



**UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA**

---

**Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias**

**Caracterización agromorfológica y  
diversidad genética de *Physalis  
angulata* L. (Solanaceae) de México**

Tesis

que para obtener el grado de

**Maestra en Ciencias en Biosistemática  
y Manejo de Recursos Naturales y  
Agrícolas**

Presenta

**Judith del Carmen Morales Saavedra**

Zapopan, Jalisco

Diciembre de 2018



**UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA**

---

**Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias**

**Caracterización agromorfológica y  
diversidad genética de *Physalis  
angulata* L. (Solanaceae) de México**

Tesis

que para obtener el grado de

**Maestra en Ciencias en Biosistemática  
y Manejo de Recursos Naturales y  
Agrícolas**

Presenta

**Judith del Carmen Morales Saavedra**

Directora

**Dra. Ofelia Vargas Ponce**

Zapopan, Jalisco

Diciembre de 2018



# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

## Caracterización agromorfológica y diversidad genética de *Physalis angulata* L. (Solanaceae) de México

Por

Judith del Carmen Morales Saavedra

Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos  
Naturales y Agrícolas

Aprobado por:

Dra. Ofelia Vargas Ponce  
Director de Tesis e integrante del jurado

8 nov 2018

Fecha

Dr. Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza  
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

08/Nov/2018

Fecha

Dra. Dánae Cabrera Toledo  
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

08/nov/2018

Fecha

Dra. Carla Vanessa Sánchez Hernández  
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

8/Nov/2018

Fecha

Dra. María del Pilar Zamora Tavares  
Sinodal e integrante del jurado

08/11/2018

Fecha

## **DEDICATORIA**

A mi hija Carmina N. Sánchez y a Adhaly Sánchez por su compañía, amor y apoyo incondicional. A mis padres Filiberto Morales y Teresa Saavedra por apoyarme desde lejos, están en mi mente todos los días de mi vida. A mis hermanos Andrés, Óscar, Francisco y Edgar por su peculiar forma de hacerme feliz. A Amany y Andrea. A todos ellos, las personas más importantes de mi vida, les dedico mis esfuerzos y logros obtenidos.

## AGRADECIMIENTOS

Al CONACyT por la beca de posgrado otorgada para la realización de este proyecto.

A la Universidad de Guadalajara y al Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA) por las facilidades otorgadas para mi formación académica. A la maestría BIMARENA, a la coordinadora Dra. Patricia Zarazúa y a la junta académica por permitirme ingresar al posgrado.

Al Laboratorio Nacional de Identificación y Caracterización Vegetal (LaniVeg) por el espacio y la oportunidad de realizar la parte experimental del trabajo.

A la directora del proyecto Dra. Ofelia Vargas Ponce por el esfuerzo, la paciencia (sobre todo) y el apoyo otorgado en todo momento y aspecto del trabajo, mi total admiración y cariño. A los asesores del comité, Dr. Fabián Rodríguez por el esfuerzo invertido en sus cursos y revisiones, los cuales fueron de gran ayuda no solo para el proyecto, si no para mi vida profesional. A la Dra. Dánae Cabrera por sus comentarios y aportes tan acertados y profundos, por la amistad y la confianza que ha tenido en mí, mi total admiración y cariño también. A la Dra. Carla Sánchez por ese entusiasmo contagioso por hacer investigación y a la franqueza de sus comentarios oportunos. A la Dra. Pilar Zamora por ser parte importante en mi formación desde los inicios, a la cual admiro de manera personal y profesional. A todos ellos gracias por el tiempo y esfuerzo dedicado al aporte y revisión de este trabajo.

A los compañeros de LaniVeg y de CUCBA que nos apoyaron en las diferentes etapas del proyecto, Pilar, Alejandra, Noemí, Omar, Jessica y José. A los nuevos compañeros que reanimaron mi vida social y con los que he reído tanto en la última etapa del proyecto, Karina, Oasis, Marco, Martín, Gaby y Dr. Isaacs. Gracias a todos los que participaron de alguna forma en el proyecto y en mi formación académica.

A Adhaly, por su comprensión y apoyo, por soportar mis ausencias, cansancios, distracciones, mal humor y hacerme café cuando tenía que desvelarme. Por ser parte de todo lo que hago y lo que soy.

## ÍNDICE

LISTA DE CUADROS .....	i
LISTA DE FIGURAS .....	iii
ABSTRACT .....	v
Capítulo 1 .....	1
Introducción general .....	1
Antecedentes.....	2
Diversidad genética.....	5
Objetivo general .....	6
Objetivos particulares .....	6
Hipótesis.....	6
Referencias.....	7
Capítulo 2 .....	12
Agromorphological characterization of wild and weedy populations of <i>Physalis angulata</i> in Mexico .....	12
A B S T R A C T.....	12
1. Introduction.....	12
2. Materials and methods.....	13
3. Results.....	15
4. Discussion .....	17
References .....	19
Capítulo 3 .....	21
Diversidad y estructura genética de poblaciones silvestres y arvenses de <i>Physalis angulata</i> L. (Solanaceae) de México .....	21
Resumen.....	21
Abstract .....	22
Introducción .....	23
Materiales y métodos .....	25
Resultados .....	31
Discusión .....	38

Referencias.....	46
Conclusiones generales y perspectivas.....	52

## LISTA DE CUADROS

<b>Capítulo 2</b>	<b>Página</b>
<b>Table 1.</b> Geographical data of provenance and condition of populations of <i>Physalis angulata</i> studied .....	14
<b>Table 2.</b> Descriptors used in the agromorphological characterization of <i>Physalis angulata</i> populations .....	14
<b>Table 3.</b> Pearson correlation coefficients for 13 agromorphological descriptors evaluated in <i>Physalis angulata</i> . Descriptors codes in Table 2. In bold high correlation values with $p < 0.0001$ .....	15
<b>Table 4.</b> Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) for seven agromorphological attributes in wild and weedy populations of <i>Physalis angulate</i> .....	15
<b>Table 5.</b> Average values ( $\bar{x}$ ) and variation coefficient (VC) of the attributes measured in wild and weedy populations of <i>Physalis angulata</i> .....	16
<b>Table 6.</b> Similarity percentages analysis (SIMPER) based on average Euclidean distance (AED) to determine descriptors that contribute to the pattern of resemblance within populations (wild/weedy) of <i>Physalis angulata</i> and differences between conditions. The higher-contributing descriptors cut-off percentage within population was 35% and between conditions was 65%. * Descriptors code in Table 2. In bold values with higher values of % Contribution .....	17
 <b>Capítulo 3</b>	
<b>Cuadro 1.</b> Información de las poblaciones de <i>Physalis angulata</i> y parámetros de diversidad genética calculados .....	27
<b>Cuadro 2.</b> Características de los cebadores microsatélites utilizados .....	28
<b>Cuadro 3.</b> Frecuencias de alelos nulos detectados por locus por población, con base en el método de Brookfield's (1996). En negritas se muestran las frecuencias estimadas de alelos nulos que fueron significativas ( $>0.05$ ).....	32
<b>Cuadro 4.</b> Análisis de varianza molecular (AMOVA) de 13 poblaciones de <i>Physalis angulata</i> con base en los valores de PhiPT ( $\phi$ )... ..	33
<b>Cuadro 5.</b> Valores de diferenciación entre pares de poblaciones ( $F_{st}$ , Wright (1972) en <i>Physalis angulata</i> .....	34



<b>Cuadro 6.</b> Proporción de ancestría estimada ( $q$ ) para las 13 poblaciones de <i>Physalis angulata</i> con $K= 5$ .....	34
<b>Cuadro 7.</b> Matriz de distancias genéticas de Nei (1972) ( $D$ ) entre las 14 poblaciones de <i>Physalis angulata</i> .....	36
<b>Cuadro 8.</b> Tasas estimadas de autogamia de <i>Physalis angulata</i> calculados por condición y por acervo total .....	38

## LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1	Página
<b>Figura 1.</b> Cultivo en campo experimental. Detalle de la flor y el fruto de <i>Physalis angulata</i> ....	4
<b>Capítulo 2</b>	
<b>Figure 1.</b> Principal coordinate analysis (PCoA) for seven agromorphological attributes evaluated by individual in <i>Physalis angulata</i> wild (blue) and weedy (gray) populations. Population codes as in Table 2.....	15
<b>Figure 2.</b> Principal coordinate analysis (PCoA) for the average of eight agromorphological attributes in <i>Physalis angulata</i> wild (circles) and weedy (triangles) populations. Population codes in Table 2.....	16
<b>Figure 3.</b> Patterns of grouping of 11 populations of <i>Physalis angulata</i> based on Euclidean distances and the UPGMA method. Population codes in Table 2 .....	16
<b>Capítulo 3</b>	
<b>Figura 1.</b> Ubicación geográfica de las poblaciones de <i>Physalis angulata</i> estudiadas.....	26
<b>Figura 2.</b> Estimación de grupos y estructura genética a partir del análisis bayesiano de asignación de individuos de poblaciones silvestres y arvenses de <i>Physalis angulata</i> .....	35
<b>Figura 3.</b> Diagrama de dispersión del análisis discriminante (DAPC), construido con las distancias genéticas de 14 poblaciones de <i>Physalis angulata</i> .....	37
<b>Figura 4.</b> Diagrama construido con la matriz de distancias genéticas de Nei (1972), incluyendo la población cultivada Cuqi. *Silvestres; **Arvenses; ***Cultivada .....	37

## RESUMEN

Las especies silvestres emparentadas con las cultivadas representan un acervo genético disponible para evaluar su potencial de cultivo y diversidad genética con la finalidad de incrementar las utilizadas para alimentación. El género *Physalis* (Solanaceae) incluye 90 especies, algunas tienen importancia alimenticia por sus frutos comestibles. En América, sólo *Physalis peruviana* y *P. philadelphica* son cultivadas a mayor escala. *P. angulata* se cultiva a pequeña escala en los municipios de Cuquío e Ixtlahuacán del río, Jalisco. En el occidente de México hay una arraigada tradición de recolecta de tomate de cáscara y preferencia por frutos pequeños de sabor ácido. Las características del fruto, el precio elevado de comercialización y el rendimiento similar al de la especie cultivada *P. philadelphica* hacen de *P. angulata* una especie con potencial para ser cultivada de manera extensiva en áreas tropicales. El objetivo de este estudio fue realizar una caracterización agromorfológica y evaluación de la diversidad genética de poblaciones silvestres y arvenses de *P. angulata*, que representan el área donde se consume y comercializa de manera tradicional en México. Se seleccionaron 14 poblaciones representativas del occidente de México y del área de distribución, así como una cultivada de Cuquío para comparación. Para realizar la caracterización se midieron 13 descriptores en 11 poblaciones y los datos se analizaron con métodos estadísticos multivariados. Los resultados indicaron que no existen diferencias significativas entre condición silvestre y arvense. También demostraron la existencia de variabilidad en atributos vegetativos y del fruto en ambas condiciones. Además, estos análisis mostraron que cuatro poblaciones exhiben características agronómicas similares a la población cultivada. El análisis de diversidad genética en 310 individuos de 14 poblaciones con base en 6 microsatélites, mostró que los valores de diversidad genética por población y por acervo total son bajos. Esto puede responder al sistema de apareamiento autógamo de la especie. No se identificaron diferencias en la diversidad genética entre condiciones. Los valores de estructura genética por pares de poblaciones fueron altos, indicando así que cada población responde a su historia evolutiva particular y las condiciones ecológicas en las que crecen. Los análisis de agrupamiento formaron cinco grupos, los cuales corresponden a la distribución geográfica de las poblaciones. En conclusión, estos resultados exhiben el potencial de cultivo de la especie y provén de la información necesaria para considerar a las poblaciones como línea base de nuevos cultivos.

## ABSTRACT

The wild species related to the cultivated ones represent a genetic stock available to evaluate their potential of cultivation and genetic diversity in order to increase those used for food. The genus *Physalis* (Solanaceae) includes 90 species, some of which are of nutritional importance for their edible fruits. In America, only *Physalis peruviana* and *P. philadelphica* are cultivated on a larger scale. *P. angulata* is grown on a small scale in the municipalities of Cuquío and Ixtlahuacán del Río, Jalisco. In western Mexico there is a deep-rooted tradition of harvesting husk tomatoes and preference for small, acid-tasting fruits. The characteristics of the fruit, the high price of commercialization, and the yield, similar to that of the cultivated species *P. philadelphica*, make *P. angulata* a species with potential to be cultivated extensively in tropical areas. The objective of this study was to perform an agromorphological characterization and evaluation of the genetic diversity of wild and weedy populations of *P. angulata*, which represent the area where it is consumed and commercialized traditionally in Mexico. Fourteen populations were selected, these represent the western Mexico, the natural distribution area of this species, as well as one cultivated from Cuquío for comparison. To carry out the characterization, 13 descriptors were measured in 11 populations and the data were analyzed with multivariate statistical methods. The results indicated that there are no significant differences between wild and weedy conditions. They also demonstrated the existence of variability in vegetative attributes and fruit in both conditions. In addition, these analyzes showed that four populations exhibit similar agronomic characteristics to the cultivated population. The analysis of genetic diversity in 310 individuals of 14 populations based on 6 microsatellites, showed that the values of genetic diversity by population and by total stock are low. This may respond to the autogamous mating system of the species. No differences in genetic diversity between conditions were identified. The values of genetic structure by pairs of populations were high, indicating that each population responds to its particular evolutionary history and the ecological conditions in which they grow. The grouping analyzes formed five groups, which correspond to the geographical distribution of the populations. In conclusion, these results show the potential of cultivation of the species and provide the necessary information to consider the populations as a baseline of new crop

## Capítulo 1

### Introducción general

#### *Cultivo y aprovechamiento de plantas silvestres*

En la actualidad, la seguridad alimentaria es un problema mundial. Se prevé que la demanda de alimentos para el 2050 incremente un 60% con respecto a la demanda del 2006 (casi 1000 millones de toneladas de cereales), impulsada por el crecimiento demográfico y la rápida urbanización (FAO 1996). En sólo unas decenas de especies vegetales se basa la alimentación mundial (Gepts 2004, Olsen y Wendel 2013). Este número reducido de especies exige, por un lado, mantener cultivos de alto rendimiento y por otro incrementar el número de especies cultivadas para mejorar la calidad alimentaria (Ericksen *et al.* 2009, Mayes *et al.* 2011). En este contexto, las especies silvestres representan un acervo genético disponible para evaluar su potencial de cultivo y su rendimiento. Muchas plantas silvestres se aprovechan *in situ* y algunas de ellas se cultivan de manera local (Doebley *et al.* 2006); éstas presentan características que las pueden llevar a ser cultivos importantes. Solanaceae es una familia que ejemplifica este gradiente de cultivo y aprovechamiento. Incluye especies que son cultivos de importancia mundial, como la papa (*Solanum tuberosum* L.), el jitomate (*Solanum lycopersicon* L.), el tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) y el chile (*Capsicum annum* L.). Otras son cultivos de importancia nacional o regional, como el Lulo (*Solanum quitoense* Lam.), el pepino (*Solanum muricatum* Aiton) y la uchuva (*Physalis peruviana* L.) en Colombia, así como el Tomate verde (*Physalis philadelphica* L.) y el tomate milpero (*P. angulata* L.) en México.

#### *Aprovechamiento de especies del género Physalis*

*Physalis* contiene especies de importancia ecológica, económica y cultural. En México, el centro de diversificación, crecen 70 especies (D'Arcy 1991, Martínez *et al.* 2016) cubriendo un amplio intervalo ecológico ubicándose desde dunas costeras hasta bosques templados en altitudes cercanas a los 4000 m (Vargas *et al.* 2003, Martínez *et al.* 2017). En el territorio mexicano los frutos de 17 especies silvestres de *Physalis* se aprovechan *in situ* (Martínez 1998, Santiaguillo y Blas 2009, Vargas *et al.* 2016). Algunas especies se desarrollan como arvenses dentro de la milpa o en áreas con manejo antrópico; sus frutos, conocidos como

tomate, tomatillo y tomate milpero, son recolectados para consumo familiar y venta local (ej. *P. angulata* L., *P. cordata* Mill., *P. philadelphica* Lam. y *P. pubescens* Lag.). Esta es una tradición arraigada en el pueblo mexicano (Montes y Aguirre 1994). Un ensayo de cultivo en especies silvestres de tomate (Valdivia *et al.* 2016) evidenció la contribución que éstas pueden tener a la diversificación de cultivos para la alimentación. Sólo *P. philadelphica* y *P. angulata* se cultivan comercialmente, la primera de manera extensiva en casi todo México y la segunda en la región occidente, en el centro de Jalisco (Zamora-Tavares *et al.* 2015, Vargas-Ponce *et al.* 2016). El número de especies aprovechadas es reducido en relación a la riqueza del género.

### **Antecedentes**

De particular interés para este estudio es *Physalis angulata*, una herbácea anual, autógama, que se distribuye desde el sureste de EUA en Norteamérica hasta Uruguay en Sudamérica. En México se le encuentra desde Baja California y Durango en el norte, hasta Campeche y Chiapas en el sureste (Nee 1986, Vargas *et al.* 2003). Habita en lugares soleados, áreas abiertas del bosque tropical caducifolio y márgenes del bosque de pino-encino. Es frecuente en pastizales y como arvense en áreas agrícolas. Los frutos de esta especie se recolectan para alimento en Brasil, Colombia, Perú y México (Ligarreto *et al.* 2005, Rengifo y Vargas 2013, Zamora-Tavares *et al.* 2015). En este último país, tiene una antigüedad estimada de 25 años de cultivo para venta regional (Vargas *et al.* 2016). Se cultiva mayormente en el ciclo primavera-verano, en los municipios de Cuquío e Ixtlahuacán del río, Jalisco (Vargas-Ponce *et al.* 2016) y en menor proporción en el ciclo otoño-invierno. La planta es erecta, tiene un dosel compacto y produce numerosos frutos (un promedio de 1339 frutos por planta, Valdivia *et al.* 2016), que alcanzan los 20 mm de diámetro bajo cultivo, con mesocarpo firme y de sabor ácido. Estas características son de interés comercial para los productores de la región, debido a que en el occidente de México hay una preferencia de consumo de frutos similares a los tomates milperos. Su valor a la venta, supera 3 veces el precio del tomate cultivado, *P. philadelphica* (Montes-Hernández 1991, Zamora-Tavares *et al.* 2015). El rendimiento de *P. angulata* oscila entre 8 y 12 ton/ha<sup>-1</sup> (Valdivia *et al.* 2015) ligeramente menor al rendimiento de *P. philadelphica* que en promedio produce 12 ton/ha<sup>-1</sup>, de la cual se ha señalado un potencial para alcanzar hasta 40 ton/ha (Peña y Santiaguillo 1999, Peña 2001) y con manejo especializado de riego hasta los 63.36 ton/ha (López-López *et al.* 2009).

