

NICOLE TREVISANI

**CITOGENÉTICA, ENDOGAMIA E HETEROSE EM FISÁLIS (*Physalis peruviana* L.)
CULTIVADO**

Tese apresentada ao Curso de Pós Graduação em Produção Vegetal da Universidade do Estado de Santa Catarina, como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Produção Vegetal.

Orientador: Dr. Altamir Frederico Guidolin

**LAGES, SC
2018**

TREVISANI, NICOLE
CITOGENÉTICA, ENDOGAMIA E HETEROSE EM FISÁLIS
(*Physalis peruviana* L.) CULTIVADO / NICOLE
TREVISANI. - Lages , 2018.
93 p.

Orientador: Altamir Frederico Guidolin
Tese (Doutorado) - Universidade do Estado de Santa
Catarina, Centro de Ciências Agroveterinárias,
Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, Lages,
2018.

1. *Physalis peruviana* L.. 2. Vigor híbrido. 3.
Ploidia. 4. Controle de polinização. I. Guidolin, Altamir
Frederico . II. Universidade do Estado de Santa Catarina.
Programa de Pós-Graduação. III. Título.

NICOLE TREVISANI

**CITOGENÉTICA, ENDOGAMIA E HETEROSE EM FISÁLIS (*Physalis peruviana* L.)
CULTIVADO**

Tese apresentada ao Curso de Pós Graduação em Produção Vegetal, na Universidade do Estado de Santa Catarina, como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Produção Vegetal.

Banca examinadora:

Orientador: _____
Dr. Altamir Frederico Guidolin.
Universidade do Estado de Santa Catarina.

Membro interno: _____
Dr. Adelar Mantovani.
Universidade do Estado de Santa Catarina.

Membro externo: _____
Dra. Ana Carolina da Costa Lara Fioreze.
Universidade Federal de Santa Catarina.

Membro externo: _____
Dr. Marcelo Couto.
EPAGRI - Estação Experimental de Caçador-SC.

Membro externo: _____
Dr. Marcus Vinícius Kvitschal.
EPAGRI - Estação Experimental de Caçador-SC.

Lages - SC, 02 de março de 2018

RESUMO

TREVISANI, NICOLE. **Citogenética, endogamia e heterose em fisális (*Physalis peruviana* L.) cultivado**. 2018, 93 p. Tese de doutorado em Produção Vegetal da Universidade do Estado de Santa Catarina – Centro de Ciências Agroveterinárias, Lages, 2018.

A fisális é uma espécie frutífera que se caracteriza pelas excelentes qualidades sensoriais, nutritivas e medicinais do fruto. O aperfeiçoamento e o avanço em estratégias de melhoramento da cultura se fazem necessários, visando o incremento na produção e na qualidade de frutos. Para tanto, os objetivos do trabalho foram: *i*) determinar o nível de ploidia e o conteúdo de DNA nuclear em populações de fisális cultivadas; *ii*) quantificar as consequências ocasionadas pela endogamia ao longo de gerações de autofecundação e; *iii*) estimar a magnitude de heterose após a hibridação entre linhagens endogâmicas, vislumbrando a seleção de combinações promissoras para caracteres de fruto. Diante disso, foram selecionadas quatro populações que representam a variabilidade genética de fisális atualmente em cultivo. A origem foi: Lages, Caçador, Colômbia e Peru. Em uma primeira abordagem, o trabalho foi destinado ao estudo citogenético, onde se determinou que o número de cromossomos das quatro populações é $2n = 4x = 48$, classificando-as como poliploides com conformação tetraploide. A quantidade de DNA variou entre 12,87 e 13,98 picogramas. Em um segundo momento as populações foram avaliadas quanto aos efeitos da endogamia após três gerações de autofecundação e a heterose em caracteres relacionados ao rendimento de frutos durante o ciclo produtivo (três avaliações ao longo do tempo) e caracteres relacionados à qualidade de frutos. A interação população, local e época de avaliação foi significativa, o que demonstra a plasticidade da espécie frente às condições ambientais de cultivo. Os resultados demonstram que, de um modo geral, as semelhanças entre as médias e os parâmetros das regressões ajustadas conforme o local revelam ausência de depressão por endogamia. Para heterose, na maioria dos casos, o desempenho do híbrido ficou na média das populações genitoras. Em caracteres da qualidade do fruto, compararam-se as gerações endogâmicas por meio de contrastes univariados. As comparações entre gerações S_0 vs. S_1 foram as que manifestaram maiores diferenças. Por exemplo, houve redução na massa média do fruto (0,380 g) para população Lages e redução de 974 kg.ha^{-1} , de 258 frutos e 28 cm na altura da planta para a população Peru. Porém, em algumas situações houve incremento nas médias fenotípicas para as gerações endogâmicas, o que não revelou efeitos indesejáveis da autofecundação. Houve heterose para massa e diâmetro equatorial do fruto em combinações envolvendo a população Peru, com acréscimos significativos, porém de baixa magnitude, não viabilizando a produção de híbridos comerciais. Diante dos resultados, ficou evidente que as populações de fisális não manifestaram depressão por endogamia ao longo das gerações, os benefícios da heterose não viabilizam a seleção de combinações híbridas promissoras e as populações cultivadas apresentam uniformidade cromossômica. Portanto, os dados reforçam a ideia de que: *i*) populações cultivadas mundialmente apresentam origem comum (região Andina), com restrita base genética e, portanto formação de um *pool* gênico de fisális atualmente cultivado; *ii*) a espécie apresenta baixa carga genética; *iii*) a espécie apresenta elevada taxa de autofecundação natural.

Palavras chave: Melhoramento de plantas. Vigor híbrido. Nível de ploidia. Controle de polinização.

ABSTRACT

TREVISANI, NICOLE. **Cytogenetics, inbreeding and heterosis in cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) cultivated**. 2018, 93 p. Doctoral Thesis on Plant Production of Vegetal Universidade do Estado de Santa Catarina – Centro de Ciências Agroveterinárias, Lages, 2018.

The cape gooseberry is a fruitful species that is characterized by the excellent sensorial, nutritional and medicinal qualities of the fruit. Improvement and advancement in crop improvement strategies are necessary, aiming to increase fruit production and quality. To do so, the objectives of the work were: *i*) to determine the level of ploidy and nuclear DNA content in cape gooseberry populations; *ii*) quantify the consequences of inbreeding over generations of self-fertilization; *iii*) to estimate the magnitude of heterosis after inbreeding among inbred lines, with a view to selecting promising combinations for fruit characters. Therefore, four populations were selected that represent the genetic variability of cape gooseberry currently in cultivation. The origin was: Lages, Caçador, Colombia and Peru. In a first approach, the work was destined to the cytogenetic study, where it was determined that the number of chromosomes of the four populations is $2n = 4x = 48$, classifying them as polyploids with tetraploid conformation. The amount of DNA ranged from 12.87 to 13.98 picograms. In a second moment the populations were evaluated as to the effects of inbreeding after three generations of self-fertilization and the heterosis in characters related to fruit yield during the productive cycle (evaluated in three epochs over time) and characters related to fruit quality. The interaction between population, place and time of evaluation was significant, which demonstrates the plasticity of the species in relation to environmental conditions of cultivation. The results demonstrate that, in general, the similarities between the means and the parameters of the regressions adjusted according to the location reveal absence of depression by inbreeding. For heterosis, in most cases, the performance of the hybrid was in the average of the genitor populations. In characters of fruit quality, the inbred generations were compared by means of univariate contrasts. The comparisons between generations S_0 vs. S_1 were the ones that showed the greatest differences. For example, there was a reduction in the average fruit mass (0.380 g) for Lages population and a reduction of 974 kg.ha⁻¹, 258 fruits and 28 cm at plant height for the Peru population. However, in some situations there was an increase in the phenotypic means for the inbred generations, which did not reveal undesirable effects of self-fertilization. There was heterosis for mass and equatorial diameter of the fruit in combinations involving the Peru population, with significant increases, but of low magnitude, not making possible the production of commercial hybrids. In view of the results, it was evident that populations of cape gooseberry did not manifest depression due to endogamy over the generations, the benefits of heterosis did not allow the selection of promising hybrid combinations and the cultivated populations presented chromosomal uniformity. Therefore, the data reinforce the idea that: *i*) populations cultivated worldwide have a common origin (Andean region), with a restricted genetic base and, therefore, the formation of a gene pool of cape gooseberry currently cultivated; *ii*) the species presents low genetic load; *iii*) the species shows a high rate of natural self-fertilization.

Keywords: Plant breeding. Vigor hybrid in plants. Ploidy level. Pollination control.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1- Flor de fisális aberta, evidenciando as estruturas reprodutivas masculinas (estames) e femininas (estigma). 32
- Figura 2 - Metáfase mitótica ($2n=4x=48$) a) com cromossomos de um indivíduo de uma população de fisális avaliada, b) histograma representativo do conteúdo 2C de DNA da população utilizando *Pisum sativum* como padrão interno. Barra=10 μ m. A população utilizada para a presente representação é a de Caçador. UDESC-IMEGEM, Lages e Xanxerê - SC, safra agrícola de 2015/2016 43
- Figura 3- Esquema de obtenção das 28 populações de fisális avaliadas, envolvendo populações originais sem controle de polinização (origem: Colômbia, Lages, Caçador e Peru), gerações de autofecundação (S) e híbridos F₁ resultantes do cruzamento direto e recíproco entre as linhagens endogâmicas em geração S₃. 53
- Figura 4 - Informações meteorológicas para os municípios de Lages e Xanxerê no mês de dezembro no ano de 2015 e nos meses de janeiro, fevereiro, março, abril e maio no ano de 2016. No eixo x estão representados os meses de avaliação e no eixo y a precipitação total e a temperatura compensada média..... 55

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Conteúdo 2C de DNA nuclear em picogramas (pg) de quatro populações de fisális (origem: Lages, Caçador, Peru, Colômbia), considerando três amostras (A_1 , A_2 , A_3) retiradas de uma mesma planta/indivíduo de cada população. UDESC-IMEGEM, Lages e Xanxerê - SC, safra agrícola de 2015/2016.	46
Tabela 2 - Análise de variância univariada a 5% de probabilidade de erro para as variáveis número de flores (NFl), número de frutos colhidos (NFc) e massa total de frutos colhidos (MTFc) em três épocas de avaliação para o fator bloco e para a interação tripla entre os fatores época, local e população [Epc(loc*pop)]. UDESC-IMEGEM, Lages SC, safra 2015/2016.....	60
Tabela 3 - Parâmetros das equações de regressão linear simples: intercepto (a), coeficiente de regressão (b) e coeficiente de determinação (R^2) para a variável número de flores (NFl) em 28 populações de fisális avaliadas nos locais Lages e Xanxerê – SC. UDESC-IMEGEM, Lages SC, safra 2015/2016.	61
Tabela 4 - Parâmetros das equações de regressão linear: intercepto (a), coeficiente de regressão (b) e coeficiente de determinação (R^2) para a variável número de frutos colhidos (NFc) em 28 populações de fisális avaliadas nos locais Lages e Xanxerê - SC. UDESC-IMEGEM, Lages SC, safra 2015/2016	63
Tabela 5 - Parâmetros das equações de regressão linear: intercepto (a), coeficiente de regressão (b) e coeficiente de determinação (R^2) para a variável massa total de frutos colhidos (MTFc) para 28 populações de fisális avaliadas nos locais Lages e Xanxerê - SC. UDESC-IMEGEM, Lages SC, safra 2015/2016	64
Tabela 6 - Análise de variância para os caracteres número de frutos (NF), rendimento de frutos (RD), massa média de frutos (MMF), sólidos solúveis totais em °Brix (SST), diâmetro polar do fruto (DP), diâmetro equatorial do fruto (DE), índice de cor (IC), altura da planta (AP), acidez do fruto em % de ácido cítrico (AC), pH do fruto (pH), considerando 28 populações de fisális. UDESC-IMEGEM, Lages e Xanxerê - SC, safra agrícola de 2015/2016.....	66
Tabela 7 - Estimativa de contrastes univariados para efeitos da endogamia para os caracteres rendimento de frutos (RD), massa média de frutos (MMF), sólidos solúveis totais (SST), acidez do suco em % de ácido cítrico (Ac), diâmetro polar (DP), diâmetro equatorial (DE), índice de cor (IC), altura da planta (AP) em quatro populações de fisális em quatro populações de fisális submetidas a três gerações de autofecundação (S_0 , S_1 , S_2 , S_3). UDESC-IMEGEM, Lages e Xanxerê - SC, safra agrícola de 2015/2016.....	67
Tabela 8 - Estimativa de contrastes univariados para efeito da heterose para os caracteres rendimento de frutos (RD), massa média de frutos (MMF), sólidos solúveis totais (SST), acidez do suco em % de ácido cítrico (Ac), diâmetro polar (DP), diâmetro equatorial (DE), índice de cor (IC), altura da planta (AP) em quatro populações de fisális submetidas a hibridação para obtenção dos híbridos diretos e recíprocos. UDESC-IMEGEM, Lages e Xanxerê - SC, safra agrícola de 2015/2016	

.....	69
Tabela 9 - Variação dos valores médios conforme o local de avaliação (Lages e Xanxerê) para os caracteres sólidos solúveis totais (SST), diâmetro equatorial do fruto (DE) e índice de cor (IC), considerando 28 populações de fisális. UDESC-IMEGEM, Lages e Xanxerê - SC, safra agrícola de 2015/2016..	70

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	15
2	HIPÓTESE.....	20
3	OBJETIVOS	20
3.1	GERAL.....	20
3.2	ESPECÍFICOS	20
4	REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	21
4.1	ASPECTOS GERAIS DA CULTURA.....	21
4.1.1	IMPORTÂNCIA E CULTIVO	21
4.1.2	ASPECTOS BOTÂNICOS E FENOLÓGICOS	22
4.2	ESTADO DA ARTE E CIÊNCIA DO MELHORAMENTO DE FISÁLIS.....	24
4.2.1	MELHORAMENTO DE PLANTAS	24
4.2.2	MELHORAMENTO DE FISÁLIS NO MUNDO	25
4.2.2.1	<i>Caracterização do germoplasma: identificação da variabilidade genética e conservação</i>	<i>26</i>
4.2.2.2	<i>Utilização dos recursos genéticos: híbridos como forma de aumento do potencial produtivo</i>	<i>27</i>
4.2.2.3	<i>Efeitos da endogamia e modo de reprodução predominante em plantas.....</i>	<i>31</i>
4.3	MELHORAMENTO DE FISÁLIS NO BRASIL	35
5	CAPÍTULO 1: NÍVEL DE PLOIDIA E CONTEÚDO DE DNA DE POPULAÇÕES DE FISÁLIS CULTIVADAS NO SUL DO BRASIL	38
5.1	RESUMO.....	38
5.2	INTRODUÇÃO	38
5.3	MATERIAL E MÉTODOS	40
5.3.1	LOCAL DO EXPERIMENTO E ORIGEM DAS POPULAÇÕES	40
5.3.2	DETERMINAÇÃO DO NÚMERO DE CROMOSSOMOS.....	41
5.3.3	DETERMINAÇÃO DO CONTEÚDO DE DNA POR CITOMETRIA DE FLUXO.....	42
5.4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	42
5.5	CONCLUSÃO.....	47
6	CAPÍTULO 2: EFEITOS DA ENDOGAMIA E POTENCIAL HETERÓTICO DE LINHAGENS ORIUNDAS DE POPULAÇÕES CULTIVADAS DE FISÁLIS	49
6.1	RESUMO.....	49
6.2	INTRODUÇÃO	50
6.3	MATERIAL E MÉTODOS.....	52
6.3.1	OBTENÇÃO DAS POPULAÇÕES DE FISÁLIS	52
6.3.2	LOCAL DOS EXPERIMENTOS E DELINEAMENTO EXPERIMENTAL	54
6.3.3	CARACTERES AVALIADOS E ANÁLISE ESTATÍSTICA	54
6.3.3.1	<i>Quantificados ao longo do tempo (ciclo e pós-colheita).....</i>	<i>54</i>
6.3.3.2	<i>Altura de planta, produtividade e indicadores de qualidade de fruto.....</i>	<i>57</i>
6.4	RESULTADOS	59
6.4.1	CARACTERES QUANTIFICADOS AO LONGO DO TEMPO (CICLO E PÓS-COLHEITA).....	59
6.4.2	ALTURA DE PLANTA, PRODUTIVIDADE E INDICADORES DE QUALIDADE DE FRUTO	65
6.5	DISCUSSÃO	70
6.6	CONCLUSÃO.....	76
7	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	77

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	80
---	-----------

1 INTRODUÇÃO GERAL

A fisális (*Physalis peruviana* L.), espécie frutífera que pertence a família das solanáceas, é originária da região Andina com destaque a Colômbia, Peru e Equador (FISCHER et al., 2014). É comercializada no grupo dos pequenos frutos e caracteriza-se por possuir os frutos envoltos por uma cápsula de coloração amarelo palha na fase de maturação. Possui um alto valor agregado em virtude do belo aspecto visual exótico, qualidade sensorial, excelentes propriedades nutricionais e medicinais, especialmente o alto conteúdo de vitaminas A, C e do complexo B (FISCHER; MIRANDA, 2012). Ainda, se destaca por apresentar propriedades antioxidantes, ácidos graxos insaturados e fitoesteróis (PUENTE et al., 2011).

Na Colômbia é conhecida popularmente como ‘uchuva’, o país é o principal produtor, sendo que a espécie representa a segunda frutífera de maior relevância econômica em exportações no país (BELTRAN, 2009). Os processos de evolução e domesticação mediante ação da seleção natural e seleção realizada pelo homem, a adaptação da cultura aos diferentes ambientes de cultivo, a possibilidade em realizar fecundação cruzada, entre outros fatores, proporcionaram um valioso recurso genético a ser explorado nos países Andinos (mais especificamente na Colômbia). Para tanto, as estratégias utilizadas pelos programas de melhoramento destinam-se essencialmente ao desenvolvimento de genótipos com frutos de qualidade superior, como por exemplo, tamanho e sabor do fruto (LIGARRETO et al., 2005). Os estudos contemplam desde a caracterização e conservação dos recursos genéticos em bancos de germoplasma (LAGOS et al., 2001; LIGARRETO et al., 2005), a utilização de hibridação intra e interespecífica como forma de aumento na produção por planta e na qualidade de frutos produzidos e, em um momento mais atual, o emprego da biotecnologia (SIMBAQUEBA et al., 2011; CELY et al., 2015; LUIS, 2016).

No Brasil, tanto o cultivo como também as pesquisas com trabalhos experimentais tiveram início presumivelmente na década de 1999, na Estação Experimental de Santa Luzia localizada em São Paulo. Tais estudos acarretaram em promissores resultados em aspectos relacionados ao manejo da cultura, mais especificamente na definição de doses de adubação e na condução de plantas. A partir desse momento, houve a disponibilização de mudas e sementes aos produtores rurais de diferentes regiões (LIMA et al., 2009) e divulgação dos resultados obtidos. Em um momento posterior, o cultivo de fisális expandiu para a região Sul do Brasil,

principalmente em cidades do Rio Grande do Sul como Vacaria e em Santa Catarina, nas cidades de Fraiburgo, Caçador e Lages. O cultivo caracteriza-se essencialmente pela agricultura familiar (FISCHER et al., 2014).

Dados atuais referentes a produção de frutos de fisális no Estado de Santa Catarina revelam que a produção é insignificante frente à demanda pelo mercado consumidor (CEPA, 2018). Além da baixa produção, não existem normas para padronização quanto qualidade de frutos comercializados no mercado interno. O país é dependente de frutos de importação, que são comercializados a preços elevados em mercados varejistas regionais (variação de R\$ 50,00 a 80,00 kg). Aliado a isto, os produtores rurais iniciam o cultivo com a obtenção de sementes oriundas de outros produtores rurais ou até mesmo obtidas de forma comercial. Nesse sentido, os genótipos cultivados no Brasil são de origem desconhecida, de maneira que pouco se conhece a respeito do potencial genético dos genótipos e, conseqüentemente, não existem variedades de fisális registradas e/ou certificadas no país (MAPA, 2017).

Uma maneira eficiente de aumentar a produção por planta e melhorar a qualidade dos cultivos (grãos, frutos, fibras) é por meio do melhoramento genético. O grande objetivo do melhoramento de plantas é a seleção de genótipos mais produtivos e que sejam adaptados às condições de cultivo de uma dada região. Para tanto, o melhorista utiliza a variabilidade genética existente nas espécies com a seleção de constituições genéticas e obtenção direta de novas cultivares ou na utilização de genótipos em processos de hibridação (ALLARD, 1971). No Brasil, os trabalhos com melhoramento genético da fisális são incipientes. O estado da arte e ciência ainda concentra-se em questões básicas, mas fundamentais para o sucesso do programa de melhoramento de fisális, dentre as quais se destacam o conhecimento da variabilidade genética disponível e do modo de reprodução. Trabalhos vêm revelando restrita variabilidade entre e dentro de populações em caracteres de tamanho de fruto e ciclo fenológico (TREVISANI et al., 2016a). Quanto ao modo de reprodução predominante em *P. peruviana*, existem controvérsias na literatura científica se ocorre por autogamia ou alogamia.

Para o gênero *Physalis*, Daunay et al. (2004) salientam que embora as espécies cultivadas do gênero sejam principalmente auto compatíveis (exceto *P. ixocarpa*) e com predominância de autogamia, as abelhas e outros insetos polinizadores comumente visitam as flores, permitindo certa taxa de polinização cruzada. De acordo com publicações da CRFG (2003) (*California Rare Fruit Growers*) a autofecundação ocorre em *P. peruviana*, essencialmente em condições

desfavoráveis a polinização cruzada como em dias nublados e na ausência de insetos polinizadores. Contudo, um expressivo volume de trabalhos científicos revelam a predominância de alogamia em fisális (SINHÁ et al., 1976; NATIONAL RESEARCH COUNCIL, 1989; SANTANA; ANGARITA, 1999; FISCHER, 2000). Lagos et al. (2008) demonstraram que a estrutura da flor restringe a autofecundação e concluíram que a taxa de polinização cruzada foi de 54% em condições de ambiente protegido, classificando-a como uma espécie de reprodução mista. De acordo com Chautá-Mellizo et al. (2012), na presença de polinização livre na presença de abelhas houve incremento no tamanho do fruto, no número de sementes e na capacidade germinativa das sementes.

Com base nisso, o melhorista deve possuir argumentos suficientes que comprovem qual o modo de reprodução predominante na espécie que está trabalhando ou, então, elaborar estratégias na condução do experimento para elucidar tais questionamentos. A depressão por endogamia é um forte indicativo da presença de alogamia como modo de reprodução predominante em uma espécie. De um modo geral, espécies autógamas não manifestam depressão por endogamia, pois alelos recessivos e alelos deletérios já foram eliminados da população de plantas por meio da seleção natural e realizada pelo homem. Salienta-se ainda que ao longo do processo evolutivo muitas espécies alógamas desenvolveram a capacidade de realizar autofecundação, proporcionando assim a manutenção de alelos que expressam características desejáveis (LANDE; SCHEMSKE, 1985). Ainda, é possível estabelecer uma relação entre autofecundação e poliploidização em uma ampla gama de espécies de plantas angiospermas (COMAI, 2005), mais especificamente a ocorrência de autopoliploidia e, como consequência, ausência dos efeitos prejudiciais da endogamia (com exceção da alfafa).

É conhecido que populações alógamas com distintos níveis de heterozigose e presença de alelos recessivos e alelos deletérios manifestam comportamento distinto quando submetidas a autofecundação (BUENO et al., 2006). O coeficiente de endogamia ($F = (1/2)^n$, em que n é o número de ancestrais comuns entre os genitores) é a probabilidade de dois alelos em um loco, tomados ao acaso, serem idênticos por ascendência (MALECÓT, 1967). Portanto a endogamia, seja pelo cruzamento entre indivíduos aparentados ou pela autofecundação tem como consequência o aumento na homozigose (CHARLESWORTH; CHARLESWORTH, 1999). Pouco se conhece a respeito da estrutura genética das populações de fisális cultivadas no Sul do Brasil, ou seja, dos níveis de homozigose e/ou heterozigose e, que possivelmente manifestarão

diferenças quando submetidas à autofecundação. A existência de populações com variações possibilitará a formação de linhagens endogâmicas, as quais se tornam cada vez mais uniformes para caracteres de interesse, que serão fixados com a endogamia.

A hibridação entre linhagens homozigotas que apresentam diferenças genéticas tem como propósito explorar o fenômeno da heterose. A heterose reflete a superioridade da geração F_1 em relação à média dos genitores e a sua ocorrência tem como principal fundamento a existência de interações alélicas não aditivas – dominância e sobredominância (CHARLESWORTH; WILLIS, 2009). Outras suposições a respeito da manifestação da heterose se relacionam às interações gênicas (epistasias) como também em decorrência de estímulos bioquímico-fisiológicos favoráveis. O fenômeno tem sido observado na maioria das espécies e manifesta-se em caracteres agronomicamente importantes como, maior produção (de frutos, de grãos, etc.), altura da planta, tamanho do fruto, desenvolvimento da planta e coloração verde das folhas, entre outros (ALLARD, 1971).

Uma ferramenta de primordial importância aliada aos estudos seja na compreensão dos efeitos ocasionados pela endogamia como também na definição de estratégias de hibridações inter e intraespecífica é o conhecimento do número de cromossomos em populações. Existem variações quanto ao número de cromossomos em genótipos de *P. peruviana* cultivados e também em genótipos silvestres. Por exemplo, em estudos realizados em países Andinos, Rodriguez e Bueno (2006) classificaram genótipos silvestres como diploides ($2n = 2x = 24$), o genótipo Colômbia com complemento $2n = 32$ e o genótipo Kenia como tetraploide ($2n = 4x = 48$). Mais recentemente, Liberato et al. (2014) concluíram que genótipos cultivados na Colômbia são tetraploides e Araújo et al. (2015) ao avaliarem uma população de fisális cultivada em Feira de Santana na Bahia no Brasil obtiveram metáfases com 44, 46, 48 e 50 cromossomos, classificando a espécie como tetraploide.

Com base no exposto, a depressão por endogamia e a heterose podem ser considerados os fenômenos mais importantes e intrigantes evidenciados no melhoramento de muitas espécies que apresentam fecundação cruzada. A quantificação das consequências ocasionadas pela endogamia possibilitará a realização de inferências quanto ao modo de reprodução predominante em fisális, de suma importância e a base genética para o melhoramento de espécie. Assim como, proceder com a seleção de linhagens genitoras cujas combinações genéticas permitam a obtenção de híbridos de alta heterose a fim de incrementar o cultivo de fisális na região Sul do Brasil. Embora

a utilização de híbridos em *Physalis peruviana* possa melhorar o rendimento de frutos e outras características de importância econômica, existem poucas informações a respeito do desempenho de híbridos em fisális.

2 HIPÓTESE

Populações de fisális atualmente em cultivo e com origem distinta manifestam depressão por endogamia em caracteres relacionados ao rendimento e a qualidade de frutos quando submetidas a autofecundação. Por meio da hibridação entre indivíduos endogâmicos é possível explorar os benefícios da heterose, proporcionando assim a seleção de combinações híbridas promissoras.

3 OBJETIVOS

3.1 GERAL

Estudar as consequências ocasionadas pela endogamia e a manifestação de heterose a partir do cruzamento entre linhagens endogâmicas oriundas de populações de fisális cultivadas.

