o aislar el cruzamiento.

3.2.1.2. Extracción de semillas

La semilla híbrida se obtuvo de los frutos de las flores polinizadas manualmente, una vez que alcanzaron el estado de madurez rojo-maduro. La fruta se cortó por la mitad y se separaron las semillas con restos de tejido placentario que se colocaron en un recipiente plástico a temperatura ambiente por tres días. Las semillas se separaron del material placentario fermentado por decantación, agregando agua y descartando el material sobrenadante. Por último las semillas se colocaron sobre un papel absorbente y se secaron por 24

a 48 horas a 20-30°C. Luego de completarse el secado, las semillas se colocaron en bolsas de nylon identificadas y se conservaron en heladera a 5°C hasta la siembra.

3.2.2. Establecimiento del experimento

3.2.2.1. Preparación del suelo

Restos vegetales del cultivo anterior (primavera 2014) fueron triturados e incorporados al suelo del invernáculo en el mes de diciembre junto con los laboreos primarios. En enero de 2015 se levantaron los canteros definitivos, se extrajeron las muestras de suelo para su análisis (cuadro 3), se realizó la fertilización de base y se realizó la solarización total hasta el momento del trasplante (un mes aproximadamente) tapando los canteros y la entre fila con nylon transparente.

Cuadro 3. Análisis de suelo realizado en el invernáculo utilizado para el ensayo

Parámetros	Unidad	Valor
Fósforo Bray I	(ppm P)	105
Potasio Int.	(meq.K/100g)	0,31
Materia Orgánica	(%)	1,2
Calcio	(meq.Ca/100g)	5,5
Magnesio	(meq.Mg/100g)	2,1

3.2.2.2. Siembra de la semilla

La siembra se realizó el 15 de enero de 2015 en bandejas de espuma de poliestireno de 104 cavidades de 15 mL por plántula. Se utilizó un sustrato esterilizado. Se sembraron 40 semillas de cada material genético, y se realizó un riego inmediatamente. Las bandejas fueron colocadas en un invernáculo, donde se realizaron riegos hasta el momento de trasplantarlas (figura 14).

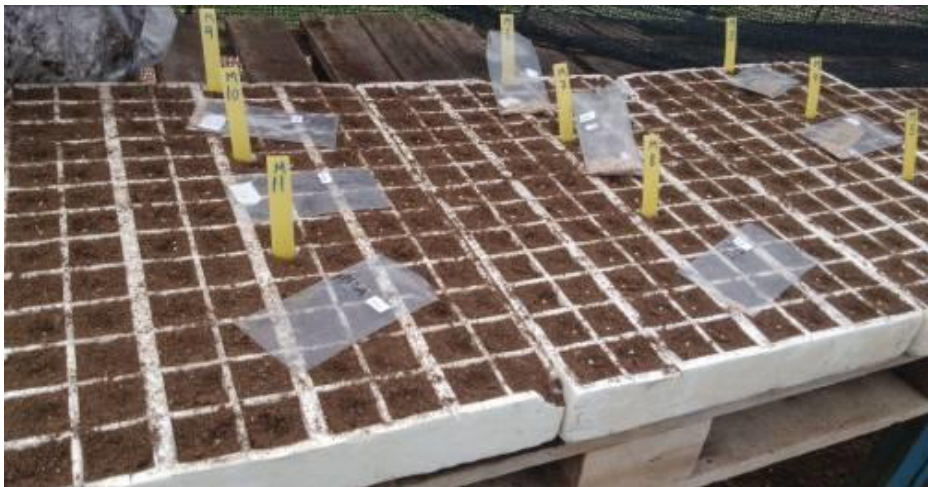


Figura 14. Siembra de la semilla en las almacigueras

3.2.2.3. Trasplante

El trasplante en forma manual se llevó a cabo 30 días después de la siembra (16 de febrero de 2015), utilizando tres canteros centrales de un invernáculo. Al momento del trasplante se realizó un riego de asiento localizado. También se aplicó pos trasplante en forma de aspersion foliar Deltrametina, en dosis de 3ml/10 L de agua, para prevenir cortes de plantas por insectos. En la figura 15 se observa como quedó instalado el experimento al momento del trasplante.



Figura 15. Instalación del experimento en el campo

3.2.2.4. Fertilización

La fertilización de base se realizó con 300 Kg/ha de cloruro de potasio y 150 Kg/ha de Urea, lo que equivale a un aporte de 69 unidades de N/ha, y 180 unidades de K₂O/ha.

Durante los 50 días posteriores al trasplante se realizaron fertirriegos por un total de 200 Kg/ha de Urea, y a partir del 20 de abril se comenzó a fertirrigar con nitrato de potasio hasta 30 días antes del fin del cultivo, totalizando 300 Kg/ha. El aporte total de nutrientes por fertirriego equivale a 131 unidades de N/ha, y 138 unidades de K₂O/ha.

3.2.2.5. Poda y conducción de plantas

Las plantas se condujeron a un tallo mediante desbrotos, que consisten en la eliminación de los brotes axilares de todas las hojas, con el fin de que solo la yema apical continúe con el crecimiento simpodial de la planta. Se realizaron dos desbrotos severos (donde se eliminaron tanto los brotes grandes como los chicos chicos) y dos de repaso (donde se eliminaron solo los brotes pequeños que iban apareciendo) luego de cada desbrote severo.

El tutorado comenzó a los 15 días después del trasplante con la colocación de una rafia o hilo individual por planta que va unida a dos alambres colocados a lo largo de cada cantero, el primero a una altura de 10 cm y el otro a los 2 metros del suelo. A medida que va creciendo la planta se la va enredando en la rafia con el fin de sostenerla durante todo el ciclo del cultivo.

3.2.2.6. Control químico de plagas y enfermedades

El 8 de mayo se realizó una aplicación con el producto Bellis (boscalid + piraclostrobina) a dosis de 0,6 g por litro de agua para el control de oídios.

3.2.2.7. Cosecha

El periodo de cosecha se extendió durante 28 días, cosechando hasta el quinto racimo en 3 cosechas (26 de mayo, 10 y 24 de junio). En cada fecha se cosecharon los frutos en estado de madurez comercial (de “pintón” a “rojo maduro”) de forma manual, desprendiendo el fruto del pedúnculo de la planta, y

colocando los frutos en cajas (planchas) plásticas previamente identificadas por tratamiento y repetición.

3.3. DISEÑO DEL EXPERIMENTO

El diseño experimental utilizado consistió en bloques completos al azar, con 16 tratamientos y tres repeticiones. Los tratamientos están dispuestos en parcelas de 8 plantas a una distancia de 25 cm entre plantas (una fila central). En la figura 16 se puede observar la distribución de los materiales en cada bloque

Para evitar el efecto borde y garantizar condiciones ambientales similares a todas las parcelas del experimento, se utilizaron híbridos provenientes del mismo programa de mejoramiento y con similar ciclo de producción, los cuales se colocaron a ambos lados del experimento.

cantero 1	M5	M8	M14	M16	M9	M4	M13	M6	M7	M14	M16	M12	M14	M16	M8	M13
cantero 2	M1	M11	M13	M6	M12	M4	M3	M9	M11	M12	M5	M2	M9	M11	M15	M6
cantero 3	M15	M2	M10	M3	M7	M2	M15	M10	M8	M1	M3	M7	M4	M5	M1	M10

M11=Elpida; M12=Torry; Celeste: bloque 1; Verde: bloque 2; Rosado: bloque 3

Figura 16. Esquema de la distribución de las parcelas en el experimento

3.4. VARIABLES EVALUADAS

3.4.1. Variables productivas

Para la determinación de las variables de rendimiento se cosecharon solo las cuatro plantas centrales de cada parcela. Las variables evaluadas fueron:

- Rendimiento promedio por planta (RENDpl.): se determinó mediante el cociente entre el peso total de los frutos cosechados y el número de plantas evaluadas. La evaluación se realizó en el sitio del experimento con una balanza digital (figura 17).
- Número de fruto promedio por planta (NFPpl.): se determinó mediante el conteo de los frutos cosechados de cuatro plantas centrales de cada tratamiento, dividido el número de plantas.

- Peso promedio de frutos (PPF): se determinó mediante el cociente entre el peso total y el número total de frutos.
- Tamaño de frutos (TF): para la cosecha del 10 de junio, se realizó un conteo de frutos dentro de 4 categorías de tamaño (cuadro 4 y figura 18), y se calculó el porcentaje del número total de frutas dentro de cada categoría.



Figura 17. Balanza digital utilizada en la evaluación

Cuadro 4. Clasificación del tamaño del fruto de tomate

Tamaño	Diámetro
Chico	< 6 cm
Mediano	6-8 cm
Grande	8-10 cm
Extra grande	>10 cm



Figura 18. Visualización de la escala de clasificación por tamaño del fruto de tomate. Ordenados de mayor a menor tamaño comenzando por la izquierda

3.4.2. Variables de calidad

Para la determinación de las variables de calidad de fruto se utilizaron 10 frutos “rojo maduros” de cada parcela. La evaluación se llevó a cabo con los frutos de la primera cosecha los días 26 y 27 de mayo, y en la última cosecha los días 24 y 25 de junio de 2015.

- Firmeza (Fir.): se determinó usando el texturómetro (Stable Micro Systems, TA.XTplus Texture Analyser) sobre fruta madura intacta, a partir del desplazamiento en mm generado al aplicar una fuerza constante de 10 Kg-fuerza con un plato de contacto de 1,5 cm de diámetro sobre el plano ecuatorial de la fruta. Por cada fruta se obtuvo un valor y luego se realizó un promedio de la firmeza para esa parcela. A valores más altos, mayor es el desplazamiento y menor la firmeza (figura 19).
- Color externo de los frutos: se determinó usando un colorímetro, con el cual se realizaron dos mediciones por fruto de los parámetros L^* , a^* y b^* , sobre la zona ecuatorial más representativas del color externo. Con los datos obtenidos se realizó un promedio de los parámetros y se calcularon las siguientes variables representativas de la tonalidad de color ($^{\circ}$ hue angle) e intensidad de color (Chroma).
 - Tonalidad de color ($^{\circ}$ hue angle): $(\tan^{-1}(b^*/a^*))$
 0° = rojo 45° = naranja 90° = amarillo
 - Intensidad de color (Chroma): $(a^{*2} + b^{*2})^{0,5}$
 A valores más altos, mayor intensidad de color.

- Color interno del fruto: se determinó usando el colorímetro, midiendo el color (L^* , a^* , b^*) interno de los frutos cortados por la mitad, a los cuales se le realizaba una medición por cada mitad. Luego de tener todos los datos de cada parcela se realizó un promedio de los parámetros y se calculó la tonalidad e intensidad del color interno.
- Sólidos solubles totales (SST): se midió con refractómetro a partir de una muestra de jugo de una de las mitades de cada fruto utilizando una juguera. Se midieron grados Brix ($^{\circ}\text{Bx}$) y temperatura del jugo. Luego se corrigió los $^{\circ}\text{Bx}$ por la temperatura de la siguiente manera:
 - $^{\circ}\text{Bx} = ^{\circ}\text{Bx}(\text{medido}) + (\text{Temp. medida} - 20) \times 0,5$
- Acidez total (Ac): medida como % de ácido cítrico por titulación con base. Se determinó en una solución de 10 mL de jugo y 10 mL de agua destilada a la cual se le fue agregando NaOH factor 0,8600, hasta llegar a un pH entre 8,1 y 8,2. La titulación se ajustó con ayuda del pHmetro. Se realizaron tres repeticiones por parcela a las cuales luego se le realizó un promedio.
- Relación SS/Ac: cociente entre el valor de sólidos solubles totales y la acidez total.



