

Artículo original

Estudios de acción génica y heredabilidad del porcentaje de fructificación en tomate, cultivar Nagcarlang, en condiciones de estrés térmico

Marilyn Florido-Bacallao^{1*} 

Regla M. Lara-Rodríguez[†] 

Dagmara Plana-Ramos¹ 

Marta Amalia Álvarez-Gil¹ 

¹Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), carretera San José-Tapaste, km 3½, Gaveta Postal 1, San José de las Lajas, Mayabeque, Cuba. CP 32 700

* Autor para correspondencia: mflorido@inca.edu.cu

RESUMEN

El pobre cuajado de los frutos inducidos por altas temperaturas es la principal causa de pérdidas en los rendimientos en regiones tropicales y subtropicales. Es por ello que se desarrolló el presente trabajo con el objetivo de conocer la acción génica y la heredabilidad del porcentaje de fructificación en Nagcarlang, cultivar de reconocida tolerancia al calor. Para ello se evaluó el porcentaje de fructificación en los períodos óptimo y primavera-verano de las poblaciones F1, F2 y los retrocruces con cada parental del cruce entre Nagcarlang y la línea AN-104-1, susceptible al calor. Se pudo comprobar que los genes que controlan la variación del porcentaje de fructificación son dominantes hacia los valores del progenitor Nagcarlang y que el modelo de aditividad-dominancia no es adecuado para explicar la herencia de este carácter, lo que confirmó la posible existencia de interacciones epistáticas. Por su parte los valores de heredabilidad en sentido estrecho obtenidos fueron bajos lo cual indica que se necesita un alto grado de homocigosis para predecir el progreso por selección en cruzamientos de tomate con vistas a obtener cultivares tolerantes a este estrés abiótico, de manera tal, que la selección será efectiva si se realiza en generaciones más avanzadas.

Palabras clave: altas temperaturas, mejora genética, *Solanum lycopersicum*, tolerancia al calor

Recibido: 27/11/2018

Aceptado: 16/11/2020

INTRODUCCIÓN

Las altas temperaturas son uno de los principales estreses abióticos que afectan la reproducción en el cultivo del tomate y, por lo tanto, el cuajado de los frutos, lo que causa pérdidas económicas considerables en el cultivo ⁽¹⁻⁵⁾. La mayoría de los genotipos comerciales de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) son susceptibles a altas temperaturas, por lo que pequeños incrementos por encima de la temperatura óptima de crecimiento conducirá, en consecuencia, a una disminución de la producción de frutos ^(1,4). Este efecto se agrava si las elevaciones de temperaturas coinciden con períodos lluviosos, incrementándose la incidencia de plagas, fundamentalmente, cuando la explotación del cultivo se realiza a cielo abierto ⁽⁶⁻⁹⁾. Diversos estudios señalan que la genética de la tolerancia al calor es difícil, siendo los genes recesivos los responsables de esta tolerancia, gobernados por múltiples genes, afectados por las condiciones ambientales y tienen una baja heredabilidad ^(5,10,11). Se ha informado que los genes aditivos y no aditivos gobiernan la tolerancia al calor ^(12,13). Al respecto, diversos autores señalan que uno de los indicadores más importantes de la tolerancia al calor en el tomate, a nivel de planta, es la capacidad de fructificación o cuajado de los frutos en ambientes estresantes, de manera que aquellos cultivares con mayor capacidad para la fructificación bajo altas temperaturas y humedad, resultan las más adecuadas para la producción del tomate en los trópicos ^(5,10,11,14,15).

