

Caracterización de la generación segregante de un híbrido de tomate con genes *nor* y silvestres

Gustavo Rodríguez⁽¹⁾, Guillermo Pratta⁽¹⁾, Roxana Zorzoli⁽²⁾ y Liliana Amelia Picardi⁽²⁾

⁽¹⁾Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. E-mail: grodrig@fcagr.unr.edu.ar, gpratta@fcagr.unr.edu.ar ⁽²⁾Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Rosario, Universidad Nacional de Rosario, Facultad de Ciencias Agrarias, Cátedra de Genética, Campo Experimental J.F. Villarino, CC N° 14 - (S2125 ZAA) Zavalla, Argentina. E-mail: rzorzoli@fcagr.unr.edu.ar, lpicardi@fcagr.unr.edu.ar

Resumen – El objetivo del trabajo fue estudiar en la generación segregante del híbrido entre una cultivar de *Lycopersicon esculentum* homocigota para el gen *nor* y la accesión LA1385 de *L. esculentum* var. *cerasiforme*, la recombinación de caracteres productivos y de calidad de fruto a través de las metodologías de análisis multivariado. En las generaciones F₁ y F₂ y en los progenitores se evaluaron caracteres vegetativos y productivos (longitud de entrenudos, perímetro del tallo en las partes basal, media y apical, número de flores por inflorescencia, número de inflorescencias por planta y días a cosecha) y de calidad de fruto (peso, forma, sólidos solubles, acidez, firmeza, color y vida poscosecha). Se utilizaron las correlaciones canónicas entre los caracteres vegetativos y productivos y los de calidad de fruto y también un análisis de agrupamiento para las características del fruto, incluyendo los progenitores, la F₁ y la F₂. Estos análisis permitieron demostrar que las características productivas y de calidad de fruto recombinaron en la generación segregante. La vida poscosecha fue la característica de los frutos más importante para discriminar grupos en la F₂. Para tres niveles de agrupamiento cada grupo de individuos F₂ se comportó como alguno de los progenitores o la F₁.

Términos para indexación: *Lycopersicon esculentum*, recursos fitogenéticos, vida poscosecha, técnicas multivariadas.

Characterization of the segregating generation of a tomato hybrid carrying *nor* and exotic genes

Abstract – The objective of this work was to study recombination of the productive and fruit quality traits in the segregating generation of the hybrid between a cultivated variety of *Lycopersicon esculentum* homozygous for *nor* and the accession LA1385 of *L. esculentum* var. *cerasiforme* using multivariate statistical analysis. F₁ and F₂ generations and the parents were evaluated for vegetative and productive traits (internode length, stem perimeter at the basal, middle and apical parts, number of flowers per cluster, number of clusters per plant and days to harvest) and quality fruit traits (weight, shape, soluble solids content, acidity, firmness, color and shelf life). A canonical correlation between vegetative and productive traits and those of fruit quality and clustering for fruit traits performed with the F₁ and F₂ and the parents were used. The productive and fruit quality traits showed recombination in the segregating generation. Shelf life was the most outstanding fruit trait to discriminate groups in the F₂. For three cluster levels each group of F₂ individuals behaved each one of the parents and the F₁.

Index terms: *Lycopersicon esculentum*, plant genetic resources, shelf life, multivariate techniques.

Introducción

En la actualidad se observa una deficiencia de calidad en el tomate por la naturaleza de los nuevos genotipos y/o por la recolección de fruto en un estado excesivamente verde para prolongar la vida comercial de los mismos. Por esta causa, la vida poscosecha de los frutos es un carácter altamente apreciado para la comercialización del fruto fresco. En *Lycopersicon*

esculentum se han detectado varios genes mutantes que afectan el proceso natural de la madurez de los frutos y, en general, la mayoría de los híbridos actuales “de larga vida” comercial llevan en heterocigosis alguno de estos genes. Entre ellos, se encuentra *nor* (*non ripening*) que bloquea o alarga el proceso de madurez. Este es un alelo recesivo localizado en el cromosoma 10 y ligado al locus de madurez uniforme, que altera la producción de etileno durante la senescencia. De esta forma prolonga

la vida poscosecha de los frutos, pero presenta efectos pleiotrópicos indeseables sobre otros componentes de la calidad (Thompson et al., 1999).