Figura 19. Texturómetro utilizado en la evaluación

3.4.3. Modelo estadístico

Se utilizó el método II del modelo I de Griffing (1956), que incluye progenitores y cruzamientos directos con $p(p+1)/2$ combinaciones para la estimación de ACG, ACE, efectos genéticos y heterosis.

El modelo para el análisis de aptitud combinatoria es:

$$Y_{ijk} = \mu + g_i + g_j + S_{ij} + b_k + (gb)_{ijk} + 1/bck e_{ijkl}$$

$i, j = 1, 2, 3, 4$

$K = 1, 2, 3.$

$l = 1, 2, \dots, c$

Donde:

Y_{ijk} = Valor fenotípico observado

μ = media general del experimento

g_i y g_j = efecto de la ACG de cada uno de los progenitores de un híbrido

S_{ij} = efecto de la ACE para el cruzamiento $i \times j$ ($S_{ij} = S_{ji}$)

B_k = efecto del bloque K

$(gb)_{ijk}$ = efecto de la interacción entre el genotipo ij y el bloque k .

e_{ijkl} = efecto de la $ijkl$ - ésima observación

El análisis estadístico de los resultados se realizó utilizando el paquete estadístico informático SAS, con el macro DIALLEL 05.

3.4.4. Cálculo de heterosis

El cálculo de la heterosis para cada híbrido se realizó con respecto al mejor de sus progenitores.

La heterosis con respecto al mejor de sus progenitores se estimó como:

$$Heterosis \% = \frac{F1 - (MP)}{MP} \times 100$$

Siendo: F1 la media de la primera generación de la cruce de dos genotipos, y MP la media del mejor de los progenitores.

3.4.5. Cálculo de heredabilidad

La heredabilidad se la calculó en sentido amplio (H^2) utilizando las varianzas genotípicas y ambientales.

Para cada variable, la varianza genotípica se estimó mediante la diferencia entre el cuadrado medio del genotipo y el cuadrado medio del error dividido el número de repeticiones (Varianza genotípica = (CM genotipo - CM error) /r). La varianza ambiental se estimó mediante el cuadrado medio del error.

Por tanto, la H^2 se estimó como el cociente entre la varianza genotípica y la suma de esta y el cuadrado medio del error de cada variable:

$$\text{Heredabilidad} = (\text{Varianza genotípica}) / (\text{Varianza genotípica} + \text{CM error})$$

4. RESULTADOS

4.1. VARIABLES PRODUCTIVAS

Los cuadrados medios de las variables productivas del análisis dialélico (Método II, Modelo I de Griffing. 1956) para los 4 progenitores y sus 6 cruzas, se muestran en el cuadro 5.

Los genotipos se diferenciaron en forma altamente significativa ($p=0.01$) en el número de frutos por planta (NFPpl.), en el peso promedio de frutos (PPF) y en el rendimiento por planta (RENDpl.).

Las diferencias en ACG fueron altamente significativas ($p=0.01$) para el peso promedio de frutos (PPF) y no significativas para el número de frutos por planta (NFPpl.) y el rendimiento por planta (RENDpl.).

La ACE tuvo un comportamiento opuesto, siendo altamente significativas ($p=0.01$) para el número de frutos por planta (NFPpl.) y para el rendimiento por planta (RENDpl.).

Cuadro 5. Cuadrados medios del análisis dialélico de 4 líneas progenitoras de tomate (*Solanum lycopersicum*) y sus 6 cruzas para las variables productivas

FV	GL	NFPpl.	RENDpl.	PPF
Rep	2	0.20833333	0.12015771	0.00022994
Gen	9	3.49783951 **	1.30324595 **	0.00143188 **
ACG	3	2.12683	0.86147	0.00264848 **
ACE	6	4.09694 **	1.38497 **	0.00073663
Error	18	0.72453704	0.3372172	0.0003603
Total	38	10.6544799	4.00706086	0.00540723

FV= fuente de variación; GL= grados de libertad; Gen= genotipo; Rep= repetición; ACG= Aptitud combinatoria general; ACE= Aptitud combinatoria específica; NFPpl.= número de frutos promedio por planta; RENDpl.= rendimiento por planta; PPF= peso promedio de los frutos. ** altamente significativo al nivel de probabilidad de 0,01.

El cuadro 6 muestra las estimaciones de los efectos de ACG para las cuatro líneas progenitoras del cruzamiento dialélico. El peso promedio de frutos presentó efectos significativos para alguna de las líneas. La línea M2 presentó el máximo valor positivo de ACG y la línea M4 el mínimo valor negativo, ambos significativos ($p=0,05$). Los efectos de ACG para PPF no fueron correlacionados con NFPpl. ($r=0,01$, $P=0,99$).

Cuadro 6. Estimación de los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de 4 líneas progenitoras de tomate (*Solanum lycopersicum*) de un cruzamiento dialélico para las variables productivas

Líneas	NFPpl.	RENDpl.	PPF
M1	0.38194444	0.25135417	0.00567318
M2	-0.09027778	0.13697917	0.014245591 *
M3	-0.46527778	-0.23989583	-0.00434294
M4	0.17361111	-0.1484375	-0.01557583 *

NFPpl.= número de frutos promedio por planta; RENDpl. = rendimiento por planta; PPF= peso promedio de los frutos. * significativo al nivel de probabilidad de 0,05.

En el cuadro 7 se presentan las estimaciones de los efectos de ACE del cruzamiento dialélico para las variables productivas. Las variables NFPpl. y RENDpl. fueron las que presentaron efectos significativos para algunas de las combinaciones. Se observa que ambas variables presentan una alta correlación ($r=0,94$, $P=0,0049$)

Para estas dos variables, las combinaciones M1xM4 y M3xM4 presentaron valores positivos altamente significativos ($p<0,01$) y significativos ($p<0,05$) respectivamente. Todas las combinaciones presentaron valores positivos con excepción de la combinación M1xM2 que presentó valores negativos de ACE.

Cuadro 7. Estimación de los efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) de 6 híbridos de tomate (*Solanum lycopersicum*) de un cruzamiento dialélico para las variables productivas

Cruzas	NFPpl.	RENDpl.	PPF
M1 x M2	-0.52083333	-0.0059375	0.013420821
M1 x M3	0.35416667	0.05760417	-0.00317677
M1 x M4	2.59722222 **	1.34895833 **	0.00217086
M2 x M4	0.43055556	0.58291667	0.02325319
M3 x M2	0.74305556	0.4978125	0.008673457
M3 x M4	1.44444444 *	1.02854167 *	0.03509818

NFPpl.= número de frutos promedio por planta; RENDpl. = rendimiento por planta; PPF= peso promedio de los frutos. *,** significativo y altamente significativo al nivel de probabilidad de 0,05 y 0,01, respectivamente.

4.2. VARIABLES DE CALIDAD

En el cuadro 8 se puede observar los cuadrados medios de las variables de calidad del análisis dialélico (Método II, Modelo I de Griffing, 1956) para las 4 líneas padres y las 6 combinaciones híbridas.

Se observaron diferencias altamente significativas ($p=0,01$) entre los genotipos (Gen) para las variables Intensidad del color externo, tonalidad e intensidad del color interno, sólidos solubles totales, acidez total, la relación entre sólidos solubles y acidez, y firmeza.

En las dos fechas de evaluación (Amb) de los tratamientos se observó diferencias significativas ($p=0,05$) para la variable SST/Ac. y altamente significativas ($p=0,01$) para tonalidad de color interno, intensidad de color interno, acidez y firmeza.

Entre los bloques (repeticiones) se observó diferencias significativas ($p=0,05$) para las variables intensidad de color interno y Acidez.

La ACG presentó diferencias altamente significante ($p=0,01$) para las variables intensidad de color externo, tonalidad de color interno, intensidad de color interno, sólidos solubles, acidez, SS/Ac. y firmeza. En ACE, solo intensidad de color externo, tonalidad de color interno, acidez y firmeza presentaron diferencias estadísticas altamente significativas ($p=0,01$).

Firmeza fue la única variable que presentó efecto estadístico altamente significativo ($p=0,01$) en las interacciones ACG*Amb y Amb*Gen. Para la fuente de variación ACE*Amb no hubo diferencias significativas entre las variables de calidad evaluadas. Esto implica que para esta variable dentro de las fuentes de variación Gen y ACG debemos analizar las fechas en forma independiente

Para todas las variables de calidad evaluadas los cuadrados medios de la ACG presentaron valores más altos que los de la ACE. La relación entre los cuadrados medios de ACG y ACE de las variables de calidad es la siguiente: tonalidad de color externo 3,811, intensidad de color externo 1,434, tonalidad de color interno 4,831, intensidad de color interno 5,513, sólidos solubles 8,638, acidez 4,523, SS/Ac. 35,988 y firmeza 4,788.

Cuadro 8. Cuadrados medios del análisis dialélico de 4 líneas progenitoras de tomate (*Solanum lycopersicum*) y sus 6 cruzas para las variables de calidad

FV	GL	Ton. C ext.	Intens. C ext.	Ton. C int.	Intens. C int.	SST	Ac.	SST/Ac.	Fir.
Amb	1	1,503	15,762	1274,920 **	112,906 **	0,455	0,028 **	27,962 *	0,775 **
Gen	9	27,422	22,371 **	143,269 **	9,642 **	0,769 **	0,014 **	34,344 **	0,551 **
Rep(amb)	4	38,377	8,998	28,223	7,624 *	0,205	0,005 *	3,011	0,109
Amb*gen	9	5,132	4,217	19,888	1,472	0,047	0,001	5,185	0,265 **
ACG	3	59,546	22,695 **	242,872 **	18,745 **	1,684 **	0,026 **	90,474 **	1,111 **
ACE	6	15,624	15,824 **	50,275 **	3,400	0,195	0,006 **	2,514	0,232 **
ACG*amb	3	2,710	4,389	2,895	0,900	0,084	0,002	11,667	0,576 **
ACE*amb	6	4,597	3,411	29,266	1,583	0,023	0,000	0,736	0,068
Error	35	13,343	3,834	14,166	2,012	0,138	0,001	4,752	0,052
Total	76	168,25	101,500	1805,77	158,28	3,600	0,084	180,644	3,739

FV= fuente de variación; GL= grados de libertad; Amb= fecha ; Gen= genotipo; Rep=repetición; ACG= Aptitud combinatoria general; ACE= Aptitud combinatoria específica; Ton. C ext.= tonalidad de color externo; Intens. C ext.= intensidad de color externo; Ton. C int.= tonalidad de color interno; Intens. C int.= intensidad de color interno; SST= grados Brix corregidos por temperatura; Ac= acidez medida como porcentaje de ácido cítrico; SST/Ac=relación entre sólidos solubles y acidez. *,** significativo y altamente significativo al nivel de probabilidad de 0,05 y 0,01, respectivamente.

La estimación de los efectos de ACG de las variables de calidad de las 4 líneas parentales utilizadas en el cruzamiento dialélico se observan en el cuadro 9.

La línea M2 presentó un efecto alto y positivo ($p=0,01$) en el color de los frutos. Sin embargo esta línea presenta un alto efecto positivo para tonalidad de color interno (color más naranja) y negativo para intensidad de color interno. El resto de las líneas solo presentan efectos significativos en lo que se refiere a color interno, donde la línea M1 se destaca por aportar tonalidades internas más rojas e intensas ($p=0,05$) y la línea M4 por aportar tonalidad de color rojo ($p=0,01$).

Para la variable sólidos solubles se observa que existen líneas con efectos de ACG altamente significativos ($p=0,01$) positivos (M1) y negativos (M2). La línea M2 presenta un efecto positivo altamente significativo ($p=0,01$) en acidez, por lo cual esta línea tiende a reducir la relación SST/Ac. en sus combinaciones, en un promedio de $-2,511$ ($p=0,05$).