El análisis de heredabilidad es importante para determinar el método apropiado de mejora genética. Es por ello que se realizó el presente trabajo con el objetivo de evaluar la acción génica y heredabilidad del porcentaje de fructificación en condiciones óptimas y de primavera verano para la tolerancia al calor en el cultivar de tomate Nagcarlag.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal utilizado

Para la presente investigación se utilizaron cruzamientos entre el cultivar Nagcarlang (P_1), de reconocida tolerancia al calor por sus altos porcentajes de fructificación y su respuesta fisiológica a este estrés y la línea susceptible AN-104-1 (P_2) para obtener el híbrido F_1 . Estos se utilizaron en la obtención de las generaciones segregantes. La población F_2 se obtuvo por autofecundación de la F_1 , mientras que la primera generación de retrocruces con cada parental (RC_1P_1 y RC_1P_2) se obtuvieron por cruzamientos entre la F_1 y los progenitores Nagcarlang y AN-104-1, respectivamente. Todos los cruzamientos fueron efectuados en condiciones controladas en casas de cultivo protegido. Las seis generaciones, incluyendo ambos parentales, las poblaciones F_1 y F_2 y los retrocruces con ambos parentales se utilizaron en este estudio.

Condiciones experimentales

La investigación se desarrolló en el área central del Instituto Nacional de Ciencias Agrícolas (INCA), situado en el km 3 ½ de la carretera San José a Tapaste, municipio de San José de las Lajas, provincia Mayabeque y ubicado a los 23°00' de latitud norte y 82°12' de longitud oeste y 138 m s.n.m.

Estas seis poblaciones se sembraron en cepellones de 196 alveolos de 30 cm³ de capacidad, que contenían una mezcla de cachaza:zeolita y suelo Ferralítico Rojo Compactado en proporción 1:2:1. Posteriormente las plántulas (25 plántulas de ambos progenitores y de la F₁, 50 plántulas de cada retrocruce y 130 plántulas de la población F₂) se trasplantaron a canteros de asbesto cemento al aire libre cubiertos con tela zarán, que contenían una mezcla de suelo Ferralítico Rojo compactado (Ferralsol éutrico) según la Nueva Clasificación Genética de los Suelos ⁽¹⁶⁾ y cachaza en proporción 3:1, de acuerdo a un Diseño Completamente Aleatorizado. Se utilizó una distancia de plantación de 0,90 x 0,25 m. La siembra en el período primavera-verano se realizó el 17 de abril de 2012, mientras que la correspondiente al periodo óptimo se efectuó el 15 de octubre de 2013.

El comportamiento de las variables climáticas de temperatura máxima, media y mínima, así como de la humedad relativa y las precipitaciones que incidieron durante el desarrollo del experimento se tomaron de la Estación Meteorológica de Tapaste y se muestran en la Tabla 1. Las atenciones culturales en todos los casos se efectuaron según el Instructivo Técnico para Organopónicos y Huertos Intensivos establecido para el tomate ⁽¹⁷⁾.

Tabla 1. Comportamiento de las variables climatológicas que incidieron durante el desarrollo del experimento en la Estación Meteorológica de Tapaste

Año	Día del trasplante	Temperatura máxima (°C)	Temperatura mínima (°C)	Humedad relativa (%)	Precipitaciones totales (mm)
2012	3 de mayo	31,10±1,21	21,92±1,23	81,50±3,96	788
2013	7 de noviembre	27,87±2,00	17,76±2,83	80,75±4,51	320

El porcentaje de frutos cuajados en los racimos 2-6 del tallo principal se determinó en cada planta. Este indicador fue determinado como el número total de frutos dividido por el número total de flores en los racimos 2-6 del tallo principal ⁽¹⁸⁾.

Se estimó el valor medio de los padres *m* junto con los efectos del gen aditivo [*d*] y dominancia [*h*]. La idoneidad de dicho modelo de dominancia aditiva *mdh* se probó mediante la prueba *c*₂. Si los datos no se ajustaban adecuadamente a la modelo de tres componentes, luego modelo que incluye aditivo x

