

Estudio morfológico y molecular de la diversidad genética del tomate silvestre (*Solanum* spp.) boliviano

Andrea Torrico ¹; Mario Crespo ¹; Jorge Rojas ²

¹ Fundación PROINPA

² Facultad de Ciencias Agrícolas y Pecuarias - UMSS

E mail: andrea.torricoferrufino@gmail.com

Resumen. Las especies silvestres de tomate presentan genes que podrían elevar la calidad de los cultivos y su valor nutricional. El objetivo del trabajo fue estudiar la diversidad genética del tomate silvestre (*Solanum* spp.) a nivel morfológico y molecular a fin de diseñar estrategias de conservación y uso eficiente de genes de interés agronómico. Se analizó, a nivel morfológico, características de la planta, flor y fruto. Para el análisis molecular, se utilizó tejido de hoja para la extracción de ADN. Se realizó un análisis de componentes principales y la construcción de un clúster con datos morfológicos. Estos análisis generaron un grupo formado por especies silvestres var. *ceraciforme* repatriadas del Centro de Recursos Genéticos de Tomate (TGRC) y las silvestres colectadas en Bolivia *S. neorickii* (código CPL), el otro grupo, formado por variedades ceraciformes (código CL) y una cultivada colectada en Bolivia. El análisis molecular confirmó la formación de dos grupos con mayor claridad, un grupo formado por accesiones colectadas denominadas *S. neorickii* (código CPL) más relacionadas con *S. chmielewskii*, el segundo grupo formado por las especies *S. lycopersicum* var. *ceraciforme*. Las accesiones clasificadas como *S. neorickii* están más relacionadas a la especie *S. chmielewski*, pudiéndose concluir que podrían pertenecer a esta última especie.

Palabras clave: Germoplasma Nativo; Análisis Molecular; Caracterización Morfológica

Abstract. Morphological and molecular study of genetic diversity of bolivian wild tomato (*Solanum* spp.) The wild tomato species have genes that could improve the quality of the crops and their nutritional value. The objective was to study the genetic diversity of wild tomato (*Solanum* spp.) at morphological and molecular level to design strategies of conservation and efficient use of genes of agronomic interest. Characteristics of the plant, flower, and fruit at morphological level were analyzed. For molecular analysis leaf tissue was used in DNA extraction. A principal component analysis and the construction of a cluster with morphological data were performed. These analyzes generated a group of wild species var. *ceraciforme* repatriated from the Genetic Resources of Tomato Center (TGRC) and the wild species collected in Bolivia *S. neorickii* (CPL code), the other group consisted of ceraciformes varieties (CL code) and one cultivated collected in Bolivia. The molecular analysis confirmed the formation of two groups more clearly; a group of collected accessions called *S. neorickii* (CPL code) more related with *S. chmielewskii*, the second group consists of the species *S. lycopersicum* var. *ceraciforme*. The classified accessions as *S. neorickii* are more related to the species *S. chmielewski*, being able to conclude that these could belong to the latter species.

Keywords: Native Germoplasm; Molecular Analysis; Morphological Characterization

Introducción

El tomate es una hortaliza que se encuentra dentro del género *Solanum*, el mismo que cuenta con aproximadamente 1500 especies a nivel mundial y representa uno de los géneros más extendidos de las angiospermas y es el género más largo en las Solanaceae (Vallejo, 1999).

Los tomates silvestres y sus parientes son plantas del oeste de América del Sur y son plantas de zonas áridas, generalmente se encuentran en áreas abiertas, quebradas, a lo largo de arroyos o carreteras donde la intensidad de luz es mayor (Peralta *et al.*, 2008).

Las especies silvestres de tomate tienen la particularidad de presentar caracteres que les confieren tolerancia a diversos estreses abióticos y resistencia a patógenos (virus, bacterias, hongos y nemátodos) (Esquinas-Alcazar, 1981). Estos caracteres del tomate silvestre hacen que sea prioridad su conservación con la finalidad de preservar su variabilidad (Biasutti, 2007).

En Bolivia, hasta el año 2009, no se contaba con información registrada sobre la existencia de tomate silvestre colectado. La Fundación PROINPA ha iniciado labores de colecta de especies silvestres el año 2010, en diversas regiones del país, material sobre el cual se realizó el estudio taxonómico y molecular.