Debido a que en el cuadro 8 la variable firmeza presentó interacción $gen*amb$, se analizó por separado a esta variable en cada fecha de evaluación (amb). En el cuadro 10 se puede observar los cuadrados medios de cada una de las fuentes de variación para ambas fechas de evaluación.

El cuadro 11 muestra que solo en la segunda fecha hubo diferencias significativas entre los efectos de ACG. Las líneas M2 y M3 muestran efectos negativos (aumento de la firmeza) significativos ($p=0,05$) y altamente significativos ($p=0,01$) respectivamente, mientras que las líneas M4 y M1 muestran efectos positivos (disminución de firmeza) significativos ($p=0,05$) y altamente significativos ($p=0,01$) respectivamente.

En el cuadro 12 se presenta la estimación de los efectos de ACE para las variables de calidad del cruzamiento dialélico analizado mediante el método II, modelo I de Griffing (1956).

En lo que refiere a color, se observa que solo los cruces en los que participa la línea M4 manifiestan algún efecto por fuera de la aditividad. Es el caso de la combinación M3xM4 con efecto positivo para intensidad de color externo ($p=0,05$), la cruza M1xM4 presentó efecto positivo significativo ($p=0,05$) para tonalidad de color interno (colores más naranjas) y la cruza M2xM4 con un valor negativo y altamente significativo ($p=0,01$) de los efectos de ACE (colores más rojos).

En cuanto a la acidez, nuevamente dos combinaciones en las que interviene la línea M4 (M3xM4 y M2xM4) mostraron efectos negativos significativos ($p=0,05$) y altamente significativos ($p=0,01$) respectivamente.

En cuanto a firmeza, no se encontraron diferencias estadísticas en los efectos de la interacción ACExAmb, pero si diferencias estadísticas altamente significantes ($p=0,01$) en los efectos de ACE.

Las variables tonalidad de color externo, intensidad de color interno, sólidos solubles y la relación SS/Ac. evaluadas en el cruzamiento dialélico no presentaron efectos de ACE significativos.

Cuadro 9. Estimación de los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de 4 líneas progenitoras de tomate (*Solanum lycopersicum*) de un cruzamiento dialélico para las variables de calidad

Líneas	Ton. C ext.	Intens. C ext.	Ton. C int.	Intens. C int.	SST	Ac	SST / Ac
M1	-0,418	-0,463	-1,831 *	0,777 *	0,253 **	-0,010	1,103
M2	1,308	1,029 *	3,587 **	-1,040 **	-0,273 **	0,042 **	-2,511 *
M3	0,848	0,309	0,710	-0,008	-0,089	-0,023 *	0,711
M4	-1,739	-0,875	-2,466 **	0,271	0,109	-0,009	0,698

Ton. C ext.= tonalidad de color externo; Intens. C ext.= intensidad de color externo; Ton. C int.= tonalidad de color interno; Intens. C int.= intensidad de color interno; SST=grados Brix corregidos por temperatura; Ac= acidez medida como porcentaje de ácido cítrico; SST/Ac=relación entre sólidos solubles y Ac. *,** significativo y altamente significativo al nivel de probabilidad de 0,05 y 0,01, respectivamente.

Cuadro 10. Cuadrados medios del análisis dialélico de 4 líneas progenitoras de tomate (*Solanum lycopersicum*) de un cruzamiento dialélico para la variable firmeza en dos fechas de evaluación.

FV	GL	Firmeza 1	Firmeza 2
Repetición	2	0,14607518	0,071089
Genotipo	9	0,13605771 *	0,680052 **
ACG	3	0,07665	1,61056 **
ACE	6	0,14750 *	0,15239 *
Error	17	0,05156411	0,052843
Total	37	0,557847	2,566934

FV = fuente de variación; GL = grados de libertad; ACG = Aptitud combinatoria general; ACE= Aptitud combinatoria específica; Firmeza 1= evaluación de firmeza realizada el 27 de mayo de 2015; Firmeza 2= evaluación de firmeza realizada el 24 de junio de 2015

Cuadro 11. Estimación de los efectos de aptitud combinatoria general (ACG) de 4 líneas progenitoras de tomate (*Solanum lycopersicum*) de un cruzamiento dialélico para las variable firmeza en dos fechas de evaluación

Líneas	Firmeza 1	Firmeza 2
M1	-0,013104585	0,31208542 **
M2	-0,004942316	-0,16730625 *
M3	-0,077479467	-0,36316875 **
M4	0,09552637	0,21838958 *

Firmeza 1= evaluación de firmeza realizada el 27 de mayo de 2015; Firmeza 2= evaluación de firmeza realizada el 24 de junio de 2015

Cuadro 12. Estimación de los efectos de aptitud combinatoria específica (ACE) de 6 híbridos de tomate (*Solanum lycopersicum*) de un cruzamiento dialélico para las variables de calidad

Cruzas	Ton. C		Ton. C		Ac.	SST/Ac.	Fir.
	ext.	Intens. C ext.	int.	Intens. C int.			
M1 x M2	0.796	0.855	-2.126	-0.626	-0.099	-0.288	-0.024
M1 x M3	-0.614	-0.209	0.238	-0.270	-0.012	0.309	0.198
M1 x M4	-1.186	-0.022	4.525	-1.131	-0.160	-0.956	0.186
M2 x M4	-1.379	1.120	-7.036 *	0.500	-0.274 **	0.304	0.069
M3 x M2	0.213	-1.407 *	1.298	-0.541	0.012	-0.460	-0.076
M3 x M4	-2.950	2.922 *	-2.968	-0.519	-0.349 *	1.368	-0.519

Ton. C ext.= tonalidad de color externo; Intens. C ext.= intensidad de color externo; Ton. C int.= tonalidad de color interno; Intens. C int.= intensidad de color interno; SST= grados Brix corregidos por temperatura; Ac= acidez medida como porcentaje de ácido cítrico; SST/Ac=relación entre sólidos solubles y acidez.; Fir.= firmeza. *,** significativo y altamente significativo al nivel de probabilidad de 0,05 y 0,01, respectivamente.

4.3. HEREDABILIDAD

El estudio de la heredabilidad en sentido amplio en los híbridos mostró valores de heredabilidad alto, con excepción del RENDpl. y tonalidad de color externo que arrojaron valores medios (49% y 26% respectivamente).

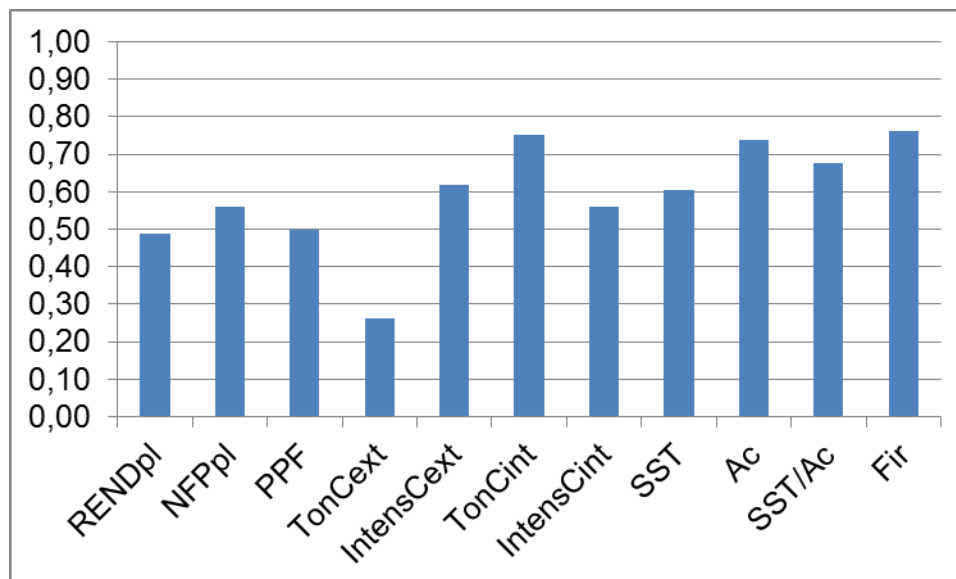


Figura 20. Heredabilidad en los híbridos de cada variable evaluada

El cuadro 13 agrupa las variables de acuerdo a una clasificación de baja ($H^2 < 0,25$), media ($0,25 < H^2 < 0,5$), alta ($0,5 < H^2 < 0,7$) y muy alta ($H^2 > 0,7$).

Cuadro 13. Clasificación de las variables según heredabilidad

Heredabilidad	Variable
Baja	--
Media	RENDpl., Ton. C ext.
Alta	NFPpl., PPF, Intens. C ext., Intens. C int., SST, SST/Ac.
Muy alta	Ton. C int., Ac., Fir.

NFPpl= número de frutos promedio por planta; RENDpl.= rendimiento por planta; PPF= peso promedio de los frutos; Ton. C ext.= tonalidad de color externo; Intens. C ext.= intensidad de color externo; Ton. C int.= tonalidad de color interno; Intens. C int.= intensidad de color interno; SST= grados Brix; Ac= acidez; SST/Ac.=relación entre sólidos solubles y acidez; Fir.=firmeza.

4.4. HETEROSIS

El cuadro 14 muestra los valores de heterosis de cada una de las combinaciones híbridas respecto al mejor de los progenitores. El cuadro 15 muestra solo las combinaciones que mostraron heterosis mayor o igual a 20% en cada variable.

Las variables rendimiento por planta y número de frutos promedio por planta mostraron heterosis positiva en todas las combinaciones realizadas, con un promedio de 28,3% y 21,9% respectivamente.

Cuatro de las seis combinaciones híbridas presentan heterosis positiva mayor al 20% para RENDpl., destacándose la combinación M3xM4 con un 65,67%. Dos de esas cuatro combinaciones (M1xM2 y M3xM4) también presentan heterosis para NFPpl.

Respecto a las variables de calidad, SS/Ac. presentó tres combinaciones (M1xM2, M1xM4 y M3xM2,) con más de 20% de heterosis respecto al mejor de sus progenitores, la heterosis observada es negativa, es decir que las combinaciones híbridas provocan un decrecimiento de esta relación con respecto a lo observado en el mejor de sus progenitores. Por otro lado firmeza presentó heterosis positiva en dos combinaciones (M1xM3 y M2xM4), provocando un decrecimiento en la firmeza con respecto al mejor progenitor.

Cuadro 14. Estimación de la heterosis promedio con respecto al mejor de sus progenitores

Cruzas	REND pl.	NFP pl.	PPF	Ton. C ext.	Intens. C ext.	Ton. C int.	Intens. C int.	SST	Ac.	SST/Ac.	Fir.
M1 x M2	21,736	4,706	14,551	3,754	-1,019	8,462	-15,969	-17,352	14,836	-28,114	12,762
M1 x M3	9,994	15,294	-3,706	0,277	-2,326	7,522	-9,738	-11,187	-7,999	-3,540	23,037
M1 x M4	35,572	50,588	-10,123	-4,659	-1,371	7,141	-7,797	-6,925	3,194	-28,062	10,706
M2 x M4	11,431	14,905	-3,473	-2,415	-2,263	1,413	1,990	-18,078	-7,841	-14,017	20,349
M3 x M2	25,296	14,905	6,746	-0,759	-5,323	4,788	-10,626	-9,854	11,613	-23,157	-11,492
M3 x M4	65,666	30,935	15,463	-3,419	3,886	-2,161	-0,717	-15,647	-15,942	8,927	-13,134

NFPpl.= número de frutos promedio por planta; RENDpl.= rendimiento por planta; PPF= peso promedio de los frutos; Ton. C ext.= tonalidad de color externo; Intens. C ext.= intensidad de color externo; Ton. C int.= tonalidad de color interno; IntenCint= intensidad de color interno; SST= grados Brix corregidos por temperatura; Ac.= acidez; SST/Ac.=relación entre sólidos solubles y acidez; Fir.=firmeza.

