

VARIABILIDAD GENÉTICA DE PARENTALES Y POBLACIONES F₁ INTER E INTRAESPECÍFICAS DE *Physalis peruviana* L. Y *P. floridana* Rydb.¹

JHON ALEXANDER BERDUGO CELY², FELIX ENCISO RODRÍGUEZ³, CAROLINA GONZÁLEZ ALMARIO⁴, LUZ STELLA BARRERO MENESES⁵

RESUMEN – La uchuva, *Physalis peruviana*, es un frutal andino de importancia para la exportación; el principal limitante de su producción en Colombia es el marchitamiento vascular ocasionado por *Fusarium oxysporum*. En el presente trabajo se propuso generar poblaciones F₁ entre parentales contrastantes por su respuesta a éste patógeno y evaluarlas molecularmente como apoyo al conocimiento y uso de los recursos genéticos de la especie. Para ello, cuatro genotipos de *P. peruviana* y uno de la especie relacionada *P. floridana*, fueron caracterizados a nivel morfo-agronómico empleando 34 variables cualitativas y 20 cuantitativas, y a nivel molecular con 328 marcadores tipo COSII y 154 IRGs. Dichos genotipos se utilizaron como parentales para la generación y caracterización molecular de poblaciones F₁. Las variables cuantitativas permitieron diferenciar las especies *P. floridana* y *P. peruviana* así como genotipos cultivados y silvestres dentro de *P. peruviana*. Se encontró un 100% de viabilidad en cruces F₁ intraespecíficos y un 50% en interespecíficos, siendo viables aquellos donde *P. floridana* fue receptor de polen. A nivel molecular no se identificaron polimorfismos dentro de *P. peruviana* pero sí entre *P. floridana* y *P. Peruviana*. En una población F₁ de 51 individuos generada entre las especies se encontró un total de 127 alelos con un promedio de 3,18 por locus, un PIC de 0,358 y altos valores de heterocigocidad (Ho: 0,737 y He: 0,449). Los análisis de PCA y agrupamiento permitieron discriminar la población F₁ en tres grupos, en su mayoría con mayor similitud al parental *P. floridana*. Lo anterior se reflejó en una distorsión mendeliana del 75% favorecida por la presencia de un 63,75% de alelos maternos. El estudio aporta conocimiento sobre la cruzabilidad en uchuva y la variabilidad genética de genotipos parentales y poblaciones F₁.

Términos para indexación: Poblaciones F₁ en *Physalis*, variabilidad genética, marcadores moleculares.

GENETIC VARIABILITY OF PARENTALS AND INTER AND INTERSPECIFIC F₁ POPULATIONS OF *Physalis peruviana* L. AND *P. floridana* Rydb.

ABSTRACT – Cape gooseberry, *Physalis peruviana*, is an Andean fruit of great importance for export markets; its main limitation for production in Colombia is the vascular wilt caused by *Fusarium oxysporum*. The present study proposed the generation of F₁ populations between contrasting pathogen response parents and their evaluation at molecular level to support knowledge and use of the species genetics resources. To do this, four genotypes of *P. peruviana*, and one of the related species *P. floridana*, were characterized at morphological level using 34 qualitative and 20 quantitative variables and at molecular level using 328 COSII and 154 IRGs markers. The genotypes were used as parents for generation and molecular characterization of F₁ populations. Quantitative variables were able to distinguish the species *P. floridana* and *P. peruviana* as well as cultivated and wild genotypes within *P. peruviana*. One hundred percent viability was found in intraspecific F₁ crosses and 50% in interspecific crosses remaining viable only when *P. floridana* was the receptor of pollen. Molecular characterization did not identify polymorphisms within the *P. peruviana* but between *P. floridana* and *P. peruviana*. An F₁ population of 51 individuals generated between the species a total of 127 alleles with an average of 3.18 per locus, a PIC of 0.358 and high values of heterozygosity (Ho: 0.737 and He: 0.449). PCA and cluster analysis allowed discrimination of the F₁ population in three groups, more similar to the *P. floridana* parental. This was reflected by a 75% Mendelian distortion favored by the presence of 63.75% maternal alleles. The study provides insights into Cape gooseberry crossability and the genetic variability of parental genotypes and F₁ populations.

Index terms: *Physalis* F₁ populations, genetic variability, molecular markers.

(Trabalho 002-14). Recebido em: 14-01-2013. Aceito para publicação em: 22-10-2014.

²Biólogo, Laboratorio de Genética Molecular Vegetal, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria - Corpoica. Email: jberdugo@corpoica.org.co

³Investigador MSc, Laboratorio de Genética Molecular Vegetal, Corpoica. Email: fenciso@corpoica.org.co

⁴Investigador PhD, Líder Laboratorio de Microbiología Molecular, Corpoica. Email: cgonzaleza@corpoica.org.co

⁵Investigador PhD, Líder Laboratorio de Genética Molecular Vegetal, Corpoica. Email: lbarrero@corpoica.org.co *Autor de correspondencia

INTRODUCCIÓN

La uchuva (*Physalis peruviana*), especie nativa de la región Andina que pertenece a la familia de las Solanáceas, se caracteriza por poseer un fruto con alto valor nutricional, incluyendo vitaminas del complejo A, B y C, y minerales como hierro y fósforo. A esta especie se le atribuyen propiedades anticancerígenas, antiinflamatorias y antioxidantes y es también conocida por su potencial rol en el control de enfermedades como la diabetes e hipertensión (RAMADAN, 2011; YEN et al., 2010). En Colombia, este frutal presenta una alta proyección en los mercados de exportación, donde se ha observado que desde 1993, las exportaciones han ido incrementando alcanzando más de 6000 toneladas por un valor de US\$ 28,5 millones en 2012 y a septiembre del 2014 se reportan US\$ 16,7 millones para 3000 ton, concentrando el 80% de las exportaciones en Europa y el restante 20% en países americanos y asiáticos (AGRONET, 2014). No obstante, su cultivo en Colombia presenta grandes limitantes de producción y calidad como el rajamiento del fruto y el marchitamiento vascular; éste último causado por el hongo *Fusarium oxysporum* (GONZÁLEZ; BARRERO, 2011). Hasta el momento no se conocen cultivares resistentes ni variedades mejoradas en Colombia.

Se ha avanzado en el conocimiento de la variabilidad genética de la especie y de taxones relacionados a diferentes niveles. Por ejemplo, se han generado marcadores moleculares procedentes de Genes Relacionados con Inmunidad vegetal (IRGs) y de microsatélites (SRRs) a partir de la secuencia y anotación del transcriptoma foliar de la especie (ENCISO-RODRÍGUEZ et al., 2013; GARZÓN-MARTÍNEZ et al., 2012; SIMBAQUEBA et al., 2011). Adicionalmente, se han realizado caracterizaciones morfo-agronómicas y moleculares de colecciones de germoplasma (BONILLA et al., 2008; TRILLOS et al., 2008; HERRERA et al., 2012) y se ha avanzado en el conocimiento del comportamiento híbrido de la especie en cuanto a aptitud combinatoria a nivel morfo-agronómico y de características de fruto (LAGOS et al., 2007; LEIVA-BRONDO et al., 2001). A nivel citogenético, se ha identificado el número básico para el género *Physalis* como X=12 (MENZEL, 1951); reportándose variación en los números cromosómicos de *P. peruviana* (32, 36 y 48); (LIBERATO et al., 2014; RODRÍGUEZ; BUENO, 2006; LAGOS, 2006), mientras a *P. floridana* se le atribuye número cromosómico de 24 y 48 (MENZEL, 1951; LIBERATO et al., 2014). También se ha emprendido

la búsqueda de fuentes de resistencia a *F. oxysporum* en colecciones de germoplasma mediante el uso de un aislamiento altamente virulento del patógeno (MAP5) en condiciones de invernadero, a partir de lo cual se han identificado accesiones de *P. peruviana* y especies relacionadas con grados de reacción diferencial a *F. oxysporum* (ENCISO-RODRÍGUEZ et al., 2013; GONZALEZ; BARRERO, 2011).