En algunos países de América, Sudáfrica y Asia, la importancia de *P. angulata* radica en sus propiedades fitoquímicas, farmacológicas y nutraceuticas. La revisión de Rengifo y Vargas (2013) informa de los usos tradicionales y la importancia de sus componentes químicos. Para obtener extractos e infusiones con actividad medicinal se utilizan los frutos, hojas, tallos y raíces (Mahalakshmi y Navadini 2014). Las fisalinas que presenta se relacionan con actividades de inmunosupresión (Pinto *et al.* 2016) e inmunoregulación (Da Silva *et al.* 2014). También se ha reportado actividad antibacterial (De Rivera *et al.* 2015), anti-inflamatoria (Yan-Jun *et al.* 2017) y actividad biológica contra leishmaniasis (Da Silva *et al.* 2015) y cáncer de próstata (Reyes-Reyes *et al.* 2012). Estudios de caracterización fisicoquímica se han enfocado en witanóidos y su efecto citotóxico (Sun *et al.* 2017), lactonas y flavonoides (Pinto *et al.* 2016). La composición fenólica y propiedades antioxidantes, se han utilizado para evaluar su potencial como indicadores químicos de calidad para plantas medicinales (Cobaleda-Velazco *et al.* 2017). La importancia de *P. angulata* y usos alternativos es evidente.

### **Caracterización agromorfológica**

La caracterización en plantas de importancia agrícola está dirigida a analizar la variación de los atributos de una especie (Aramendiz *et al.* 2006). Los atributos particulares identificados se denominan descriptores (Hernández 2002). Estos pueden ser morfológicos, agronómicos, fisiológicos, fisicoquímicos y genéticos, entre otros. Para especies cultivadas de importancia mundial y los parientes silvestres relacionados se han identificado y evaluado descriptores exclusivos (FAO 1996, Aramendiz *et al.* 2006, Navarro *et al.* 2010, Herrera *et al.* 2011), que permiten distinguir y discriminar cultivares y variedades cercanas. Para realizar la caracterización de especies silvestres con potencial de cultivo, se recomienda el uso de descriptores utilizados en especies cercanas (Barretta y Rivas 2001). En *P. peruviana*, por ser la especie de tomate con mayor exportación, se han conducido varios estudios para caracterizar los genotipos y materiales de varias poblaciones en su área de distribución (Trillos *et al.* 2008, Morillo *et al.* 2011, Herrera *et al.* 2011, 2012, Panayotov 2016), evaluando descriptores relacionados con el rendimiento y la calidad del fruto (Herrera *et al.* 2012). Los estudios de caracterización de *Physalis* en México, se han enfocado mayormente en *P. philadelphica* (Mulato y Peña 2007, Peña-Lomelí *et al.* 2011). Otros trabajos evalúan diferentes características del cultivo, como el desempeño agronómico de diferentes

variedades (Peña-Lomelí *et al.* 2014) la respuesta a diferentes métodos de riego (López-López *et al.* 2009) y calidad del fruto en genotipos tetraploides (Robledo-Torres *et al.* 2011, Jiménez-Santana *et al.* 2012). En estos estudios, se midieron atributos de interés comercial como tamaño de fruto, número de frutos por planta y producción por hectárea. Peña-Lomelí *et al.* (2011) en el “Manual Gráfico para la Descripción de Variedades de Tomate de Cáscara” seleccionaron 49 características para la descripción varietal de *P. philadelphica*.



**Figura 1.** Cultivo en campo experimental. Detalle de la flor y el fruto de *Physalis angulata*

Recientemente, Valdivia *et al.* (2015) hicieron una caracterización morfo-agronómica y evaluación productiva de tres especies silvestres de *Physalis* (*P. acutifolia* L., *P. chenopodifolia* Lam. y *P. pubescens* L.) empleando a *P. angulata* como testigo del experimento. Su estudio identificó ocho descriptores que pueden ser utilizados para la caracterización de *Physalis*, esto son diámetro máximo del tallo (MSD), área del dosel a los 120 días (Ca120), diámetro ecuatorial del fruto (DEF), número promedio de frutos por planta (NFP), tamaño promedio del fruto (AFW), periodo de germinación (PG), porcentaje de germinación (%G) y producción por hectárea (Pha). También se evaluaron atributos de calidad del fruto como peso, firmeza, sólidos solubles totales y acidez titulable (pH). Como resultado, destacan que todas las especies evaluadas, incluido el control *P. angulata*, tienen un alto potencial de cultivo, frutos de alta calidad y un rendimiento cercano al observado en *P. philadelphica*.

Los parientes silvestres de los cultivos poseen rasgos que los pueden llevar a ser cultivados a gran escala. El primer paso para lograr este objetivo es identificar esos rasgos de interés; estos pueden ser genéticos, agronómicos, morfológicos, nutricionales, culturales y



económicos (Mayes *et al.* 2012). Los rasgos o atributos de interés de *Physalis angulata* radican en su ciclo de vida anual, en la planta de altura media y de forma vertical, área de dosel pequeña que facilita su cultivo y cosecha (Figura 1). Un atributo de gran importancia para los productores es que esta especie produce una gran cantidad de frutos de tamaño de medio a pequeño (1-1.5 cm de diámetro), similar a los materiales milperos de *P. philadelphica*. Además su alto valor comercial en mercados locales puede alcanzar hasta siete veces el precio del tomate de gran tamaño (*P. philadelphica*), que es comercializado en todo el país (Vargas-Ponce *et al.* 2015).

### **Diversidad genética**

Debido a que los marcadores morfológicos pueden manifestar plasticidad debido a la influencia del ambiente (Gresta *et al.* 2016), se han desarrollado marcadores basados en el ADN y secuencias de ADN que permiten detectar y evaluar la diversidad genética. A nivel de poblaciones los que se emplean con mayor frecuencia son los microsatélites (SSR), regiones entre microsatélites (ISSR) y Fragmentos amplificados de longitud polimórfica (AFLP's). Los estudios de diversidad genética en el género *Physalis* son escasos. La variación de *P. peruviana* se analizó en una muestra de 85 accesiones con 15 SSR (Chacon *et al.* 2016). En *P. philadelphica* se comparó la diversidad genética de nueve poblaciones con diferente grado de manejo (silvestre, arvense y cultivada) con tres marcadores ISSR (Zamora-Tavares *et al.* 2015). Recientemente, la diversidad nucleotídica de esta misma especie se evaluó en 190 muestras (Labate *et al.* 2014). Como resultado general se identifica que los valores de diversidad genética en las especies de *Physalis* son altos. No obstante, para *P. angulata* no se ha realizado ningún análisis de diversidad que incluya gran parte del acervo silvestre. Resulta relevante evaluar la diversidad morfológica, genética y productiva de esta especie debido a su potencial productivo y a su importancia como fuente de interés nutricional y farmacéutico. En conjunto, los marcadores morfológicos y genéticos permiten identificar características de importancia comercial y agronómica, así como genotipos sobresalientes en estos atributos de interés (Hidalgo 2003, Navarro *et al.* 2010).

## **Objetivo general**

Evaluar la diversidad genética, morfológica y potencial agronómico de poblaciones silvestres y arvenses de *P. angulata* que representan el área donde se consume y comercializa de manera tradicional en México.

## **Objetivos particulares**

- 1) Realizar la caracterización agromorfológica de poblaciones silvestres y arvenses de *P. angulata*.
- 2) Determinar si existen diferencias entre ambas condiciones.
- 3) Identificar poblaciones con atributos agronómicos sobresalientes.
- 4) Evaluar la diversidad, estructura y relaciones genéticas de poblaciones silvestres y arvenses de *P. angulata*.
- 5) Comparar los valores de diversidad entre condiciones silvestre y arvense.
- 6) Calcular las tasas de autofecundación de los acervos por condición y para el total de las poblaciones.
- 7) Identificar a las poblaciones con valores altos de diversidad genética.

## **Hipótesis**

I. Los rasgos diagnósticos para la determinación taxonómica de *Physalis angulata* son constantes y exhiben escasa variación. No obstante, a nivel de población se plantea la hipótesis de que existe variación en algunos atributos morfológicos, como el hábito de crecimiento y la talla, y en atributos de interés agronómico como número y diámetro del fruto lo que puede deberse a diferencias en las condiciones ambientales donde crecen las poblaciones, así como a diferencias en su base genética. Por lo anterior, también se espera que algunas poblaciones tengan mayor potencial agronómico que otras (mayor rendimiento por hectárea).

II. Las plantas arvenses generalmente se consideran malezas que compiten con las plantas domesticadas cultivadas por los recursos como nutrientes, luz y agua. Se ha señalado que esta competencia favorece el desarrollo de individuos arvenses adaptados al uso más eficiente de estos recursos. En consecuencia, se espera que las poblaciones arvenses de *Physalis angulata* exhiban mejores características agronómicas como precocidad en el tiempo de germinación (mayor velocidad de germinación), rápido establecimiento de la

planta, mayor cantidad de frutos y de diámetro mayor que los que exhiben las poblaciones silvestres, las cuales no están sometidas a la misma presión de competencia. Por ello, se hipotetiza que existen diferencias en atributos agromorfológicos entre poblaciones silvestres y arvenses de *Physalis angulata*.

III. Por otro lado, dado que *Physalis angulata* es autocompatible, se espera que las poblaciones presenten una diversidad genética moderada. En contraste, el acervo total de la especie exhibirá valores altos de diversidad debido a la distribución discontinua de sus poblaciones y a que en cada una de ellas actúan localmente diversas fuerzas evolutivas. Por las mismas razones, se espera que exista diferenciación entre pares de poblaciones y no en los acervos por condición.

IV. Se plantea la hipótesis de que no existe estructura genética y diferencias entre los valores de diversidad entre los acervos silvestres y arvenses, ya que las poblaciones no han sido sometidas a ninguna presión de selección dirigida y fomento por parte de las personas que las colectan y aprovechan.

V. El sistema de apareamiento de las especies influye en los valores de estructura de las poblaciones, es por ello que se espera que exista estructura genética entre pares de poblaciones y que los valores de las tasas de autofecundación sean de moderados a altos, debido a la autocompatibilidad observada en la especie.

VI. Por lo anterior, se espera que de manera natural algunas poblaciones exhiban valores de diversidad más altos que otras.

## Referencias

- Aramendiz, H., J.R. Robles, C.E. Cardona, J.D. Llano y E.A. Arzuaga. 2006. Caracterización morfológica de la berenjena (*Solanum melongena* L.). *Temas Agrarios* 11: 5-14.
- Barretta, A., Rivas, M., 2001. Caracterización y evaluación de recursos fitogenéticos. In: A. Barretta and M. Rivas, *Estrategia en recursos fitogenéticos para los países del Cono Sur*. PROCISUR. Uruguay 144 p.
- Chacón, S., Isabel, M., Sánchez, Y. D. P., Barrero, M., Stella, L. (2016). Genetic structure of a Colombian cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) collection by means of microsatellite markers. *Agronomía Colombiana* 34(1), 5-16.

- Cobaleda-Velasco, M., Alanis-Bañuelos, R. E., Almaraz-Abarca, N., Rojas-López, M., González-Valdez, L. S., Ávila-Reyes, J. A., y Rodrigo, S. 2017. Phenolic profiles and antioxidant properties of *Physalis angulata* L. as quality indicators. *Journal of Pharmacy and Pharmacognosy Research* 5(2), 114-128.
- D'Arcy, W. G. 1991. The Solanaceae since 1976, with Review of its Biogeography. En: J. G. Hawkes, R.N. Lester, M. Nee y N. Estrada (eds.) *Solanaceae III: Taxonomy, Chemistry and Evolution*. Royal Botanical Garden, Kew Pp. 75-138.
- Da Silva M. J. B., D Rodrigues A. P., S. Farías, L. H., P.Hage, A. A., Do Nascimento, M. J. L., O Silva, E. 20014. *Physalis angulata* induces *in vitro* differentiation of murine bone marrow cells into macrophages. *Biomedical Central Cell Biology* 15:37  
<https://doi.org/10.1186/1471-2121-15-37>
- De Rivera, Y.C., Ocampo, J.P., Castro, D.C., Franco, L.A., 2015. Antibacterial activity of *Physalis angulata* L., *Merremia umbellata* L., and *Cryptostegia grandiflora* Roxb. Ex R.Br. medicinal plants of the Colombian Northern Coast. *Orient. Pharmacology Experimental Medicine* 15(1), 95-102.
- Doebley, J.F., B.S. Gaut y B.D. Smith. 2006. The Molecular Genetics of Crop Domestication. *Cell* 127: 1309-1321.
- Ericksen, P.J., Ingram, J.S., Liverman, D.M., 2009. Food security and global environmental change: emerging challenges. *Environmental Science and Policy* 12(4): 373-377.
- FAO. 1996. The state of the world's plant genetic resources for food and agriculture. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome 510 p.
- Gepts, P. 2004. Crop Domestication as a Long-term Selection Experiment. *Plant Breeding Reviews* 24(2): 1-44.
- Gresta, F., Mercati, F., Santonoceto, C., Abenavoli, M. R., Ceravolo, G., Araniti, F., ... y Sunseri, F. 2016. Morpho-agronomic and AFLP characterization to explore guar (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) genotypes for the Mediterranean environment. *Industrial Crops and Products* 86, 23-30.
- Hernández, J.M. 2002. Glosario de términos útiles para el manejo de los recursos fitogenéticos. Nidia Priscila Henríquez (comp.), 1° ed., REMERFI. San Salvador, El Salvador 80 p.
- Herrera, A., Ortíz, J., Fischer, G., Chacón, M.I., 2011. Behavior in yield and quality of 54 Cape Gooseberry (*Physalis peruviana* L.) accessions from north-eastern Colombia.

- Agronomía Colombiana 29 (2), 189-196.
- Herrera, A.M., Fischer, G., Chacón, M.I., 2012. Agronomical evaluation of cape gooseberries (*Physalis peruviana* L.) from central and north-eastern Colombia. *Agronomía Colombiana* 30: 15-24.
- Hidalgo, R. 2003. Variabilidad genética y caracterización de especies vegetales. En: Análisis estadístico de datos de caracterización morfológica de recursos fitogenéticos. Boletín técnico núm. 8, Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos (IPGRI), Cali, Colombia Pp. 2-26.
- Jiménez-Santana, E., Robledo, V., Benavides, A., Ramírez, F., Ramírez, H., de la Cruz, E. 2012. Calidad del fruto de genotipos tetraploides de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Universidad y Ciencia, Trópico Húmedo* 28: 153-161.
- Labate, J. A., Robertson, L. D. (2015). Nucleotide diversity estimates of tomatillo (*Physalis philadelphica*) accessions including nine new inbred lines. *Molecular Breeding* 35(4), 106.
- Ligarreto, G., Lobo M., Correa A. 2005. Recursos genéticos del género *Physalis* en Colombia. In Fischer G, Miranda D, Piedrahita W, Romero J. Avances en cultivo, poscosecha y exportación de la uchuva (*Physalis peruviana* L.) en Colombia. Unibiblos, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá 9-27.
- López-López, R., Arteaga-Ramírez, R., Vázquez-Peña, M. A., López-Cruz, I. L., y Sánchez-Cohen, I. 2009. Producción de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) basado en láminas de riego y acolchado plástico. *Revista Chapingo. Serie horticultura* 15(1), 83-89.
- Mahalakshmi, A. M., Nivadani, R. B. 2014. *Physalis angulata* L: An Ethanopharmacological Review. *Indo American Journal of Pharmaceutical Research* 4(3).
- Martínez, M. 1998. Revisión de *Physalis* Sección Epeteiorhiza (Solanaceae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Botánica* 69: 71-117.
- Martínez, M., Vargas-Ponce, O., Rodríguez, A., Chiang, F., Ocegueda, S. 2017. The Solanaceae Family in Mexico. *Botanical Sciences* 95: 1-15.
- Mayes, S., Massawe, F.J., Alderson, P.G., Roberts, J.A., Azam-Ali, S.N., Hermann, M., 2011. The potential for underutilized crops to improve security of food production. *Journal of experimental botany* 63(3): 1075-1079.

- Motlhaodi, T., Geleta, M., Chite, S., Fatih, M., Ortiz, R., & Bryngelsson, T. 2017. Genetic diversity in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] germplasm from Southern Africa as revealed by microsatellite markers and agro-morphological traits. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 64(3), 599-610.
- Montes-HernándezPeña, S., Aguirre-Rivera, J.R., García-Moya, E., González-Cossio, F.V., 1991. Algunos efectos de la domesticación sobre la morfología del tomate (*Physalis philadelphica*). *Agrociencia* 2:7–26
- Morillo, A.T., Villota, D., Lagos, T.C., Ordóñez, H.R., 2011. Morphological and molecular characterization of 18 introductions of Cape Gooseberry *Physalis peruviana* L. collection of the University of Nariño. *Revista de Agronomía* 64:6043-6053.
- Mulato-Brito, J., Peña-Lomelí, A., 2007. Germplasm evaluation of tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot.) cropped under Ontario, Canada and Chapingo, Mexico environmental conditions. *Veget Crops Research Bulletin* 66:117–127.
- Navarro, C., L.C. Bolaños y T.C. Lagos. 2010. Caracterización morfoagronómica y molecular de 19 genotipos de papa guata y chaucha (*Solanum tuberosum* L. y *Solanum phureja* Juz et Buk) cultivados en el departamento de Nariño. *Revista de Agronomía* 27: 27-39.
- Olsen, K.M. y J.F. Wendel. 2013. A Bountiful Harvest: Genomic Insights into Crop Domestication Phenotypes. *Annual Review of Plant Biology* 64: 47-70.
- Panayotov, N., 2016. Comparative evaluation by morphological behaviors and productivity on different genotype of cape gooseberry (*Physalis peruviana*). *Agriculture & Food* 4: 115-121
- Peña-Lomelí, A., N. Magaña, S. Montes, J. Sánchez, J. Santiaguillo, O. Grimaldo y A. Contreras. 2011. Manual Gráfico para la Descripción Varietal de Tomate de Cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot ex Horm). Universidad de Chapingo, México. 87 p.
- Peña-Lomelí, A., Ponce-Valerio, J. J., Sánchez-del-Castillo, F., y Magaña-Lira, N. 2014. Desempeño agronómico de variedades de tomate de cáscara en invernadero y campo abierto. *Revista fitotecnia mexicana* 37(4), 381-391.
- Pinto, L., Cássio, S., Villareal, A. G., Vannier-Santos, M., de Souza, C., Ribeiro, I., Tomassini, T., Galvao-Castro, B., Soares, M., Grassi, M., 2016. Physalin F, a seco-steroid from *Physalis angulata* L., has immunosuppressive activity in peripheral blood mononuclear cells from patients with HTLV1-associated myelopathy. *Biomedicine*

and pharmacotherapy 79: 129-134.