Cuadro 15. Combinaciones híbridas que presentan más de 20% de heterosis respecto al mejor de sus progenitores para las variables estudiadas

Variable	Combinación
RENDpl.	M1xM2, M1xM4, M3xM2, M3xM4
NFPpl.	M1xM4, M3xM4
SST/Ac.	M1xM2, M1xM4, M3xM2,
Fir.	M1xM3, M2xM4

NFPpl.= número de frutos promedio por planta; RENDpl.= rendimiento por planta; SST/Ac.=relación entre sólidos solubles y acidez; Fir.= firmeza.

4.5. COMPARACIÓN DE MATERIALES CON RESPECTO A HÍBRIDOS DE REFERENCIA

4.5.1. Variables productivas

En el cuadro 16, se presentan el rendimiento por planta, el peso medio de los frutos y el número de frutos promedio por planta de las cuatro líneas progenitoras, sus seis combinaciones híbridas, y los cuatro híbridos provenientes del mismo programa de mejoramiento y dos híbridos comerciales (Torry y Elpida) incluidos como referencia.

El RENDpl. la línea M3 se diferenció en forma significativa ($p=0,05$) de los materiales comerciales y del híbrido M13 de referencia, presentando menor rendimiento. Las líneas M3 y M4 se diferencian de las combinaciones híbridas con mayor rendimiento (M1xM2, M1xM4 y M3xM2). Ninguna de las combinaciones híbridas obtenidas se diferenció en términos estadístico de los materiales comerciales y de los híbridos de referencia.

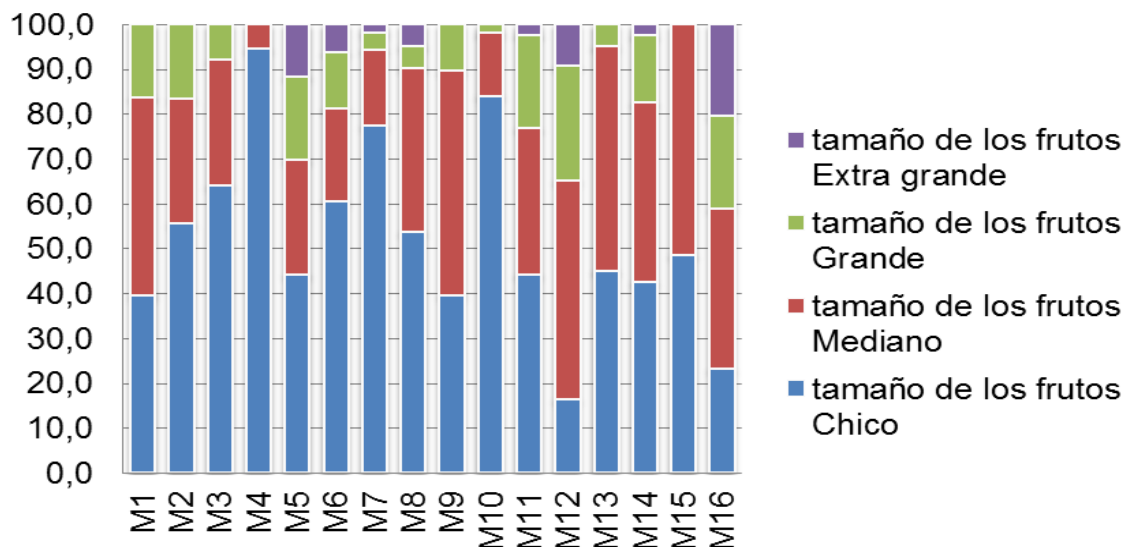
Las combinaciones M1xM2 y M1xM4 presentaron el mismo tamaño de fruto y NFPpl que los materiales comerciales y de los híbridos de referencia. Sin embargo la combinación M1xM4 obtuvo un alto número de fruta por planta (alto cuajado), disminuyendo el tamaño promedio de fruta que fue significativamente menor al del híbrido comercial "Torry". En la figura 21 muestra la distribución de calibres de cada material, donde es posible observar la misma tendencia. Por otro lado, el cultivar el Torry fue el tratamiento que mostró los porcentajes más altos de fruta de tamaño medio y grande.

Para la gran mayoría de los materiales la categoría tamaño de fruto extra grande fue mínima, y en muchos casos no existe. Por otro lado para la gran mayoría de los materiales el tamaño de fruta chico fue el que presentó mayor porcentaje.

Cuadro 16. Comparación de medias de cuatro líneas de tomate y sus seis cruzas con las medias de los dos híbridos comerciales y de los cuatro híbridos provenientes del mismo programa de mejoramiento, para variables productivas analizadas con la prueba Tukey

Trat	RENDpl.	PPF	NFPpl.
M1	2,669 abc	0,188 bcde	14,167 bcd
M2	2,603 abc	0,189 bcde	14,000 bcd
M3	1,595 c	0,154 de	8,917 d
M4	1,639 bc	0,141 e	11,583 bcd
M1xM2	3,249 a	0,217 abc	14,833 abcd
M1xM3	2,935 abc	0,181 bcde	16,333 abc
M1xM4	3,618 a	0,169 cde	21,333 a
M2xM4	2,900 abc	0,183 bcde	16,083 abc
M3xM2	3,261 a	0,202 abcd	16,083 abc
M3xM4	2,714 abc	0,178 bcde	15,167 abcd
Elpida	3,167 ab	0,201 abcd	15,333 abcd
Torry	3,195 ab	0,225 ab	14,083 bcd
M13	3,283 a	0,181 bcde	18,417 ab
M14	2,624 abc	0,210 abc	12,917 bcd
M15	2,884 abc	0,196 abcd	14,833 abcd
M16	2,680 abc	0,246 a	11,167 cd

NFPpl= número de frutos promedio por planta; RENDpl.= rendimiento por planta; PPF= peso promedio de los frutos. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre medias.



M5= M1xM2; M6= M1xM3; M7= M1xM4; M8= M2xM4; M9= M3xM2; M10=M3xM4; M11= Elpida; M12= Torry

Figura 21. Porcentajes de cada tamaño de fruto

4.5.2. Variables de calidad

En el cuadro 17 se observan la comparación de medias de todos los genotipos mediante la prueba Tukey al 0,05 de probabilidad para las variables de calidad.

En cuanto al color externo, entre las líneas padres y sus cruzas no se encuentran diferencias significativas en lo que refiere a la tonalidad, en cambio se han encontrado diferencias con el híbrido Elpida que presenta una coloración más roja (valores altos de tonalidad de color externo). En cuanto a intensidad, se observa que la línea M4 es la que presenta los valores más bajos (menos intensidad) y las combinaciones M1xM2, M3xM4 y la línea M2 los valores más altos, que a su vez no se diferencian en forma significativa del híbrido M15 y los cultivares comerciales utilizados como referencia.

Para el color interno, la línea M2 se destaca por presentar colores más cercanos al naranja asociados con baja intensidad de color, un padrón similar puede observarse en el cultivar comercial Torry. Las líneas M1 y M4 y la combinación M3xM4 presentan las tonalidades más rojas (valores más bajos), diferenciándose del cultivar Torry pero no del cultivar Elpida, con el que también presentan la misma intensidad de color interno. Los híbridos de referencia M15 y M16 presentan alta tonalidad de color interno y baja intensidad de color interno, comportándose como el peor material para la variable color interno de fruta.

En lo que respecta a la variable sólidos solubles, dentro de las cuatro líneas parentales evaluadas observamos que las líneas M1 y M4 presentan el mayor valor. Dentro de las combinaciones híbridas, M1xM3 y M1xM4 presentan resultados no diferenciables con las mejores líneas y los híbridos de referencia tanto los comerciales como los provenientes del mismo programa de mejoramiento.

En lo que respecta a la acidez, la línea M2 presenta los valores más altos, que en conjunto con el bajo contenido de sólidos solubles, hacen que la relación SS/Ac. sea la más baja, lo que se relaciona con un sabor deficiente. Por otro lado, la línea M1 presenta la menor acidez y mayor contenido de sólidos solubles, causando una alta relación SS/Ac., no diferenciándose de las cruzas M1xM3, M1xM4 y M3xM4, ni tampoco de los cultivares híbridos de referencia con excepción de los materiales M15 y M16.

Como en el cuadro 8 la variable firmeza había dado interacción genotipo por ambiente, se realizó la comparación de medias de todos los tratamientos en las dos fechas de evaluación (cuadro 18).

El genotipo M4 no ha cambiado su ranking en ambas fechas, presentando el mayor valor, por lo que se destaca como el genotipo con menor firmeza en esta evaluación. Por otro lado el genotipo M3 el cual en la fecha 1 presentaba una firmeza sin diferencias significativas con el genotipo M4, en la fecha 2 presentó diferencias altamente significativas, siendo el material con niveles más altos de firmeza.

La evaluación de los cultivares comerciales coincide con las observaciones de campo, donde, Torry presenta mayor firmeza que Elpida. La línea M3 (mayor firmeza) no se diferencia del híbrido comercial Torry ni del material M16 de referencia. En cambio la línea M4 (menor firmeza) no se diferencia del cultivar comercial Elpida y de los híbridos de referencia M13, M14 y M15.

Las mejores combinaciones para la variable firmeza son M3xM2 y M3xM4, ambas cruzas presentaron mejores valores para esta variable que el testigo comercial Elpida, pero no demostraron diferencias con Torry. Las cruzas M1xM3 y M1xM4 no se diferencian del cultivar Elpida.

Cuadro 17. Comparación de medias de cuatro líneas de tomate y sus seis cruzas con las medias de los dos híbridos comerciales y de los cuatro híbridos provenientes del mismo programa de mejoramiento, para las variables de calidad analizadas con la prueba Tukey

Trat.	Ton. C ext.	Intens. C ext.	Ton. C int.	Intens. C int.	SST/Ac.	Ac.	SST/Ac.
M1	53,823 ab	31,615 abcde	54,469 d	22,166 a	4,380 a	0,285 cd	15,539 a
M2	56,958 a	34,628 a	70,555 a	17,853 bcde	3,373 E	0,420 a	8,065 e
M3	57,152 a	32,949 ab	61,851 abcd	20,075 abc	3,762 bcde	0,293 cd	13,580 abcd
M4	53,831 ab	28,334 e	56,666 d	19,279 abcde	4,250 ab	0,329 bc	13,466 abcd
M1xM2	55,843 a	34,275 a	59,079 bcd	18,710 bcde	3,620 cde	0,327 bc	11,170 cde
M1xM3	53,972 ab	32,491 abcd	58,567 cd	20,097 abc	3,890 abcde	0,262 cd	14,989 abc
M1xM4	51,315 ab	31,181 abcde	58,359 cd	20,530 ab	4,077 abcd	0,294 cd	14,178 abcd
M2xM4	52,531 ab	33,844 ab	57,467 cd	19,664 abcde	3,482 de	0,303 cd	11,578 bcde
M3xM2	56,526 a	32,784 abc	65,044 abcd	18,011 bcde	3,388 E	0,322 bc	10,606 de
M3xM4	51,991 ab	34,557 a	55,441 d	20,008 abcd	3,585 cde	0,243 d	15,034 ab
Elpida	48,024 b	31,040 abcde	58,679 cd	20,221 abc	4,177 abc	0,311 bcd	13,666 abcd
Torry	53,390 ab	31,962 abcde	68,162 abc	18,356 bcde	3,788 abcde	0,274 cd	14,189 abcd
M13	54,150 ab	28,503 de	62,477 abcd	17,608 bcde	4,103 abc	0,325 bc	12,663 abcd
M14	57,657 a	28,736 cde	70,171 ab	16,957 e	3,930 abcde	0,308 cd	12,814 abcd
M15	54,979 a	34,743 a	65,197 abcd	16,997 de	3,743 bcde	0,324 bc	11,570 bcde
M16	55,614 a	30,077 bcde	65,458 abcd	17,369 cde	3,957 abcde	0,381 ab	10,524 de

Ton. C ext.= tonalidad de color externo; Intens. C ext.= intensidad de color externo; Ton. C int.= tonalidad de color interno; Intens. C int.= intensidad de color interno; SST= grados Brix corregidos por temperatura; Ac.= acidez medida como porcentaje de ácido cítrico; SST/Ac.=relación entre sólidos solubles y acidez. Letras diferentes indican diferencias significativas (P<0,05) entre medias.