En el presente estudio se propuso utilizar genotipos procedentes de accesiones con reacción diferencial a *F. oxysporum* para: i) conocer su variabilidad fenotípica en relación con atributos morfo-agronómicos usando descriptores disponibles para la especie; ii) conocer su variabilidad molecular empleando marcadores tipo COSII (Secuencias de Ortólogos Conservados) de especies Solanáceas y tipo IRGs específicos de *P. peruviana* (WU; TANKSLEY, 2010; ENCISO-RODRÍGUEZ et al., 2013); y iii) generar y caracterizar poblaciones F₁ intra e interespecíficas usando marcadores codominantes polimórficos identificados en los genotipos parentales. Este estudio aporta conocimiento sobre cruzabilidad inter e intraespecífica y la variabilidad genética de genotipos y poblaciones F₁ en uchuva para uso de los recursos genéticos de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal

Se estudiaron cinco accesiones de la colección de trabajo del género *Physalis* de CORPOICA, las cuales incluyen cuatro de *P. Peruviana* procedentes de Colombia de los departamentos de Boyacá, Cundinamarca y Nariño y una de *P. Floridana* procedente de la colección del Reino Unido (Tabla 1). Las accesiones habían sido previamente identificadas por presentar reacción diferencial a un aislamiento altamente patogénico de *F. oxysporum* (ENCISO-RODRÍGUEZ et al., 2013, PULIDO, 2010). A partir de un genotipo de cada accesión, se generaron poblaciones F₁ de las cuales una de ellas, compuesta por 51 híbridos interespecíficos, fue establecida en condiciones *in vitro* y fue analizada a nivel molecular por derivarse de parentales con alto polimorfismo. Los genotipos usados como parentales se encontraban en condiciones de campo en el Centro de Investigación Tibaitatá, Mosquera en departamento de Cundinamarca en Colombia (RODRIGUEZ, 2013). Estos fueron caracterizados a nivel morfológico y fueron sujetos a cruzamientos controlados. Los análisis de laboratorio se llevaron a cabo en el Centro de Biotecnología y Bioindustria de la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (CORPOICA) localizado en Mosquera,

Cundinamarca, Colombia.

Caracterización morfo-agronómica e hibridación

Cada parental fue evaluado en la etapa reproductiva mediante el empleo de 54 variables previamente descritas por Bonilla et al. (2008) y Trillos et al. (2008), las cuales incluyeron 34 cualitativas (Tabla 2) y 20 cuantitativas (Tabla 3), tomando 3 datos para cada descriptor en cada genotipo. Paralelamente, se generaron cruces en un diseño dialélico parcial de cinco parentales, incluyendo cruces recíprocos y autopolinizaciones. Las semillas obtenidas por cada cruzamiento fueron germinadas en condiciones *in vitro* en un medio MS modificado con la mitad de concentración de nitratos y suplementado con 0,01 mg L⁻¹ de GA₃, a partir de lo cual, se colectó tejido foliar de plántulas de dos meses de edad para extracción de ADN.

A partir de los datos morfológicos de los genotipos parentales, se realizaron los análisis estadísticos. Las variables cualitativas se analizaron como multicatóricas o binarias (Tabla 2), a partir de lo cual se generó una matriz de disimilaridad usando el coeficiente de Gower (1971) y un análisis de conglomerados mediante el método de la media aritmética no ponderada (UPGMA). Para variables cuantitativas, se hallaron medidas de tendencia central y se realizó un análisis de componentes principales (ACP) y un análisis de conglomerados utilizando distancias euclidianas y el algoritmo UPGMA. Todos los análisis se realizaron usando el software Stata versión 11.1.

Caracterización molecular

El ADN genómico de parentales y población F₁ se extrajo a partir de hojas jóvenes, usando el protocolo de extracción basado en Fenol-Cloroformo, en el cual las muestras fueron incubadas a 65 °C durante 1 hora en buffer de extracción basado en CTAB (1%) y β-mercaptoetanol (5%). Posteriormente, éstas fueron centrifugadas a 14.000 rpm por 15 min y el sobrenadante fue transferido a un tubo nuevo, al cual se le adicionó un volumen de fenol-cloroformo-alcohol isoamílico (1:24:1). Seguido a esto, el sobrenadante fue precipitado usando isopropanol y acetato de sodio 3 M. El ADN precipitado, se limpió lavándolo con etanol al 70% y fue secado por 5 min, resuspendido en buffer TE 1X y tratado con 10mg mL⁻¹ de RNasa (Invitrogen). La calidad y cantidad de ADN se determinó mediante espectrofotometría y gel de agarosa al 1% teñido con bromuro de etidio (0,5 µg/mL) usando el marcador de masa *High DNA Mass Ladder* (Invitrogen, Carlsbad,

CA, USA).

Se seleccionaron 482 marcadores moleculares, incluyendo 328 COSII y 154 IRGs (WU y TANKSLEY, 2010; ENCISO-RODRÍGUEZ et al., 2013). Estos fueron amplificados vía reacción en cadena de la polimerasa (PCR) en los genotipos de *P. peruviana* y *P. floridana* empleados como parentales. La PCR fue llevada a cabo en un termociclador i-Cycler (Bio-Rad, Hercules, CA, USA) con los siguientes pasos: un ciclo inicial de denaturación a 94 °C por 5 min, seguido de 35 ciclos por 30 s a 94 °C, 1 min a 56 °C y 2 min a 72 °C, seguido por una extensión final de 10 min a 72 °C y preservación a 4 °C. Las condiciones de PCR fueron optimizadas para un volumen final de 15 µL usando 15 ng/µL de DNA, 1X Buffer de PCR (Invitrogen), 2 mM de MgCl₂ (Invitrogen), 0,2 mM de cada dNTP (Invitrogen) y 0,2 U de Taq polimerasa (Corpoica). Los productos de amplificación fueron separados en geles de agarosa al 2% (p/v) corridos en Buffer TAE 1X (40 mM Tris-acetato y 1 mM EDTA) y observados mediante tinción con bromuro de etidio (0,5 µg mL⁻¹). Los marcadores polimórficos en parentales y población híbrida F₁ fueron amplificados por triplicado.

Se determinó el peso de cada producto de amplificación para asignación de alelos y se generó una matriz de alelos por *locus* marcador vs individuo (parental o F₁) donde cada *locus* fue tratado como codominante. La heterocigocidad observada (H_o) y esperada (H_e), así como el índice de contenido polimórfico (PIC) se analizaron empleando el software Cervus 3,03, estos índices se hallaron para los parentales, la F₁ y la población total conformada por parentales y F₁. Para el análisis de componentes principales (ACP) y de conglomerados, se empleó el software NTSYSpc versión 2.02g, tomando los datos en términos de presencia-ausencia. Para esto, se utilizó el índice de similaridad de Jaccard empleando el método de agrupamiento UPGMA, el soporte estadístico de los agrupamientos fue evaluado mediante *bootstrapping* de 10000 repeticiones (FELSENSTEIN, 1989). El patrón de segregación de alelos por *locus* observado y esperado en la población híbrida fue analizado mediante una prueba de Chi-cuadrado a $p \leq 0,05$.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Caracterización morfo-agronómica de parentales

La caracterización fenotípica empleando variables cualitativas analizadas como multicatóricas permitió discriminar las especies

P. peruviana y *P. floridana*; sin embargo, los genotipos de *P. peruviana* se agruparon en un índice de disimilaridad de Gower de 0 (Figura 1A). En concordancia con lo anterior, no se encontraron diferencias morfológicas dentro de los genotipos de *P. peruviana* para las 34 variables cualitativas, pero sí entre las dos especies para 11 variables que incluyeron el color, pubescencia y ramificación de tallo, tipo de ramificación, forma base y forma borde de hoja, pubescencia de hoja, remoción de pedicelo, color, forma y tamaño de semilla (Tabla 2).

En relación con las variables cuantitativas, éstas permitieron diferenciar genotipos entre y dentro de las dos especies, lo cual se reflejó en el análisis de conglomerados, mostrando la formación de tres grupos: uno conformado por *P. floridana*, que se separó a una distancia de 7,63 de los dos grupos de *P. peruviana*. De éstos últimos, uno estaba conformado por genotipos silvestres y el otro por cultivados (Figura 1B). El ACP indicó que las variables cuantitativas evaluadas explicaron el 95% de la variabilidad total con el primer componente, aportando el 73,68%; en éste se ubicaron variables de fruto y rendimiento representados por la longitud de entrenudos, tamaño del cáliz, diámetro y distancia entre flores, peso de 5 frutos maduros, peso de pulpa, tamaño longitudinal y transversal de fruto, peso de 200 semillas y semilla seca y número de semillas por fruto, junto con el diámetro de tallo y la longitud y ancho de la hoja. El segundo componente explicó el 21,05% del total de la varianza aportada por el peso de cinco cálices maduros, la longitud de pedicelo, el número de nudos por rama más desarrollada y los sólidos solubles totales (°Brix). En el tercer componente se encontró el 5,23% de la varianza proporcionada por el carácter longitud de la rama más desarrollada (Tabla 3).

