

## Herencia de la Resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis* en Tomate<sup>1</sup>

HERNANDO ALFONSO CORTINA<sup>2</sup>, MARIO LOBO<sup>3</sup> y RICARDO MARTINEZ B.<sup>4</sup>

**Resumen.** Con el fin de estudiar la herencia de la resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis* en tomate *Lycopersicon esculentum* Mill. derivada de la especie silvestre *L. hirsutum* se desarrolló la presente investigación durante los meses de mayo a septiembre de 1987 en el Centro Regional de Investigación "La Selva" del Instituto Colombiano Agropecuario (ICA), situado en Rionegro, Antioquia.

Se estudiaron cuatro familias derivadas del cruzamiento de tres genotipos de *L. hirsutum* resistentes a *Phoma andina* var. *crystalliniformis* y tres genotipos de *L. esculentum* susceptibles a *Phoma*. Las familias incluyeron los padres, la F1, la F2, el retrocruzamiento al padre susceptible y el retrocruzamiento al padre resistente.

El trabajo se realizó con un diseño de bloques al azar con tres replicaciones. Las plantas se evaluaron individualmente de acuerdo a una escala de 0-7, donde cero son plantas inmunes y siete plantas muertas. La evaluación se hizo, en algunas familias, a los 60 y, en otras, a los 80 días.

Con los datos originales y con los datos transformados se estimaron los siguientes parámetros: 1. Componentes de media, usando el test de escala y el método de Cavalli, 2. Componentes de varianza por el método de Mather, 3. Heredabilidad en sentido amplio, usando la F1 como estimativo de la varianza ambiental y por el método de Mah-

mud y Kramer; heredabilidad en sentido estrecho, por el Método de Mather y por el de Warner, 4. Número de genes, usando los métodos de Castle, de Wright y de Mather.

Se encontró que todas las familias tenían una varianza de dominancia cercana a cero y una baja varianza ambiental, lo cual resulta en una alta heredabilidad de la resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis*, tanto en sentido amplio como estrecho. El número mínimo de genes que controlan la resistencia fue de 3 a 4.

Teniendo en cuenta lo anterior se concluyó que era posible transferir, sin mayores dificultades, la resistencia de *L. hirsutum* a *L. esculentum*, siempre que no existan efectos pleiotrópicos o de grupos de ligamiento.

### RESISTANCE HEREDABILITY OF *Phoma andina* var. *crystalliniformis* IN TOMATO

**Summary.** The inheritance of *Phoma andina* var. *crystalliniformis* resistance derived from the wild species, related to tomato, *Lycopersicon hirsutum* was studied at "La Selva" ICA's Experiment Station located at Rionegro (Antioquia), between may and september of 1987.

The study was done by employing 6 families in which four different resistant *L. hirsutum* accessions and four susceptible *L. esculentum* genotypes were used as parents. Each of the families included: the parents, the generations F1 and F2 and backcrosses from the F1 to each one of the parents. The research was carried out with an complete block design with tree replicates. The plants were scored individually, for some families 60 days after transplanting and for the

<sup>1</sup> Basado en la tesis de H.A.C. para optar al título de M.Sc. Facultad de Agronomía, Univ. Nac. de Colombia, Bogotá.

<sup>2</sup> I.C.A. A.A. 354 - Montería, Córdoba.

<sup>3</sup> I.C.A. A.A. 100. Río Negro, Antioquia.

<sup>4</sup> Profesor Asociado, Facultad de Agronomía, Universidad Nac. de Colombia, Bogotá.

remaning 80 days after transplanting, by employing a scale in which 7 means killed plants and 0 no symptoms.

Both, the original and the transformed data were subject the following analysis: mean components by using the scaling test (Mather and Jinks, 1971) and Cavalli test; variance components by employing Mather's methology (Mather y Jinks, 1971); different estimates of heritability and the minimum number of gene pairs differentiating the susceptible and resistant parents.

In all the studied families there was an additive variance with high values, a dominance variance close to zero and low environmental variance. The heritability for the resistance was high both in broad and narrow sense. The minimum number of gene pairs differentiating the resistant and susceptible parents was estimated between 3 and 4. Based on the above, it is possible to introduce in the cultivated tomato *Phoma andina* resistance, being important determine before to do so, possible deleterous pleiotropic effects or deleterous linkage groups with the resistant genes.