3.2 ESPECÍFICOS

i) Determinar o nível de ploidia e o conteúdo de DNA nuclear em populações de fisális cultivadas como subsídio para o melhoramento genético da espécie.

ii) Quantificar a redução de vigor em plantas ao longo de consecutivas gerações de autofecundação (S_1 , S_2 , S_3) e investigar a existência de variação genética entre as diferentes populações, quanto a depressão por endogamia;

iii) Estimar a ocorrência de heterose após a hibridação entre linhagens endogâmicas, comparando os híbridos F_1 obtidos com a média dos genitores e seleção de combinações híbridas promissoras;

4 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

4.1 ASPECTOS GERAIS DA CULTURA

4.1.1 Importância e cultivo

A *Physalis peruviana* L. é uma espécie frutífera popularmente conhecida no Brasil como fisális ou physalis (ALTAMIRANO, 2010), comercializada no grupo dos pequenos frutos. A frutífera tem atraído a atenção de consumidores como também de produtores rurais em virtude das características do fruto, dentre as quais sabor açucarado, propriedades medicinais, nutritivas e farmacêuticas, facilidade no manejo e adaptação a distintas condições edafoclimáticas. Os componentes relacionados a saúde incluem a capacidade antioxidante, ácidos graxos poli-insaturados, vitaminas A, B, C, E e K₁ (PUENTE et al., 2011; OLIVARES-TENORIO et al., 2016), entre outros. Caracteriza-se, sobretudo pelo belo aspecto visual do fruto, muito utilizado na decoração de doces. Além do fruto, é possível a comercialização das raízes, do caule e da cápsula que envolve o fruto, extraído-se princípios estudados na cura de doenças, como por exemplo, mal de Alzheimer (AL-OLAYAN et al., 2016).

O cultivo de fisális é predominantemente realizado na região Andina, destacando-se a Colômbia, o Peru e o Equador, países estes classificados como o centro de origem e diversificação da espécie (MEDINA, 1991). Atualmente a Colômbia é o maior produtor e exportador de frutos de fisális tanto *in natura* como também em formas processadas (doces, geleias, sucos, etc.). O Canadá é o principal país da América que importa frutos de fisális oriundos da Colômbia, seguido do Brasil e dos Estados Unidos. No ano de 2017, a área de produção na Colômbia foi de aproximadamente 1023 hectares, com uma produção total de 15111,78 toneladas e produtividade média de 14,77 t.ha⁻¹ (AGRONET, 2017). Além da Colômbia, a fisális é cultivada com menor relevância em países como África, Estados Unidos, Brasil, Venezuela, Bolívia, entre outros.

No Brasil tanto o cultivo como também estudos relacionados ao manejo da cultura tiveram início presumivelmente na década de 1999 no Estado de São Paulo. Expandiu-se para a região Sul em meados de 2008 onde é cultivada essencialmente por pequenos e médios produtores, caracterizando-se pela agricultura familiar. De acordo com dados anuais da Epagri/Cepa relacionados a safra 2014/15 de espécies frutíferas, os principais municípios

produtores de fisális no Estado de Santa Catarina são Chapecó e Coronel Freitas na região Oeste, Timbó e Dona Emma no Médio Vale do Itajaí, com uma área total de 1,8 ha, quantidade total produzida de 0,5 t, rendimento médio de 844 kg.ha⁻¹ e alcançando um preço médio pago aos produtores de 24,00 R\$.kg⁻¹.

No tocante às pesquisas científicas na região Sul do Brasil, diversas Instituições de Ensino, Pesquisa e Extensão estão comprometidas na busca de novos conhecimentos em questões fitossanitárias, em técnicas de adubação e espaçamentos, em custos para a implantação de pomares (LIMA et al., 2010), em tecnologias pós-colheita e micropropagação (RODRIGUES et al., 2012; LIMA et al., 2013), dentre outros trabalhos. Porém, mesmo com o avanço dos trabalhos científicos e ampliação do cultivo, o Brasil não é autossuficiente na produção de frutos de fisális, o que pode ser constatado pelos elevados preços do fruto *in natura* em mercados regionais. Portanto, a expansão do cultivo se faz necessária, uma vez que existe notória aceitação do produto pelo mercado consumidor como também a adaptação da cultura as condições edafoclimáticas.

4.1.2 Aspectos botânicos e fenológicos

A primeira descrição do gênero *Physalis* foi realizada por Linnaeus em 1753. O gênero inclui aproximadamente 100 espécies que são caracterizadas pela presença de uma cápsula que envolve o fruto (LEGGE, 1974). Esse fato deu origem ao nome *Physalis*, proveniente do grego “Physa” que tem como significado bexiga ou balão (FISCHER e MIRANDA, 2012). As espécies utilizadas comercialmente possuem diferenças quanto às propriedades nutricionais, medicinais e ornamentais, tanto presentes no fruto como em demais partes da planta. A *P. peruviana* e outras espécies relacionadas como *P. philadelphica*, *P. pruinosa* e *P. longifolia* englobam diferentes compostos relacionados a saúde, com propriedades antioxidantes e anti-inflamatórias (MARTÍNEZ et al., 2010; MALDONADO et al., 2010; TAKIMOTO et al., 2014), bem como outras propriedades nutricionais que incluem vitaminas A, B e C, proteínas e minerais (RAMADAN, 2011).

A *Physalis peruviana*, que pertence a família das solanáceas, é considerada a espécie de maior importância econômica do gênero em razão essencialmente da qualidade sensorial e do aspecto visual do fruto (FISCHER et al., 1999). A planta é arbustiva e ramificada, com hábito de

crescimento indeterminado e sem tutoramento pode atingir entre 1,0 e 1,0 metros de altura, porém quando tutorada pode exceder 2,0 metros (FISCHER; MIRANDA, 2012). O crescimento contínuo da planta faz com que ambos os meristemas vegetativos e reprodutivos permaneçam ativos durante todo o ciclo fenológico, permitindo com que o desenvolvimento floral, vegetativo e frutífero ocorram simultaneamente (FISCHER et al., 2011; RAMÍREZ et al., 2013).

Nas axilas do pedúnculo foliar desenvolvem-se flores hermafroditas, que são solitárias, apresentam corola tubular amarela e são facilmente polinizadas por insetos e pelo vento (NATIONAL RESEARCH COUNCIL, 1989), no entanto, é comum a ocorrência de autopolinização (GUPTA; ROY, 1981), aspecto que será abordado posteriormente. A cápsula recobre completamente o fruto até a sua maturação que perde sua clorofila aos 40 - 45 dias, protegendo o fruto da ação de insetos, pássaros, patógenos e condições climáticas extremas (FISCHER et al., 1997) e possibilita armazenamento do fruto após a colheita durante períodos mais longos.

A espécie pode ser classificada de ciclo perene, condição esta muito influenciada pelas variações climáticas, pois a ocorrência de geadas provoca a morte das plantas. De acordo com Miranda (2004) e Ângulo (2005) temperaturas entre 13 e 20 °C são benéficas ao desenvolvimento de fisális. Altas temperaturas (acima de 30°C) prejudicam os estágios de florescimento e frutificação, provocando o abortamento das flores. A reprodução em fisális é predominantemente sexual por meio da utilização de sementes e que se caracterizam pela elevada porcentagem de germinação (entre 85 e 90%) (KLINAC, 1986). As épocas de semeadura são dependentes das condições climáticas locais, sendo que em regiões tropicais o plantio pode ser realizado em qualquer época do ano (ciclo perene). Na região Sul do Brasil a recomendação de plantio é nos meses de outubro e novembro (ciclo anual). Caracteriza-se pela rusticidade em solos com baixa disponibilidade de nutrientes, facilidade de cultivo e curto período de produção (NATIONAL RESEARCH COUNCIL, 1989).

Após a semeadura das sementes, a germinação ocorre entre 10 - 15 dias, formando-se aos 30 dias as mudas que alcançam estatura média de 5 cm. Aproximadamente os 60 dias após a semeadura, que corresponde a estatura de 15 – 20 cm, as mudas podem ser transplantadas para local definitivo (ANGULO, 2005). A produção e a colheita dos frutos são contínuas, iniciando em média aos 60 dias após o plantio das mudas no campo (conforme as condições climáticas/temperatura do local de cultivo), momento a partir do qual os frutos apresentam em

torno de 14 °Brix, acidez entre 1,6 e 2,0% e coloração da cápsula amarelo-palha (ÁVILA et al., 2006). Os frutos são climatéricos (TRINCHERO et al., 1999), assemelham-se a pequenos tomates, de coloração laranja amarelo, com formato quase redondo, com diâmetros entre 1,25 e 2,5 cm, massa entre 4 e 10 g e cerca de 250 sementes por fruto (FISCHER, 1995).

4.2 ESTADO DA ARTE E CIÊNCIA DO MELHORAMENTO DE FISÁLIS

4.2.1 Melhoramento de plantas

O melhoramento é apontado como a ciência chave para o aumento de produtividade das culturas (FEHR, 1987). Estima-se uma contribuição em torno de 50% no aumento de produtividade ao longo das últimas décadas em virtude dos esforços proporcionados pelos programas de melhoramento. É considerado um processo cíclico e consiste basicamente em três etapas principais (ALLARD, 1960; GEPTS, 2002; CECCARELLI, 2015): i) geração de variabilidade genética; ii) avaliação e seleção de recombinantes superiores em culturas autógamas, alógamas ou de reprodução vegetativa; iii) liberação, distribuição e adoção das novas cultivares por parte dos produtores rurais, em vários ambientes e anos de avaliação. Não menos importante, a definição dos objetivos do programa são essenciais para o sucesso na obtenção de novos genótipos. Seja no desenvolvimento de cultivares, variedades, híbridos, populações melhoradas e pela disponibilidade de recursos financeiros e humanos.

A variabilidade genética é essencial para a produção agrícola sustentável, uma vez que reduz a vulnerabilidade das espécies de plantas a pragas e doenças (ZHOU et al., 2002). É a matéria prima para a seleção e o desenvolvimento de cultivares de alto rendimento e, por fim, constitui a base para a segurança alimentar (IPGRI, 2000). Pode ser alcançada por diferentes processos (CECCARELLI, 2015): i) introdução de novos acessos oriundos de outras regiões ou países; ii) hibridação controlada entre distintos genitores, é considerada a forma mais eficiente de ampliar a variabilidade genética e desenvolver novos genótipos; iii) indução de mutação, utilizada essencialmente para adicionar características qualitativas, é uma estratégia para criar variabilidade em tempo relativamente reduzido e; iv) técnicas de engenharia genética.

Além da existência de variabilidade genética, a maneira pela qual as plantas se reproduzem tem influência direta no sucesso da seleção de genótipos superiores (FRYXELL, 1957). A possibilidade de reprodução assexuada em plantas proporciona a manutenção da

constituição genética ao longo das gerações de cultivo (desprezando-se a ocorrência de mutações espontâneas) e o melhoramento destina-se a obtenção de clones superiores. Assim como em plantas de propagação vegetativa, plantas com reprodução sexuada e com mecanismo de polinização por autogamia mantém a constituição genética ao longo das gerações em virtude da homozigose (linhas puras), obtendo-se assim cultivares superiores. Já as espécies de propagação sexual classificadas como alógamas (ou de fecundação cruzada) manifestam variabilidade genética entre e dentro de uma população ao longo das gerações (HARTMANN; KESTER, 1975; BUENO et al., 2006). O melhoramento de plantas alógamas pode ser destinado a obtenção de variedades de polinização aberta ou de híbridos comerciais.

4.2.2 Melhoramento de fisális no mundo

A importância econômica da fisális na Colômbia teve início na década de 1980, momento a partir do qual foi amplamente introduzida nos cultivos, embalada e vendida nas gôndolas dos supermercados (NAVOA et al., 2006). Os esforços realizados pelos programas de melhoramento impactaram muito positivamente, fazendo da Colômbia excelência não apenas na produção em quantidade, como também em qualidade de frutos produzidos. A ampla aceitação de frutos de fisális oriundos da Colômbia em mercados elite se deve ao sabor doce, tamanho, coloração atrativa e sanidade do fruto (NAVOA et al., 2006). Esta superioridade em produção tem como alicerce desde a seleção realizada pelos agricultores até um momento mais atual com a utilização de tecnologias moleculares modernas (HAWKES, 1991; VELÁSQUEZ, 2013). Para tanto, é necessário estabelecer uma ordem cronológica para compreender como a fisális, considerada uma planta daninha por muito tempo (BERNAL, 1986), é atualmente uma das frutíferas mais importantes em termos de exportação na Colômbia.

Por ser o centro de origem e, segundo o Instituto Internacional de Recursos Genéticos em Plantas IPGRI (2000), o local de maior diversidade da espécie, a Colômbia conta com valioso recurso genético de *P. peruviana*. Ao longo dos anos, aspectos como a predominância de polinização cruzada, diversidade ecológica nos diferentes habitats de cultivo, em conjunto com a seleção natural e a seleção efetuada pelos agricultores durante a domesticação (LIGARRETO et al., 2005; LOBO ARIAS, 2006), manifestaram em populações com diferentes estágios evolutivos, de selvagens a domesticadas. Dentre as espécies domesticadas, existe uma parcela

menor de espécies que são atualmente cultivadas. Espécies silvestres e comercialmente cultivadas apresentam diferenças quanto ao hábito de crescimento, grau de tolerância ou suscetibilidade a fatores abióticos e bióticos e imensa variedade em tamanhos e cores de frutos. Portanto, para a utilização dos recursos genéticos foi necessário a sua conservação em coleções representativas de germoplasma, gerando uma base de dados alicerçada em características morfológicas, químicas e de interesse agrônômicas, ficando assim disponível aos melhoristas para utilização em trabalhos atuais e futuros (SANTIAGUILLO et al., 1997; BONILLA et al., 2008). De modo que os genótipos de *Physalis* atualmente cultivados na Colômbia são fruto do intenso processo de seleção e melhoramento dos acessos que compõe o banco de germoplasma.

4.2.2.1 Caracterização do germoplasma: identificação da variabilidade genética e conservação

Na Colômbia foram descritos, conforme o local de origem e quanto a diferenças morfológicas, três genótipos (também chamados de ecotipos), sendo: “Kenia e Sul da África” (introduzidos da África) e “Colômbia”. A utilização destes genótipos em programas de melhoramento e, conseqüentemente o cultivo se devem às diferenças encontradas essencialmente em características de fruto. O genótipo colombiano se caracteriza pelos frutos com coloração atrativa (alaranjado intenso) e maior conteúdo de açúcares, o que proporcionou seu amplo cultivo e aceitação pelo mercado consumidor (ALMANZA; FISCHER, 1993). Porém, a variação existente tanto em características de fruto, comercialmente desejáveis ou não, como também em características vegetativas, fenológicas, químicas e fisiológicas possibilitaram a conservação de dezenas de acessos em bancos de germoplasma. A coleção mais expressiva está localizada na Universidade Nacional da Colômbia em Palmira com a conservação de 222 acessos. Nos bancos ativos de germoplasma de CORPOICA (Corporação Colombiana de Pesquisa Agrícola) encontram-se 98 acessos (LIGARRETO et al., 2005). A Universidade de Nariño conta com uma coleção de 50 acessos, que compreende introduções regionais coletadas e caracterizadas morfologicamente por Hejeile e Ibarra (2001).

O estudo pioneiro de caracterização morfológica foi realizado por Pulgarín (1989) que detectou variação para tamanho e formato da cápsula e do fruto, porém grande parte dos descritores utilizados não diferenciaram os acessos. Ao fazer referência ao estudo de Pulgarín, Ligarreto et al. (2005) salientam que o agrupamento de acessos semelhantes revela que

possivelmente se trata de um mesmo genótipo com ampla dispersão e cultivo na zona Andina. Em 1990 Arbeláez e Mora ao caracterizar 33 acessos concluíram que características pouco influenciadas pelo ambiente como teor de antocianina nas nervuras foliares, pubescência do pistilo, cor da corola, cor de manchas na corola e cor do fruto imaturo não discriminaram as populações avaliadas. No estudo realizado por Lagos et al. (2001) formaram-se grupos de dissimilaridade genética, com acessos que apresentam maior massa e diâmetros de frutos agrupados em um grupo e outro grupo formado por acessos que produzem frutos menores e com maturação tardia. Dos 222 acessos caracterizados, Bonilla e Espinosa (2003, 2005) indicaram para cultivo e utilização em programas de melhoramento apenas 65 acessos (29%) em virtude das características de rendimento e qualidade de fruto.

Mais recentemente, Tellez et al. (2007) caracterizaram por marcadores moleculares acessos com diferentes níveis de melhoramento/domesticação (silvestres, considerados plantas daninhas, variedades tradicionais e variedades comerciais) com a finalidade de avaliar mudanças em características agronômicas em razão dos processos de seleção natural e artificial, bem como estabelecer a origem das espécies atualmente cultivadas. Detectou-se maior variabilidade genética entre acessos quando comparado aos genótipos melhorados. González et al. (2008) concluíram não existir um padrão de agrupamento conforme a procedência geográfica e que a variação entre acessos se deve ao processo evolutivo. E, no ano de 2012, Herrera et al. diferenciaram o germoplasma em cultivado e silvestre em razão de características relacionadas ao tamanho e a massa do fruto, com maiores tamanhos em acessos cultivados. Diante disso, fica evidente a ampla variabilidade genética em diversos caracteres entre acessos de *fisális*, sendo muitas vezes de pouco interesse agrônomo, pelas características de fruto comercialmente não interessantes. Contudo, é um recurso valioso a ser preservado e que pode ser utilizado em trabalhos futuros, buscando assim características mais específicas, como por exemplo, tolerância a fatores bióticos e abióticos.

4.2.2.2 Utilização dos recursos genéticos: híbridos como forma de aumento do potencial produtivo

Conforme salientado por Prohens e Nuez (1994) como também observado nos estudos de caracterização dos acessos, diferenças genéticas em produção de frutos por planta e na qualidade

de frutos podem ser exploradas no melhoramento de *fisális*. Uma estratégia eficiente é a seleção de genitores com características superiores para o desenvolvimento de híbridos a fim de explorar a heterose (BASRA, 1999; MOCK, 2001). De acordo com Bassett (1986) é possível desenvolver híbridos em *fisális*, assim como em outras espécies da família das solanáceas como no tomate e na berinjela com a finalidade de explorar os benefícios da heterose. É também considerado um procedimento economicamente viável, sendo que após as hibridações, cada fruto de *fisális* produz em média 200 sementes.

O trabalho pioneiro envolvendo a utilização de híbridos como estratégia para o melhoramento de *P. peruviana* foi realizado por Leiva-Brondo et al. (2001). A fim de promover combinações promissoras em razão da divergência genética, foram utilizados três acessos de *fisális* como genitores, dos quais dois acessos eram provenientes de distintas regiões do Equador e um acesso obtido comercialmente em mercado de Amsterdã. Os autores salientam que a origem do acesso obtido em Amsterdã possivelmente é colombiana e isso se deve a exportação de frutos da Colômbia para Holanda. Salienta-se que a distância geográfica como indicativo da divergência genética entre genótipos tem sido utilizada por diversos pesquisadores (HALLAUER; MELCHINGER, 2005). Isso facilita a orientação de genitores oriundos de *pools* gênicos distintos em futuras hibridações, pressupondo-se que a combinação de alelos favoráveis como também estímulos bioquímico-fisiológicos acarretem em progênie superiores.

A heterose tem como fundamental conceito a superioridade da progênie híbrida relativamente à média dos genitores (SHULL, 1952; SCHNELL, 1961). É máxima na geração F_1 , de modo que nas demais gerações a heterozigose é reduzida em função da endogamia. Brewbaker (1969) considera a heterose como um recurso extremamente importante a disposição do melhorista. Manifesta-se em características agronomicamente importantes como maior produtividade, altura de planta, tamanho do fruto, desenvolvimento das plantas e coloração verde das folhas, entre outros (SHULL, 1952; ALLARD, 1961). Inúmeras suposições foram desenvolvidas como forma de explicar a heterose, dentre as quais: hipótese da dominância (DAVENPORT, 1908; BRUCE, 1910); hipótese da sobredominância (HULL, 1945; CROW, 1948); hipótese da epistasia (POWELL, 1944; WILLIAMS, 1959); fitohormônios, mais especificamente ácido giberélico (ROOD et al., 1988); metilação do DNA (TSAFTARIS et al., 1997); balanço metabólico (HAGEMANN; LAMBERT, 1988); complementação para genes ausentes (FU; DOONER, 2002). Não obstante, as duas principais e robustas hipóteses se

relacionam ao fato de ser a heterozigose uma condição necessária ou não para sua manifestação - dominância e sobredominância.

Na hipótese da dominância: *i)* a heterose não é devido a heterozigose *per se*; *ii)* superioridade de alelos dominantes sobre alelos recessivos; *iii)* a heterose é causada pelo ocultamento de alelos recessivos e alelos deletérios por alelos dominantes; *iv)* a heterose é diretamente proporcional ao número de alelos dominantes em cada genitor. Já para a sobredominância: *i)* a heterozigose *per se* é a causa da heterose; *ii)* heterozigoto é superior ao melhor genitor; *iii)* o aumento no vigor é diretamente proporcional a diversidade de combinação de alelos; *iv)* ativação de rotas bioquímicas distintas entre alelos divergentes, de modo que alelos mais divergentes apresentarão mais heterose do que os menos divergentes.

Com avanço das pesquisas contemplando a utilização de híbridos no melhoramento de fisális, no ano de 2007, Lagos, Vallejo e Criollo estudaram a capacidade de combinação geral e específica, como também a heterose média parental (HP) para características de qualidade do fruto em *Physalis peruviana* L. A partir de 10 genitores selecionados mediante índice de seleção (rendimento por planta, diâmetro equatorial do fruto e conteúdo de sólidos solúveis totais), foram avaliadas 90 híbridos F₁ oriundos de cruzamentos diretos e recíprocos em esquema de dialelo. Algumas observações importantes foram obtidas: *i)* diferenças nos cruzamentos diretos e recíprocos para o diâmetro equatorial do fruto e massa do fruto, o que demonstrou haver existência de efeitos maternos; *ii)* para sólidos solúveis totais foram importantes tanto efeitos aditivos (capacidade geral) como também de dominância (capacidade específica). Dentre os híbridos avaliados, oito destacaram-se quanto aos efeitos da capacidade específica de combinação; *iii)* para a massa do fruto houve apenas efeitos de dominância, sobressaindo-se seis combinações híbridas; *iv)* tanto a capacidade geral como a específica não foram significativas para diâmetro equatorial do fruto, rendimento total, ácido cítrico e índice de maturação.

No melhoramento de plantas, a capacidade de combinação de genitores se refere ao desempenho de linhagens puras em combinações híbridas, que pode ser estimada, segundo Griffing (1956), em um esquema de dialelo. Os termos capacidade geral de combinação (CGC) e capacidade específica de combinação (CEC) foram originalmente descritos Sprague e Tatum (1942), que definiram a CGC como o desempenho médio de uma linhagem em uma série de cruzamentos e a CEC utilizada para designar os casos em que certas combinações são relativamente melhores ou piores do que seria esperado com base no desempenho médio das

linhagens envolvidas. É em função destas definições, bem como da sua significância estatística, que a CGC se associa aos efeitos gênicos aditivos (médias), enquanto que a CEC aos efeitos gênicos de dominância e ou sobredominância (desvios das médias) (CEBALLOS, 1987). De uma maneira geral, boas linhagens precisam ter alta frequência de alelos favoráveis e baixa frequência de alelos deletérios, deste modo: a alta frequência de alelos favoráveis geralmente é sinônimo de alta capacidade geral de combinação e a baixa frequência de alelos deletérios significa depressão por endogamia pouco pronunciada.

Os efeitos da CEC são úteis em determinar as melhores combinações híbridas, mas não especificam qual dos genitores deve ser utilizado como genitor feminino ou masculino no cruzamento (BORDALLO, et al., 2005). Para verificar se um dado caráter é controlado somente por genes nucleares ou não, são utilizados os cruzamentos recíprocos, em que determinado genitor é utilizado ora como masculino, ora como feminino (HOOPEs et al., 1980). Se a herança de um determinado caráter é controlada por genes nucleares, os resultados de um cruzamento e seu recíproco serão similares (MUKANGA et al., 2010). Caso haja efeitos citoplasmáticos os resultados dos cruzamentos serão diferentes, em que o fenótipo dos descendentes estará sendo influenciado pelo genitor feminino, que contribuiu com o citoplasma. Como estratégia de melhoramento, há necessidade de considerar os fatores nucleares e não nucleares na seleção de plantas, pois quando há efeito recíproco é fundamental a definição de qual genitor será utilizado como fêmea ou macho (WU; MATHEsON, 2001).

Estudos mais recentes vêm demonstrando a possibilidade e aplicabilidade tanto da hibridação interespecífica como também intraespecífica na recombinação de características de importância agrônômica. A variabilidade genética em híbridos F_1 oriundos de cruzamentos inter e intraespecíficos (*Physalis peruviana* L. e *Physalis floridana* Rydb.) foi estudada por Cely et al. (2015). Os autores salientam que o rachamento da epiderme do fruto e o murchamento vascular são atualmente fatores limitantes da produção e, que até o momento, não são conhecidas variedades resistentes e nem melhoradas para tais adversidades. Os resultados entre as hibridações interespecíficas revelaram 50% de viabilidade polínica entre as duas espécies, tendo sido obtido frutos com algumas sementes híbridas viáveis quando *P. floridana* foi utilizada como genitor materno. Porém quando utilizada como genitor paterno, os frutos obtidos possuíam menores dimensões e não apresentaram sementes. Por último, Simões (2016) em seu trabalho de

dissertação encontrou que a hibridação entre *P. peruviana* e *P. philadelphica* apenas é compatível quando *P. peruviana* foi utilizado como genitor materno.

4.2.2.3 Efeitos da endogamia e modo de reprodução predominante em plantas

A importância do melhoramento para a obtenção de híbridos comerciais é incontestável, visto os avanços em produtividade e qualidade dos produtos obtidos. Nesse seguimento, sabe-se que uma etapa de primordial importância é o desenvolvimento das linhagens endogâmicas para a maximização dos locos em homozigose. Portanto, quatro etapas são essenciais no melhoramento por meio de híbridos: 1. Seleção de plantas e obtenção das linhagens homozigotas; 2. Inativação do pólen no genitor utilizado como feminino; 3. Teste da capacidade de combinação entre os genitores por meio de hibridações controladas e seleção de híbridos promissores; 4. Produção da semente híbrida em escala comercial.

Considerando a primeira etapa, é crucial o conhecimento do modo de reprodução da espécie. Plantas autógamas realizam predominantemente autofecundação (> 95%) em virtude da estrutura floral hermafrodita (flor perfeita), em que os órgãos masculinos e femininos estão presentes em uma mesma flor. Já em plantas alógamas, a fecundação cruzada é dada por mecanismos que restringem a fecundação: i) plantas com flores hermafroditas podem apresentar um mecanismo temporal chamado dicogamia (protoginia ou protandria – amadurecimento do gineceu e androceu em momentos distintos) e/ou espacial chamado de heterostilia (gineceu e androceu com diferentes tamanhos); ii) presença de barreiras mecânicas na estrutura floral; iii) plantas monoicas. Como também existem mecanismos que evitam que a fecundação cruzada ocorra, dentre os quais: i) plantas dioicas; ii) autoincompatibilidade; iii) macho esterilidade (FRYXELL, 1957; VALLEJO; ESTRADA, 2002).