Adicionalmente, el Centro de Recursos Genéticos de Tomate (TGRC) cuenta en la actualidad con 9 accesiones de *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* provenientes de Bolivia, que fueron repatriadas por la Fundación PROINPA.

La clasificación de las especies silvestres se ha basado en caracteres morfológicos, por tanto han propuesto diferentes números de especies y categorías supra específicas (Peralta y Spooner, 2000).

Los marcadores moleculares, son la herramienta de mayor uso en el estudio de diversidad genética del tomate silvestre (Villand *et al.*, 1998). Actualmente las secuencias de repetición simple (SSR) o marcadores microsatélites son los marcadores preferidos debido a sus ventajas con relación a otros marcadores. (He *et al.*, 2003).

En Bolivia, el cultivo de tomate es de gran importancia, tanto por su amplia adaptabilidad a distintos pisos ecológicos, como por su rendimiento, generando importantes ingresos económicos a los agricultores que lo cultivan. Sin embargo numerosos factores bióticos y abióticos limitan la producción de tomate en Bolivia. Por esta razón, se hace uso intensivo e indiscriminado de agroquímicos para obtener cosechas rentables, poniendo de esta manera en riesgo la salud de los consumidores y también del medio ambiente. Una manera de mitigar este problema es obteniendo variedades resistentes a plagas y enfermedades mediante mejoramiento genético.

En consecuencia, es importante estudiar la diversidad genética de las especies silvestres de tomate, que constituyen un gran reservorio de genes de resistencia a múltiples enfermedades, tolerancia a sequía, altas y bajas temperaturas, salinidad además que contienen altos contenidos de antioxidantes, vitaminas y azúcares entre otros. Los genes de las especies silvestres de tomate, pueden ser empleados para que el tomate pueda

tolerar condiciones ambientales cambiantes y beneficiar las necesidades humanas. Dada esta importancia y considerando que las especies silvestres están en riesgo de desaparecer, por la sobre explotación y la pérdida de su hábitat, el estudio y conservación de estas especies son de vital importancia. A su vez, el estudio de la diversidad genética del tomate silvestre (*Solanum* spp.) boliviano, a nivel morfológico y molecular, permitirá diseñar estrategias de conservación y uso eficiente de los genes de interés agronómico.

En este marco, el presente trabajo se realizó buscando caracterizar morfológica y molecularmente los tomates silvestres bolivianos colectados y repatriados de distintas regiones de Bolivia; además se busca establecer un grupo de marcadores microsatélites que revelen la diversidad genética en el tomate silvestre boliviano, para de esta manera determinar la diversidad genética del tomate silvestre boliviano.

Materiales y métodos

La Fundación PROINPA, en el marco del Proyecto *Desarrollo y valoración de recursos genéticos de Lycopersicum* spp. para su utilización en mejoramiento genético de Solanáceas frente a estrés biótico y abiótico, realizó colectas en lugares previamente definidos, a través de un estudio realizado mediante Sistemas de Información Geográfica. Se clasificó taxonómicamente las muestras colectadas de tomate silvestre, mediante 19 descriptores morfológicos de tomate del IPGRI (1996), tomándose en cuenta los más discriminantes.

La extracción de ADN se realizó siguiendo el Protocolo CTAB (hexadecil

bromuro de trimetil amonio) de Doyle y Doyle (1990) utilizado en los laboratorios de Biología Molecular de la Fundación PROINPA. El DNA extraído se visualizó en geles de agarosa al 1% y se determinó la calidad y la cantidad del mismo. Se realizó la amplificación de 19 microsatélites, en el *International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics* ICRISAT. Los microsatélites se identificaron en la base de datos *Tomato Mapping Resource Database* (disponible en www.tomatomap.net).

Los productos del PCR fueron separados por tamaño, mediante electroforesis capilar, usando un analizador ABI Prism 3700 DNA (Applied Biosystems Inc.). Para este proceso, los primers forward fueron etiquetados con 6-FAM (azul), VIC (verde), NED (amarillo) o PET (rojo).