En este trabajo no se encontró utilidad de las variables cualitativas para discriminar genotipos de la especie *P. Peruviana*, lo cual podría estar relacionado con el bajo número de individuos analizados; pese a ello, estos resultados concuerdan con estudios previos que muestran poca diferenciación dentro de accesiones de *P. peruviana* con el uso de variables de tipo cualitativo y alta con variables de tipo cuantitativo. Así, Trillos et al. (2008), mediante el uso de 40 variables cualitativas evaluadas en 46 materiales de *P. peruviana* encuentran poca diferenciación, mientras que con 29 variables cuantitativas encuentran un 93,11% de la variabilidad total, siendo los atributos relacionados con caracteres de fruto los de mayor aporte. De forma similar, Bonilla et al. (2008) en 24 accesiones de uchuva evaluando 10 caracteres cualitativos destacan la baja

diferenciación entre accesiones, mientras lo contrario ocurre que con el uso de 17 variables cuantitativas específicamente relacionadas con fruto (peso, tamaño, número de semillas y °Brix). Recientemente, Herrera et al. (2012) diferenciaron, en 54 accesiones de *P. peruviana*, materiales cultivados de silvestres a través de siete variables cualitativas y de la transformación de tres cuantitativas en cualitativas, donde los caracteres que más aportaron a la variabilidad fueron aquellos que se transformaron junto con la serosidad y el daño causado por *Phoma* sp. En el mismo estudio, 23 variables cuantitativas particularmente las relacionadas con atributos de fruto como el tamaño longitudinal y transversal y el peso aportaron un 70,19% a la variabilidad total de la colección estudiada. De acuerdo con Medina e Lobo (2001), en general se encuentra poca congruencia al comparar resultados entre variables cuantitativas y cualitativas, atribuido esto, a sus diferentes patrones evolutivos en mayor medida por la selección antropogénica.

Cruzabilidad y generación de poblaciones F₁

Para los cruces intraespecíficos en *P. peruviana*, estos se realizaron entre genotipos silvestres provenientes de accesiones previamente identificadas por poseer reacción a *F. oxysporum* en la escala poco susceptible y genotipos cultivados provenientes de accesiones identificadas como moderadamente susceptibles o susceptibles (Tabla 1). Se realizaron cruces directos y recíprocos, obteniéndose viabilidad completa con producción de semilla F₁ (Tabla 4), en concordancia con estudios previos en la especie (LAGOS et al., 2007; LEIVA-BRONDO et al., 2001). Para las autopolinizaciones también se encontró un éxito del 100% dentro de *P. peruviana*, lo cual indica que en la especie, es posible la reproducción autógama y alogama, en relación con lo reportado por Lagos et al. (2008).

En cruces interespecíficos entre *P. floridana* y *P. peruviana* se encontró un 50% de viabilidad en llenado de fruto y producción de semillas, con un 100% en términos de formación de frutos completos con semillas viables en hibridaciones donde *P. floridana* actuó como receptora de polen, mientras que en cruces recíprocos con *P. peruviana* actuando como madre, se observó la presencia de abortos y la formación de frutos pequeños, deformes y sin semillas (Tabla 4). Lo anterior sugiere la posible presencia de un mecanismo de aislamiento reproductivo entre estas dos especies, donde los cruzamientos son solo viables en una dirección. El fenómeno se conoce como incompatibilidad unilateral (IU), posiblemente originado en el proceso de especiación, ocasionando

algún tipo de aislamiento reproductivo, reflejado en la morfología contrastante y la incompatibilidad entre los gametos sexuales. Esta condición se ha encontrado comúnmente en cruzamientos en géneros de la familia Solanácea como *Solanum* y *Capsicum*, donde se han identificado barreras precigóticas relacionadas con la inhibición de tubos polínicos o fallo en la fusión de gametos sexuales controlados por el locus S, S-RNase (ribonucleasa) y proteínas HT identificados como controladores de incompatibilidad en esta familia (MULATOBRITO et al., 2007; COVEY et al., 2010). Se requieren estudios similares para determinar si estos mecanismos prevalecen en otros miembros de la familia Solanácea como el género *Physalis*.

Análisis genético de parentales y población F₁ mediante marcadores COSII e IRGs

En total se evaluaron 428 marcadores moleculares en cinco parentales, de los cuales 35 COSII (10,7%) y cinco IRGs (3,2%) fueron polimórficos a nivel interespecífico; sin embargo, no se encontraron polimorfismos a nivel intraespecífico. De forma similar, Simbaqueba et al. (2011) usando 162 SRRs encontraron que el 22% de los marcadores mostraron polimorfismos entre siete genotipos de *P. peruviana* y uno de *P. floridana* donde las accesiones 09U216, 09U274 y 09U139 fueron comunes con el presente estudio. El bajo o nulo porcentaje de polimorfismo dentro de una misma especie puede estar relacionado con el número y tipo de marcadores utilizados o con el tipo de parentales, los cuales podrían ser muy similares genéticamente aun cuando, como se observa en el presente estudio, muestren diferencias fenotípicas de tipo morfológico o en relación con su respuesta de resistencia.

Dado que ninguno de los marcadores usados en este estudio permitió discriminar parentales de híbridos dentro de *P. peruviana*, los 40 *loci* polimórficos fueron usados para la discriminación de la población F₁ de 51 individuos interespecíficos. En la población conformada por parentales y F₁, se identificaron un total de 127 alelos, con un promedio de 3,18 alelos por locus, variando de 2 a 6 (Tabla 5). El PIC total fue de 0,358, en donde el marcador C2_At4g34700 presentó el valor más bajo (0,096) y el marcador C2_At2g33990 presentó el valor más alto (0,531). La heterocigocidad observada (H_o) en toda la población (parentales y F₁) y en la F₁ fue alta (0,737 y 0,746, respectivamente) comparada con la H_o en parentales (0,555), lo cual refleja una mayor proporción de *loci* heterocigóticos por individuo F₁. Por su parte, la heterocigocidad esperada (H_e) y el PIC presentaron valores cercanos en toda la

población, en parentales y en F₁ (Tabla 5).

Otros autores como Bonilla et al. (2008), usando marcadores RAMs encontraron valores de heterocigocidad observada de 0,2559 en *P. peruviana*. La heterocigocidad encontrada en los diferentes estudios puede relacionarse con la polinización mixta de la especie (LAGOS et al., 2008). El tipo de población usada puede también influir en los resultados, así, la empleada en este estudio fue controlada, generada a partir de parentales contrastantes a nivel genético y morfológico, características ideales para la expresión de heterosis en poblaciones F₁ reflejada en valores elevados de heterocigocidad, mientras que las usadas por Bonilla et al. (2008) corresponden a poblaciones naturales.

El ACP (no mostrado) y el dendograma (Figura 2) obtenidos para los 56 genotipos (5 parentales y 51 híbridos interespecíficos), mostraron resultados similares. Se observaron cinco grupos; uno formado por la madre *P. floridana* (grupo 1), otro por los genotipos de *P. peruviana* incluido el padre (grupo 2), y tres conformados por la población F₁. El padre se separó a una distancia de 0,38 de la madre y los F₁. De éstos, el grupo 3 presentó mayor similitud a la fuente paterna mientras los grupos 4 y 5 mostraron mayor similitud a la fuente materna (a distancia cercana a 0,93). En el grupo 4 se encontraron 31 F₁ que presentaron bandas homocigotas para 16 *loci* y en el grupo cinco, 17 F₁ en los cuales los 40 *loci* se comportaron como heterocigotos y presentaron de dos a seis bandas (Tabla 5).

La similitud de la mayoría de F₁ a la fuente materna se confirmó a partir del conteo de bandas de origen parental en la progenie, donde se determinó que *P. floridana* compartió más bandas con la población F₁ (63,75%) (Tabla 5). La identidad genética de los cuatro genotipos de *P. peruviana* se relacionó con el comportamiento monomórfico de los marcadores evaluados y contrastó con la variabilidad fenotípica de tipo cuantitativo descrita anteriormente (Figura 1B). Resultados similares fueron encontrados por Bonilla et al. (2008) en la caracterización morfológica y molecular de una colección de trabajo de uchuva de la Universidad Nacional sede Palmira, en Colombia. En la medida que se utilicen marcadores más abundantes en el genoma como los Polimorfismos de un Solo Nucleótido (SNPs) obtenidos por secuencia de regiones ricas en genes, las diferencias moleculares podrían ser más evidentes, pues podrían capturar la variación fenotípica.

Análisis de segregación de la población F₁

Se identificaron tres casos de segregación de alelos más probable basados en los patrones observados de la F₁ estudiada (Figura 3). Esta segregación confirmó que los parentales obtenidos de poblaciones naturales son heterocigotos para algunos *loci* (Tabla 5), lo cual concuerda con estudios previos que sugieren reproducción mixta en la especie (LAGOS et al., 2008). Así, la F₁ no es el producto del cruzamiento de líneas endogámicas que producirían una población heterocigota homogénea.