O modo de reprodução determina a estrutura genética, que está associada à variabilidade genética a nível intra e interpopulacional em populações de plantas (BRIGGS; KNOWLES, 1967; CHÁVEZ, 1993; POEHLMAN; SLEPER, 2003), representada pela presença de locos em homozigose e locos em heterozigose. As plantas autógamas caracterizam-se pela homozigose entre alelos e homogeneidade entre plantas, podem assim ser chamadas de linhas puras. A seleção dentro de linhagens homozigotas é ineficiente, pois as variações existentes são ocasionadas por fatores ambientais. Em oposição, plantas alógamas se caracterizam pela

heterozigosidade e heterogeneidade dentro da população de plantas, portanto a seleção pode ser efetuada tanto entre populações como dentro da população. O incremento na taxa de endogamia nestas espécies para a obtenção das linhagens endogâmicas é, portanto, realizado de maneira artificial. O aumento da homozigose, dependendo da espécie, pode ser obtido por autofecundação ou por meio do cruzamento em indivíduos aparentados.

No caso da fisális, as flores são vistosas, hermafroditas, com formato de sino (Figura 1), que se abrem pela manhã e se fecham ao anoitecer, durante um período de 5 – 7 dias (SINHA et al., 1976; LAGOS et al. 2008). É comum observar a ação de insetos polinizadores, como por exemplo, mamangabas e abelhas e isso oportuniza a ocorrência de polinização cruzada (CHAUTÁ-MELLIZO et al., 2012). Portanto, na presença de insetos polinizadores ou de condições climáticas favoráveis a polinização, o modo de reprodução predominante em *P. peruviana* é por alogamia (NATIONAL RESEARCH COUNCIL, 1989). No entanto, Gupta e Roy (1981) reportam que sob condições adversas (ausência de insetos polinizadores, de ventos e dias nublados) a espécie apresenta reprodução por autofecundação (autogamia).

Figura 1- Flor de fisális aberta, evidenciando as estruturas reprodutivas masculinas (estames) e femininas (estigma).



Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

A estrutura floral hermafrodita em fisális indica a ocorrência de autogamia, assim como na maioria das espécies de autofecundação. Entretanto, um significativo volume de estudos científicos julgam ser a fecundação cruzada predominante em *P. peruviana*, o que leva a concluir

que tanto a autogamia como a alogamia são passíveis de ocorrer em fisális. As comprovações de que mesmo sendo uma flor perfeita há predomínio de fecundação cruzada foram dadas por Lagos et al. (2008). A taxa de fecundação cruzada estimada em ambiente protegido foi de 54%, classificando-a como uma espécie de reprodução mista. Características relacionadas a morfologia e fenologia das flores revelaram que o pistilo é mais longo do que o androceu, indicador de incompatibilidade heteromórfica conhecida como heterostilia. Ainda, Lagos et al. (2008) observaram que, nas condições em que o experimento foi conduzido, os estigmas tornaram-se receptivos aos 33 dias de desenvolvimento e a deiscência das anteras, em 85% dos casos, ocorreu a partir dos 38 dias, um dia após a abertura floral. Assim, a receptividade do ovário ocorre antes da antese e isso revela a plasticidade da espécie em realizar ambas as formas de polinização.

Não apenas em características morfológicas da flor e fenológicas, o controle do tipo de polinização manifestou consequências em componentes do rendimento e de qualidade do fruto (LAGOS et al., 2008). Em condições de ambiente protegido (casa de vegetação), a maior porcentagem de frutos formados ocorreu com autopolinização, seguido de livre polinização e da livre polinização em flores previamente emasculadas. A ausência de vetores de polinização, do movimento de ramos, flores e pólen devido a ausência de chuvas e baixa frequência de correntes de ar foi apontado como a causa da baixa eficiência de livre polinização dentro da casa de vegetação (FRANKEL; GALUN, 1977). Salienta-se ainda que a fecundação não ocorre antes da abertura da flor, ou seja, quando se realiza a emasculação antes da abertura floral não formam-se frutos, o que indica ausência de mecanismos que asseguram a autogamia

Na mesma lógica, ao estudarem o efeito de diferentes formas de polinização (autofecundação manual, polinização cruzada manual e livre polinização) sobre a qualidade do fruto e da descendência em *P. peruviana*, Chautá-Mellizo et al. (2012) observaram que a massa e o diâmetro fruto, o número e a massa de sementes foram significativamente afetados pelo tipo de polinização, sendo que frutos sob autopolinização apresentam os menores valores. Por exemplo, em autopolinização a massa média e o diâmetro médio foram de 1,7 gramas e 1,5 cm respectivamente, enquanto que sob livre polinização os valores médios foram de 2,8 gramas e 1,7 cm. Para sólidos solúveis totais não houve efeito do tipo de polinização. Em características da descendência, o número de folhas e a resistência a herbívoros também foram afetadas negativamente em virtude da autofecundação, porém a altura da planta não sofreu efeito do tipo de polinização.

A quantidade e/ou a qualidade de grãos de pólen depositados no estigma pode alterar características importantes de fruto e também no desenvolvimento de mudas (MULCAHY; MULCAHY, 1987). Grandes quantidades de pólen aumentam a formação de sementes e de frutos por planta (BERTIN, 1990; BROWN; KEPHART, 1999), como também a taxa de germinação das sementes, a biomassa de plântulas (KALLA; ASHMAN, 2002), e a fenologia das plantas (RICHARDSON; STEPHENSON, 1992). A qualidade do pólen se relaciona a origem do pólen (da mesma ou de outras plantas) e afeta características de fruto, como por exemplo, a autopolinização ou polinização entre indivíduos aparentados leva ao aumento da homozigose e, muitas vezes a depressão por endogamia para muitas características, em comparação com indivíduos de livre polinização (não aparentados) (SCHEMSKE, 1983; LANDE; SCHEMSKE, 1985; HUSBAND; SCHEMSKE, 1996).

A manifestação de depressão por endogamia é comum em muitas espécies alógamas (HUSBAND; SCHEMSKE, 1996). Portanto, mesmo que de baixa magnitude, os resultados obtidos por Chautá-Mellizo et al. (2012) suportam a hipótese de depressão por endogamia em *P. peruviana* em indivíduos autofecundados artificialmente. Salienta-se, portanto: i) a quantidade e/ou forma em que o pólen foi depositado sobre os estigmas pode ter aumentado o número de óvulos fertilizados e levou a um maior número de sementes e frutos formados; ii) a base genética do cruzamento (autofecundação vs. cruzamento) pode ter contribuído para os resultados em razão da endogamia. Corrobora-se o fato de que não apenas a autofecundação manual, como também o cruzamento entre plantas com grau de parentesco aumenta a endogamia e pode trazer consequências indesejáveis em populações de fisális.

Para dar complementa ao exposto, de acordo com Hamrick e Godt (1989) o modo de reprodução é um fator importante na determinação da estrutura genética, pois as espécies com elevada endogamia (autógamas, por exemplo) mantém maior variabilidade genética entre as populações e não dentro das populações. Nas espécies de fecundação cruzada, uma maior proporção da variação ocorre dentro da população, em razão da elevada heterozigosidade (SILVERTOWN; CHARLESWORTH, 2009). Nesse sentido, como fundamento ao modo de reprodução por alogamia em fisális, Garzón-Martínez et al. (2015) ao estudarem a diversidade genética e a estrutura populacional em *P. peruviana* observaram que mediante a análise de variância molecular com marcadores InDel a variação genética dentro dos genótipos contribui com 73% para a diversidade genética, enquanto que a variação entre populações com origem

distinta e entre acessos que eram relacionados (com grau de parentesco) representou 23 e 4% da variância total. Da mesma forma, para marcadores do tipo SNPs, a maior variação foi encontrada dentro de populações com 95%, enquanto que 5% da variação foi observada entre populações. Isso revela maior variação dentro do que entre as populações de fisális.

A maior heterozigose dentro de populações de fisális conforme o estudo de Garzón-Martínez et al. (2015) revela ser uma valiosa fonte de variabilidade genética em programas de melhoramento e uma informação de suma relevância em estratégias de conservação e melhoramento da espécie, onde a maior variação pode ser utilizada.

Em face ao exposto, mediante o volume de informações obtidas na literatura científica, é incontestável que o melhoramento de fisális com a utilização de híbridos comerciais pode ser uma estratégia promissora ao incremento da produção e da qualidade de frutos na região Sul do Brasil. Porém até o momento não se conhece quanto a magnitude dos benefícios ocasionados pela heterose em condições brasileiras. E ainda, poucos trabalhos abordam a respeito de uma etapa de suma importância durante o desenvolvimento de híbridos, a obtenção das linhagens endogâmicas, salientando assim a depressão por endogamia como consequência da restrição de polinização em espécies alógamas, como é o caso da fisális.

4.3 MELHORAMENTO DE FISÁLIS NO BRASIL

O cultivo de fisális no Brasil teve início supostamente na década de 1999, na Estação Experimental de Santa Luzia - SP, momento a partir do qual foram realizados trabalhos com avaliação de diferentes tipos solos e espaçamentos para a cultura. A fim de incentivar a expansão para demais regiões do país, estudos em diversas instituições foram e estão sendo realizados. Na Universidade Federal de Pelotas - RS, Chaves et al. (2005) estudaram técnicas de estabelecimento e multiplicação *in vitro* de *Physalis peruviana* L., estudo este considerado pioneiro com essa cultura na região Sul. O estabelecimento de protocolo para micropropagação e aclimação das espécies *P. peruviana* e *P. alkekengi* foi desenvolvido por Muniz (2013). Salienta-se assim a importante contribuição destes trabalhos no melhoramento de fisális demonstrando a possibilidade da propagação clonal em massa. Isso implica positivamente na fixação de genótipos com características superiores (da planta e do fruto) em virtude da não

segregação genética (HARTMANN; KESTAR, 1975) como também proporciona precocidade e uniformidade de colheita.

A inexistência de variedades de fisális registradas pelo Ministério da Agricultura Pecuária e Abastecimento torna evidente a necessidade da implantação de um programa de melhoramento da cultura. A não certificação de sementes faz com que o cultivo seja iniciado sem o conhecimento prévio da origem e, por consequência, no desconhecimento da qualidade genética das sementes cultivadas. Nessa perspectiva, iniciou-se no ano de 2014 um estudo preliminar com a caracterização morfológica de algumas populações de fisális com origens geograficamente distintas, a fim de conhecer e quantificar o recurso genético disponível aos produtores rurais da região Sul (TREVISANI et al., 2016a). Dentre as populações representativas da variabilidade genética e que compõe o germoplasma do Instituto de Melhoramento e Genética Molecular IMEGEM da UDESC de Lages-SC (13 populações), foram caracterizadas seis populações, provenientes de Fraiburgo, Caçador, Vacaria, Lages, Colômbia e Peru, quanto a caracteres relacionados ao ciclo fenológico e caracteres morfológicos de fruto.

Os resultados revelaram que as populações oriundas de Vacaria e do Peru manifestaram dissimilaridade, diferenciadas essencialmente pela massa e diâmetro do fruto. Em razão destas diferenças, sugeriram-se futuros processos de hibridações entre a população de Vacaria vs. Lages, Caçador e Peru, seja na obtenção de populações segregantes ou de híbridos comerciais com características superiores. Porém (de acordo com observações pessoais), a dissimilaridade da população de Vacaria se deve a existência de características indesejáveis, como por exemplo, frutos de coloração laranja esverdeado e com menor tamanho quando comparado às demais populações estudadas (massa média de 3,20 gramas e diâmetro médio de 17,5 mm), além do sabor doce pouco acentuado. Em caracteres relacionados ao ciclo fenológico, como por exemplo, número de botões florais, número de flores e número de frutos, as seis populações anteriormente referidas não manifestaram diferenças expressivas (TREVISANI et al., 2016b), revelando a restrita variabilidade genética do germoplasma cultivado.

Paralelo aos estudos de caracterização morfológica, sete populações de fisális que compõe o germoplasma do IMEGEM da UDESC (Colômbia 01 e 02, Caçador, Lages, Fraiburgo, Lages-CAV, Peru) foram submetidas a indução de mutação física (agente mutagênico Cobalto⁶⁰) com o propósito de criar variabilidade genética para caracteres de importância agrônômica, como por exemplo, massa do fruto. Os resultados revelaram a existência de diferenças entre as populações,

por exemplo, quando se comparou populações sem indução de mutação vs. respectiva população sob diferentes doses do agente mutagênico (100 e 200 Grays). Os caracteres que manifestaram variações foram diâmetro polar e equatorial do fruto e sólidos solúveis totais, porém as diferenças foram de baixa magnitude (por exemplo, 1,2 mm do diâmetro do fruto), o que não proporciona ganhos genéticos satisfatórios para produção de genótipos em escala comercial (manuscrito submetido a Revista Brasileira de Fruticultura, em fase de revisão).

Conforme enfatizado anteriormente, a variabilidade genética pode ser ampliada essencialmente por meio de duas maneiras: indução de mutação (química ou física) e realização de hibridações dirigidas (BRIGGS; KNOWLES, 1967; ALLARD, 1971). A hibridação proporciona a recombinação gênica, não apenas em características qualitativas, mas também em características governadas por um elevado número de genes, presentes em ambos os genitores envolvidos no cruzamento. Para tanto, no ano de 2015 quatro populações (Lages, Caçador, Colômbia e Peru) que compõe o germoplasma do IMEGEM foram selecionadas com base em características promissoras do fruto para a realização de hibridações, o que originou a hipótese do presente trabalho. Aliado a isso, como forma de auxiliar nos estudos de hibridação e conhecimento da base genética das populações atualmente cultivadas, estudos citogenéticos podem ser uma ferramenta de suma importância ao programa de melhoramento de *Physalis* na região Sul.

5 CAPÍTULO 1: NÍVEL DE PLOIDIA E CONTEÚDO DE DNA DE POPULAÇÕES DE FISÁLIS CULTIVADAS NO SUL DO BRASIL

5.1 RESUMO

Estudos revelam a existência de variabilidade cromossômica em genótipos de fisális (*Physalis peruviana* L.) cultivados em países Andinos e, mais recentemente, em condições brasileiras de cultivo. O conhecimento do nível de ploidia em genótipos de fisális cultivados na região Sul do Brasil é essencial na definição de estratégias eficientes de melhoramento. O objetivo do trabalho foi determinar o número de cromossomos e quantificar o DNA nuclear por citometria de fluxo em populações de fisális cultivadas na região Sul do Brasil e em populações de origem Andina. Para tanto, quatro populações de fisális (Colômbia, Lages, Caçador, Peru) foram submetidas à análise citogenética clássica (contagem de cromossomos) e a citometria de fluxo. Os resultados revelaram que o número de cromossomos das quatro populações é de $2n = 4x = 48$, classificando-as como autopoliploides com conformação tetraploide. A uniformidade também foi detectada na quantidade de DNA, que variou entre 12,87 e 13,98 picogramas, com coeficientes de variação de baixa magnitude (1,9 a 4,2%). O teste de comparações de médias de Tukey comprovou a uniformidade entre as populações quanto a quantidade de DNA. Diante disso, populações de fisális tetraploides cultivadas no Sul do Brasil apresentam quantidade $2C$ de DNA média de 13,23 picogramas. A uniformidade cromossômica indica que o cultivo no Brasil tem início a partir da amostragem de um pequeno número de indivíduos obtidos comercialmente, oriundos da Colômbia, que possivelmente já passaram por processo de seleção a favor de poliploides.

Palavras-chave: *Physalis peruviana* L.. Melhoramento de plantas. Número de cromossomos. Citometria de fluxo.

5.2 INTRODUÇÃO

A fisális (*Physalis peruviana* L., Solanaceae) é uma espécie frutífera com excelentes expectativas de mercado e de alto valor agregado. Isso se deve ao aspecto exótico do fruto, a qualidade sensorial, as propriedades nutricionais e medicinais, especialmente pelo elevado conteúdo de vitamina A e do complexo B, ferro e fósforo (FISCHER et al., 2014; OLIVARES-

TENORIO et al., 2016), entre outros. O cultivo de fisális é considerado recente em regiões brasileiras e caracterizado por pequenos produtores, de modo que o país não é autossuficiente na produção de frutos. Programas de melhoramento têm sido conduzidos vislumbrando a caracterização morfológica e seleção de populações superiores com base em caracteres produtivos e de qualidade do fruto (TREVISANI et al., 2016a). Não obstante, o sucesso no desenvolvimento de genótipos superiores se deve a habilidade do melhorista em associar informações expressas no fenótipo dos indivíduos às informações obtidas a nível cromossômico (SIMMONDS, 1980; RIOS, 2015).

Estudos realizados na Colômbia revelam a diversidade genética manifestada no número de cromossomos na espécie. Dentre os estudos realizados, pode-se destacar os trabalhos realizados por Rodríguez e Bueno (2006) e Lagos (2006), com variações de $2n = 2x = 24$ e $2n = 4x = 48$. Diante disso, sendo o número básico $x = 12$ (Quiros, 1984), existem genótipos diploides e tetraploides em *P. peruviana*. Mais recentemente, Liberato et al. (2014) encontram variações conforme a origem dos acessos, sendo classificados em Silvestres ($2n = 2x = 24$), Colômbia ($2n = 32$) e Kênia ($2n = 4x = 48$), havendo predominância de tetraploides entre os acessos cultivados. De acordo com Lagos (2006) as variações encontradas em *P. peruviana* são atribuídas ao processo evolutivo em que a espécie se encontra (seleção natural e artificial), tendo que vista que a domesticação é relativamente recente.

O cultivo de fisális na região Sul do Brasil ocorre essencialmente nos municípios de Lages, Fraiburgo, Caçador e Urupema no Estado de Santa Catarina e Vacaria no Rio Grande do Sul. Na maioria dos casos as populações cultivadas são de origem desconhecida e isso faz com que não haja certificação e garantia da qualidade genética das sementes, de modo que não existem variedades de fisális registradas no Brasil de acordo com o Ministério da Agricultura Pecuária e Abastecimento. É possível que exista variabilidade para o número de cromossomos em populações cultivadas na região Sul, corroborado pela origem desconhecida e pela diversidade citogenética dentro da espécie constatada na comunidade científica.

O conhecimento do número cromossômico é uma ferramenta de primordial importância no melhoramento de plantas, auxilia no delineamento de estratégias de hibridações intra e/ou interespecíficas para geração de cultivares ou de híbridos, no estabelecimento da relação entre plantas cultivadas e seus ancestrais (ADAMS; WENDEL, 2005), no entendimento da segregação gênica e, consequentemente nos efeitos ocasionados pela endogamia e heterose (COMAI, 2005;

WASHBURN; BIRCHLER, 2014), entre outros. Acerca dos efeitos oriundos da endogamia, espécies alógamas poliploides caracterizam-se pela perda de vigor menos acentuada ao longo das gerações de autofecundação quando comparado a espécies diploides (HUSBAND; SCHEMSKE, 1996). Em programas de obtenção de linhagens endogâmicas a quantificação da depressão por endogamia é crucial na seleção de linhagens promissoras. Quanto aos benefícios da hibridação, estudos revelam não haver um padrão de comparação entre diploides e poliploides, porém é possível existir relação positiva entre o número de alelos contrastantes por loco e vigor híbrido (COMAI, 2005).

Além do número de cromossomos, estudos revelam que as diferenças também são detectadas na quantidade de DNA nuclear entre acessos e dentro de um mesmo nível de ploidia, com variações entre 5,77 e 8,12 picogramas (LIBERATO et al., 2014). A citometria de fluxo vem sendo amplamente utilizada como uma ferramenta aliada à contagem do número de cromossomos (ENDEMANN et al., 2002; PINTO et al., 2004; LEAL et al., 2006). A grande vantagem é a possibilidade de determinar rapidamente o nível de ploidia de um grande número de plantas em estágio de desenvolvimento inicial. Em *fisális*, a quantidade de DNA nuclear estimada por meio da citometria de fluxo pode servir como referência em futuras análises e, assim determinar possíveis alterações no genoma das populações estudadas. Alguns fatores podem alterar a quantidade de DNA em plantas: *i*) presença de mutações espontâneas ou induzidas, *ii*) duplicação do número de cromossomos naturalmente como também por técnicas artificiais (por exemplo, utilização de antimetabólitos).

O estudo teve como propósito conhecer e associar o nível de ploidia e a quantidade de DNA nuclear de populações de *fisális* cultivadas na região Sul do Brasil em relação a populações de origem Andina, como forma de fornecer subsídios ao melhoramento genético da *fisális*.

5.3 MATERIAL E MÉTODOS

5.3.1 Local do experimento e origem das populações

A determinação do número de cromossomos foi realizada no Laboratório de Biologia Celular da UFSC (Curitiba – SC), no Laboratório Didático de Genética do Instituto de Melhoramento e Genética Molecular IMEGEM da UDESC (Lages – SC) e a determinação da

quantidade de DNA nuclear no Laboratório de Genética da Universidade Federal de Juiz de Fora da UFJF (Juiz de Fora – MG).

Os tratamentos constituíram de quatro populações de fisális, provenientes de diferentes locais de cultivo (Lages, Caçador, Peru, Colômbia). Os municípios de Lages e de Caçador foram escolhidos por representarem a região geográfica produtora de fisális no Sul do país. Tais populações foram obtidas em plantios comerciais. As populações da Colômbia e do Peru foram obtidas a partir de frutos adquiridos em mercado varejista (frutos de importação), sendo assim consideradas de procedência Colombiana e Peruana.

5.3.2 Determinação do número de cromossomos

No momento da amostragem das populações de Lages e de Caçador para a obtenção das sementes, foram selecionadas 10 plantas em boas condições fitossanitárias, das quais foram retirados aproximadamente cinco frutos por planta. Nas populações da Colômbia e do Peru, em razão da obtenção dos frutos comercialmente, se desconhece o número de indivíduos amostrados. Para as quatro populações, as sementes foram retiradas dos frutos manualmente, lavadas em água corrente e deixadas secar ao ar livre por um período de sete dias e, após isso, armazenadas até o momento das análises.

Para a contagem dos cromossomos foi utilizada uma amostra de 50 sementes do total de sementes armazenadas, para cada população. As sementes foram germinadas em papel filtro umedecido, colocadas em câmara de germinação com temperatura de 25 a 30 °C. Após a germinação, radículas com tamanho entre 0,5 e 1,0 cm foram pré tratadas com 8-hidroxiquinoleína (2mM) por 3 horas a temperatura ambiente. Após esse procedimento, as radículas foram fixadas com Carnoy (3 etanol : 1 ácido acético) por um período de 24 horas. Posteriormente, as mesmas foram lavadas em água destilada e submetidas à maceração enzimática em pectinase : celulase (2 : 20) por 3 horas a 36 °C. Em seguida, foram lavadas novamente em água destilada e fixadas por aproximadamente 24 horas em etanol : ácido acético (3:1) para montagem das lâminas. As lâminas foram confeccionadas pela técnica de dissociação celular (CARVALHO e SARAIVA, 1993) e coradas em solução de Giemsa 5% por 6 minutos. Para cada população foram avaliadas 10 lâminas e registrou-se pelo menos uma célula em fase de metáfase por lâmina. As imagens celulares foram digitalizadas com auxílio de microscópio de

epifluorescência Olympus BX-60 acoplado com câmera Olympus DP70 para a contagem do número de cromossomos.

5.3.3 Determinação do conteúdo de DNA por citometria de fluxo

Cinco sementes de cada população (Lages, Caçador, Peru, Colômbia) foram colocadas para germinar em bandejas de isopor contendo substrato. Após as mudas atingirem aproximadamente 15 cm de estatura foram transplantadas para local definitivo, para assim proporcionar o crescimento vegetativo da planta e a coleta das folhas. Para a análise, foram selecionadas duas plantas por tratamento (população) e em cada planta foram retiradas três amostras com aproximadamente cinco folhas jovens.

As folhas de *P. peruviana* e de *Pisum sativum* (padrão interno) (9,09 pg/2C) (CAVALLINI e NATALI, 1990) foram fragmentadas com o auxílio de um bisturi em 50µL de tampão de extração LB01 e filtradas em uma tela de náilon de 50 µm. O tampão de coloração contendo 25µL de iodeto de propídeo (1mg/mL) e 5µL de RNase foram adicionados. As suspensões celulares resultantes foram colocadas à temperatura ambiente, por 60 a 120 minutos, no escuro até a análise de citometria. As amostras foram analisadas no citômetro de fluxo (FacsCalibur- Becton Dickinson). Os histogramas foram obtidos e analisados a partir dos softwares Cell Quest e WinMDI 2.8. A estimativa do conteúdo de DNA foi realizada a partir da seguinte fórmula: Amostra (2C) = (Valor observado no canal do pico da espécie/valor observado no canal do pico do padrão) x 9,09pg. O tamanho do genoma em Mpb foi estimado de acordo com Bennett et al. (2000), em que 1pg de DNA equivale a 978 Mpb.

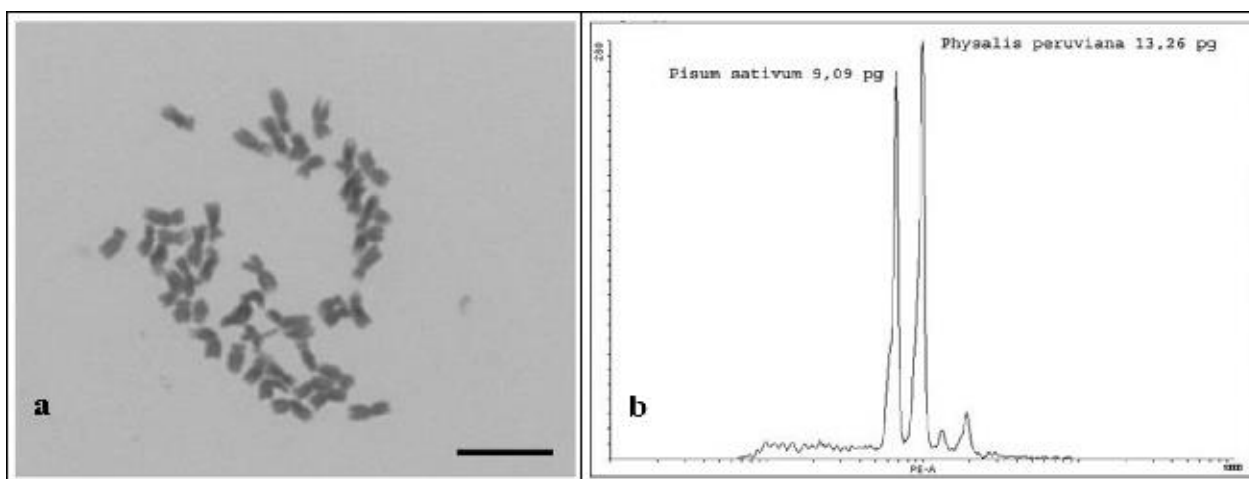
Para auxiliar a interpretação dos resultados e proceder com a constatação ou não de diferenças entre as populações em estudos quanto a quantidade de DNA, os dados foram submetidos ao teste de comparações múltiplas de Tukey a 5% de probabilidade de erro.

5.4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

A análise cromossômica revelou metáfases com excelente morfologia, o que possibilitou a determinação do número cromossômico igual a $2n = 4x = 48$ para as quatro populações de fisális analisadas (Colômbia, Lages, Caçador e Peru) (Figura 2a). Considerando que o número

básico de cromossomos no gênero *Physalis* é de $x = 12$ (QUIROS, 1984), as populações cultivadas em países Andinos e cultivadas na região Sul do Brasil apresentaram uniformidade cromossômica, sendo classificadas como tetraploides.

