

RELACIÓN ENTRE VARIACIÓN ECOLÓGICA-OROGRÁFICA Y VARIABILIDAD MORFOLÓGICA DE TOMATE (*Solanum lycopersicum* L.) EN OAXACA¹

[RELATIONSHIP BETWEEN ECOLOGICAL-OROGRAPHIC VARIATION AND MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF TOMATO (*Solanum lycopersicum* L.) IN OAXACA]

Irma Arleth Pacheco-Triste¹, José Luis Chávez-Servia^{2§} y José Cruz Carrillo-Rodríguez³

¹Universidad del Mar, Campus Puerto Escondido. ²Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR-Oaxaca, Hornos # 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México, C.P. 71210. ³Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca, Exhacienda Nazareno Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México, C.P. 71210. (§Autor responsable: jchavez@ipn.mx)

RESUMEN

México tiene una gran variabilidad de morfotipos de tomate. En este trabajo se planteó evaluar la variación fenotípica de una muestra de tomate de Oaxaca, México, y determinar su relación con los patrones de variación ecogeográfica de los sitios de colecta u origen de las muestras. Se realizó una caracterización morfológica bajo invernadero durante el ciclo de primavera de 2009 y una descripción y clasificación de los sitios de origen de las muestras, basados en descriptores geográficos y climáticos. Las variables de mayor valor descriptivo de la variabilidad morfológica en el análisis de correspondencia, fueron: tipo de ramificación, densidad de follaje, forma y tamaño del fruto, forma distal o terminal del fruto, color del epicarpio y forma de semilla. Los resultados mostraron que la variación fenotípica de 102 colectas se agrupó en 10 grupos significativamente diferentes ($P < 0.05$), de acuerdo con el análisis de conglomerados. Entre los sitios de origen de las muestras, se identificaron seis grupos ecológicos diferenciados por temperaturas, precipitaciones, altitud y tipo de vegetación. Se determinó, mediante el análisis de correlación canónica, una relación significativa ($P < 0.005$) entre los grupos fenotípicos y grupos ecológicos. Esto es, las diferencias morfológicas de las colectas están determinadas, en parte, por las diferencias ecológicas, orográficas y geográficas entre los sitios de localización.

Palabras clave: Biogeografía, correlación canónica, variación ecológica y fenotípica, variedades nativas.

ABSTRACT

Mexico has a great variability of tomato morphotypes. In this work, the objective was evaluate the phenotypic variation of a tomato collection from Oaxaca, Mexico in order to determine its relationship with ecogeographic variation patterns of the collect sites or origin places from the tomato samples. A morphological characterization under greenhouse and an ecological description and classification of the sample origin places based on geographic and climatic descriptors was done during the crop Spring cycle 2009. The traits of major descriptive value from morphological variability, determined by correspondence analysis were: branching type, foliage density, fruit size and shape, blossom or terminal fruit shape, skin color and seed shape. Results showed that the phenotypic variation of 102 accessions was clustered into 10 groups significantly different ($P < 0.05$), according to Cluster analysis. Among origin sites of the samples, were determined six ecological groups which were differentiated by temperature, precipitation, altitude and vegetation type. A significant canonical correlation ($P < 0.005$) was determined between phenotypic and ecological groups. It means, that the morphological differences among accessions are due to, in part, ecological, orographic and geographic differences among sites of location of the sampled populations.

Index words: Biogeography, canonical correlation, ecological and phenotypic variation, landraces.

INTRODUCCIÓN

El tomate (*Solanum lycopersicum* L.) es uno de los principales cultivos en el mundo, y en México representa una importante entrada de divisas por exportaciones y constituye una fuente de empleo temporal y constante; se siembran anualmente más de 55 mil hectáreas con una producción media de más de 2 millones de toneladas (Vargas y Martínez, 2004; SIAP, 2012).

Por otro lado, existen dos teorías que proponen a México y Perú, respectivamente, como los centros de domesticación del tomate cultivado; aunque, no se descarta que la domesticación tuviera lugar en ambos lugares (Jenkins, 1948; Rick y Forbes, 1975; Peralta y Spooner, 2007). El origen de la domesticación permanece sin resolverse; no obstante, en México se preserva *in situ* una gran diversidad genética en forma de variedades nativas, poblaciones semidomesticadas y silvestres, y continúan diversificándose y adaptándose a los cambios ambientales (Lépiz y Rodríguez, 2006; Sánchez-Peña *et al.*, 2006; Álvarez-Hernández *et al.*, 2009; Juárez-López *et al.*, 2009; Carrillo y Chávez, 2010).

En general, las plantas pueden alterar su desarrollo, fisiología, fenología y ciclo biológico en respuesta al ambiente en que se desarrollan. Estas respuestas adaptativas al ambiente o plasticidad fenotípica involucran caracteres que varían entre poblaciones, genotipos e individuos. Entender esas divergencias fenotípicas y genéticas o capacidad de un genotipo para expresar diferentes fenotipos en diferentes ambientes es de vital importancia para tener un mejor conocimiento de los acervos genéticos y con ello emprender estrategias de mejoramiento genético o aprovechamiento, ante evidencias claras de cambios climáticos que tiende a formar áreas con ambientes más secos (Sultan, 2000; Mercer y Perales, 2010). Una manera rápida de documentar las divergencias genotípicas entre poblaciones de tomate es mediante la evaluación de las diferencias en caracteres cualitativos gobernados por pocos genes (Falconer y Mackay, 1996).

En México y Latinoamérica es común encontrar una alta diversidad de formas de frutos de tomate, en los trópicos, subtrópicos y regiones semi-secas; aun cuando, existen pocas evidencias documentales de su aprovechamiento directo, ya sea como fuentes de genes para el mejoramiento o uso directo de esa variabilidad morfológica, y distribución geográfica y adaptación a la heterogeneidad ambiental. Tampoco se han realizado análisis ecogeográficos para identificar las posibles divergencias fenotípicas y genotípicas adaptativas, en respuesta a las presiones ambientales y selección humana, en las poblaciones silvestre o cultivadas de tomate nativo en los centros de diversificación y donde se conserva *in situ* (Lépiz y Rodríguez, 2006; Mercer y Perales, 2010).