Cuadro 18. Comparación de medias de cuatro líneas de tomate y sus seis cruzas con las medias de los dos híbridos comerciales y de los cuatro híbridos provenientes del mismo programa de mejoramiento, para la variable de firmeza en ambas fechas de evaluación analizadas con la prueba Tukey

Trat.	Firmeza 1	Firmeza 2
M1	1,486 ab	2,149 abc
M2	1,665 ab	1,417 def
M3	1,844 ab	1,171 f
M4	1,996 a	2,494 a
M1xM2	1,575 ab	1,900 abcde
M1xM3	1,598 ab	2,032 abcd
M1xM4	1,584 ab	2,439 ab
M2xM4	1,768 ab	1,941 abcde
M3xM2	1,267 b	1,344 ef
M3xM4	1,329 b	1,271 ef
Elpida	1,799 ab	2,390 ab
Torry	1,359 ab	1,682 cdef
M13	1,804 ab	2,381 ab
M14	1,334 b	1,905 abcde
M15	1,621 ab	1,915 abcde
M16	1,412 ab	1,810 bcdef

Firmeza 1= evaluación de firmeza realizada el 27 de mayo de 2015; Firmeza 2= evaluación de firmeza realizada el 24 de junio de 2015. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$) entre medias.

5. DISCUSIÓN

5.1. VARIABLES PRODUCTIVAS

Debido a que la ACG fue altamente significativa ($p=0.01$) para la variable peso promedio de fruto y no significativas para las variables rendimiento por planta y número de fruto promedio por planta, se puede ver que la variabilidad presentada se atribuye a la varianza genética que presentan los progenitores de estas cruzas, lo que lleva a la identificación de genotipos con un mayor tamaño de fruto.

El RENDpl. estuvo explicado por el número de frutos promedio por planta, ambos con un fuerte efecto de ACE, por lo tanto de factores genéticos no aditivos. Por lo que se puede explotar la heterosis, lo cual es ventajoso para realizar mejoramiento por hibridación. Esto coincide con el alto porcentaje de heterosis observado en ambas variables en la mayoría de las combinaciones, destacándose la combinación M3xM4 que presenta un incremento del 65% respecto al mejor padre. Esto coincide con lo reportado por Le-Minh-Hong (1992), donde se plantea que la heterosis generalmente es mayor para la variable rendimiento que para las variables que lo componen, y también lo reportado por Martínez et al. (1989) quienes llegaron a los mismos resultados de que el carácter número de frutos promedio por planta presentó heterosis promedio positiva y alta. De esta forma queda en evidencia una de las ventajas asociadas al mejoramiento genético de tomate por cultivares híbridos.

El peso promedio de fruta no presentó efectos de ACE, pero sí de ACG. Esto quiere decir que, para esta población, los efectos genéticos aditivos explican en mayor medida el peso de los frutos de cada combinación. Esto explica el bajo porcentaje de heterosis observado para esta variable. A su vez no hubo correlación entre los efectos de ACG para peso promedio de los frutos y el número promedio de frutos por planta, lo que indica que en esta población sería posible seleccionar líneas que aportan tanto en número de fruto como en tamaño. Por lo tanto, para esta variable la selección de líneas con alto peso de fruto es la mejor estrategia para luego generar combinaciones híbridas de alto mayor tamaño de fruta (mayor peso promedio de fruta), ya que si seleccionamos por peso de fruto, no causamos un decremento del rendimiento, ni en el número de frutos. Como se puede observar en el cuadro 6, un ejemplo sería la línea M1, única que presentó efectos altos y positivos para las tres variables evaluadas de productividad, indicando que es una buena fuente de germoplasma para desarrollar programas futuros de mejoramiento por productividad.

El material M1xM4 no presentó la mejor estimación de heterosis, pero sí el mejor rendimiento comparado al total de las cruzas evaluadas. Esto se debió a que el progenitor M1 aportó los efectos aditivos positivos que influyeron para que se expresara mejor el rendimiento. Por otro lado el progenitor M4 también aporta al híbrido los efectos positivos para mejorar la cantidad de frutos por planta, aunque este padre aporta efectos negativo para la variable peso promedio de fruto, afectando negativamente el rendimiento. Por lo que el alto rendimiento de un híbrido puede estar dado por la suma de los efectos aditivos de los genes de los dos padres, o por los efectos de interacción entre los alelos dominantes y recesivos de cada padre (Falconer, 1981).

El estudio de la heredabilidad en los caracteres de productividad evaluados en los híbridos mostró que con excepción del RENDpl. (49%), el resto de las variables evaluadas expresaron valores de heredabilidad altos (cuadro 13). Los valores de heredabilidad para el carácter RENDpl. coinciden con lo reportado por Rodríguez et al. (2008) que señalan que el rendimiento es un carácter muy influenciado por el ambiente, y la heredabilidad no es una propiedad del carácter únicamente, sino de toda la población y al efecto ambiental al que están sujetos los individuos, por lo que los resultados de heredabilidad obtenidos para rendimiento eran los esperados.

El carácter rendimiento presenta alta heterosis y baja heredabilidad lo que indica el efecto de los genes aditivos es bajo para el carácter, por lo que al momento de realizar hibridación no es conveniente seleccionar líneas por esta variable, y también corrobora la alta influencia del ambiente.

Esto significa que, a la hora de seleccionar por rendimiento para esta población y condiciones de ensayo, debemos tener en cuenta el efecto ambiente, con diseños experimentales que permitan distinguir los mejores genotipos en forma eficiente.

5.2. VARIABLES DE CALIDAD

Salvo para tonalidad de color externo, el resto de las variables de calidad evaluadas presentaron efectos significativos de ACG, debido a que las líneas usadas eran muy parecidas entre sí para la variable anteriormente nombrada. Las variables intensidad de color interno, tonalidad de color interno, acidez y firmeza presentaron efectos significativos de ACE. Para todas las variables, los efectos de ACG son mayores que los de ACE, por lo que los efectos aditivos son los más importantes y los que explican en mayor medida el comportamiento final de las combinaciones. Esto explica el bajo porcentaje de

heterosis obtenido para la mayoría de las variables, con excepción de la relación SS/Ac. También explica que la heterosis con respecto al mejor padre tenga en su mayoría signo negativo, ya que el comportamiento del híbrido para variables de efecto aditivo es intermedio respecto a la de los dos padres.

Por lo que para las variables de calidad evaluadas en este trabajo, la hibridación no se ve favorecida con la heterosis, debido al bajo efecto de los genes de dominancia y epistasis, pero sí se ve favorecida la complementación de efectos aditivos.

Algunas variables presentaron efecto significativo en la fecha de medición. Es posible que la fecha más tardía (peores condiciones de luz y temperatura) tenga efectos negativos sobre el color interno, aumento de la acidez y disminución de SS/Ac. En el caso de firmeza, el estado de madurez algo avanzado de los frutos al hacer la primera medición pudo haber homogeneizado los tratamientos, que para la segunda medición si mostraron claras diferencias.

El color externo de los fruto se determinó mediante la tonalidad e intensidad de color externo. En lo que se refiere a tonalidad del color externo la heredabilidad presentó un valor bajo, lo que indica que el efecto de los genes aditivos es bajo para el carácter y altamente influenciado por el ambiente (figura 20). La heterosis para este carácter es negativa para todos los híbridos con excepción de las cruza M1xM2 y M1xM3, lo que indica que se mejoró la tonalidad del color en los híbridos con respecto a los progenitores. Por otro lado el carácter intensidad de color externo presenta heredabilidad alta, por lo que influyen más los genes aditivos que el ambiente. El híbrido M10 fue el único que presentó heterosis positiva para esta variable, mejorando la misma.

Para la variable color interno de fruto se evaluaron los mismos caracteres que para color externo. El carácter tonalidad de color interno presentó alta heredabilidad, por lo que el ambiente tiene poca influencia, dependiendo más de los genes aditivos de los padres involucrados en cada cruza. Para el carácter intensidad de color interno, sucede lo mismo que con el carácter tonalidad.

Con respecto a la heredabilidad, solo la variable tonalidad de color externo presentó un valor de 0,26 considerándose como medio (entre 25-50%) en este trabajo. Esto estaría explicando que para esta población, el ambiente tiene un marcado efecto en la determinación de este tipo de variables. Para el resto de las variables la heredabilidad fue considerada alta y muy alta. Esto indica que el trabajo de selección fenotípica de líneas es muy importante para el caso de variables con efecto aditivo, el que puede verse simplificado al no tener un marcado efecto ambiental sobre el genotipo.

Por otro lado, dentro de los efectos aditivos es difícil encontrar una línea que aporte todos los efectos favorables que se buscan.

5.3. COMPARACIÓN CON MATERIALES DE REFERENCIA

Los cultivares comerciales utilizados como referencia en este trabajo (Elpida y Torry) mostraron un desempeño esperable de acuerdo a lo observado en ambientes productivos comerciales, tanto en las variables productivas como en las de calidad de fruta. Bajo el ambiente de este estudio, Elpida mostró una tendencia de coloraciones externas e internas más atractivas, con tonalidades más cercanas al rojo (valores de tonalidad de color externo más bajos) e intensas (valores de intensidad de color externo más alto). Torry mostro una tendencia a colores externos con tonalidades más naranjas y un nivel de firmeza mayor comparado con Elpida.

Las líneas M3 y M4 presentan menor rendimiento que los materiales comerciales y del híbrido M13 utilizado como referencia en este estudio. Sin embargo, las combinaciones híbridas expresan heterosis y consiguen rendimientos competitivos con los cultivares comerciales.

En lo que se refiere al peso promedio de los frutos, la línea M4 presentó el menor peso, predominando el tamaño de fruta chico (figura 21), donde más del 90% de los frutos cosechados presentan dicho tamaño.

El tamaño de fruta puede ser uno de los aspectos más críticos de esta población. Si bien las combinaciones M1xM2 y M3xM2 presentan el mismo peso promedio de fruto y número de frutos por planta que los materiales comerciales de referencia, en la figura 21 se observa que ninguna de las combinaciones alcanza los porcentajes de fruta de calibre medio y grande que presenta el cultivar Torry.

Dado el carácter aditivo que ha mostrado la variable tamaño de fruta, sería necesario seleccionar y utilizar líneas de alto peso medio de fruto para generar combinaciones competitivas.

Con respecto a las variables de calidad analizadas, las líneas seleccionadas mostraron la variabilidad esperada. En este estudio, ninguna de las líneas se mostró competitiva con la totalidad de las variables analizadas. Por ejemplo, la línea M1, con buenos valores de color externo, color interno y relación SS/Ac. muestra limitantes en la firmeza. Por otro lado, las líneas M2 y M3 presentan mayor firmeza, pero muestran alguna limitante en coloración y/o relación SS/Ac.

Cuando analizamos las combinaciones híbridas, observamos que sería posible complementar caracteres y generar un material más competitivo desde el punto de vista de calidad, atenuando las limitantes puntuales manifestadas por cada línea. Por ejemplo, las combinaciones M3xM4 y M1xM3 muestran muy buenos valores en todos los atributos de calidad analizados, superando o al menos igualando a los híbridos de referencia tanto los comerciales como los provenientes del mismo programa de mejoramiento. Sin embargo, estas combinaciones presentan una tendencia a generar mayores porcentajes de frutas de calibres pequeños en relación a los cultivares de referencia.