Figura 2 - Metáfase mitótica ($2n=4x=48$) a) com cromossomos de um indivíduo de uma população de fisális avaliada, b) histograma representativo do conteúdo 2C de DNA da população utilizando *Pisum sativum* como padrão interno. Barra=10 μ m. A população utilizada para a presente representação é a de Caçador. UDESC-IMEGEM, Lages e Xanxerê - SC, safra agrícola de 2015/2016.



Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

A diversidade no número de cromossomos constatada na literatura científica originou a hipótese de que populações oriundas de distintos locais poderiam manifestar diferenças cromossômicas. Por exemplo, na Colômbia, Lagos (2006) observou número cromossômico de $2n = 24$, 36 e 48 em *P. peruviana* classificando-os como diploides, triploides e tetraploides respectivamente. A origem de genótipos triploides possivelmente resulta do cruzamento natural de plantas diploides e tetraploides, resultando em progênies triploides. Lagos (2006) registrou também casos de mixoploidias. Yamamoto e Sakai (1932) encontraram $2n = 2x = 24$, caracterizando a espécie como diploide. Rodríguez et al. (2006) determinaram que no genótipo denominado Colômbia a dotação cromossômica é de $2n = 32$. Entretanto, o mesmo genótipo (Colômbia) caracterizado por Betancourt (2014) manifestou nível de ploidia $2n = 4x = 48$, classificando a fisális como tetraploide, assim como detectado para as quatro populações em estudo e que coincide também com os registrados por Vilmorin e Simonet (1928), Menzel (1951), Gupta e Roy (1985), Moriconi et al. (1990), Liberato et al. (2014). Esses resultados

indicam que a conformação cromossômica de *P. peruviana* ainda não está estabelecida e que isso se deve possivelmente ao recente processo de domesticação da espécie, quando comparado, por exemplo, com a domesticação de *Solanum tuberosum*, membro da família das solanáceas.

A uniformidade no número de cromossomos nas populações cultivadas na região Sul do Brasil (Lages e Caçador) e populações de origem Andina sugere que populações atualmente cultivadas sejam originadas de apenas um *pool* gênico. Isso pode ser decorrente do cultivo em uma vasta zona da região Andina, por exemplo, do genótipo denominado Colômbia, que foi introduzido e é cultivado no Brasil. Sabe-se que a maneira mais usualmente utilizada pelos agricultores em cultivar fisális no Brasil é por meio de sementes obtidas comercialmente. Estes aspectos revelam a restrição da base genética e a uniformidade dos genótipos de fisális comercialmente cultivados no mundo. Essa suposição baseia-se no fato de: i) ter a Colômbia como maior produtor e exportador de fisális, aliado a facilidade de obtenção de sementes e produção de mudas. Isso favorece a ampla disseminação de genótipos da Colômbia para diferentes regiões do mundo, com destaque ao Sul do Brasil. Os possíveis processos de seleção/melhoramento realizados no país de origem e a amostragem de um pequeno número de indivíduos no momento de obtenção das sementes resultou na uniformidade detectada no estudo; ii) as populações também são semelhantes morfológicamente. Ao comparar características morfológicas do genótipo Colômbia (TRILLOS et al., 2008; HERRERA et al., 2012), às descritas nas quatro populações em estudo (TREVISANI et al., 2016a), nota-se uniformidade. Por exemplo, os diâmetros do fruto que variam entre 1,25 e 2,50 cm, a massa média do fruto entre 3 e 6 gramas e teor médio de açúcar de 14 °Brix. Assim como constatado por Rodríguez et al. (2006) e Fischer et al. (2010) as variações cromossômicas observadas em diferentes acessos são manifestadas em caracteres fenotípicos, comprovando a relação entre nível de ploidia e tamanho ou número de caracteres do fruto e da planta.

De acordo com Fischer et al. (2010), existem dezenas de acessos de fisális caracterizados e mantidos em bancos de germoplasma na Colômbia. Os acessos são diferenciados pelo porte da planta, formato da cápsula que envolve o fruto, tamanho, cor e sabor do fruto (RODRÍGUEZ et al., 2006). O genótipo Colômbia se caracteriza por apresentar frutos de coloração chamativa, elevado conteúdo de açúcares e de maior massa, o que possibilitou seu amplo cultivo (ALMANZA; FISCHER, 1993). Possivelmente a poliploidização natural (oriundos de possíveis ancestrais diploides), que tem como consequência o aumento de volume celular (DHOOGHE et

al., 2011), refletiu em caracteres de importância agronômica e priorizados pelos consumidores. Em espécies comercializadas no grupo dos pequenos frutos, caracteres relacionados a qualidade do fruto, dentre os quais o tamanho, a coloração e o sabor do fruto, são cruciais para a comercialização *in natura*. Desta maneira, os processos de seleção favoreceram a manutenção de indivíduos poliploides, justamente em virtude das características agronômicas superiores.

O trabalho teve como grande enfoque conhecer o nível de ploidia de populações de fisális cultivadas na região Sul do Brasil a fim de orientar futuros métodos de melhoramento com a cultura, por exemplo, obtenção de cultivares superiores ou de híbridos comerciais. Objetivou-se também comparar a ploidia de populações da região Sul com populações cultivadas em regiões Andinas, indicando assim a possível origem. Portanto, os resultados obtidos são de suma importância à continuidade do programa de melhoramento de fisális na região Sul, por exemplo, no desenvolvimento de híbridos comerciais com características promissoras. Isso reflete em questões importantes como o conhecimento dos efeitos ocasionados pela endogamia em plantas alógamas, que podem estar associadas ao grau de ploidia da espécie. Ainda, revela o sucesso em delinear estratégias de hibridação entre populações com mesmo complemento cromossômico.

Quanto aos efeitos da endogamia, em espécies diploides, se os dois alelos em um loco forem contrastantes para uma característica, a cada geração de autofecundação ocorre redução de 50% de heterozigose. Em tetraploides, a redução da heterozigose é praticamente dez vezes menor (HUSBAND; SCHEMSKE, 1996; BORÉM; MIRANDA, 2013) e a depressão por endogamia pode ocorrer de maneira menos acentuada ao longo das gerações de autofecundação. Cabe salientar que existem controvérsias na literatura científica quanto ao modo de reprodução *P. peruviana*, havendo fortes indícios da predominância de fecundação cruzada (SANTANA; ANGARITA, 1999; LAGOS et al., 2008). Poucos estudos abordam quanto aos efeitos da endogamia e a importância em escala comercial da heterose em fisális (LEIVA-BRONDO et al., 2001; LAGOS et al., 2007).

Aliado a citogenética clássica, a citometria de fluxo foi realizada com a finalidade de conhecer a quantidade de DNA das populações e também como forma de comparação para trabalhos futuros, tendo assim como referência a quantidade de DNA de indivíduos tetraploides. A análise revelou que os indivíduos das quatro populações de fisális analisadas possuem quantidade 2C de DNA variando entre 12,97 e 13,98 pg, com média de 13,23 (Tabela 1). De acordo com os resultados do teste de Tukey ($Pr < 0,05$), as quatro populações não diferem

estatisticamente quanto a quantidade de DNA. Os coeficientes de variação foram de baixa magnitude, entre 1,9 e 4,2% (informação não registradas em tabela), o que demonstra confiabilidade na interpretação dos resultados.

Na figura 2b está ilustrado o resultado da quantificação do DNA nuclear na população de Caçador, com quantidade de 13,26 pg, comportamento semelhante observado em todas as quatro populações avaliadas (ilustrações em arquivos pessoais). Os acessos de *P. peruviana* analisados por Liberato et al. (2014) apresentaram variação entre 2,33 e 8,12 pg de DNA nuclear, classificando o único acesso diploide com a quantidade mínima obtida (2,33 pg) e com variação de 5,77 a 8,12 entre acessos tetraploides. Betancourt (2014) encontrou quantidade média de DNA em genótipos tetraploides de *P. peruviana* ($2n = 4x = 48$) de 10,23 pg. Diante disso, é possível estabelecer relação entre o nível de ploidia da espécie com a respectiva quantidade de DNA. Também foi possível observar que as populações de fisális avaliadas apresentam conteúdo de DNA superiores ao relatado na literatura científica.

Tabela 1 - Conteúdo 2C de DNA nuclear em picogramas (pg) de quatro populações de fisális (origem: Lages, Caçador, Peru, Colômbia), considerando três amostras (A₁, A₂, A₃) retiradas de uma mesma planta/indivíduo de cada população. UDESC-IMEGEM, Lages e Xanxerê - SC, safra agrícola de 2015/2016.

População	Conteúdo DNA (picogramas)			
	Amostra 1	Amostra 2	Amostra 3	Média*
Colômbia	13,36	13,18	13,35	13,29a
Lages	12,97	13,10	13,98	13,35a
Caçador	13,31	13,26	13,28	13,28a
Peru	12,87	13,05	13,09	13,00a
Média geral				13,23

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

NOTAS: *Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade de erro.

As variações na quantidade de DNA podem estar associadas a presença de DNA repetitivo em maior ou menor grau (MARTEL et al., 1997), caracterizando a fisális como uma espécie em processo de evolução e domesticação. Essa situação pode dever-se: i) a adaptação da espécie às constantes mudanças em condições ambientais (CAVALLINI; NATALI, 1991), relacionada com a origem do material vegetal, climas e ambientes próprios de cada região de cultivo e, ii) a fenômenos de hibridação, caso ocorra predominância de fecundação cruzada, pelo ganho ou pela perda de sequências de DNA repetitivo (PRICE, 1988). A informação sobre a quantidade de DNA de uma espécie pode ser utilizada para estimar o tamanho do genoma de uma

espécie, permitindo estabelecer relações entre genótipos e prever quais cruzamentos serão mais efetivos (OZKAN, 2010).

As aplicações da citometria de fluxo no melhoramento de plantas podem ainda ser relacionadas ao controle de estabilidade do nível de ploidia como, por exemplo, de plantas propagadas *in vitro* (LOUREIRO et al., 2005), na detecção de plantas haploides para posterior produção de linhas dihaplóides, ou seja, linhas puras férteis (GEMES-JUHASZ et al., 2002), na produção e detecção de novos níveis de ploidia, como plantas tetraploides, que podem apresentar novas características de interesse econômico, como a maior produção de frutos e maior vigor, dentre outros (ANTUNES, 2010).

Diante do exposto, os resultados revelaram uniformidade no número cromossômico e na quantidade de DNA. Porém um grande volume de trabalhos científicos demonstra variações dentro da espécie e isso indica que o genoma de *P. peruviana* possui plasticidade, o que pode estar relacionado à adaptação da espécie a diferentes ambientes de cultivo. Atualmente, a predominância de populações tetraploides revela o possível processo de evolução natural e dirigida (diploide para tetraploide) que a espécie se encontra. A seleção natural a favor da manutenção de poliploides possivelmente ocorreu em razão da maior adaptação às condições ambientais e também pela evolução dirigida pelo homem, selecionando plantas com características agronomicamente desejáveis, conforme destacado por Schifino-Wittmann (2012). Quanto ao programa de melhoramento genético de fisális no Sul do país, as informações obtidas até o momento serão de suma importância para adoção de métodos de melhoramento efetivos, com enfoque no aumento da produtividade de frutos, seja, por exemplo, com a exploração dos benefícios da heterose.

5.5 CONCLUSÃO

As populações de origem Andina (Colômbia e Peru) comercializadas no Brasil, assim como as populações cultivadas na região Sul (Lages e Caçador) são tetraploides ($2n = 2x = 48$). As populações de fisális tetraploides comercializadas e cultivadas no Sul do Brasil apresentam quantidade $2C$ de DNA média de 13,2 pg. Para a continuidade e o sucesso do programa de melhoramento de fisális do IMEGEM salienta-se a necessidade de introdução de novos acessos, obtidos de bancos ativos de germoplasma de países Andinos, assim como a adoção de estratégias

de indução de mutação (químicas ou físicas), ampliando assim a variabilidade genética para a seleção de genótipos superiores.

6 CAPÍTULO 2: EFEITOS DA ENDOGAMIA E POTENCIAL HETERÓTICO DE LINHAGENS ORIUNDAS DE POPULAÇÕES CULTIVADAS DE FISÁLIS

6.1 RESUMO

Os benefícios da heterose são evidenciados em diversas culturas e também em diversos caracteres de importância agrônoma. Em fisális, poucos estudos revelam a superioridade de combinações híbridas comparativamente aos genitores, o que pode ser uma alternativa promissora tanto no aumento da produção de frutos como também na qualidade. Diante disso, o objetivo do trabalho foi avaliar os efeitos da endogamia e o potencial de linhagens endogâmicas em combinações híbridas para a seleção de híbridos comercialmente superiores em fisális. Os experimentos foram conduzidos nos municípios de Lages e Xanxerê – SC, no ano agrícola de 2015/2016. Os tratamentos constituíram de 28 populações de fisális, compostas por quatro populações originais (origem: Lages, Colômbia, Caçador e Peru) submetidas a três gerações de autofecundação e a hibridação controlada. Os caracteres avaliados e a análise estatística dos dados foram divididos em dois momentos: *1) no primeiro momento foram quantificados ao longo do tempo*: número de flores (NFI), número de frutos colhidos (NFC) e massa total de frutos (MTFC). A análise de variância revelou diferença significativa para a interação época(população*local) para os três caracteres, demonstrando resposta diferenciada das populações frente às épocas de avaliação (em dias ao longo do tempo) e conforme o local de avaliação. De modo geral, a semelhança entre os parâmetros das equações de regressão não possibilitaram a detecção de depressão por endogamia, comprovado pela igualdade entre os b 's das regressões ($t_{\text{calculado}} < t_{\text{tabelado}}$). Para heterose, na maioria dos casos, o desempenho do híbrido foi médio entre as linhagens genitoras, revelando predominância de genes aditivos. *2) em segundo momento foram mensurados a altura de plantas, produtividade e indicadores de qualidade de fruto*: em um segundo momento mensurou-se o rendimento de frutos (RD), número de frutos (NF), massa média de frutos (MMF), diâmetro polar e equatorial (DP e DE), índice de cor (IC), sólidos solúveis totais (SST), acidez (AC) e altura da planta (AP). Houve diferença significativa para o fator população para MMF, DE e AP. Por meio dos contrastes de médias detectou-se diferença para a comparação S_0 vs. S_1 , sendo que para MMF houve redução de 0,380 gramas na geração S_1 . Os resultados não revelaram efeitos negativos em virtude da endogamia, diferentemente do que é observado em uma ampla gama de espécies alógamas. Nos híbridos, as combinações envolvendo as linhagens endogâmicas Colômbia e Peru

mostraram-se promissoras, porém os incrementos em produtividade e qualidade do fruto não foram suficientes para a seleção de combinações com potencial comercial. Portanto, de uma maneira geral, os resultados refletem uma elevada proporção de locos em homozigose e semelhança entre as populações, possivelmente devido a processos de seleção artificial e origem comum das populações cultivadas. O trabalho abre novas perspectivas ao melhoramento de fisális, destacando a necessidade de ampliação da base genética de fisális atualmente cultivado. Salienta-se a busca de genitores oriundos de *pools* gênicos distintos, utilização de hibridações interespecíficas, indução de poliploidia ou de mutações (físicas ou químicas).

Palavras chave: *Physalis peruviana* L.. Depressão por endogamia. Carga genética. Homozigose. Híbridos.

6.2 INTRODUÇÃO

A fisális (*Physalis peruviana* L., Solanaceae) é uma espécie frutífera comercializada no grupo dos pequenos frutos, que se caracteriza pelas excelentes propriedades nutricionais e medicinais (FISCHER et al., 2014; OLIVARES-TENORIO et al., 2016), assim como o belo aspecto visual e sensorial do fruto. É originária da região Andina e tem a Colômbia como maior produtor e exportador (AGRONET, 2017). No Brasil é cultivada em distintas regiões geográficas (FISCHER et al., 2014), porém dados de produção são insignificantes frente a demanda do mercado consumidor (CEPA, 2018), de modo que a comercialização ocorre essencialmente com frutos oriundos de importação. A fim de tornar o país autossuficiente na produção de frutos, é essencial o desenvolvimento de genótipos com qualidade de fruto superior, salientando-se a importância do tamanho e do sabor para a comercialização *in natura*.

Uma estratégia eficiente para o aumento de produtividade e qualidade de frutos é a exploração dos benefícios da heterose. Tem como conceito global a diferença entre o híbrido e a média dos genitores envolvidos no cruzamento (SCHNELL, 1961). O fenômeno tem despertado o interesse de pesquisadores, cientistas e geneticistas há décadas, porém as causas para a manifestação são questões ainda intrigantes. As hipóteses sugeridas seguiram algumas vertentes ao longo dos anos: i) decorrente de interações alélicas favoráveis ocasionadas por efeitos de dominância e sobredominância em distintos locos gênicos (EAST; SHULL, 1908). O critério utilizado inicialmente para a manifestação da heterose era a divergência entre genitores (EAST,

1936); ii) após isso, interações gênicas mais complexas foram sugeridas, dado por interações epistáticas (POWELL, 1944; WILLIAMS, 1959) e; iii) por fim, pela presença de estímulos bioquímico-fisiológico (ROOD et al., 1988; VIENNE et al., 1999).

Embora atualmente é conhecido que o cruzamento entre genótipos altamente contrastantes fenotipicamente (por exemplo, bom vs. ruim) não essencialmente resulte em combinações híbridas superiores (heterose), a utilização de linhagens endogâmicas oriundas de *pools* gênicos distintos tem sido um critério muito utilizado (REIF; HALLAUER; MELCHINGER, 2005). O agrupamento de germoplasma em grupos heteróticos ou grupos gênicos distintos facilita a escolha de genitores (MELCHINGER; GUMBER, 1998). Cruzamentos entre linhagens de diferentes grupos gênicos são, em geral, superiores àqueles que envolvem linhagens de uma mesma base genética, porque a heterose é função das diferenças nas frequências alélicas entre as linhagens e do nível de dominância dos alelos que controlam o caráter em questão (CRESS, 1967; MELCHINGER; GUMBER, 1998). Via de regra, a heterose é inversamente proporcional ao grau de parentesco entre os genitores envolvidos no cruzamento.

Na Colômbia são cultivados três genótipos (ou ecotipos), oriundos do Kenia, do Sul da África e da Colômbia que se caracterizam por diferenças no tamanho e sabor do fruto. Genótipos africanos possuem frutos de maior tamanho (entre 8 e 10 g), porém com teor de açúcares e sabor muito inferiores ao genótipo colombiano, que apresenta em média 5 g. A partir do genótipo colombiano foram caracterizados inúmeros acessos, mantidos em bancos de germoplasma (PULGARÍN, 1989; LAGOS et al., 2001; BONILLA; ESPINOSA, 2005; HERRERA et al., 2012). Isso reflete em um valioso recurso genético a ser explorado em programas de melhoramento seja para a obtenção de cultivares ou variedades como também de híbridos comerciais. Objetivando o melhoramento de fisális com a utilização de híbridos comerciais Leiva-Brondo et al. (2001) salientam a importância dos efeitos de alelos dominantes para caracteres de qualidade de fruto em *P. peruviana*. Na mesma lógica, Lagos et al. (2005) evidenciaram boa capacidade de combinação específica e, conseqüentemente efeitos de dominância em componentes do rendimento de frutos em diferentes acessos de fisális.

As bases genéticas do melhoramento com a utilização de híbridos envolvem, além dos benefícios de locos em heterozigose, locos no estado homozigoto. Na obtenção das linhagens endogâmicas é essencial conhecer o modo de reprodução da espécie (alogamia ou autogamia). Em plantas de fecundação cruzada a homozigose é atingida, mais comumente, através da

autofecundação induzida (ALLARD, 1971). Espécies alógamas quando submetidas à autopolinização manifestam, muitas vezes, perda de vigor, fenômeno este conhecido como depressão por endogamia (CHARLESWORTH; CHARLESWORTH, 1999). As bases genéticas da depressão por endogamia envolvem: o modo de reprodução, a carga genética da espécie, o grau de ploidia, processos de seleção (evolução e domesticação), entre outros fatores. O fenômeno decorre da existência de alelos recessivos e alelos deletérios em populações de panmíticas e que se expressam em condições de homozigose (CHARLESWORTH; WILLIS, 2009). Plantas autógammas não manifestam consequências indesejáveis da endogamia por questões evolutivas, uma vez que a seleção natural atua na eliminação de alelos desfavoráveis.

Deste modo, as consequências da endogamia serão cruciais no entendimento do modo de reprodução e no esclarecimento das bases genéticas do melhoramento de fisális. Assim como a quantificação do potencial heterótico a partir do cruzamento entre linhagens endogâmicas proporcionará o aprimoramento do cultivo de fisális na região Sul do Brasil. Diante disso, o objetivo do trabalho foi investigar as consequências da endogamia e o potencial heterótico de linhagens endogâmicas de fisális, em relação a caracteres produtivos e de qualidade de fruto.

6.3 MATERIAL E MÉTODOS

6.3.1 Obtenção das populações de fisális

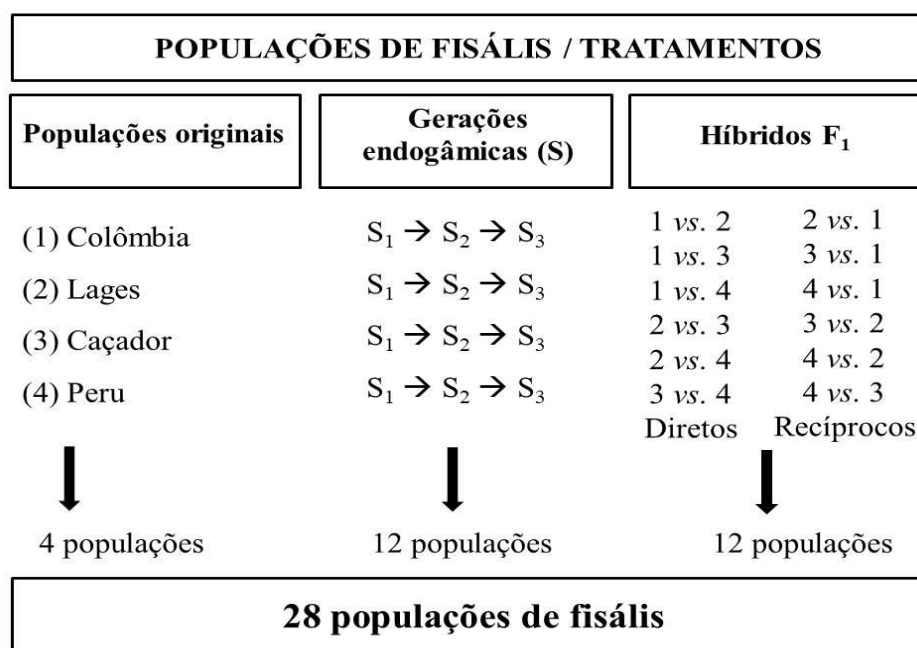
i) No ano de 2013, foram selecionadas do germoplasma do IMEGEM quatro populações de fisális obtidas em distintas origens geográficas [(1) Colômbia, (2) Lages, (3) Caçador, (4) Peru]. Estas populações foram classificadas como populações sem controle de polinização (populações originais). Para cada população, foram cultivadas cinco plantas em casa de vegetação (vasos com uma planta), sendo que em cada planta foram ensacados, com a utilização de saquinhos confeccionados com TNT, aleatoriamente cinco botões em estágio de botão floral, obtendo-se assim a geração endogâmica S_1 .

ii) No ano de 2014, com o avanço das gerações de autofecundação e utilizando o mesmo número de repetições por população (5 botões ensacados/5 plantas), foram obtidas as gerações endogâmicas S_2 e S_3 considerando as quatro populações referidas. Esse procedimento resultou em 12 populações endogâmicas, também denominadas de linhagens endogâmicas.

iii) No ano de 2015, a partir das gerações endogâmicas S_3 (linhagens endogâmicas), foram realizados os cruzamentos entre as quatro populações de fisális (Colômbia, Lages, caçador e Peru em geração S_3) em esquema de dialelo completo com cruzamentos recíprocos, obtendo assim 12 populações híbridas F_1 . As polinizações foram efetuadas manualmente com a emasculação prévia do botão floral (retirada dos estames) no genitor feminino e a deposição manual de pólen do genitor masculino, conforme descrito no Manual Técnico para Cruzamentos Dirigidos em *Physalis peruviana* L. (VÁSQUEZ et al. 2008).

Portanto, no total, foram avaliadas 28 populações de fisális, conforme esquema ilustrado na Figura 3.

Figura 3- Esquema de obtenção das 28 populações de fisális avaliadas, envolvendo populações originais sem controle de polinização (origem: Colômbia, Lages, Caçador e Peru), gerações de autofecundação (S) e híbridos F_1 resultantes do cruzamento direto e recíproco entre as linhagens endogâmicas em geração S_3 .



Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

6.3.2 Local dos experimentos e delineamento experimental

As 28 populações de fisális foram avaliadas em dois ambientes de cultivo, no ano agrícola de 2015/2016. Os locais escolhidos para a condução do experimento apresentam distintas características quanto a condições de solo e de clima: o município de Lages - SC (27° 48' S e 50° 19' O) está localizado no Planalto Serrano Catarinense com altitude média de 930 m e temperatura média anual de 14,6 °C. O solo no é classificado como Cambissolo Húmico Alumínico Léptico, com um horizonte A moderado, textura argilosa e relevo ondulado e tem as seguintes propriedades (no local do experimento): 34% de argila; pH em água 5,93; potencial de acidez pelo método PMS 5,21; 10,06 mg dm³ P; 80 mg dm³ K; 2,61% OM; 5,42 cmol dm³ Ca; e 2,10 cmolc dm³ Mg. O município de Xanxerê - SC (26° 48' S e 52° 23' O) está localizado na região Oeste Catarinense com altitude média de 774 m e temperatura média anual de 18,7 °C, com solo classificado como latossolo e tem as seguintes propriedades: 45% de argila, pH em água 5,82, potencial de acidez pelo método PMS 6,01; 13,15 mg dm³ P; 184,00 mg dm³ K; 5,51% OM; 7,8 cmol dm³ Ca; e 2,70 cmolc dm³ Mg.. As condições climáticas de precipitação total e temperatura média compensada durante os meses de condução do experimento para os municípios de Lages e Xanxerê estão representadas na Figura 4 conforme dados do Instituto Nacional de Meteorologia do Brasil INMET de 2015/16.

Em ambas as condições experimentais, o delineamento utilizado foi de blocos casualizados em esquema fatorial, composto por três repetições. A unidade experimental foi constituída de cinco plantas, espaçadas 2 m entre linhas e 1 m entre plantas dentro da linha. As avaliações foram realizadas nas cinco plantas da unidade experimental.