## INTRODUCCION

Al Oriente del Departamento de Antioquia y en el Departamento de Caldas, ha sido encontrada una enfermedad conocida como "carate", atacando cultivos de tomate (Botero y Osorio 1984; Loerakker *et al.* 1986). Según Lobo y colaboradores (Lobo 1983, Jaramillo y Quintero 1983, Botero y Osorio 1984), cuando el ataque de esta enfermedad pasa de grado bajo a medio, se tienen pérdidas en rendimiento de más del 60% y cuando se califica en grado alto, las pérdidas pueden ser superiores al 90%.

En vista de lo anterior, el ICA (Instituto Colombiano Agropecuario) inició en 1983 un proyecto de obtención de resistencia genética al "carate" en tomate, que incluía, como pasos previos, la identificación de genotipos resistentes, la caracterización genética de la resistencia y el estudio de efectos pleiotrópicos o de grupos de ligamiento asociados con ésta.

Murillo y Ruiz (1987) estudiaron diferentes poblaciones de tomate y de especies afi-

nes, hallando altos niveles de resistencia en diferentes colecciones de *Lycopersicum hirsutum*, entre las que se encontraban P1251305, LA1252 y LA1253.

El presente trabajo tuvo como objetivo general determinar la herencia y heredabilidad de la resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis* en tomate, usando como fuente de resistencia las colecciones antes mencionadas y como objetivo específico determinar: 1. Componentes de media de la resistencia, 2. Componentes de varianza, 3. Heredabilidad en sentido amplio y estrecho y 4. Número mínimo de genes.

## MATERIALES Y METODOS

La presente investigación se realizó en el Centro Regional de Investigación "La Selva" del ICA, ubicado en el municipio de Rionegro (Antioquia) a 2.120 msnm, con una temperatura promedio durante el experimento de 17,5°C, precipitación de 450 mm y humedad relativa del 69% y la zona ecológica está clasificada como bosque húmedo montano bajo (bh-mB).

Se estudiaron los padres, la F<sub>1</sub>, la F<sub>2</sub> y los retrocruzamientos de cada una de las familias derivadas de los siguientes cruces:

*L. esculentum* var. licato (susceptible) x *L. hirsutum* P1251305 (resistente).

*L. esculentum* LLS1 (susceptible) x *L. hirsutum* LA1252 (resistente).

*L. esculentum* LLS3 (susceptible) x *L. hirsutum* LA1253 (resistente).

*L. esculentum* var. licato (susceptible) x *L. hirsutum* (resistente).

Las familias fueron sembradas en el invernadero y a las tres semanas de germinadas, transplantadas a un campo donde la enfermedad se había presentado con ataques severos los últimos años. Se colocó una planta por sitio, en surcos de 5 metros de largo, con una distancia entre sitios de 0,50 m y entre surcos de un metro.

El experimento tuvo un diseño de bloques al azar con tres replicaciones por cada familia y cada replicación estuvo integrada por un surco (10 plantas) de las generaciones P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, F<sub>1</sub>, RC<sub>1</sub> y RC<sub>2</sub>, y 6 surcos (60 plantas) de la generación F<sub>2</sub>.

En todas las familias se hizo control ma-

nual de malezas, aporque, fertilización con 10-30-10 (10 gr/planta) y el amarre.

La evaluación se hizo por planta a los 60 días del transplante para las familias LLS1 x LA1252 y Licato x PI251305 y, a los 80 días para las restantes, para lo cual se utilizó la escala elaborada por Navarro y Lobo (Jaramillo y Quintero 1983), que va de 0 a 7, donde cero representa ausencia total de síntomas y 7 plantas muertas por la enfermedad.

**Análisis estadístico.** En cada familia se halló la media y la varianza de las diferentes generaciones y se realizó la prueba de Bartlett de homogeneidad de varianza (Snedecor y Cochran 1980; Steel y Torrie 1985) para las poblaciones no segregantes.

La metodología usada para estimar los diferentes parámetros supone homogeneidad de las varianzas en las poblaciones no segregantes por ésto, al resultar heterogéneas fue necesario hacer una transformación que las homogenizara (Bartlett 1947).