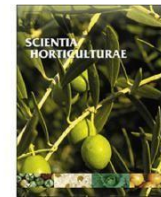
- Rengifo, S.E., Vargas, A.G., 2013. *Physalis angulata* L. (Bolsa Mullaca): A review of its traditional uses, chemistry and pharmacology. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* 12: 431-445.
- Reyes-Reyes, E. M., Jin, Z., Vaisberg, A. J., Hammond, G.B., Bates, P. J., 2012. Physangulidine A, a withanolide from *Physalis angulata*, perturbs the cell cycle and induces cell death by apoptosis in prostate cancer cells. *Journal of natural products*. 76(1): 2-7.
- Robledo-Torres, V., Ramírez-Godina, F., Foroughbakhch-Pournavab, R., Benavides-Mendoza, A., Hernández-Guzmán, G., & Reyes-Valdés, M. H. 2011. Development of tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot.) autotetraploids and their chromosome and phenotypic characterization. *Breeding Science* 61(3), 288-293.
- Santiaguillo, F.J., Blas, S., 2009. Aprovechamiento tradicional de las especies de *Physalis* en México. *Geografía Agrícola* 43: 81-86.
- Sun, C. P., Nie, X. F., Kang, N., Zhao, F., Chen, L. X., y Qiu, F. 2017. A new phenol glycoside from *Physalis angulata*. *Natural product research* 31(9). 1059-1065.
- Trillos, O., Cotes, J., Medina, C., Lobo, M., & Navas, A. 2008. Caracterización morfológica de cuarenta y seis accesiones de uchuva (*Physalis peruviana* L.). Antioquia (Colombia). *Revista Brasileira de Fruticultura* 30(3), 708-715.
- Valdivia-Mares, L.E., Rodríguez Zaragoza, F.A., Sánchez González, J.J., Vargas-Ponce, O., 2016. Phenology, agronomic and nutritional potential of three wild husk tomato species (*Physalis*, Solanaceae) from Mexico. *Scientia Horticulturae* 200: 83-94.
- Vargas-Ponce, O., Sánchez-Martínez, J., Zamora-Tavares, M.P., Valdivia-Mares, L.E. 2016. Traditional management and small-scale crop of *Physalis angulata* in Western Mexico. *Genetic Resource and Crop Evolution* 63: 1383-1395.
- Yang, Y. J., Yi, L., Wang, Q., Xie, B. B., Dong, Y., y Sha, C. W. 2017. Anti-inflammatory effects of physalin e from *physalis angulata* on lipopolysaccharide-stimulated raw 264.7 cells through inhibition of nf-kb pathway. *Immunopharmacology and immunotoxicology* 39(2), 74-79.
- Zamora-Tavares, M.P., Vargas-Ponce, O., Sánchez, J., Cabrera-Toledo, D., 2015. Diversity and genetic structure of husk tomatoes (*Physalis philadelphica* Lam.) in Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 62: 141-162.



Contents lists available at ScienceDirect

Scientia Horticulturae

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/scihorti](http://www.elsevier.com/locate/scihorti)



## Agromorphological characterization of wild and weedy populations of *Physalis angulata* in Mexico

Judith del Carmen Morales Saavedra<sup>a</sup>, Fabián A. Rodríguez Zaragoza<sup>b</sup>, Dánae Cabrera Toledo<sup>a</sup>, Carla Vanessa Sánchez Hernández<sup>c</sup>, Ofelia Vargas-Ponce<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Depto. Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Km 15.5 Carr. Guadalajara-Nogales, Nextipac, Zapopan, Jalisco, CP 44100, Mexico

<sup>b</sup> Depto. Ecología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Km 15.5 Carr. Guadalajara-Nogales, Zapopan, Jalisco, Mexico

<sup>c</sup> Depto. Producción agrícola, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Km 15.5 Carr. Guadalajara-Nogales, Zapopan, Jalisco, Mexico

### ARTICLE INFO

#### Key words:

Annual crops

Fruit

Germlasm variability

Horticulture

Husk tomatoes

Solanaceae

### ABSTRACT

Some species of *Physalis* develop fruits that are appreciated as fruit and as culinary ingredients. Only *Physalis peruviana* and *Physalis philadelphica* are grown on a larger scale in America. *Physalis angulata* is grown on a small scale in Jalisco, Mexico. It is a wild species with extensive cultivation potential in tropical areas and a model of wide interest due to its phytochemical, pharmacological, and nutraceutical properties. The objectives of this study were to carry out the agromorphological characterization of wild and weedy populations of *P. angulata*, to determine if differences exist between both conditions, and to identify populations with outstanding agronomic attributes. Eleven populations were selected that represent the area of Mexico where this species is traditionally cultivated and consumed. A cultivated population was also used for comparison. The characterization was done with 13 descriptors and multivariate methods. A nested PERMANOVA indicated that no significant differences exist between the wild and weedy condition. The classification and ordination analyses confirmed that the condition does not determine the patterns of variation, nor does it explain the formation of the two groups identified. These analyses also demonstrated the variability in the vegetative attributes and fruit in both conditions. In addition, these analyses showed that four populations exhibit similar agronomic characteristics — a greater number of fruits per plant, of larger size (> 14 mm) and more weight (> 1.5 g), greater precocity (germination 4–7 days), and higher germination percentage (> 95%)— to the cultivated populations. The production per hectare estimated for these populations (11–14 and up to 28 t ha<sup>-1</sup>) is similar to that recorded for other wild tomato species and slightly lower than that of *P. philadelphica*. Due to their agronomic attributes, these populations can be part of a core collection for a breeding program. The genetic basis of *P. angulata* is wide and allows the agronomic evaluation and response to nutrition trials of outstanding genotypes, which will favor greater production.

### Corresponding autor.

E-mail address: [ofelia.vargas@academicos.udg.mx](mailto:ofelia.vargas@academicos.udg.mx) (O. Vargas-Ponce).

### 1. Introduction

*Physalis* (Solanaceae) includes 90 species native to America, and the greatest richness is concentrated in Mexico, which hosts 65 species (Martínez et al., 2017). Some *Physalis* species are nutritionally important because of their edible fruits (Puente et al., 2011; Zamora-Tavares et al., 2015). These fruits can be sweet or sour, are consumed in fresh and are used as raw to make jams, sauces, and dishes (Santiaguillo and Blas, 2009; Vargas-Ponce et al., 2016). Sixteen wild species are used in situ for family consumption of the fruit and for medicinal uses

(Santiaguillo and Blas, 2009; Vargas-Ponce et al., 2016). Only two species are cultivated on a larger scale in traditional and intensive agroecosystems: *Physalis peruviana*, commercially important for its sweet fruit with high nutritional and antioxidant contents (Eken et al., 2014; Puente et al., 2011; Ramadan, 2011), is grown in South America and in Africa as an introduced species (Herrera et al., 2011); *Physalis philadelphica* is grown in Guatemala and Nicaragua (López et al., 2009; Samuels, 2009) and extensively in Mexico, for national consumption (Peña-Lomelí et al., 2001; Zamora-Tavares et al., 2015).

*Physalis angulata* is grown on a small scale (plots < 1 ha) in the



municipalities of Cuquío and Ixtlahuacán del Río, Jalisco (Vargas-Ponce et al., 2016). This region of western Mexico (including Michoacán) has a deep-rooted cultural tradition of harvesting husk tomatoes and a preference for small, acidic, and aromatic fruits (Zamora-Tavares et al., 2015). The producer sells the fruits from the crop in bulk (kilograms) directly in local markets and also to intermediaries who sell to the central supply of Guadalajara (Vargas-Ponce et al., 2016). Even though yields (average  $8 \text{ t ha}^{-1}$ , Valdivia et al., 2016) are slightly lower than that of *P. philadelphica* ( $15.80 \text{ t ha}^{-1}$ , SIAP, 2017), the price is up to five times higher, making *P. angulata* a potential species for extensive cultivation in tropical areas (Vargas-Ponce et al., 2016). In addition, *P. angulata* is a model of wide interest for its phytochemical, pharmacological, and nutraceutical properties (Rengifo and Vargas, 2013). Its phytochemical compounds are related to immunosuppression activity (Pinto et al., 2016), immunoregulation (Da Silva et al., 2014), anti-bacterial activity (De Rivera et al., 2015), biological activity against leishmaniasis (Da Silva et al., 2015), and biological activity against prostate cancer (Reyes-Reyes et al., 2012).

Currently, the few domesticated species used for human consumption require maintenance of high-yield crops, with the need to increase the number of species cultivated (Erickson et al., 2009; Mayes et al., 2011; Vincent et al., 2013). The wild species that are related to the cultivated species represent a genetic pool available for evaluations of the crop and its yield potential. In the agricultural centers of origin such as Mesoamerica, of which Mexico is a part, the interaction of plant and cultural diversity has favored the domestication of numerous species that coexist with their wild relatives, some of them are traditionally used in situ and present characteristics that could lead them to becoming important and extensive crops. Polycultures (e.g., Milpa) have favored the cultivation of domesticated species and their landraces, and the development of weedy populations of these species within the agroecosystem. At the same time, in situ management of wild and harvested weedy is frequent. This includes the harvest, tolerance, and promotion of individuals, as well as practices for the preservation and introduction of populations (Casas et al., 1996, 2007; Albino-García et al., 2011). Cultural aspects and local preferences influence the selection of plants used (Farfán-Heredia et al., 2018; Rangel-Landa et al., 2017). The wide range of management and selection criteria maintains a reservoir of natural variability used ancestrally and currently in force. Of particular interest in this study is *P. angulata* known like Milpero tomato or tomatillo, whose fruits have food use and are harvested from wild, weedy, and cultivated populations (Vargas-Ponce et al., 2016). This species is invasive (weedy) in commercial crops of vegetables, grasses, cotton, and nuts (Price et al., 2013; Arif et al., 2015; Ozaslan et al., 2016, 2017). The annual nature of this species, its ability to produce numerous seeds (which form a seed bank in the cultivation soil), and its resistance to herbicides make its control difficult (Bell and Oliver, 1979; Price et al., 2013; Ozaslan et al., 2016, 2017). However, this characteristic persistence is an advantage in places where the species is used in situ and shows the potential of the species for cultivation.

Under this scenario, the agromorphological characterization of wild and weedy populations of *P. angulata* is of great interest because it allows the identification of materials with better attributes for inclusion in a core collection useful for a breeding program. The use of descriptors for closely related species is recommended when characterizing wild species (FAO, 1996). In *P. peruviana*, different genotypes and populations have been characterized in their distribution and cultivation area (Trillos et al., 2008; Morillo et al., 2011; Herrera et al., 2012). Descriptors related to yield and fruit quality have also been evaluated (Herrera et al., 2012). In Mexico, *Physalis* characterization studies have focused mainly on *P. philadelphica*. For this species, the characteristics for use in the description and registration of varieties have been defined (Peña-Lomelí et al., 2011), and attributes of commercial interest, such as fruit size, number of fruits per plant, and production per hectare have been measured (Santiaguillo et al., 1998, 2004; Mulato-Brito et al.,

2007; Jiménez-Santana et al., 2012). For three other wild species (*P. acutifolia* L., *P. chenopodifolia* Lam., and *P. pubescens* L.), the morpho-agronomic characterization was made using a population of *P. angulata* cultivated in Jalisco as a control (Valdivia et al., 2016). Based on the mentioned works, descriptors related to the potential for the cultivation, yield, and fruit quality have been identified, which is useful for characterizing species of the genus.

Three objectives were proposed for this study: to perform the agromorphological characterization of wild and weedy populations of *Physalis angulata*, to determine if differences exist between the two conditions and to identify populations with outstanding agronomic attributes. Although the diagnostic features for the taxonomic determination of *P. angulata* are constant and show little variation, in this work, the hypothesis proposed is that, at population level, variation exists in some morphoagronomic (such as the growth habit and plant height) and agronomic attributes of interest (number, size, and fruit firmness), which can be attributed to the environmental conditions where the populations grow and to genetic differences. Therefore, some populations are hypothesized to have greater agronomic potential than others (higher yield per hectare). At the same time, based on the premise that competition for nutrients, humidity, and light favors the development of weedy individuals best adapted to the most efficient use of these resources, weedy populations of *P. angulata* exhibit better agronomic characteristics (precocious germination, rapid establishment of the plant, greater amount of fruit, and larger diameter) than those exhibited by wild populations, which are not subject to the same competitive pressure. Therefore, differences are hypothesized to exist between the agromorphological attributes of wild and weedy populations of *P. angulata*.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Studied species

*Physalis angulata* is an annual herb that is distributed from the southeastern United States to Uruguay. In Mexico, the species grows from 0 to 2400 m above sea level along margins of pine-oak forest, tropical deciduous forest, grasslands, and as a weed in agricultural areas (Nee 1986; Vargas-Ponce et al., 2016). It is an autogamous, diploid species ( $2n = 24$ ), with possible tetraploids in South America (Menzel, 1951). The plants are mostly erect, with a compact canopy, and under cultivation, they produce numerous fruits ( $\bar{x} = 1339$  per plant, Valdivia et al., 2016) with an acidic flavor and a firm mesocarp. The fruits are small, with a diameter of 11–13 mm (Vargas-Ponce et al., 2016).

### 2.2. Selection of germplasm, experimental design and agricultural management

We selected 11 populations of *P. angulata* that represent an area of central-western Mexico where the species is cultivated and consumed traditionally. Samples from Zacatecas, Jalisco, Michoacán, and Querétaro were included: six of them are weedy and five are wild (Table 1). In addition, a cultivated population from Cuquío, Jalisco was included for comparison. In May 2016, 30 seeds of each population were planted in germination trays with a substrate of regolith-earth-xal (1:1:1) mixture. The plants remained in a greenhouse until reaching 12–15 cm high, and then they were transplanted in field plots ( $4.5 \text{ m}^2$ ), located at the University facilities, at a distance of 60 cm between plants and 80 cm between rows. As a result, a plant density of  $13,778 \text{ per ha}^{-1}$  was obtained. The altitude of the site is 1640 m above sea level; the soil type is a Eutric regosol, with a pH of 5.38; and the climate is semi-temperate, with a warm rainy summer (García, 1988). The average annual average temperature is  $19.6^\circ\text{C}$ , the average annual precipitation is 979.6 mm, and the relative humidity is 60%. Agricultural management consisted of padding soil, drip irrigation ( $500 \text{ l ha}^{-1}$ ), application

**Table 1**  
Geographical data of provenance and condition of populations of *Physalis an-gulata* studied.

Collection Code	Population code	State	Municipality	Locality	Elevation M a s l
Wild 58	Ixtl	Jalisco	Ixtlahuacán del río	Jaguey	1830
376 JS469	Huej Cot2	Jalisco Michoacán	Huejuquilla Cotija de la paz	Haimatsie Bank of the village	1746 1781
JS578	ViHe	Michoacán	Vista Hermosa	La	1553
392	Nch2	Zacatecas	Nochistlán	Angostura Presa de Nochistlán	1800
400	Nch1	Zacatecas	Nochistlán	Bank of the village	1800
Weedy 23	SnCr	Jalisco	San Cristóbal de la Barranca	La Lobera	826
JS465	Cot1	Michoacán	Cotija de la paz	Border of the village	1781
148 445	Pani Jalp	Michoacán Querétaro	Paníndicuaró Jalpan	Aguanato Río verde	1936 560
550	Tuxp	Jalisco	Tuxpan	Tuxpan	1145
Cultivated 59	Cuqi	Jalisco	Cuquío	La Esperanza	1780

of commonly used tomato fertilizers and pesticides. The individuals of each population were placed contiguously and without replicates. Of the 30 plants transplanted per population, 10 were randomly selected for measurement of their morphological and agronomic descriptors.

### 2.3. Agromorphological descriptors and correlation analysis

To quantify the morphological diversity and agronomic potential of the populations under study, 13 descriptors (three morphological, four morphoagronomic, and six agronomic) were measured (Table 2). All descriptors but, mean germination time (MGT) and fruit firmness (FF) were previously used in *Physalis* spp characterization (Valdivia et al., 2016). The morphological attributes were measured at 90 days of phenological development, when the plants reached the productive stage. For length measurements, a digital calibrator (accuracy  $\pm 0.01$  mm) and a commercial Flexometer (resolution  $\pm 0.001$  m) were used. The fruit weight was recorded with a digital balance (Ohaus TA-302,

**Table 2**  
Descriptors used in the agromorphological characterization of *Physalis angulata* populations.

Descriptor	Code	Type <sup>a</sup>	Units
1 Height of the plant at 90 Days	HP90d	M	Cm
2 Height first bifurcation of the stem	H1°BiT	M	Cm
3 Fruit color	CF	M	green = 1, streaky = 2, purple=3
4 Habit of growth of the Plant	HabP	MA	erect = 1, semi-erect = 2, prostrate = 3
5 Stem diameter	STD	MA	Mm
6 Canopy area at 90 days	Ca90d	MA	cm <sup>2</sup>
7 Equatorial diameter of the Fruit	EDF	MA	Mm
8 Number of fruits per plant	NFP	A	amount
9 Average fruit weight	AFW	A	Gr
10 Fruits firmness	FF	A	kg/cm <sup>2</sup>
11 Germination percentage	%G	A	%
12 Average germination time	AGT	A	Days
13 Yield per hectare	Yha	A	t ha <sup>-1</sup>

<sup>a</sup> M = morphologic, MA = morphoagronomic, A = agronomic.

precision 0.01 g). The equatorial fruit diameter (EDF) was represented by the average measurement of 15 fruits per plant. The average fruit weight (AFW) was obtained from the average individual weight of 30 randomly selected fruits per plant. The percentage of germination was calculated as follows: %G =  $(S_g/S_s) \times 100$ , where  $(S_g)$  is the final per-centage of seeds that germinate relative to the total number of seeds sown  $(S_s)$  (Ranal and Santana, 2006; Martínez et al., 2012). The mean germination time was calculated by the following expression:  $MGT = (T_1N_1 + T_2N_2 + \dots T_nN_n)/N$ , where  $T_n$  = the number of days elapsed from the start of germination to day n,  $N_n$  = the number of seeds ger-minated on day n, and  $N$  = the total number of seeds germinated. The yield per hectare (Yha) was estimated as the product of the average number of fruits per plant (NFP), by the average fruit weight (AFW), and by the density of sowing in the field ( $Yha = NFP \times AFW \times$  density of sowing, Vallej o et al., 2010; Valdivia et al., 2016). This descriptor is useful for obtaining an estimate of the agronomic potential of *P. an-gulata*

populations and for comparing this estimate with the perfor-mance of other cultivated species of the genus. The fruit firmness (FF) was measured in 50 mature fruits per population in the first 24 h of collection with an analog fruit penetrometer (GY-2, resolution of 0.02). Finally, a matrix was generated for the set of recorded data.

