

Uso de Germoplasma Silvestre en el Programa de Mejora de Tomate

Wild Tomato Germoplasm uses in Tomato Breeding Program

Graciela Beatriz Caruso, Viviana Gabriela Broglio & Mariana Inés Pocovi.

CIUNSA y Facultad de Ciencias Naturales. Av. Bolivia 5150. Salta (CP4400). gbcaruso@gmail

Recibido: 09/08/2015 Aceptado: 07/09/2015

Resumen

El tomate, *Solanum lycopersicum* L. es un cultivo de gran extensión e importancia económica mundial, constituye además un sistema modelo para estudios genéticos en plantas. El proceso de domesticación y mejora ha reducido su variabilidad genética, representada en los cultivares modernos. No obstante, una gran cantidad de polimorfismo está presente en las especies silvestres de tomate, siendo *Solanum habrochaites* una de las que tiene mayor variabilidad genética. Las especies silvestres han mostrado la existencia de caracteres deseables para la agricultura y su uso ha permitido incorporar genes de interés, aunque promete muchos más aportes a la mejora del tomate. La brecha genética entre el germoplasma elite y el silvestre hace necesaria una instancia de premejoramiento. La introgresión de genes ha sido utilizada para transferir variadas características favorables a materiales adaptados y generar genotipos "genéticamente valorizados" que posteriormente son incorporados en los programas de mejoramiento como líneas parentales. Esta etapa puede considerarse como una actividad intermedia entre la conservación de germoplasma y su utilización. El presente trabajo resume parte de los resultados de evaluación de caracteres de calidad de fruto y de marcadores moleculares en dos líneas de premejora, obtenidas mediante introgresión del genoma de *S. habrochaites* en el cultivar Uco Plata INTA de *S. lycopersicum*, por el programa de Mejora Genética de Tomate que se lleva a cabo en la Universidad Nacional de Salta. Las introgresiones de *S. habrochaites* han evidenciado su efecto sobre la variabilidad en todos los caracteres de calidad de fruto evaluados, mejorando algunos aspectos como la vida en estantería, el color, el contenido de sólidos solubles. Es importante continuar con las evaluaciones fenotípicas y moleculares a fin de avanzar en la mejora facilitada por el uso de marcadores moleculares, y de este modo reunir los genes ventajosos y eliminar aquellos en los que la influencia de las introgresiones puede ser negativa, como el tamaño.

Palabras clave: calidad de fruto, introgresiones, premejora, *Solanum habrochaites*, *Solanum lycopersicum*.

Abstract

Tomato, *Solanum lycopersicum* L. is a crop with wide growth around the world and with great economic importance. Besides, it is a model system to genetic studies in plants. Domestication and genetic improvement of tomato have reduced its genetic variability, which is represented in modern cultivars. However, great amount of polymorphism were founded in tomato wild species, *Solanum habrochaites* is one of them with more genetic variability. In addition, the wild species have evidenced desirable characteristics for agriculture, its uses has allowed include genes of interest; although they could provide better contribution to tomato improvement. Due the genetic gap between elite germplasm and wild germplasm, it is necessary a pre-improvement instance that overcomes these differences. Genetic introgression is used to transfer favorable characteristics to adapted materials and to increase the genetic value of these materials. Materials with higher genetic value can be used like parental lines in breeding programs. This step could be considered intermediate between the germplasm conservation and its uses for breeding. This work summarizes some results of fruit quality trait and molecular marker evaluations of two pre breeding lines. These lines were obtained by tomato breeding program at the Universidad Nacional de Salta through *S. habrochaites* introgression in the Uco Plata tomato cultivar. The introgressions have evidenced its effects to increase the variability on all fruit quality traits evaluated. Some features like fruit shelf life, color or soluble solid content showed better performances that the cultivar. It will be important to continue with phenotypic and molecular evaluations in order to carry out selection assisted by markers and to link beneficial genes and to remove negative introgressions, for example small fruit size.

Key words: fruit quality, introgression, pre-breeding, *Solanum habrochaites*, *Solanum lycopersicum*.