En maíz, se han encontrado adaptaciones específicas de variedades autóctonas a nichos altitudinales particulares (Mercer *et al.*, 2008; Ruiz *et al.*, 2008); lo que indica una evolución por selección del hombre a ambientes agroecológicos específicos, y en las poblaciones de tomate se espera sigan patrones específicos debido, tanto a presiones de selección artificial (hombre) como del ambiente. El estado de Oaxaca, México presenta una gran variación altitudinal (de 0 a 3750 msnm), climática, edáfica, de vegetación, orográfica y ecogeográfica que dan pauta para la formación de nichos ecológico particulares (Arellanes *et al.*, 2006), y las poblaciones de tomate se han adaptado a esas condiciones microambientales. El objetivo de este trabajo fue evaluar la variabilidad fenotípica de una muestra de tomate de Oaxaca, México, y determinar su relación con los patrones de variación ecogeográfica de los sitios de colecta.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colecta y recolecta de tomate en Oaxaca

Entre julio de 2008 y enero de 2009, se realizó una colecta de 102 muestras poblacionales de tomate silvestre y cultivado nativo, en los mercados locales, huertos de traspatio, parcelas de cultivo o bosques cercanos a 58 comunidades y sus áreas naturales circunvecinas en Oaxaca, México. La muestra por población consistió de un tamaño mínimo de 20 a 30 frutos o bien 20 g de semillas donada por los agricultores. De cada muestra se hizo un registro de datos pasaporte que incluyó: fecha de colecta, nombre del donante cuando era el caso, sitio de colecta (paraje o centro poblado), latitud, longitud, altitud, fuente de la muestra según el caso (mercado, solar o traspatio, ambiente natural), nombre local otorgado a la muestra, tamaño de la muestra (número o peso aproximado de frutos,

g), tipo de población (variedad nativa, variedad mejorada, híbrido, línea avanzada o silvestre), y una descripción de color y forma de fruto.

Ensayo experimental y caracterización morfológica en invernadero

Cada lote de semilla por población conformó una colecta (= accesión), y una parte de las semillas de la colección se germinó en sustrato de Peat Moss® comercial y 35 días después se hizo el trasplante en un invernadero localizado en la Ex-hacienda de Nazareno, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México, ciclo primavera de 2009. La distribución de las colectas se realizó bajo un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones.

Para favorecer el crecimiento y desarrollo de las plantas, se implementó un sistema de fertirriego por goteo con las fórmulas de fertilización comercial 12-43-12, 19-19-19 y 13-6-40 de N-P-K complementando con una dosis semanal de nitrato de calcio. Para la prevención de plagas y enfermedades se realizaron aplicaciones de Captan®, Daconil®, Confidor® o sulfato de cobre, y complementando con extractos vegetales (Viprot®, Exakint®, y Bio-crack®).

Para describir la variación fenotípica, se hizo una caracterización morfológica con base en 27 variables de la hoja, flor, tallo, fruto y semilla: 18 cualitativas y nueve cuantitativas (p. ej. tamaño de planta, hoja, flor, fruto y otros). En los caracteres cuantitativos la medición se hizo utilizando escalas ordinales y se asumieron como caracteres cualitativos. La evaluación de caracteres se realizó con referencia en los descriptores para *Lycopersicum* spp. de IPGRI (1996). Con este enfoque de caracterización cualitativa, se aceptó como válido el modelo de expresión fenotípica propuesto por Falconer y Mackay (1996): valor fenotípico (P) = genotipo (G) + ambiente (A), donde valor fenotípico (P) = valor genotípico (G), ya que se asume que los caracteres cualitativos son gobernados por pocos genes. En este trabajo, todos los materiales colectados se sembraron en invernadero y se asume que hubo poca influencia ambiental (A) significativa.

Descripción geográfica-ecológica de sitios de colecta

Cada sitio o lugar de colecta se georeferenció con ayuda de un GPS (GARMIN, modelo GPSMAP76 ®), también se recurrió a las georeferencias reportadas por INEGI (2000, 2004, 2005) y García (1998) de cada localidad, agencia o cabecera municipal. Con los datos de campo y las referencias cartográficas, cada sitio fue descrito en términos de latitud, longitud, altitud, tipo de vegetación, tipo de clima, tipo de textura y humedad de suelo, evapotranspiración, temperatura máxima absoluta, máxima promedio, mínima absoluta, mínima promedio, y media anual y precipitación total anual.

Se conformó una base de datos con base en la caracterización ecogeográfica ambiental de los sitios de colecta a través de una escala nominal u ordinal de cada variable o descriptor ecológico. La ausencia de estaciones climáticas dificultó la descripción precisa de los lugares de colecta. Posteriormente, con la base de datos de coordenadas geográfica y la información cartográfica se diseñaron mapas temáticos con el programa del Sistema de Información Geográfica Arc-View GIS 3.2 (ESRI, 1992).

Análisis estadístico

Con la base de datos de las modas de la caracterización morfológica cualitativa de cada colecta evaluada en invernadero, se hizo un análisis de correspondencia, y a partir de la varianza total se determinaron las variables que describieran el 80% de la variación morfológica evaluada. A partir de las variables seleccionadas, se efectuó un análisis de conglomerados de agrupación jerárquica por el método de la media no ponderada (UPGMA, acrónimo en inglés) y con las distancias euclidianas se construyó un dendrograma. El punto de corte o definición de grupos se determinó con la pseudo t ($P \leq 0.05$). Para la información ecogeográfica ambiental se efectuaron procedimientos de análisis estadístico similares para describir y clasificar los sitios de origen de las colectas. Posteriormente, para probar las hipótesis de independencia o asociación entre la variabilidad de grupos morfológicos y grupos de sitios ecológicos, se hizo un análisis de correlación canónica. Todos los análisis estadísticos se realizaron con ayuda del paquete estadístico SAS (SAS, 2000).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La información obtenida de los donadores de muestras, compilada en los datos pasaporte mostró que las variedades nativas y poblaciones silvestres se conocen con diferentes nombres locales. Por ejemplo, al *cerasiforme* se denomina cuatamate, cuatomatillo, tomatillo, minitomate, mashito, tomate criollito, tomate pajarito y ojo de venado, debido a su forma redonda-ovalada y tamaños de 1 a 2.5 cm de diámetro. Por otro lado, el tomate con frutos achatados y con apariencia de gajos u hombros se le llama tomate criollo, tomate riñón o del país.