Según Miller & Tanksley (1990) la mayor parte de la diversidad del tomate se encuentra en las especies silvestres, las que presentan variabilidad para las características de calidad del fruto tales como el sabor, el aroma, la coloración y la textura. Dentro de las formas silvestres más promisorias del género para aportar características transferibles se encuentra *L. esculentum* var. *cerasiforme*. Este tomate, conocido como *cherry*, es además un producto de buen valor comercial relativamente alto en el mundo (Moccia et al., 1998). Pratta et al. (2000) demostraron que la F₁ entre el mutante *nor* y la accesión LA1385 de *L. esculentum* var. *cerasiforme* tuvo una mayor vida poscosecha en comparación con los cruzamientos entre el mutante *nor* y otras variedades cultivadas sin que ocurran modificaciones en el porte de la planta y efectos pleiotrópicos indeseables sobre otros componentes de la calidad del fruto. Debido a que esta F₁ resultó la más promisoriosa entre las evaluadas para los caracteres productivos y de calidad de fruto se propuso estudiar la segregación de estos caracteres en la generación F₂.

El objetivo del trabajo fue estudiar en la generación segregante del híbrido entre una cultivar de *L. esculentum* homocigota para el gen *nor* y la accesión LA1385 de *L. esculentum* var. *cerasiforme* la recombinación de caracteres productivos y de calidad de fruto a través de las metodologías de análisis multivariado.

Material y Métodos

La accesión LA1385 de *L. esculentum* var. *cerasiforme* (Ce), nativa de Perú y proveniente del Tomato Genetic Resources Center de la Universidad de California en Davis fue cruzada manualmente con una cultivar de *L. esculentum* var. *esculentum* homocigota para el gen *nor* (N), utilizada como hembra. Un total de 200 plantas F₂ y 10 plantas de cada progenitor y la F₁ (utilizados como testigos) fueron trasplantadas al aire libre en el Campo Experimental de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Rosario (Zavalla, Argentina, 33°S y 61°W) en Octubre de 2000 en un diseño completamente aleatorizado. El número de plantas F₂ evaluadas para cada carácter estuvo sujeto a la variación por pérdidas de plantas en el campo (Cuadro 1). Durante el desarrollo del cultivo las plan-

tas se condujeron a simple tallo y se realizaron las prácticas recomendadas para la zona (Ferratto et al., 1997).

En las plantas a los 45 días desde el trasplante se evaluaron: la longitud de entrenudos (cm) entre el 3º y 4º nudo, el perímetro del tallo (cm) tomado en las partes basal (entre el 3º y 4º nudo), media (entre el 11º y 12º nudo) y apical (en el último nudo) y el número de flores por inflorescencia considerando el promedio del número de flores de las tres primeras inflorescencias. A los 100 días se evaluó el número de inflorescencias por planta. Otra variable evaluada en planta fue la precocidad, considerando los días transcurridos desde el trasplante hasta la recolección del primer fruto. En muestras que variaron de nueve a diez frutos en cada planta (número de frutos = 1821), cosechados a los 75±8 días desde el trasplante, se evaluaron el peso en gramos, la forma mediante el cociente entre la altura y el diámetro y la vida poscosecha considerando los días transcurridos desde la cosecha hasta el inicio del ablandamiento del fruto, carácter que fue evaluado visualmente. Para evaluar este carácter los frutos cosechados se dispusieron al azar en una estantería donde la temperatura media fue de 26±4°C siguiendo la técnica propuesta por Schuelter et al. (2002). La dureza y el color del fruto fueron determinados en una muestra de tres frutos por planta. La dureza, medida en lb/cm², fue determinada con un Durómetro Shore A con una puntera de 0,10 cm² tomándose dos lecturas en la zona ecuatorial de cada fruto. Se ha utilizado un cromámetro CR 300 para cuantificar el color del fruto a través del índice a/b, donde a y b son las absorbencias a longitudes de onda de 540 y 675 nm, respectivamente. Para evaluar este carácter se tomaron tres lecturas en la zona ecuatorial de cada fruto. El contenido en sólidos solubles, en °Brix, fue determinado con un refractómetro manual en el jugo homogenizado proveniente del pericarpio del fruto y la acidez titulable, medida en el mismo jugo, como gramos de ácido cítrico cada 100 gramos, fue calculada a partir del volumen de NaOH 0,1 N necesario para llevar a 8,1 el pH de 2 g de jugo disueltos en 20 mL de agua destilada (Moccia et al., 1998). Para evaluar estos dos últimos caracteres se tomaron dos muestras independientes formadas por 1 a 8 frutos por planta dependiendo del tamaño del fruto.