Análisis de datos morfológicos

Los datos morfológicos se analizaron mediante el Análisis de Componentes Principales. A partir de este análisis, se realizó un análisis de clúster, que permitió ver con mayor claridad la similitud y diferencias entre individuos y grupos de individuos. Se construyó el clúster utilizando el método de WARD mediante el paquete estadístico PASW Statistics 18.

Análisis de datos moleculares

Se realizó un análisis de conglomerados con datos moleculares utilizando el *Coefficiente de Dice*. El cálculo de los coeficientes de similitud y la construcción del clúster se realizó mediante la aplicación del subprograma SAHN del paquete estadístico NTSYS-PC, el mismo que utiliza el método UPGMA (*Unweighted Pair-Group Method Using*

Arithmetic Averages) como algoritmo de agrupación de genotipos.

Para el análisis de diversidad genética se utilizaron los siguientes parámetros: el índice de heterocigocidad (H), el número promedio de alelos (n), el número efectivo de alelos (Ae) y el contenido de información polimórfica (PIC).

Resultados y discusión

Análisis de componentes principales del tomate silvestre con datos morfológicos

La matriz factorial (Cuadro 1), muestra la contribución de cada variable que se asocia a cada componente principal y la varianza total de cada componente.

Se puede distinguir que el primer componente presenta la mayor variabilidad con un 46.32% del total. En este componente se observa las variables con mayor variabilidad: LP, NEC, ACP, TF, TH y LF, es decir que este componente distinguió el tamaño, forma y características del fruto y longitud-ancho del pedicelo, por presentar dimensiones pequeñas, por tanto este grupo está representando a las especies de tomate silvestre y a las ceraciformes asilvestradas.

En el segundo componente aporta con un 23.8% del total y las variables de mayor significancia son FHF con 90.7% y la NL con 71.2%. En efecto este componente identificó las accesiones que presentan mayor número de lóculos y variación en la forma del hombro del fruto. Por tanto este componente está representando al grupo de las variedades cultivadas y las relacionadas a esta.

Cuadro1. Matriz factorial correspondiente a variables morfológicas de las accesiones de tomate

Componentes	1	2	3
Valor propio	4.632	2.384	1.570
Porcentaje de varianza	46.318	23.840	15.701
Variables	Coeficientes de correlación		
LP	.932	-.150	.185
NEC	.898	-.273	.259
ACP	.886	-.210	.255
TF	.868	.218	-.130
TH	.809	.075	.051
LF	.744	.424	-.096
AF	.373	.631	-.649
FHF	.010	.907	-.205
FF	-.158	.533	.770
NL	-.217	.712	.565

Fuente: Programa PAWS Statistics 18.

Tipo de hoja (TH); Forma predominante del fruto (FF); tamaño del fruto (TF); Longitud del fruto (LF); Ancho del fruto (AF); Nervadura en el extremo del cáliz (NEC); Forma del hombro del fruto (FHF); Longitud del pedicelo desde la capa de abscisión (LP); Ancho de la cicatriz del pedicelo (ACP); Número de lóculos (NL)

La Figura 1 muestra un gráfico de dispersión de puntos de las especies silvestres de tomate. Se puede observar la formación de los grupos I y II claramente diferenciados.

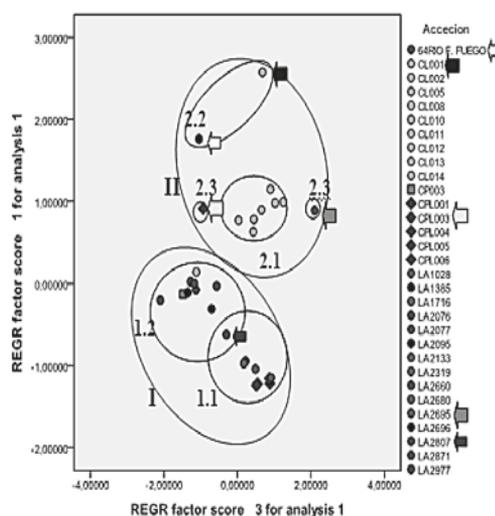


Figura 1. Análisis de componentes principales de 31 accesiones de tomate

La variedad Río Fuego y la accesión CL001, que forman parte del subgrupo 2.2, son las muestras más alejadas en comparación de todas las accesiones. En el caso de Río Fuego, esta lejanía se debe a que es una variedad cultivada y fenotípicamente diferente. Además esta accesión presenta los frutos más grandes a comparación del resto de las accesiones. Kwon *et al.* (2009) confirman en sus resultados, que las variedades de tomate cultivado y las asilvestradas, presentan grandes diferencias fenotípicas, así como genéticas.