Uso de Germoplasma Silvestre en el Programa de Mejora de Tomate

El tomate, *Solanum lycopersicum* L., es un cultivo de gran extensión e importancia económica mundial, después de la papa es el segundo vegetal más consumido en el mundo (Foolad 2007). En nuestro país se cultiva tanto en invernáculo como a campo, siendo Buenos Aires, Corrientes, Salta, Jujuy y Mendoza, las principales provincias productoras. El volumen de ingreso de tomates al MCBA para el año 2014 fue de 113.451,2 t., lo que constituye una participación del 13,9% del total de hortalizas (Peralta & Liverotti 2015). Además, desde el punto de vista biológico, constituye un sistema modelo para estudios genéticos en plantas (Rick & Yoder 1988).

Si bien Perú se considera como el centro de diversificación de esta especie, el conjunto de evidencias favorecen a Méjico como la fuente del tomate cultivado. La especie ya había alcanzado un alto grado de domesticación antes de que fuera introducida en Europa, a principios del siglo XVI. Posteriormente en Europa, el proceso de domesticación involucró la evolución de un sistema de autocruzamiento obligado, por lo que la mayoría de las accesiones son líneas puras (Peralta & Spooner 2006).

Numerosos autores han planteado la escasa variabilidad genética en el tomate cultivado como consecuencia del proceso de domesticación y generación de variedades (Bai & Lindhout 2007; Foolad 2007). En este proceso los efectos de sucesivos "cuellos de botella" y "eventos fundacionales" asociados a la acción de la selección natural y artificial y la reproducción autógama han reducido notablemente la variabilidad de la especie, representada en los cultivares modernos. Se ha estimado que sólo el 5% de la variación genética actual dentro del ex género *Lycopersicon* puede ser encontrada dentro de *S. lycopersicum*. No obstante, una gran cantidad de polimorfismo ha sido revelada mediante marcadores moleculares en los tomates silvestres, siendo *Solanum habrochaites* Knapp and Spooner (syn. *Lycopersicon hirsutum*) una de las especies que tiene mayor variabilidad genética (Bretó *et al.* 1993; Bai & Lindhout 2007).

El estudio de especies silvestres emparentadas con las cultivadas ha demostrado la existencia de muchos caracteres deseables para la agricultura. Diferentes especies han aportado genes de resistencia, de tolerancia a diferentes tipos de estrés, propiedades nutraceuticas; en otros casos los genomas exóticos han contribuido a la adaptación a diferentes condiciones agroecológicas (Seah *et al.* 2004; Zamir *et al.* 1999; Schauer *et al.* 2006). El uso de germoplasma silvestre para la mejora del tomate se inició en Estados Unidos a fines de 1930 con la exploración de fenotipos de especies silvestres para ampliar su base genética (Rick 1986; Sim *et al.* 2012). Más aún, diferentes trabajos basados en cruzamientos interespecíficos, han puesto en evidencia la posibilidad de obtener fenotipos de valor agronómico o comercial, no predecibles a partir de los fenotipos parentales (Bernacchi *et al.* 1998; Gilardón *et al.* 2004; Rodríguez *et al.* 2010). La gran diversidad genética en las especies silvestres promete muchos más aportes a la mejora genética del tomate.

Sin embargo, la brecha genética entre el germoplasma elite y el silvestre hace necesaria una instancia de premejoramiento (Beretta & Rivas 2001). La premejora se basa en la introgresión de genes, es decir, la integración estable de material genético de una especie en otra a través de cruzamientos y repetidas retrocruzas (Rieseberg & Wendel 1993). Este método se ha utilizado en la premejora de diversas especies para transferir variadas características favorables a materiales adaptados (Gur & Zamir 2004, González-Belinchón *et al.* 2005; Vallejo Cabrera *et al.* 2008).

Esta etapa es una actividad intermedia entre la conservación de germoplasma y su utilización (Cooper *et al.* 2001); dando como resultado materiales "genéticamente valorizados". Estos materiales pueden ser incorporados en los programas de mejora como líneas parentales, ampliando así la base genética de las especies cultivadas (FAO 1997; Jaramillo & Baena 2000).

Luego de la introgresión, la mejora prosigue con el mejoramiento clásico o la aplicación de Selección Asistida por Marcadores (MAS), que es un método por el cual se seleccionan fenotipos basados en el genotipo de un/unos marcadores genéticos (Collard *et al.* 2005). La identificación, aislamiento y donación de genes, seguidos por la transferencia mediante biotecnología, es un método más rápido de incorporar genes específicos en materiales ya mejorados.