El análisis de la información obtenida en el campo se hizo, tanto para los datos originales como para los datos transformados. A partir de ellos se estimó: componentes de media, componentes de varianza, heredabilidad en sentido amplio y estrecho y el número mínimo de genes. El significado de los símbolos usados aparece en el anexo. El procedimiento fue el siguiente:

Componentes de media. Para hallar los componentes de media se usó:

El test de escala de Mather (Mather 1949; Mather y Jinks 1971) destinado a probar que las medias de las generaciones (Y) sólo depende genéticamente de los efectos aditivos ([d]) y dominantes ([h]) de los genes y usa las siguientes ecuaciones:

$$A = 2RC_1 - \bar{P}_1 - \bar{F}_1$$

$$VA = 4VRC_1 + V\bar{P}_1 + V\bar{F}_1$$

$$B = 2RC_2 - \bar{P}_2 - \bar{F}_1$$

$$VB = 4VRC_2 + V\bar{P}_2 + V\bar{F}_1$$

$$C = 4\bar{F}_2 - 2\bar{F}_1 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2$$

$$VC = 16V\bar{F}_2 + 4V\bar{F}_1 + V\bar{P}_1 + V\bar{P}_2$$

Si el modelo es adecuado las cantidades A, B y C serán iguales a cero dentro de los

límites de error de muestreo. Para ésto se hace una prueba de t.

La prueba conjunta de escala, propuesta por Cavalli (Hayman 1958, Mather y Jinks, 1971), estima los componentes de media de un modelo de dos o más parámetros, seguido de una comparación de las medias observadas en las diferentes generaciones con los valores esperados, calculados a partir de los parámetros estimados.

Componentes de varianza. Se determinaron por el método sugerido por Mather (Mather, 1949; Allard, 1967; Benepal y Hall, 1967), el cual está basado en un modelo de tres parámetros:  $V = D + H + E$

Usa las siguientes ecuaciones:

$$E = (VP_1 + VP_2 + VF_1)/3$$

$$H = 4(VRC_1 + VRC_2 - VF_2 - E)$$

$$D = (VF_2 - 1/4H - E)$$

Heredabilidad ( $h^2$ ). Se estimó heredabilidad en sentido amplio y en sentido estrecho por los siguientes métodos:

Heredabilidad basada en la F1 (Burton, 1951; Ibardia y Lambeth, 1969). Para calcular heredabilidad en la generación F2 se usa la identidad:

$$h^2 = \frac{VF_2 - VF_1}{VF_2}$$

Heredabilidad basada en los padres (Mahmud y Kramer, 1951), por medio de la ecuación:

$$h^2 = \frac{VF_2 - \sqrt{VP_1 \times VP_2}}{VF_2}$$

Heredabilidad basada en los componentes de varianza, calculados por el método de Mather (Mather, 1949; Allard, 1967; Benepal y Hall, 1967; Hallauer y Miranda, 1981). Para la generación F2 se obtiene, mediante la fórmula:

$$h^2 = \frac{1/2D}{VF_2} \text{ que calcula heredabilidad en el sentido estrecho.}$$

Número Mínimo de Genes (k). Se halló por tres métodos:

El método de Castle (Wright, 1968; Ibardia y Lambeth, 1969; Mayo, 1980) que emplea la ecuación:

$$K = \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2}{8(VF_2 - VF_1)}$$

El método de Wright (Burton, 1951; Wright 1968; Ibardía y Lambeth, 1969) que emplea la igualdad:

$$K = \frac{0,25(0,75 - h + h^2)(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2}{VF_2 - VF_1}$$

Donde:

$$h = \frac{F_1 - P_1}{P_2 - P_1}$$

Método de los componentes de varianza de Mather (Benepal y Hall, 1967) que estima el número de genes por la ecuación:

$$k = \frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2}{4D}$$

## RESULTADOS Y DISCUSION

La media, la varianza de la muestra y la varianza de la población de medias de las diferentes familias aparecen en el Cuadro 1 y basadas en ellas se hallaron: **Componentes de media.** Al realizar la prueba de escala (Cuadro 2), el estimador C resultó significativamente diferente de cero en todas las familias con los datos originales y en las familias LLS1 x LA1252 y Licato x PI251305 con los datos transformados. En un modelo

de seis parámetros esta significancia está asociada con interacciones del tipo aditivo x aditivo y/o dominante x dominante. La familia Licato X PI251305 muestra significancia para el estimador B, tanto con los datos originales como con los transformados, mientras que, en la familia LLS1 X LA1252, B es significativa únicamente con los datos transformados. En un modelo de seis parámetros las interacciones aditivo x aditivo y aditivo x dominante afectan a B. La familia Licato X LA1253 no muestra significancia para A, B o C con los datos transformados, siendo la única familia que se adecúa al modelo aditivo-dominante.