De los 40 *loci* evaluados mediante el *test* de chi-cuadrado, se determinó que 10 presentaron segregaciones mendelianas esperadas, lo cual indica que se presentó un 75% de distorsión en la segregación (Tabla 5). La confiabilidad de estos resultados son altos, pues los cruces se realizaron de forma estrictamente controlada, lo cual fue particularmente comprobado con los 10 marcadores moleculares que no presentaron distorsión; esto descartó algún tipo de contaminación por polen y demostró la utilidad de los marcadores COSII y IRGs en la identificación de poblaciones F₁ interespecíficas.

La distorsión en la segregación es un comportamiento común en poblaciones derivadas de cruzamientos interespecíficos (PATERSON et al., 1991). Así, en especies de la misma familia Solanácea se reportan varios casos. Por ejemplo, Paterson et al. (1991) en una población de tomate evaluada con RFLPs detectaron un 68% de distorsión y Valverde (2007) en una población F₁ de *Solanum commersonii* x *S. cardiphylum* evaluada con RAPDs y AFLPs un 62,2 %. Así en el presente estudio, la distorsión podría relacionarse con la alta diferenciación genética entre los parentales (Figuras 1 y 2) o a posibles diferencias en el tamaño estructural de los cromosomas (QUIROS, 1991). En relación con ésta última causa, Liberato et al. (2014) encontró que genotipos de las accesiones usadas como parentales presentaron arreglos cromosómicos $2n=4x=48$ asumiendo un número básico $X=12$ (MENZEL, 1951), en donde *P. floridana* se caracterizó por poseer contenido de ADN y cromosomas de menor tamaño en comparación con *P. peruviana*.

En relación con lo anterior, se puede inferir que durante la meiosis se pudieron presentar irregularidades, como el desbalance de apareamiento entre las cromátidas, reflejado en un desequilibrio en la proporción de información genética de parentales en la progenie (HALLDEN et al., 1996). Lo que está en concordancia con el presente estudio, en donde mediante conteo y procedencia de alelos de origen parental se indica la mayor presencia de bandas

del progenitor femenino en la progenie (2923 = 63,75%, Tabla 5). El alto porcentaje en la distorsión de la segregación podría también indicar la posible presencia de incompatibilidad unilateral entre las dos especies, lo cual en tomate y papa ha sido relacionado con fenómenos como la selección precigótica o gamética (KREIKE; STIEKEMA, 1997).

El alto polimorfismo molecular en la población interespecífica, a pesar de su distorsión en la segregación, puede ser útil en la elaboración de mapas genéticos de la especie para asignación de *loci* a cromosomas e identificación de regiones asociadas con características de interés como apoyo al mejoramiento convencional. Esto ha sido demostrado en cultivos como el tomate en varias poblaciones interespecíficas. Por ejemplo, la F₂ derivada de *L. esculentum* (nombre actual *Solanum lycopersicum*) y *L. pennellii*, la cual presenta un 38,2% de distorsión en la segregación que varía de cromosoma a cromosoma entre el 10 y el 70%, reflejada por un alto contenido de rearrreglos (nueve) cromosómicos como inversiones o deleciones (SHIRASAWA et al., 2010). Dado su alto polimorfismo, ésta población de tomate ha sido utilizada con gran éxito como punto de anclaje para la secuencia de su genoma (THE TOMATO GENOME CONSORTIUM, 2012), así como para la identificación de muchos *loci* de característica cuantitativa (QTLs) como apoyo a su mejoramiento genético (BARRERO; TANKSLEY, 2004 y SACCO et al., 2013).

Una población de éste tipo, de mayor tamaño al aquí reportado, podría incluso ser utilizada como referencia en uchuva para asignación de *loci* a cromosomas no solo en cruces biparentales, como ha sido demostrando en tomate, sino también en poblaciones naturales o en poblaciones de mejoramiento genético con varios padres potenciales en estudios de mayor envergadura actualmente conocidos como la selección genómica o el mapeo por asociación (MORRELL et al., 2012).

TABLA 1 - Parentales y población F₁ de la colección de trabajo de *Physalis*.

| Especie | Tipo | Accesión-Nº de genotipo ¹ | Procedencia | Nº de individuos evaluados | Escala de reacción a <i>F. oxysporum</i> ² | Estado de cultivo |
|---|----------------|--------------------------------------|-------------------------|----------------------------|---|-------------------|
| <i>P. peruviana</i> | Parental | 09U216-4 ^{UN} | Colombia (Nariño) | 1 | 4,08 (MS) | Cultivado |
| <i>P. peruviana</i> | Parental | 09U274-2 ^N | Colombia (Cundinamarca) | 1 | 6,91 (S) | Cultivado |
| <i>P. peruviana</i> | Parental | 09U047-4 ^{UNB} | Colombia (Boyacá) | 1 | 3,91 (PS) | Silvestre |
| <i>P. peruviana</i> | Parental | 09U279-6 ^C | Colombia (Nariño) | 1 | 1,33 (R) | Silvestre |
| <i>P. floridana</i> | Parental | 09U139-7 ^C | Reino Unido | 1 | 0,64 (R) | Silvestre |
| <i>P. floridana</i> x <i>P. peruviana</i> | F ₁ | 09U139-7 x 09U216-4 | Colombia | 51 | ND | ND |

¹ Procedentes originalmente de colecciones de Universidad de Nariño (^{UN}), Novacampo (^N), Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá (^{UNB}), Corpoica (^C). ² Escala promedio por accesión expresada en % de daño frente al aislamiento MAP5 en invernadero donde un valor de 0-1 = % de daño de 0-≤5 (R=Resistente), 2-3 = ≥6-≤20 (PS=Poco Susceptible), 4-5 = ≥21-≤60 (MS=Moderadamente Susceptible), 6-7 = ≥61-≤80 (S=Susceptible), 8-9 = ≥81-≤100 (AS=Altamente Susceptible) (Pulido, 2010). ND= No determinado.

TABLA 2 - Variables cualitativas aplicadas en la caracterización morfológica de los genotipos de la colección de trabajo de *Physalis* usados como parentales.

| Nº | Variable | Tipo de variable cualitativa | Especie | |
|----|-------------------------------|------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| | | | <i>P. peruviana</i> | <i>P. floridana</i> |
| 1 | Color tallo (*) | Multicategórica | Verde | Morado |
| 2 | Pubescencia de tallo (*) | Multicategórica | Abundante | Ausente |
| 3 | Ramificación tallo (*) | Multicategórica | Dicotómica | Basal |
| 4 | Tipo de ramificación (*) | Multicategórica | Abierta | Semiabierta |
| 5 | Nivel de ramificación | Multicategórica | Más de 3 niveles | Más de 3 niveles |
| 6 | Antocianina en tallo | Binaria | Presente | Presente |
| 7 | Forma de hoja (*) | Multicategórica | Cordada | Elíptica |
| 8 | Forma ápice de hoja | Multicategórica | Acuminado | Acuminado |
| 9 | Forma base de hoja (*) | Multicategórica | Cordada | Cuneada |
| 10 | Forma borde hoja (*) | Multicategórica | Entero | Aserrulado |
| 11 | Pubescencia hoja (*) | Multicategórica | Abundante | Escasa |
| 12 | Color de hoja | Multicategórica | Verde claro | Verde claro |
| 13 | Antocianina en venas foliares | Binaria | Presente | Ausente |
| 14 | Tipo de cáliz | Multicategórica | Acrescente | Acrescente |
| 15 | Color del cáliz | Multicategórica | Morado oscuro + verde claro | Morado oscuro + verde claro |
| 16 | Forma del cáliz | Multicategórica | Globoso | Globoso |
| 17 | Apertura del cáliz | Binaria | Ausente | Ausente |
| 18 | Rajamiento del cáliz | Binaria | Presente | Presente |
| 19 | Forma de corola | Multicategórica | Pentámera | Pentámera |
| 20 | Color antera | Multicategórica | pentagonal Gris verdoso | pentagonal Gris verdoso |
| 21 | Tipo de antera | Multicategórica | Basifija | Basifija |
| 22 | Color del pedicelo | Multicategórica | Morado oscuro | Morado oscuro |
| 23 | Tipo de estilo | Multicategórica | Apical | Apical |
| 24 | Pubescencia estilo | Binaria | Ausente | Ausente |
| 25 | Tipo de estigma | Multicategórica | Capitado | Capitado |
| 26 | Posición de la flor | Multicategórica | Péndula | Péndula |
| 27 | Remoción del pedicelo (*) | Multicategórica | Medio | Fácil |
| 28 | Forma de la baya | Multicategórica | Redonda | Redonda |
| 29 | Resencia cera en frutos | Binaria | Presente | Presente |
| 30 | Rajaduras radiales fruto | Binaria | Ausente | Ausente |
| 31 | Rajaduras concéntricas | Binaria | Ausente | Ausente |
| 32 | Color semilla (*) | Multicategórica | Crema claro | Crema oscura |
| 33 | Forma de semilla (*) | Multicategórica | Ovalada aplanada | Circular aplanada |
| 34 | Tamaño semilla | Multicategórica | Pequeña | Pequeña |

(*): Diferencia entre *P. floridana* y *P. peruviana*.