Descripción y clasificación de la variación morfológica

En el análisis de correspondencia se determinó que, en el tercer eje o dimensión principal, se concentró el 80% de la variabilidad total de los caracteres morfológicos de 102 colectas caracterizadas. Las variables de mayor valor descriptivo fueron: tipo de ramificación, densidad de follaje, forma y tamaño del fruto, forma distal o terminal del fruto, color del epicarpio y forma de semilla (Cuadro 1). Para el tomate se detectaron patrones generales en relación al tipo de crecimiento, ya que los tipos silvestres fueron de crecimiento indeterminado y las poblaciones cultivadas tendían a comportarse como intermedias o semideterminadas. Todo esto sugiere que las diferencias entre las muestras poblacionales caracterizadas se debieron, en mayor grado, a la divergencia en las características del fruto, y planta.

Cuadro 1. Vectores y valores propios del análisis de correspondencia con variables morfológicas.

Variable morfológica	Dimensión 1	Dimensión 2	Dimensión 3
Tipo de ramificación	0.406	0.131	0.005
Densidad de follaje	0.165	0.203	0.092
Tipo de hoja	0.043	0.015	0.798
Color exterior del fruto inmaduro	0.373	0.084	0.004
Forma predominante del fruto	0.512	0.450	0.022
Tamaño del fruto	0.633	0.137	0.021
Homogeneidad del tamaño del fruto	0.773	0.067	0.000
Forma de hombros en el fruto	0.863	0.033	0.000
Forma del corte transversal del fruto	0.740	0.013	0.001
Forma de la cicatriz del pistilo	0.379	0.092	0.391
Forma distal o terminal del fruto	0.723	0.115	0.000
Color del epicarpio del fruto maduro	0.484	0.105	0.067
Tamaño de la semilla	0.653	0.097	0.004
Forma de la semilla	0.581	0.192	0.006
Valor propio	0.276	0.154	0.126
Porcentaje explicado	52.71	16.34	10.97
Porcentaje acumulado	52.71	69.05	80.02

Con base en el análisis de conglomerados se determinó que, entre 102 colectas de tomate caracterizadas, se diferenciaron 10 grupos morfológicamente distintos ($t = 2.83$, $P < 0.05$), con base en la forma y tamaño predominante de frutos se pueden denominar tres tipos: arriñonados, redondos tipo globo o elongados y tipo *cherry*. Las características fenotípicas de los grupos morfológicos se presentan en el Cuadro 2. Así, los grupos II y III son muy semejantes, y sólo se diferencian en color del fruto inmaduro y forma de fruto. Otro patrón semejante se presentó entre los grupos VI y VII que se diferenciaron en forma, tamaño y homogeneidad de frutos. Después de esta semejanza los demás grupos difieren en tres o más características.

Dentro del gran grupo de frutos arriñonados (forma achatada con costillas y hombros) se incluyen a los grupos IV, VIII y X, los que son de crecimiento indeterminado, tallos vigorosos, follaje denso, frutos de tamaño intermedio (entre 5 y 8 cm) aunque el grupo IV puede presentar algunos frutos con más de 10 cm de diámetro (Cuadro 2). La presencia de hombros verdes o coloraciones irregulares rojas y verdes son típicas en estos grupos. La semilla es grande y ovada. Entre estos grupos las diferencias se encuentran en la cicatriz del pistilo; irregular, lineal-irregular y punteada respectivamente. Otra diferencia es en el color de epicarpio; amarillo en el grupo IV e incoloro en el VIII y X.

Una de las características representativas de los tomates arriñonados es la presencia de varios lóculos. Vázquez-Ortiz (2010) reporta un promedio de seis lóculos en muestras de tomate arriñonado provenientes de Puebla, Hidalgo, Guerrero, Yucatán, Estado de México y Oaxaca, México. Las muestras de tomates arriñonados evaluadas por Vázquez-Ortiz (2010) presentaron 30.9 g de peso en promedio, y en este trabajo presentaron 60.9 g, y con variaciones de hasta 350 g.

El otro gran grupo de tomates se forma con aquellos que presentan formas redondas y elongadas opiriformes. Los grupos representativos de esta forma de fruto fueron el I, II y VII, caracterizados por presentar tipo de ramificación apical, al final de la rama de frutos y color rojo-verdoso en estado inmaduro bicolor; es decir, en la parte basal se mantiene en tono rojo y el resto verde-rojizo. El tamaño de frutos de 3 a 5 cm; tanto la forma del fruto como la del corte transversal es redonda, cicatriz del pistilo punteada, terminal de floración aplanada y forma de semilla ovada. Una de las variables que permitió diferenciar los tres grupos fue la densidad de follaje; el grupo I presenta follaje con densidad intermedia, mientras que el II y el VII fueron más densos. Los grupos I y II presentaron hojas tipo estándar b, mientras el grupo VII presentó hojas tipo corneliomulleri. Además, el grupo I presentó hombros aplanados, y el II presentó hombros ligeramente hundidos (Cuadro 2).

Los grupos V y IX son de forma cherry y presentan ramificación profusa, follaje denso, color en estado inmaduro blanco verdusco, forma de hombro aplanada, forma transversal redonda, cicatriz de pistilo punteada, terminal de la floración aplanada, semillas pequeñas y triangulares. La diferencia entre estos grupos radica en el tipo de hoja y color del epicarpio; el grupo V presentó hojas tipo estándar b y epicarpio amarillo, mientras que el grupo IX fue de hojas tipo pimpinnellifolium y epicarpio incoloro (Cuadro 2).