Al aplicar el método de Cavalli para un modelo de tres parámetros (Cuadro 2), la familia Licato X LA1253 se ajusta al modelo propuesto, tanto con los datos originales como con los transformados, confirmando los resultados de la prueba de Mather. Las otras familias no se adecuaron al modelo aditivo-dominante, lo que era de esperarse por la prueba de escala.

Al ensayar modelos de 4 y 5 parámetros para las familias que no se adecuaron al modelo aditivo-dominante, usando nuevamente el método de Cavalli (Cuadro 3), los resultados obtenidos son similares para los datos originales y los transformados. En las fami-

**Cuadro 1.** Media ( $\bar{X}$ ), Varianza ( $V_i$ ), Varianza de la población de medias ( $Sd^2$ ) de las diferentes generaciones de las familias estudiadas para resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis*. Rionegro 1987.

Familia		P1	RC1	F1	F2	RC2	P2
	$\bar{X}$	6,17	4,75	2,56	2,42	1,53	0,17
LL53X	$V_i$	1,15	0,86	0,78	2,17	1,14	0,14
LA1253	$Sd^2$	0,05	0,03	0,09	0,01	0,07	$4,8 \times 10^{-3}$
	$\bar{X}$	4,86	3,50	2,73	2,31	1,35	0,11
Licato X	$V_i$	0,77	0,74	0,41	1,55	0,77	0,10
LA1253	$Sd^2$	0,03	0,03	0,01	$0 \times 10^{-3}$	0,04	$3,5 \times 10^{-3}$
	$\bar{X}$	5,22	4,00	2,78	1,59	0,78	0,10
LL51X	$V_i$	0,69	1,63	0,69	1,88	0,69	0,09
LA1252	$Sd^2$	0,08	0,06	0,08	0,03	0,08	$4,8 \times 10^{-3}$
	$\bar{X}$	4,44	3,53	2,47	1,81	0,39	0,20
Licato X	$V_i$	0,78	1,60	1,04	1,88	0,61	0,18
P1251305	$Sd^2$	0,09	0,08	0,06	0,02	0,03	0,02

**Cuadro 2.** Componentes de media para la resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis* modelo de tres parámetros  $Y = m + [d] + [h]$ . Rionegro, 1987.

Familia	Test de escala Datos		Método de Cavalli Datos	
	Originales	Transformados <sup>a</sup>	Originales	Transformados
LL S 3X LA 1253	A = 0,77 B = 0,34 C = -1,78 <sup>b</sup>	A = 0,262 <sup>b</sup> B = 0,218 C = -0,258	m = 3,19 [d] = 3,04 [h] = 0,88 X <sup>2</sup> = 18,01 <sup>c</sup>	m = 1,69 <sup>c</sup> [d] = 0,91 <sup>c</sup> [h] = 0,07 <sup>c</sup> X <sup>2</sup> = 13,25 <sup>c</sup>
Licato x LA 1213	A = 0,59 B = -0,14 C = -1,19 <sup>c</sup>	A = -0,122 B = 0,085 C = -0,139	m = 2,39 <sup>c</sup> [d] = 2,29 <sup>c</sup> [h] = 0,19 X <sup>2</sup> = 7,03	m = 1,53 <sup>c</sup> [d] = 0,76 <sup>c</sup> [h] = 0,25 <sup>c</sup> X <sup>2</sup> = 2,58
LL S1 x LA 1252	A = 0,00 B = 1,32 <sup>c</sup> C = -4,5 <sup>c</sup>	A = 0,00 B = 0,00 C = -1,21 <sup>c</sup>	m = 2,55 <sup>c</sup> [d] = 2,49 <sup>c</sup> [h] = -0,58 <sup>c</sup> X <sup>2</sup> = 31,87 <sup>c</sup>	m = 1,56 <sup>c</sup> [d] = 0,82 <sup>c</sup> [h] = 0,07 X <sup>2</sup> = 18,76 <sup>c</sup>
Licato x PI 251305	A = 0,15 B = -0,89 <sup>c</sup> C = 2,35 <sup>c</sup>	A = 0,05 B = 0,72 <sup>c</sup> C = -0,65	m = 2,21 <sup>c</sup> [d] = 2,20 <sup>c</sup> [h] = 0,35 X <sup>2</sup> = 22,00 <sup>c</sup>	m = 1,46 <sup>c</sup> [d] = 0,77 <sup>c</sup> [h] = 0,09 X <sup>2</sup> = 18,03 <sup>c</sup>