TABLA 3 - Variables cuantitativas usadas en la caracterización morfo-agronómica de los genotipos de la colección de trabajo de *Physalis* usados como parentales.

| N° | Variable (Unidad) | Media y desviación estándar | | | CP | | |
|----|--|----------------------------------|-------------|---------------------|------|--------|---------|
| | | Genotipos de <i>P. peruviana</i> | | <i>P. floridana</i> | 1 | 2 | 3 |
| | | Cultivados | Silvestres | | | | |
| 1 | Diámetro de tallo (mm) (*) | 6,75 ± 1,2 | 6,6 ± 0,5 | 0,5 ± 0 | 1,00 | 0,02 | 0,02 |
| 2 | Longitud entrenudos (cm) (*) | 5,75 ± 0,5 | 5,8 ± 0,2 | 3,4 ± 0,6 | 0,99 | 0,01 | 0,11 |
| 3 | Longitud de hoja (cm) (*) (**) | 7,02 ± 0,5 | 5,2 ± 0,6 | 3,76 ± 0,3 | 0,77 | 0,49 | 0,41 |
| 4 | Ancho de hoja (cm) (*) (**) | 8,2 ± 0,4 | 6,15 ± 0,9 | 3,18 ± 0,3 | 0,89 | 0,35 | 0,30 |
| 5 | Peso de 5 cáliz maduros (gr) | 0,50 ± 0 | 0,51 ± 0 | 0,5 ± 0 | 0,13 | 0,31 | 0,21 |
| 6 | Tamaño del cáliz (cm) (*) (**) | 1,3 ± 0,1 | 1 ± 0 | 0,5 ± 0,07 | 0,96 | 0,22 | 0,18 |
| 7 | Diámetro de flores (cm) (*) | 2,47 ± 0,2 | 2,5 ± 0,2 | 1,18 ± 0,2 | 0,99 | 0,07 | 0,10 |
| 8 | Longitud del pedicelo (cm) (**) | 2,1 ± 0,1 | 1,1 ± 0,2 | 1,32 ± 0,2 | 0,34 | 0,72 | 0,60 |
| 9 | Distancia entre flores (cm) (*) (**) | 6,75 ± 0,8 | 9,3 ± 0,3 | 3,84 ± 0,2 | 0,81 | 0,45 | 0,38 |
| 10 | Longitud rama más desarrollada (cm) (*) (**) | 109 ± 6,9 | 63 ± 4 | 39,2 ± 1,1 | 0,10 | 0,22 | 0,99 |
| 11 | N° nudos rama más desarrollada (*) (**) | 12 ± 1,4 | 9,5 ± 1,4 | 9,6 ± 0,5 | 0,41 | 0,77 | 0,48 |
| 12 | Peso 5 frutos maduros (g) (*) | 9,5 ± 0 | 9,6 ± 0 | 5,13 ± 0,2 | 0,86 | 0,38 | 0,34 |
| 13 | Peso de pulpa (g) (*) (**) | 0,59 ± 0,02 | 0,50 ± 0 | 0,40 ± 0,01 | 0,92 | 0,24 | 0,30 |
| 14 | Tamaño longitudinal fruto (cm) (*) (**) | 1,9 ± 0,12 | 1,62 ± 0,2 | 1,3 ± 0,1 | 0,99 | 0,12 | 0,11 |
| 15 | Tamaño transversal fruto (cm) (*) (**) | 1,9 ± 0,07 | 1,6 ± 0,07 | 1,24 ± 0,08 | 0,74 | 0,52 | 0,43 |
| 16 | % germinación semilla | 100 ± 0 | 100 ± 0 | 100 ± 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 |
| 17 | Peso semilla seca (g) (*) (**) | 0,075 ± 0,5 | 0,13 ± 0,05 | 0,007 ± 0,2 | 0,55 | 0,64 | 0,53 |
| 18 | Peso 200 semillas (g) (*) (**) | 0,047 ± 0,1 | 0,4 ± 0,1 | 0,007 ± 0,01 | 0,41 | 0,70 | 0,58 |
| 19 | N° semillas fruto (*) | 252 ± 13,4 | 240 ± 13,4 | 58 ± 4,3 | 1,00 | 6,8E-4 | 3,8 E-3 |
| 20 | Sólidos solubles totales (°Brix) (*) (**) | 15,5 ± 2,4 | 10,2 ± 2,4 | 11,24 ± ,5 | 0,31 | 0,73 | 0,61 |

(*): Diferencia entre *P. floridana* y *P. peruviana* ($p < 0,05$); (**): Diferencia dentro de *P. peruviana* ($p < 0,05$). CP= Contribución de Componentes Principales.

TABLA 4- Resultados de cruzamientos intra e interespecíficos entre los parentales *P. Peruviana* y *P. floridana*.

| Genealogía del cruce* | N° de frutos | N° de semillas** | % de Germinación |
|-----------------------------------|--------------|------------------|------------------|
| <i>Pp</i> 216-4 x <i>Pp</i> 216-4 | 5 | 252 ± 13,42 | 100 |
| <i>Pp</i> 274-2 x <i>Pp</i> 274-2 | 5 | 242 ± 15,2 | 100 |
| <i>Pp</i> 047-4 x <i>Pp</i> 047-4 | 5 | 240 ± 13,42 | 100 |
| <i>Pp</i> 279-6 x <i>Pp</i> 279-6 | 5 | 232 ± 22,4 | 100 |
| <i>Pf</i> 139-7 x <i>Pf</i> 139-7 | 5 | 58 ± 4,38 | 100 |
| <i>Pp</i> 216-4 x <i>Pp</i> 047-4 | 5 | 133 ± 8 | 100 |
| <i>Pp</i> 216-4 x <i>Pp</i> 279-6 | 5 | 142 ± 1 | 100 |
| <i>Pp</i> 274-2 x <i>Pp</i> 047-4 | 5 | 204 ± 6 | 100 |
| <i>Pp</i> 274-2 x <i>Pp</i> 279-6 | 5 | 173 ± 5 | 100 |
| <i>Pp</i> 047-4 x <i>Pp</i> 216-4 | 5 | 119 ± 9 | 100 |
| <i>Pp</i> 047-4 x <i>Pp</i> 274-2 | 5 | 170 ± 10 | 100 |
| <i>Pp</i> 279-6 x <i>Pp</i> 216-4 | 5 | 66 ± 3 | 100 |
| <i>Pp</i> 279-6 x <i>Pp</i> 274-2 | 5 | 102 ± 12 | 100 |
| <i>Pf</i> 139-7 x <i>Pp</i> 274-2 | 5 | 75 ± 0,54 | 100 |
| <i>Pf</i> 139-7 x <i>Pp</i> 216-4 | 5 | 71 ± 0,54 | 100 |
| <i>Pp</i> 216-4 x <i>Pf</i> 139-7 | 3 | 0 | 0 |
| <i>Pp</i> 274-2 x <i>Pf</i> 139-7 | 2 | 0 | 0 |

* *Pp*= *P. peruviana*; *Pf*= *P. floridana*; el genotipo usado como receptor de polen o fuente materna se indica de primero en cada cruce. ** Promedio de 2 a 5 frutos.