La accesión CL001 presenta el tamaño del fruto grande a comparación al resto de las accesiones, sin embargo, en relación al tamaño del fruto de la variedad Río Fuego, es más pequeño. Es posible que esta accesión sea una mezcla entre una variedad cultivada y una variedad ceraciforme. Según Kwon *et al.* (2009) es posible esta transición entre una cultivada y una asilvestrada, pero solo puede ser clarificado mediante estudios moleculares.

La accesión CPL003 se encuentra fuera del grupo del las silvestres, porque presenta características fenotípicas diferentes a las silvestres, y tiene mayor relación con las accesiones de la variedad *ceraciforme*.

Para realizar los gráficos de las figuras 1 y 2, se tomaron en cuenta las variables más significativas: Longitud del pedicelo desde la capa de abscisión (LP), Nervadura en el extremo del cáliz (NEC), Ancho de la cicatriz del pedicelo (ACP), tamaño del fruto (TF), tipo de hoja (TH), longitud del fruto (LF), forma del hombro del fruto (FHF) y el numero de lóculos (NL). Estas variables fueron las más discriminantes al mo-

mento de realizar un análisis de diversidad fenotípica.

Nuez *et al.* (2004), realizaron un estudio de diversidad en tomate silvestre, tomando en cuenta, como características principales, el largo y el ancho del fruto. Por su parte Rodríguez *et al.* (2011), confirma que la diversidad fenotípica en el tomate se debe particularmente a la forma y al tamaño del fruto.

En el grupo I de la Figura 2, las accesiones denominadas silvestres y las asilvestradas, presentan frutos pequeños y esféricos.

En el grupo II que incluye las accesiones CL001, CL005, CL008, CL010, CL011, CL012, CL013, CPL003 y Río Fuego, presentan frutos de diferentes formas y tamaños. Por tanto, se puede concluir que la agrupación se formó en gran parte por las características de forma y tamaño del fruto.

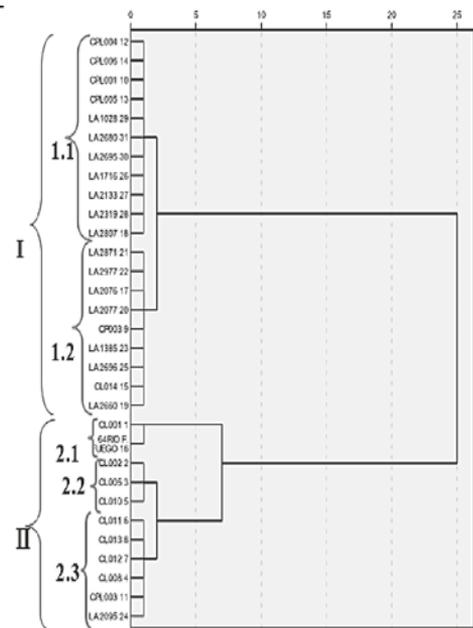


Figura 2. Clúster de 31 accesiones de tomate utilizando el método de WARD

Según Rodríguez *et al.* (2011), se puede plantear la hipótesis que el tomate evolucionó de una forma pequeña y esférica a una gran diversidad de formas y tamaños. Esto quiere decir que el tomate con forma esférica y de menor tamaño, tiende a ser silvestre y mientras más diversas las formas de los frutos, tienden a ser próximos al tomate cultivado.

Estudio de la diversidad genética del tomate silvestre a nivel molecular

El análisis molecular de la diversidad genética del tomate silvestre, se realizó con 19 marcadores microsatélites, de los cuales solo 13 amplificaron en las 32 accesiones de tomate. Con estos datos, se obtuvo una matriz binaria y se analizó la diversidad genética (Cuadro 2).