<sup>a</sup> Datos transformados a  $\sqrt{x+0,5}$  en todas las familias excepto en L 1523 x PI 126445 en la cual se transformaron a  $\sqrt{x+1}$

<sup>b</sup> P = 0,05

<sup>c</sup> P = 0,01

**Cuadro 3.** Componentes de media para la resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis* modelo de cuatro o cinco parámetros. Rionegro, 1987.

Familia	Parámetros	Datos	
		Originales	Transformados
LL S3 x LA 1253	m	0,18 NS <sup>a</sup>	0,93 <sup>c</sup>
	(d)	3,03 <sup>c</sup>	0,89 <sup>c</sup>
	(h)	6,61 <sup>c</sup>	2,05 <sup>c</sup>
	(i)	3,01 <sup>c</sup>	0,75 <sup>c</sup>
	(j)	-4,23 <sup>c</sup>	-1,25 <sup>c</sup>
	X <sup>2</sup>	0,39 NS <sup>a</sup>	0,05 NS <sup>a</sup>
LL S1 x LA 1252	m	0,44 NS <sup>a</sup>	1,01 <sup>c</sup>
	(d)	2,68 <sup>c</sup>	0,84 <sup>c</sup>
	(h)	2,44 <sup>c</sup>	0,82 <sup>c</sup>
	(i)	2,33 <sup>c</sup>	0,58 <sup>c</sup>
	X <sup>2</sup>	4,23 NS <sup>a</sup>	3,85 NS
Licato x PI 251305	m	2,11 <sup>c</sup>	1,46 <sup>c</sup>
	(d)	1,98 <sup>c</sup>	0,71 <sup>c</sup>
	(h)	-0,08 NS <sup>a</sup>	0,08 NS <sup>a</sup>
	X <sup>2</sup>	8,88 <sup>b</sup>	7,76 <sup>b</sup>

<sup>a</sup> NS: No significativo:  $P > 0,05$

<sup>b</sup> P = 0,05

<sup>c</sup> P = 0,01

lias LLS1 x LA1252 y LLS3 x LA1253 se hallaron interacciones aditivo x aditivo, las cuales son importantes para el mejoramiento, por ser las únicas que pueden fijarse (Mather y Jinks 1971, Hallauer y Miranda 1981, Márquez 1985). La familia Licato x PI251305 se adecuó pobremente al modelo, ésto se debe posiblemente a las desviaciones de las proporciones mendelianas en cruces entre *L. esculentum* y *L. hirsutum* previamente reportadas por Allard, 1967.

**Componentes de varianza.** Los componentes de varianza, tanto para los datos originales como para los datos transformados, aparecen en el Cuadro 4. Dos aspectos se destacan en ella: el valor cero de la varianza de dominancia (H) en todas las familias, con excepción de LLS1 x LA1253 en la escala original (en realidad son varianzas negativas llevadas a cero) y los altos estimados para el componente aditivo de la varianza. A continuación se discutirán estos dos hechos.

El cálculo de los componentes de varianza está basado en un modelo de tres parámetros que no incluye relaciones epistáticas. Si se observan los componentes de media para un modelo de tres parámetros (Cuadro 2), se pueden apreciar los altos valores del componente aditivo ([d]) con relación al componente de dominancia ([h]) (Cuadro 5), lo que, bajo el supuesto de dominancia isodireccional, hace esperar altos valores de la varianza aditiva con relación a la varianza de dominancia. En la familia (Licato x LA 1253) en la cual el modelo aditivo-dominante resultó adecuado los estimados de varianza genética aditiva son confiables, en las familias en que las interacciones eran de otro tipo, los valores estimados son mayores que los reales.