Se verificó la distribución normal de los caracteres evaluados en los progenitores y en las generaciones F₁ y F₂ a través del test de Shapiro-Wilk. Se compararon los promedios de los progenitores y la F₁ para todos

los caracteres con la prueba de la t de Student. Para comparar los valores promedios de aquellos caracteres cuya distribución no se ajustó a una normal, se aplicó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis (Lynch & Walsh, 1998).

Se utilizó la metodología del análisis multivariado para evaluar la recombinación entre caracteres productivos y de calidad de fruto. Con el fin de determinar las asociaciones fenotípicas entre los caracteres evaluados en la planta y los evaluados en fruto se realizó un análisis multivariado de correlaciones canónicas en la generación F₂. Luego un análisis de agrupamiento fue realizado para estudiar la recombinación entre características de calidad de fruto discrepantes entre los progenitores en los individuos de la generación F₂. Se utilizó el método de Ward que emplea la distancia euclídea para establecer la proximidad entre los individuos. Estos análisis se realizaron con el paquete estadístico SAS (2001).

Resultados y Discusión

Todos los caracteres, con excepción de días a cosecha y vida poscosecha, se distribuyeron normalmente, ya que se obtuvieron valores de W cercanos a 1 y no significativos.

Los valores promedios y el error estándar de los caracteres para los progenitores, la generación F₁ y la

generación F₂ se muestra en el Cuadro 1, donde se puede verificar que los progenitores se diferenciaron significativamente para diez de los 14 caracteres evaluados. No hubo diferencias significativas entre los progenitores para longitud de entrenudos, perímetro del tallo en la parte basal, forma y dureza del fruto.

Los autovalores del análisis de correlaciones canónicas se presentan en el Cuadro 2. La primera correlación canónica explicó el 73,10% de la variación total y fue altamente significativa (p<0,01). Los coeficientes canónicos presentados en lo Cuadro 3 indican que las plantas que tuvieron mayor perímetro basal y medio del tallo y menor número de flores por inflorescencias produjeron frutos de mayor peso. Estas asociaciones responderían a las características fenotípicas presentes en los individuos progenitores (Cuadro 1) y se pueden atribuir a relaciones fisiológicas de fuente-destino. Resultados similares fueron encontrados en trabajos previos, utilizando una amplia variabilidad de genotipos silvestres y cultivados (Pratta et al., 1996, 2000). La segunda correlación canónica explicó el 15,40% de la variación total (Cuadro 2) y fue significativa (p<0,05). Este análisis reveló que las plantas que poseen mayor longitud de entrenudos, menor perímetro del tallo en la parte media, mayor número de flores por inflorescencia, menor número de inflorescencias y menor precocidad

Cuadro 1. Valores medios y error estándar de los caracteres en los progenitores LA1385 de *L. esculentum* var. *cerasiforme* (Ce), variedad de *L. esculentum* homocigota para el gen *nor* (N) y las generaciones F₁ (híbrido NxCe) y F₂ de tomate⁽¹⁾.

Caracteres	Ce	N	F ₁	n	F ₂
Medidos en planta					
Le	2,31±0,12ab	2,55±0,14a	2,13±0,11ab	183	2,75±0,04
Pb	2,77±0,09b	2,89±0,13ab	3,16±0,12a	184	2,81±0,04
Pm	2,41±0,07b	3,10±0,22a	2,77±0,17ab	184	2,64±0,05
Pa	0,72±0,03c	1,26±0,07a	1,10±0,05b	180	0,98±0,02
If	10,92±0,44a	4,76±0,34c	9,22±0,60b	178	7,12±0,14
Ra	11,23±0,80a	7,77±0,41b	11,88±0,55a	173	10,06±0,29
Dc	74,67±2,27b	89,83±1,88a	72,44±1,93b	161	74,64±0,69
Medidos en frutos					
P	3,99±0,47c	65,07±3,90a	6,76±0,39b	161	20,15±1,11
F	0,91±0,01b	0,90±0,02b	0,95±0,01a	161	0,94±0,01
Ss	5,27±0,31a	3,36±0,17b	4,95±0,20a	121	4,48±0,10
Ac	0,53±0,05a	0,40±0,01b	0,54±0,04a	121	0,37±0,01
C	0,50±0,07a	0,10±0,04c	0,30±0,06b	138	0,62±0,03
D	46,89±1,03a	47,50±0,72a	43,67±1,46b	138	39,17±0,87
Vp	31,88±4,65c	48,41±4,80b	106,91±8,47a	161	56,94±3,03