TABLA 5 - Análisis de la población F₁ y parentales *P. floridana* 09U139-7 y *P. peruviana* 09U216-4 con marcadores COSII e IRGs.

| Marcador ¹ | Nº de alelos | Rango de amplicones (pb) ² | Ho ³ | He ⁴ | PIC ⁵ | Segregación esperada | Segregación observada ⁶ | Nº de bandas compartidas ⁷ | |
|-----------------------|--------------|---------------------------------------|-----------------|-----------------|------------------|----------------------|------------------------------------|---------------------------------------|---------------|
| | | | | | | | | Con <i>Pf</i> | Con <i>Pp</i> |
| C2_At3g08030 | 3 | 700-1000 | 0,929 | 0,502 | 0,347 | 26:25 | 51:0 | 127 | 26 |
| C2_At3g52120 | 2 | 600-650 | 0,893 | 0,499 | 0,372 | 26:25 | 49:2 | 74 | 26 |
| C2_At1g02150 | 3 | 1500-2500 | 0,911 | 0,500 | 0,373 | 26:25 | 50:1 | 100 | 52 |
| C2_At3g46940 | 4 | 1000-1500 | 1,00 | 0,547 | 0,437 | 51 | 51* | 102 | 102 |
| C2_At4g34190 | 4 | 600-800 | 0,929 | 0,511 | 0,387 | 51 | 51* | 153 | 51 |
| C2_At4g34700 | 2 | 1000-1200 | 0,107 | 0,102 | 0,096 | 26:25 | 48:3 | 25 | 29 |
| C2_At1g46480 | 5 | 320-560 | 0,982 | 0,538 | 0,424 | 26:25 | 48:3 | 51 | 12 |
| C2_At3g19895 | 3 | 600-1650 | 0,911 | 0,500 | 0,373 | 26:25 | 50:1 | 125 | 26 |
| C2_At1g69420 | 2 | 670-850 | 0,929 | 0,502 | 0,374 | 26:25 | 50:1 | 76 | 26 |
| C2_At1g14300 | 4 | 350-1000 | 1,00 | 0,522 | 0,401 | 26:25 | 50:1 | 26 | 126 |
| C2_At2g43360 | 2 | 420-600 | 0,071 | 0,193 | 0,173 | 26:25 | 48:3 | 53 | 1 |
| C2_At4g28530 | 3 | 850-1000 | 0,125 | 0,183 | 0,173 | 26:25 | 48:3 | 51 | 6 |
| C2_At1g14850 | 6 | 600-1100 | 1,00 | 0,547 | 0,437 | 26:50 | 50:1 | 79 | 78 |
| C2_At2g42750 | 3 | 300-400 | 0,911 | 0,500 | 0,373 | 26:25 | 50:1 | 126 | 26 |
| C2_At3g15430 | 3 | 1100-1400 | 0,125 | 0,118 | 0,110 | 26:25 | 48:3 | 25 | 32 |
| C2_At4g17380 | 3 | 500-850 | 0,839 | 0,491 | 0,368 | 26:25 | 5:46 | 35 | 26 |
| C2_At2g41680 | 2 | 540-650 | 0,911 | 0,503 | 0,347 | 1:1:1:1 | 48:3:0:0 | 51 | 51 |
| C2_At1g53000 | 3 | 1200-1400 | 0,125 | 0,183 | 0,173 | 26:25 | 48:3 | 51 | 6 |
| C2_At2g33990 | 3 | 700-1400 | 0,839 | 0,604 | 0,531 | 25:26 | 22:29* | 72 | 40 |
| C2_At3g44890 | 2 | 1400-2000 | 0,911 | 0,503 | 0,374 | 51 | 51* | 51 | 51 |
| C2_At5g25760 | 3 | 850-1600 | 0,875 | 0,607 | 0,516 | 26:25 | 48:3 | 96 | 3 |
| C2_At1g30825 | 2 | 850-1000 | 0,911 | 0,503 | 0,374 | 51 | 51* | 51 | 51 |
| C2_At2g32950 | 3 | 850-1500 | 1,00 | 0,546 | 0,436 | 51 | 51* | 76 | 77 |
| C2_At2g06010 | 5 | 280-600 | 1,00 | 0,601 | 0,512 | 26:25 | 49:2 | 123 | 30 |
| C2_At4g18593 | 2 | 850-900 | 0,875 | 0,497 | 0,371 | 26:25 | 48:3 | 73 | 26 |
| C2_At1g67700 | 4 | 1000-1400 | 0,929 | 0,511 | 0,387 | 26:25 | 48:3 | 57 | 51 |
| C2_At3g15290 | 3 | 500-650 | 0,125 | 0,229 | 0,215 | 26:25 | 48:3 | 48 | 6 |
| C2_At1g05385 | 4 | 1200-1500 | 1,00 | 0,593 | 0,501 | 26:25 | 48:3 | 102 | 3 |
| C2_At2g37025 | 4 | 650-1000 | 1,00 | 0,560 | 0,456 | 26:25 | 48:3 | 98 | 55 |
| C2_At3g16840 | 3 | 1200-1650 | 1,00 | 0,560 | 0,456 | 26:25 | 48:3 | 50 | 55 |
| C2_At1g09815 | 3 | 2000-4000 | 0,125 | 0,183 | 0,173 | 26:25 | 48:3 | 51 | 6 |
| C2_At5g06430 | 3 | 610-850 | 0,875 | 0,497 | 0,371 | 26:25 | 48:3 | 98 | 52 |

continua...

continuação...

| | | | | | | | | | |
|--------------------------------------|-------------------|------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|---------------|----------------------|----------------------|
| C2_At3g51840 | 3 | 500-900 | 0,929 | 0,502 | 0,374 | 26:25 | 51:0 | 101 | 52 |
| C2_At2g25740 | 6 | 700-1100 | 1,00 | 0,547 | 0,437 | 51 | 51* | 153 | 153 |
| C2_At4g31130 | 2 | 1200-1650 | 0,911 | 0,503 | 0,374 | 51 | 51* | 51 | 51 |
| PpRCG-56 | 2 | 1200-1400 | 0,125 | 0,118 | 0,110 | 26:25 | 48:3 | 25 | 29 |
| PpRCG-136 | 3 | 400-650 | 0,357 | 0,378 | 0,305 | 26:25 | 19:32* | 79 | 10 |
| PpRCG-60 | 3 | 400-1000 | 0,589 | 0,560 | 0,485 | 1:1:1:1 | 30:21:0:0 | 37 | 42 |
| PpRCG-125 | 3 | 1500-1500 | 1,00 | 0,553 | 0,446 | 26:25 | 49:2 | 50 | 54 |
| PpRCG-130 | 4 | 1100-1500 | 0,429 | 0,394 | 0,337 | 26:25 | 31:20* | 51 | 60 |
| Total Parentales más híbridos | 127 (3,18) | - | 0,737 | 0,449 | 0,358 | - | - | - | - |
| Total Parentales | 127 (3,18) | - | 0,555 | 0,475 | 0,372 | - | - | - | - |
| Total Híbridos F₁ | 127 (3,18) | - | 0,746 | 0,414 | 0,319 | - | - | 2923 (63,75%) | 1662 (36,25%) |

¹C2_At corresponde al marcador COSII obtenido de <http://solgenomics.net/> y PpRCGs corresponde a Genes Candidatos de Resistencia en *P. peruviana* (Pp) o IRGs (Enciso-Rodríguez et al., 2014). ²pb=pares de bases. ³Ho= Heterocigocidad observada. ⁴He= Heterocigocidad esperada. ⁵PIC= Índice de Contenido Polimórfico. ⁶Chi-cuadrado * significativo a $p \leq 0.05$. ⁷Número de bandas (alelos) de la población F₁ compartidas con cada padre.

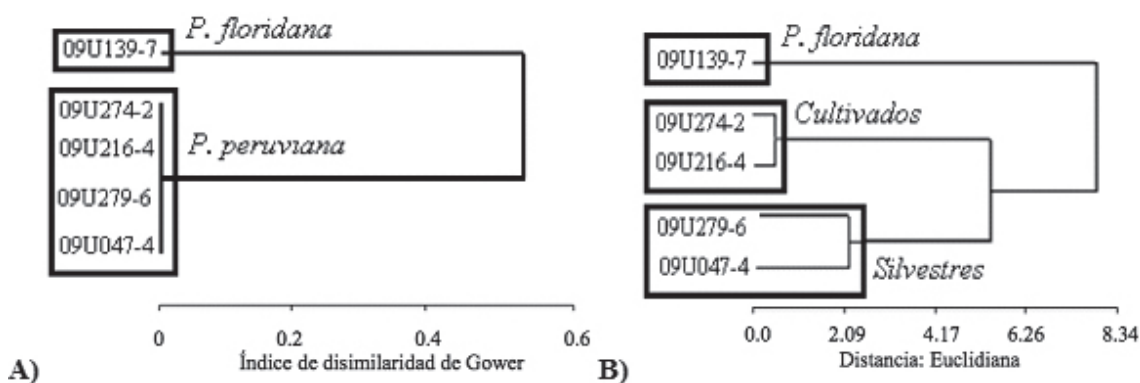


FIGURA 1- Dendrograma UPGMA entre parentales obtenido de: **A)** Variables cualitativas. **B)** Variables cuantitativas.