To identify the behavior of the 13 descriptors, a correlation analysis was applied using the Pearson coefficient ( $r$ ) in the SIGMAPLOT 11.0 program. The correlation coefficient quantifies the degree of associa-tion between two descriptors that help identify independent descriptors that prevent the variation overestimation of diversity in the analyses. The average values of each descriptor were used and following the criterion of Valdivia et al. (2016), those with correlation values  $r \geq 0.90$  were discarded from the analysis (Table 3).

### 2.4. Agromorphological diversity and agronomic potential

Three multivariate statistical methods were used to evaluate the variability of *Physalis angulata* populations under study. To determine if differences exist between the populations by condition (wild vs. weedy), a nested two-way permutational multivariate analysis of var-iance (PERMANOVA) was conducted with a type III model (mixed ef-fects): a fixed factor (condition) with two levels (wild and weedy), and a random factor (populations) with 11 levels. A PERMANOVA was per-formed with the records obtained from seven descriptors per individual (HP90d, Ca90d, H1°BiT, DMT, EDF, NFP, and AFW, see Table 2). Later, standardization pretreatment (i.e., Z-values or normalization) was ap-plied to the data to leave variables of a different nature and unit of measurement on the same scale. Subsequently, a matrix of Euclidean distances was constructed, and the PERMANOVA was executed. The statistical significance of the PERMANOVA was tested with 10,000 permutations based on a type III sum of square. Additionally, to analyze the variability within and among populations and determine the pat-terns of variation, two principal coordinate analyses (PCoA) were per-formed. The first was performed with the seven descriptors used in the PERMANOVA (HP90d, Ca90d, H1°BiT, DMT, EDF, NFP, and AFW) that were measured at the individual level within the populations. This analysis facilitated the graphic visualization of the results of the PER-MANOVA. The second PCoA included eight descriptors (CF, HabP, %G, AGT, NFP, AFW, EDF, and FF, see Table 2) that were measured at the population level, and the average value of each descriptor was ob-tained. These two PCoA were run again separately, including data from a cultivated population of *P. angulata* (individuals separately and at the population level), to detect the most similar populations.

Separately to identify groups with similar agronomic attributes, a cluster analysis (CA) based on Euclidean distance matrix and UPGMA method was performed with the normalized average values of 12 de-scriptors at the population level (with the exception of Yha, see Table 2). In the same way, to observe the populations grouped with *P. angulata*, a second CA was carried out that included the data of a cul-tivated *P. angulata* population. In order to identify important

Table 3

Pearson correlation coefficients for 13 agromorphological descriptors evaluated in *Physalis angulata*. Descriptors codes in Table 2. In bold high correlation values with  $p < 0.0001$ .

	HP90d	Ca90d	H1°BiT	STD	EDF	CF	HabP	AFW	FF	NFP	%G	AGT	Yha
HP90d	0.14												
Ca90d		0.14											
H1°BiT	0.04	0.43											
STD	0.27	-0.13	0.20										
EDF	-0.01	-0.42	-0.46	0.39									
CF	0.03	0.23	0.56	0.24	-0.25								
HabP	-0.19	0.38	0.19	-0.57	-0.44	-0.25							
AFW	-0.48	-0.24	-0.49	0.01	0.31	-0.14	-0.50						
FF	-0.14	0.35	0.69	-0.08	-0.05	0.29	0.31	-0.28					
NFP	0.20	-0.30	-0.24	0.45	0.33	-0.15	-0.15	0.12	-0.12				
%G	-0.05	-0.15	-0.20	0.48	0.42	-0.10	-0.38	0.56	-0.04	0.77			
AGT	0.11	0.21	0.23	-0.37	-0.59	0.08	0.38	-0.62	-0.10	-0.72	-0.78		
Yha	-0.02	-0.35	-0.39	0.35	0.40	-0.20	-0.28	0.46	-0.16	0.93	0.89	-0.87	

descriptors that contribute to the pattern of resemblance within population of each condition, and differences between conditions (wild and weedy), a similarity percentages analysis (SIMPER) was conducted from the Euclidean distance matrix constructed with the normalized average values of 12 descriptors. The analyses were performed in Primer 6 + PERMANOVA (Anderson et al., 2008).

### 3. Results

#### 3.1. Descriptors and correlation analysis

A significant correlation was identified between the variables of production per hectare and the number of fruits per plant (Yha vs. NFP,  $r = 0.933$ ,  $p < 0.05$ ). Correlations were also observed with high coefficients between the production per hectare and percentage of germination (Yha vs. % G,  $r = 0.893$ ), and a negative correlation was observed between the production per hectare and the mean germination time (Yha vs. MGT,  $r = -0.872$ ,  $p < 0.05$ ). For this reason, yield per hectare (Yha) was excluded from the analyses carried out at the population level (Table 3). The nested two-way PERMANOVA indicates that no significant differences existed between the wild or weedy conditions, thus explaining that the variation (63.92%) in the agromorphological attributes is distributed among populations within each condition (Table 4).

#### 3.2. Agromorphological diversity, agronomic and productive potential

In the principal coordinate analysis (PCoA) performed at the individual level, the first two axes explained 57.57% of the total variation (Fig. 1). The axis 1 (PCo1) explained 34.51% of the variation and was correlated mainly with the canopy area (Ca90d), height at stem first bifurcation (H1°BiT), and average fruit weight (AFW). Axis 2 (PCo2) explained 23.06% and was related to the plant height (HP90d), number of fruits per plant (NFP), and equatorial fruit diameter (EDF). In general, individuals tended to group with individuals from the same population, although they also showed dispersion of variation, so that some were interspersed with individuals from other populations. The

Table 4

Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) for seven agromorphological attributes in wild and weedy populations of *Physalis angulata*.

Source	DF	SS	MS	Pseudo-F	P	Unique permutations	% ECV
Condition	1	59.307	59.307	1.013	0.395	6117	0
Population (Condition)	9	530.21	58.912	32.346	0.0001	9847	63.92
Residual	99	180.37	1.821				36.07
Total	109	763					

DF = degree of freedom, SS = sum of squares, P = probability value, % ECV = percentage of the components of the variation.

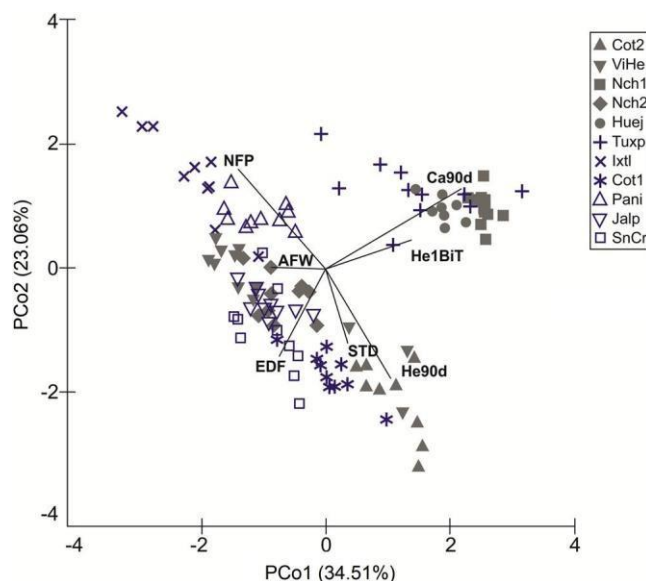


Fig. 1. Principal coordinate analysis (PCoA) for seven agromorphological attributes evaluated by individual in *Physalis angulata* wild (blue) and weedy (gray) populations. Population codes as in Table 2 (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article).

individuals of the wild populations Ixtl, ViHe, and Tuxp showed the greatest dispersion. No grouping of populations by condition was observed. The PCo1 showed the formation of two groups: i) Group I included the individuals of three weedy populations (Cot2, Nch2, and ViHe) and five wild (Cot1, Ixtl, Jalp, Pani, and SnCr); ii) Group II, the remaining individuals were integrated, representing a wild population (Tuxp) and two weedy (Huej and Nch1) (Fig. 1). PCo2 showed a separate group (Tuxp, Huej, and Nch1), which corresponds to group II identified in PCo1, whereas the remaining individuals exhibited a gradient of variation of the attributes identified by PCo2. The PCoA that

**Table 5**  
Average values ( $\bar{X}$ ) and variation coefficient (VC) of the attributes measured in wild and weedy populations of *Physalis angulata*.

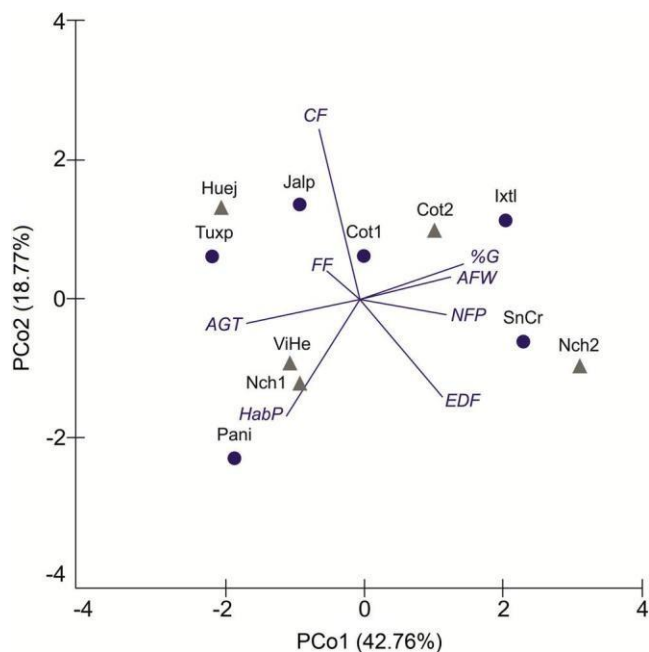
Condition/ Code <sup>a</sup>	HP90d		Ca90d		H1°BiT		STD		EDF		NFP		AFW		HabP <sup>b</sup>		CF <sup>b</sup>		FF <sup>b</sup>		%G <sup>b</sup>		AGT <sup>b</sup>		Yha <sup>b</sup>		
	$\bar{X}$	VC	$\bar{X}$	VC	$\bar{X}$	VC	$\bar{X}$	VC	$\bar{X}$	VC	$\bar{X}$	VC	$\bar{X}$	VC	$\bar{X}$	VC	$\bar{X}$	VC	$\bar{X}$	VC	$\bar{X}$	VC	$\bar{X}$	VC	$\bar{X}$	VC	
<b>Wild</b>																											
Tuxp	51.6	14.8	3393.8	56.8	5.2	17.7	7.9	18.9	11.5	3.6	152.0	40.4	1.3	3.2	2.0	2.0	2.0	2.0	84.0	9.6					12549.2		
Ixtl	18.1	13.6	1165.8	31.1	5.2	8.1	9.5	16.0	14.2	2.0	168.0	42.6	2.0	8.3	1.0	2.0	1.6	96.0	6.2						28765.2		
Cot1	59.5	18.9	835.2	21.1	5.5	9.0	10.0	5.2	13.3	0.9	152.0	28.3	1.3	6.1	1.0	2.0	1.7	88.0	7.8						11894.5		
Pani	23.4	17.0	457.2	33.1	4.7	8.9	7.5	9.0	13.7	3.8	155.0	28.1	1.2	6.8	3.0	1.0	1.4	80.0	10.7						17360.0		
Jalp	35.9	13.3	4558.0	25.6	6.4	10.4	8.6	7.9	12.2	1.3	164.0	26.1	1.4	6.0	2.0	3.0	1.5	92.0	9.0						14679.2		
SnCr	29.1	18.7	1873.2	36.7	5.0	13.3	11.0	19.3	14.7	2.7	200.0	33.3	1.6	4.3	1.0	1.0	1.6	100.0	7.4						10200.7		
<b>Weedy</b>																											
Cot2	68.8	10.2	886.9	42.7	5.6	10.2	12.2	13.3	12.2	1.5	303.0	26.6	1.2	7.9	1.0	2.0	1.1	100.0	8.5						8892.8		
ViHe	35.9	13.3	800.9	25.6	3.8	10.4	8.3	7.9	12.5	1.3	161.0	29.8	1.4	6.6	2.0	1.0	1.2	84.0	9.8						20004.4		
Nch1	50.0	2.7	5097.3	6.4	7.7	7.8	9.4	5.9	12.7	1.5	171.0	31.0	1.2	20.1	3.0	1.0	2.0	96.0	8.7						9924.3		
Nch2	41.6	8.9	755.0	34.7	4.8	8.1	8.2	5.3	14.3	2.5	344.0	28.9	1.5	8.2	2.0	1.0	1.8	100.0	4.8						11531.7		
Huej	29.6	15.6	1662.4	22.0	9.9	7.4	10.2	3.0	12.5	2.9	164.0	27.6	1.1	6.5	2.0	3.0	2.4	88.0	9.4						9583.3		
<b>Cultivated</b>																											
Cuqi	30.9	11.6	1562.8	31.3	4.9	7.0	11.6	16.6	13.8	3.1	325.0	20.6	1.4	13.3	2.0	2.0	1.8	100.0	5.1						29107.4		

<sup>a</sup> Codes of the populations in Table 2.

<sup>b</sup> Descriptor not measured by individuals.

included the individuals of the cultivated population (Cuqi) revealed that these are grouped with group I identified by PCo1 (Appendix A, Figure A1).

In the principal coordinate analysis (PCoA) carried at population level, based on average value of eight descriptor (Table 5), the first two axes explained 61.53% of the total variation (Fig. 2). Axis 1 (PCo1) explained 42.76% and was correlated mainly with the average germination time (MGT), germination percentage (%G), average fruit weight (AFW), and number of fruits per plant (NFP). This axis shows the formation of two groups: i) Group I includes Cot2, Ixtl, SnCr, and Nch2; ii) Group II includes the rest of the populations. Axis 2 (PCo2) explained 18.77% and is related to the fruit color (CF), growth habit (HabP), and equatorial fruit diameter (EDF). Considering the fruit color, which reached the highest correlation value in the analysis (0.72), two groups were formed: i) The first was composed of six populations (Ixtl, Cot1, Cot2, Jalp, Huej, and Tuxp); ii) The second was composed of five populations (SnCr, Nch2, ViHe, Nch1, and Pani) (Fig. 2). The two



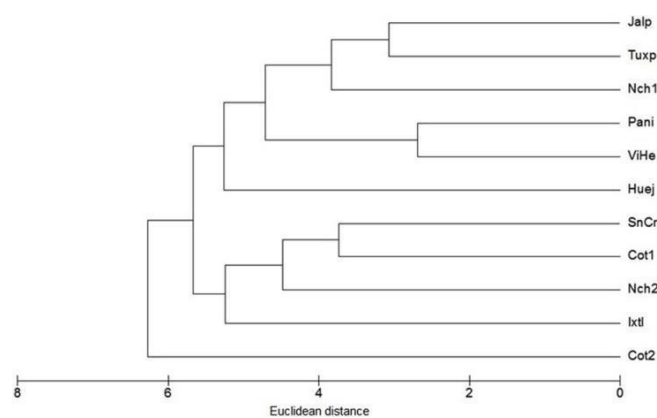
**Fig. 2.** Principal coordinate analysis (PCoA) for the average of eight agromorphological attributes in *Physalis angulata* wild (circles) and weedy (triangles) populations. Population codes in Table 2.

additional PCoA that included the cultivated population of *P. angulata* showed ordination patterns similar to those mentioned above (Appendix A, Figure A1 and A2).

In the cluster analysis performed with the averages of the 12 descriptors (Tables 2,5), three groups were formed at a Euclidean distance of 5.7 (Fig. 3), where wild and weedy populations are mixed. Group I included four wild populations (Tuxp, ViHe, Nch1, and Huej) and two weedy (Pani and Jalp). Group II is made up of two weedy populations (Cot1 and SnCr) and two wild populations (Nch2 and Ixtl). Group III includes only the population of Cot2.

In the cluster analysis that included the cultivated population (Cuqi), a greater proximity of this population with group II was present, showing a shorter distance (or higher resemblance) with the wild-type Nch2 (Appendix A, Figure A3). The SIMPER estimated an average Euclidean distance (AED)

of 10.07 among wild populations, where five descriptors mostly contributed to the resemblance within this condition (i.e. the lowest percentage contribution to AED): the number fruits per plant (NFP), height at stem first bifurcation (H1°BiT), fruit firmness (FF), stem diameter (STD), and average germination time (AGT) (Table 6). In contrast, among the weedy populations, the AED was 15.34 and the most important descriptors were average fruit weight (AFW), equatorial fruit diameter (EDF), growth habit (HabP), height of the plant (HP90d), and germination percentage (%G) (Table 6). However, other two descriptors, fruit color (CF) and canopy area (Ca90d), had similar contributions in wild and weedy groups contributing to explain a cumulative variation  $\geq 35\%$ . On the other hand, the AED between wild and weedy conditions was higher with a value of 23.70, where eight



**Fig. 3.** Patterns of grouping of 11 populations of *Physalis angulata* based on Euclidean distances and the UPGMA method. Population codes in Table 2.

Table 6

Similarity percentages analysis (SIMPER) based on average Euclidean distance (AED) to determine descriptors that contribute to the pattern of resemblance within populations (wild/weedy) of *Physalis angulata* and differences between conditions. The higher-contributing descriptors cut-off percentage within population was 35% and between conditions was 65%. \* Descriptors code in Table 2. In bold values with higher values of % Contribution.