Por otra parte, la varianza de dominancia para un locus es igual a  $(2 pqh)^2$  (Kempthorne, 1957; Falconer, 1967; Márquez, 1985), y para K loci será igual a su suma.

$$(2 pq)^2 \sum h_i^2$$

Del modelo para los componentes de media, no se pueden obtener los diferentes valores del  $h_i$  que permitan calcular la varianza de dominancia, pero, basado en la suma ([h]), se puede calcular un valor máximo

bajo el supuesto de dominancia isodireccional y sabiendo que:

$$\sum h_i^2 \left( \sum h_i \right)^2 = [h]^2$$

Este valor máximo aparece en el Cuadro 5 y es pequeño. Además, la varianza de dominancia es máxima cuando, como se supuso,  $p = q = 0,5$ ; si hay diferente viabilidad y fertilidad, de lo cual hay indicios, el valor de la varianza de dominancia será menor.

En las condiciones en que se realizó este experimento, la varianza ambiental fue baja (Cuadro 4), indicando poca influencia de las condiciones ambientales en la expresión de la resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis*. Con una baja varianza no heredable (baja varianza ambiental y baja varianza de dominancia) y una varianza genética aditiva alta se esperan valores altos de heredabilidad.

**Heredabilidad.** Los estimados de heredabilidad referidos a la población F2, con los datos originales y los datos transformados, aparecen en la Tabla 6. Se observan altos valores de heredabilidad obtenida por cualquiera de los métodos, lo cual está de acuerdo con lo esperado de los componentes de media y de varianza.

Los estimados de heredabilidad en sentido amplio, basados en la varianza de los padres, dan valores similares en la escala original y en la transformada son, además, un poco mayores que los estimados de heredabilidad en sentido estrecho, por el método de Mather, ésto era de esperarse dados los bajos valores estimados de la varianza de dominancia.

Los estimados de heredabilidad basados en la F1, tanto en la escala original como en la transformada, son menores a aquellos basados en los padres y en varios casos inferiores a los estimados de heredabilidad en sentido estrecho, lo cual los hace poco confiables, aunque sus valores siguen siendo altos.

**Número mínimo de genes.** El número mínimo de pares de genes fue ligeramente mayor para los datos originales que para los datos transformados (Tabla 7). El número de genes calculados por los tres métodos fue similar, lo cual era de esperarse pues, aunque los métodos de Wright y Mather consideran la presencia de dominancia y el de Castle no, los

**Cuadro 4.** Componentes de varianza para la resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis*. Rionegro, 1987.

Familia	Parámetros	Datos	
		Originales	Transformados <sup>a</sup>
LL S3 x LA 1253	E	0,69	0,06
	H	0,00	0,00
	D	2,96	0,34
Licato x LA 1253	E	0,43	0,03
	H	0,00	0,00
	D	2,25	0,26
LL S1 x LA 1252	E	0,49	0,06
	H	0,89	0,00
	D	2,28	0,34
Licato x PI 251305	E	0,67	0,07
	H	0,00	0,00
	D	2,44	0,34

<sup>a</sup> Datos transformados a  $\sqrt{x + 0,5}$  en todas las familias excepto en L 1523 x PI 126445 en la cual se transformaron a  $\sqrt{x + 1}$

**Cuadro 5.** Relación del componente de dominancia al componente aditivo y estimación de la máxima varianza de dominancia basado en un modelo de tres parámetros para la resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis*. Rionegro, 1987.

	Datos originales		Datos transformados <sup>a</sup>	
	Razón de potencia [h] / [d] %	Varianza de dominancia (2pq [h]) <sup>2</sup>	Razón de potencia [h] / [d] %	Varianza de dominancia (2pq [h]) <sup>2</sup>
LL S3 x LA 1253	28,9	0,1936	7,7	1,2 x 10 <sup>-3</sup>
Licato x LA 1253	8,3	9,0 x 10 <sup>-3</sup>	32,9	0,016
LL S1 x LA 1252	23,3	0,084	8,5	1,2 x 10 <sup>-3</sup>
Licato x PI 251305	15,9	0,031	11,7	2,03 x 10 <sup>-3</sup>

<sup>a</sup> Datos transformados a  $\sqrt{x + 0,5}$  en todas las familias excepto en L 1523 x PI 126445 en la cual se transformaron a  $\sqrt{x + 1}$

valores de dominancia hallados en este experimento son casi cero.