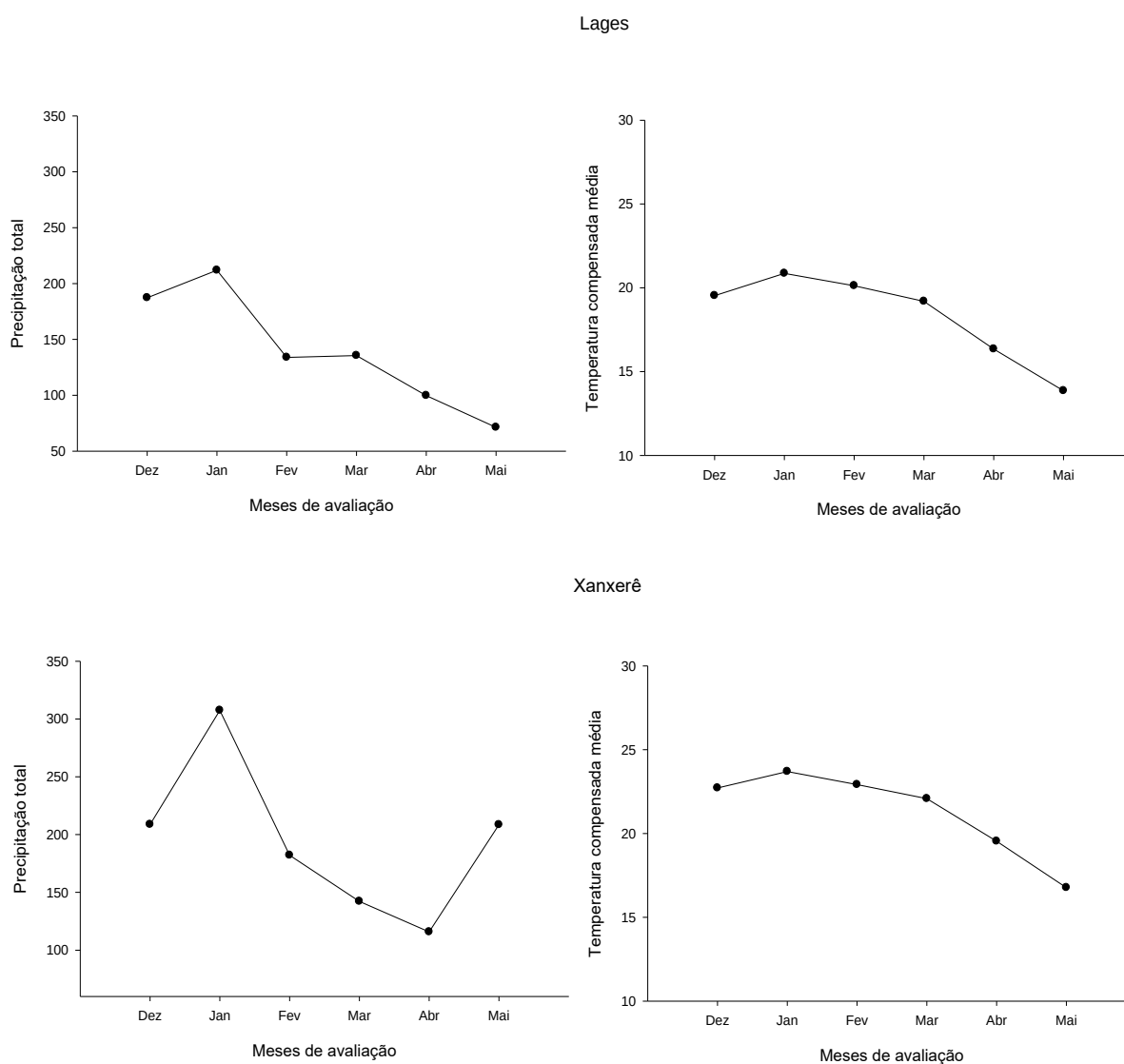
6.3.3 Caracteres avaliados e análise estatística

6.3.3.1 Quantificados ao longo do tempo (ciclo e pós-colheita)

As mudas foram transplantadas para local definitivo durante a segunda quinzena do mês de dezembro no ano de 2015, mais especificamente no dia 16/12/2015. Os caracteres avaliados foram número de flores totalmente abertas (NFI), número de frutos colhidos (NFC) e massa total de frutos colhidos (MTFc), quantificados ao longo do tempo, o que resultou em três épocas de avaliação (classificação: 0, 30 e 60 dias). Para NFI, a época inicial denominada como época zero

se refere a avaliação realizada aos 30 dias após o transplântio das mudas para local definitivo (DAT) (mês de janeiro), a época 30 se relaciona aos 60 DAT (mês de fevereiro) e a época 60 se relaciona aos 90 DAT (mês de março). Para os caracteres avaliados após a colheita dos frutos (NFc e MTFc), a época zero se refere aos 90 DAT (mês de março), a época 30 aos 120 DAT (mês de abril) e a época 60 se refere aos 150 DAT (mês de maio).

Figura 4 - Informações meteorológicas para os municípios de Lages e Xanxerê no mês de dezembro no ano de 2015 e nos meses de janeiro, fevereiro, março, abril e maio no ano de 2016. No eixo x estão representados os meses de avaliação e no eixo y a precipitação total e a temperatura compensada média.



Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

O modelo matemático em esquema fatorial considerou um delineamento de blocos casualizados, escrito da seguinte forma:

$$y_{ijkl} = \mu + blc_i + \acute{e}pc(loc*pop)_{jkl} + erro_{ijkl}$$

Onde, Y_{ijkl} é o valor observado da variável resposta no i -ésimo bloco da j -ésima população de fisális no k -ésimo local avaliado referente ao l -ésimo tempo de avaliação (época); μ é a média geral observada; blc_i é o efeito do bloco i ; pop_j é o efeito da população de fisális j ; loc_k é o efeito do local k ; $\acute{e}pc_l$ é o efeito da época l ; $\acute{e}pc(loc*pop)_{jkl}$ é o efeito da interação tripla entre a população de fisális j na época l no local k e ε_{ijkl} é o erro aleatório associado as observações da l -ésima época para a j -ésima população de fisális no k -ésimo local no i -ésimo bloco.

Para o atendimento das pressuposições do modelo, a normalidade dos erros foi verificada pelo teste de Shapiro-Wilk e a homogeneidade dos erros pelo teste de Levene. Com a violação das pressuposições, foram aplicados, de forma independente, os seguintes remédios: i) *Análise exploratória de dados*: a distribuição dos dados foi explorada modelando gráficos de probabilidade e as principais distribuições. Foram gerados gráficos de “Box-Plot” para cada tratamento/população, com o intuito de verificar as principais medidas descritivas e a possível presença de valores discrepantes (os gráficos foram gerados apenas para análise pessoal). Esses procedimentos foram executados no PROC UNIVARIATE. Na presença de valores discrepantes, procedeu-se com a verificação da planilha com os dados “brutos” para a verificação de possíveis erros de digitação; ii) *Transformação de dados*: quando necessário, os dados foram transformados utilizando três formulas empíricas $Raiz\ quadrada = \sqrt{y}$; $Raiz\ quadrada = \sqrt{y + 3/8}$ e $Logarítmica = \ln y$. Após as transformações, foram verificadas as pressuposições de normalidade e homogeneidade dos erros pelos testes acima referidos para comprovar se a transformação foi eficiente em adequar a variável resposta ao pressuposto violado. As análises mencionadas foram executadas no comando PROC GLM.

Depois de verificadas as pressuposições do modelo matemático, os dados foram submetidos à análise de variância univariada para o fator bloco e para a interação tripla. Na presença de significância entre fatores qualitativos e quantitativos, por exemplo, para a interação população x local x época (ou colheita) procedeu-se com o ajuste de equações de regressão conforme a variável analisada. A escolha do grau do polinômio (linear, quadrático) foi obtida por meio do teste F ($P < 0,05$) a partir dos coeficientes dos contrastes dos polinômios ortogonais.

A homogeneidade entre duas regressões de interesse, ou seja, entre dois b 's, foi analisada com o uso do teste t entre os coeficientes de regressão linear das populações comparando populações originais (sem controle de polinização) vs. gerações de autofecundação como também híbridos vs. respectivos genitores. A equação utilizada é apresentando por Steel & Torrie (1960) da seguinte maneira:

$$t = \frac{\beta_{11} - \beta_{12}}{\sqrt{S_v^2 \left(\frac{1}{SQX_{11}} + \frac{1}{SQX_{12}} \right)}}$$

Na qual β_{11} (b_1) e β_{12} (b_2) correspondem aos coeficientes de regressão comparados; SQX_{1j} e SQX_{2j} são as somas de quadrados do fator quantitativo (por exemplo, épocas de avaliação) entre as populações comparadas e S_v^2 é a variância dos erros de estimativa dos coeficientes de regressão comparados, que é obtida pela fórmula:

$$S_v^2 = \frac{\left\{ SQY_{1j} - \left[\frac{(SPXY_{1j})^2}{SQX_{1j}} \right] \right\} + \left\{ SQY_{2j} - \left[\frac{(SPXY_{2j})^2}{SQX_{2j}} \right] \right\}}{n_1 - 2 + n_2 - 2}$$

Em que SQY_{1j} e SQY_{2j} são as somas de quadrados da variável resposta para as respectivas populações comparadas (por exemplo, número de flores); $SPXY_{1j}$ e $SPXY_{2j}$ são as somas de produtos do fator quantitativo e da variável resposta das respectivas populações comparadas; e n_1 e n_2 são o número de pares de valores que compõe a regressão linear.

6.3.3.2 Altura de planta, produtividade e indicadores de qualidade de fruto

Em um segundo momento, foram mensurados os caracteres: altura da planta (AP) em cm (realizada aos 120 dias após o transplântio das mudas), rendimento total de frutos (RD) em Kg.ha^{-1} , número total de frutos colhidos (NFC), massa média de frutos (MMF) em gramas, diâmetro polar do fruto (DPF) em mm, diâmetro equatorial do fruto (DEF) em mm, sólidos solúveis totais (SST) em °Brix, acidez total titulável (AT - expresso em % de ácido cítrico) e índice de cor (IC). Para os caracteres de qualidade do fruto (DPF, DEF, SST, AT e IC) foram

realizadas duas avaliações durante o ciclo da cultura, nos meses de março e abril, porém, para a análise estatística dos dados foi considerada a média das avaliações.

Os teores de SST foram determinados em refratômetro digital modelo PR201 α (Atago[®]), utilizando uma alíquota do suco obtido pelo processamento dos frutos. Os valores de AT foram obtidos através de uma amostra de 10 mL de suco, que foi diluída em 90 mL de água destilada e titulada com solução de hidróxido de sódio 0,1 N até atingir pH 8,1. Para a titulação, utilizou-se titulador automático TitroLine Easy[®]. A AT foi expressa em % de ácido cítrico, calculada a por meio da fórmula $AT = n \times N \times Eq / 10 \times V$ (onde: n volume da solução de NaOH gastos na titulação em mL; N normalidade da solução de NaOH; V volume da amostra em mL; Eq equivalente-grama do ácido). A cor da epiderme do fruto foi avaliada em termos de valores de luminosidade (L^*), croma (C) e ângulo 'hue' (h°) com o auxílio de um colorímetro Minolta[®] modelo CR 400. Os valores de h° apresentam as seguintes correspondências quanto às cores da superfície do tecido vegetal: 0°/vermelho, 90°/amarelo, 180°/verde e 270°/azul. As leituras foram realizadas em dois pontos opostos da região equatorial dos frutos.

O modelo matemático considerou um delineamento de blocos casualizados em esquema fatorial para os fatores bloco e população e para a interação local*população, escrito como:

$$Y_{ijk} = \mu + blc_i + pop_j + loc_k + (pop*loc)_{jk} + \varepsilon_{ijk}$$

Onde y_{ijk} representa os caracteres mensurados; μ é o efeito da média geral; blc_i é o efeito do i -ésimo bloco; pop_j é o efeito da j -ésima população de fisális; loc_k é o efeito do k -ésimo local; $pop*loc_{jk}$ é o efeito da interação da j -ésima população de fisális no k -ésimo local e; e ε_{ijk} é o efeito aleatório do erro experimental.

Os dados foram submetidos à análise de variância univariada a 5% de probabilidade de erro pelo teste F. Após isso, as comparações de interesse foram realizadas pela técnica de contrastes univariados a fim de quantificar os efeitos ocasionados pela endogamia e heterose. Para os efeitos ocasionados pela endogamia comparou-se:

- i) população sem controle de polinização (S_0) vs. população em primeira geração de autofecundação (S_1);
- ii) população em primeira geração de autofecundação (S_1) vs. população em segunda geração de autofecundação (S_2);
- iii) população em segunda geração de autofecundação (S_2) vs. população em terceira geração de autofecundação (S_3), para as quatro populações em estudo [(1) Colômbia, (2) Lages,

(3) Caçador, (4) Peru].

Para quantificar a heterose, a comparação foi realizada para os cruzamentos diretos:

- i) média dos genitores (P_1, P_2, P_3, P_4) vs. respectiva progênie F_1 (por exemplo, 1 x 2).

E para os cruzamentos recíprocos:

- ii) média dos genitores (P_1, P_2, P_3, P_4) vs. respectiva progênie F_1 (por exemplo, 2 x 1).

Para cada contraste foram obtidas as estimativas das diferenças entre as médias de interesse a fim de auxiliar na interpretação dos resultados, quantificando assim a ocorrência e a magnitude de depressão por endogamia nas populações autofecundadas como também a manifestação de heterose nas populações híbridas.

Quando a interação população*local foi significativa (mediante análise de variância) e, conforme a variável em estudo, foram realizadas comparações considerando o desempenho de cada população para os dois ambientes de cultivo. Foram utilizados contrastes de médias não ortogonais para as comparações par a par.

6.4 RESULTADOS

6.4.1 Caracteres quantificados ao longo do tempo (ciclo e pós-colheita)

O teste de normalidade de Shapiro-Wilk foi significativo ($Pr < 0,0001$), o que levou a rejeição da hipótese de nulidade, indicando que os resíduos não seguem uma distribuição normal. Nenhuma das transformações adotadas (raiz quadrada e logarítmica) foi suficiente em adequar a variável resposta a distribuição normal. Isso pode ser explicado pela natureza dos dados, em virtude da ausência de valores negativos para compor a curva de distribuição normal da variável resposta. Já para a pressuposição de homogeneidade, o teste de Levene indicou a existência de um resíduo comum entre as populações. A transformação eficiente em adequar a variável resposta ao pressuposto de homogeneidade dos erros foi a raiz quadrada ($Raiz\ quadrada = \sqrt{y + 3/8}$) para as variáveis NFl ($Pr = 0,0526$), NFc ($Pr = 0,6268$) e MTFc ($Pr = 0,7003$). O tipo de transformação escolhida está diretamente relacionada a origem dos dados. Conforme Sokal e Rohlf (1995) a transformação *Raiz Quadrada* é utilizada para dados de contagem com valores pequenos, portanto, adequada para o presente conjunto de dados.

A análise de variância realizada após a transformação dos dados revelou efeito significativo para o fator *bloco* e para a interação tripla *época(população*local)* contemplados no modelo aninhado (Tabela 2). Os resultados demonstram que o desempenho das populações de fisális variou conforme a época de avaliação e também de acordo com os ambientes em estudo (Lages e Xanxerê). A presença de interação entre população e ambiente revela que o ambiente pode estar contribuindo favoravelmente ou não para a maior produção de frutos em algumas constituições genéticas. Isso ocorre possivelmente devido aos distintos níveis de homozigose/heterozigose (populações originais, linhagens endogâmicas ou híbridos) e a plasticidade da espécie frente às condições cultivo. É uma importante fonte de variação a ser considerada em estudos futuros de interação genótipo x ambiente, objetivando a seleção de populações de fisális para cultivo em ambientes específicos. Revela ainda que a época (dias de avaliação ao longo do tempo) é um fator primordial quando se almeja a seleção de populações de fisális com distintos picos de produção de frutos, sejam precoces ou tardias, o que seria útil no escalonamento da produção de frutos.

Tabela 2 - Análise de variância univariada a 5% de probabilidade de erro para as variáveis número de flores (NFI), número de frutos colhidos (NFC) e massa total de frutos colhidos (MTFc) em três épocas de avaliação para o fator *bloco* e para a interação tripla entre os fatores época, local e população [*Epc(loc*pop)*]. UDESC-IMEGEM, Lages SC, safra 2015/2016.

Fonte de variação	GL	Variável					
		NFI		NFC		MTFc	
		QM	Valor F	QM	Valor F	QM	Valor F
Bloco	2	3,612	13,91*	47,94	20,01*	113,93	12,62*
Épc(loc*pop)	167	2,363	9,10*	11,50	4,80*	55,46	6,14*
Erro	334	0,259	-	2,39	-	9,02	-
Total	503	-	-	-	-	-	-
Média		2,54		6,01		11,10	
C.V. (%)		20,02		25,77		27,05	

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

NOTAS: *Significativo a 5% de probabilidade de erro pelo teste de F. QM: quadrado médio. C.V: coeficiente de variação em porcentagem.

Em se tratando de um experimento fatorial que contempla fatores qualitativos (populações de fisális) e quantitativos (épocas de avaliação, em dias), a interação tripla foi estudada com o ajuste de equações de regressões para cada local de estudo (Lages e Xanxerê) (Tabela 3). O teste por meio dos polinômios ortogonais, linear e quadrático, revelou que em 96% dos casos o melhor ajuste foi linear (significativo). Observou-se também que os coeficientes de determinação (R^2), que dão uma ideia da qualidade do ajuste, foram acima de 70% na maioria dos casos e, portanto, o modelo foi

capaz de explicar os dados coletados. Portanto, em todos os casos foram ajustadas equações de regressão linear simples para compreender os efeitos ocasionados pela endogamia e heterose. Os parâmetros das equações (intercepto e coeficiente de regressão) foram significativos em todos os casos, apenas na população 2 (Lages) o coeficiente de regressão foi não significativo, ou seja, é igual a zero. Por meio dos parâmetros das equações ficou evidente que as 28 populações de fisalis revelam reposta similar e crescente para emergência de flores ao longo do tempo.

Tabela 3 - Parâmetros das equações de regressão linear simples: intercepto (a), coeficiente de regressão (b) e coeficiente de determinação (R^2) para a variável número de flores em 28 populações de fisalis avaliadas nos locais Lages e Xanxerê – SC. UDESC-IMEGEM, Lages e Xanxerê - SC, safra agrícola de 2015/2016.

População	Parâmetros da regressão					
	Lages			Xanxerê		
	a	b	R^2	a	b	R^2
1. Colômbia	1,12*	0,03*	0,89	1,69*	0,03*	0,87
2. Lages	1,14*	0,04*	0,86	1,63*	0,01 ^{ns}	0,29
3. Caçador	2,05*	0,02*	0,94	1,96*	0,02*	0,74
4. Peru	2,24*	0,02*	0,60	1,98*	0,03*	0,85
5. Colômbia S ₁	1,75*	0,03	0,81	1,54*	0,03*	0,91
6. Lages S ₁	1,70*	0,03*	0,89	1,92*	0,03*	0,89
7. Caçador S ₁	1,67*	0,03*	0,76	1,49*	0,03*	0,64
8. Peru S ₁	1,39*	0,03	0,88	1,98*	0,02*	0,75
9. Colômbia S ₂	1,58*	0,02*	0,67	1,88*	0,02*	0,77
10. Lages S ₂	1,19*	0,04*	0,82	1,95*	0,03*	0,74
11. Caçador S ₂	1,73*	0,03*	0,68	1,70*	0,02*	0,91
12. Peru S ₂	1,37*	0,03*	0,87	1,43*	0,03*	0,85
13. Colômbia S ₃	1,06*	0,04*	0,69	1,52*	0,02*	0,81
14. Lages S ₃	1,32*	0,03*	0,83	2,01*	0,02*	0,80
15. Caçador S ₃	1,31*	0,03*	0,91	1,53*	0,03*	0,82
16. Peru S ₃	1,71*	0,03*	0,84	1,56*	0,04*	0,93
17. Colômbia vs. Lages	0,90*	0,04*	0,94	1,20*	0,03*	0,59
18. Colômbia vs. Caçador	0,81*	0,03*	0,82	1,57*	0,02*	0,56
19. Colômbia vs. Peru	1,98*	0,03*	0,87	1,94*	0,03*	0,92
20. Lages vs. Colômbia	1,32*	0,03*	0,93	1,58*	0,02*	0,65
21. Lages vs. Caçador	1,41*	0,04*	0,84	1,38*	0,03*	0,53
22. Lages vs. Peru	1,13*	0,03*	0,74	1,82*	0,03*	0,76
23. Caçador vs. Colômbia	0,94*	0,04*	0,91	2,14*	0,02*	0,94
24. Caçador vs. Lages	1,17*	0,04*	0,80	1,28*	0,03*	0,88
25. Caçador vs. Peru	1,65*	0,03*	0,74	1,64*	0,03*	0,74
26. Peru vs. Colômbia	1,96*	0,03*	0,87	1,52*	0,02*	0,58
27. Peru vs. Lages	0,78*	0,04*	0,87	1,37*	0,03*	0,79
28. Peru vs. Caçador	0,69*	0,03*	0,81	1,85*	0,02*	0,56

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

NOTAS: * Significativo a 5% de probabilidade de erro pelo teste t; ^{ns} não significativo.

No conjunto das 28 populações, a média do intercepto foi de 1,39 flores para Lages e de 1,68 flores para Xanxerê, porém para estudar o efeito de tratamento (endogamia e heterose) e a

origem da interação entre populações vs. ambientes as comparações foram realizadas entre populações originais (sem controle de polinização) e respectivas gerações endogâmicas, como também entre genitores e respectivos híbridos. As equações foram comparadas par a par, testando os coeficientes de regressão entre duas populações de interesse para cada ambiente de cultivo. Por exemplo, em condições do município de Lages, ao comparar a população Peru ($y = 2,24 + 0,02X$) com a respectiva geração de autofecundação S_3 ($y = 1,71 + 0,03X$), a emergência de flores na época 30 foi de 2,84 e 2,61 e na época 60 de 3,44 e 3,51 flores. Esses resultados revelam a não manifestação de depressão por endogamia. O teste t entre os b 's das equações de regressão revela a homogeneidade entre os parâmetros das equações de regressão comparadas (valor de $t_{\text{calculado}} = 0,596$, valor de $t_{\text{tabelado}} = 2,365$, 7 GL, $Pr < 0,05$). Para o local Xanxerê, na época 60 a população original Peru demonstrou comportamento superior ($y = 3,78$) quando comparado à geração S_3 ($y = 3,36$), porém com coeficientes estatisticamente iguais (valor de $t_{\text{calculado}} = 0,233$, valor de $t_{\text{tabelado}} = 2,365$, 7 GL, $Pr < 0,05$).

A fim de estudar o efeito da heterose para o número de flores, as comparações foram realizadas entre equações oriundas dos híbridos vs. equações que representam os genitores que originaram os respectivos híbridos. Por exemplo, em condições de Lages o híbrido 28 (Peru vs. Caçador) ($y = 0,69 + 0,03X$) oriundo do cruzamento entre Peru ($y = 2,24 + 0,02$) x Caçador ($2,05 + 0,02X$) manifestou desempenho inferior a ambos os genitores, porém os coeficientes de regressão linear foram estatisticamente iguais de acordo com teste t (híbrido vs. genitor Caçador: $t_{\text{calculado}} = 1,826$; híbrido vs. genitor Peru: $t_{\text{calculado}} = 1,208$; $t_{\text{tabelado}} = 2,365$, 7 GL, $Pr < 0,05$). Em condições de Xanxerê o híbrido 28 ($y = 1,85 + 0,02X$) também revelou desempenho igual aos respectivos genitores (híbrido vs. genitor Caçador: $t_{\text{calculado}} = 0,384$; híbrido vs. genitor Peru: $t_{\text{calculado}} = 0,581$; $t_{\text{tabelado}} = 2,365$).

Para os caracteres de fruto avaliados após a colheita (Tabelas 4 e 5) as equações de regressão linear também revelaram que o intercepto e o coeficiente de regressão linear foram positivos e significativos na grande maioria dos casos. Para número de frutos em condições de Lages, novamente ao comparar a população original Peru ($y = 5,98 + 0,06X$) com a respectiva geração S_3 ($y = 4,55 + 0,05X$) na última época de avaliação a população original produziu 9,58 frutos enquanto na geração a produção foi de 7,55 frutos (Tabela 4). Porém, os coeficientes de regressão entre as equações foram estaticamente idênticos (valor de $t_{\text{calculado}} = 0,151$, valor de $t_{\text{tabelado}} = 2,365$, 7 GL, $Pr < 0,05$), assim como em condições de Xanxerê, não houve diferença

significativa entre a população original Peru e a geração de autofecundação S_3 (valor de $t_{\text{calculado}} = 0,600$, valor de $t_{\text{tabelado}} = 2,365$, 7 GL, $Pr < 0,05$), revelando ausência de depressão por endogamia para esta característica.

Tabela 4 - Parâmetros das equações de regressão linear: intercepto (a), coeficiente de regressão (b) e coeficiente de determinação (R^2) para a variável número de frutos colhidos em 28 populações de fisalis avaliadas nos locais Lages e Xanxerê - SC. UDESC-IMEGEM, Lages e Xanxerê - SC, safra agrícola de 2015/2016.

População	Parâmetros da regressão					
	Lages			Xanxerê		
	a	b	R^2	a	b	R^2
1. Colômbia	2,49*	0,07*	0,93	3,64*	0,09*	0,95
2. Lages	3,31*	0,07*	0,67	2,16 ^{ns}	0,10*	0,71
3. Caçador	5,31*	0,03 ^{ns}	0,21	3,63*	0,09*	0,77
4. Peru	5,98*	0,06 ^{ns}	0,35	4,93*	0,07*	0,66
5. Colômbia S_1	4,33*	0,04 ^{ns}	0,42	2,71*	0,08*	0,72
6. Lages S_1	3,58*	0,07*	0,56	4,34*	0,07*	0,55
7. Caçador S_1	4,03*	0,05*	0,50	4,43*	0,08*	0,69
8. Peru S_1	2,87*	0,06*	0,50	4,73*	0,08*	0,63
9. Colômbia S_2	3,76*	0,07*	0,56	3,03*	0,09*	0,71
10. Lages S_2	4,41*	0,04 ^{ns}	0,23	4,75*	0,06*	0,47
11. Caçador S_2	4,24*	0,03 ^{ns}	0,20	3,86*	0,08*	0,82
12. Peru S_2	4,68*	0,07*	0,69	3,51*	0,08*	0,73
13. Colômbia S_3	3,71*	0,04 ^{ns}	0,27	3,15*	0,05*	0,54
14. Lages S_3	2,98*	0,064*	0,47	5,18*	0,07*	0,48
15. Caçador S_3	3,91*	0,05 ^{ns}	0,40	4,41*	0,05*	0,52
16. Peru S_3	4,55*	0,05 ^{ns}	0,36	4,42*	0,05*	0,42
17. Colômbia vs. Lages	2,96*	0,08*	0,73	3,96*	0,07*	0,61
18. Colômbia vs. Caçador	2,53*	0,06*	0,72	4,97*	0,06*	0,64
19. Colômbia vs. Peru	4,32*	0,06*	0,48	3,52*	0,10*	0,85
20. Lages vs. Colômbia	4,11*	0,05 ^{ns}	0,39	4,54*	0,08*	0,89
21. Lages vs. Caçador	4,59*	0,04*	0,47	3,06*	0,09*	0,81
22. Lages vs. Peru	3,97*	0,06*	0,71	4,21*	0,08*	0,80
23. Caçador vs. Colômbia	2,74*	0,07*	0,73	5,04*	0,06*	0,69
24. Caçador vs. Lages	3,46*	0,06 ^{ns}	0,44	4,25*	0,06*	0,73
25. Caçador vs. Peru	3,29*	0,06 ^{ns}	0,37	4,81*	0,07*	0,47
26. Peru vs. Colômbia	5,46*	0,03*	0,45	4,72*	0,07*	0,53
27. Peru vs. Lages	2,40*	0,07*	0,85	3,42*	0,08*	0,83
28. Peru vs. Caçador	1,14*	0,08	0,86	4,87*	0,04 ^{ns}	0,35

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

NOTAS: * Significativo a 5% de probabilidade de erro pelo teste t; ^{ns} não significativo.