Condition	Wild		Weedy		Wild vs. Weedy	
	Av.Sq.Distance	% C	Av.Sq.Distance	% C	Av.Sq.Distance	% C
AED	10.07		15.34		23.70	
Descriptor	Av.Sq.Distance	% C	Av.Sq.Distance	% C	Av.Sq.Distance	% C
HP90d	1.070	10.66	0.937	6.11	1.970	8.30
H1°BiT	0.124	1.23	2.100	13.67	2.140	9.05
CF	0.917	9.10	1.290	8.43	1.890	7.96
HabP	1.180	11.74	<b>0.887</b>	<b>5.78</b>	1.890	7.99
STD	<b>0.855</b>	<b>8.49</b>	1.330	8.64	1.930	8.13
Ca90d	0.963	9.56	1.290	8.38	1.850	7.79
EDF	1.380	13.72	<b>0.723</b>	<b>4.71</b>	1.800	7.61
NFP	<b>7.68E-02</b>	<b>0.76</b>	1.770	11.56	2.410	10.16
AFW	1.270	12.59	0.532	3.46	2.040	8.63
FF	<b>0.274</b>	<b>2.73</b>	2.110	13.74	1.990	8.38
%G	1.060	10.56	1.000	<b>6.53</b>	1.930	8.16
AGT	<b>0.892</b>	<b>8.85</b>	1.380	8.97	1.860	7.84

descriptors contributed to explain the 68.8% of differences between groups: Number fruits per plant (NFP), height of the first stem bi-furcation (H1°BiT), AFW (average fruit weight), fruit firmness (FF), height of the plant (HP90d), germination percentage (%G), stem dia-meter (STD), and growth habit (HabP) (Table 6).

#### 4. Discussion

##### 4.1. Correlation analysis

The high correlation found between the yield (Yha) and the number of fruits per plant (NFP) is because the NFP is involved in the calculation of the yield. This finding agrees with that observed by Valdivia et al., (2016) in the characterization of wild *Physalis* species. Although the average fruit weight is also required to calculate the yield, a high correlation value between both characteristics was not found (AFW vs. Yha,  $r = 0.536$ ), possibly due to the variation in weight and size of the fruits which has also been reported for other *Physalis* species (Herrera et al., 2011; Canul-Ku et al., 2017) The high correlation between the germination percentage and yield per hectare (%G vs. Yha,  $r = 0.893$ ) suggests that their positive interaction has a favorable effect on the productive potential. Likewise, the negative correlation between germination percentage and mean germination time (%G vs. MGT,  $r = -0.872$ ) occurs because populations with high %G exhibit pre-cocious germination and take fewer days for complete germination (approximately 4), and the MGT (median days required for 100% germination of the seeds) is shortened.

##### 4.2. Agromorphological diversity

The nested two-way PERMANOVA outcomes indicate that no differences exist between the wild and weedy conditions. Casas et al. (1996, 2001) report that the in situ management of wild and weedy plants increases or decreases the population density. In situ management also has an effect on the composition and genetic structure, mainly when some phenotypes are completely eliminated. In general, no in situ management has occurred for the wild populations of *P. angulata* studied, the plants are spontaneous, and they are used for their fruits, but the increase or decrease of individuals is not encouraged (e.g., tolerance), so the new generation will develop from the seed bank of the soil and depend on seasonal environmental conditions (temperature and humidity) (Zamora-Tavares et al., 2015; Ozañan et al.,

2016, 2017). Within the agroecosystem, weedy plants are threatened by the application of herbicides. However, management practices can increase the density of individuals by preventing them from receiving herbicides or encouraging their development by dispersing seeds between the furrows and maize plants, as has been reported for weedy *P. philadelphica* populations (Montes-Hernández et al., 1991; Peña-Lomelí et al., 2001; Zamora-Tavares et al., 2015) and other wild or weedy plant species (Casas et al., 2001). The harvest of fruits has been recorded for the *P. angulata* weedy populations studied but not the promotion to increase the population density. Therefore, the characteristics observed in the wild and weedy populations under cultivation respond mainly to their genetic base and their autogamous reproduction. This finding is consistent with that found in wild beans (Celis-Velázquez et al., 2010) and Sorghum (Burow et al., 2014). Likewise, under cultivation, no appreciable differences were observed between wild and weedy conditions, with the plants of both having similar attributes in germination, development, and reproduction (fruit formation). However, under natural conditions, *P. angulata* weedy are observed at higher population densities than wild ones, mainly in sites with nutrient-rich and more humid soils, whereas wild populations are frequently found in poorer soils and drier environments (pers. observ.). Therefore, if both types of populations are evaluated in situ under natural conditions, differences would be detected in the environment and in the response of certain genotypes, indicating an adaptive response.

The principal coordinate analysis (PCoA, Fig. 1) of individuals also confirms that the wild or weedy condition does not determine the patterns of variation, nor does it explain the formation of the two groups identified in *P. angulata*. The attributes that contributed to the formation of group I are the development of large and heavy fruits in SnCr, Nch2, Jalp, and ViHe and numerous fruits per plant in Ixtl and Pani. These descriptors are linked to productivity. In terms of morphological characteristics, these populations exhibit individuals of small-to-medium sizes, with compact-to-medium canopies. The cultivated population Cuqi is associated with this group I (Appendix A, Figure A1) because it develops small, compact canopy plants with large (13 mm) and heavy (average 1.4 g) fruits. Compact canopy phenotypes in cultivated populations of *P. angulata* have been favored by farmer selection criteria (Valdivia et al., 2016); however, these phenotypes occur in wild and weedy conditions. These phenotypes allow to increase the density of plants and the leaf area coverage in the crop fields, which has a positive effect on the crop yield, as documented in sunflowers (Olalde-Gutiérrez et al., 2000). The other two populations, that are at the lower end of Group I (Cot1 and Cot2), exhibit tall plants with a wide stem diameter, and a compact canopy. These last characteristic makes them closer to the populations with large fruits and compact phenotype (SnCr and Nch2). However, the fruits of Cot1 and Cot2 are medium-sized and intermediate in weight. This is because the energy cost of maintenance of a large plant is high and not directed to the production of quality fruits, because effect of nutrient dilution in the leaf tissue (De Oliveira et al., 2017). On the other hand, the populations of group II (Huej and Noch1 weedy and the wild Tuxp) are distinguished by being mostly small, with a large canopy area and high values in the height at stem first bifurcation. They also produce small and less fruit. The differences observed between group I and II shows variability in the vegetative attributes and in the size, weight, and number of fruits in wild and weedy populations of *P. angulata*. This variability has also been observed between cultivated and wild germplasm of *P. philadelphica*, and the descriptors with the greatest variation are the size, color, and firmness of the fruit, as well as the habit of plant growth (Hudson, 1986; Montes-Hernández et al., 1991; Mulato-Brito and Peña-Lomelí, 2007; Zamora-Tavares et al., 2015). Fruit characters are of importance for the cultivation of the species, and prostrate or semi-erect stems are preferred by producers and are considered a grouping descriptor for *P. philadelphica* (Peña-Lomelí et al., 2011).

The PCo1 of the PCoA at the population level showed that four populations, two wild and two weedy (Cot2, Ixtl, SnCr, and Nch2,

Fig. 2), exhibit the highest values in the number of fruits per plant, of great size (> 14 mm), weight, greater precocity (germination 4 to 7 days), and higher germination percentage (> 95%). These values are similar to those of the cultivated population (Cuqi) and, as a whole, are related to productivity. One of these populations is semi-prostrate (Nch2), and three are erect (Cot2, Ixtl, and SnCr) and slightly higher than the cultivated population. In addition, three populations (ViHe, Noch1, Pani, and Cot1) develop medium fruits (13–14 mm), and three (Hue, Jalp, and Tuxp) produce smaller (11–12 mm) fruits; these six populations have a long germination time (8–10 days). In landraces and commercial varieties of *P. philadelphica* have also been observed significant differences in number of fruits per plant, fruit size and fruit weight, and yield (Canul-Ku et al., 2017; Santiaguillo et al., 1998) which shows the wide diversity in the genetic pool of *Physalis* spp. Separately, the fruit color descriptor was useful to distinguish two groups of *P. angulata* based on this attribute. Seven populations (including the cultivated) produce mostly striped fruits (green with purple tones) and purple fruits (Fig. 2, Appendix A Figure A2). Five other populations developed green fruits. In Mexico, color is one of the important attributes for the selection of the race of *P. philadelphica* for cultivation and sale. Color and taste preferences vary depending on the region of the country (Zamora-Tavares et al., 2015). Additionally, Milpero fruits (cultivated or weedy) are small and less acidic, and present variability in color, ranging from green, green-yellow, and striped to completely purple (Montes-Hernández et al., 1991; Vargas-Ponce et al., 2016). In the center of Mexico, green or yellow fruits are preferred, the more cultivated and consumed races of *P. philadelphica* are Puebla and Salamanca (green fruit) and Manzano (yellow fruit). In western Mexico, yellow fruit are not appreciated or consumed (Montes-Hernández et al., 1991; Peña-Lomelí et al., 2001; Zamora-Tavares et al., 2015). Considering the above and the results of this study, it is feasible that *P. angulata* selection must be consider fruit color and size, growth habit and precocity attributes over fruit firmness which presented little variation.

The SIMPER identified that wild populations had a minor average distance among them (10.17) than the weedy (15.34). The descriptors that explains this resemblance among population within each condition are different (NFP, H1°BiT, FF, STD, AGT vs. AFW, EDF, HabP, HP90d, % G, Table 6). The greatest distance was founded between condition (23.70), 8 of 12 descriptors contribute mostly to the differences between wild and weedy populations, reflecting the variability in the pool of *P. angulata* (Table 6). In general, these descriptors show the existence of variation between conditions and at the level of the populations within the conditions. Two descriptors with high contribution are related to productivity (NFP, AFW) and one with the height at which the plant branches (H1°BiT). The NFP (% C 10.16) showed the existence of contrasts in the average values ( $\bar{X}$ ) and in the coefficient of variation (VC) of the fruits produced (Table 5 and 6). The  $\bar{X}$  of NFP is lower in wild than in weedy (152–200 vs 161–344) but with higher CV in wild (26–42.6 vs 26.6–31). The descriptor H1°BiT, also shows the same tendency of variation, the lowest average values (4.7–6.4 vs 3.8–9.9) and the highest CV (8.1–17.7 vs 7.4–10.2) of this trait occur in wild populations. Similarly, the average values in the AFW in both conditions are similar (1.2–1.6, except in the wild Ixtl with  $\bar{X}$  = 2.0) and also in the CV (3.2–8.3 vs 6.5–8.2), except for Nch1 (CV = 20.1) with a notorious difference in this trait. According to other studies on *P. philadelphica*, the high CV in the NFP, AFW and yield are due to the high heterogeneity existing in the species (Canul-Ku et al., 2017; Peña et al., 2013; Peña-Lomelí et al. (2014). It has also been observed that H1°BiT presents high variability and significant differences in materials of *P. philadelphica* (Kanul-Ku et al., 2017). Similarly, between cultivated and feral accession of *P. peruviana* significant differences were observed in %G, AFW and yield, where cultivated accessions recorded the highest  $\bar{X}$  with lower CV and feral had the lowest  $\bar{X}$  and the highest CV for these variables (Herrera et al., 2011). Other descriptors with high percentages of contribution show variability in height of the plant (HPd90)

and stem diameter (STD) in *P. angulata*, while other 3, FF, %G, and HabP (all evaluated at population level, not individuals), show similar average values in both conditions, and certain differences at the po-pulation level (Table 5). It has also been pointed out that husk tomato plants of low height and prostrate growth are more yielding (Santiaguillo et al., 1998; Peña-Lomelí et al., 2008). Furthermore, this result confirms that notorious variability exists in the pool of *P. angulata*.

The classification analysis showed three groups with similar attributes, which agree with those obtained by the population PCoA. Group I unite the populations with high values of canopy area, plant height and height of the first stem bifurcation, including both weedy and wild populations (Fig. 3, Tuxp, ViHe, Nch1, Huej, Pani, and Jalp). Populations of this group have a lower percentage of germination (close to 80%), a longer germination time (8–10 days), numerous fruits (152–171) but small (EDF, 11–13.68 mm) and light in weight (AFW = 1–1.4 gr). In contrast, group II (Cot1, SnCr, Noch2, and Ixtl) has a higher germination rate (95–100%); a shorter germination time (4–7 days); a higher average fruit weight (1.23–1.96 gr) with larger diameter (12–14.67 mm); and high average number of fruits per plant (152–344). This group therefore has higher values of desirable attributes of agronomic interest, such as high germination rate, precocity, larger and heavier fruits. In contrast, Cot2 which formed Group III showing certain desirable attributes for production but others do not, because exhibits the highest average plant height and largest canopy area, as well as numerous fruits per plant, but the fruits are small (12 mm) and low in weight (1.23 g) (Table 5).

#### 4.3. Agronomic and productive potential

It was evidenced that *P. angulata*, wild and weedy populations, are responsive to cultivation and have high productive potential. The estimated values of production per hectare for the studied populations oscillate at approximately 8–28 t ha<sup>-1</sup>. This value is similar to the estimated values reported for *P. angulata* (12.59 to 20.80 t ha<sup>-1</sup>, Valdivia et al., 2016) and are within the range reported for 40 varieties of *P. philadelphica* (0.63 to 30.97 t ha<sup>-1</sup>, Santiaguillo et al., 1998). The PCoA and the Cluster analysis (CA) showed that four populations (Cot1, SnCr, Noch2, Ixtl, see Group I of the PCoA, Fig. 2 and Group II of the Phenogram, Fig. 3), of the 11 analyzed, exhibit desirable agronomic attributes of interest to be selected for cultivation and improvement. These populations show similar agronomic characteristics to the cultivated population. Its production per hectare oscillates between 11–14 t ha<sup>-1</sup> (Cot1, SnCr, and Noch2) and up to 28 t ha<sup>-1</sup> (Ixtl) (Table 5). Its agronomic potential is similar to that recorded in wild husk tomato species (*P. pubescens*, *P. chenopodifolia*, and *P. acutifolia*, Valdivia et al., 2016) and cultivated species that have been characterized (*P. philadelphica*, López et al., 2009; *P. peruviana*, Morillo et al., 2011) and slightly lower than the annual average reported for *P. philadelphica* cultivars grown on a large scale (SIAP, 2017). Therefore, these populations may be the baseline for a large-scale cultivation of *P. angulata* or be part of a core collection useful for a breeding program of the species. In contrast, in the other seven populations studied, although the production per hectare is not low (9.2–20 t ha<sup>-1</sup>) because they produce a good amount of fruit, the quality does not meet the desirable attributes for cultivation and selling. However, the Cot2 population, despite its morphological characteristics, could also be a selection candidate because of its earliness, high germination rate and numerous medium-sized fruits per plant. This population could be assessed again for the selection of individuals who develop the largest fruits. In summary, the agronomo-logical characterization allowed us to observe variation in the genetic pool of *P. angulata* and identify materials that could be the basis for an improvement program. In turn, vegetative and reproductive characteristics that favor yield per hectare (compact canopy, small to medium-sized plants, fruits with a diameter greater than 13 mm, and weighing more than 1.4 g) were confirmed. Finally, the differences

observed among the studied populations cultivated under the same conditions show that the genetic base of this species is wide. This allows the agronomic evaluation of outstanding genotypes and the selection and improvement of the base germplasm for cultivation to increase fruit production and quality.

#### Acknowledgements

This study is part of the MSc. dissertation of the first author. Thanks go to CONACyT for the JCMS scholarship for graduate studies at Maestría en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas (BIMARENA). Thanks to UDG and CONACYT-LaniVeg for the funding to this study. The authors also thank José Sánchez Martínez for support the crop establishment.

#### Appendix A. Supplementary data

Supplementary material related to this article can be found, in the online version, at doi:<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.10.055>.

#### References

Albino-García, C., Cervantes, H., López, M., Ríos-Casanova, L., Lira, R., 2011. Patrones de diversidad y aspectos etnobotánicos de las plantas arvenses del valle de Tehuacán-Cuicatlán: el caso de San Rafael, municipio de Coxcatlán. Puebla. Rev. Mex. Biodivers. 82 (3), 1005–1019.

Anderson, M.J., Gorley, R.N., Clarke, R.K., 2008. PERMANOVA+ para PRIMER: Guía para el Programa y Métodos Estadísticos. PRIMER-E: Plymouth, Massey University, U.K 264.

Arif, M., Cheema, Z.A., Khaliq, A., Hassan, A., 2015. Organic weed management in wheat through allelopathy. Int. J. Agric. Biol. 17, 127–134.

Bell, V.D., Oliver, L.R., 1979. Germination, control, and competition of cutleaf ground-cherry (*Physalis angulata*) in soybeans (*Glycine max*). Weed Sci. 27, 133–138.

Burrow, G., Xin, Z., Hayes, C., Burke, J., 2014. Characterization of a multiseeded (*msd1*) mutant of sorghum for increasing grain yield. Crop Sci. 54 (5), 2030–2037.

Casas, A., Vázquez, M.C., Viveros, J.L., Caballero, J., 1996. Plant management among the Nahuatl and the Mixtec of the Balsas river Basin: an ethnobotanical approach to the study of plant domestication. Hum. Ecol. 24, 455–478.

Casas, A., Valiente-Banuet, A., Viveros, J.L., Caballero, J., Cortés, L., Dávila, P., Lira, R., Rodríguez-Arévalo, I., 2001. Plant resources of the Tehuacan-Cuicatlan Valley, México. Econ. Bot. 55, 129–166.

Casas, A., Otero-Arnaiz, A., Pérez-Negrón, E., Valiente-Banuet, A., 2007. In situ management and domestication of plants in Mesoamerica. Ann. Bot. 100, 1101–1115.

Celis-Velázquez, R., Peña-Valdivia, C.B., Luna, C.M.y, Aguirre, J.R.R., 2010. Caracterización morfológica de las semillas y consumo de reservas durante la emergencia de plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado. Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ) 27, 61–87.

Canul-Ku, J., González-Pérez, E., Villalobos-Reyes, S., Barrios-Gómez, E.J., Rangel-Estrada, S.E., 2017. Valoración de germoplasma de tomate de cáscara cultivado en el estado de Morelos, México. Interciencia 42 (4), 250–255.

Da Silva, B.J.M., Rodrigues, A.P.D., Farias, L.H.S., Hage, A.A.P., Do Nascimento, J.L.M., Silva, O., 2014. *Physalis angulata* induces in vitro differentiation of murine bone marrow cells into macrophages. BMC Cell Biol 15, 37.

Da Silva, R.R.P., da Silva, B.J., Rodrigues, A.P.D., Farias, L.H.S., da Silva, M.N., Alves, D.T.V., Silva, E.O., 2015. In vitro biological action of aqueous extract from roots of *Physalis angulata* against *Leishmania (Leishmania) amazonensis*. BMC Complement. Altern. Med 15 (1), 249.

De Oliveira Coutinho, J., Athayde, A.A.R., Rodrigues, L.M., Coura, R.A.N., 2017. Efeito de aditivo em silagens de leguminosas forrageiras. Ciência et Praxis 8 (15), 53–57.