El padre resistente LA 1253 mostró un número mínimo de genes de tres en las dos familias en que intervino. Lo mismo ocurre con PI 251305 en su cruce con Licato, mien-

tras que la línea LA 1252 muestra un número mínimo de tres con los datos originales y de dos con los datos transformados.

Del análisis de todas las familias se puede decir que el número mínimo de genes que controlan la resistencia a *Phoma andina* var.

**Cuadro 6.** Heredabilidad de la resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis* en las poblaciones F2. Rionegro, 1987.

Familia	Metodo	Datos	
		Originales	Transformados <sup>a</sup>
LL S3 x LA 1253	F1	0,64	0,64
	Padres	0,81	0,81
	Mather	0,68	0,75
Licato x LA 1253	F1	0,74	0,80
	Padres	0,82	0,81
	Mather	0,73	0,81
LL S1 x LA 1252	F1	0,63	0,76
	Padres	0,86	0,90
	Mather	0,62	0,85
Licato x PI 251305	F1	0,45	0,50
	Padres	0,80	0,82
	Mather	0,65	0,71

<sup>a</sup> Datos transformados a  $\sqrt{x + 0,5}$  en todas las familias excepto en L 1523 x PI 126445 en la cual se transformaron a  $\sqrt{x + 1}$

**Cuadro 7.** Número mínimo de genes que controla la resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis*. Rionegro, 1987.

Familia	Método	Datos	
		Originales	Transformados <sup>a</sup>
LL S3 x LA 1253	Castle	3,34	2,75
	Wright	3,30	2,75
	Mather	3,04	2,33
Licato x LA 1253	Castle	2,48	2,32
	Wright	2,49	2,46
	Mather	2,51	2,32
LL S1 x LA 1252	Castle	2,82	1,60
	Wright	2,82	1,66
	Mather	2,87	1,44
Licato x PI 251305	Castle	2,66	2,11
	Wright	2,68	2,17
	Mather	1,84	1,48

<sup>a</sup> Datos transformados a  $\sqrt{x + 0,5}$  en todas las familias excepto en L 1523 x PI 126445 en la cual se transformaron a  $\sqrt{x + 1}$ .

*crystalliniformis*, en las fuentes de resistencia usadas, es de 3-4 y que éste, unido a la alta heredabilidad de la característica, nos permiten considerarlo como un carácter de transferencia relativamente fácil en programas de mejoramiento.

La familia Licato x LA 1253 se adecuó a un modelo aditivo-dominante para la resis-

tencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis*, la familia LLS1 x LA 1252 se ajustó a un modelo de cuatro parámetros, que, además de los componentes aditivo y dominante, incluía la interacción aditivo x aditivo; la familia Licato x PI 251305, también, se adecuó a un modelo de cuatro parámetros, pero que, en lugar de la interacción aditivo x



aditivo, contenía la interacción aditivo x dominante; la familia LLS3 x LA 1253 se aproximó a un modelo de cinco parámetros que incluía las interacciones aditivo x aditivo y dominante x dominante.

La heredabilidad de la resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis* en tomate para la población F2 es alta, tanto en sentido amplio como en sentido estrecho, lo que hace que la selección para la resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis* tenga perspectivas de éxito.

El número mínimo de genes que controlan la resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis* es de tres o cuatro.

Es posible, si no se encuentran efectos pleiotrópicos o de grupos de ligamento desfavorables, transferir, sin mayores dificultades la resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis* de *L. hirsutum* a *L. esculentum*.