Los iniciadores con mayor polimorfismo en estas especies es el SSR333-F,

con un PIC del 82% y un índice de heterocigocidad (H) del 83%. El TOM49-N, con un PIC del 82% y H del 83%. El TOM236-P y el LEVCOH15-F con un PIC del 80% y H del 82%.

Los marcadores microsatélites SSR96 y SSR349, dieron un bajo polimorfismo con 45% de PIC y 53% de H, sin embargo, Forrest (2008) generó un mayor porcentaje de PIC Y H en estudios de tomate con estos marcadores. Los marcadores que presentaron bajo polimorfismo en el presente trabajo, según la base de datos de marcadores microsatélites, solo fueron probados en variedades de tomate cultivado y en especies silvestres como *S. pimpinelifolium*, *S. habrochaites* y la *S. penneli*. No existen registros en esta base de datos que indique que fueron probados en otras especies silvestres de tomate, como *S. neorickii* o *S. chmielewskii*.

Cuadro 2. Análisis de diversidad genética de tomate para trece marcadores microsatélites

Marcador	Número de alelos	Ae	Δn	PIC (%)	H (%)
LEVCOH15-F	12	5.66	8.18	80	82
SSR318-V	7	3.70	13.86	70	73
SSR333-F	17	6.05	6.65	82	83
SSR349A-N	5	2.43	18.00	53	59
SSR383-N	6	3.80	15.33	69	74
SSR47-F	6	3.71	16.50	69	73
SSR63-F	8	4.76	11.25	76	79
SSR96-N	6	1.91	13.17	45	48
TOM152-F	8	2.82	8.88	62	65
TOM184-V	6	3.40	16.50	67	71
TOM188-V	13	3.94	7.54	73	75
TOM236-P	13	5.62	7.46	80	82
mTOM49-N	12	5.96	8.67	81	83

Fuente: Elaboración propia. Número efectivo de alelos (Ae); Número promedio de Alelos (Δn); Contenido de información polimórfica (PIC); Valor de la heterocigocidad (H)

Análisis de Conglomerados del tomate silvestre en base a datos moleculares

El clúster generado a partir accesiones de tomate silvestre muestra una estructura genética definida en la Figura 3. Se pueden distinguir grupos al interior de esta población que corresponden a las silvestres y las asilvestradas. En este clúster se visualizan dos grandes grupos coincidiendo los resultados del Análisis de Coordenadas Principales.

En el grupo I están presentes todas las accesiones denominadas asilvestradas (LA2076, LA2077, LA2660, LA2807, LA2871, LA2977, LA2095 y LA2696), la cultivada Río Fuego, la CPL003, la CP003 y todas las accesiones CL001, CL005, CL008, CL010, CL011, CL012, CL013 y CL014. El grupo II está conformado por las accesiones denominadas silvestres CPL001, CPL004, CPL005, CPL006, LA1028, LA2695, LA2680, LA1716, LA2133, LA2319 y la accesión LA2660.

En el clúster de la Figura 3, se observa que las accesiones de variedad ceraciforme LA2076, LA2077, LA2660, LA2807, LA2871, LA2977, LA2095 y LA2696), la cultivada Río Fuego, la CPL003, la CP003 y las CL001, CL005, CL008, CL010, CL011, CL012, CL013 y CL014 forman sub grupos con un coeficiente de similitud entre 0.6 y 0.7, mostrando una amplia diversidad genética. A diferencia de otros estudios Arias *et al.* (2010) y Peteira *et al.* (2001), obtuvieron baja diversidad genética en variedades cera-ciformes.

Este análisis de conglomerados permitió identificar accesiones potencialmente duplicadas, como es el caso de las accesiones CL001, CL002, CL012,

CL013, LA2660 y LA2807 que indican ser cercanas genéticamente.

Las accesiones CL005, CL008 y la CL010 colectadas en Bolivia, con las accesiones bolivianas LA2076, LA2077, LA2807, LA2871, y LA2095 repatriadas del TGRC, además de la accesión colombiana LA2696, presentan similitud genética, como se muestra en el grupo I; esta similitud puede ser debida a que tienen como carácter común, las mismas condiciones edafo climáticas, según las notas de coleta del TGRC.