Mejoramiento de Tomate en la Universidad Nacional de Salta

El Programa de Mejora Genética de Tomate que se lleva a cabo en la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Salta, mediante cruzamientos interespecíficos ha generado líneas de premejora con introgresión de genes silvestres en *Solanum lycopersicum*. El objetivo inicial fue la introducción de genes de resistencia a la polilla (*Tuta absoluta* Meyr), plaga importante en el país. Como parentales se utilizaron *Solanum lycopersicum* cv. Uco Plata INTA y la línea FCN3-5 de *Solanum habrochaites*, proveniente de la accesión PI 134417 (Banco de Germoplasma de la Universidad de Cornell) seleccionada para resistencia a la polilla. Dos de las líneas de premejora obtenidas, FCN93-6-2 y FCN13-1-6-1 incorporaron un alto nivel de resistencia a la polilla (*Tuta absoluta* Meyr), y arañuela (*Tetranychus urticae* Koch) (Gilardón *et al.* 2002; 2004). En la actualidad estas líneas se encuentran en proceso de inscripción en el INASE.

La evaluación de caracteres de calidad de fruto se considera de interés para el uso de estas líneas como recurso para la mejora. El presente trabajo sintetiza los resultados referidos a caracteres de calidad de fruto en diferentes ensayos.

Caracterización molecular de las líneas de premejora

La obtención de las líneas FCN13-1-6-1 y FCN93-6-2 implicó no sólo retrocruzas, sino también cruzamientos dirigidos, policruzamientos y selección para resistencia y fertilidad. Esta historia compleja hace difícil estimar *a priori* el porcentaje de genoma de *S. habrochaites* incorporado, presentando diferencias en algunos caracteres morfológicos, de resistencia y productividad.

El uso de 130 marcadores microsatélites (SSR) (Sol Genomics Network) y AFLPs, indican reducida similitud entre los parentales (0,324) y elevada similitud genética (Índice de Jaccard) de ambas líneas con el parental Uco Plata (0,944 y 0,969 para FCN93-6-2 y FCN13-1-6-1 respectivamente).

Los resultados de los SSR (Caruso *et al.* 2008), han permitido localizar algunos segmentos cromosómicos introgresados en ambas líneas. En FCN13-1-6-1, la tasa de introgresión fue de 3,64% en el cromosoma 4 (SSR555 y SSR214) y 9 (SSR99).

En FCN93-6-2, la tasa de introgresión fue de 3,51%, en los cromosomas 5 (SSR 162) y 11 (SSR80 y SSR67). Ambas líneas presentan diferentes introgresiones, por lo que las cualidades fenotípicas compartidas con respecto a larga vida en estantería y resistencia a insectos podrían tener bases genéticas diferentes. Es posible también, que otros segmentos menores del genoma de *S. habrochaites* se hayan incorporado en ambas líneas, aunque aún no han sido detectados.

Requiere especial explicación la presencia de nuevos alelos de SSR flanqueando las regiones introgresadas en las líneas de premejora. Posiblemente la presencia de los nuevos alelos sea consecuencia de entrecruzamientos desiguales en la meiosis y rearrreglos, ocurridos debido a las diferencias genéticas entre los genomas. Esta variabilidad, que se mantuvo en las poblaciones segregantes derivadas podría utilizarse para el mapeo de QTL. Asimismo, diferentes trabajos han puesto de manifiesto el posible efecto sobre la regulación de genes vinculada a las mutaciones de microsatélites (Li *et al.* 2002; Ellegre 2004).

Análisis de caracteres de calidad de fruto

Al igual que en otras plantas, en el tomate muchos caracteres de interés agrónomico presentan variación continua, herencia poligénica y, a menudo, una fuerte interacción con el ambiente. El uso de marcadores mapeados puede facilitar la determinación del número, localización cromosómica y efectos génicos de los loci que afectan estos caracteres (QTLs, Quantitative Trait Loci) (Moore *et al.* 2002; Causse *et al.* 2004; Frary *et al.* 2005; Lippman *et al.* 2007; Stevens *et al.* 2007).