Un grupo particular o único lo constituyó el VII, con sólo una población o muestra. Produjo unos de los frutos más pequeños, redondos, de color rojo a naranja, follaje denso y semilla muy pequeña (Cuadro 2). Debido a estas características, todo indica que es una de las formas silvestres porque además sus frutos se desprendieron fácilmente. Esta descripción coincide con las observaciones de Álvarez-Hernández *et al.* (2009), en las poblaciones de tomate silvestre de Michoacán.

En la descripción y clasificación de los sitios de colecta, de acuerdo con las características climáticas, de vegetación y suelos, se determinaron seis grupos ecológicos que reflejan parte de la heterogeneidad ambiental de Oaxaca. En este punto es oportuno mencionar que se tienen bases de datos limitadas sobre las descripciones climáticas de Oaxaca, ya que sólo operan 13 estaciones climatológicas en la entidad y por ello, fue imposible obtener una descripción más detallada de los sitios donde se obtuvieron las muestras. No obstante, la definición de seis grupos corresponde a divergencia en clima, altitud, precipitación y variación en los regímenes de temperaturas (Cuadro 4).

De acuerdo a los análisis multivariados efectuados, las variables más importantes para la formación de los grupos ecológicos fueron altitud, tipo de vegetación, tipo de suelo, temperatura (mínima absoluta, mínima promedio y media anual) y, en menor medida, la precipitación total anual (Cuadro 4). En términos generales, puede aceptarse que la altitud influye en los parámetros térmicos y pluviométricos, y éstos a la vez influyen en la vegetación.

Relación entre heterogeneidad ecológica-ambiental y variación fenotípica de tomate

El análisis de correlación canónica determinó que la variación morfológica evaluada presentó una correlación significativa con la variación ecológica, por lo menos en las tres primeras funciones canónicas. Las correlaciones canónicas ajustadas fueron superiores a 0.56 y el R^2 fue superior a 0.4 ($P \leq 0.005$), (Cuadro 5).

En cuanto al aporte de las variables en la estructura de las tres primeras funciones canónicas, las variables ecológicas tanto tipo de vegetación como clima presentaron los menores valores de correlación. En contraparte, las variables con mayor aportación fueron la altitud, temperatura mínima promedio y temperatura mínima absoluta con $r = 0.798$, 0.813 y 0.916 , respectivamente. Respecto al efecto de las variables morfológicas, se determinó que el tipo de ramificación ($r = 0.571$), la densidad del follaje (-0.786), tipo de hoja (0.653), forma de hombros (0.409), forma del corte transversal (0.505) y forma distal de fruto (-0.497), y tamaño de semillas (0.488) influyeron en la determinación de las tres primeras funciones canónicas (Cuadro 6).

Cuadro 2. Modas de 14 variables cualitativas en cada grupo morfológico (n= número de colectas).

Variable morfológica*	Grupo morfológico									
	I (n=7)	II (9)	III (3)	IV(6)	V (30)	VI (8)	VII (1)	VIII (2)	IX (4)	X (32)
Ramificación	Apical	Apical	Apical	Apical	Profusa	Apical	Apical	Apical	Profusa	Apical
Follaje	Intermedio	Denso	Denso	Denso	Denso	Denso	Denso	Denso	Denso	Intermedio
Tipo de hoja	Estándar b	Estándar b	Estándar b	Estándar a	Estándar b	Corneliomulleri	Cornelio mulleri	Estándar a-Corneliomulleri	Pimpinnelli	Corneliomulleri
Color fruto inmaduro	Bicolor	Bicolor	Blanco-verduzco	Bicolor	Blanco-verduzco	Bicolor	Bicolor	Bicolor	Blanco-verduzco	Bicolor
Forma de fruto	Redondo	Redondo	Achatado-redondo alargado	Achatado	Redondo	Ligeramente achatado	Redondo	Achatado	Redondo	Achatado
Tamaño de fruto	Pequeño	Pequeño	Pequeño	Intermedio	Muy pequeño	Intermedio	Pequeño	Intermedio	Muy pequeño	Intermedio
Homogeneidad del tamaño de fruto	Intermedia	Intermedia	Intermedia	Poca	Intermedia	Poca	Intermedia	Poca-intermedia	Intermedia	Poca
Forma de hombro	Aplanado	Ligera-mente hundido	Ligeramente hundido	Moderada-mente hundido	Aplanado	Ligeramente hundido	Ligeramente hundido	Ligera-moderadamente hundido	Aplanado	Moderada-mente hundido
Forma transversal	Redonda	Redonda	Redonda	Irregular	Redonda	Redonda	Redonda	Redonda	Redonda	Irregular
Cicatriz de pistilo	Punteada	Punteada	Punteada	Irregular	Punteada	Punteada	Punteada	Lineal-irregular	Punteada	Punteada
Terminal de floración	Aplanada	Aplanada	Aplanada	Indentada	Aplanada	Aplanada	Aplanada	Aplanada	Aplanada	Indentada
Color de epicarpio	Amarilla	Amarilla	Amarilla	Amarilla	Amarilla	Incolora	Incolora	Incolora	Incolora	Incolora
Tamaño de semilla	Pequeña	Mediana	Mediana	Grande	Pequeña	Mediana	Pequeña	Mediana	Pequeña	Grande
Forma de semilla	Ovada	Ovada	Ovada	Ovada	Triangular	Ovada	Ovada	Ovada-triangular	Triangular	Ovada

- Categorización basada en los descriptores de IPGRI (1996).

Cuadro 3. Vectores y valores propios del análisis de correspondencia con variables ecológicas.

Variable ecológica	Dimensión 1	Dimensión 2	Dimensión 3
Altitud (m)	0.299	0.002	0.002
Tipo de vegetación y uso de suelo	0.097	0.565	0.09
Tipo de clima	0.007	0.041	0.13
Tipo de suelo	0.027	0.006	0.475
Humedad del suelo	0.006	0.119	0.044
Temperatura mínima absoluta (°C)	0.205	<0.001	0.001
Temperatura mínima promedio (°C)	0.169	<0.001	0.003
Temperatura media anual (°C)	0.108	0.129	0.108
Precipitación anual	0.082	0.139	0.148
Valor propio	0.319	0.298	0.199
Porcentaje explicado	36.84	32.17	14.27
Porcentaje acumulado	36.84	69.01	83.28

Cuadro 4. Intervalos y valores descriptivos de los grupos ecológicos; n=número de sitios de origen de las muestras.