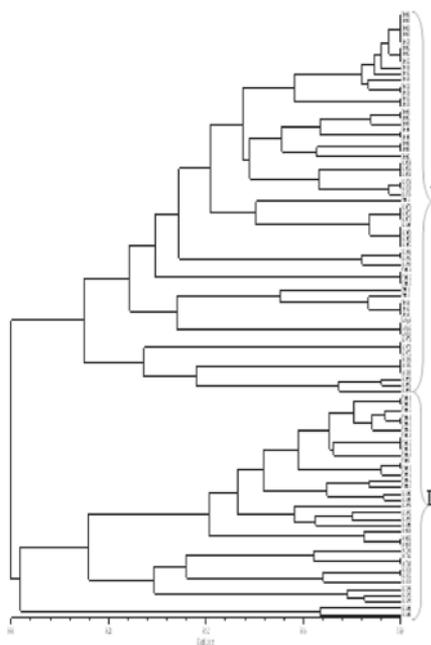


Figura 3. Clúster que agrupa 32 accesiones de tomate

La accesión CPL003, clasificada como silvestre, se encuentra en el grupo II en una de las ramas con las variedades ceraciformes, incluyendo la variedad cultivada Río Fuego. Según informes Crespo *et al.* (2010), las muestras fueron colectadas en el jardín de una casa en Sorata (La Paz), considerándola una mezcla de silvestre y cultivada.

Igualmente en el grupo II se observa que las accesiones denominadas silvestres y clasificadas como *S. neorickii* CPL001, CPL004, CPL005 y CPL006 están dentro del grupo de las accesiones pertenecientes a la especie *S. chmielewskii*. Según Areshchenkova y Ganal (1998) se debe a que el uso de marcadores moleculares como los microsatélites, ha garantizado mayor eficacia en los resultados, sobre estudios de diversidad genética en tomate y en muchas especies de plantas. A diferencia del análisis morfológico que no discriminó entre la especie *S. neorickii* y *S. chmielewskii*.

De todas las accesiones de variedad ceraciformes, la accesión LA2660, posee el tamaño de fruto más pequeño. En la Figura 3 se observa que la accesión parece una transición entre las silvestres y las asilvestradas llamadas cerasiformes. Por tanto, se confirma la hipótesis de Rodríguez *et al.* (2011) que menciona que mientras más pequeño el fruto tiende a ser más silvestre.

Clasificación taxonómica de los tomates silvestres bolivianos colectados de distintas regiones de Bolivia en base a criterios morfológicos y moleculares

En base al análisis a partir de datos morfológicos, no se observa con claridad la diversidad genética en todas las accesiones.

El análisis molecular pudo corroborar que las accesiones CPL001, CPL004, CPL005 y CPL006, pertenecen a una especie silvestre y además que está emparentada a la especie *S. chmielewskii* y no así a la especie *S. neorickii*. Esto puede deberse a que las dos especies, desde un punto de vista morfoló-

gico, son muy parecidas. Según Peralta *et al.* (2008) la especie *S. chmielewskii* es hermana de *S. neorickii* y es difícil de distinguir las especies sobre todo en ausencia de flores. Las flores de *S. chmielewskii* son casi del doble del tamaño de las flores de *S. neorickii* entre otras características morfológicas de la flor.

El resto de las accesiones colectadas en Bolivia con el código CL, se encuentran relacionadas genéticamente a la especie *S. lycopersicum* var. *ceraciforme* repatriadas del TGRC. Las accesiones CL014 y la CP003, son las únicas accesiones que muestran relación genética con el tomate cultivado Río Fuego.

Conclusiones

- El estudio morfológico y molecular de 32 accesiones, confirmó la existencia de diversidad genética para la especie *S. lycopersicum* var. *ceraciforme*.
- El análisis morfológico muestra baja diversidad genética y ciertas diferencias entre silvestres y asilvestradas.
- Los datos moleculares corroboran el análisis morfológico en la formación de dos grupos. Este análisis diferencia claramente los silvestres de los asilvestrados, por lo que se puede concluir que son genéticamente distintos.
- Las especies colectadas (código CPL), clasificadas como *S. neorickii* presentan una distancia genética estrecha con la especie *S. chmielewskii*, pudiendo concluir que pertenecen a esta última especie.