⁽¹⁾Letras distintas indican diferencias significativas al 5%; Le: longitud de entrenudos (cm); Pb: perímetro del tallo en la parte basal (cm); Pm: perímetro del tallo en la parte media (cm); Pa: perímetro del tallo en la parte apical (cm); If: número de flores por inflorescencia; Ra: número de inflorescencias por planta; Dc: días a cosecha; P: peso (g); F: forma (cociente altura/diámetro); Ss: contenido en sólidos solubles (°Brix); Ac: acidez titulable (gramos de ácido cítrico cada 100 gramos de jugo); C: cociente entre las absorbencias a longitudes de onda de 540 nm y 675 nm; D: dureza (lb/cm²); Vp: vida poscosecha del fruto (días).

produjeron frutos con mayor acidez y de vida poscosecha más prolongada (Cuadro 3). Estas asociaciones serían un indicador de la recombinación que se produjo en la generación F₂ puesto que se observaron plantas que reunieron las características de ser menos vigorosas y presentar frutos más ácidos (como las del progenitor Ce) y menos precoces y con una vida poscosecha de los frutos significativamente mayor (como las del progenitor N). Por otro lado, las correlaciones canónicas serían indicadoras útiles para la selección indirecta temprana, puesto que dan evidencias de la relación existente entre características de crecimiento vegetativo y los caracteres que determinan la producción y la calidad comercial de los frutos. De este modo, al seleccionar plantas más vigorosas y menos precoces, se obtendrían frutos más pesados, de mayor acidez y con una vida poscosecha más prolongada.

El diagrama de agrupamiento (Figura 1) se realizó con el promedio de cada individuo F₂ en los que se evaluaron los siete caracteres de calidad de fruto (n = 113). También se incluyó el valor promedio de los progenitores y la F₁ como testigos (n total = 116). En el análisis de dos grupos, uno estuvo conformado por un conjunto de individuos F₂ y el híbrido mientras que otro grupo se conformó por otro conjunto de individuos F₂ y ambos progenitores. Los caracteres más importantes para discriminar estos dos grupos fueron la vida poscosecha (p<0,01) y la acidez de los frutos (p<0,05). Los individuos F₂ que tuvieron valores de vida poscosecha significativamente menores y cercanos a los progenitores conformaron un grupo mientras que los individuos que se comportaron como la F₁ conformaron otro grupo. En cuanto a la acidez, el grupo que presentó mayor vida poscosecha tuvo también mayores valores de acidez, confirmando las asociaciones encontradas con las

Cuadro 2. Correlaciones canónicas (Cc), autovalores (A), proporción de la variancia explicada (Ve) y acumulada (Va) y valores de F considerando todas las variables medidas en planta y en frutos de tomate.

Cc	A	Ve	Va	F
1	1,703	0,731	0,731	3,70**
2	0,359	0,154	0,885	1,67*
3	0,157	0,067	0,952	1,06 ^{ns}
4	0,098	0,042	0,994	0,69 ^{ns}
5	0,009	0,004	0,997	0,16 ^{ns}
6	0,005	0,002	0,999	0,12 ^{ns}
7	0,000	0,000	1,000	0,03 ^{ns}

^{ns}No significativo. * y **p<0,05 y p<0,01.

correlaciones canónicas. Se podría sugerir que los frutos que presentaron mayor acidez podrían desfavorecer a microorganismos que aceleran el deterioro del fruto de tomate. Por otro lado, otro grupo de individuos F₂ presentó un promedio para la acidez de 0,36±0,01, que resultó inferior a los promedios que presentaron los testigos. Cuando se analizó el agrupamiento con tres grupos, la única variable discriminadora fue la vida poscosecha de los frutos (Cuadro 4). Cada grupo de individuos F₂ se comportó como alguno de los testigos. El primer grupo de individuos tuvo un comportamiento para la vida poscosecha similar al híbrido, el segundo grupo, similar al progenitor N y el tercero, al progenitor Ce. Estos resultados sugieren que el genotipo del taxón silvestre posee genes para la vida poscosecha no alélicos a *nor* y que cuando estos genes se recombinan, la vida poscosecha de los frutos observada tanto en la generación F₁ como en la F₂ puede incrementarse. Si los valores de vida poscosecha alcanzados por la F₁ se debieran exclusivamente a un efecto de heterosis, no se hubiesen presentado individuos F₂ con un comportamiento similar al híbrido. Se podría entonces afirmar que la vida poscosecha en este grupo de individuos se debería al efecto conjunto de los genes presentes en cada progenitor. Estos resultados son coincidentes a los encontrados en experimentos anteriores (Pratta et al., 2000, 2003), cuando evaluaron cruzamientos entre germoplasma doméstico, exótico y mutante de *Lycopersicon*. Zorzoli et al. (2000)