Variable ecológica	Grupo ecológico					
	I (n=22)	II(21)	III (27)	IV (16)	V (5)	VI (11)
Altitud (msnm)	15-1067	1100-2300	20-1515	1460-1600	20-120	40
Temperatura mínima absoluta (°C)	12-14	6-8	12-14	4-5	12-14	16-18
Temperatura mínima promedio (°C)	16-18	10-12	14-16	6-8	16-18	18-20
Temperatura media anual (°C)	24-26	20-22	24-26	20-22	24-26	28-30
Vegetación y uso de suelo	Selva mediana subcaducifolia	Bosque de encino	Pastizal cultivado	Agricultura de temporal y pastizal inducido	Pastizal cultivado	Selva baja caducifolia
Precipitación (mm)	800-1000	600-800	1000-1200	600-800	3500-4000	800-1000
Tipo de suelo	Regosol éutrico	Acrisol húmico	Regosol éutrico	Feozem háplico	Feozem lúvico	Vertisol pélico
Clima predominante	Cálido subhúmedo	Semicálido subhúmedo	Cálido subhúmedo	Semicálido subhúmedo	Cálido húmedo	Cálido subhúmedo
Meses con humedad en el suelo	4	2	5	5	12	4

Cuadro 5. Resultados del análisis de correlación canónica entre grupos morfológicas y ecológicas.

Función canónica	Correlación canónica	Correlación canónica ajustada	R ² canónico	Estadístico de F	Probabilidad
1	0.815	0.766	0.664	2.45	<0.0001
2	0.687	0.589	0.473	1.83	<0.0001
3	0.633	0.564	0.401	1.50	0.005
4	0.531	0.431	0.282	1.16	0.192

Cuadro 6. Estructura de las correlaciones en las tres funciones canónicas estadísticamente significativas.

Grupo de variables	Función canónica 1	Función canónica 2	Función canónica 3
Correlación entre las variables ecológicas (independientes) y sus valores canónicos			
Altitud	0.798	0.228	-0.203
Tipo de vegetación	0.078	0.251	0.145
Tipos de clima	0.276	-0.179	0.19
Tipos de suelo	-0.148	0.583	0.286
Humedad del suelo	0.028	-0.532	0.615
Temperatura mínima absoluta °C	0.916	0.041	-0.113
Temperatura mínima promedio °C	0.813	0.169	-0.203
Temperatura media anual °C	-0.659	-0.055	0.105
Precipitación total anual	-0.463	-0.763	0.178
Correlación entre las variables morfológicas (dependientes) y sus valores canónicos			
Tipo de ramificación	0.081	0.571	-0.26
Densidad de follaje	-0.786	0.218	-0.073
Tipo de hoja	0.653	-0.119	-0.185
Color exterior del fruto inmaduro	0.149	-0.528	0.375
Forma predominante del fruto	-0.048	-0.193	-0.3
Tamaño del fruto	0.325	0.069	0.325
Homogeneidad del tamaño del fruto	-0.302	-0.094	-0.276
Forma del hombro del fruto	0.409	0.087	0.303
Forma del corte transversal del fruto	0.505	0.158	0.508
Forma de la cicatriz del pistilo	-0.103	0.111	0.394
Forma distal o terminal del fruto	-0.497	-0.157	-0.438
Color del epicarpio del fruto maduro	-0.401	0.038	0.2
Tamaño de la semilla	0.488	0.044	0.284
Forma de la semilla	-0.119	0.084	-0.219

Las relaciones anteriores se confirmaron mediante el análisis de correlación canónica. Las tres principales funciones canónicas presentaron una correlación significativa ($p < 0.05$). Por consiguiente, se detectó una correlación significativa entre la variación de grupos ecológicos y grupos morfológicos. Esto indica que existió una relación indirecta de la altitud, vegetación, tipo de suelo y temperaturas con la variación en tipo de ramificación, densidad de follaje, tipo de hoja, color externo del fruto, forma de hombros y corte transversal del fruto (Figura 1). Es decir, existen micronichos en los que el tomate se ha adaptado para expresar su potencial genético y esas regiones son candidatas para la conservación *in situ* del germoplasma.

La relación grafica existente entre las características morfológicas evaluadas y las variaciones ecológicas de los sitios de origen de las colectas de tomate en Oaxaca, se observa en los mapas temático integrados con la ecogeografía y morfológica de las Figuras 2, 3 y 4.

Aun cuando la información ambiental disponible para los sitios de colecta sea limitada y el número de colectas caracterizadas sea escaso (102), se determinaron ciertos patrones de variación conjunta entre los grupos ecológicos y los grupos morfológicos. Por ejemplo, el grupo morfológico cuatro incluye tomates arriñonados en tonos naranjas y rojos que pueden alcanzar más de 10 cm de diámetro y pesar hasta 350 g; se distribuyen en la Costa y el municipio de referencia es Santos Reyes Nopala y sus agencias municipales como Santiago Cuixtla, Cerro del Aire y Santa María Magdalena Tiltepec. Tales lugares se encuentran incluidos en el tercer grupo ecológico, caracterizado por un intervalo altitudinal entre 20 y 1515 msnm, temperatura media anual entre 24 y 26 °C, precipitación media anual entre 1000 y 1200 mm, clima cálido subhúmedo, suelos tipo regosol, periodo de permanencia de humedad de cinco meses y la vegetación característica son los pastizales; es decir, condiciones de clima idóneas para obtener las mayores expresiones fenotípicas del tomate (Rodríguez *et al.*, 1984).