aditivo [*i*], aditivo x dominancia [*j*] y dominancia x dominancia [*l*] se calcularon los términos de interacciones epistáticas digénicas: *mdhi*, *mdhj*, *mdhl*, *mdhij* y *mdhil*. No queda ningún grado de libertad en el modelo *mdhijl* de seis parámetros y, por lo tanto, no se calculó. Finalmente, se eligió el modelo de mejor ajuste como aquél en el que las medias esperadas se desviaban menos de las medias observadas de las generaciones como lo indica una mayor probabilidad asociada con la prueba χ^2 correspondiente. La importancia de las estimaciones de los parámetros genéticos individuales se probó mediante la prueba *t* y el valor *t* se encontró dividiendo cada estimación de parámetro por su respectivo error estándar. Se estimó la heredabilidad en sentido ancho y estrecho. La heredabilidad en sentido ancho se calculó como la relación entre la varianza genética y la varianza fenotípica total, según la fórmula propuesta por Allard ⁽¹⁹⁾, mientras la heredabilidad en sentido estrecho se evaluó como la relación entre la varianza aditiva y la varianza total, de acuerdo a lo descrito por Warner ⁽²⁰⁾. Estas determinaciones se realizaron de las siguientes formas:

$$H^2 = V_g / (V_g + V_e) \text{ siendo } V_g = [VF_2 - V_e]$$

$$h^2 = ((2VF_2) - (VBC_1 - VBC_2)) / VF_2$$

donde:

H^2 : heredabilidad en sentido ancho

h^2 : heredabilidad en sentido estrecho

V_g : la varianza genética

V_e : la varianza ambiental, estimada por el promedio de la varianza fenotípica de los dos parentales y la F_1

VF_2 : varianza fenotípica de la población F_2

VBC_1 : varianza fenotípica del retrocruce con el parental 1 (Nagcarlang)

VBC_2 : varianza fenotípica del retrocruce con el parental 2 (AN-104-1)

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los valores de la media y varianza de las familias derivadas del cruce Nagcarlang x AN-104-1, se muestran en la Tabla 2. Según los resultados obtenidos, las medias de los progenitores Nagcarlang y AN-104-1 presentaron porcentajes de fructificación de 99,43 % y 75,27 % en el período óptimo y 100 % y 47,16 %, en condiciones de primavera verano, siendo los valores del híbrido F_1 similar al del progenitor tolerante en ambos períodos de siembra.

Tabla 2. Medias y varianzas de las familias derivadas del cruce Nagcarlang/AN-104-1 en el estudio de herencia del porcentaje de fructificación

Poblaciones	Fructificación (%). Período óptimo			Fructificación (%). Período primavera-verano		
	No. plantas	Media	Varianza	No. plantas	Media	Varianza
P ₁ (Nagcarlang)	25	99,43 a	3,27	23	100 a	0
P ₂ (AN-104-1)	23	75,27 c	5,58	19	47,16 e	10,42
Media Parental		87,34 b			73,58 c	
F ₁	24	98,52 a	6,57	21	91,19 a	9,92
RC ₁ P ₁	48	93,23 a	69,55	46	78,54 b	65,93
RC ₁ P ₂	47	88,13 b	62,41	41	60,88 d	78,68
F ₂	123	91,61 ab	118,15	126	76,86 bc	103,02

Letras diferentes indican diferencias significativas para $p \leq 0,05$

En esta Tabla 2 se puede apreciar que el valor del porcentaje de fructificación del híbrido F₁ excede la media parental, indicando que el o los genes que controlan la variación del porcentaje de fructificación son dominantes hacia los valores del progenitor Nagcarlang. Esta diferencia es más marcada en el período de primavera-verano, según lo informado por Mather y Jinks ⁽¹⁸⁾.

Es de destacar que la existencia de un comportamiento contrastante entre los dos progenitores es un requisito esencial para realizar este análisis, según el cual es necesario que en la población F₂ se muestre todo el rango de variación existente en el carácter, a diferencia de otros métodos genético-estadísticos a partir de cruzamientos, en los cuales el análisis se realiza generalmente sólo a nivel de la F₁ de un grupo de cruzamientos.

Para que este carácter sea de utilidad en la selección para la tolerancia al calor en accesiones e híbridos de tomate es necesario profundizar en el tipo de acción génica que gobierna el mismo. Según los resultados de este trabajo, el modelo aditivo-dominante no se adecuó en la explicación de la variabilidad genética para el porcentaje de fructificación pues la prueba de X² mostró diferencias significativas en ambos períodos (Tabla 3).