Por otro lado, la combinación M3xM2 presenta aptitud productiva competitiva (incluyendo el tamaño de fruta), pero posee coloración externa e interna deficiente, además baja relación SS/Ac. que se relaciona con un sabor poco agradable. Tomando en cuenta la baja heredabilidad que mostro la tonalidad del color externo en este trabajo, sería conveniente observar el desempeño de este material en otras condiciones ambientales (ej.: campo, ciclo de primavera en invernáculo), con el objetivo de brindar un mejor ambiente de maduración de fruta esperando tener una mejora para estas variables, esta medida se puede llevar a cabo debido a que según Rodríguez et al. (2008) la heredabilidad se aplica solo a la población y el ambiente en que se estimó.

De los materiales aquí evaluados, la combinación M1xM2 es la que presenta mejor combinación de atributos productivos y de calidad de fruta, superando o igualando en las condiciones de este ensayo a los materiales comerciales y los híbridos utilizados de referencia.

Hay que tener presente que los resultados obtenidos en este ensayo son de un ciclo corto de otoño, donde solamente se evaluaron cinco racimos de cada planta, por lo que, para tener una evaluación y comparación agronómica más precisa de su comportamiento, lo recomendable es evaluar el comportamiento de los materiales en un ciclo largo, o en un ciclo corto de primavera, debido a que algunos materiales pueden tener un comportamiento diferente según el ciclo en que se estén evaluando, principalmente en el rendimiento que es altamente influenciado por el ambiente.

Por otro lado, se deberían hacer evaluaciones agronómicas, como presencia de hombros verdes en los frutos, presencia y porcentaje de rajado de fruta, resistencia a enfermedades foliares, número de frutos por racimo, y cantidad de racimos por planta; para poder comparar completamente a estos materiales con los híbridos comerciales de referencia.

6. CONCLUSIONES

Dentro de las variables productivas, el peso promedio de los frutos fue determinado por efectos de ACG (aditivos), mientras que rendimiento y número de fruto por planta se determinaron principalmente por efectos de ACE (no aditivos).

El RENDpl. fue explicado en mayor medida por el número de frutos por planta. Los efectos aditivos para número de fruto por planta y peso medio de fruto no están correlacionados, por lo que sería posible seleccionar líneas con efectos positivos para ambas variables.

Las variables de calidad se determinaron principalmente por efectos de ACG, los cuales fueron mayores a los de ACE, indicando que la acción génica aditiva es la que tiene mayor participación en la manifestación genética de estos caracteres. Para estas variables, la estrategia de mejoramiento más efectiva sería la selección de líneas progenitoras que acumulen efectos favorables.

Valores importantes de heterosis o vigor híbrido se observaron en las variables rendimiento y número de fruta por planta. Esto se manifiesta en una ventaja a la hora de realizar mejoramiento genético de tomate por cultivares híbridos. La respuesta en vigor híbrido se expresó en mejoramiento de la calidad, principalmente en el carácter firmeza.

En lo que se refiere a la heredabilidad, todas las variables presentaron valores elevados, con excepción de RENDpl. y tonalidad de color externo que presentaron valores medios. Esto implica que a la hora de seleccionar líneas o combinaciones híbridas para estas características de heredabilidad media, debemos tener presente el efecto ambiental que estará incidiendo en el fenotipo. Para eso, se recomiendan diseños experimentales que puedan identificar esta fuente de variación.

La línea M1 se presenta como una fuente de germoplasma muy interesante para desarrollar programas futuros de mejoramiento genético de tomate, ya que acumula efectos aditivos favorables en todos los componentes productivos y de calidad de fruta evaluados en este trabajo, a excepción de la variable firmeza.

Dentro de las condiciones de este ensayo, fue posible la identificación de nuevas combinaciones híbridas competitivas con cultivares de referencia en aspectos productivos y de calidad de fruta.

Las combinaciones M3xM4 y M1xM3 expresaron muy buenas características de calidad en todas las variables evaluadas, igualando o superando a los cultivares de referencia. Si bien alcanzaron buenos valores de RENDpl., su limitante podría estar en el porcentaje elevado de frutas de calibres chicos, también manifestado por un bajo peso promedio de los frutos.

La combinación M1xM2 es la única que presenta la mejor relación de atributos productivos y de calidad de fruta en las condiciones de este ensayo, no diferenciándose estadísticamente ningún aspecto de las mejores características de los cultivares comerciales y de los otros cuatro híbridos utilizados de referencia en las condiciones de este ensayo.

7. RESUMEN

El presente trabajo fue realizado entre los meses de enero y julio de 2015 en la Estación Experimental Salto Grande del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, situada a 31° 16' 21,2" latitud Sur y 57° 53' 30,3" longitud W, ubicada en el departamento de Salto, Uruguay. Los objetivos generales de dicho trabajo son determinar los efectos genéticos mediante el análisis de la aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE) de cuatro líneas de tomate de mesa y sus cruzas en características agronómicas importantes de rendimiento y calidad, además de estimar los efectos de heterosis, y de heredabilidad de cada variable evaluada en los híbridos. El material genético estuvo conformado por cuatro líneas puras (F8) de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) de mesa redondo (M1, M2, M3 y M4) provenientes del proyecto de mejoramiento genético de tomate de INIA y sus correspondientes híbridos F1 originados a partir de un cruzamiento dialélico sin incluir los recíprocos, también se incluyeron seis testigos de los cuales dos son híbridos comerciales (Torry y Elpida) y los restantes son híbridos preliminares del mismo programa de mejoramiento (M13, M14, M15 y M16). Se aleatorizaron todos los materiales (tratamientos) en un diseño de 3 bloques completos al azar, cada tratamiento estaban dispuestos en parcelas de 8 plantas a una distancia de 25 cm entre plantas en fila simple. Las características agronómicas que fueron evaluadas en cada genotipo fueron las siguientes: número de fruto promedio por planta, peso promedio del fruto, rendimiento por planta, color externo e interno de fruta (tonalidad e intensidad), relación entre sólidos solubles y acidez (SS/Ac), y firmeza. En los cuadrados medios del análisis dialélico se encontraron diferencias altamente significativas para los efectos de ACG para casi todos los caracteres a excepción de las variables rendimiento y número de fruto por planta que no presentaron diferencias significativas, y de tonalidad de color externo que no presentó diferencias estadísticas para ninguna fuente de variación. En los efectos de ACE se presentaron diferencias altamente significativas para número de fruto promedio y rendimiento por planta, intensidad de color externo, intensidad de color interno y acidez, para el resto de las variables no hubieron diferencias estadísticas. La única variable que presentó interacción genotipo por ambiente (fecha de evaluación) fue la variable Firmeza por lo que se la analizó por separado, dando como resultados ACG altamente significativo en la segunda fecha y no significativo en la primer fecha, por el contrario la ACE es estadísticamente significativa en ambas fechas. La heredabilidad de los caracteres fue alta (mayor al 50%) para casi todas las variables evaluadas con excepción del rendimiento por planta y Tonalidad de color externo que presentaron valores medios. Las variables rendimiento y número de fruto por planta mostraron heterosis positiva mejorando el carácter de las mismas en todas las combinaciones realizadas, en

cambio la variable sólidos solubles fue la única que presentó heterosis negativa desmejorando el carácter de está en todas las combinaciones híbridas, por lo que las cruas resultaron peores con respecto a su mejor progenitor. Como resultado de la evaluación fue posible la identificación de combinaciones híbridas de similares características a los testigos comerciales, siendo competitivos tanto en los aspectos productivos como de calidad de fruta. La combinación M1xM2 es la única que presenta la mejor relación de atributos productivos y de calidad de fruta en las condiciones de este ensayo, no diferenciándose estadísticamente ningún aspecto de las mejores características de los cultivares comerciales y de los otros cuatro híbridos utilizados de referencia en las condiciones de este ensayo.

Palabras clave: *Solanum lycopersicum* L.; Efectos genéticos; Aptitud combinatoria general; Aptitud combinatoria específica; Heterosis; Heredabilidad; Componentes de rendimiento; Componentes de calidad; Cruzamientos dialélicos.

8. SUMMARY

The present work was developed from January to July 2015 at the experimental station of Salto Grande which belongs to the Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA), located at 31° 16 ' 21.2 ' South latitude and 57° 53 ' 30.3 " W longitude in Salto, Uruguay. The general objectives of the work mentioned above are to determine the genetic effects in the analysis of the general combining (GCA) and specific combining ability (SCA) within four lines of ordinary tomatoes and their crosses. Moreover, the characteristics of performance and quality, as well as the effects of heterosis and the inheritance provided by each variable observed in the hybrids will be also taken into account. The genetic material was made up by four (M1, M2, M2 and M4) pure (F8) lines of tomatoes (*Solanum lycopersicum* L.) which were round and derived from the genetic improvement project (based on tomatoes) developed by INIA. Furthermore, the hybrids derived from the lines were originated from a diallel crosses which did not include the reciprocal. Also, six witnesses were included from which, two of these are commercial hybrids (Torry and Elpida) and the remaining are preliminary hybrids (M13, M14, M15 and M16) from the same improvement project. All the material (treatments) were randomized into three complete blocks design, and at the same time each treatments was set in plots made up by eight plants which were separated from each other by a distance of 25 cm. The agronomic characteristics that were evaluated in every genotype resulted in the following ones: the average number of fruit per plant; the average weight of the fruit; the yield per plant; the exterior and interior color of the fruit; and the relationship between the soluble solids and the acidity, and firmness. Highly significant differences were found in the mean squares of the diallel analysis regarding the effects of GCA in almost all the characters except for the variables yield per plant, average number of fruit per plant did not show significant differences, external color therefore did not presented any statistic differences to any variation source. Regarding the effects of ACE, highly significant differences were observed for the average number of fruit and yield per plant, intensity of external and internal color and acidity. There were no statistic differences observed in the remaining variables. The only variable which presented genotype interaction with the environment (date of evaluation) was the variable firmness for this was analyzed separately showing results like highly significant effects of GCA in the second date of evaluation and not significant effects in the first date. However, the effects of SCA were statistically significant in both dates of evaluation. Related to the heritability of the characters it can be said that this was high (more than 50%) to almost all the variables evaluated with the exception of yield per plant and tonality of external color which presented mean values. The variables yield and average number of fruit per

plant showed positive heterosis improving their character in all the performed combinations. However, the only variable which presented negative heterosis disfavoring the character soluble solids in all the hybrid combinations, as a result, the crosses were worse in relation to their best parent. As a result of the evaluation, the identification of hybrid combinations with similar characteristics to commercial checks was achieved, and these proved to be competitive in both areas, the production and the quality aspects of the fruit. The M1xM2 combination is the only one that presents the best value of productive attributes and fruit quality under the conditions of this trial; not showing any statistic differences connected with the best characteristics of the commercial cultivators and the other four hybrids used as a reference within this trial.

Key words: *Solanum lycopersicum* L.; Genetic effects; General combining ability; Specific combining ability; Heterosis; Heritability; Yield components; Quality components; Diallel crosses.