La calidad de fruto ha sido de particular interés en la mayoría de los programas de mejora desde finales del siglo pasado. En ensayos conducidos por este Programa se han evaluado diversos caracteres de calidad de fruto: peso, forma, color, vida en estantería, forma de maduración (consistencia y deshidratación), contenido de sólidos solubles y de licopeno (Broglia *et al.* 2009; Romero *et al.* 2009; Broglia *et al.* 2011; Caruso *et al.* 2011; Quipildor *et al.* 2012; Caruso *et al.* 2013).

El tamaño es un carácter con fuerte influencia ambiental, habiéndose obtenido resultados diferentes en ensayos de distintos años. En algunos ensayos las líneas de premejora presentaron menor peso promedio (FCN13-1-6-1=29,94 g; FCN93-6-2=) que Uco Plata (87,70 g). Si bien esta diferencia no fue significativa en otros ensayos, el tamaño podría ser uno de los caracteres a mejorar, dado los requerimientos del mercado local, aunque hay una marcada tendencia en los mercados europeos a preferir frutos de menor tamaño. La asociación con dos marcadores ligados en el cromosoma 9 indican que en ese sector habría al menos un gen con efecto sobre el peso del fruto, siendo el aporte de FCN3-5 negativo. Causse *et al.* (2004) y Passam *et al.* (2007), entre otros autores, han reportado QTL para este carácter en diferentes cromosomas de tomate, incluyendo al cromosoma 9.

Con respecto a la forma, los frutos de ambas líneas son más redondos que los de Uco Plata, detectándose diferencias significativas. La coloración tiene destacada influencia en su comercialización (Clément *et al.* 2008). Ambas líneas tienen, en promedio, frutos de color rojo más intenso (escala cualitativa) que Uco Plata. Cabe señalar que los frutos de *S. habrochaites* son verdes, por lo que la mejora seguramente tiene que ver con efectos epistáticos y pleiotrópicos.

El color final del fruto está condicionado por la cantidad total y la proporción de diferentes carotenoides, de los que el licopeno es el principal, constituyendo el atributo de calidad más importante del tomate maduro. El tomate, es la principal fuente de licopeno, un potente antioxidante natural, cuya demanda está incrementando debido a sus beneficios sobre la salud. Un objetivo importante de muchos programas de mejora es desarrollar cultivares con alto contenido de licopeno (Passam *et al.* 2007). La línea FCN13-1-6-1 presenta mayor concentración de licopeno que Uco Plata, por lo que podría utilizarse como aporte de genes para incrementar tanto la intensidad del color como el contenido de licopeno.

Las heredabilidades en sentido amplio de los caracteres color, peso y forma fueron de 0,23, 0,37 y 0,21 respectivamente. En estos caracteres se encontró segregación transgresiva en ambos extremos. Se destaca el hallazgo de un marcador (SSR214) en el cromosoma 4 asociado a la forma del fruto, tanto medida en forma cualitativa (Según descriptor del IPGRI, S1) como cuantitativa, (relación altura/diámetro mayor, S2) (S1: $F=3,39$; $p=0,037$ - S2: $F=3,89$ $p=0,024$).

Los tomates para consumo fresco son cosechados en estado "verde maduro" o estado "breaker", completándose la maduración antes de la venta, lo que reduce la calidad esperada por los consumidores. Esto previene el daño de los frutos postcosecha por causas bióticas y físicas. En las últimas dos décadas numerosos estudios han identificado componentes críticos involucrados en la maduración (etileno) y ablandamiento del fruto (enzima galacturonasa (PG). También se han identificado varios genes vinculados a la maduración como *Nr* (never ripe), *nor* (nonripening) y *rin* (ripening inhibitor) localizados en los cromosomas 9, 10 y 5 respectivamente. Estos genes se han usado en heterocigosis para desarrollar líneas y cultivares con frutos de mayor firmeza, retardo en la maduración y larga vida en estantería (de Vicente *et al.* 2007; Labate 2007; Meli *et al.* 2010).

Tanto FCN13-1-6-1 como FCN93-6-2 presentan frutos con mayor vida en estantería (36,87 días y 54,73 días respectivamente) que Uco Plata (29,28 días) (ensayo 2009-2010), resultados que, con diferencias superiores, se repitieron en diferentes ensayos (2007, 2008).

El carácter vida en estantería tiene fuerte influencia ambiental, así, las heredabilidades en sentido amplio, variaron entre 0,31 (2009-2010) y 0,59 (2007). El análisis de los efectos génicos permite pensar en una acción génica aditiva, con dominancia de la mayor vida en estantería y segregación transgresiva ($p<0.0001$), con valores en F2 muy superiores a los de los parentales, resultados de importancia para su aplicación en mejoramiento.