De Rivera, Y.C., Ocampo, J.P., Castro, D.C., Franco, L.A., 2015. Antibacterial activity of *Physalis angulata* L., *Merremia umbellata* L., and *Cryptostegia grandiflora* Roxb. Ex R.Br. medicinal plants of the Colombian Northern Coast. Orient. Pharm. Exp. Med 15 (1), 95–102.

}  
Eken, A., Unlü-Endirlik, U., Baldemir, A., Ilgun, S., Soykut, B., Erdem, O., Akay, C., 2014. Antioxidant capacity and metal content of *Physalis peruviana* L. Fruit sold in markets. J. Clin. Anal. Med 7 (3), 291–294.

Erickson, P.J., Ingram, J.S., Liverman, D.M., 2009. Food security and global environmental change: emerging challenges. Environ. Sci. Policy 12 (4), 373–377.

FAO, 1996. The state of the world's plant genetic resources for food and agriculture. Food Agric. Org. United Nations, Rome 510.

Farfán-Heredia, B., Casas, A., Moreno-Calles, A.I., García-Frapolli, E., Castilleja, A., 2018. Ethnoecology of the interchange of wild and weedy plants and mushrooms in Phurepecha markets of Mexico: economic motives of biotic resources management. J. Ethnobiol Ethnomed 14:5.

García, E., 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Offset Larios S.A., México 46–52.

Herrera, A., Ortíz, J., Fischer, G., Chacón, M.I., 2011. Behavior in yield and quality of 54 Cape Gooseberry (*Physalis peruviana* L.) accessions from north-eastern Colombia. Agron. Colomb 29 (2), 189–196.

Herrera, A.M., Fischer, G., Chacón, M.I., 2012. Agronomical evaluation of cape goose-berries (*Physalis peruviana* L.) from central and north-eastern Colombia. Agron. Colomb 30, 15–24.

Hudson, W.D., 1986. Relationships of domesticated and wild *Physalis philadelphica*. In: D'Arcy, W.G. (Ed.), Solanaceae: Biology and Systematics. Columbia University Press, New York, pp. 416–432.

Jiménez-Santana, E., Robledo, V., Benavides, A., Ramírez, F., Ramírez, H., de la Cruz, E., 2012. Calidad del fruto de genotipos tetraploides de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). Universidad y Ciencia. Trópico Húmedo 28, 153–161.

López, R., Arteaga, R., Vázquez, M.A., López, I., Sánchez, I., 2009. Producción de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) basado en láminas de riego y acolchado plástico. Rev. Chapingo Ser. Hortic. 15 (1), 83–89.

Martínez, M.F.E., Miranda, D., Magnitskiy, S., 2012. Temperatura de germinación de semillas de anón (*Annona squamosa* L.). Rev. Colomb. Cienc. Hortic. 6 (2), 129–139.

Martínez, M., Vargas-Ponce, O., Rodríguez, A., Chiang, F., Ocegueda, S., 2017. The so-lanaceae family in Mexico. Bot. Sci. 95, 1–15.

Mayes, S., Massawe, F.J., Alderson, P.G., Roberts, J.A., Azam-Ali, S.N., Hermann, M., 2011. The potential for underutilized crops to improve security of food production. J. Exp. Bot. 63 (3), 1075–1079.

Menzel, M.Y., 1951. The cytology and genetics of *Physalis*. Proc. Am. Philos. Soc. Held Philadelphia Promot. Useful. Knowl. 95, 132–183.

Montes-Hernández, S., Aguirre-Rivera, J.R., García-Moya, E., González-Cossio, F.V., 1991. Algunos efectos de la domesticación sobre la morfología del tomate (*Physalis philadelphica*). Agrociencia 2, 7–26.

Morillo, A.T., Villota, D., Lagos, T.C., Ordóñez, H.R., 2011. Morphological and molecular characterization of 18 introductions of Cape Gooseberry *Physalis peruviana* L. Collection of the University of Nariño. Rev. Fac. Nac. Agron. Medellín 64 (2), 6043–6053.

Mulato-Brito, J., Peña-Lomelí, A., 2007. Germplasm evaluation of tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot.) cropped under Ontario, Canada and Chapingo, Mexico environmental conditions. Veget. Crops Res. Bull. 66, 117–127.

Mulato-Brito, J., Peña-Lomelí, A., Sahagún-Castellanos, J., Villanueva-Verduzco, C., López-Reynoso, J.J., 2007. Self-compatibility inheritance in tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot). Veget. Crops Res. Bull. 67 (17-), 24.

Olalde-Gutiérrez, V.M., Estrada-Escalante, J.A., García, P.S., Chávez, L.T., Lagunas-Mastache, A.A., Román, E.C., 2000. Crecimiento y distribución de biomasa en girasol en función del nitrógeno y densidad de población en clima cálido. Terra 18, 314–323.

Ozslan, C., Farooq, S., Onen, H., Bukun, B., Ozcan, S., Gunal, H., 2016. Invasion potential of two tropical *Physalis* species in arid and semi-arid climates: effect of water-salinity stress and soil types on growth and fecundity. PLoS One 11 (10), e0164369.

Ozslan, C., Farooq, S., Onen, H., Ozcan, S., Bukun, B., Gunal, H., 2017. Germination biology of two invasive *Physalis* species and implications for their management in arid and semi-arid regions. Sci. Rep. 7 (1), 16960.

Peña-Lomelí, A., Santiaguillo, J.F., Magaña, N., 2001. Situación actual y perspectivas de la producción y mejoramiento genético de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) en México. Pp 10. Available in: [http://www.uaan.mx/postgrado/images/files/hort/simposio1/Ponencia\\_06.pdf](http://www.uaan.mx/postgrado/images/files/hort/simposio1/Ponencia_06.pdf).

- Peña-Lomelí, A., Santiaguillo, J.F., Magaña, N., 2001. Situación actual y perspectivas de la producción y mejoramiento genético de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.) en México. Pp 10. Available in: [http://www.uaaan.mx/postgrado/images/files/hort/simposio1/Ponencia\\_06.pdf](http://www.uaaan.mx/postgrado/images/files/hort/simposio1/Ponencia_06.pdf).
- Peña-Lomelí, A., Ponce, Molina-Galán, J. D., Sahagún-Castellanos, J., Ortiz-Cereceres, J., Márquez-Sánchez, F., Cervantes-Santana, T., Santiaguillo-Hernández, J. F., 2008. V, J, Sánchez, C.F, Magaña Lira, N, 2008. Parámetros genéticos en la variedad chfl chapingo de tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Rev. Chapingo Ser. Hort.* 14(1), 5-11.
- Peña-Lomelí, A., Magaña, N., Montes, S., Sánchez, J., Santiaguillo, J., Grimaldo, O., Contreras, A., 2011. Manual Gráfico para la Descripción Varietal de Tomate de Cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot ex Horm). Universidad de Chapingo, México. 87.
- Peña-Lomelí, A., Guerrero, R.H., Rodríguez, P.J., Sahagún, C.J., Magaña, L.N., 2013. Selección temprana en familias de medios hermanos maternos de tomate de cáscara de la raza Puebla. *Rev. Chapingo Ser. Hort.* 19, 5–13.
- Peña-Lomelí, A., Ponce, V.J., Sánchez del, C.F., Magaña, L.N., 2014. Desempeño agronómico de variedades de tomate de cáscara en invernadero y campo abierto. *Rev. Fitotec. Mex.* 37, 381–391.
- Pinto, L., Cássio, S., Villareal, A.G., Vannier-Santos, M., de Souza, C., Ribeiro, I., Tomassini, T., Galvao-Castro, B., Soares, M., Grassi, M., 2016. Physalin F, a seco-steroid from *Physalis angulata* L., has immunosuppressive activity in peripheral blood mononuclear cells from patients with HTLV1-associated myelopathy. *Biomed. Pharmacother* 79, 129–134.
- Price, A.J., Monks, C.D., Kelton, J.A., 2013. Cutleaf groundcherry (*Physalis angulata*) density, biomass and seed production in Peanut (*Arachis hypogaea* L.) following re-growth due to inadequate control. *Peanut Sci* 40 (2), 120–126.
- Puente, L., Pinto, C., Castro, E., Cortés, M., 2011. *Physalis peruviana* Linnaeus, the multiple properties of a highly functional fruit: a review. *Food Res. Int.* 44, 1733–1740.
- Ramadan, M., 2011. Bioactive phytochemicals nutritional value: and functional proper-ties of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.): an overview. *Food Res. Int* 44, 1830–1836.
- Ranal, M.A., García de Santana, D., 2006. How and why to measure the germination process? *Rev. Bras. Bot.* 29 (1), 1–11.
- Rangel-Landa, S., Casas, A., García-Frapoli, E., Lira, R., 2017. Sociocultural and ecological factors influencing management of edible and non-edible plants: The case of Ixcatlan. Mexico. *J. Ethnobiol. Ethnomed.* 13 (59), 1–43.
- Rengifo, S.E., Vargas, A.G., 2013. *Physalis angulata*L. (Bolsa Mullaca): A review of its traditional uses, chemistry and pharmacology. *Bol. Latinoam. Caribe Plant. Med. Aromat.* 12, 431–445.
- Reyes-Reyes, E.M., Jin, Z., Vaisberg, A.J., Hammond, G.B., Bates, P.J., 2012.
- Physangulidine A, a withanolide from *Physalis angulata*, perturbs the cell cycle and induces cell death by apoptosis in prostate cancer cells. *J. Nat. Prod.* 76 (1), 2–7.
- Samuels, J., 2009. The Solanaceae—novel crops with high potential. *Org. Grow.* 9, 33–34.
- Santiaguillo, J.F., Peña-Lomelí, A., Montalvo, D., 1998. Evaluación de variedades de to-mate de cáscara (*Physalis* spp.) en Tlajomulco de Zuñiga. Jalisco. *Rev. Chapingo Ser. Hort.* 4, 83–88.
- Santiaguillo, F.J., Blas, S., 2009. Aprovechamiento tradicional de las especies de *Physalis* en México. *Geogr. Agrí.* 43, 81–86.
- Santiaguillo, J.F., Cervantes, T., Peña-Lomelí, A., 2004. Selección para rendimiento y calidad del fruto de cruza planta x planta entre variedades de tomate de cáscara. *Rev. Fitotec. Mex.* 27 (1), 85–91.
- SIAP, Servicio de Información y Estadística Agroalimentaria y Pesquera, 2017. Avances De Siembra Y Cosecha. Año Agrícola 2018. [www.siap.sagarpa.gob.mx](http://www.siap.sagarpa.gob.mx).
- Trillos, O., Cotes, J., Medina, C., Lobo, M., Navas, A., 2008. Caracterización morfológica de cuarenta y seis accesiones de uchuva (*Physalis peruviana* L.), en Antioquia. Colombia. *Rev. Bras. Frutic.* 30, 708–715.
- Valdivia Mares, L.E., Rodríguez Zaragoza, F.A., Sánchez González, J.J., Vargas-Ponce, O., 2016. Phenology, agronomic and nutritional potential of three wild husk tomato species (*Physalis*, Solanaceae) from Mexico. *Sci. Hortic.* 200, 83–94.
- Vallejo, F.A., Osorio, E.R., Sierra, T.A., 2010. Caracterización y evaluación de recursos genéticos del género *Lycopersicon*. *Acta Agron.* 44, 25–36.
- Vargas-Ponce, O., Sánchez-Martínez, J., Zamora-Tavares, M.P., Valdivia-Mares, L.E., 2016. Traditional management and small-scale crop of *Physalis angulata* in Western Mexico. *Genet. Resour. Crop Evol.* 63, 1383–1395.
- Vincent, H., Wiersema, J., Kell, S., Fielder, H., Dobbie, S., Castañeda-Álvarez, N.P., Guarino, L., Eastwood, R., Leon, B., Maxted, N., 2013. A prioritized crop wild relative inventory to help underpin global food security. *Biol. Conserv.* 167, 265–275.
- Zamora-Tavares, M.P., Vargas-Ponce, O., Sánchez, J., Cabrera-Toledo, D., 2015. Diversity and genetic structure of husk tomatoes (*Physalis philadelphica* Lam.) in Mexico. *Genet. Resour. Crop Evol* 62, 141–162



### Capítulo 3

#### **Diversidad y estructura genética de poblaciones silvestres y arvenses de *Physalis angulata* L. (Solanaceae) de México**

Judith del Carmen Morales Saavedra<sup>1</sup>, Dánae Cabrera Toledo<sup>1</sup>, Fabián A. Rodríguez Zaragoza<sup>2</sup>, y Ofelia Vargas Ponce<sup>1\*</sup> <sup>1</sup>Depto. Botánica y Zoología, <sup>2</sup>Depto. Ecología, <sup>3</sup>Depto. Agronomía. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuaria, Universidad de Guadalajara, Km 15.5 carr. Guadalajara-Nogales, Nextipac, Zapopan, Jalisco, México. \*Autor para correspondencia [vargasofelia@gmail.com](mailto:vargasofelia@gmail.com)

#### **Resumen**

*Physalis angulata* (L.) es una herbácea anual autógama que crece en México y Sudamérica en áreas tropicales. Los frutos son bayas pequeñas conocidos como tomate milpero y son utilizados para la preparación de salsas y platillos en México. En el occidente del país, los frutos son recolectados de poblaciones silvestres y arvenses para consumo y venta local. El éxito de los programas de mejoramiento y extensión de cultivos, depende en gran parte de la diversidad genética de la especie de interés. El objetivo del trabajo fue evaluar la diversidad, estructura y relaciones genéticas de poblaciones silvestres y arvenses de *P. angulata*, así como calcular las tasas de autofecundación de las mismas. Se seleccionaron 14 poblaciones y seis marcadores microsatelite para realizar la amplificación. En este estudio se evidencia que *P. angulata* presenta niveles de diversidad que corresponden a los esperados para especies anuales y autógamas. El AMOVA indica que no hay diferencias significativas en los valores de diversidad entre las poblaciones silvestres y arvenses. Asimismo, el aprovechamiento *in situ* de estas poblaciones no tiene un efecto aparente sobre los niveles de diversidad y estructura genética del acervo. La estructura genética parece tener una mayor relación con el sistema reproductivo de la especie y con la distancia geográfica entre las poblaciones. Se distinguieron cinco grupos en el acervo analizado por su distancia genética y geográfica. Los valores estimados de endogamia y exogamia sugieren que *P. angulata* es una especie autógama con exogamia facultativa que presenta un sistema de reproducción mixto, lo que debe confirmarse en estudios futuros de tipo experimental.

## Abstract

*Physalis angulata* (L.) is an autogamous annual herb that grows in Mexico and South America in tropical areas. The fruits are small berries known as tomato milpero and are used for the preparation of sauces and dishes in Mexico. In the western region of the country, the fruits are harvested from wild populations and weeds for local consumption and sale. The success of crop improvement and extension programs depends in large part on the genetic diversity of the species of interest. The objective of the work was to evaluate the diversity, structure and genetic relationships of wild and weedy populations of *P. angulata*, as well as to calculate the self-fertilization rates of them. Fourteen populations and six microsatellite markers were selected to perform the amplification. This study shows that *P. angulata* has levels of diversity that correspond to those expected for annual and autogamous species. The AMOVA indicates that there are no significant differences in diversity values between wild and weedy populations. Likewise, the in situ use of these populations does not have an apparent effect on the levels of diversity and genetic structure of the genetic pool. The genetic structure seems to have a greater relationship with the reproductive system of the species and with the geographical distance between the populations. Five groups were distinguished in samples analyzed for their genetic and geographical distance. The estimated values of inbreeding and exogamy suggest that *P. angulata* is an autogamous species with facultative exogamy that presents a mixed reproduction system, which should be confirmed in future experimental studies.

## Introducción

*Physalis angulata* (L.) es una herbácea anual autógama que crece en México y Sudamérica en áreas tropicales, desde el nivel del mar hasta los 2400 m (Nei 1998; Vargas-Ponce *et al.* 2009). Es una especie diploide ( $2n=24$ ), aunque se han reportado tetraploides en muestras de Colombia y Argentina (Menzel 1959). Sus frutos son bayas pequeñas de 11-13 mm de diámetro, cubiertas por un cáliz acrescente, conocidos como tomate milpero y utilizados para la preparación de salsas y platillos en México (Santiaguillo *et al.* 2009; Vargas-Ponce *et al.* 2009, 2015). En el occidente del país, los frutos son recolectados de poblaciones silvestres y arvenses para consumo y venta local (Vargas-Ponce *et al.* 2015). Debido a la preferencia de consumo de tomate milpero en esta región, *P. angulata* se cultiva a pequeña escala en los municipios de Cuquío e Ixtlahuacán del Rio, Jalisco y la producción se distribuye a diferentes mercados de la región (Vargas-Ponce *et al.* 2015). Sin embargo, es considerada una especie subutilizada (Vargas-Ponce *et al.* 2015), a pesar de su potencial para ser cultivada de manera extensiva al igual que *P. philadelphica* y *P. peruviana*.

El valor hortícola de *Physalis angulata* radica en su precio elevado de comercialización y el rendimiento similar al de *P. philadelphica* cultivada (Vargas-Ponce *et al.* 2015; Morales *et al.* 2018). Otras características como su fácil establecimiento, adaptación a diferentes ambientes, capacidad de supervivencia y su sistema de reproducción reafirman su potencial de cultivo. Algunas poblaciones silvestres y arvenses donde se colecta y consume de manera local, exhiben atributos de interés agronómico como porcentaje alto de germinación, precocidad, desarrollo de numerosos frutos de tamaño similar a los de las poblaciones cultivadas de la especie (Morales *et al.* 2018.). En especies no domesticadas, estos rasgos indican su potencial para aumentar el rendimiento y mantener los atributos agromorfológicos de interés antropocéntrico, a través de programas de mejoramiento y reproducción selectiva (Mayes *et al.* 2012). Aunque la importancia del cultivo de *P. angulata* hasta el momento es local, éste se puede extender a otras regiones del país (Vargas-Ponce *et al.* 2015).

El éxito de los programas de mejoramiento y extensión de cultivos, depende en gran parte de la diversidad genética de la especie de interés (Motlhaodi *et al.* 2017). Para ello, es necesario evaluar la variabilidad de los materiales disponibles. La caracterización

agromórfologica permite analizar diversos atributos, tanto a nivel de accesiones como de poblaciones (Herrera *et al.* 2012; Peña-Lomeli *et al.* 2014; Gresta *et al.* 2016), y su expresión en diferentes sitios y ciclos de cultivo. No obstante, debido a la influencia ambiental y a que la variabilidad fenotípica no siempre refleja la variabilidad genética, estas evaluaciones se complementan con análisis de diversidad genética (Arnau *et al.* 2017; Babu *et al.* 2017). Uno de los marcadores moleculares más utilizados, basados en ADN, son las secuencias simples repetidas (SSR) conocidos como microsatélites. Éstos, han mostrado ser eficientes para el análisis de diversidad, diferenciación y estructura genética, detectar cuellos de botella e identificar sistemas de apareamiento en especies de importancia agrícola como el maíz, frijol y arroz (Godoy y Jordano 2001; Payró de la Cruz *et al.* 2005; Ponciano *et al.* 2009; Geps *et al.* 2009, 2010; Blambert *et al.* 2017; Penha *et al.* 2017).