9. BIBLIOGRAFÍA

1. Aldabe Dini, L. 2000. Producción de hortalizas en Uruguay. Montevideo, Epsilon. 269 p.
2. Arruabarrena, A.; González Arcos, M.; Rubio, L.; Giménez, G. 2015. Selección asistida por marcadores moleculares en el mejoramiento genético de tomate. Biotecnología para el sector productivo. Revista INIA. no. 40: 43-46.
3. Bai, Y.; Lindhout, P. 2007. Domestication and breeding of tomatoes; what have we gained and what can we gain in the future?. *Annals of Botany*. 100:1085-1094.
4. Cardellino, R.; Rovira, J. 1987. Mejoramiento genético animal. Montevideo, Hemisferio Sur. 253 p.
5. De La Cruz Lázaro, E.; Rodríguez Herrera, S. A.; Estrada Botello, M. A.; Mendoza Palacios, J. D.; Brito Manzano, N. P. 2005. Análisis dialéctico de líneas de maíz QPM para características forrajeras. *Universidad y Ciencia*. 21(41):19-26.
6. _____.; Castañón Najera, G.; Brito Manzano, N.P.; Gómez Vázquez, A.; Robledo Torres, V.; Lozano del Río, A.J. 2010. Heterosis y aptitud combinatoria de poblaciones de maíz tropical. *Revista internacional de Botánica Experimental*. 79: 11-17.
7. De la Rosa, A.; De León, H.; Martínez, G.; Rincón, F. 2000. Heterosis, habilidad combinatoria y diversidad genética en híbridos comerciales de maíz (*Zea mays L.*). *Agronomía Mesoamericana*. 11(1): 113-122.
8. Diez, M. J.; Nuez, F. 2008. Tomato. In: Prohens, J.; Nuez, F. eds. *Handbook of plant breeding*. s.l., Springer. pp. 249-323.
9. Dogliotti, S.; Colnago, P.; Galván, G.; Aldabe, L. 2011. Bases fisiológicas del crecimiento y desarrollo de los principales cultivos hortícolas. Montevideo, Facultad de Agronomía. 85 p.
10. Duvick, D. N. 1999. Commercial strategies for exploitation of heterosis. In: Coors, J. D.; Pandey, S. eds. *Genetics and exploitation of heterosis in crops*. Madison, Wisconsin, ASA. pp. 295-304.

11. Emmatty, D. A. 2006. Mejoramiento genético de tomate; pasado, presente y futuro. *In*: Seminario Internacional Producción de Tomate para procesamiento (1°. , 2006, Santiago, Chile). Actas. INIA. Series Actas. 32:9-16.
12. Falconer, D. S. 1981. Introducción a la genética cuantitativa. 12^a. imp. México, CECSA. 430 p.
13. FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations, IT). 2014. FAOSTAT; tomato production statistic. (en línea). Rome. s.p. Consultado 8 ene. 2015. Disponible en <http://faostat.fao.org/site/DesktopDefault.aspx?PageID=339&lang=es>
14. Giménez, G.; González Arcos, M.; Rodríguez, G.; Vicente, E.; Vilaró, F. 2014. Catálogo de cultivares hortícolas 2014. Montevideo, INIA. 71 p.
15. González Arcos, M. 2005. La cadena agroindustrial del tomate; el caso Valentín Martínez & Cía. SA. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 118 p.
16. _____.; Manzioni, A.; Arruabarrena, A.; Bologna, F.; Rubio, L.; Vicente, E. 2013. Mejoramiento genético de tomate bajo invernadero; en busca de adaptación y calidad para la zona norte de Uruguay. *In*: Congreso Argentino de Horticultura ASAHO (36°. , 2013, Tucumán). Libro de resúmenes. Tucumán, Argentina, s.e. p. 287.
17. Grandillo, S.; Zamir, D.; Tanksley, S. D. 1999. Genetic improvement of processing tomatoes; a 20 years perspective. *Euphytica*. 110: 85-97.
18. Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal Biological Sciences*. 9:463-493.
19. Guerra Zitlalapa, L. 2010. Estimación de aptitud combinatoria general, aptitud combinatoria específica y heterosis en siete líneas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.). Tesis Maestro en Ciencias en Fitomejoramiento. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro". 54 p.
20. Hoegemeyer, T. C.; Hallauer, A. R. 1976. Selection among and within full-sib families to develop single-crosses of maize. *Crop Science*. 16(1): 76-81.

21. Jiménez-Avendaño, J.; Carrillo-Rodríguez, J.; Chávez-Servia, J. 2011. Heterosis entre seis líneas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.), en invernadero. (en línea). San Luis Potosí, México, s.e. 7 p. Consultado 3 sep. 2015. Disponible en [http://www.researchgate.net/publication/230852151_Heterosis_entre_seis_lineas_de_tomate_\(Solanum_lycopersicum_L.\)_en_invernadero](http://www.researchgate.net/publication/230852151_Heterosis_entre_seis_lineas_de_tomate_(Solanum_lycopersicum_L.)_en_invernadero)
22. Le-Minh-Hong, M. C. 1992. Selección de progenitores para el mejoramiento genético de tomate en siembras fuera de época. Tesis de maestría. La Habana, Cuba. INCA. 82 p.
23. Klug, W.; Cummings, M.; Spenser, C. 2006. Conceptos de genética. 8ª. ed. Madrid, España, Pearson. 884 p.
24. López Benítez, A.; Borrego Escalante, F.; Zamora Villa, V. M.; Guerra Zitlalapa, L. 2012. Estimación de aptitud combinatoria general y aptitud combinatoria específica en siete líneas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.). Agraria. 9 (3): 87-95.
25. Luna-Guevara, M. L.; Delgado-Alvarado, A. 2014. Importancia, contribución y estabilidad de antioxidantes en frutos y productos de tomate (*Solanum lycopersicum* L.). Avances en Investigación Agropecuaria. 18 (1): 51-66.
26. Magaña Lira, N.; Peña Lomelí, A.; Sánchez del Castillo, F.; Rodríguez Pérez, J. E.; Moreno Pérez, E. 2013. Comportamiento productivo de híbridos F1 de tomate y sus poblaciones F2. Revista Fitotecnia Mexicana. 36(4): 371-379.
27. Martínez, B. A.; Sanint, P. R.; Vallejo, C. F. A. 1989. Análisis de la heterosis y de la heredabilidad combinatoria entre diferentes cultivares de tomate, *Lycopersicum esculentum* Mill., a partir de un cruzamiento dialélico. Acta Agronómica. 39(1-2):24-33.
28. Mercado Modelo. 2014. Observatorio Granjero; tendencias en la comercialización mayorista de tomate en el mercado modelo. (en línea). Montevideo. s.p. Consultado abr. 2015. Disponible en http://www.mercadomodelo.net/c/document_library/get_file?uuid=87f3df3c-7e46-4e38-a976-0a40c6698273&groupId=10157
29. MGAP. DIEA (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección de Investigaciones Estadísticas Agropecuarias, UY). 2014. Encuestas hortícolas 2013, zonas Sur y litoral Norte. Montevideo. 23 p.

30. Molina, G. J. D. 1992. Introducción a la genética de poblaciones y cuantitativa. México, AGT. 151 p.
31. Nduwumuremyi, A.; Tongoona, P.; Habimana, S. 2013. Mating designs; helpful tool for quantitative plant breeding analysis. *Journal of Plant Breeding and Genetics*. 1(03):117-129.
32. Peralta, I.; Spooner, D.; Knapp, S. 2008. Taxonomy of wild tomatoes and their relatives (*Solanum* sect. *Lycopersicoides*, sect. *Juglandifolia*, sect. *Lycopersicon*; *Solanaceae*). *Systematic Botany Monographs* 84: 1–186.
33. Poehlman, J. M.; Allen Sleper, D. 2006. Mejoramiento genético de las cosechas. 2^a. ed. México, Limusa. 511 p.
34. Rodríguez, J.; Álvarez, M.; Moya, C.; Plana, D.; Dueñas, F.; Lescay, E. Rodríguez, S. 2008a. Evaluación de la heterosis y heredabilidad en híbridos de tomate (*Solanum lycopersicum*). *Cultivos Tropicales*. 29(3): 63-68.
35. _____; _____; _____; _____; _____; _____; _____. 2008b. Identificación de progenitores de tomate (*Solanum lycopersicum*) para la obtención de híbridos adaptados a las condiciones de Cuba. *Cultivos Tropicales*. 29(3):69-72.
36. Sahagún-Castellanos, J.; Gómez- Ruiz, F.; Peña-Lomelí, A. 1999. Efecto de aptitud combinatoria en poblaciones de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Revista Chapingo serie Horticultura*. 5(1): 19-23.
37. Sprague, G. F.; Tatum, L. A. 1942. General versus specific combining ability in single crosses of corn. *Journal American Society of Agronomy*. 34:923-932.
38. UdelaR. FA (Universidad de la República. Facultad de Agronomía, UY). 2012. Curso de fitotecnia; manual de prácticas. Montevideo. s.p.
39. Vergara Ávila, N.; Rodríguez Herrera, S. A.; Córdoba Orellana, H. S. 2005. Aptitud combinatoria general y específica de líneas de maíz (*Zea mays*) tropical y subtropical. *Agronomía Mesoamericana*. 16(2): 137-143.
40. Vilaró, F. 2005. Tres décadas de mejoramiento genético de hortalizas. *Revista INIA*. no. 5:21-24.
41. Zhang, Y.; Kang, M. S.; Lamkey, K. R. 2005. DIALLEL-SAS05. *Agronomy Journal*. 97(4):1097-1106.

10. ANEXOS

10.1. ANÁLISIS DE VARIANZA DE LAS VARIABLES DE PRODUCTIVIDAD ESTUDIADAS

Anexo 1. Número de frutos promedio por planta (NFPpl.)

Type 1 tests of random effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
Rep	2	0.41666667	0.20833333	0.29	0.7535
Genotipo	9	31.48055556	3.49783951	4.83	0.0022
Error	18	13.04166667	0.72453704		
Corrected Total	29	44.93888889			

Type 3 tests of fixed effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
Rep	2	0.41666667	0.20833333	0.29	0.7535
Genotipo	9	31.48055556	3.49783951	4.83	0.0022
Error	18	13.04166667	0.72453704		
Corrected Total	29	44.93888889			

Contrasted variances

Source	DF	SS	MS	FValue	ProbF
GCA	3	6.41049383	2.13683	2.94924	0.060579
SCA	6	24.58163580	4.09694	5.65456	0.001885

Anexo 2. Peso promedio de los frutos (PPF)

Type 1 tests of random effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F Value	Pr > F
rep	2	0.00045988	0.00022994	0.64	0.5398
genotype	9	0.01288689	0.00143188	3.97	0.0062
Error	18	0.00648539	0.00036030		
Corrected Total	29	0.01983216			

Type 3 tests of fixed effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
rep	2	0.00045988	0.00022994	0.64	0.5398
genotype	9	0.01288689	0.00143188	3.97	0.0062
Error	18	0.00648539	0.00036030		
Corrected Total	29	0.01983216			

Contrasted variances

Source	DF	SS	MS	Fvalue	ProbF
GCA	3	0.00794543	0.002648478	7.35076	0.00203
SCA	6	0.00441977	0.000736629	2.04449	0.11203

Anexo 3. Rendimiento por planta (RENDpl.)