Cuadro 3. Coeficientes canónicos estandarizados de la primera (1) y segunda (2) correlación canónica para las variables medidas en plantas (V) y en frutos (W) de tomate⁽¹⁾.

Variables	Medidas en plantas		Variables	Medidas en frutos	
	V ₁	V ₂		W ₁	W ₂
Le	0,13	0,63	P	0,98	0,11
Pb	0,31	0,09	F	-0,06	0,28
Pm	0,51	-0,56	Ss	0,18	0,29
Pa	0,14	0,21	Ac	-0,07	0,47
If	-0,48	0,47	C	-0,14	-0,14
Ra	-0,13	-0,55	D	-0,04	0,25
Dc	0,21	0,49	Vp	0,08	0,51

⁽¹⁾Le: longitud de entrenudos (cm); Pb: perímetro del tallo en la parte basal (cm); Pm: perímetro del tallo en la parte media (cm); Pa: perímetro del tallo en la parte apical (cm); If: número de flores por inflorescencia; Ra: número de inflorescencias por planta; Dc: días a cosecha; P: peso (g); F: forma (cociente altura/diámetro); Ss: contenido en sólidos solubles (°Brix); Ac: acidez titulable (gramos de ácido cítrico cada 100 gramos de jugo); C: cociente entre las absorbencias a longitudes de onda de 540 nm y 675 nm; D: dureza (lb/cm²); Vp: vida poscosecha del fruto (días).

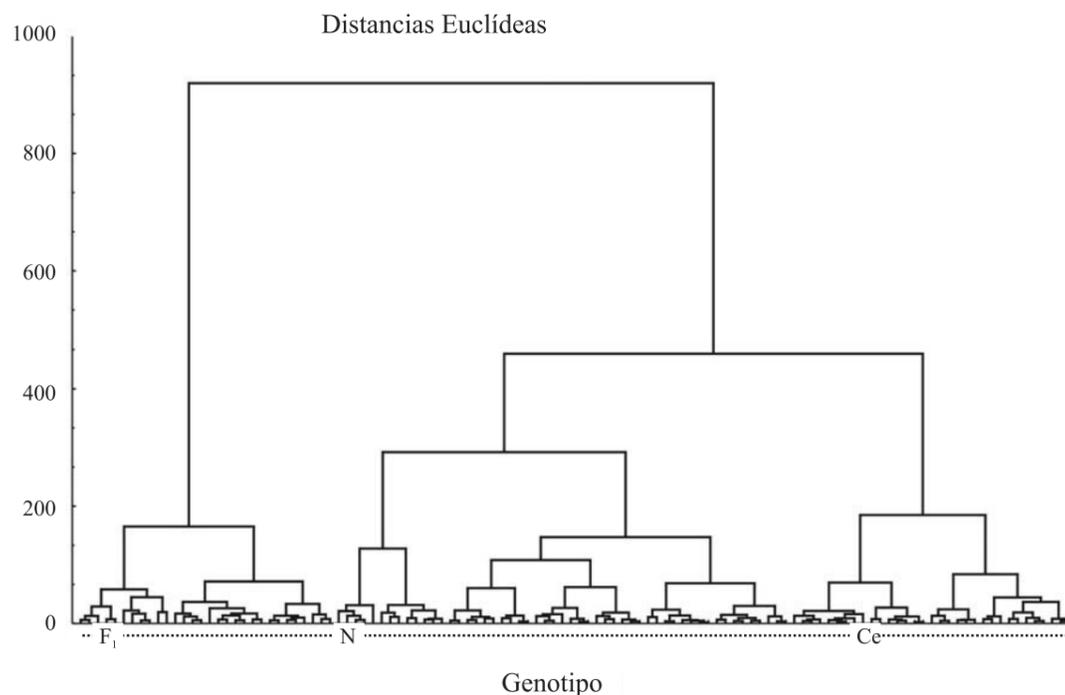


Figura 1. Diagrama de agrupamiento de los 113 individuos F_2 (*), los progenitores (LA1385 de *L. esculentum* var. *cerasiforme* (Ce) y variedad de *L. esculentum* homocigota para el gen *nor* (N)) y la generación F_1 (híbrido $N \times Ce$) para los caracteres medidos en los frutos de tomate.