Los estudios de diversidad genética en el género *Physalis* incluyen a pocas especies. La variación de *P. peruviana* se analizó en una muestra de 85 accesiones con 15 SSR (Chacon *et al.* 2016). En *P. philadelphica* se comparó la diversidad genética de nueve poblaciones con diferente grado de manejo (silvestre, arvense y cultivada) con base en 69 marcadores ISSR (Zamora-Tavares *et al.* 2015) y la diversidad en 14 poblaciones utilizando 6 marcadores SSR (Sandoval Padilla 2014). Recientemente, la diversidad nucleotídica de esta misma especie se evaluó en 190 accesiones (Labate *et al.* 2014). De igual forma, la variación genética de 11 poblaciones de *P. angulata*, tanto cultivadas como arvenses y silvestres, de Jalisco y Michoacán se evaluó con 88 marcadores ISSR (Morales *et al.* 2014 en prep.). Como resultado general se identifica que los valores de diversidad genética en las especies de *Physalis* son altos. Sin embargo, dada la importancia productiva y cultural que representa *P. angulata*, es relevante conducir un análisis de diversidad que incluya gran parte del acervo silvestre y representativo del área de aprovechamiento de la especie. Los objetivos del trabajo fueron: 1) Evaluar la diversidad y estructura genética de poblaciones silvestres y arvenses de *P. angulata*, 2) Comparar los valores de diversidad entre condiciones silvestre y arvense, 3) Calcular las tasas de autofecundación de los acervos por condición y para el total de las poblaciones, y 4) Determinar las relaciones genéticas entre poblaciones.

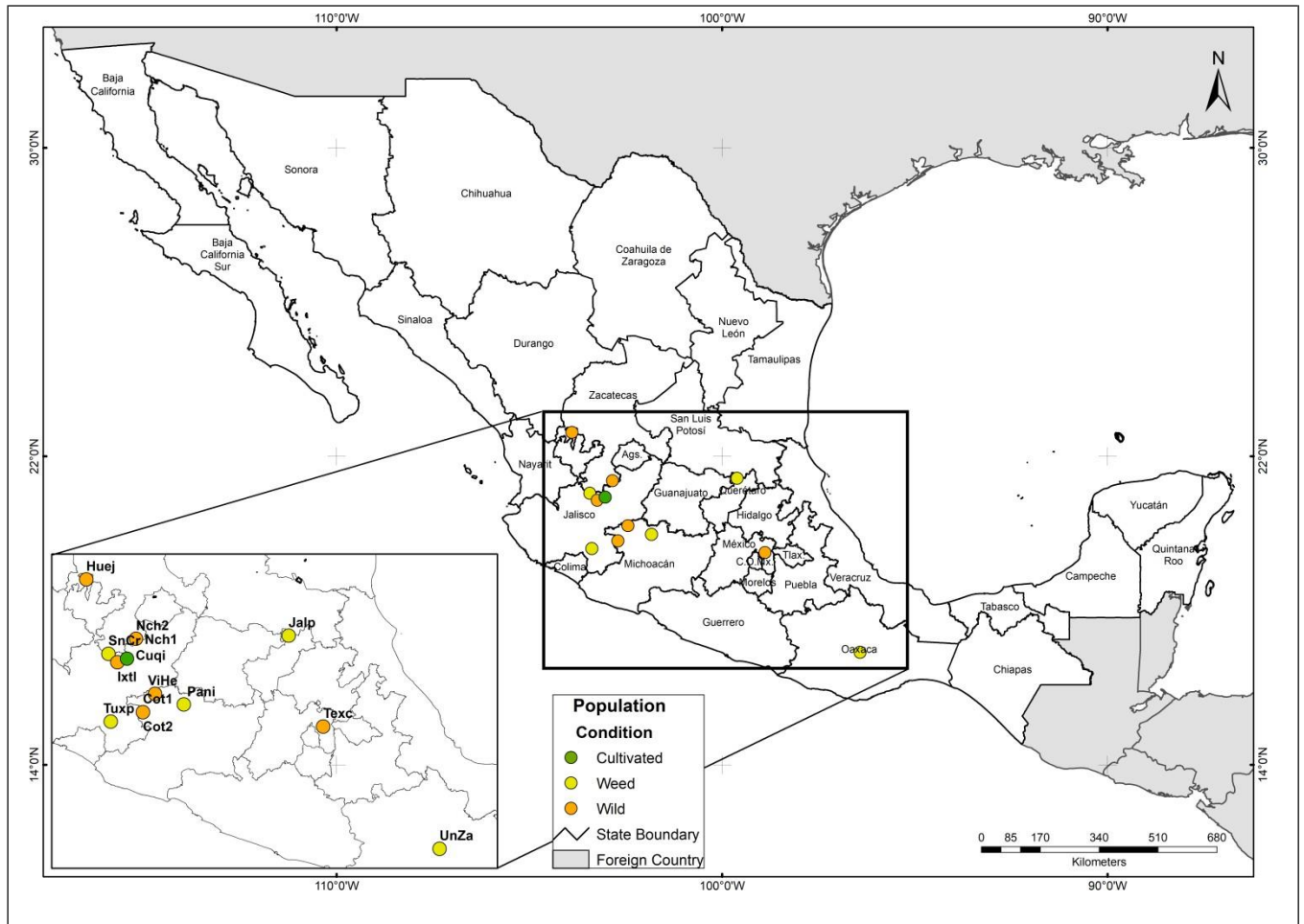
Debido a que *Physalis angulata* es autocompatible se espera que al interior de las poblaciones se presente una diversidad genética moderada. En contraste, el acervo total de la especie exhibirá valores altos de diversidad debido a la distribución discontinua de sus

poblaciones y a que en cada una de ellas actúan localmente diversas fuerzas evolutivas. Considerando la autocompatibilidad observada en la especie, se predice que en *P. angulata* los valores de las tasas de autofecundación serán de moderadas a altas. En este contexto, cabría esperar que entre pares de poblaciones exista una alta diferenciación genética. Las poblaciones de *P. angulata* no han sido sometidas a ninguna presión de selección dirigida ni fomento por parte de quienes las colectan y aprovechan. Por esta razón, se plantea que no existe estructura genética entre los acervos silvestres y arvenses, tampoco se espera encontrar diferencias en los valores de diversidad genética.

## **Materiales y métodos**

### *Área de estudio y material vegetal*

Se seleccionaron 14 poblaciones de *Physalis angulata* del centro y occidente de México, procedentes de Jalisco, Michoacán, Zacatecas, Edo. de México, Queretaro y Oaxaca. Las semillas se obtuvieron de la colección de germoplasma del centro de investigación en tomate de cascara (CITOCA), ubicado en el Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA) de la Universidad de Guadalajara. Siete poblaciones son silvestres, esto es, plantas que forman parte de la comunidad vegetal nativa del área y seis son arvenses, plantas que crecen de manera natural entre cultivos tradicionales de maíz principalmente y que son toleradas por los agricultores (Figura 1, Cuadro 1). Además, se incluyó una población que es cultivada en Cuquío, Jalisco, para analizar su relación genética con el resto de las poblaciones. En mayo de 2016 se germinaron 30 semillas de cada población en charolas con sustrato de agrolita, tierra, xal y lombricomposta en proporciones iguales. Las plántulas se trasplantaron a macetas y se mantuvieron en invernadero a una temperatura de 20-30°C. Se tomaron de 2 a 4 hojas jóvenes de 24 individuos de cada una de las 14 poblaciones. Se colocaron en papel secante y se mantuvieron en sílica gel durante 5 días para su deshidratación. Una vez deshidratadas, se colocaron en tubos de 2 mL y se mantuvieron a -70 °C hasta la extracción de ADN.



**Figura 1.** Mapa de distribución de las poblaciones de *Physalis angulata* seleccionadas para el estudio.

#### *Extracción de ADN y amplificación por PCR*

Para la extracción de ADN genómico, se maceró aproximadamente 5 mg de tejido deshidratado y congelado en un lisador de tejido (Tissue lasser, applied biosystem) a 50 oscilaciones por minuto durante 5 minutos. Se siguió el método de CTAB (Doyle and Doyle 1987). La cantidad y calidad del ADN se midió por espectrofotometría en NanoDrop (Thermo Fisher Scientific) y se verificó en geles de agarosa al 1%. Se hicieron diluciones del ADN de cada individuo a una concentración final de 100 ng/ $\mu$ L.

Para generar los fragmentos microsatélites (SSR) se probaron 16 cebadores utilizados en *Physalis peruviana* (Simbaqueba *et al.* 2011) y seis en *P. philadelphica* (Vision *et al.* 2006). Se seleccionaron seis microsatélites que mostraron patrones de bandas polimórficas y reproducibilidad en la amplificación (Cuadro 2). Las secuencias forward de los cebadores seleccionados fueron marcados con dos fluoróforos diferentes (5' HEX<sup>TM</sup> verde y 5' 6- FAM<sup>TM</sup> azul). Para realizar amplificaciones múltiples (PCR multiplex) se eligieron tres cebadores con

pesos (en pares de bases) diferentes, que permitieron distinguir la amplificación de cada cebador. El volumen final de cada reacción fue de 7  $\mu$ L, incluyendo 100 ng/ $\mu$ L de ADN, 2x Quiagen<sup>R</sup> multiplex master mix (3mM de MgCl<sub>2</sub>), 10x Primer mix (mezcla de tres cebadores a una concentración de 0.2  $\mu$ M) y agua libre de RNasa (QIAGEN<sup>®</sup> Multiplex PCR, Handbook 2010). Las condiciones de reacción consistieron en un ciclo de activación de 15 min a 95°C, desnaturalización de 30 segundos a 94°C, seguido de 30 ciclos de 90 segundos a 57 (SSR2, SSR9, SSR 11) o 60°C (MIC3, MIC301, MIC341), con un ciclo de extensión de 60 segundos a 72°C y una extensión final de 30 minutos a 60°C. Para corroborar el éxito de la amplificación, los productos fueron separados por electroforesis horizontal en geles de agarosa al 1%.

**Cuadro 1.** Información de las poblaciones de *Physalis angulata* y parámetros de diversidad genética calculados.

Código/ Condición	Estado	Municipio	Localidad	N	A	Ae	Ho	He	P	<i>F<sub>is</sub></i>	<i>t (%)</i>
<b>Silvestres</b>											
Huej	Jalisco	Huejuquilla	Haimatsie	15	1.333	1.133	0.000	0.087	33.33	1.000	0.000
Nch1	Zacatecas	Nochistlán	En el	17	1.167	1.022	0.000	0.020	16.67	1.000	0.000
Nch2	Zacatecas	Nochistlán	Presa de	24	1.500	1.257	0.038	0.154	50.00	0.539	0.300
Cot2	Michoacán	Cotija de la		24	1.667	1.080	0.042	0.067	50.00	0.223	0.635
ViHe	Michoacán	Vista	La	24	2.167	1.372	0.110	0.215	66.67	0.438	0.391
Ixtl	Jalisco	Ixtlahuacán	Jaguey	24	1.000	1.000	0.000	0.000	0.00	1.000	0.000
Texc	Edo. de	Texcoco	Chapingo	24	1.167	1.023	0.022	0.020	16.67	-	1.150
			<b>Total</b>	<b>152</b>	<b>1.429</b>	<b>1.127</b>	<b>0.030</b>	<b>0.081</b>	<b>33.33</b>	<b>0.498</b>	<b>0.335</b>
										<b><i>F<sub>it</sub></i></b>	
<b>Arvenses</b>											
Pani	Michoacán	Panindícuaro	Aguanato	23	2.000	1.161	0.096	0.132	83.33	0.273	0.572
SnCr	Jalisco	San Cristóbal	La Lobera	19	2.000	1.320	0.099	0.199	66.67	0.426	0.403
Jalp	Querétaro	Jalpan	Río verde	20	1.667	1.059	0.056	0.053	66.67	-	1.092
Cot1	Michoacán	Cotija de la		24	2.167	1.126	0.099	0.104	83.33	0.146	0.746
Tuxp	Jalisco	Tuxpan	Tuxpan	24	1.167	1.027	0.008	0.023	16.67	0.640	0.220
UnZa	Oaxaca	San Pablo	Unión	24	1.000	1.000	0.000	0.000	0.00	1.000	0.000
			<b>Total</b>	<b>134</b>	<b>1.667</b>	<b>1.115</b>	<b>0.060</b>	<b>0.085</b>	<b>52.78</b>	<b>0.224</b>	<b>0.663</b>
										<b><i>F<sub>it</sub></i></b>	
<b>Cultivada</b>											
Cuqi	Jalisco	Cuquío	La	24	1.833	1.212	0.156	0.154	66.67	0.097	0.823
<b>Acervo total</b>											
				<b>310</b>	<b>1.538</b>	<b>1.121</b>	<b>0.044</b>	<b>0.083</b>	<b>42.31</b>	<b>0.314</b>	<b>0.761</b>

N = Número de individuos, A= número de alelos, Ae= alelos efectivos, Ho= heterocigocidad observada, He= heterocigocidad esperada, %P= porcentaje de loci polimórficos, F= índice de fijación, *t (%)*= tasa de exogamia (Wright 1996)

**Cuadro 2.** Características de los cebadores microsatélites utilizados.

Locus	Secuencia del cebador (5'3')	Repetición	°TM	No. Alelos	Rango Observado (pb)	Rango Esperado (pb)	Referencia
SSR2	F: CATTGGGTTTCGCATCCAT R: AGACAAGCCTAGGGGAAAGG	(AG) <sub>2</sub>	53	3	236-248	230-250	Simbaqueba <i>et al.</i> 2011
SSR9	F: TGCTCCGAGTTTTAGGGTTC R: GCAGTTGGTAAAGTTGAGAGACG	(AG) <sub>2</sub>	57	3	198-208	220-240	Simbaqueba <i>et al.</i> 2011
SSR11	F: CAGCTGAAATAAGAGAGTGATTGG R: CCCTCTTTTTCTCCTCCGAGT	(AG) <sub>2</sub>	52	4	168-207	180-210	Simbaqueba <i>et al.</i> 2011
MIC3	F: CTAACATCCGCTGATTCATC R: AATAATTCTCTACCCCTCCT	(AAC) <sub>3</sub>	60	4	237-248	180-275	Vision <i>et al.</i> 2006
MIC301	F: CACAAGAGTTAGGTCCATTACTTG R: CCGATAAGTAAACCTAACTGGAC	(AC) <sub>7</sub>	63	4	342-347	322-385	Vision <i>et al.</i> 2006
MIC341	F: AGTGAGTTATCTGGTAGTCATCCTG R: TGTAAGAAACCACTCTATGTCTC	(CA) <sub>9</sub> (GA) <sub>6</sub>	63	4	174-203	174-221	Vision <i>et al.</i> 2006
			<b>total</b>	22			

pb= pares de bases.

Los productos de las amplificaciones exitosas fueron separados por electroforesis capilar en un secuenciador ABI PRISM 310 Genetic Analyzer (Thermo Fisher Scientific). La mezcla para electroforesis capilar consistió de 8.7 µL de Formamida, 0-3 µL de GeneScan™ -500 Liz<sup>R</sup> Size Standard (Applied Biosystem) y 1 µL de producto de PCR previamente diluido a una concentración de 5 ng/µL, obteniendo un volumen final de la mezcla de 10 µL. Los fragmentos fueron genotipados utilizando el programa GeneMapper 3.3.3 (Applied Biosystem). Con los resultados de la genotipificación, se construyó una base de datos de tipo codominante de las 14 poblaciones con 310 individuos en total.

#### *Análisis de fragmentos microsatélites*

##### *Diversidad genética*

La frecuencia de alelos nulos se calculó para cada locus por población utilizando el programa MicroChecker (van Osterhout *et al.* 2004). La aplicación utiliza un método de simulación de Monte Carlo (MCMC) para generar las frecuencias de las diferencias en los tamaños esperados de los alelos homocigotos y heterocigotos, asumiendo equilibrio de Hardy-Weinberg (EHW). Los errores de genotipado pueden causar desviaciones en las proporciones del Hardy-Weinberg (EHW), específicamente, un déficit de heterocigotos. Estos errores a menudo, pueden ser confundidos con los efectos causados por endogamia. Sin embargo, los alelos nulos pueden ser detectados considerando el tamaño de los alelos (Miller *et al.* 2002, Miller y Waits 2003). Por lo tanto, se puede diferenciar



entre un exceso de homocigotos por errores de genotipado y por endogamia (Van Osterhout *et al.* 2004). Dichos errores pueden ser causados por bajas concentraciones de ADN en la mezcla de reacción (Wandeler *et al.* 2003), lo que puede ocasionar que un alelo no amplifique debido al error de muestreo estocástico, por amplificación preferencial de alelos pequeños o dominio de alelos cortos (Wattier *et al.* 1998), donde el alelo más grande específicamente no logra amplificar. Además, el deslizamiento durante la amplificación por PCR puede generar productos adicionales que difieren del original en múltiplos de la longitud de la unidad de repetición (outlayers o valores extremos); estos productos son frecuentes en loci dinucleótidos y dificultan la distinción de heterocigotos y homocigotos. Finalmente, las mutaciones pueden ocurrir en sitios de unión del cebador, por lo tanto, ciertos alelos no amplifican, obteniendo falsos heterocigotos. Debido a que en *Physalis angulata* se ha observado autofecundación, resulta relevante diferenciar entre las frecuencias de alelos nulos (como falso homocigoto) y las frecuencias de homocigotos observados (Van Osterhout *et al.* 2004). La base de datos de los genotipos se ajustó con los resultados de MicroChecker.

Para estimar la diversidad genética del acervo silvestre, arvense y cultivado así como para el acervo total, se calcularon cinco parámetros: 1. porcentaje de loci polimórficos (P), 2. Número promedio de alelos por locus (A), 3. Número de alelos efectivos por locus ( $A_e$ ), 4. Heterocigocidad observada ( $H_o$ ), y 5. Heterocigocidad esperada ( $H_e$ ). Estos parámetros se calcularon utilizando el programa GenAlex versión 6.5 (Peakall y Smouse 2012). Para evaluar si existen diferencias significativas en la diversidad genética entre condición silvestre y arvense se realizó una prueba U de Mann-Whitney en el programa SigmaPlot v13.0 (Systat Software, Inc., San José California USA).