Interpretação semelhante pode ser feita para massa de frutos, em que a população original Peru no ambiente de Lages ($y = 10,06 + 0,13X$) e de Xanxerê ($y = 9,49 + 0,15$) apresentou desempenho superior quando comparado às respectivas gerações endogâmicas, por exemplo, em geração S_3 para Lages ($y = 7,28 + 0,11X$) e Xanxerê ($y = 6,74 + 0,14X$). Porém, o teste t revelou que os coeficientes de regressão são estatisticamente iguais (Lages: valor de $t_{\text{calculado}} = 0,294$;

Xanxerê: valor de $t_{\text{calculado}} = 0,342$). Salienta-se, portanto, que de uma forma bastante geral, para todas as comparações a fim de estudar a homogeneidade entre os parâmetros das equações de regressão (b 's) de interesse, seja entre populações originais e gerações de endogamia como também entre híbridos e respectivos genitores, todos os coeficientes foram estatisticamente idênticos de acordo com o teste t .

Tabela 5 - Parâmetros das equações de regressão linear: intercepto (a), coeficiente de regressão (b) e coeficiente de determinação (R^2) para a variável massa total de frutos colhidos (MTf) para 28 populações de fisalis avaliadas nos locais Lages e Xanxerê - SC. UDESC-IMEGEM, Lages e Xanxerê - SC, safra agrícola de 2015/2016.

População	Parâmetros da regressão					
	Lages			Xanxerê		
	a	b	R^2	a	b	R^2
1. Colômbia	3,84*	0,13*	0,85	6,40*	0,20*	0,95
2. Lages	5,44*	0,14*	0,71	3,49*	0,24*	0,89
3. Caçador	8,77*	0,07 ^{ns}	0,26	6,30*	0,19*	0,82
4. Peru	10,06*	0,13*	0,45	9,49*	0,15*	0,73
5. Colômbia S ₁	5,59*	0,09*	0,44	4,85*	0,18*	0,74
6. Lages S ₁	5,91*	0,15*	0,57	7,50*	0,16*	0,63
7. Caçador S ₁	6,96*	0,11*	0,51	8,09*	0,19*	0,72
8. Peru S ₁	4,79*	0,12*	0,54	8,25*	0,18*	0,65
9. Colômbia S ₂	6,28*	0,13*	0,57	4,73*	0,21*	0,78
10. Lages S ₂	6,85*	0,10 ^{ns}	0,34	7,71*	0,15*	0,63
11. Caçador S ₂	6,87*	0,09 ^{ns}	0,43	7,07*	0,16*	0,81
12. Peru S ₂	7,79*	0,15*	0,73	6,29*	0,18*	0,77
13. Colômbia S ₃	6,18*	0,08 ^{ns}	0,25	7,46*	0,17*	0,54
14. Lages S ₃	4,32*	0,15*	0,58	9,29*	0,15*	0,50
15. Caçador S ₃	6,16*	0,12*	0,54	7,67*	0,13	0,58
16. Peru S ₃	7,28*	0,11*	0,41	6,74*	0,14*	0,67
17. Colômbia vs. Lages	4,96*	0,15*	0,68	5,92*	0,18*	0,74
18. Colômbia vs. Caçador	3,88*	0,14*	0,75	7,73*	0,17*	0,85
19. Colômbia vs. Peru	7,16*	0,12*	0,51	6,12*	0,24*	0,88
20. Lages vs. Colômbia	6,51*	0,12 ^{ns}	0,44	8,14*	0,19*	0,92
21. Lages vs. Caçador	7,30*	0,10*	0,69	4,98*	0,20*	9,87
22. Lages vs. Peru	6,48*	0,13*	0,72	7,19*	0,19*	0,82
23. Caçador vs. Colômbia	8,18*	0,08 ^{ns}	0,35	8,13*	0,16*	0,66
24. Caçador vs. Lages	7,44*	0,08 ^{ns}	0,40	7,73*	0,13*	0,72
25. Caçador vs. Peru	5,08*	0,14 ^{ns}	0,44	8,35	0,17*	0,58
26. Peru vs. Colômbia	9,25*	0,09*	0,52	8,23*	0,15*	0,64
27. Peru vs. Lages	4,20*	0,14*	0,80	6,08*	0,17*	0,87
28. Peru vs. Caçador	1,69 ^{ns}	0,16*	0,87	8,36*	0,10 ^{ns}	0,39

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

NOTAS: * Significativo a 5% de probabilidade de erro pelo teste t ; ^{ns} não significativo.

As sucessivas gerações de autofecundação não ocasionaram depressão por endogamia na emergência das flores e na produção de frutos, o que ficou evidente pela semelhança entre os parâmetros das equações de regressão linear (a e b) entre todas as populações. A semelhança

também foi evidente nas comparações entre híbridos e respectivos genitores. Para os cruzamentos diretos e recíprocos, é possível inferir que estas características são governadas por genes nucleares, sem a manifestação de efeito materno ou de genes localizados em organelas citoplasmáticas. Salienta-se que a população Peru manifestou intercepto (a) de maior magnitude, considerando as três variáveis em estudo, porém a taxa de acréscimo (coeficiente de regressão) revela que todas as populações manifestam o mesmo comportamento. A autofecundação não promoveu efeitos negativos (depressão por endogamia) e a hibridação não resultou em efeitos benéficos (heterose). Isso demonstra a elevada proporção de locos homozigotos não contrastantes e revela a similaridade genética entre as populações de fisális em estudo. E, portanto a herança que governa os caracteres é do tipo aditiva.

6.4.2 Altura de planta, produtividade e indicadores de qualidade de fruto

A análise de variância apontou diferença significativa para a interação local*população para os caracteres sólidos solúveis totais, diâmetro equatorial do fruto e índice de cor (Tabela 6). A presença de interação revela resposta diferenciada das populações conforme o local de cultivo, havendo mudanças no ranqueamento das médias populacionais. Para o fator local houve diferença para os nove caracteres avaliados. A significância para local é esperada, uma vez que os locais de cultivo selecionados (Lages e Xanxerê) são considerados divergentes quanto aos tipos de solo e de clima. Constata-se ainda que para o fator população a grande maioria dos caracteres não sofreu influência dos tratamentos, ou seja, as gerações de autofecundação e a hibridação entre linhagens endogâmicas não promoveram mudanças fenotípicas.

A variação global dos tratamentos observada na análise de variância mostrou que pelo menos uma população de fisális é diferente das demais populações para o caráter em questão, mas não revela qual a melhor ou a pior população. Para tanto, foram utilizados contrastes de médias não ortogonais para comparações entre níveis de endogamia (gerações S_0 , S_1 , S_2 , S_3) (Tabela 7) e entre genitores *versus* progênies híbridas ($P_1 + P_2$ vs. F_1) considerando todas as características em estudo (Tabela 8). Mediante os resultados, a população oriunda da Colômbia não manifestou diferenças significativas em nenhuma das comparações entre gerações de autofecundação, considerando os nove caracteres avaliados. Isso revela que a autofecundação não

resultou em consequências negativas nesta população, constatando-se assim ausência de depressão por endogamia.

Tabela 6 - Análise de variância para os caracteres número de frutos (NF), rendimento de frutos (RD), massa média de frutos (MMF), sólidos solúveis totais em °Brix (SST), diâmetro polar do fruto (DP), diâmetro equatorial do fruto (DE), índice de cor (IC), altura da planta (AP), acidez do fruto (AC), pH do fruto (pH), considerando 28 populações de fisalis. UDESC-IMEGEM, Lages e Xanxerê - SC, safra agrícola de 2015/2016.

FV	GL	Quadrado Médio								
		AP	RD	NF	MMF	SST	DP	DE	IC	Ac
Local	1	4355,42*	77111356*	3678984*	20,49*	31,61*	62,61*	16,87*	17,14*	0,21*
Bloco	2	297,83 ^{ns}	2613495*	232211*	0,21 ^{ns}	26,35*	1,34 ^{ns}	6,34 ^{ns}	2,24 ^{ns}	0,02 ^{ns}
Pop	27	437,61*	362810 ^{ns}	26662 ^{ns}	0,18*	1,88 ^{ns}	2,11 ^{ns}	7,20*	11,21 ^{ns}	0,04*
Local*Pop	27	61,80 ^{ns}	239838 ^{ns}	15665 ^{ns}	0,06 ^{ns}	3,28*	1,13 ^{ns}	6,80*	17,39*	0,04 ^{ns}
Erro	110	98,07	380611	21310	0,12	2,04	1,68	3,90	9,06	0,03
Total	167	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Média	-	113,84	1829,97	501,14	3,60	12,02	17,48	17,39	74,41	1,37
C.V. (%)	-	8,69	33,71	29,12	9,66	11,90	7,41	11,35	4,04	14,17

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

NOTAS: * Significativo a 5% de probabilidade de erro pelo teste de F; ^{ns} não significativo. FV: fontes de variação; GL: graus de liberdade; C.V.: coeficiente de variação em porcentagem.

Na comparação S_0 versus S_1 a população do Peru manifestou diferença significativa para rendimento de frutos (RD), número de frutos (NF), índice de cor (IC) e altura da planta (AP). Portanto, a população do Peru quando submetida a primeira geração de autofecundação apresentou médias inferiores quando comparada S_0 , havendo redução de aproximadamente 975 kg.ha⁻¹ no rendimento, 259 frutos colhidos e de 28 cm de altura média da planta na geração S_1 e, de modo contrário, acréscimo de 6,30 no índice de cor na geração S_0 . Os demais caracteres não foram afetados com uma geração de autofecundação na população do Peru. As populações de Lages e de Caçador também manifestaram diferenças na comparação S_0 vs. S_1 . Na geração S_1 houve redução de 0,380 g na MMF (Lages) e de 15,93 cm na AP (Caçador), o que revelou o efeito negativo de uma geração de autofecundação (Tabela 6). Salienta-se que, nas comparações da tabela 6, valores positivos (e significativos) revelam a ocorrência de depressão por endogamia e valores negativos indicam que o avanço das gerações de autofecundação não promoveu redução nas médias das gerações endogâmicas.

Ao comparar as gerações de autofecundação S_1 vs. S_2 apenas a população do Peru manifestou diferença, enquanto que para Lages e Caçador nenhuma das variáveis manifestou influência da autofecundação. Para Peru, houve decréscimo de 1,70 °Brix na geração endogâmica

S₂, revelando redução no teor de sólidos solúveis totais em virtude da endogamia, porém a população manifestou acréscimo de 683 kg.ha⁻¹ de frutos nesta mesma geração (S₂). Na comparação S₂ vs. S₃ não foram detectados efeitos da depressão por endogamia, pois tomando como exemplo, as populações de Lages e de Caçador manifestaram médias inferiores na geração S₂ em comparação a geração S₃, com redução de 16,16 cm (Lages) e 11,16 cm (Caçador) na altura da planta em S₂, revelando que o avanço das gerações de autofecundação não reduz a altura da planta (Tabela 7).

Tabela 7 - Estimativa de contrastes univariados para efeitos da endogamia para os caracteres rendimento de frutos (RD), massa média de frutos (MMF), sólidos solúveis totais (SST), acidez do suco (Ac), diâmetro polar (DP), diâmetro equatorial (DE), índice de cor (IC), altura da planta (AP) em quatro populações de fisális em quatro populações de fisális submetidas a três gerações de autofecundação (S₀, S₁, S₂, S₃). UDESC-IMEGEM, Lages e Xanxerê - SC, safra agrícola de 2015/2016.

População	Contraste	Caracteres ⁺								
		RD	NF	MMF	SST	Ac	DP	DE	IC	AP
Colômbia	S ₀ vs. S ₁	-32,71	-27,83	0,01	0,81	-0,05	-0,41	-1,10	-0,82	4,16
	S ₁ vs. S ₂	-114,89	-17,10	-0,05	-0,05	0,13	1,08	1,27	0,49	-2,33
	S ₂ vs. S ₃	126,28	43,16	0,11	0,91	0,09	0,24	0,23	-2,44	-5,66
Lages	S ₀ vs. S ₁	-176,85	-108,00	0,38*	-0,11	-0,01	-0,31	1,21	-1,50	1,20
	S ₁ vs. S ₂	-299,45	-21,33	-0,23	1,51	0,06	0,39	-0,15	-0,67	5,16
	S ₂ vs. S ₃	214,31	74,00	-0,19	0,03	0,07	-0,30	-1,61	-0,04	-16,16*
Caçador	S ₀ vs. S ₁	-90,21	76,00	-0,11	0,72	0,11	1,09	0,80	-0,94	15,93*
	S ₁ vs. S ₂	82,52	40,16	-0,16	0,21	-0,12	-0,67	-0,36	-0,55	-0,76
	S ₂ vs. S ₃	-103,70	-44,83	0,09	0,38	0,02	0,34	0,42	1,33	-11,16*
Peru	S ₀ vs. S ₁	974,5*	258,16*	0,09	-1,21	0,09	0,84	0,78	-6,30*	28,33*
	S ₁ vs. S ₂	-682,92*	-151,16	-0,19	1,70*	-0,02	-0,60	-0,46	6,88	-7,33
	S ₂ vs. S ₃	-284,2	31,00	0,34	0,32	-0,08	1,06	0,36	-2,38	-2,66

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

NOTAS:* Significativo a 5% de probabilidade de erro pelo teste t. ⁺ Valor da estimativa de um contraste, obtido pela diferença entre as médias na comparação entre populações.

Ao comparar os genitores (população sem controle de polinização) *versus* respectivo híbrido, a grande maioria dos caracteres não manifestou efeito positivo da hibridação. Porém, diferenças foram detectadas nas combinações oriundas dos cruzamentos diretos P₂ x P₄

(populações de Lages x Peru) e $P_3 \times P_4$ (populações de Caçador x peru) e nos cruzamentos recíprocos $P_4 \times P_2$ (Peru x Lages) e $P_4 \times P_3$ (Peru x Colômbia). O caráter altura da planta (AP) foi afetado nestes casos, sendo que em todas as situações a média dos genitores foi superior à média das progênes F_1 (valores positivos, variando entre 14,50 e 21,86 cm) (Tabela 8). Nas comparações da Tabela 8, valores positivos demonstram que a média dos genitores foi superior a progênie híbrida e isso revela a ausência de heterose, por outro lado, valores negativos indicam a superioridade das progênes híbridas em comparação aos genitores.

Ao analisar os demais caracteres, por exemplo, considerando o híbrido oriundo dos genitores $P_4 \times P_2$ houve incremento de 171 frutos (NF) para os genitores em relação à média da progênie híbrida, revelando que os benefícios da heterose não podem ser explorados neste caso. A superioridade dos híbridos foi revelada nas combinações $P_1 \times P_4$ (0,630 gramas na MMF), $P_4 \times P_1$ (4,90 milímetros no DE), quando as populações da Colômbia e do Peru foram utilizadas como genitores. Conforme exposto em momento anterior, considera-se que a manifestação dos benefícios da heterose é exceção e não a regra em programas de melhoramento. Conforme observado, algumas combinações híbridas F_1 revelaram desempenho promissor, em caracteres agronomicamente importantes.

De uma maneira geral, a redução nas médias fenotípicas em linhagens endogâmicas foi observada apenas quando se comparou a população sem controle de polinização *versus* a respectiva população submetida a uma geração de autofecundação, como constatado nas populações de Lages (MMF), de Caçador (AP) e do Peru (RD, NF, AP) (Tabela 7). Os resultados indicam que a redução da heterozigose é possivelmente mais acentuada na primeira autofecundação (S_1) e que nas gerações sucessivas (S_2 e S_3) os caracteres são fixados em virtude da homozigose e não segregação dos alelos. Entre as combinações híbridas, a superioridade das progênes em razão do aumento nas médias fenotípicas foi detectada em dois casos, dentre as 12 combinações híbridas avaliadas, para dois caracteres e com valores que manifestaram baixa magnitude (MMF e DE) (Tabela 8).

Tabela 8 - Estimativa de contrastes univariados para efeito da heterose para os caracteres rendimento de frutos (RD), massa média de frutos (MMF), sólidos solúveis totais (SST), acidez do suco (Ac), diâmetro polar (DP), diâmetro equatorial (DE), índice de cor (IC), altura da planta (AP) em quatro populações de *Physalis* submetidas a hibridação para obtenção dos híbridos diretos e recíprocos. UDESC-IMEGEM, Lages e Xanxerê - SC, safra agrícola de 2015/2016.

Contraste	Caracteres ⁺								
	RD	NF	MMF	SST	Ac	DP	DE	IC	AP
P1 ⁺⁺ + P2 vs. H 1 x 2	403,9	145,33	-0,45	2,85	0,13	2,35	0,71	-4,67	0,86
P1 + P3 vs. H 1 x 3	-186,5	107,00	-0,63*	0,63	-0,07	3,61*	3,43	2,15	-16,16
P1 + P4 vs. H 1 x 4	37,20	127,50	-0,63*	1,06	0,22	0,95	9,87*	-2,73	0,66
P2 + P3 vs. H 2 x 3	-612,91	-27,33	-0,41	1,61	0,49	-0,13	-0,22	-5,17	6,70
P2 + P4 vs. H 2 x 4	351,44	60,83	0,36	1,61	0,23	0,37	0,12	-1,31	21,86*
P3 + P4 vs. H 3 x 4	214,35	218,83	-0,30	0,76	0,03	0,29	0,46	-1,37	21,83*
P1 + P2 vs. H 2 x 1	-185,40	-115,00	0,02	-0,28	0,13	-1,09	-1,13	0,99	-13,50*
P1 + P3 vs. H 3 x 1	-37,25	-9,16	0,02	0,43	0,30	-0,98	-1,28	-1,97	7,50
P1 + P4 vs. H 4 x 1	169,19	-22,83	0,29	0,16	-0,07	-0,42	-4,90*	1,57	10,50
P2 + P3 vs. H 3 x 2	-38,74	4,50	-0,03	-0,10	-0,09	0,07	0,10	1,22	-0,33
P2 + P4 vs. H 4 x 2	569,6	171,00*	-0,22	-0,21	0,03	-0,29	-0,29	0,71	16,86*
P3 + P4 vs. H 4 x 3	520,7	100,50	-0,11	-0,98	-0,03	0,51	0,47	-0,06	14,50*

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

NOTAS: * Significativo a 5% de probabilidade de erro pelo teste t. ⁺ Valor da estimativa de um contraste, obtido pela diferença entre as médias na comparação entre populações. ⁺⁺ Médias das populações genitoras (P1 – Colômbia; P2 – Lages; P3 – Caçador; P4 – Peru).

A presença de interação local*população, revelada pela análise de variância (Tabela 6), informa que as populações manifestam resposta distinta conforme o local de avaliação para os caracteres SST, DE e IC. Desta forma, o local pode estar contribuindo favoravelmente ou não para determinadas constituições genéticas conforme demonstrado na Tabela 9. Não se verifica um padrão de variação entre as populações conforme a variável avaliada. As comparações que manifestaram diferenças significativas ($Pr < 0,05$) entre locais foram para SST foram: Peru S₁, Caçador S₂ e S₃, Colômbia S₃ e o híbrido Lages vs. Peru. Em todos os casos os valores foram superiores para o local Xanxerê, revelando ser favorável a estas constituições. Para DE, o híbrido Colômbia vs. Lages foi superior em Xanxerê e o híbrido Colômbia vs. Peru foi superior em Lages. As demais combinações não apresentaram diferenças significativas. E para índice de cor a população Peru S₁ e o híbrido Peru vs. Lages foram superiores no ambiente de Lages, enquanto que a população Lages S₃ foi superior no local Xanxerê.

Tabela 9 - Variação dos valores médios conforme o local de avaliação (Lages e Xanxerê) para os caracteres sólidos solúveis totais (SST), diâmetro equatorial do fruto (DE) e índice de cor (IC), considerando 28 populações de fisalis. UDESC-IMEGEM, Lages e Xanxerê - SC, safra agrícola de 2015/2016.

População	Variável					
	SST		DE		IC	
	Lages	Xanxerê	Lages	Xanxerê	Lages	Xanxerê
1. Lages	12,83	13,26	16,15	18,60	74,41	73,05
2. Colômbia	13,20	11,93	16,51	17,80	72,72	72,31
3. Caçador	12,70	12,80	18,29	18,70	72,88	74,88
4. Peru	12,66	11,56	18,29	18,41	72,97	73,23
5. Lages S ₁	12,66	11,80	18,02	18,93	74,34	74,77
6. Colômbia S ₁	13,13	12,23	17,02	14,87	75,56	72,47
7. Caçador S ₁	12,50	11,56	17,18	18,19	76,51	73,15
8. Peru S ₁	12,20	14,46*	16,22	18,91	83,89	74,92*
9. Lages S ₂	12,16	12,40	16,79	17,61	75,64	72,48
10. Colômbia S ₂	10,83	11,53	17,51	14,69	74,29	75,08
11. Caçador S ₂	10,46	13,16*	17,90	18,21	76,25	74,50
12. Peru S ₂	11,06	12,20	18,19	17,86	71,32	73,72
13. Lages S ₃	10,53	12,20	15,55	18,39	72,51	80,50*
14. Colômbia S ₃	9,80	12,52*	17,33	18,17	73,03	76,43
15. Caçador S ₃	9,46	13,40*	16,98	18,29	73,20	74,88
16. Peru S ₃	10,00	12,63*	16,68	18,66	74,79	75,02
17. Col vs. Lag	10,70	12,06	15,20	18,62*	76,40	74,51
18. Col vs. Caç	12,73	12,43	14,96	17,56	72,77	72,69
19. Col vs. Per	11,33	12,76	16,77	9,06*	74,30	75,27
20. Lag vs. Col	11,20	12,13	17,26	18,83	74,64	74,28
21. Lag vs. Caç	12,20	11,50	17,96	17,93	74,11	77,46
22. Lag vs. Per	9,80	13,26*	17,36	18,02	73,19	73,74
23. Caç vs. Col	11,33	12,96	16,73	18,36	74,86	75,55
24. Caç vs. Lag	12,13	11,96	18,36	18,02	74,87	73,48
25. Caç vs. Pr	12,20	11,70	17,47	18,19	76,80	72,31
26. Per vs. Col	11,96	11,80	17,41	18,24	72,81	73,62
27. Per vs. Lag	11,40	13,63	16,24	18,19	77,46	69,60*
28. Per vs. Caç	11,36	12,96	17,67	18,58	75,98	71,70
Média geral	12,45	11,59	17,07	17,01	74,73	74,09

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

NOTAS: *Diferença entre duas médias comparadas na linha (Lages e Xanxerê), significativa a 5% de probabilidade de erro pelo teste *t* (contrastes entre médias não ortogonais).

6.5 DISCUSSÃO

As informações obtidas na literatura científica a respeito do desempenho de combinações híbridas em *Physalis peruviana* L. revelam ser uma alternativa promissora na obtenção de híbridos comerciais mais produtivos e com qualidade de fruto superior (tamanho e sabor doce). Porém é necessário prosseguir com as pesquisas a fim de esclarecer: i) primeiramente, qual a magnitude da perda de vigor decorrente do processo de obtenção das linhagens endogâmicas, oportunizando assim a realização de inferências quanto ao modo de reprodução predominante em

fisális e; *ii*) em uma segunda abordagem, inferir se a magnitude da heterose é suficiente ou não em aportar um programa de melhoramento com a utilização de híbridos comerciais e, não menos importante *iii*) qual a contribuição do ambiente de cultivo na manifestação dos efeitos da endogamia e heterose.

Em *P. peruviana* Leiva-Brondo et al. (2001) realizaram um estudo pioneiro indicando a superioridade de combinações híbridas, utilizando três genitores oriundos de diferentes regiões geográficas, avaliados em condições de campo e de casa de vegetação. De um modo geral, os autores não observaram efeitos de dominância em caracteres vegetativos (por exemplo, comprimento da folha) e isso indica que não existem diferenças entre os genitores para os genes que controlam essas características, possivelmente em razão da presença de genes aditivos. No entanto um importante efeito de ambiente foi observado, com maiores valores quando os genótipos foram avaliados em casa de vegetação.

Ainda com relação ao estudo de Leiva-Brondo et al. (2001), o oposto ocorreu para produtividade e para massa de frutos, onde se obteve heterose, com relação aditividade/dominância maior que 1 em condições de casa de vegetação, revelando a presença de locos em heterozigose na progênie híbrida. Por exemplo, em condições de campo a produtividade média dos genitores foi 186,2 g e massa de fruto 1,81 enquanto que para os híbridos 181,0 e 1,89 respectivamente. No entanto, em condições de casa de vegetação os genitores apresentaram 151,5 g e 1,91 g enquanto que a média dos híbridos foi 267,7 g e 2,18. Para qualidade de fruto (formato do fruto e teor de sólidos solúveis totais) não houve diferenças importantes entre genitores e híbridos. Portanto, de uma maneira geral, para todos os híbridos avaliados houve um importante efeito heterótico em casa de vegetação enquanto que baixa heterose em condições de campo, tanto na produtividade quanto na massa de frutos. É possível que locos em heterozigose manifestem vantagem adaptativa quando são movidos para novas condições ou são colocados sob estresse, porque a variação “intraloco” pode resultar em uma maior homeostase durante o desenvolvimento da planta quando comparado a locos homozigotos (NUEZ et al., 1997; KANG, 1998). Isso poderia explicar o desempenho superior dos híbridos quando cultivados em condição de casa de vegetação.

Os resultados de Leiva-Brondo et al. (2001) corroboram com os resultados obtidos no presente estudo em dois aspectos principais: *i*) interação com ambiente é significativa; *ii*) a heterose obtida foi de baixa magnitude e, portanto, pode não ser suficiente em promover o cultivo

de fisális por meio de híbridos comerciais nestas condições. A interação tripla significativa para número de flores, número de frutos e massa de frutos colhidos (Tabela 2) revelou que as populações mudam o comportamento conforme o ambiente e a época de avaliação. Porém, os resultados não demonstraram a existência de superioridade de híbridos em um ambiente de cultivo específico (Lages ou Xanxerê), não havendo um padrão de resposta frente ao ambiente para os tratamentos e as variáveis em questão. O teste de homogeneidade entre os b 's das regressões em comparações de interesse revelou que as linhagens endogâmicas, os híbridos e as populações originais apresentam o mesmo desempenho e, portanto ausência de depressão por endogamia e heterose. A interação população vs. local também foi significativa para os caracteres sólidos solúveis, diâmetro equatorial e índice de cor (Tabela 6), porém conforme constatado, não existe um padrão de resposta ao ambiente ao considerar os tratamentos (híbridos, linhagens ou populações originais).

Tanto a produção total como também a produtividade de frutos de fisális no Estado de Santa Catarina são insignificantes frente à demanda pelo mercado consumidor (CEPA, 2018). Essas informações justificam a necessidade da consolidação de um programa de melhoramento a fim de obter genótipos produtivos e com qualidade de fruto superior. Estudos preliminares revelaram restrita variabilidade genética para caracteres de ciclo fenológico e para o tamanho de fruto entre e dentro de populações cultivadas na região Sul e oriundas da Região Andina (TREVISANI et al., 2016b). Nessa lógica, considerando a hibridação ser uma das estratégias mais promissoras no melhoramento de diversas espécies na ampliação da variabilidade genética (seja na obtenção de populações segregantes ou de híbridos F_1), a utilização de linhagens endogâmicas de origens geográficas distintas (origem: Lages, Caçador, Colômbia, Peru) e obtenção de híbridos comerciais embasou a hipótese do presente estudo, podendo ser uma alternativa promissora ao cultivo de fisális na região Sul.