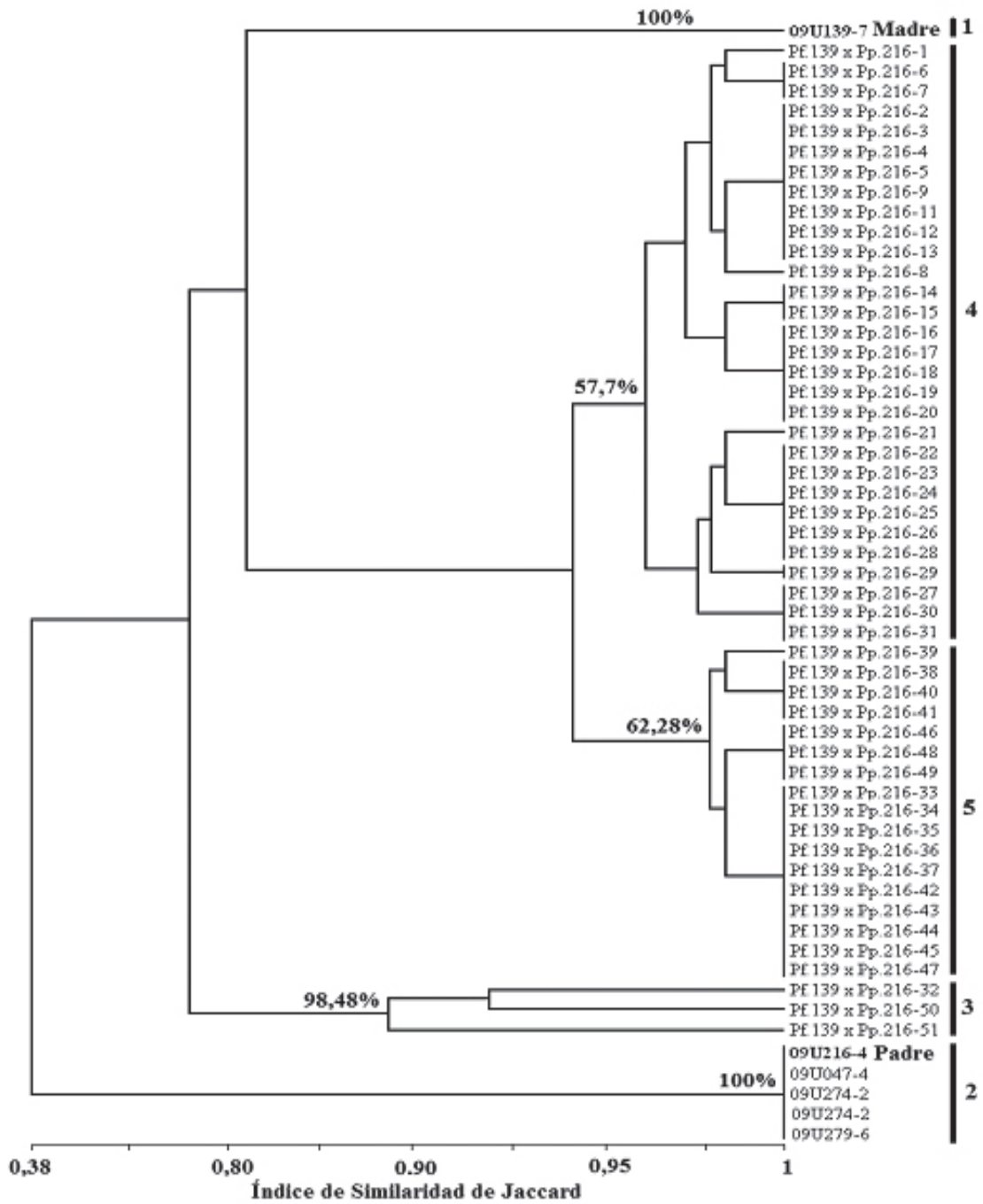


FIGURA 2- Dendrograma UPGMA de 51 híbridos interespecíficos y cinco parentales obtenido con marcadores COSII e IRGs. Se muestra el porcentaje de soporte > 57% obtenido mediante análisis de remuestreo (*bootstrapping*).

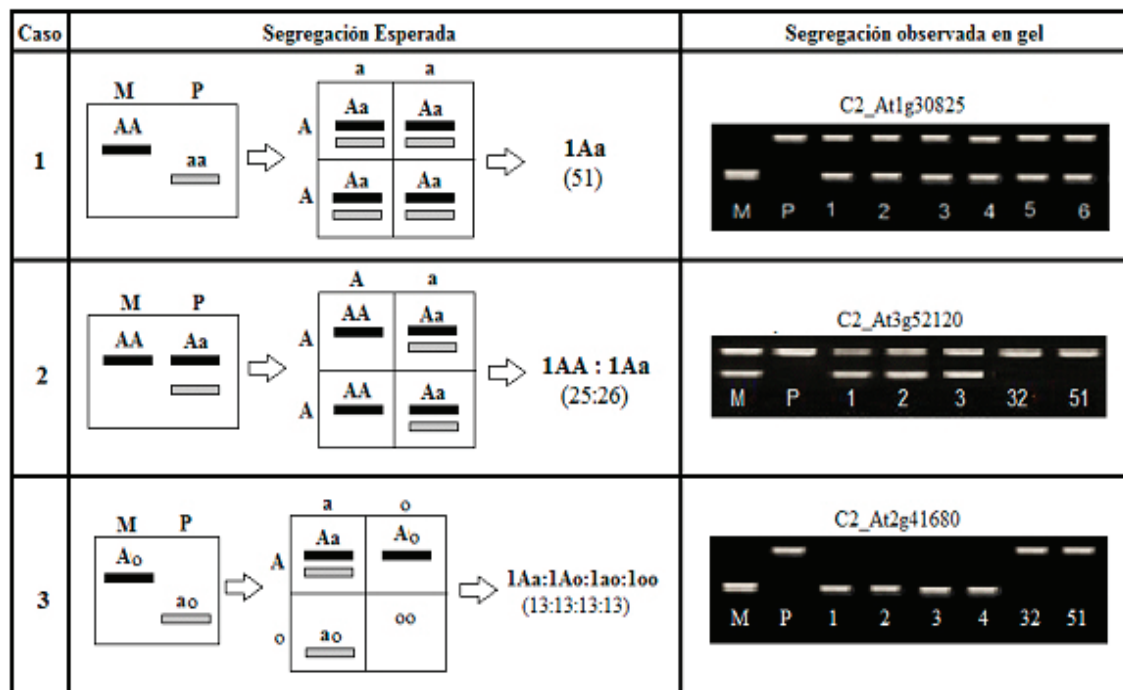


FIGURA 3 – Casos más probables de segregación en la población F₁ detectados con marcadores COSII e IRGs: **1)** Parentales (M=madre y P=padre) homocigotos y polimórficos producen F₁ heterocigota homogénea. **2)** Un parental homocigoto y otro heterocigoto producen F₁ con segregación 1:1. **3)** Parentales heterocigotos con presencia de alelos nulos en ambos (como en el ejemplo) o en uno de ellos, producen F₁ con segregación 1:1:1:1. Los alelos por locus se representan con las letras A (línea negra) y a (línea gris). Los números en el gel indican genotipos representativos de la población F₁ analizada.

CONCLUSIÓN

El presente estudio aportó conocimiento sobre la cruzabilidad intra e interespecífica de las especies *P. peruviana* y su pariente silvestre *P. floridana* así como la variabilidad genética de genotipos parentales y poblaciones F₁. Se corroboró la hipótesis acerca de la condición híbrida en progenies F₁ del cruce interespecífico, sus patrones de segregación, y con ello, la utilidad de los marcadores COSII e IRGs en la identificación de poblaciones; lo cual puede aplicarse como una estrategia para monitoreo y seguimiento en estudios de genética y mejoramiento del cultivo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Bogotá, convenio 054 de 2008, por la cofinanciación para establecimiento en campo; a Edgar Jiménez por su asistencia técnica en el suministro de material vegetal *in vitro*; a T. Lagos, F. Matallana, M. Chacón y M. Lobo por el suministro de semilla de colecciones de la Universidad de Nariño, Novacampo, Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá y Corpoica; a G. Alvarado y V. Nuñez por sus aportes críticos al texto del artículo.