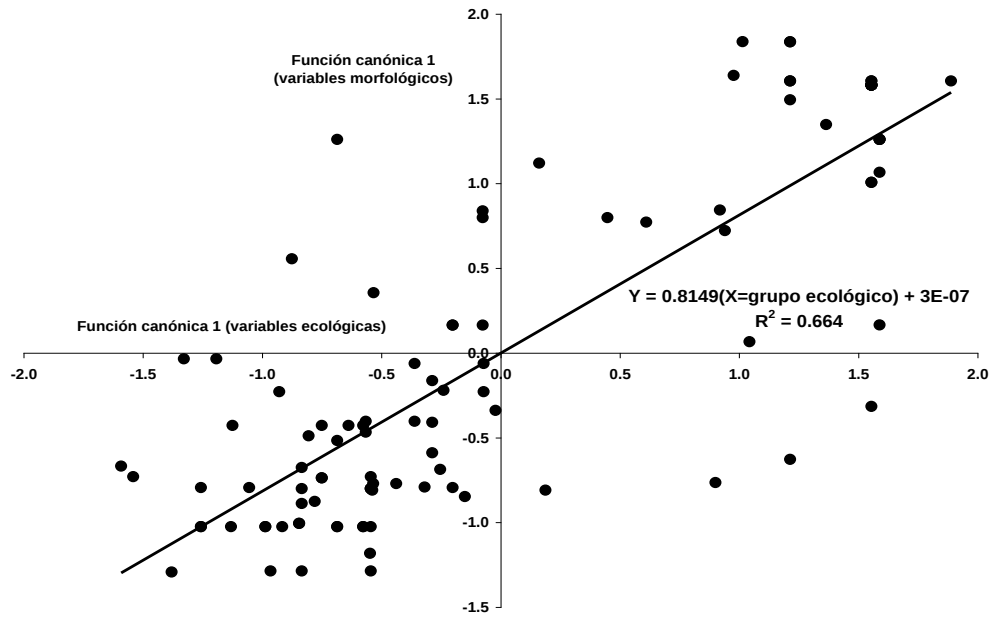


Figura 1. Dispersión de la distribución de colectas en función del primer par de variables canónicas que relaciona la distribución de la variabilidad morfológica y diversidad ecológica.

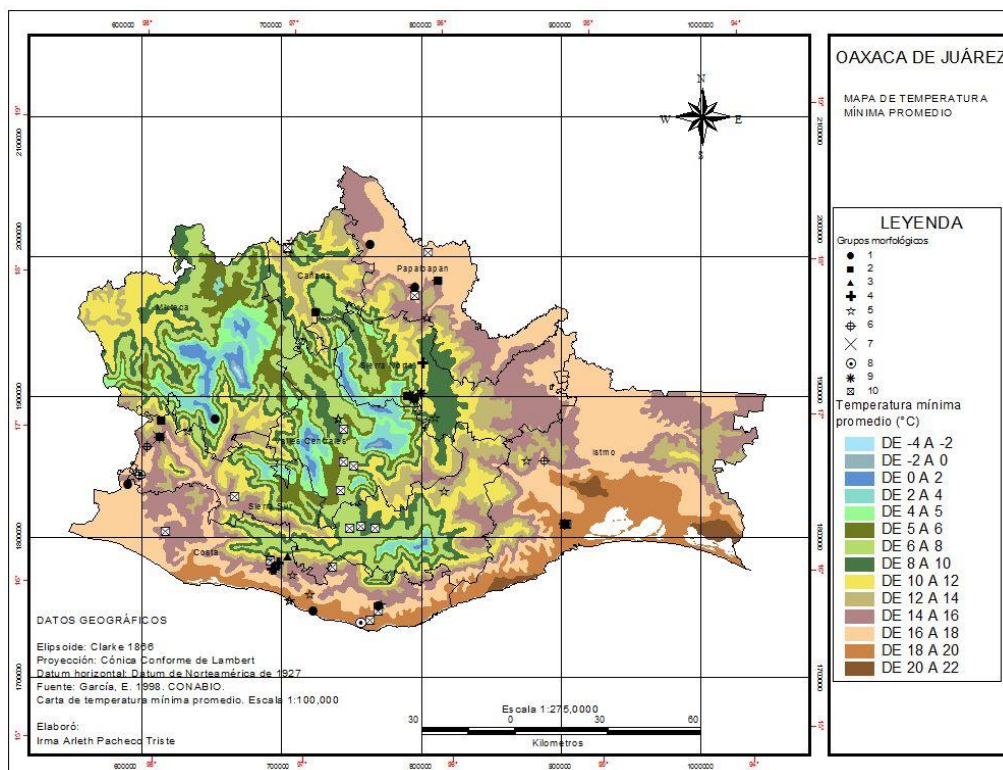


Figura 2. Distribución de los patrones fenotípicos de *Solanum lycopersicum*, en función de la temperatura mínima promedio.