Muitas suposições foram sugeridas na tentativa de explicar a ocorrência de heterose em diversas culturas ao longo das últimas décadas, porém ainda é motivo de discussão na comunidade científica. As primeiras especulações surgiram com estudos realizados por Davenport (1908), East e Shull (1908, 1912) na cultura do milho, momento a partir do qual se considerava ser a heterozigose condição necessária ou não para a manifestação do fenômeno (hipóteses da dominância e sobredominância). Em razão das bases genéticas pouco consolidadas, o critério utilizado na escolha dos genitores, se relacionavam as diferenças fenotípicas, de forma

que quanto mais contrastantes maior a manifestação de vigor híbrido. Dado o avanço no conhecimento científico, inúmeras outras hipóteses foram sugeridas para a heterose e, portanto é conhecido que genitores contrastantes fenotipicamente não necessariamente produzem progênes superiores. Portanto, bases genéticas (interações alélicas e/ou genicas), fisiológicas, bioquímicas e moleculares explicam a existência de combinações superiores.

Ao utilizar a distância geográfica como um indicador para a dissimilaridade genética entre populações e formação de grupos heteróticos em milho, Moll et al. (1962) observaram uma relação positiva na manifestação de heterose. Em complemento, Dudley et al. (1991) e Dhillon et al. (1996) indicaram que o agrupamento de germoplasma em conjuntos gênicos divergentes conforme a região é vantajoso para maximizar a heterose e revelou sucesso na orientação de hibridações promissoras. Pressupõe-se que a adaptação às condições ambientais de uma determinada região assim como processos de seleção promovam a formação de *pools* gênicos distintos dentro de uma mesma espécie (REIF; HALLAUER; MELCHINGER, 2005), o que reduz o grau de parentesco entre os genitores utilizados em hibridações.

As diferentes origens geográficas (países Andinos e regiões Sul brasileiras) entre as populações de fisális contempladas neste estudo não ocasionaram progênes superiores, o que inviabilizou a seleção de combinações híbridas com potencial de uso comercial. A manifestação da heterose foi significativa para poucos caracteres e em reduzido número de cruzamentos. Por exemplo, ao analisar os caracteres de fruto, observou-se que em três situações houve desempenho superior dos híbridos, com acréscimo de 0,630 gramas em massa e de 4,90 mm no diâmetro equatorial do fruto (Tabela 8), porém acréscimos estes são considerados insuficientes para se iniciar um programa de melhoramento por meio de híbridos em fisális. Quando se observa, por exemplo, os caracteres de ciclo e de colheita avaliados ao longo do tempo, as semelhanças quanto aos parâmetros das regressões revelam (teste *t* para os *b*'s entre regressões) a não existência de diferenças entre genitores e híbridos (Tabelas 3, 4 e 5).

As semelhanças morfológicas e cromossômicas observadas como também a baixa capacidade dos genitores em gerar progênes superiores possivelmente se deve a origem comum das populações de fisális e a inexistência de *pools* gênicos distintos para a espécie. Tendo a Colômbia como maior produtor e exportador de fisális (FISCHER et al., 2014; AGRONET, 2017), aliado aos avanços no melhoramento genético da espécie naquele país, presumivelmente os genótipos cultivados em regiões brasileiras tenham sido originados de genótipos colombianos.

Assim como genótipos cultivados no Peru sejam possivelmente oriundos da Colômbia. Isso pode ser explicado pela facilidade de obtenção das sementes, de modo que os agricultores adquirem frutos em mercados varejistas locais ou até de mesmo de outros agricultores e assim iniciam o cultivo de fisális. No Brasil não existem variedades de fisális protegidas e/ou registradas no Ministério da Agricultura Pecuária e Abastecimento e, diante disso, pouco se conhece a respeito do potencial genético de populações cultivadas.

A origem comum das populações de fisális cultivadas no Brasil e os processos de seleção (melhoramento) efetuados nos locais de origem para caracteres de importância agrônômica (tamanho do fruto, sabor e produção de frutos por planta) podem ter sido determinantes na restrição da base genética em fisális. Possivelmente esses fatores ocasionaram um elevado grau de parentesco entre as populações de fisális atualmente cultivadas, resultando em populações altamente endogâmicas e não manifestação de depressão por endogamia ao longo das gerações de autofecundação. Salienta-se que uma das formas de endogamia é o cruzamento entre indivíduos aparentados (WRIGHT, 1923). A hibridação entre linhagens endogâmicas fenotipicamente semelhantes e oriundas de um mesmo conjunto gênico não proporcionou heterose significativa nas combinações híbridas, o que sugere que os alelos doados pelos respectivos genitores não são contrastantes (ausência de dominância e/ou sobredominância).

Questões evolutivas como também a seleção efetuada pelo homem podem ainda ter proporcionado baixa carga genética na espécie e, portanto ausência de depressão por endogamia. O termo carga genética se refere a existência e a proporção de alelos recessivos e alelos deletérios ocultos em heterozigose, característico de espécies que apresentam fecundação cruzada (CHARLESWORTH, CHARLESWORTH, MORGAN, 1990). Durante o processo de evolução e domesticação da fisális, alelos indesejáveis foram “eliminados” da população e, portanto o aumento da endogamia seja pelo cruzamento entre indivíduos aparentados ou autofecundação não manifesta redução de vigor. Sabe-se que a carga genética varia entre as espécies alógamas, como por exemplo, a alfafa (*Medicago sativa*) é uma espécie tetraploide extremamente sensível aos efeitos da endogamia e que apresenta acentuada redução no vigor e na fertilidade com uma ou poucas gerações de autofecundação. Já para as cucurbitáceas, de um modo geral, os efeitos da endogamia são pouco danosos e severos (ALLARD, 1971).

Em complemento ao que foi discutido, o nível de ploidia é um fator de suma importância que pode também ter contribuído para a baixa magnitude de depressão por endogamia. Sabe-se

que existe uma relação inversa entre o nível de ploidia e os efeitos prejudiciais ocasionados pelas gerações de autofecundação em locos heterozigotos, dado que indivíduos poliploides manifestam depressão por endogamia menos acentuada em razão de possuírem múltiplas cópias de genes, associado a redução na taxa de formação de homozigotos (LANDE; SCHEMSKE, 1985). Diante disso, ficou evidente que ao longo das gerações de autofecundação (S_1 , S_2 , S_3) as quatro populações manifestaram desempenho muito similar, não havendo redução nas médias para a grande maioria dos caracteres avaliados. Porém, mesmo em caracteres governados por elevado número de genes, com redução de aproximadamente 6% de locos em heterozigose a cada geração, seria presumível que diferenças fossem detectadas após três gerações de autofecundação, considerando o modo de reprodução por fecundação cruzada.

Por fim, existe uma objeção de suma importância a ser discutida: o modo de reprodução em *P. peruviana* é realmente por alogamia? Com base no expressivo volume de trabalhos científicos, há predominância de fecundação cruzada na espécie. De acordo com Lagos et al.. (2008) o mecanismo de protoginia e a ocorrência de heterostilia favorecem a alogamia, assim como a autofecundação manual resultou em progênes com menor produtividade de frutos e com frutos de menor tamanho. Contrariamente, Gupta e Roy (1981), Maccain (1993) e National Research Council (1989), salientam a predominância de autofecundação em fisális em condições desfavoráveis a polinização. Sendo a flor de fisális hermafrodita, tanto a polinização por fecundação cruzada como também por autofecundação são passíveis de ocorrer, sugerindo-se assim que a fisális pode ser classificada como uma planta alógama com frequente autogamia.

O modo de reprodução das espécies é o ponto central da biologia evolucionária (SOLTIS e SOLTIS, 1990), pois controla o fluxo de genes ao longo do tempo e do espaço. De acordo com Barringer et al., (2007) e Barringer (2008) diversos não mutuamente exclusivos fenômenos podem selecionar contra a autofecundação em plantas, sendo que depressão por endogamia é apontada como um dos principais fatores (CHARLESWORTH; CHARLESWORTH, 1979, 1987; LANDE; SCHEMSKE, 1985; HUSBAND; SCHEMSKE, 1996, 1997). Entretanto, pesquisadores revelam existir uma associação entre a duplicação do genoma (poliploidia) e a autofecundação no processo de evolução de uma ampla gama de espécies em angiospermas (STEBBINS, 1950; MABLE, 2004), com poliploides exibindo maiores níveis de autofecundação do que diploides. Os processos de evolução e domesticação em fisális proporcionaram atualmente a manutenção de tetraploides em relação aos diploides (também chamados de silvestres), por

apresentarem características adaptativas e agronômicas desejáveis. Aliado a isso, ao que tudo vem demonstrando, a ocorrência de autofecundação em *fisális* pode ser uma estratégia adaptativa para a espécie.

Dado que o modo de reprodução em plantas é influenciado por fatores genéticos e ambientais (BARRETT; ECKERT, 1990; BARRETT, 2003), a capacidade em aumentar os níveis de autofecundação sem sofrer as consequências prejudiciais da depressão da endogamia pode ter selecionado para o aumento das taxas de autofecundação em poliploides. Porém, foi anteriormente discutido que tanto a autogamia quanto a alogamia podem ocorrer em *fisális*. Deste modo, em virtude do processo evolutivo e seleção negativa de alelos indesejáveis é possível que a espécie não sofra com efeitos significativos da endogamia quando populações cultivadas são submetidas a autofecundação. A relação entre tetraploidia e autofecundação foi favorável à espécie, pois a medida que alelos favoráveis são mantidos na população tetraploide, a autofecundação predomina. Portanto, é possível que exista um *pool* gênico com restrita base genética em *fisális*, com apenas um genótipo amplamente cultivado e, isso explica a baixa magnitude de heterose como também ausência de depressão por endogamia entre as distintas populações.

6.6 CONCLUSÃO

As populações de *fisális* não manifestaram depressão por endogamia ao longo das autofecundações. O cruzamento entre linhagens endogâmicas não expressou vigor híbrido significativo, o que demonstra a baixa capacidade de combinação dos genitores utilizados, não possibilitando a seleção de híbridos com potencial comercial. A origem comum das populações e a base genética restrita, assim como a seleção natural e artificial favorecendo o predomínio de plantas tetraploides, a baixa carga genética da espécie e a possibilidade de ambos os mecanismos de reprodução são as possíveis causas da baixa magnitude de depressão por endogamia e a baixa magnitude de heterose em *fisális*.

7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Sendo o melhoramento de plantas a alternativa mais viável em aumentar a produtividade e melhorar a qualidade dos cultivos, é evidente a necessidade da consolidação de um programa de melhoramento para a espécie *ficus* na região Sul, a fim de tornar o país não apenas autossuficiente em produção de frutos como também excelência em qualidade. Os estudos genéticos com *ficus* iniciaram recentemente, porém os resultados obtidos até o presente momento foram de suma importância para a continuidade do programa de melhoramento de *ficus* na região Sul. De forma que as bases genéticas vão sendo esclarecidas a medida que as pesquisas científicas estão avançando. Os dados reforçaram a ideia de que: *i*) as populações cultivadas mundialmente apresentam origem comum, revelando a restrição da base genética de *ficus* atualmente cultivado; *ii*) mesmo com mecanismos florais que favoreçam a fecundação cruzada (protoginia e heterostilia), a espécie apresenta elevada taxa de autofecundação; *iii*) a espécie apresenta baixa carga genética; *iv*) o grau de ploidia corrobora algumas questões importantes - a origem comum das populações cultivadas, a seleção a favor de tetraploides em virtude de características desejáveis e também esclarece a baixa magnitude de depressão por endogamia.

A baixa magnitude de depressão por endogamia ao longo das gerações de autofecundação fornece indicativos de baixa carga genética na espécie mantida no processo de domesticação a partir de uma base genética altamente estrita. A panmixia entre indivíduos muito parentados manifestou efeito similar ao longo das autofecundação. Portanto, a seleção natural ao longo do processo evolutivo da espécie e também a seleção realizada pelo homem durante a sua domesticação promoveram a restrição da base genética, no aumento do grau de parentesco entre populações atualmente cultivadas, no aumento de locos em homozigose, resultando assim em baixa magnitude de depressão por endogamia como também de heterose entre as quatro populações utilizadas no estudo. A heterose detectada em características importantes de fruto foi insuficiente para se iniciar um programa de melhoramento com a utilização de híbridos em *ficus*. Assim como no presente estudo, o trabalho realizado por Leiva-Brondo et al. (2001), em que foram utilizados genótipos de distintas origens geográficas (comercialmente em Amsterdã e originários do Equador), revelou baixa magnitude de heterose para caracteres de fruto. Portanto, é

possível estabelecer que exista apenas um *pool* gênico para a espécie amplamente cultivado e comercializado no mundo, originário de regiões da Colômbia.

As informações obtidas abrem, portanto, novas perspectivas ao melhoramento de *Physalis*, salientando a necessidade de ampliação da base genética de *Physalis* atualmente em cultivo. Algumas estratégias podem ser adotadas para tal finalidade: introdução de novos acessos para uso direto ou realização de cruzamentos intraespecíficos, buscando a ampliação da variabilidade genética com acessos oriundos de germoplasma Andino com genótipos que apresentem características diferenciadas de fruto. Demonstrou-se inicialmente o valioso recurso genético detido pela Colômbia, quantificado em diferentes acessos de *Physalis* e mantidos em bancos de germoplasma. Isso revelou a existência de variabilidade genética entre e dentro da espécie, em uma ampla gama de características. Nessa lógica, pode-se salientar a indicação e utilização do genótipo denominado “Kenia” que apresenta frutos com média entre 8 e 10 gramas em hibridações com o genótipo denominado “Colômbia” com frutos médios de 5 gramas. Porém enfatiza-se a dificuldade na recombinação e seleção de novos genótipos que reúnam apenas características desejáveis, salientando o caráter quantitativo. Outra alternativa promissora pode ser a realização de hibridações interespecíficas, como por exemplo, entre *P. peruviana*, *P. ixocarpa* e *P. angula*, espécies de significativo interesse comercial e farmacológico e que apresentam compatibilidade em cruzamentos. Contudo, salienta-se a existência de diferentes conjuntos cromossômicos (diploides e tetraploides), o que revela a necessidade da utilização de estratégias de duplicação cromossômica a fim de restaurar a fertilidade dos descendentes.

Pensando-se na reprodução panmítica e melhoramento intrapopulacional, o uso de seleção recorrente entre as populações estudadas (Peru, Colômbia, Caçador e Lages) ou até mesmo com a introdução de novas populações e obtenção de linhagens endogâmicas pode ser uma estratégia promissora. De modo que a hibridação entre as diferentes linhagens possibilitará a ampliação da variabilidade genética a cada ciclo de seleção. O sucesso do programa de melhoramento intrapopulacional dependerá da combinação entre os genitores e a seleção de progênies que mantenham variabilidade, para assim proceder com a formação de novas populações.

Para finalizar, pode-se citar ainda tanto a indução artificial de poliploidia como também de mutações físicas ou químicas como estratégias promissoras para a obtenção de novos genótipos, como por exemplo, com frutos de maiores dimensões. Nessa lógica, Caballero Condori (2016) em sua dissertação de mestrado realizou um trabalho pioneiro para a

determinação da concentração e do tempo de exposição ao alquilante colchicina para a duplicação do número de cromossomos em *P. peruviana*. Na espécie *P. ixocarpa*, Robledo-Torres et al. (2011) obtiveram sucesso com a indução química de poliploidia com a utilização de colchicina, obtendo aumento médio de 1,8 gramas na massa do fruto. Ainda, a indução de mutação (química ou física) já foi tida como sucesso em diversas espécies, dentre as quais frutíferas, na melhoria de características governadas por um elevado número de genes, podendo ser uma alternativa eficiente, rápida e de baixo custo na obtenção de genótipos de fisális desejáveis.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAMS, K. L., WENDEL, J. F. Polyploidy and genome evolution in plants. **Current opinion in plant biology**, 8(2), p.135-141, abril. 2005.

AGRONET. 2017. Agronet MinAgricultura. disponível em: <<http://www.agronet.gov.co/>>. Acesso em: dezembro 2017.

ALLARD, R. W. **Princípios do melhoramento genético das plantas**. São Paulo: Edgard Blucher, 1971. 381p.

ALMANZA, P., G. FISCHER. Nuevas tecnologías de la uchuva *Physalis peruviana* L. **Agro-Desarrollo** 4(1-2), p.292-304. 1993.

ALMANZA, P.J. Propagación. In: Florez, V.J., G. Fischer y A.D. Sora (Ed.). **Cultivo poscosecha y exportación de la uchuva (*Physalis peruviana* L.)**. Bogota: Unibiblos, Universidad Nacional de Colombia, 2000. 175 p.

AL-OLAYAN, M. E., EL-KHADRAGY, F. M., OMER, A. S., SHATA, T. M. M., KASSAB, B. R., ABDEL MONEIM, E. A. The beneficial effect of Cape gooseberry juice on carbon tetrachloride-induced neuronal damage. **CNS & Neurological Disorders-Drug Targets** (Formerly Current Drug Targets-CNS & Neurological Disorders), 15(3), p.344-350. 2016

ALTAMIRANO, M. **Estudio de la cadena productiva de uvilla (*Physalis peruviana* L.) en la Sierra norte del Ecuador**. 2010. 96 f. Trabajo (Grado) - Universidad San Francisco de Quito, Colegio de Agricultura, Alimentos y Nutrición, Quito, 2010.

ANGULO, R. Siembra, soporte, poda y fertilización. In: Florez, V., G. Fischer y S. Angel. (Ed.). **Producción, poscosecha y exportación de la uchuva (*Physalis peruviana* L.)**. Bogotá: Unibiblos, Universidad Nacional de Colombia, 2000. p. 41-49.

ARAÚJO, F. L., QUEIROZ, S. R. D. O. D., PASSOS, A. R., OSUNA, J. T. A. Caracterização cromossômica em *Physalis angulata* L. e *Physalis peruviana* L. **Magistra**, 27(1), 82-89. 2015.

ARBELÁEZ, C.A.; MORA, M.A. **Caracterización fenotípica de uchuva (*Physalis* sp.)**. (Medellín). (1990). 69 f. Monografía (Trabajo de pregrado de Ingeniería Agronómica) - Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Palmira, 1990.

ÁVILA, J., MORENO, P., FISCHER, G., MIRANDA, D. Influencia de la madurez del fruto y del secado del cáliz en uchuva (*Physalis peruviana* L.), almacenada a 18 °C. **Acta Agronómica**, 55(4), 29. 2006.

BARRETT, S. C. H., C. G. ECKERT. Variation and Evolution of Mating Systems in Seed Plants. In S. Kawano (Ed.) **Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants**. London, U.K.: Academic Press, 1990. p. 229-254.

- BARRETT, S. C. H. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences** 358, p.991-1004. 2003.
- BARRINGER, B. C. Polyploidy and self-fertilization in flowering plants. **American Journal of Botany**, 94(9), p.1527-1533. 2007.
- BASSETT, M. J. (1986). **Breeding vegetable crops**: AVI Pub. Co.
- BELLO-BEDOY, R., NÚÑEZ-FARFÁN, J. Cost of inbreeding in resistance to herbivores in *Datura stramonium*. **Annals of Botany**, 105, p.747–753. 2010.
- BELTRÁN, A. P. **Producción y Exportación de Uvilla (*Physalis peruviana* L.) al mercado de Alemania**. MSc. Thesis, Universidad Tecnológica Equinoccial, Quito (Ecuador), 2009.
- BENNETT, M. D., BHANDOL, P., LEITCH, I. J. Nuclear DNA amounts in angiosperms and their modern uses—807 new estimates. **Annals of botany**, 86, p.859-909. 2000.
- BENSON, D.L., HALLAUER, A.R. (1994). Inbreeding depression rates in maize populations before and after recurrent selection. **J. Hered.** 85, p.122-128. 1994.
- BERNAL, J. (1986). **La uchuva (*Physalis peruviana* L.) historia, taxonomía y biología**. Pp. 1-5. En memorias primer curso nacional de uchuva. UPTC. Tunja.
- BERTIN, R. I. Effects of pollination intensity in *Campsis radicans*. **American Journal of Botany**, 77, p.178–187. 1990.
- BETANCOURT, E. P. S. **Level of ploidy of uchuva plants from anther culture**. Thesis. Universidad Nacional de Colombia - Sede Bogotá, 2014.
- BIRCHLER, J. A., YAO, H., CHUDALAYANDI, S., VAIMAN, D., VEITIA, R A. Heterosis. **The Plant Cell**, 2, p. 2105–2112. 2010.
- BONILLA, M. L., ESPINOSA, K. **Colección, caracterización fenotípica y molecular de poblaciones de uchuva (*Physalis peruviana* L.)**. (2003). 95 f. Monografía (Trabajo de pregrado de Ingeniería Agronómica) - Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Palmira, 2003.
- BONILLA, M., K. ESPINOSA, A. POSSO, H. VÁSQUEZ, J. MUÑOZ. Caracterización morfológica de 24 accesiones de uchuva del banco de germoplasma de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira. **Acta Agronómica (Palmira)**, 57(2), p. 101-108. 2008
- BORDALLO, P. D. N., PEREIRA, M. G., AMARAL JÚNIOR, A. D., GABRIEL, A. P. C. Análise dialélica de genótipos de milho doce e comum para caracteres agrônômicos e proteína total. **Horticultura Brasileira**, 23(1), p. 123-127.2005

BREWBAKER, J.L. Heterose. In: **Genética na Agricultura**. Tradução de Gurgel, J.T.A. and Vencovsky, R. p.107-131. São Paulo: Polígono. 1969.

BRIGGS, F. N., KNOWLES, P. F. (1967). **Introduction to plant breeding**. Chapman-Reinhold. Inc., USA, p. 104.

BROWN, E., KEPHART, S. Variability in pollen load: implications for reproduction and seedling vigor in a rare plant, *Silene douglasii* var. *oraria*. **International Journal of Plant Sciences**, 160(6), p. 1145-1152. 1999.

BRUCE A.B. The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. **Science** 32: 627-628. 1910.

BUENO, L. C. S., MENDES, A. N. G., CARVALHO, S. P. **Melhoramento Genético de Plantas: Princípios e Procedimentos**. 2. ed. Lavras: Editora UFLA, 2006.

CAVALLINI, A., NATALI, L. Nuclear DNA variability within *Pisum sativum* (Leguminosae): cytophotometric analyses. **Plant systematics and evolution**, 173, p.179-185. 1990.

CARVALHO, C. R., SARAIVA, L. S. An air drying technique for maize chromosomes without enzymatic maceration. **Biothecnic & Histochemistry**, 68, p. 142-145. 1993.

CEBALLOS, H. **Genética cuantitativa y fitomejoramiento**. Universidad Nacional de Colombia, Palmira. 199. 330 p.

CECCARELLI, S. Efficiency plant breeding. **Crop Science**, vol. 55, p. 1 -11. 2015

CELY, J. A. B., RODRIGUEZ, F. E., ALMARIO, C. G., MENESES, L. S. B. Genetic variability of parentals and inter and interspecific F1 populations of *Physalis peruviana* L. and *P. floridana* Rydb. **Revista Brasileira de Fruticultura**, 37(1), p.179-192. 2015.

CENTRO DE SOCIOECONOMIA E PLANEJAMENTO AGRÍCOLA - EPAGRI/CEPA. **Síntese Anual da Agricultura de Santa Catarina 2014-2015**. Disponível em: <http://docweb.epagri.sc.gov.br/website_cepa/Fruticultura/Doc_271_Fruticultura_em_Numeros_2014_15.pdf>. Acesso em 15 de janeiro de 2018.

CHATTOPADHYAY, A., PAUL, A. Studies on heterosis for different fruit quality parameters in tomato. **International Journal of Agriculture, Environment and Biotechnology**, 5(4), p. 405-410. 2012.

CHARLESWORTH, D., B. CHARLESWORTH. The evolutionary genetics of sexual systems in flowering plants. **Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences** 205, p. 513-530. 1979.

CHARLESWORTH, B., CHARLESWORTH, D., MORGAN, M. T. Genetic loads and estimates of mutation rates in highly inbred plant populations. **Nature**, 347, 380-382. 1990

- CHARLESWORTH, B., CHARLESWORTH, D. The genetic basis of inbreeding depression. **Genetics Research**, v. 74, n. 3, p. 329-340. 1999.
- CHARLESWORTH, D., WILLIS, J. H. The genetics of inbreeding depression. **Nature Reviews Genetics**, 10, p. 783-796. 2009.
- CHAVES, A.C., SCHUCH, M.W., ERIG, A.C. Estabelecimento e multiplicação *in vitro* de *Physalis peruviana* L. **Revista Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 29, p.1281 - 1287. 2006.
- CHAUTÁ-MELLIZO, A., CAMPBELL, S. A., BONILLA, M. A., THALER, J. S., POVEDA, K. Effects of natural and artificial pollination on fruit and offspring quality. **Basic and Applied Ecology**, 13, p. 524-532. 2012.
- COMAI, L. The advantages and disadvantages of being polyploid. **Nature reviews genetics**, 6(11), p. 836. 2005.
- CALIFORNIA RARE FRUIT GROWERS- CRFG. (2003). **Cape Gooseberry: Physalis peruviana** L. In: <http://www.crfg.org/pubs/ff/capegooseberry.html>; consulta: novembro 2003.
- CELY, J. A. B., RODRÍGUEZ, F. E., ALMARIO, C. G., MENESES, L. S. B. Variabilidade genética de parentais e populações F₁ inter e intraespecíficas de *Physalis peruviana* L. y *P. floridana* Rydb. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal – SP, v. 37, n. 1, p. 179 – 192. 2015.
- CRESS, C.E. Reciprocal recurrent selection and modifications in simulated populations. **Crop Science**. 7: p.561-567. 1967
- CROW J.F. 90 years ago: The beginning of hybrid maize. **Genetics** 148: p.923-928. 1998.
- DARWIN, C. (1876). **The Effects of Cross and Self Fertilization in the vegetable**. Kingdom. John Murray, London.
- DAVENPORT. Degeneration, albinism and inbreeding. **Science**, 28, p. 454 – 455. 1908.
- DHILLON, B.S., BOPPENMAIER, J., POLLMER, W.G., HERRMANN, R.G., MELCHINGER, A.E. Relationship of restriction fragment length polymorphisms among European maize inbreds with ear dry matter yield of their hybrids. **Maydica** 38, p. 245-248. 1993.
- DHOOGHE, E., VAN LAERE, K., EECKHAUT, T., LEUS, L., VAN HUYLENBROECK, J. Mitotic chromosome doubling of plant tissues *in vitro*. **Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)**, 104, p. 359-373. 2011.
- DUDLEY, J.W., SAGHAI-MAROOF, M.A., RUFENER, G.K. (1991). Molecular markers and grouping of parents in a maize breeding program. **Crop Science**, 31, p. 718-723. 1991
- EAST, E.M. Inbreeding in corn. **Rep. Conn. Agric. Exp. Stn.** p. 419-428. 1908.

EAST, E.M. Heterosis. **Genetics** 21, p. 375-397. 1936.