REFERENCIAS

- AGRONET.** Red de información y comunicación del sector agropecuario. Colombia, 2014. Disponible em: <<http://www.agronet.gov.co/www/h3b/ReportesAjax/Verreporte.aspx>>. Acceso em: sept. 2014.
- BARRERO, L.; TANKSLEY, S. Evaluating the genetic basis of multiple locule fruit in a broad cross section of tomato cultivars. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 109, n. 3, p. 669-679, 2004.
- BONILLA, M.; ESPINOSA, K.; POSSO, A.; VÁSQUEZ, H.; MUÑOZ, J. Caracterización molecular de 43 accesiones de uchuva de seis departamentos de Colombia. **Acta Agronómica**, Bogotá, v. 57, n. 2, p. 109-115, 2008.
- COVEY, P.; KONDO, K.; WELCH, L.; FRANK, E.; KUMAR, A.; KNAAP E.; NÚÑEZ, R.; LÓPEZ, G.; ROSE, J.; MCCLURE, B.; BEDINGER, P. Multiple features that distinguish unilateral incongruity and self-incompatibility in the tomato clade. **Plant Journal**, London v. 64, n. 3, p. 367-378, 2010.
- ENCISO-RODRÍGUEZ, F.; GONZÁLEZ, C.; RODRÍGUEZ, E.; LÓPEZ, C.; LANDSMAN, D.; BARRERO, L.; MARIÑO-RAMÍREZ, L. Identification of immunity related genes to study the *Physalis peruviana* - *Fusarium oxysporum* pathosystem. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 8, n. 7, e68500. doi:10.1371/journal.pone.0068500, 2013.
- FELSENSTEIN, J. PHYLIP: Phylogeny inference package. **Cladistics**, New York, v. 5, p.164-166, 1989.
- GARZÓN-MARTÍNEZ, G.; ZHU, I.; LANDSMAN, D.; BARRERO, L.; MARIÑO-RAMÍREZ, L. The *Physalis peruviana* leaf transcriptome: assembly, annotation and gene model prediction. **BioMed Central Genomics**, London, v. 13, p. 151, 2012.
- GONZALEZ, C.; BARRERO, L. **Estudio de la marchitez vascular de la uchuva para el mejoramiento genético del cultivo.** Bogotá: Editorial Kimpres, 2011. 44p.
- GOWER, J. A general coefficient of similarity and some of its properties. **Biometrics**, Washington, v.27, n.4, p.857-871, 1971.
- HALLDEN, C.; HANSEN, M.; NILSSON, N.; HJERDIN, A.; SÄLL, T. Competition as a source of errors in RAPD analysis. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 93, n. 8, p. 185-192, 1996.
- HERRERA, A.; FISCHER, G.; CHACÓN, M. Evaluación agronómica de materiales de uchuva (*Physalis peruviana* L.) provenientes del centro y nor-oriente colombiano. **Agronomía Colombiana**, Bogotá, v. 30, n. 1, p. 15-24, 2012.
- KREIKE, C.; STIEKEMAW, J. Reduced recombination and distorted segregation in *Solanum tuberosum* (2x) x *S. spegazzinii* (2x) hybrid. **Genome**, Ottawa, v. 40, p. 180-187, 1997.
- LAGOS, T. **Biología reproductiva, citogenética, diversidad genética y heterosis en parentales de uvilla o uchuva *Physalis peruviana* L.** 2006. 129 f. Tesis (Doctorado en Ciencias Agrarias) - Universidad Nacional de Colombia, Palmira, 2006.
- LAGOS, T.; VALLEJO, F.; CRIOLLO, H.; MUÑOZ, J. Biología reproductiva de la uchuva. **Acta Agronómica**, Palmira, v. 57, n. 2, p. 81-87, 2008.
- LAGOS, T.; VALLEJO, F.; CRIOLLO, H.; MUÑOZ, J. Análisis de la aptitud combinatoria de algunas características del fruto de *Physalis peruviana* L. **Agronomía Colombiana**, Bogotá, v. 25, n. 1, p. 36-46, 2007.
- LEIVA-BRONDO, M.; PROHENS, J.; NÚÑEZ, F. Genetic analyses indicate superiority of performance of Cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.). **Journal of New Seeds**, New York, v. 3, n. 3, p. 71-84, 2001.
- LIBERATO, S.; SANCHEZ-BETANCOURT; ARGUELLES, J.; GONZALEZ, C.; NÚÑEZ, V.; BARRERO, L. Citogenética de genotipos de uchuva, *Physalis peruviana* L., y *Physalis floridana* Rydb., con respuesta diferencial a *Fusarium oxysporum*. **Corpoica Ciencia Tecnología Agropecuaria**, Mosquera, v. 15, n. 1, p. 51-61, 2014.
- MEDINA C, LOBO M. Variabilidad morfológica en el tomate pajarito (*Lycopersicon esculentum* var *cerasiforme*) precursor del tomate cultivado. **Corpoica Ciencia Tecnología Agropecuaria**, Mosquera, v. 3, n. 2, p. 39-50, 2001.
- MENZEL, M. The cytotaxonomy and genetics of *Physalis*. **Proceedings of American Philosophical Society**, Virginia, v. 95, p. 132-183, 1951.

- MORRELL, P.; BUCKLER, E.; ROSS-IBARRA, J. Crop genomics: advances and applications. **Nature Review**, London, v. 13, p. 85-96, 2012.
- MULATO-BRITO, J.; PEÑA, A.; SAHAGÚN, J.; VILLANUEVA, C.; LÓPEZ, J. Self-compatibility inheritance in tomatillo (*Physalis ixocarpa*). **Vegetable Crops Research**, Skierniewice, v. 67, p. 17-24, 2007.
- PATERSON, A.; DAMON, S.; HEWITT, J.; ZAMIR, D.; RABINOWITZ, H.; LINCOLN, S.; LANDER, E.; TANKSLEY, S. Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: comparison across species generations and environments. **Genetics**, Atlanta, v. 7, p. 181-197, 1991.
- PULIDO, V. **Evaluación de la resistencia y susceptibilidad de accesiones élite de germoplasma de uchuva (*Physalis peruviana* L.) al hongo *Fusarium oxysporum* Schltdl.** 2010. 175f. Tesis (Biología) - Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, 2010.
- QUIROS, C. *Lycopersicon* cytogenetics. In: TSUCHIYA T.; GUPTA PK. **Chromosome engineering in plants: genetics, breeding, evolution.** Amsterdam: Elsevier Science Publishers, 1991. p.119-137.
- RAMADAN, M. Bioactive phytochemicals, nutritional value and functional properties of Cape gooseberry (*Physalis peruviana*): An overview. **Food Research International**, Amsterdam, v. 44, n. 7, p. 1830-1836, 2011.
- RODRIGUEZ, E. **Caracterización de aislamientos de *Fusarium* spp. obtenidos de zonas productoras de uchuva (*Physalis peruviana*) en Cundinamarca y Boyacá.** 2013. 100 f. Tesis (Maestría) - Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 2013.
- RODRÍGUEZ, N.; BUENO, M. Estudio de la diversidad citogenética de *Physalis peruviana* L. (Solanaceae). **Acta Biológica Colombiana**, Bogotá, v. 11, n. 2, p.75-85, 2006.
- SACCO, A.; DI-MATTEO, A.; LOMBARDI, N.; TROTTA, N.; PUNZO, B.; MARI, A.; BARONE, A. Quantitative trait loci pyramiding for fruit quality traits in tomato. **Molecular Breeding**, Amsterdam, v. 31, p. 217-222, 2013.
- SHIRASAWA, K.; ASAMIZU, E.; FUKUOKA, H.; OHYAMA, A.; SATO, S.; NAKAMURA, Y.; TABATA, S.; SASAMOTO, S.; WADA, T. An interspecific linkage map of SSR and intronic polymorphism markers in tomato. **Theoretical Applied Genetics**, Berlin, v. 121, p. 731-739, 2010.
- SIMBAQUEBA, J.; SÁNCHEZ, P.; SÁNCHEZ, E.; NUÑEZ, V.; CHACÓN, M.; BARRERO, L.; MARIÑO, L. Development and characterization of microsatellite markers for the Cape gooseberry *Physalis peruviana*. **Plos One**, San Francisco, v. 6, n. 10, p. e26719, 2011.
- STATA versión 11.1. **Stata statistical software: release 11.** College Station. Texas: StataCorp LP, 2009.
- THE TOMATO GENOME CONSORTIUM. The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. **Nature**, London, v. 485, p. 635-641, 2012.
- TRILLOS, O.; COTES, J.; MEDINA, C.; LOBO, M.; NAVAS, A. Caracterización morfológica de cuarenta y seis accesiones de uchuva (*Physalis peruviana* L.), en Antioquia (Colombia). **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 30, n. 3, p. 708-715, 2008.
- VALVERDE, R. Mapeo genético y detección de QTLs en especies de *Solanum*. **Agronomía Costarricense**, San José, v. 31, n. 2, p. 31-47, 2007.
- WU, F.; TANKSLEY, S. Chromosomal evolution in the plant family Solanaceae. **BioMed Central Genomics**, London, v. 17, p. 11- 182, 2010.
- YEN, C.; CHIU, C.; CHANG, F.; CHEN, J.; HWANG, C.; HSEU, Y.; YANG, H.; LEE, A.; TSAI, M.; GUO, Z. 4beta-Hydroxywithanolide E from *Physalis peruviana* (golden berry) inhibits growth of human lung cancer cells through DNA damage, apoptosis and G2/M arrest. **BioMed Central Cancer**, London, v. 10, n. 1, p. 46, 2010.