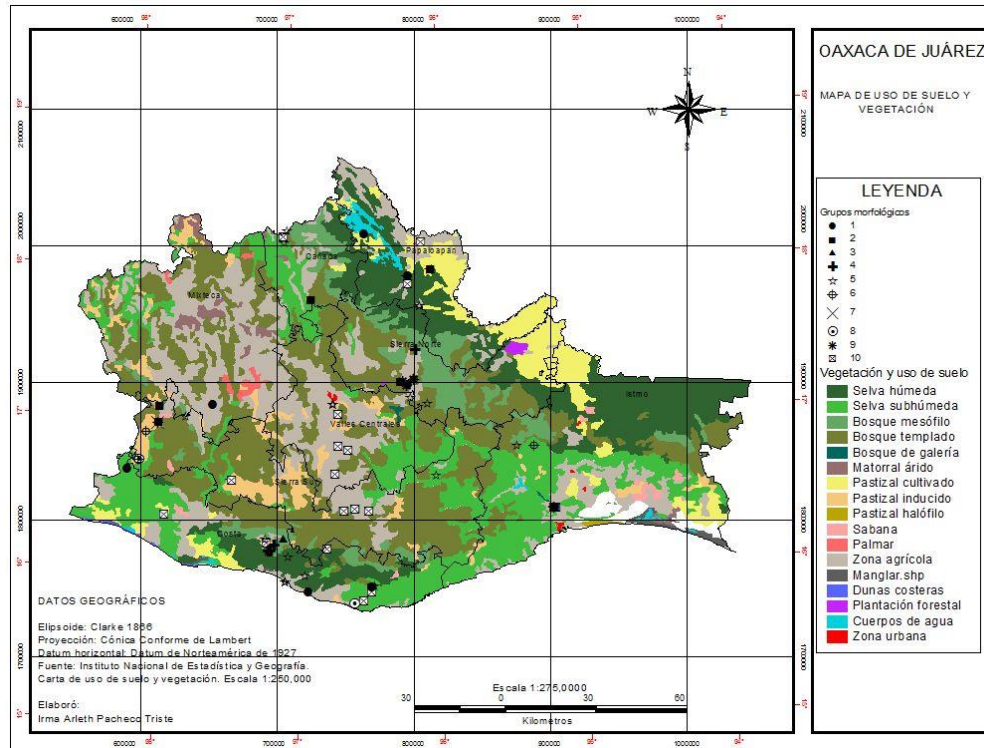


Figura 3. Distribución de los patrones fenotípicos de *Solanum lycopersicum*, en función de los tipos de vegetación.

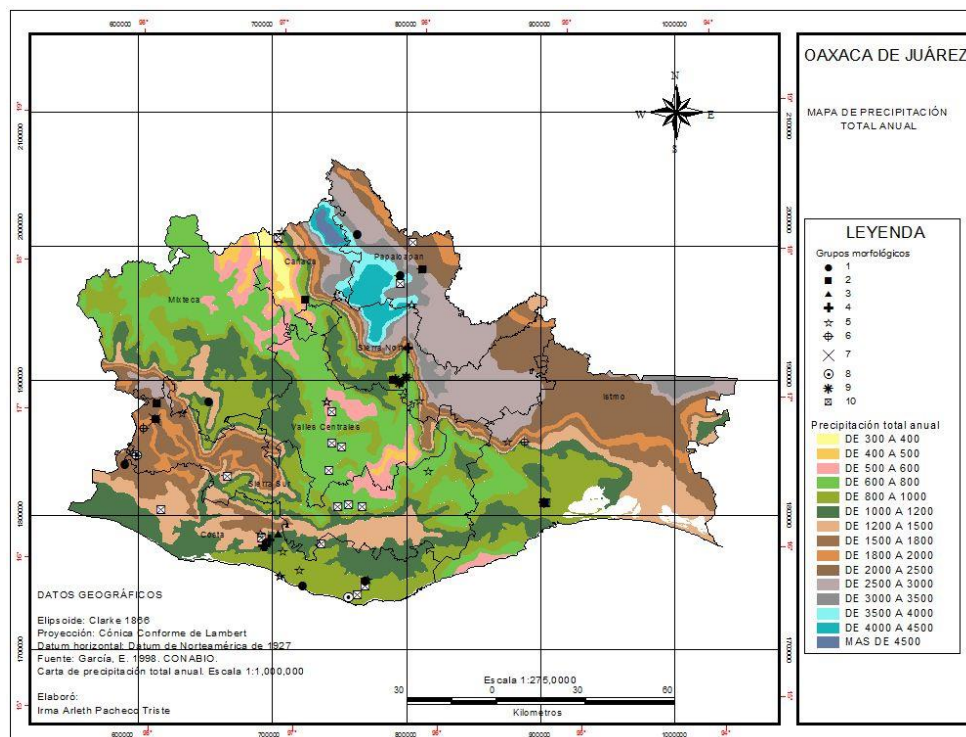


Figura 4. Distribución de los patrones fenotípicos de *Solanum lycopersicum*, en función de la precipitación total anual.

Otro patrón de distribución de la variación morfológica se identificó con el grupo morfológico X (tomates arriñonados en tonos rosados), colectados en la región Valles Centrales. Los lugares representativos de origen de esta forma de fruto fueron Praxedis de Guerrero, San Pedro Mártir; Ejutla de Crespo, San Bartolo Coyotepec. Es decir, es un grupo morfológico de forma riñón, con mayor abundancia hacia el distrito de Miahuatlán de Porfirio Díaz.

Por otro lado, se determinó que los tomates tipo *cherry* (variedad botánica *cerasiforme*) tienden a presentar adaptaciones a ambientes variados, característica que coincide con lo que documentó Álvarez-Hernández *et al.* (2009) en el estado de Michoacán. En el presente estudio fue posible identificar cierto patrón de distribución de los tipos *cherry* de color rosado (L-021, L-047, L-048), representantes del noveno grupo morfológico, y fue característicos de la Sierra Norte (Villa Hidalgo Yalalag, San Francisco Cajonos y San Pablo Yaganiza). No obstante, también se distribuye este tipo de fruto en la Costa, Sierra Sur, Papaloapan e Istmo. Es decir, esta la variante morfológica más cosmopolita, aunque localizado en micronichos particulares.

CONCLUSIONES

Existe amplia variabilidad morfológica en el tomate silvestre y cultivado de Oaxaca y también patrones eco-geográficos de los sitios de colecta. Estos últimos determinados por altitud, tipo de vegetación, tipo de suelo, temperatura (mínima absoluta, mínima promedio y media anual) y la precipitación anual de las zonas de colecta.

La variación morfológica descrita dentro de *Solanum esculentum* L. de Oaxaca se clasificó en 10 en grupos morfológicos y la variación ecológica se clasificó en seis grupos, en ambos casos se presentaron diferencias significativas entre los grupos formados. Además, se determinó una correlación canónica significativa entre ambos grupos de variación en las primeras tres funciones canónicas. Por lo tanto, se acepta la hipótesis de que la variación ecológica del estado de Oaxaca influye en la variación morfológica del tomate, representando un laboratorio viviente del proceso evolutivo, ya que es posible encontrar variantes con caracteres ancestrales silvestres y variedades autóctonas con cierto grado de domesticación o selección.