Tabla 3. Estimados de la media generacional y efecto de los genes (\pm ES), pruebas de Chi-cuadrado (X²) en el modelo *mdh* para las determinaciones del porcentaje de fructificación de las seis poblaciones de la familia Nagcarlang x AN-104-1

Componentes de la media y prueba de escalado <i>mdh</i>	Fructificación (%)	Fructificación (%)
	Período óptimo	Período Primavera-verano
Valor de la media parental (m)	85,37 \pm 1,67***	71,94 \pm 2,05***
Efectos aditivos [d]	14,02 \pm 0,63***	9,78 \pm 0,66***
Efectos de dominancia [h]		-0,91 \pm 3,29***
X ²	(3 g L)	(3 g L)
p	0,000***	0,000***

Al no encontrarse buen ajuste en el modelo *mdh* se probaron los diferentes modelos que incluyen las interacciones epistáticas en ambos períodos, comprobándose que el modelo más adecuado para explicar los efectos génicos para el porcentaje de fructificación fue *mdhi*. Según este modelo, fueron importantes los efectos génicos aditivo [d], dominante [h], aditivo x aditivo [i], los que presentaron valores diferentes de cero (Tabla 4). El efecto de dominancia fue el que predominó, pues presentó un valor modular mayor, aunque, como se puede apreciar, una parte importante de la variación es heredable, ya que el componente aditivo presentó un alto valor. Estos resultados fueron similares ⁽¹⁵⁻²⁴⁾.

Tabla 4. Estimados del efecto de los genes (\pm ES), pruebas de Chi-cuadrado en el mejor ajuste del modelo de efectos fijos para las determinaciones del porcentaje de fructificación de las seis generaciones de la familia Nagcarlang x AN-104-1

Componentes de la media y prueba de escalado <i>mdh</i>	Período óptimo	Período primavera-verano
Valor de la media parental (m)	87,33 \pm 1,91 ***	73,56 \pm 2,18***
Efectos aditivos [d]	15,76 \pm 1,65***	12,72 \pm 0,69***
Efectos de dominancia [h]	18,45 \pm 0,83***	10,61 \pm 3,63***
Efectos aditivo x aditivo (i)	-11,46 \pm 3,80**	-
Efectos aditivo x dominante [j]	-	-
Efectos de dominante x dominante [l]	-	17,23 \pm 3,63*
X ²	1,21 (2 g L)	1,94 (2 g L)
p	0,18 ns	0,27 ns

ns: diferencias no significativas para $p \leq 0,01$. *, **, *** Diferencias significativas para $p \leq 0,1$, $p \leq 0,05$ o $p \leq 0,01$, respectivamente

El porcentaje de fructificación en el período óptimo presentó mejor ajuste en el modelo *mdhi* según el cual son importantes los efectos aditivos (d), dominante (h) y aditivo x aditivo (i) (Tabla 4). Como se puede apreciar los valores de la media parental fueron inferiores en el período primavera-verano. Este período fue mejor explicado por el modelo *mdhl*, donde los efectos génicos aditivo, dominante, así como el de las interacciones epistáticas dominante x dominante fueron altamente significativos (Tabla 3). Este modelo explicó la existencia de un efecto de sobredominancia, ya que los valores de [l] y [h] presentaron signos opuestos y fueron mayores que cero, mostrándose heterosis en este carácter, así como un efecto aditivo importante según lo informado por ^(3,12,24). Similares resultados fueron encontrados para la fuente de tolerancia CL5915 ⁽¹⁰⁾.

En ambos casos, se encontraron altos valores del componente aditivo, lo que indica que la selección puede hacerse para este carácter. Sin embargo, la presencia de efecto de dominancia alto, así como de las interacciones epistáticas en dicho período, sugieren que una parte de la variación genotípica es heredable y otra no como sugieren otros autores ^(3,5,15). El porcentaje de fructificación puede ser efectivo en la

selección de líneas para la obtención de híbridos con tolerancia al calor y en los programas para la obtención de nuevos cultivares. Para ello, la selección debería realizarse en generaciones avanzadas, cuando las líneas tengan un alto grado de homocigosis como sugieren estos autores.