Referencias citadas

- Areshchenkova, T., Ganal, M. 1998. Long tomato microsatellites are predominantly associated with centromeric regions. Institute for Plant Genetics and Crop Plant Research. Gatersleben, Germany. 536 p.
- Arias, Y., Peteira, B., González, I., Martínez, Y., Miranda, L. 2010. Variabilidad genética entre genotipos promisorios de tomate (*Solanum lycopersicum*) obtenidos en programas de mejoramiento frente al TYLCV. Centro Nacional de Sanidad Agropecuaria. Revista de Protección Vegetal, Habana, Cuba, vol. 25, nro. 3.
- Biasutti, C. 2007. Bancos de Germoplasma en Argentina. Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Agropecuarias. Argentina. pp. 9-10.
- Crespo M. Lujan R., Plata G., Barea O., Crespo L., V. Lino. 2010 Guía para el Manejo del Cultivo de Tomate en Invernadero. 1-40. ISBN 978-99954-743-4-8. Cochabamba. WUR-Wageningen - F. Proinpa.
- Doyle J., Doyle J. 1990. Isolation of plant DNA from fresh tissue. BRL Focus.; 12:13-15.
- Esquinas-Alcázar, J. 1981. Genetic resources of tomatoes and wild relatives. Rep. Internat. Board Plant Genet. Res. No. AGP. IBPGR-80-103: 1-65.
- Forrest, S. 2008. Inheritance and Mapping of Resistance to Bacterial Spot race t4 (*Xanthomonas perforans*) in Tomato, and its relationship to race t3 hypersensitivity, and Inheritance of race t3 hypersensitivity from pi 126932. A dissertation presented to the graduate school of the University of Florida in partial fulfillment. pp. 1-132.
- He, C., Poysa, V., Yu, K. 2003. Development and characterization of simple sequence repeat (SSR) markers and their use in determining relationships among *Lycopersicon esculentum* cultivars. Theoretical and Applied Genetics, vol. 106, nro. 2, pp. 363-373.
- Kwon, Y., Park, S., Yi, S. 2009. Assessment of genetic variation among commercial tomato (*Solanum lycopersicum* L) varieties using SSR. Mariters and Morphological Characteristics, GENES & GENOMICS 31 (1): 1-10.
- Nuez, F., Prohens, J., Blanca, J. 2004. Relationships, origin, and diversity of Galapagos tomatoes: implications for the conservation of natural populations. Centro de Conservación y Mejora de la Agrodiversidad Valenciana, Universidad Politécnica de Valencia, España, American Journal of Botany 91(1): 86-99.
- Peralta, I., Spooner, M. 2000. Classification of wild tomatoes: A review. Torno 28 (1): 45-54.
- Peralta, I., Spooner, M., Knapp, S. 2008. Systematic botany Monographs. Taxonomy of Wild Tomatoes and their relatives (*Solanum* sect. *Lycopersicoides*, sect. *Juglandifolia*, sect. *Lycopersicon*; Solanaceae). Vol. 84.
- Peteira, B., Fernández, E., González-Chavez, M., Shagardsky, T., Miranda, L. 2001. Aplicación de marcadores RAPD al estudio de la diversidad genética en variedades de tomate y especies salvajes relacionadas en Cuba. Departamento de Fitopatología, División de Protección de Plantas. Centro Nacional de Sanidad Agropecuaria (CENSA). Vol. 16: 84-91.
- Rodríguez, G., Muñoz, S., Anderson, C., Sung-Chur, S., Michel, A., Causse, M., McSpadden Gardener, B., Francis, D., Van der Knaap, E. 2011. Distribution of SUN, OVATE, LC and FAS in the tomato germplasm and the relationship to fruit shape diversity. Department of Horticulture and Crop Science. The Ohio State University. USA. American Society of Plant Biologists. pp. 3-6.
- Vallejo, C. 1999. Mejoramiento genético y producción de tomate en Colombia. Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira. Colombia. Cap. 1: 17,47.
- Villand, J., Lai, T., Hanson, P., Kuo, C., Nienhuis, J. 1998. Genetic variation among tomato accessions from primary and secondary centers of diversity. Crop Sci. 38: 1339-1347.

Trabajo recibido el 23 de marzo de 2014 - Trabajo aceptado el 7 de julio de 2014