LITERATURA CITADA

- Álvarez-Hernández, J. C., H. Cortez-Madrigal. e I. García-Ruiz. 2009. Exploración y caracterización de poblaciones silvestres de jitomate (Solanaceae) en tres regiones de Michoacán, México. *Polibotánica* 28: 139-159.
- Arellanes, M., A., V. de la Cruz P., M. A. Romero F., C. Sánchez S., F. J. Ruiz C., V. R. Martínez V. y E. López J. 2006. Historia y Geografía de Oaxaca. Carteles Editores, Oaxaca, México. 207 p.
- Carrillo-Rodríguez, J.C., J.L. Chávez-Servia. 2010. Caracterización agromorfológica de muestras de tomate de Oaxaca. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33 (Esp. 4): 1-6.
- Environmental Systems Research Institute Inc. (ESRI). 1992. Arc-View GIS version 3.2 for windows. Environmental Systems Research Institute Inc. Redlands, CA, USA.
- Falconer, D.S and T.F.C. Mackay. 1996. Introduction to quantitative genetics. Longman Group Ltd. Harlow, Essex, U.K. 464 pp.
- García, E. 1998. Precipitación total anual. Escala 1: 1,000,000. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.
- García, E. 1998. Temperatura máxima absoluta. Escala 1:1,000,000. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.
- García, E. 1998. Temperatura máxima promedio. Escala 1:1,000,000. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.
- García, E. 1998. Temperatura mínima absoluta. Escala 1:1,000,000. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.
- García, E. 1998. Temperatura mínima promedio. Escala 1:1,000,000. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2000. Conjunto de datos vectoriales de la serie topográfica y de recursos naturales escala 1:1,000,000. Evapotranspiración [Consultado: 30 de agosto de 2008] http://mapserver.inegi.org.mx/data/inf_e1m/
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2000. Conjunto de datos vectoriales de la serie topográfica y de recursos naturales escala 1:1,000,000. Humedad de suelo [Consultado: 30 de agosto de 2008] http://mapserver.inegi.org.mx/data/inf_e1m/
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2000. Conjunto de datos vectoriales de la serie topográfica y de recursos naturales escala 1:1,000,000. Temperatura media anual. [Consultado: 30 de agosto de 2008]

- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2004. Carta de uso de suelo y vegetación escala 1:250,000.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2004. Carta de climas escala 1:250,000.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2004. Carta de suelos escala 1:250,000.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2005. Censo de Población y Vivienda 2005. Resultados por localidad. <http://www.inegi.org.mx/sistemas/iter2005/consultafiltro.aspx?c=10395&s=est>
- International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI). 1996. Descriptores para el tomate (*Lycopersicon spp.*). International Plant Genetic Resources Institute. 50 pp.
- Jenkins, J.A. 1948. The origin of the cultivated tomato. *Economic Botany* 2(4): 379-392.
- José, J.E. y A. Pinacho H. 2010. Evaluación de híbridos no convencionales de jitomate (*Solanum lycopersicon L.*) de tres formas de fruto, en invernadero. Memoria de residencia profesional. Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca. Nazareno, Xoxocotlán, Oaxaca, México. 54 p.
- Juárez-López, P., R. Castro B., T. Colinas L., P. Ramírez V., M. Sandoval V., D.W. Reeds., L. Cisneros Z. y S. King. 2009. Evaluación de calidad en frutos de siete genotipos nativos de jitomate (*Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme*). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 15(2): 5-9.
- Lépiz, I., R. y E. Rodríguez G. 2006. Los recursos fitogenéticos de México. In: J.C. Molina M y L. Córdova T. (eds.), Recursos Fitogenéticos de México para la Alimentación y la Agricultura: Informe Nacional 2006. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación y Sociedad Mexicana de Fitogenética, a.C. Chapingo, México. pp: 1-17.
- Mercer, K., A. Martínez-Vásquez, and H.R. Perales. 2008. Asymmetrical local adaptation of maize landraces along an altitudinal gradient. *Evolutionary Applications* 1:489-500.
- Mercer, K.L. and H.R. Perales. 2010. Evolutionary response of landraces to climate change in centers of crop diversity. *Evolutionary Applications* 3:480-493.
- Peralta, I. E. and D. M. Spooner. 2007. History, origin and early cultivation of tomato (Solanaceae). In: Razdan, M.K. and A. K. Matoo. (eds). 2007. Genetic improvement of Solanaceous Crops. Vol. 2. Tomato. Science Publisher Inc. Enfield. EEUU. pp: 1-24.
- Rick, C.M. and J.F. Forbes. 1975. Allozyme variation in the cultivated tomato and closely related species. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 102(6):376-384.
- Rodríguez, R., J. Medina, J.A. Tabares R. 1984. Cultivo moderno del tomate. Mundi Prensa Libros S.A. Zaragoza, España. 255 p.
- Ruiz, J.A., N. Duran, J.J. Sánchez, J. Ron, D.R. González, J.B. Holland and G. Medina. 2008. Climatic adaptation and ecological descriptors of 42 Mexican maize races. *Crop Science* 48:1502-1512.
- Sánchez-Peña, P., K. Oyama, J. Núñez-Farfán, J. Fornoni, S. Hernández-Verdugo, J. MárquezGuzmán and J.A. Garzón-Tiznado. 2006. Sources of resistance of whitefly (*Bemisia spp.*) in wild populations of *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* (Dunal) Spooner G. J., Anderson R. K. Jansen in Northwestern Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53:71-719.
- Sistemas de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). 2012. Estadísticas de producción agrícola 2012. Sistemas de Información Agroalimentaria y Pesquera, Secretaría de Agricultura, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, Mexico, D.F. http://www.siap.gob.mx/index.php?option=om_wrapper&view=wrapper&Itemid=350.
- Statistical Analysis System (SAS). 2000. Statistics Analysis System. Software Release 8.1. SAS Institute Inc. Cary, NC, USA.
- Sultan, S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Sciences* 5:537-542.
- Vargas, O., J.A. y M.A. Martínez D. 2004. Un modelo econométrico del mercado del jitomate (*Lycopersicon esculentum* Mill) en México, 1970-1994. *Comunicaciones en socioeconomía, Estadística e Informática* 8(2):115-133.
- Vásquez-Ortiz, R., J.C. Carrillo-Rodríguez y P. Ramírez-Vallejo. 2010. Evaluación morfo-agronómica de una muestra del jitomate nativo del Centro y Sureste de México. *Naturaleza y Desarrollo* 8(2): 49-64.