Cuadro 4. Análisis del agrupamiento de los 113 individuos F_2 , los progenitores y la generación F_1 para los caracteres medidos en los frutos de tomate para tres niveles⁽¹⁾.

Carácter	Grupo 1 (n = 36)		Grupo 2 (n = 46)		Grupo 3 (n = 34)		F
	Media	SE	Media	SE	Media	SE	
P	23,53	2,38	18,95	1,84	21,90	2,46	1,20 ^{ns}
F	0,94	0,01	0,94	0,06	0,93	0,01	0,38 ^{ns}
Ss	4,48	0,15	4,52	0,18	4,43	0,16	0,06 ^{ns}
Ac	0,41	0,02	0,37	0,02	0,36	0,01	2,15 ^{ns}
C	0,56	0,05	0,66	0,04	0,61	0,05	1,58 ^{ns}
D	40,97	1,48	37,50	1,31	40,71	1,21	2,21 ^{ns}
Vp	88,64	2,09	56,50	1,19	34,19	1,23	292,74 ^{**}

⁽¹⁾n: número de genotipos por grupo; SE: error estándar; P: peso (g); F: forma (cociente altura/diámetro); Ss: contenido en sólidos solubles (^oBrix); Ac: acidez titulable (gramos de ácido cítrico cada 100 gramos de jugo); C: cociente entre las absorbencias a longitudes de onda de 540 nm y 675 nm; D: dureza (lb/cm²); Vp: vida poscosecha del fruto (días). ^{ns}No significativo. ^{**}p<0,01.

demonstraron que la línea LA722 de *L. pimpinellifolium* también aporta genes que prolongan la vida poscosecha de los frutos cuando es cruzada con una cultivar de *L. esculentum*.

Si se consideraran cuatro niveles para el análisis de agrupamiento, las variables discriminatorias serían el peso, forma, acidez y vida poscosecha de los frutos. Estas características de agrupamiento determinan que se podrían establecer diferentes estrategias de selección a partir de la generación F_2 bajo estudio. Si bien la incorporación de especies silvestres en un cruzamiento provoca una reducción en el peso de los frutos (Frary et al., 2000; Lippman & Tanksley, 2001), en el Grupo 1 del análisis de agrupamiento se encuentran frutos con peso mediano ($43,37 \pm 1,98$ g), un óptimo contenido en sólidos solubles ($4,17 \pm 0,17$ g), pero con una vida poscosecha de $65,85 \pm 3,15$ días. A partir de este grupo se podrían seleccionar materiales para obtener frutos grandes con buena calidad y vida poscosecha que satisfagan la demanda tradicional de tomate. Pero es un hecho destacable que a partir de la década del ochenta algunos países europeos e Israel, muestran interés creciente en tomates de tamaño pequeño (15 a 35 mm de diámetro) lo que podría constituirse en otra estrategia de selección en los programas de mejoramiento de esta especie

(Moccia et al., 1998). Para esta estrategia podrían seleccionarse individuos pertenecientes a los Grupos 2 y 3 ya que los valores promedios que tiene el Grupo 2 fueron para el peso $16,9 \pm 1,9$ g, contenido en sólidos solubles $4,5 \pm 0,2^\circ\text{Brix}$, acidez $0,4 \pm 0,0$ y una vida poscosecha de $92,5 \pm 2,4$ días, mientras que los valores medios del Grupo 3 fueron para el peso $14,8 \pm 1,3$ g, contenido en sólidos solubles $4,6 \pm 0,2^\circ\text{Brix}$, acidez $0,4 \pm 0,0$ y una vida poscosecha de $56,5 \pm 1,4$ días. Por otro lado, otra estrategia de selección para comercializar racimos enteros sería obtener plantas con mayor número de racimos pero que posean una madurez uniforme en todos sus frutos (Kagan-Zur & Mizrahi, 1993). Para esta estrategia de selección serían fundamentales las características de producción potencial (número de flores por inflorescencia y número de inflorescencias por planta) y calidad (contenido en sólidos solubles, acidez y color) que aporta el progenitor silvestre.