La Vida en Estantería (VE) es un carácter complejo, por lo que su comprensión requiere de la evaluación de diversos componentes. Para ello se han estudiado otras variables: forma de maduración del fruto (consistencia y grado de deshidratación al momento de descarte) y firmeza de los frutos, complementándose la información con estudios histológicos.

La consistencia mide el grado de dureza del fruto, al momento de decidir su descarte para consumo; la deshidratación se evalúa en forma cualitativa como el grado de arrugamiento de la piel o en forma cuantitativa como el porcentaje de peso perdido. Los frutos de la línea FCN13-1-6-1 son más duros que los de Uco Plata, aunque no presentan diferencias en la deshidratación. Ambos caracteres, consistencia y deshidratación mostraron en la F2 segregación transgresiva con valores superiores a lo esperado tanto en dureza como textura lisa de la piel, rasgos deseados comercialmente. La heredabilidad en sentido amplio fue 0,21 para ambos caracteres.

Vida en Estantería, Consistencia y Deshidratación estuvieron significativamente correlacionados: frutos más duros, se arrugan superficialmente y tienen mayor Vida en Estantería. También se reportó correlación negativa entre Consistencia y Color ($r=-0,10$, $p<0,0001$). Esta asociación dificulta el mejoramiento, ya que es deseable reunir color más intenso y mayor dureza y vida en estantería.

El carácter Deshidratación presenta asociación significativa con los tres marcadores del cromosoma 4; en esa región podrían encontrarse uno o más genes vinculados con características que favorecen la pérdida de agua durante el ablandamiento y envejecimiento del fruto.

Los resultados de los análisis de las líneas de premejora indican que dentro de los componentes vinculados a la duración del fruto luego de la cosecha, se pueden considerar: el espesor de la cutícula, la presencia, tipo y distribución de ceras epicuticulares y el espesor de la pared celular, variables que fueron estudiadas histológicamente.

El estudio histológico de la Pared Tangencial Externa (parte de la cubierta constituida por ceras epicuticulares, membrana cuticular, cutícula y una capa de pared celular tangencial externa) mostró que en FCN93-6-2 presenta mayor espesor, seguida por FCN13-1-6-1. Los estudios de una F2 derivada de FCN13-1-6-1 y Uco Plata indican que esta característica se correlaciona con la mayor Vida en Estantería ($r=0,48$ $p=0,005$) (Isola *et al.* 2008). Al igual que muchos de los otros caracteres estudiados, se evidencia segregación transgresiva. El análisis de imágenes por microscopía electrónica reveló que Uco Plata tiene una densa distribución de fragmentos más grandes de ceras en la cutícula que FCN13-1-6-1, hecho que podría estar relacionado con las diferencias observadas en la deshidratación.

Whaley-Emmons & Scott (1997) proponen que características, como la composición y espesor, de la cutícula podrían influir en su fisiología y propiedades biomecánicas, lo que afectaría la Vida en Estantería. Estas diferencias también podrían incidir en la sanidad del fruto al variar la resistencia a la entrada de patógenos (Matas *et al.* 2004; Bargel & Neinhuis 2005).

Las propiedades biomecánicas de la cutícula se evaluaron mediante un sensor de fuerzas que registra la fuerza necesaria para causar la ruptura de la cutícula, registrándose también medidas de su deformación. Los resultados indican que FCN93-6-2 con larga vida en estantería y cutícula de mayor espesor requiere mayor fuerza de ruptura. FCN13-1-6-1 también con larga vida en estantería tiene cutícula de espesor intermedio, y mayor resistencia a la ruptura y menor capacidad de deformación que Uco Plata, cultivar que presenta una cobertura paradérmica más débil y más elástica. Estas características (junto con las de la pared tangencial externa) podrían explicar parte de la mayor vida en estantería en las líneas de premejora.

El contenido de los sólidos ha recibido gran atención debido a su importancia nutricional. Los sólidos solubles dan cuenta del 75% del total de sólidos, siendo los azúcares reductores (glucosa y fructosa) los mayores componentes. Tanto los sólidos solubles como los insolubles están relacionados con los productos concentrados y el rendimiento y la calidad de ciertos productos procesados están determinados por el contenido de azúcar del fruto. Un contenido superior de azúcar incrementa el gusto y sabor de los frutos frescos.