EDWARDS, J.W., LAMKEY, K.R. Quantitative genetics of inbreeding in a synthetic maize population. **Crop Science**, p. 1094-1104. 2002.

EPAGRI/CEPA. **Síntese Anual da Agricultura de Santa Catarina – 2013/2014**. Florianópolis: Epagri/Cepa, 2017.

FALCONER, D.S. **Introdução a genética quantitativa** (Trad. de Martinho de Almeida e Silva e José Carlos Silva. Viçosa: UFV, 1987. 279p.

FEHR, W. R. **Principles of cultivar development: Theor and technique**. New York: Macmillian Publication, v.1, 1987. 736p.

FISCHER, G. **Effect of root-zone temperature and tropical altitude on the growth, development and fruit quality of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.)**. Ph.D. thesis. Humboldt University of Berlin, Berlin. 1995.

FISCHER, G., MARTÍNEZ, O. Quality and maturity of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) in relation to fruit coloring. **Agronomía Colombiana** 16, p.35 - 39. 1999.

FISCHER, G. Crecimiento y desarrollo. En: Florez, V.J., G. Fischer y A.D. Sora (Ed.). 2000. **Producción, poscosecha y exportación de la uchuva (*Physalis peruviana* L.)**. Bogotá: Unibiblos, Universidad Nacional de Colombia, 2000. 175 p.

FISCHER, G., HERRERA, A., ALMANZA, P.J. Cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.). In: Yahia, E.M. (Ed.), **Postharvest Biology and Technology of Tropical and Subtropical Fruits**. Oxford: Woodhead Publishing, Oxford, 2011. p. 374–396.

FISCHER, G., ALMANZA-MERCHÁN, P. J., MIRANDA, D. Importancia y cultivo de la uchuva (*Physalis peruviana* L.). **Revista Brasileira de Fruticultura**, 36, p. 01-15. 2014

FRANKEL, R., GALUN, E. (2012). **Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding** (Vol. 2). Springer Science & Business Media.

FRYXELL, P. A. Mode of reproduction of higher plants. **The Botanical Review**, 23(3), p. 135-233. 1957.

FU, H., H.K. DOONER. Intraspecific violation of genetic colinearity and its implications in maize. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA** 99: p. 9573-9578. 2002.

GARZÓN-MARTÍNEZ, G. A., OSORIO-GUARÍN, J. A., DELGADILLO-DURÁN, P., MAYORGA, F., ENCISO-RODRÍGUEZ, F. E., LANDSMAN, D., BARRERO, L. S. (2015). Genetic diversity and population structure in *Physalis peruviana* and related taxa based on InDels and SNPs derived from COSII and IRG markers. **Plant gene**, 4, p. 29-37. 2015.

GEMES-JUHASZ, A., BALOGH, P., FERENCZY, A., KRISTOF, Z. Effect of optimal stage of female gametophyte and heat treatment on in vitro gynogenesis induction in cucumber (*Cucumis sativus* L.). **Plant Cell Reports**, 21, p. 105-111. 2002.

GEPTS, P. **A comparison between crop domestication, classical plant breeding, and genetic engineering**. Crop Science, v. 42, p.1780–1790. 2002.

GONÇALVES, M. C., & FRITSCHÉ-NETO, R. **Tópicos especiais de biometria no melhoramento de plantas: com exemplos numéricos e de programação no SAS®**. Visconde do Rio Branco: Suprema, 2012.

GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. **Australian journal of biological sciences**, 9(4), p. 463-493.1956.

GUPTA, S.K., ROY, S.K. The floral biology of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L. Solanaceae, India). **Indian Journal of Agricultural Science**, New Delhi, v.51, n.5, p.353-355. 1981.

HAGEMAN, R.H., R.J. LAMBERT. The use of physiological traits for corn improvement. p. 431-461. In: G.F. Sprague, J.W. Dudley (Ed.), **Corn and Corn Improvement**. 3. ed. Am. Soc. Agronomy. Madison, WI. 1988.

HAMRICK, J. L., GODT, M. J. W. Allozyme diversity in plant species. In: **Plant population genetics, breeding and genetic resources**. BROWN, A.H.D., CLEGG, M.T., KAHLER, A.L., WEIR, B.S. (Ed.) p. 43–63. 1989.

HARTMANN, H. T., KESTER, D. E. **Plant propagation: principles and practices**. Prentice-Hall. 1975

HAWKES, J. G. Solanaceae III: taxonomy, chemistry, evolution. **Royal Botanic Gardens for the Linnean Society of London**. 1991

Hedrick, P. W., Garcia-Dorado, A. Understanding inbreeding depression, purging, and genetic rescue. **Trends in ecology & evolution**, 31, p. 940-952. 2016

HEJEILE, H. Y A. IBARRA. **Colección y caracterización de los recursos genéticos de la uvilla (*Physalis peruviana* L.) en algunos municipios del sur del departamento de Nariño**. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agrícolas, Universidad de Nariño, Pasto. 123 p. 2001.

HERRERA, A. M., FISCHER, G.; CHÁCON, M. I. Agronomical evaluation of cape gosseberry (*Physalis peruviana* L.) from central and north-eastern Colombia. **Agronomía Colombiana**, 30, p. 15 -24. 2012.

HULL, F.H. Recurrent selection for specific combining ability in corn. **J. Am. Soc. Agron.** 37: p. 134-145. 1945.

HUSBAND, B. C., SCHEMSKE, D. W. (1997). The effect of inbreeding in diploid and tetraploid populations of *Epilobium angustifolium* (Onagraceae): implications for the genetic basis of inbreeding depression. **Evolution**, p. 737-746. 1997.

IPGRI (International Plant Genetic Resources Institute). Knudsen, H. **Directorio de colecciones de Germoplasma en America Latina y el Caribe**. Roma, 2000. 350 p.

KALLA, S. E., ASHMAN, T. L. The effects of pollen competition on progeny vigor in *Fragaria virginiana* (Rosaceae) depend on progeny growth environment. **International Journal of Plant Sciences**, 163, p. 335–340. 2002.

LAGOS, T., H. CRIOLLO Y C. MOSQUERA. Evaluación preliminar de cultivares de uvilla o uchuva (*Physalis peruviana* L.) para escoger materiales con base en la calidad del fruto. **Revista de Ciencias Agrícolas** 18(2): p. 82-94. 2001.

LAGOS, T.C. **Biología reproductiva, citogenética, diversidad genética y heterosis en parentales de uvilla o uchuva *Physalis peruviana* L.** (2006). 129 f. Tesis (Doctorado en Genética y Mejoramiento de Plantas) - Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Palmira, 2006.

LAGOS, T., VALLEJO, F., CRIOLLO, H. (2007). Combining ability analysis of some fruit traits of *Physalis peruviana* L. **Agronomía Colombiana**, 25(1), p. 36-46. 2007.

LAGOS, T. C., VALLEJO, F. A., CRIOLLO, H.; MUÑOZ, J. E. (2008). Biología reproductiva de la uchuva. **Acta Agronómica**, 57, p. 81 – 88. 2008.

LANDE, R., SCHEMESKE, D. W., SCHULTZ, S. T. (1994). High inbreeding depression, selective interference among loci, and the threshold selfing rate for purging recessive lethal mutations. **Evolution, San Francisco**, 48, p. 965-978. 1994.

LANDE, R., SCHEMSKE, D. W. (1985). The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. **Evolution**, 39(1), p. 24-40. 1985.

LEIVA-BRONDO, M., PROHENS, J.; NUEZ, F. Genetic analysis indicate superiority of performance of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) hybrids. **Journal of new seeds**, 56, p. 71 – 84. 2001.

LEGGE, A. P. Notes on history cultivation and uses of *Physalis peruviana* L. **Journal of the Royal Horticultural Society**, 99(7): p. 310 – 314. 1974.

LIBERATO, S. A., SÁNCHEZ-BETANCOURT, E., ARGÜELLES, J. H., GONZÁLEZ, C., NÚÑEZ, V. M., BARRERO, L. S. Citogenética de genotipos de uchuva, *Physalis peruviana* L., y *Physalis floridana* Rydb., con respuesta diferencial a *Fusarium oxysporum*. **Corpoica. Ciencia y Tecnología Agropecuaria**, v. 15, n. 1, p. 51 - 61. 2014

LIGARRETO, G., M. LOBO, A. CORREA. Recursos genéticos del género *Physalis* en Colombia. pp. 9-27. In: Fischer, G., D. Miranda, W. Piedrahita y J. Romero (Ed.). **Avances en**

cultivo, poscosecha y exportación de la uchuva (*Physalis peruviana* L.) en Colombia.

Bogotá: Unibiblos, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, 2005. 222 p.

LIMA, M. C. S., MANICA-BERTO, R., PROCATH DA SILVA, S. J., LEITZKE BETEMPS, D., DE ROSSI RUFATO, A. Custos de implantação e condução de pomar de *Physalis* na região sul do estado do Rio Grande do Sul. **Revista Ceres**, v. 56, n. 5, p. 555 – 561, set/out. 2009.

LIMA, M. C. S., ALDRIGHI GONÇALVES, M., FONSECA PINTO TOMAZ, Z., DE ROSSI RUFATO, A., FACHINELLO, J. C. Sistemas de tutoramento e épocas de transplante de *physalis*. **Ciência Rural**, v. 40, n.12, p. 2472 – 2479, dez. 2010.

LIMA, M. C. S., SEVERO, J., BRAGA DE ANDRADE, S., BORGES AFFONSO, L., VALMOR ROMBALDI, C., DE ROSSI RUFATO, A. Qualidade pós-colheita de *Physalis* sob temperatura ambiente e refrigeração. **Revista Ceres**, v. 60, n.3, p. 311- 317, mai/jun. 2013.

LITTELL R. C., MILLIKEN G. A., STROUP W. W., WOLFINGER R. D., SCHABENBERGER, O. **SAS for Mixed Models**. 2. ed. Cary, EUA: SAS Institute Inc., 2006. 815p.

LOBO-ARIAS, M. Recursos genéticos y mejoramiento de frutales andinos: una visión conceptual. **Corpoica. Ciencia y Tecnología Agropecuaria**, v. 7, n. 2. 2006

LUIS, B. M. S. ***Physalis peruviana*: ensaios de cultura *in vitro* e hibridação**. Coimbra : [s.n.], 2016. Dissertação de Mestrado em Biodiversidade e Biotecnologia Vegetal.

MABLE, B. K. Polyploidy and self-compatibility: Is there an association?. **New Phytologist** 162, p. 803-811. 2004.

MALDONADO, E., PÉREZ-CASTORENA, A.L., GARCÉS, C., MARTÍNEZ, M. Philadelphicalactones C and D and other cytotoxic compounds from *Physalis philadelphica*. **Steroids** 76, p. 724–728. 2011

MALÉCOT, G. **Identical loci and relationship. In Proceedings of the Fifth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability**, Volume 4: Biology and Problems of Health. The Regents of the University of California. 1967.

MALUF, W. R., DE MIRANDA, J. E. C., DE CAMPOS, J. P. Análise genética de um cruzamento dialélico de cultivares de tomate. I. Características referentes à produção de frutos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 17, p. 633-641. 1982

MAPA – MINISTÉRIO DA AGRICULTURA, PECUÁRIA E ABASTECIMENTO. (2017). **Serviço Nacional de Proteção de Cultivares – SNPC**. Disponível em: http://extranet.agricultura.gov.br/php/snpc/cultivarweb/cultivares_protegidas.php. Acesso: 15 dez 2017.

MARTEL, E., DE NAY, D., SILJAK-YAKOVIEV, S., BROWN, S., SARR, A. Genome size variation and basic chromosome number in pearl millet and fourteen related *Pennisetum* species. **Journal of Heredity**, 88, p. 139-143.1997.

MARTÍNEZ, F.E., J. SARMIENTO, G. FISCHER, F. JIMÉNEZ. Síntomas de deficiencia de macronutrientes y boro en plantas de uchuva (*Physalis peruviana* L.). **Agronomía Colombiana**, 27(2), p. 169-178. 2010

MELCHINGER, A.E., GUMBER, R.K. Overview of heterosis and heterotic groups in agronomic crops. pp. 29-44. In: K.R. Lamkey, J.E. Staub (Ed.), **Concepts and Breeding of Heterosis in Crop Plants**. CSSA, Madison, WI. 1998.

MCCAIN, R. Goldenberry, passionfruit & white sapote: Potential fruits for cool subtropical areas. p. 479-486. In: Janick, J. y J.E. Simon (Ed.). **New crops**. Wiley, New York, 1993.

MOLL, R.H., SALHUANA, W.S., ROBINSON, H.F. Heterosis and genetic diversity in variety crosses of maize. **Crop Science**, 2, p. 197–198. 1962

MUKANGA, M.; DERERA, J.; TONGOONA, P. (2010). Gene action and reciprocal effects for ear rot resistance in crosses derived from five tropical maize populations. **Euphytica**, v. 174, n. 2, p. 293-301.

MULCAHY, D. L., & MULCAHY, G. B. (1987). **The effects of pollen competition**. American Scientist, 75, 6.

MEDINA, E. El cultivo de la Uchuva tipo exportación. **Revista Agricultura Tropical**, 28(2): p. 55-58. 1991.

MENZEL, M. Y. The cytotaxonomy and genetics of *Physalis*. **Proceedings of the American Philosophical Society**, 95, p. 132-183. 1951

MIRANDA, D. (2004). Criterios para el establecimiento, los sistemas de cultivo, el tutorado y la poda de la uchuva. pp. 29-54. En: Fischer, G., D. Miranda, W. Piedrahita y J. Romero (eds.) **Avances en cultivo, poscosecha y exportación de la uchuva (*Physalis peruviana* L.) en Colombia**. Bogotá: Unibiblos, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, 2005. 222 p.

MOCK, J. J. Heterosis and Hybrid Seed Production in Agronomic Crops. **Crop Sci.**, 41(2), 580-580. 2001.

MUKANGA, M., DERERA, J., TONGOONA, P. Gene action and reciprocal effects for ear rot resistance in crosses derived from five tropical maize populations. **Euphytica**, v. 174, n. 2, p. 293-301. 2010.

MUNIZ, J. N. Micropropagação e aclimatização de *Physalis peruviana* e *Physalis alkekengi*. Dissertação de Mestrado. Universidade do Estado de Santa Catarina, Centro de Ciências Agroveterinárias, 2013.

NASCIMENTO, W. M., ANDRADE, K. P., FREITAS, R. A., SILVA, G. O., BOITEUX, L. S. Effects of temperature on tomato seed germination: Phenotypic variability and heterosis. **Horticultura Brasileira**, 34, p. 216-222. 2016.

NATIONAL RESEARCH COUNCIL. Lost crops of the Incas. Washington: National Academy Press, p. 241 – 251. 1989.

NOVOA, R. H., MAURICIO, B., ANTONIO, G. J., GERHARD, F. La madurez del fruto y el secado del cáliz influyen en el comportamiento poscosecha de la uchuva, almacenada a 12 C (*Physalis peruviana* L.). **Agronomía colombiana**, 24(1), p. 77-86. 2006

OLIVARES-TENORIO, M. L., DEKKER, M., VERKERK, R., VAN BOEKEL, M. A. Health-promoting compounds in cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.): Review from a supply chain perspective. **Trends in Food Science & Technology**, 57, p. 83-92. 2016.

ORDÓÑEZ-SANTOS, L. E., MARTÍNEZ-GIRÓN, J., ARIAS-JARAMILLO, M. E. Effect of ultrasound treatment on visual color, vitamin C, total phenols, and carotenoids content in Cape gooseberry juice. **Food Chemistry**. 2017.

ÖZKAN, H., TUNA, M., KILIAN, B., MORI, N., OHTA, S. Genome size variation in diploid and tetraploid wild wheats. **AoB Plants**, 2010.

PIXLEY, K.V., DHLIWAYO, T., TONGOONA, P. Improvement of maize populations by full-sib selection alone versus full-sib selection with selection during inbreeding. **Crop Science**, 46, p. 1130–1136. 2006.

POEHLMAN, J. M. **Mejoramiento genético de las cosechas**. México: Limura – Willey, 1965.

PRICE, P. W. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. **Oikos**, p. 244-251. 1991

PROHENS, J., RODRÍGUEZ-BURRUEZO, A., NUEZ, F. Breeding Andean Solanaceae fruit crop for adaptation to subtropical climates. **Acta Horticulturae**, p. 129 – 137. 2004.

PUENTE, L.A.; PINTO-MUÑOZ, S.A.; CASTRO, E.S.; CORTÉS, M. *Physalis peruviana* linnaeus, the multiple properties of a highly functional fruit: a review. **Food research International, Essex**, v. 44 , p.1733-1740. 2011.

PULGARÍN, O. **Caracterización fenotípica preliminar de 13 colecciones de uchuva (*Physalis peruviana* L.)**. Trabajo de grado de Biología. Departamento de Biología. Universidad de Antioquia, Medellín. 136 p. 1989.

QUIROS, C. (1984). Overview of the genetics and breeding of husk tomato. **Hort Science**. 19(6): p. 872–874. 1984.

RAMADAN, M. M., EL-GHORAB, A. H., & GHANEM, K. Z. Volatile compounds, antioxidants, and anticancer activities of Cape gooseberry fruit (*Physalis peruviana* L.): An in-vitro study. **Journal of The Arab Society for Medical Research**, 10(2), p. 56. 2015.

RAMAGE, R. T. Heterosis and hybrid seed production in barley. In **Heterosis** (pp. 71-93). Springer, Berlin, Heidelberg, 1983.

RAMÍREZ, F., FISCHER, G., DAVENPORT, T. L., PINZÓN, J. C. A., ULRICHS, C. Cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) phenology according to the BBCH phonological scale. **Scientia horticulturae**, 162, p. 39-42. 2013

REIF, J. C., HALLAUER, A. R., MELCHINGER, A. E. Heterosis and heterotic patterns in maize. **Maydica**, 50(3/4), 215. 2005

RICHARDSON, T. E., STEPHENSON, A. G. Effects of parentage and size of the pollen load on progeny performance in *Campanula Americana*. **Evolution**, 46(6), p. 1731-1739. 1992.

ROBLEDO-TORRES, V., RAMÍREZ-GODINA, F., FOROUGHBAKHCH-POURNAVAB, R., BENAVIDES-MENDOZA, A., HERNÁNDEZ-GUZMÁN, G., REYES-VALDÉS, M. H. Development of tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot.) autotetraploids and their chromosome and phenotypic characterization. **Breeding Science**, 61(3), 288-293. 2011.

RODRÍGUEZ, N.C, M.L. BUENO. Estudio de la diversidad citogenética de *Physalis peruviana* L. (Solanaceae). **Acta Biol. Colomb.** 11(2), p. 75-85. 2006.

RODRÍGUEZ, M., H.E. ARJONA, J.A. GALVIS. Maduración del fruto de feijoa (*Acca sellowiana* Berg) en los clones 41 (Quimba) y 8-4 a temperatura ambiente en condiciones de Bogotá. **Agron. Colomb.** 24(1), p. 68-76. 2006

RODRIGUES, F. A., DOS SANTOS PENONI, E., SOARES, J. D. R., PASQUAL, M. Caracterização do ponto de colheita de *Physalis peruviana* L. na região de Lavras-MG. **Bioscience Journal**, 28(6). 2012.

ROOD, S.B., R.I. BUZZELL, L.N. MANDER, D. PEARCE, R.P. PHARIS. Gibberellins: A phytohormonal basis for heterosis in maize. **Science** 241: p. 1216-1218. 1988.

SANTANA, G., ANGARITA, A. Regeneración adventicia de somaclones de uchuva. **Agronomía Colombiana**, Bogotá. 1999. Disponível em: <http://www.agronomia.unal.edu.co/biblioteca/public/revista/artic/Fuchuv.htm>>. Acesso em: jul de 2016.

SANTIAGUILLO, J.F.; F. MARQUEZ; A. PERIA, J.A. CUEVAS. **Importancia de los recursos filogenéticos en el tomate de cascara (*Physalis ixocarpa* Brot.)**. Publicaciones del Programa Nacional de Etnobotánica. Serie Recursos Vegetales Mesoamericanos N° 2. Universidad Autónoma de Chapingo, Mexico. 1997. 11 p.

SCHEMSKE, D. W. Breeding system and habitat effects on fitness components in three neotropical *Costus* (Zingiberaceae). **Evolution**, 37(3), 523-539. 1983.

SCHIFINO-WITTMANN, M. Polyploidy and its impact on the origin and evolution of wild and cultivated plants. **Current Agricultural Science and Technology**, v. 10, n. 2. 2012.

SCHNELL, F.W. Heterosis and inbreeding effect. Schriftenreihe des Max-Planck. **Instituts für Tierzucht und Tierernährung** p. 251-272. 1961

SHULL, G.H. The composition of a field of maize. **Am. Breed. Assoc. Rep.** 4: p. 296-301. 1908.

SHULL, G. H. **Beginnings of the heterosis concept**. In: GOWEN, J. W. (Ed. Heterosis. Ames: Iowa State Uni. Press), p. 14 – 48. 1952.

SILVA, J. G. C. (2003). Pressuposições do Modelo Estatístico: Violações, Implicações, Verificação e Remédios. In: **Estatística experimental: análise estatística de experimentos**. UFPel, Pelotas, p. 285 – 318. 2003.

SILVERTOWN, J., CHARLESWORTH, D. **Introduction to plant population biology**. John Wiley & Sons. 2009.

SIMBAQUEBA, J., SANCHEZ, P., SANCHEZ, E., ZARANTES, V. M. N., CHACON, M. I., BARRERO, L. S., MARINÑO-RAMÍREZ, L. Development and characterization of microsatellite markers for the Cape gooseberry *Physalis peruviana*. **PloS one**, 6(10), e26719. 2011

SIMMONDS, N. W. Polyploidy in plant breeding. **Span**, 23, p. 73-75. 1980.

SINHA, A. P.; YADAV, Y. P.; VERMA, S. P. Studies on the floral biology of therapy (*Physalis peruviana* L.). **Proceedings of the Bihar Academy of Agricultural Sciences**, v. 24, n. 2, p. 63 – 70. 1976.

SOLTIS, P. S., SOLTIS, D. E. Evolution of inbreeding and outcrossing in ferns and fern-allies. **Plant Species Biology** 5, p. 1-11. 1990.

SPRAGUE, G.F. Y L.A. TATUM. General versus specific combining ability in single crosses of corn. *J. Amer. Soc. Agron.* 34, p. 923-932. 1942.

SPRAGUE, G. F. Heterosis in maize: theory and practice. Heterosis. **Springer Berlin Heidelberg**, p. 47-70. 1983.

STEBBINS, G. L. **Variation and Evolution in Plants**. Columbia University Press, New York. 1950.

TAKIMOTO, T., KANBAYASHI, Y., TOYODA, T., ADACHI, Y., FURUTA, C., SUZUKI, K., MIWA, T., BANNAI, M. 4 β -hydroxywithanolide E isolated from *Physalis pruinosa* calyx decreases inflammatory responses by inhibiting the NF- κ B signaling in diabetic mouse adipose tissue. **Int. J. Obes.** 38, p. 1432–1439. 2014

TÉLLEZ, C., CASTILLO, G., CHACÓN, M. Molecular characterization of a germplasm collection of goldenberry (*Physalis peruviana* L.) native to Colombian Andes and evolution under cultivation. 2007. Disponível em: <<http://www.botany.org>>. Acesso em: mar. 2017.

THOMÁS, J. P.; ORTEGA, S., M., S. Recursos genéticos y mejoramiento de *Physalis peruviana* L.. In: Duarte, A.; Villalobos, R.; Moreno, D.A.; Gil, Á.; Ferreres, F.; García, C.; Heinzen, H.; Cesio, V.; Pássaro, C.; Osorio, J.; Londoño, J. (Ed.). **Physalis peruviana: fruta andina para el mundo: cultivo, recurso genético, agroindustria, normativa y mercado**. Madrid: Editorial Académica Española, 2014.

TREVISANI, N., SCHMIT, R., BECK, M., GUIDOLIN, A. F., COIMBRA, J. L. M. Selection of fisális populations for hibridizations, based on fruit traits. **Revista Brasileira de Fruticultura**, 38(2). 2016a.

TREVISANI, N., SCHMIT, R., DE MELO, R. C., COIMBRA, J. L. M., GUIDOLIN, A. F. Growth variation in reproductive structures of physalis populations. **Interciencia**, 41, p. 470–475. 2016b.

TRILLOS GONZÁLEZ, O., COTES TORRES, J. M., MEDINA CANO, C. I., LOBO ARIAS, M., NAVAS ARBOLEDA, A. A. Morphologic characterization of forty six accessions of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.), in Antioquia (Colombia). **Revista Brasileira de Fruticultura**, 30, p. 708-715. 2008

TRINCHERO, G.; G.O. SOIS; A.M. CERRI; F. VILELLA Y A. FRANSCHINA. Ripening-related changes in ethylene production, respiration rate and cell-wall enzyme activity in Goldenberry (*Physalis peruviana* L.) a solanaceous species. **Postharvest Biology and Technology** 16, p. 139-145. 1999.

ROBLEDO-TORRES, V., RAMÍREZ-GODINA, F., FOROUGHBAKHCH-POURNAVAB, R., BENAVIDES-MENDOZA, A., HERNÁNDEZ-GUZMÁN, G., REYES-VALDÉS, M. H. Development of tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot.) autotetraploids and their chromosome and phenotypic characterization. **Breeding Science**, 61(3), p. 288-293.2011.

RODRÍGUEZ VELÁSQUEZ, E. A. **Caracterización de aislamientos de usarium spp. obtenidos de zonas productoras de uchuva (Physalis peruviana) en Cundinamarca y Boyacá** (Doctoral dissertation, Universidad Nacional de Colombia). 2013

SOKAL, R. R, ROHLF, F. J. **Biometry: the principles and practice of statistics in biological research**. 3. ed. New York, NY: W. H. Freeman, 1995. 887p.

STEEL, R. G. D., TORRIE, J. H. **Principles and procedures of statistics**. 2. ed. New York: McGraw-Hill Book Co, 1960.

VILMORIN, R., SIMONET, M. Recherches sur le nombre des chromosomes chez les solanées. **Internatl. Kong. Vererbungswiss**, Verhandl 2: p.1520-1536. 1928.

TSAFTARIS, A.S. Molecular aspects of heterosis in plants. *Physiol. Plant.* 94: p. 362-370. 1995.

VALLEJO, C.F.A., ESTRADA, S.E.I. **Mejoramiento Genético de Plantas**. Universidad Nacional de Colombia sede Palmira. p. 219-226. 2002.

WASHBURN, J. D., BIRCHLER, J. A. Polyploids as a “model system” for the study of heterosis. **Plant reproduction**, 27, p. 1-5. 2014

WILLIAMS, W. Heterosis and the genetics of complex characters. **Nature**, 184(4685), p. 527. 1959.

WINER, B. J., BROWN, D. R., MICHELS, K. M. **Statistical principles in experimental design** (Vol. 2). New York: McGraw-Hill. 1971

WRIGHT, S. Inbreeding and homozygosis. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 19, p. 411-420. 1933.

WU, H. X., MATHESON, A. C. Reciprocal, maternal and nonmaternal effects in radiata pine diallel mating experiment on four Australia sites. **Forest genetics**, v. 8, n. 3, p. 205-212. 2001.

YAMAMOTO, K., SAKAI, K. I. On the chromosome number in some Solanaceae. **The Japanese Journal of Genetics**, 8, p. 27-33.1932.