Conclusiones

1. Las características productivas y de calidad de fruto de una línea de *L. esculentum* homocigota para el gen *nor* y la accesión LA1385 de *L. esculentum* var. *cerasiforme* recombinaron en la generación F₂.
2. Las correlaciones canónicas y el análisis de agrupamiento son herramientas eficientes para estudiar la segregación y recombinación de caracteres en una generación F₂.
3. La vida poscosecha es la característica de calidad de fruto más importante para discriminar grupos en la generación con apertura de variancia genética. Para tres niveles de agrupamiento cada grupo de individuos F₂ se comportó como alguno de los testigos utilizados.

Agradecimientos

Al Dr. Roger Chetelat del Tomato Genetic Resources Center, University of California at Davis, USA, por la provisión de semillas de la accesión LA1385 de *L. esculentum* var. *cerasiforme*.

Referencias

- FERRATTO, J.A.; LONGO, A.; GRASSO, R.; MONDINO, C.; FERNÁNDEZ ALSINA, C. Ajuste del diagnóstico agronómico del Proyecto Hortícola Rosario. **Publicación Miscelánea**, v.32, p.1-48, 1997.
- FRARY, A.; NESBITT, T.C.; FRARY, A.; GRANDILLO, S.; KNAAP, E. van der; CONG, B.; LIU, J.; MELLER, J.; ELBER, R.; ALPERT, K.B.; TANKSLEY, S.A. *fw22*: a quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size. **Science**, v.289, p.85-88, 2000.
- KAGAN-ZUR, V.; MIZRAHI, Y. Long shelf-life small sized (cocktail) tomatoes may be picked in bunches. **Scientia Horticulturae**, v.56, p.31-41, 1993.
- LYNCH, M.; WALSH, B. **Genetics and analysis of quantitative traits**. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 1998. 980p.
- LIPPMAN, Z.; TANKSLEY, S.D. Dissecting the genetic pathway to extreme fruit size in tomato using a cross between the small-fruit wild species *Lycopersicon pimpinellifolium* and *L. esculentum* var. Giant Heirloom. **Genetics**, v.158, p.413-422, 2001.
- MILLER, J.C.; TANKSLEY, S.D. RFLP analysis of phylogenetic relationships and genetic variation in the genus *Lycopersicon*. **Theoretical and Applied Genetics**, v.80, p.437-448, 1990.
- MOCCIA, S.; FREZZA, D.; CHAERA, Y.; MÓNACO, E. Tomate "cherry": evaluación de componentes de calidad en tres híbridos durante el almacenamiento. **Horticultura Argentina**, v.17, p.5-10, 1998.
- PRATTA, G.; ZORZOLI, R.; PICARDI, L.A. Interacciones genéticas entre germoplasma silvestre y cultivado de *Lycopersicon* spp. con efectos sobre la calidad del fruto de tomate. **Plant Genetic Resources Newsletter**, v.124, p.7-12, 2000.
- PRATTA, G.; ZORZOLI, R.; PICARDI, L.A. Diallel analysis of production traits among domestic, exotic and mutant germplasms of *Lycopersicon*. **Genetic and Molecular Research**, v.2, p.206-213, 2003.
- SAS INSTITUTE (Cary, Estados Unidos). **SAS/OR users guide: statistics**, version 8. Cary, 2001.
- SCHUELTER, A.R.; FINGER, F.L.; CASALI, V.W.D.; BROMMONSCHENKEL, S.H.; OTONI, W.C. Inheritance and genetic linkage analysis of a firm-ripening tomato mutant. **Plant Breeding**, v.121, p.338-342, 2002.
- THOMPSON, A.J.; TOR, M.; BARRY, C.S.; VREBALOV, J.; ORFILA, C.; JARVIS, M.C.; GIOVANNONI, J.J.; GRIERSON, D.; SEYMOUR, G.B. Molecular and genetic characterization of a novel pleiotropic tomato-ripening mutant. **Plant Physiology**, v.120, p.383-390, 1999.
- ZORZOLI, R.; PRATTA, G.; PICARDI, L.A. Variabilidad genética para la vida poscosecha y el peso de los frutos en tomate para familias F₃ de un híbrido interespecífico. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.35, p.2423-2427, 2000.

Recibido el 18 de noviembre de 2003 y aceptado el 20 de septiembre de 2004