Resultados parciales de la Línea FCN13-1-6-1 indican un significativo aumento del contenido de sólidos solubles (8,16 °Brix) con respecto a Uco Plata (5,36 °Brix). En los cultivares comerciales el contenido de sólidos solubles está entre 4,6% (para mercado fresco) y 6,3% (para la industria) del peso fresco. Sin embargo accesiones de especies silvestres han mostrado valores muy superiores (9-15%) de sólidos solubles. Los mejoradores ha tenido limitado éxito en incrementar los sólidos solubles o combinar elevada cantidad de sólidos solubles con rendimiento superior, en parte debido a la correlación negativa con el peso (Poolad 2007). Diferentes estudios han identificado QTLs para superior contenido de sólidos solubles en tomate, utilizando diferentes poblaciones interespecíficas.

Conclusiones

Los resultados vinculados a caracteres de calidad de fruto ponen en evidencia la importancia de la utilización de los recursos

genéticos provenientes de germoplasma silvestre en la ampliación de la base genética del tomate cultivado, generando no sólo mayor variabilidad, sino también dando lugar a la manifestación de fenotipos de mayor valor agronómico o comercial. Las introgresiones del genoma de *S. habrochaites* han mostrado su efecto sobre la variabilidad en todos los caracteres evaluados, en muchos casos con mejora respecto al genoma del parental cultivado. Sin embargo, es importante continuar con las evaluaciones tanto fenotípicas como moleculares a fin de avanzar en la mejora facilitada por el uso de marcadores moleculares, y de este modo reunir los genes ventajosos y eliminar aquellos en los que la influencia de las introgresiones puede ser negativa.

Referencias

- Bai, Y. & Lindhout, P. 2007. Domestication and breeding tomatoes: What have we gained and what can we gain in the future? *Annals of Botany* 100: 1085-1094.
- Bargel, H. & Neinhuis, C. 2005. Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) fruit growth and ripening as related to the biomechanical properties of fruit skin and isolated cuticle. *Journal of Botany* 56(413): 1049-1060.
- Beretta, A. & Rivas, M. (Coord). 2001. Estrategia en recursos fitogenéticos para los países del Cono Sur. PROCISUR. Uruguay. 177pp.
- Bernacchi, D.; Beck-Bunn, T.; Eshed, Y.; Lopez, J.; Petiard, V.; Uhlig, J.; Zamir, D & Tanksley, S. 1998. Advanced backcross QTLs analysis in tomato. I. Identification of QTLs for traits of agronomic importance from *Lycopersicon hirsutum*. *Theor. Appl. Genet.* 97: 381-397.
- Bretó, M.P.; Asins, M.S. & Carbonell, E.A. 1993. Genetic variability in *Lycopersicon* species and their genetic relationships. *Theor. Appl. Genet.* 86: 113-120.
- Broglio, V.; Caruso G.; Pocovi, M.; Hernández, C. & Méndez Pacheco, C. 2011. Análisis Genético de Caracteres de Calidad de Fruto en Tomate. Actas XI Congreso Argentino de Genética 1: 207-208.
- Broglio, V.; Caruso, G.; Hernandez, C. & Pocovi, M. 2013. Evaluación de la Calidad de Fruto en una Línea de Tomate con Introgresión de Germoplasma Silvestre. Actas XXXIV Jornadas Argentinas de Botánica. http://www.conicet.gov.ar/new_scp/detalle.php?keywords=andid=22622andinst=yesandcongresos=yesanddetalles=yesandcongr_id=2130897. Diciembre 2014.
- Broglio, V.; Caruso, G.; Pocovi, M.; Hernandez, C. & Gilardon E. 2009. Caracterización fenotípica y genética de una línea de premejora de tomate. *Horticultura Argentina* 28(67): 66-67.
- Caruso, G; Pocovi, M.I. & Gilardón, E. 2008. Estimación de la variabilidad genética en germoplasma de tomate. Actas XXXII Congreso Argentino de Genética, Tandil.
- Caruso G, V Broglio, M Pocovi & C Méndez Pacheco. 2011. Detección de SSR asociados a caracteres de calidad de fruto en tomate. Actas XL Congreso Argentino de Genética. 1:206-207.
- Caruso, G.; Broglio, V. & Pocovi, M. 2013. Marcadores microsatélites asociados a componentes del color y contenido de licopeno en frutos de tomate. *RedBio* 2013. VIII Encuentro Latinoamericano y del Caribe de Biotecnología.
- Causse, M.; Duffe, P.; Gomez, M.; Buert, M.; Damidaux, R.; Zamir, D.; Gur, A.; Chevalier, C.; Lemaire-Chamley, M. & Rothan, C. 2004. A genetic map of candidate gene and QTLs