#### LITERATURA CITADA

- Anderson, V.L. y O. Kempthorne. 1954. A model for the study of quantitative inheritance. *Genetics* 39. 883-898.
- Allard, R.W. 1967. Principios de la mejora genética de las plantas. Ed. Omega, Barcelona. 498 pp.
- Bartlett, M. S. 1947. The use of transformations. *Biometrics*, 3(1): 39-52.
- Benepal, P. y Ch. Hall, 1967. The genetic basis of varietal resistance of *Cucurbita pepo*. to squash bug *Anasa tristis* D'e Geer. *Amerc. Soc. for Hort. Sci.* v. 90. 301-303.
- Botero, M. y G. Osorio. 1984. Pruebas de *Phoma* sp. en tomate (*Lycopersicon esculentum* M.) a nivel de laboratorio e invernadero. Medellín, Universidad Nacional de Colombia (Tesis), 57 pp.
- Burton, G.W. 1951. Quantitative inheritance in Pearl Millet (*Pennisetum glaucum*). *Agronomy Journal* 43 (9): 409-417.
- Falconer, D.S. 1967. Introducción a la Genética Cuantitativa. Continental, S.A. México, D.F. 430 pp.
- Hallauer, A. y J.B. Miranda. 1981. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State University Ames. pp. 45-111.
- Hayman, R.I. 1958. The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. *Heredity* 12. 371-390.
- Ibardia, E.A. y V.N. Lambeth. 1969. Inheritance of tomato fruit weight. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 94. 498-500.
- Jaramillo, A. y B. Quintero. 1983. Evaluación de resistencia a *Phoma* sp. (pos *P. medicaginis* var. *pinodella*), en tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill), en estado de plántula y planta adulta. Medellín, Universidad Nacional de Colombia (Tesis), 34 pp.
- Kempthorne, O. 1957. An introduction to genetics statistics John Wiley Sons Inc. New York. 545 pp.
- Lobo, M. 1983. Informe anual de labores 1982B-1983A, Programa de Fitomejoramiento, Instituto Colombiano Agropecuario, Regional No. 4. Rionegro, 39 pp. (Mimeografiado).
- Loerakker *et al.* 1986. *Phoma andina* var. *crystalliniformis* var. nov, un patógeno nuevo del tomate y de la papa. *Nota fitopatológica* 21. 99-102.
- Mahmud, I. y H.H. Kramer. Segregation for yield, height and Maturity following a Soybean cross. *Agronomy Journal* 43. 605-609.
- Márquez, F.S. 1985. Genotecnia Vegetal. Métodos, teoría, resultados, v(1). A.G.T. Editor, México, 353 pp.
- Mather, K. 1949. *Biometrical Genetics*. Methuen London. 162 pp.
- Mather, K. y J. Jinks. 1971. *Biometrical Genetics*. Cornell University Press, New York. 381 pp.
- Mayo, O. 1980. *The theory of Plant Breeding* Clarendon Press, Oxford. 293 pp.
- Murillo, M. y A. Ruiz. 1987. Resistencia a *Phoma andina* var. *crystalliniformis* en la especie silvestre de tomate *Lycopersicon hirsutum*. Medellín, Universidad Nacional de Colombia (Tesis). 41 pp.
- Snedecor, G.W. y W.G. Cochran. 1980. *Statistical methods*. The Iowa State University Press, Ames, 507 pp.
- Steel, R. y J. Torrie. 1985. *Bioestadística: Principios y procedimientos*. Mc.Graw-Hill, Bogotá. 622 pp.
- Wright, S. 1968. *Genetic and Biometric Foundations*. Vol. 1. The University of Chicago Press. pp. 381-391.

## A N E X O

### SIMBOLOS

- D : Varianza aditiva  
[d] : El componente aditivo de medias  
E : Varianza ambiental  
F1 : Primera generación filial  
GL : Grados de libertad  
H : Varianza de dominancia  
[h] : El componente de dominancia de medias  
h<sup>2</sup> : Heredabilidad  
[i] : La interacción aditivo x aditivo de los componentes de media.  
[j] : La interacción aditivo x dominante de los componentes de media  
k : Número mínimo de genes  
[l] : La interacción dominante x dominante de los componentes de media  
m : En los componentes de media, el promedio entre los homocigotos  
p : Frecuencia del alelo A  
P1 : Progenitor susceptible  
P2 : Progenitor resistente  
q : Frecuencia del alelo a  
RC1 : Retrocruzamiento al padre susceptible  
RC2 : Retrocruzamiento al padre resistente  
Sd<sup>2</sup> : Varianza de la población de medias  
Vi : Varianza fenotípica de la generación i  
 $\bar{X}$  : Media  
Y : Respuesta fenotípica  
- : Sobre cualquier símbolo representa la media