Los valores de heredabilidad en sentido ancho y estrecho del porcentaje de fructificación se muestran en la Tabla 5. Como se puede observar los valores de heredabilidad en sentido ancho fueron intermedios (0,58-0,64), mientras que en sentido estrecho se encontraron valores de heredabilidad inferiores, siendo estos menores en el período de primavera-verano evaluado.

Tabla 5. Valores de heredabilidad en sentido ancho (H^2) y en sentido estrecho (h^2) obtenidos para el porcentaje de fructificación en las familias del cruce Nagcarlang x AN-104-1

% Fructificación	H^2	h^2
Período óptimo	0,64	0,52
Período primavera-verano	0,58	0,39

Los resultados de heredabilidad indican que se necesita un alto grado de homocigosis para predecir el progreso por selección en cruces de tomate, con vistas a obtener cultivares tolerantes a este estrés abiótico, de manera tal, que la selección será efectiva si se realiza en generaciones más avanzadas ($>F_5$) como sugieren otros autores^(10,11) al realizar estudios con otras fuentes de tolerancia al calor en el cultivo. Estos valores de heredabilidad en sentido ancho encontrados, indican que este carácter tiene alta influencia ambiental, fundamentalmente en el período de primavera-verano. En cuanto a la variabilidad génica, los menores valores de la heredabilidad en sentido estrecho obtenidos se corresponden con los resultados del estudio de la herencia en que se detectó la presencia de efectos de dominancia y epistasis, aunque no deja de ser apreciable la porción de la varianza fenotípica, que es debida a la varianza aditiva (0,52) en el período óptimo y que podrá ser explotada en los programas de mejoramiento de la especie. Los resultados de heredabilidad indican que se necesita un alto grado de homocigosis para predecir el progreso por selección, mediante cruzamientos en tomate con vistas a obtener variedades tolerantes a este estrés abiótico, de manera tal, que la selección será efectiva si se realiza en generaciones más avanzadas ($>F_5$). Similares sugerencias fueron descritas^(3,10). Según bibliografía, el porcentaje de fructificación es uno de los indicadores más utilizados para evaluar la tolerancia al calor en tomate por su estrecha relación con el rendimiento del cultivo^(4,5,21-23).

CONCLUSIONES

- La herencia del porcentaje de fructificación se explicó por los modelos *mdhi* y *mdhl*, en los períodos óptimos y de primavera-verano, respectivamente, según los cuales son importantes los efectos génicos aditivos, dominantes y epistáticos.
- La heredabilidad, en sentido ancho, para el porcentaje de fructificación fue intermedia, lo cual indicó influencia ambiental en la variabilidad de este carácter. En sentido estrecho, se presentaron valores inferiores a estos, con el menor valor para el período primavera-verano, lo que se explica por la presencia de efectos dominantes y epistáticos.

BIBLIOGRAFÍA

1. Bitá C, Gerats T. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Frontiers in plant science*. 2013;4:273.
2. Giorno F, Wolters-Arts M, Mariani C, Rieu I. Ensuring reproduction at high temperatures: the heat stress response during anther and pollen development. *Plants*. 2013;2(3):489-506.
3. Bhattarai U, Talukdar P, Sharma A, Das R. Combining ability and gene action studies for heat-tolerance physio-biochemical traits in tomato. *Asian Journal of Agricultural Research*. 2015;10(2):99-106.
4. Paupière MJ, van Haperen P, Rieu I, Visser RG, Tikunov YM, Bovy AG. Screening for pollen tolerance to high temperatures in tomato. *Euphytica*. 2017;213(6):130.
5. Somraj B, Reddy R, Reddy KR, Saidaiah P, Reddy MT. Genetic variability, heritability and genetic advance for yield and quality attributes in heat tolerant exotic lines of tomato *Solanum lycopersicum* L. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*. 2017;6(4):1956-60.
6. Meena OP, Bahadur V, Jagtap A, Saini P. Genetic analysis of agronomic and biochemical variables among different tomato *Solanum lycopersicum* L. accessions. *Journal of Applied and Natural Science*. 2015;7(2):806-16.
7. Silva RS, Kumar L, Shabani F, Picanço MC. Assessing the impact of global warming on worldwide open field tomato cultivation through CSIRO-Mk3-0 global climate model. *The Journal of Agricultural Science*. 2017;155(3):407-20.
8. Sen A, Chatterjee R, Bhaisare P, Subba S. Grafting as an alternate tool for biotic and abiotic tolerance with improved growth and production of Solanaceous vegetables: challenges and scopes in India. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 2018;7(1):121-35.