- involved in tomato fruit size and composition. *J. Exp. Bot.* 55(403): 1671-1685.
- Collard, B.C.Y.; Jhufer, M.Z.Z.; Brouwer, J.V. & Pang, E.C.K. 2005. An introduction to markers quantitative trait loci (QTL) mapping and marker assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica* 142: 169-196.
- Cooper H.E.; Spillane C. & Hodgkin T. 2001. Broadening the genetic base of crops: an overview. En: Cooper H.E., Hodgkin T., Spillane C. (Eds.). *Broadening the genetic base of crops production*. IPGRI y FAO, 1-23. Consultado en: <https://books.google.com.ar/books?hl=es&id=andlr=andid=LfgPKagzJ2l-Candoi=fndandpg=PR3anddq=cooper+2001+broadin-gandots=MdWeyY9XQSandisig=Dsn1GPuXzp3wNoSmVvoL4ckgwfl#v=onepageandq=cooper%202001%20broadin-gandf=false>. Marzo 2015.
- de Vicente, M.C. & Tanksley, S.D. 1993. QTL analysis of transgressive segregation in an interspecific tomato cross. *Genetics* 134: 585-596.
- Ellegre, H. 2004. Microsatellites: simple sequences with complex evolution. *Nature Reviews- Genetics* 5: 435-445.
- Foolad, M. 2007. Genome mapping and molecular breeding of tomato. *International Journal of Plant Genomics* Vol 2007, Art ID 64358, pp52.
- Frary, A.; Xu, Y.; Liu, J.; Mitchell, S.; Tedeschi, F. & Tanksley, S. 2005. Development of a set of PCR-based anchor markers encompassing the tomato genome and evaluation of their usefulness for genetics and breeding experiments. *Theor. Appl. Genet.* 111: 291-312.
- Gilardón, E. 2007. Agricultural important genes derived from a cross between *Solanum lycopersicum* L. and *S. habrochaites* Knapp and Spooner (Solanaceae) : 182-186. In Barbosa L. M., dos Santos J. N. A. (orgs) *A botânica no Brasil: pesquisa, ensino e políticas públicas ambientais*. Sociedade Botânica do Brasil, São Paulo, pp 680.
- Gilardón, E.; Gorustovich, M.; Collavino, G.; Hernández, C.; Pocoví, M.; Bonomo, C. & Olsen, A. 2002. Resistencia de líneas de tomate a la polilla del tomate (*Tuta absoluta* Meyr.) en laboratorio y a campo. *Revista Investigación Agraria. Serie Producción y Protección Vegetales INIA* 17(1): 35-42.
- Gilardón, E.; Pocoví, M.; Hernández, C.; Collavino, G. & Broglia, V. 2004. Long shelf-life in tomato breeding lines derived from an interspecific crossing. In: *Book of Abstracts of The First Solanaceae Genome Workshop*. Wageningen, The Netherlands, Sept. 19-21: 80.
- González-Belinchón, C.M.; Delibes, A.; López-Braña, I.; Moreno-Vázquez, S. & Simonetti, E. 2005. Selección y caracterización molecular y agronomía de trigos hexaploides portadores de genes de resistencia a "Heterodera avenae" y/o "Mayetiola destructor" transferidos desde "Aegilops". *Phytoma España*: 186:72-75.
- Gur, A. & Zamir, D. 2004. Unused natural variation can lift yield barriers in plant breeding. *PLoS Biol* 2(10):1610-1615. Consultado en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC514488/>
- Isola, M. & Broglia, V. 2008. Análisis histológico de la pared tangencial externa de frutos de tomate de líneas de premejora. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Salta. Ed UNSa. 60pp. Consultado en: http://editorial.unsa.edu.ar/pmb/opac_css/index.php?lvl=author_seccandid=12263. Diciembre 2014.