Type 1 tests of random effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
rep	2	0.24031542	0.12015771	0.36	0.7051
genotype	9	11.72921354	1.30324595	3.86	0.0071
Error	18	6.06990958	0.33721720		
Corrected Total	29	18.03943854			

Type 3 tests of fixed effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
rep	2	0.24031542	0.12015771	0.36	0.7051
genotype	9	11.72921354	1.30324595	3.86	0.0071
Error	18	6.06990958	0.33721720		
Corrected Total	29	18.03943854			

Contrasted Variances

Source	DF	SS	MS	FValue	ProbF
GCA	3	2.58441458	0.86147	2.55465	0.087595
SCA	6	8.30984097	1.38497	4.10707	0.009032

10.2. ANÁLISIS DE VARIANZA DE LAS VARIABLES DE CALIDAD ESTUDIADAS

Anexo 4. Tonalidad de color externo

Type 1 tests of random effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
env	1	1.5025053	1.5025053	0.11	0.7392
rep(env)	4	153.5062465	38.3765616	2.88	0.0369
entry	9	246.7969033	27.4218781	2.06	0.0619
env*entry	9	46.1907535	5.1323059	0.38	0.9346
Error	35	467.0132589	13.3432360		
Corrected Total	58	915.0096675			

Type 3 tests of fixed effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
env	1	2.3010971	2.3010971	0.17	0.6805
rep(env)	4	153.8557548	38.4639387	2.88	0.0366
entry	9	230.7276137	25.6364015	1.92	0.0811
env*entry	9	46.1907535	5.1323059	0.38	0.9346
Error	35	467.0132589	13.3432360		
Corrected Total	58	915.0096675			

Contrasted variances

Source	DF	SS	MS	FValue	ProbF
GCA	3	178.63805404	59.5460	4.46264	0.00934
SCA	6	93.74468379	15.6241	1.17094	0.34397
GCA*ENV	3	8.12932812	2.7098	0.20308	0.89356
SCA*ENV	6	27.58018933	4.5967	0.34450	0.90830

Anexo 5. Intensidad de color externo

Type 1 tests of random effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
env	1	15.7616306	15.7616306	4.11	0.0503
rep(env)	4	35.9921915	8.9980479	2.35	0.0735
entry	9	201.3402400	22.3711378	5.84	<.0001
env*entry	9	37.9557897	4.2173100	1.10	0.3880
Error	35	134.1726892	3.8335054		
Corrected Total	58	425.2225411			

Type 3 tests of fixed effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
env	1	12.9954933	12.9954933	3.39	0.0741
rep(env)	4	36.9953447	9.2488362	2.41	0.0674
entry	9	202.7921036	22.5324560	5.88	<.0001
env*entry	9	37.9557897	4.2173100	1.10	0.3880
Error	35	134.1726892	3.8335054		
Corrected Total	58	425.2225411			

Contrasted variances

Source	DF	SS	MS	FValue	ProbF
GCA	3	68.08414449	22.6947	5.92009	0.00223
SCA	6	94.94269557	15.8238	4.12776	0.00309
GCA*ENV	3	13.16575562	4.3886	1.14480	0.34459
SCA*ENV	6	20.46822677	3.4114	0.88988	0.51283

Anexo 6. Tonalidad de color interno

Type 1 tests of random effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
env	1	1274.919522	1274.919522	90.00	<.0001
rep(env)	4	112.893308	28.223327	1.99	0.1172
entry	9	1289.419458	143.268829	10.11	<.0001
env*entry	9	178.994030	19.888226	1.40	0.2240
Error	35	495.819954	14.166284		
Corrected Total	58	3352.046273			

Type 3 tests of fixed effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
env	1	1250.421497	1250.421497	88.27	<.0001
rep(env)	4	101.553540	25.388385	1.79	0.1525
entry	9	1283.653464	142.628163	10.07	<.0001
env*entry	9	178.994030	19.888226	1.40	0.2240
Error	35	495.819954	14.166284		
Corrected Total	58	3352.046273			

Contrasted variances

Source	DF	SS	MS	FValue	ProbF
GCA	3	728.6154801	242.872	17.1444	0.00000
SCA	6	301.6483621	50.275	3.5489	0.00752
GCA*ENV	3	8.6854330	2.895	0.2044	0.89268
SCA*ENV	6	175.5963687	29.266	2.0659	0.08264

Anexo 7. Intensidad de color interno

Type 1 tests of random effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
env	1	112.9062253	112.9062253	56.12	<.0001
rep(env)	4	30.4975201	7.6243800	3.79	0.0116
genotipo	9	86.7804096	9.6422677	4.79	0.0003
env*genotipo	9	13.2463334	1.4718148	0.73	0.6774
Error	35	70.4205367	2.0120153		
Corrected Total	58	313.8510251			

Type 3 tests of fixed effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
env	1	105.6099853	105.6099853	52.49	<.0001
rep(env)	4	32.4432443	8.1108111	4.03	0.0086
genotipo	9	87.3721651	9.7080183	4.83	0.0003
env*genotipo	9	13.2463334	1.4718148	0.73	0.6774
Error	35	70.4205367	2.0120153		
Corrected Total	58	313.8510251			

Contrasted variances

Source	DF	SS	MS	FValue	ProbF
GCA	3	56.23364686	18.7445	9.31631	0.00011
SCA	6	20.40186685	3.4003	1.69000	0.15262
GCA*ENV	3	2.69925885	0.8998	0.44719	0.72083
SCA*ENV	6	9.49770342	1.5830	0.78675	0.58625

Anexo 8. Sólidos solubles corregido por temperatura (SST)

Type 1 tests of random effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
env	1	0.45509576	0.45509576	3.29	0.0783
rep(env)	4	0.81835433	0.20458858	1.48	0.2295
entry	9	6.92114089	0.76901565	5.56	<.0001
env*entry	9	0.42364430	0.04707159	0.34	0.9549
Error	35	4.84130370	0.13832296		
Corrected Total	58	13.45953898			

Type 3 tests of fixed effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
env	1	0.42879648	0.42879648	3.10	0.0870
rep(env)	4	0.78736296	0.19684074	1.42	0.2468
entry	9	6.91660370	0.76851152	5.56	<.0001
env*entry	9	0.42364430	0.04707159	0.34	0.9549
Error	35	4.84130370	0.13832296		
Corrected Total	58	13.45953898			

Contrasted variances

Source	DF	SS	MS	FValue	ProbF
GCA	3	5.05285662	1.68429	12.1765	0.00001
SCA	6	1.16993510	0.19499	1.4097	0.23862
GCA*ENV	3	0.25122335	0.08374	0.6054	0.61590
SCA*ENV	6	0.13982298	0.02330	0.1685	0.98355

Anexo 9. Acidez medida como porcentaje de ácido cítrico (Ac)

Type 1 tests of random effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
env	1	0.02805672	0.02805672	19.01	0.0001
rep(env)	4	0.02170263	0.00542566	3.68	0.0133
entry	9	0.12555587	0.01395065	9.45	<.0001
env*entry	9	0.01234469	0.00137163	0.93	0.5122
Error	35	0.05164985	0.00147571		
Corrected Total	58	0.23930976			

Type 3 tests of fixed effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
env	1	0.02521224	0.02521224	17.08	0.0002
rep(env)	4	0.02304665	0.00576166	3.90	0.0100
entry	9	0.12589241	0.01398805	9.48	<.0001
env*entry	9	0.01234469	0.00137163	0.93	0.5122
Error	35	0.05164985	0.00147571		
Corrected Total	58	0.23930976			

Contrasted variances

Source	DF	SS	MS	FValue	ProbF
GCA	3	0.07663946	0.025546	17.3113	0.00000
SCA	6	0.03388636	0.005648	3.8271	0.00489
GCA*ENV	3	0.00725666	0.002419	1.6391	0.19800
SCA*ENV	6	0.00161085	0.000268	0.1819	0.97997

Anexo 10. Relación entre sólidos solubles y acidez (SST/Ac)

Type 1 tests of random effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
env	1	27.9623594	27.9623594	5.88	0.0206
rep(env)	4	12.0443236	3.0110809	0.63	0.6418
entry	9	309.0986837	34.3442982	7.23	<.0001
env*entry	9	46.6622491	5.1846943	1.09	0.3939
Error	35	166.3026891	4.7515054		
Corrected Total	58	562.0703049			

Type 3 tests of fixed effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
env	1	24.0488120	24.0488120	5.06	0.0309
rep(env)	4	14.6126735	3.6531684	0.77	0.5528
entry	9	310.7300631	34.5255626	7.27	<.0001
env*entry	9	46.6622491	5.1846943	1.09	0.3939
Error	35	166.3026891	4.7515054		
Corrected Total	58	562.0703049			

Contrasted variances

Source	DF	SS	MS	FValue	ProbF
GCA	3	271.4217477	90.4739	19.0411	0.00000
SCA	6	15.0841969	2.5140	0.5291	0.78232
GCA*ENV	3	35.0005114	11.6668	2.4554	0.07932
SCA*ENV	6	4.4146357	0.7358	0.1549	0.98678

Anexo 11. Firmeza

Type 1 tests of random effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
env	1	0.77534032	0.77534032	14.85	0.0005
rep(env)	4	0.43432764	0.10858191	2.08	0.1051
entry	9	4.96200044	0.55133338	10.56	<.0001
env*entry	9	2.38298990	0.26477666	5.07	0.0002
Error	34	1.77492273	0.05220361		
Corrected Total	57	10.32958103			

Type 3 tests of fixed effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
env	1	0.60979963	0.60979963	11.68	0.0017
rep(env)	4	0.43860697	0.10965174	2.10	0.1023
entry	9	4.78970359	0.53218929	10.19	<.0001
env*entry	9	2.38298990	0.26477666	5.07	0.0002
Error	34	1.77492273	0.05220361		
Corrected Total	57	10.32958103			

Anexo 12. Firmeza en la fecha 1 de evaluación (Firmeza 1)

Type 1 tests of random effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
rep	2	0.29215035	0.14607518	2.83	0.0867
entry	9	1.22451936	0.13605771	2.64	0.0406
Error	17	0.87658984	0.05156411		
Corrected Total	28	2.39325956			

Type 3 tests of fixed effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
rep	2	0.23537600	0.11768800	2.28	0.1324
entry	9	1.22451936	0.13605771	2.64	0.0406
Error	17	0.87658984	0.05156411		
Corrected Total	28	2.39325956			

Contrasted variances

Source	DF	SS	MS	FValue	ProbF
GCA	3	0.22994629	0.07665	1.48648	0.25383
SCA	6	0.88500384	0.14750	2.86053	0.04100

Anexo 13. Firmeza en la fecha 2 de evaluación (Firmeza 2)

Type 1 tests of random effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
rep	2	0.14217729	0.07108864	1.35	0.2868
entry	9	6.12047098	0.68005233	12.87	<.0001
Error	17	0.89833289	0.05284311		
Corrected Total	28	7.16098115			

Type 3 tests of fixed effects

Source	DF	Sum of squares	Mean square	F value	Pr > F
rep	2	0.20323097	0.10161549	1.92	0.1767
entry	9	6.12047098	0.68005233	12.87	<.0001
Error	17	0.89833289	0.05284311		
Corrected Total	28	7.16098115			

Contrasted variances

Source	DF	SS	MS	FValue	ProbF
GCA	3	4.83167696	1.61056	30.4781	0.000000
SCA	6	0.91432015	0.15239	2.8838	0.039862

10.3. TAMAÑO DE FRUTOS

Anexo 14. Porcentaje de número de fruto por categoría

Trat.	tamaño de los frutos			
	Chico	Mediano	Grande	Extra grande
M1	39,5	44,2	16,3	0,0
M2	55,6	27,8	16,7	0,0
M3	64,0	28,0	8,0	0,0
M4	94,4	5,6	0,0	0,0
M5	44,2	25,6	18,6	11,6
M6	60,4	20,8	12,5	6,3
M7	77,4	17,0	3,8	1,9
M8	53,7	36,6	4,9	4,9
M9	39,6	50,0	10,4	0,0
M10	84,0	14,0	2,0	0,0
M11	44,2	32,6	20,9	2,3
M12	16,3	48,8	25,6	9,3
M13	45,0	50,0	5,0	0,0
M14	42,5	40,0	15,0	2,5
M15	48,6	51,4	0,0	0,0
M16	23,1	35,9	20,5	20,5

10.4. HEREDABILIDAD

Anexo 15. Valores de heredabilidad para las variables evaluadas

Variable	H ²
RENDpl.	0,49
NFPpl.	0,56
PPF.	0,50
Tonalidad color externo	0,26
Intensidad color externo	0,62
Tonalidad color interno	0,75
Intensidad color interno	0,56
° Bx (°C)	0,60
Acidez % Ác. Cit.	0,74
SS/Acidez	0,67
Firmeza	0,76