9. Kaushik P, Dhaliwal MS. Diallel analysis for morphological and biochemical traits in tomato cultivated under the influence of tomato leaf curl virus. *Agronomy*. 2018;8(8):153.
10. Hanson PM, Chen J, Kuo G. Gene action and heritability of high-temperature fruit set in tomato line CL5915. *HortScience*. 2002;37(1):172-5.
11. Panthee DR, Kressin JP, Piotrowski A. Heritability of Flower Number and Fruit Set under Heat Stress in Tomato. *HortScience*. 2018;53(9):1294-9.
12. El-Gabry MAH, Solieman TIH, Abido AIA. Combining ability and heritability of some tomato *Solanum lycopersicum* L. cultivars. *Scientia Horticulturae*. 2014;167:153-7.
13. Solieman THI, El-Gabry MAH, Abido AI. Heterosis, potence ratio and correlation of some important characters in tomato *Solanum lycopersicum* L. *Scientia Horticulturae*. 2013;150:25-30.
14. Bhattarai U, Sharma A, Das R, Talukdar P. Genetic analysis of yield and yield-attributing traits for high temperature resistance in tomato. *International Journal of Vegetable Science*. 2016;22(6):585-97.
15. Meena RK, Kumar S, Meena ML, Verma S. Genetic variability, heritability and genetic advance for yield and quality attributes in tomato *Solanum lycopersicum* L. *J Pharmacogn Phytochem*. 2018;7(1):1937-9.
16. Hernández JA, Pérez JJM, Bosch ID, Castro SN. Clasificación de los suelos de Cuba 2015. Mayabeque, Cuba: Ediciones INCA. 2015;93.
17. Rodríguez A, Companioni N, Peña E, Cañet F, Fresneda J, Estrada J, *et al*. Manual Técnico de Organopónicos, Huertos Intensivos y Organoponía Semiprotegida. ACTAF-INIFAT: La Habana, Cuba. 2007;184.
18. Allard RW. Principles of Plant Breeding, John Willey and Sons Inc. New York. 1960;36.
19. Warner JN. A Method for Estimating Heritability 1. *Agronomy journal*. 1952;44(8):427-30.
20. Mather K, Jinks JL. Introduction to Biometrical Genetics. 3rd edition. Chapman and Hall Ltd.: London. 1982.
21. Singh U, Patel PK, Singh AK, Tiwari V, Kumar R, Rai N, *et al*. Screening of tomato genotypes under high temperature stress for reproductive traits. *Vegetable science*. 2015;42(2):52-5.
22. Dagade SB, Dhaduk LK, Mehata DR, Barad AV. Genetic architecture of some yield and biochemical traits of tomato *Solanum lycopersicum* L. *Electronic Journal of Plant Breeding*. 2015;6(3):787-91.
23. Yuan L, Yuan Y, Liu S, Wang J, Zhu S, Chen G, *et al*. Influence of high temperature on photosynthesis, antioxidative capacity of chloroplast, and carbon assimilation among heat-tolerant and heat-susceptible genotypes of nonheading Chinese cabbage. *HortScience*. 2017;52(11):1464-70.

24. Aisya SI, Wahyuni S, Syukur M, Witono JR. The estimation of combining ability and heterosis effect for yield and yield components in tomato *Lycopersicon esculentum* Mill. at lowland. Ekin Journal of crop breeding and genetics. 2016;2(1):23-9.