- Jaramillo, S. & Baena, M. 2000. Material de apoyo a la capacitación en conservación *ex situ* de recursos fitogenéticos. Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos (IPGRI), Cali, Colombia. Consultado en: <http://www.biodiversityinternational.org/e-library/publications/detail/material-de-apoyo-a-la-capacitacion-en-conservacion-ex-situ-de-recursos-fitogeneticos>. Febrero de 2015.
- Labate, J.A.; Grandillo, S.; Fulton, T.; Munos, S.; Caicedo, A.L.; Peralta, I.; Ji, Y.F.; Chetelat, R.T.; Scott, J.W.; Gonzalo, M.J.; Francis, D.; Yang, W.C.; Knaap, E.; Baldo, A.M.; Smith-White, B.; Mueller, L.A.; Prince, J.P.; Blanchard, N.E.; Storey, D.B.; Stevens, M.R.; Robbins, M.D.; Wang, J.F.; Liedl, B.E.; O'Connell, M.A.; Stom-mel, J.R. & Aoki, K. 2007. Tomato. In: Kole C (ed) *Genome mapping and molecular breeding in plants*. Springer, Berlin pp 1-125.
- Li, Y.C.; Korol, A.B.; Fahima, T.; Beiles, A. & Nevo, E. 2002. Microsatellites: genomic distribution, putative functions and mutational mechanisms: a review. *Molecular Ecology* 11: 2453-2465.
- Lippman, A.B.; Semel, Y. & Zamir, D. 2007. An integrated view of quantitative trait variation using tomato interspecific introgression lines. *Currents Opinion in Genetics and Development* 17: 1-8.
- Matas, A.J.; Cobb, E.D.; Bartsch, J.A.; Paolillo, D.J. & Niklas, K.J. 2004. Biomechanics and anatomy of *Lycopersicum esculentum* fruit peels and enzyme-treated samples. *Am. J. Bot.* 91: 352-360.
- Meli, V.S.; Ghosh, S.; Prabha, T.N.; Chakraborty, N.; Chakraborty, S. & Datta, A. 2010. Enhancement of fruit shelf life by suppressing N-glycan processing enzymes. *PNAS* 107(6): 2413-2418.
- Moore, S.; Vrebalov, J.; Payton, P. & Giovannoni, J. 2002. Use of genomics tools to isolate key ripening genes and analyses of fruit maturation in tomato. *J. Exp. Bot.* 53(377): 2023-2030.
- Passam, H.C.; Karapanos, I.C.; Bebeli, P.J. & Savvas, D. 2007. A review of recent research on tomato nutrition, breeding and post-harvest technology with reference to fruit quality. *The European Journal of Plant Science and Biotechnology* 1(1): 1-21.
- Peralta, M. E. & Liverotti, O. 2015. Evolución de los volúmenes de ingreso de Tomate al Mercado Central de Buenos Aires. Año 2014. Diversidad de variedades de Tomates en la oferta del MCBA. *Boletín Electrónico de Tomate* N 33. Consultado en: .
- Peralta, I.E. & Spooner, D.M. 2006. History, Origin and Early Cultivation of Tomato (Solanaceae). In *Genetic Improvement of Solanaceous Crops* V2: 1-24.
- Quipildor, V.; Caruso, G. & Broglia, V. 2012. Análisis de la coloración y contenido de licopeno en frutos de tomate. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Salta. Ed UNSa. 60pp. Consultado en: http://editorial.unsa.edu.ar/pmb/opac_css/index.php?lvl=author_seccandid=13576. Diciembre 2014.
- Rick, C.M. 1986. Germplasm resources in the wild tomato species. *Acta Hort.* (190): 39-48.
- Rick, C.M. & Yoder, J.I. 1988. Classical and molecular genetics of tomato: highlights and perspectives. *Annu. Rev. Genet.* (22): 281-300.
- Rieseberg, L.H. & Wendel, J.F. 1993. Introgression and its consequences in plants. In: Harrison RG, editor. *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University Press: 70-109.
- Rodríguez, G.R.; Pratta, G.; Zorzoli, R. & Picardi, L. 2010. Factores genéticos que afectan la calidad del fruto de tomate.