### *Estructura y relaciones genéticas*

La diferenciación genética y estructura se evaluó con el índice de diferenciación de Wright ( $F_{st}$ , Wright 1951) y el coeficiente de  $\phi_{st}$  (Peakall y Smouse 2012). Se hizo un análisis de varianza molecular (AMOVA) en tres niveles: dentro de las poblaciones, entre poblaciones y entre condiciones. Además, se estimaron los valores de diferenciación ( $F_{st}$ ) entre pares de poblaciones y se construyó una matriz con ellos y otra con las distancias geográficas entre pares de poblaciones para evaluar la correlación de las mismas mediante una

prueba de Mantel (1967). La significancia de los análisis se evaluó con 9999 permutaciones y se calcularon utilizando el programa GenAlex versión 6.5 (Peakall y Smouse 2012). Asimismo, se condujo un análisis de asignación de individuos para identificar grupos genéticos por medio de un modelamiento bayesiano con el software STRUCTURE v.2.3 (Pritchard *et al.* 2000). Este análisis permite realizar inferencias sobre la estructura poblacional a partir de las frecuencias alélicas de diversos loci, que puedan compartir un conjunto de genotipos y de esta forma asignarlos probabilísticamente a una población K o a más de dos poblaciones (K agrupaciones). El procedimiento utiliza una serie MCMC después de un periodo de simulación de los procesos iniciales de corrida hasta alcanzar un nivel óptimo de convergencia entre el número de iteraciones y el logaritmo de la asignación probabilística. La corrida se efectuó con 250,000 iteraciones de MCMC con 50,000 réplicas de dememorización, para cada K (desde 1 hasta 14) se hicieron 10 iteraciones. Se asumió modelo ancestral “admixture” con frecuencias alélicas independientes ( $\lambda = 1$ ). Este modelo asume que los genotipos estuvieron mezclados ancestralmente y que reflejan la proporción genómica heredada de sus ancestros en cada una de las K poblaciones. El valor de K con mayor probabilidad posterior se determinó con el método de Evanno *et al.* (2005). Los resultados de las corridas se sometieron a Structure-Harvester para obtener el número y gráfico de K (Earl *et al.* 2012. <http://taylor0.biology.ucla.edu/structureHarvester/>).

En paralelo, se realizó un análisis discriminante de componentes principales (DAPC), implementado en el paquete de R Adegenet (Jombat 2008). Este análisis permite la agrupación de individuos en ausencia de estructura entre poblaciones. Utiliza componentes principales multivariados para discriminar entre grupos de individuos en la muestra y produce un resultado gráfico que relaciona las poblaciones muestreadas con grupos genéticos. Cuanto más uniforme sea la distribución del gráfico, más intercambio de genes existe entre las poblaciones (Seraphim *et al.* 2016). Se realizó un segundo análisis DAPC incluyendo la población cultivada Cuqi para observar el comportamiento con respecto a las silvestres y arvenses.

Finalmente, para analizar las relaciones genéticas, se calcularon las distancias genéticas de Nei (D) (Nei 1972) entre poblaciones y se construyó una matriz pareada. Esta se representó gráficamente mediante un análisis de agrupamiento utilizando el método

del grupo promedio con media aritmética no ponderada (UPGMA) y se evaluó la significancia con 9999 permutaciones o remuestreos. Este análisis se repitió incluyendo a la población cultivada de Cuquí (Cuqi) en el programa TFPGA v. 1.3 (Miller 2000).

### *Tasas de autofecundación*

Para estimar las tasas de autofecundación en cada población, se calculó el índice de fijación ( $F_{IS}$ ) en el programa GenAlex versión 6.5 (Peakall y Smouse 2012). Este índice calcula las probabilidades de que los alelos se fijen por efectos de endogamia y sistemas de apareamiento (Wright 1951). Con base en el índice anterior, se calculó la tasa de exogamia ( $t$ ) utilizando la ecuación  $t = (1 - F_{IS}) / (1 + F_{IS})$  (Weir 1996, Mutegi *et al.* 2015) con la finalidad de inferir de manera indirecta, el sistema de apareamiento de *P. angulata*. Además, se utilizaron dos métodos multilocus alternativos,  $S_{(g^2)}$  y  $S_{(ML)}$ , implementados en el software RMES (estimaciones multilocus de autofecundación robustas, David *et al.* 2007). A diferencia del estimador  $F_{IS}$ , estos métodos no se basan en la presencia de alelos nulos y errores de puntuación. El método  $S_{(g^2)}$  es una estimación puntual del desequilibrio de heterocigocidad de dos locus. El método  $S_{(ML)}$  se basa en la máxima probabilidad de toda la distribución de la heterocigocidad (David *et al.* 2007, Blambert *et al.* 2016). Los estimadores fueron calculados para el grupo de las poblaciones silvestres, arvenses y para el acervo total. Estos estimadores fueron comparados con el índice de fijación  $F_{IS}$  para el total de cada acervo.

## **Resultados**

Se evaluaron un total de 310 individuos de las 14 poblaciones de *Physalis angulata* estudiadas (Cuadro 1), con un promedio de 20 individuos por población. Los seis loci analizados aportaron un total de 22 alelos que varían entre 168 y 347 pb (Cuadro 2). Los loci SSR2 y SSR9 mostraron tres alelos y el resto de los loci cuatro alelos.

La probabilidad de presencia de alelos nulos fue significativa para cuatro loci: MIC3, MIC301, MIC341 y SRR2 ( $p < 0.001$ ) con frecuencias de alelos nulos de 0.074 a 0.322 en seis poblaciones (Huej, Nch1, Cot2, ViHe, Pani y Cot1) de acuerdo al método de Brookfield's (1996) (Cuadro 3).

### Diversidad genética

El porcentaje de loci polimórficos (P) varió de 0.00 a 83.33% (Cuadro 1). Para las poblaciones silvestres se obtuvo un promedio de 33.33% de loci polimórficos y para las arvenses de 52.78%. El valor para el acervo total fue de 42.31%. Dentro de las poblaciones silvestres, el polimorfismo más alto fue para la población ViHe (66.67%) seguido de Nch2 y Cot2 (50%). En contraste, la población Ixtl no presentó polimorfismo ( $P=0.00$ ). Para las poblaciones arvenses el polimorfismo más alto fue para las poblaciones Pani y Cot1 (83.33%) seguidas de SnCr y Jalp (66.66%). La población de

**Cuadro 3.** Frecuencias de alelos nulos detectados por locus por población, con base en el método de Brookfield's (1996). En negritas se muestran las frecuencias estimadas de alelos nulos que fueron significativas ( $>0.05$ ).

Población/Cebador	MIC3	MIC301	MIC341	SSR11	SSR2	SSR9
Huej	0.117	0.000	0.000	0.000	<b>0.281</b>	0.000
Nch2	0.104	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Nch1	<b>0.322</b>	0.000	0.007	0.000	<b>0.170</b>	0.000
Cot2	<b>0.132</b>	0.003	0.007	0.000	0.000	0.000
ViHe	0.000	0.000	<b>0.266</b>	0.007	<b>0.134</b>	0.068
Ixtl	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Texc	0.000	0.000	0.000	0.000	0.007	0.000
Pani	0.084	<b>0.147</b>	0.007	0.003	0.032	0.000
SnCr	0.254	0.000	0.018	0.117	0.079	0.000
Jalp	0.007	0.000	0.001	0.004	0.000	0.001
Cot1	<b>0.074</b>	0.000	0.230	0.007	0.003	0.003
Tuxp	0.000	0.000	0.000	0.077	0.000	0.000
UnZa	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Cuqi	0.000	0.000	0.077	0.032	0.019	0.069

Oaxaca, UnZa, no mostró loci polimórficos. El número de alelos efectivos para el acervo total fue de 1.121, para las poblaciones silvestres 1.127 y para las arvenses 1.115 (Cuadro 1). La heterocigocidad observada ( $H_0$ ) para el acervo total fue de 0.044, para las poblaciones silvestres 0.030 y para las arvenses 0.060. La población silvestre ViHe exhibió el valor más alto de heterocigocidad observada (0.110) mientras que otras tres silvestres no mostraron heterocigocidad (Huej, Nch1, Ixtl), al igual que la población arvense UnZa. La heterocigocidad esperada ( $H_e$ ) para el acervo total fue de 0.083, para las silvestres 0.081 y las arvenses 0.085.

Los valores de He oscilaron de 0.00 a 0.215 siendo la población silvestre de ViHe la que mostró el valor más alto (0.215) seguida de la población arvense SnCr (0.199). Por su parte, la silvestre de Ixtl exhibió en su mayoría individuos homocigotos (Cuadro 1). En la prueba U de Mann-Whitney no se encontraron diferencias significativas en los valores de He entre poblaciones silvestres y arvenses ( $p = 0.914$ ).

### *Estructura y relaciones genéticas*

El análisis de varianza molecular (AMOVA) mostró que el 44% de la variación se encuentra dentro las poblaciones y el 56% entre poblaciones (Cuadro 4). Los estimadores de estructura genética mostraron valores de diferenciación altos y con diferencias significativas ( $p < 0.01$ ) en el acervo total ( $F_{st} = 0.535$ ), entre y dentro de las poblaciones (Cuadro 4). Entre condiciones silvestre y arvense la diferenciación fue muy baja ( $\phi = -0.039$ ,  $F_{st} = 0.035$ ) y no significativa (Cuadro 4). En el análisis entre pares de poblaciones, los valores más altos de estructura genética se obtuvieron entre la población de UnZa con Huej, Ixtl y Texc, así como Huej con Nch2, Cot2, Ixtl, Texc, Jalp y Cot1. ( $F_{st} = 0.766$  hasta 0.818, Cuadro 5) mientras que entre las poblaciones silvestres Cot2 y Nch2 no existe estructura genética. La prueba de Mantel reveló una correlación significativa entre las distancias geográficas y los valores de  $F_{st}$  ( $r = 0.553$ ,  $p = 0.020$ ) entre pares de poblaciones.

**Cuadro 4.** Análisis de varianza molecular (AMOVA) de 13 poblaciones de *Physalis angulata* con base en los valores de PhiPT ( $\phi$ ).

Fuente	g.l.	SC	MC	CV	%V	Fst	$\phi$	$p$
Dentro de las poblaciones	273	492.393	1.804	0.547	44%	0.502	0.538	0.01
Entre poblaciones	11	563.507	51.228	0.590	56%	0.519	0.556	0.01
Entre condiciones	1	30.664	30.664	0.000	0%	-0.035	-0.039	1.00
<b>Total</b>	285	1086.563		1.136	100%	0.535		

g.l.= grados de libertad, sc= Suma de Cuadrados, MC= Cuadrados Medios, CV= Coeficiente de Variación, %V= Porcentaje de la Variación,  $F_{st}$ = Coeficiente de estructura genética (Wright 1951) y  $\phi$  = Coeficiente de estructura genética análogo a  $F_{st}$  (Excoffier *et al.* 1992).

**Cuadro 5.** Valores de diferenciación entre pares de poblaciones ( $F_{st}$ , Wright (1972) en *Physalis angulata*.

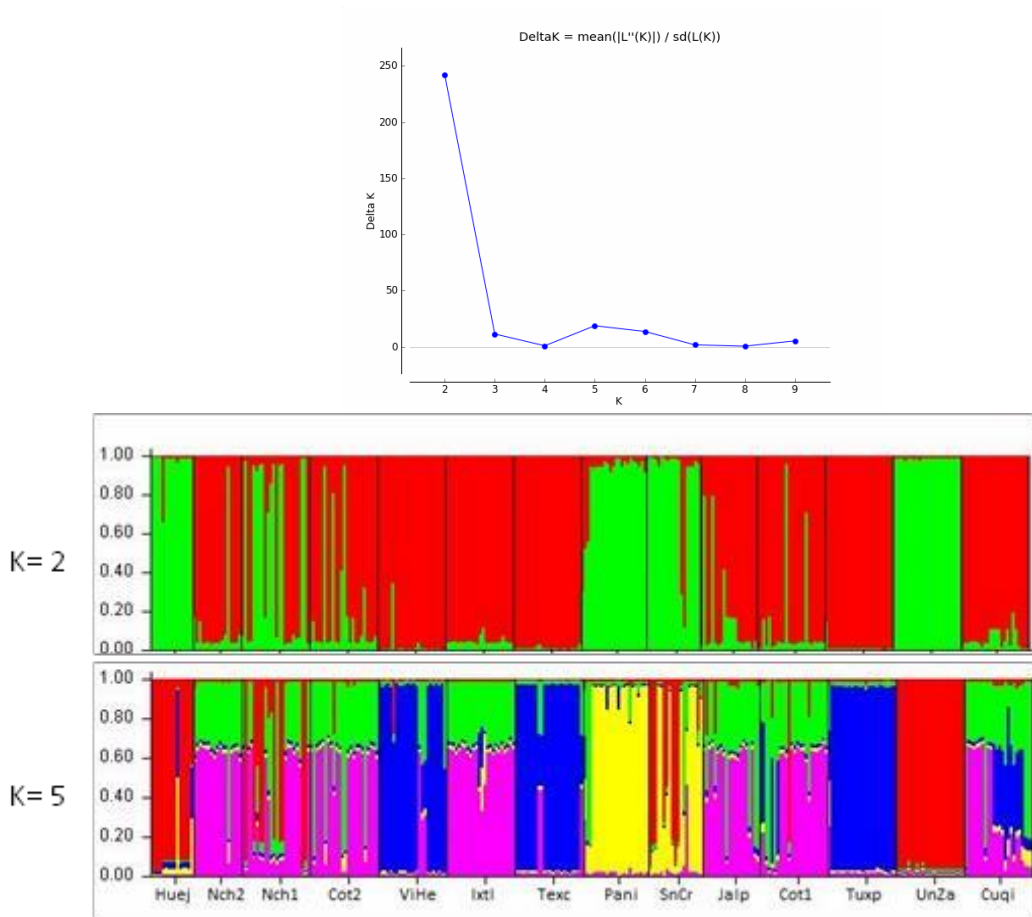
Código	Huej <sup>1</sup>	Nch2 <sup>1</sup>	Nch1 <sup>1</sup>	Cot2 <sup>1</sup>	ViHe <sup>1</sup>	Ixtl <sup>1</sup>	Texc <sup>1</sup>	Pani <sup>2</sup>	SnCr <sup>2</sup>	Jalp <sup>2</sup>	Cot1 <sup>2</sup>	Tuxp <sup>2</sup>	UnZa <sup>2</sup>
Huej <sup>1</sup>	0.000	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Nch2 <sup>1</sup>	<b>0.792</b>	0.000	*	0.480	*	*	*	*	*	0.080	*	*	*
Nch1 <sup>1</sup>	0.638	0.074	0.000	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Cot2 <sup>1</sup>	<b>0.788</b>	0.000	0.113	0.000	*	*	*	*	*	0.340	*	*	*
ViHe <sup>1</sup>	0.594	0.364	0.335	0.406	0.000	*	*	*	*	*	*	*	*
Ixtl <sup>1</sup>	<b>0.842</b>	0.050	0.197	0.030	0.430	0.000	*	*	*	*	*	*	*
Texc <sup>1</sup>	<b>0.793</b>	0.542	0.465	0.543	0.372	0.587	0.000	*	*	*	*	*	*
Pani <sup>2</sup>	0.520	0.381	0.354	0.397	0.454	0.433	0.556	0.000	*	*	*	*	*
SnCr <sup>2</sup>	0.466	0.466	0.361	0.472	0.514	0.527	0.628	0.054	0.000	*	*	*	*
Jalp <sup>2</sup>	<b>0.766</b>	0.025	0.089	0.008	0.394	0.106	0.538	0.379	0.444	0.000	*	*	*
Cot1 <sup>2</sup>	<b>0.779</b>	0.037	0.139	0.028	0.359	0.024	0.477	0.410	0.483	0.061	0.000	*	*
Tuxp <sup>2</sup>	0.661	0.515	0.455	0.520	0.132	0.557	0.490	0.532	0.592	0.509	0.470	0.000	*
UnZa <sup>2</sup>	<b>0.812</b>	0.736	0.446	0.736	0.682	<b>0.810</b>	<b>0.818</b>	0.662	0.631	0.709	0.738	0.786	0.000

Valores de  $F_{st}$  por debajo de la diagonal. Valores de probabilidad basados en 9999 permutaciones por encima de la diagonal. <sup>1</sup>silvestres <sup>2</sup>arvenses. \*valores de  $p$  significativos.

El análisis bayesiano de asignación de individuos, reveló que K=2 obtuvo el valor más alto de probabilidad posterior para las 14 poblaciones de *Physalis angulata* analizadas (Figura 2). No obstante, con una K=5 se observó concordancia con los grupos obtenidos con los análisis de agrupamiento multivariados (DAPC Figura 3, Cluster, Figura 4, Cuadro 6).

**Cuadro 6.** Proporción de ancestría estimada ( $q$ ) para las 13 poblaciones de *Physalis angulata* con K= 5.

Población		$q$				
		1	2	3	4	5
<b>Silvestres</b>	1 Huej	0.007	0.720	0.028	0.236	0.007
	2 Nch2	0.594	0.016	0.019	0.013	0.358
	3 Nch1	0.372	0.032	0.024	0.299	0.272
	4 Cot2	0.505	0.020	0.018	0.021	0.436
	5 ViHe	0.067	0.012	0.824	0.019	0.078
	6 Ixtl	0.627	0.022	0.038	0.010	0.303
	7 Texc	0.076	0.009	0.860	0.007	0.048
<b>Arvenses</b>	8 Pani	0.047	0.771	0.038	0.010	0.134
	9 SnCr	0.047	0.740	0.010	0.120	0.079
	10 Jalp	0.511	0.021	0.022	0.036	0.411
	11 Cot1	0.454	0.021	0.101	0.051	0.375
	12 Tuxp	0.034	0.020	0.903	0.008	0.036
	13 UnZa	0.012	0.011	0.007	0.961	0.010
<b>Cultivada</b>	14 Cuqi	0.311	0.032	0.213	0.015	0.430



**Figura 2.** Estimación de grupos y estructura genética a partir del análisis bayesiano de asignación de individuos de poblaciones silvestres y arvenses de *Physalis angulata*.

En el análisis de agrupamiento del DAPC se distinguieron cinco grupos, considerando todos los componentes principales (PCs) propuestos por el Adegenet (Figura 3). El grupo 1 incluyó dos poblaciones arvenses (SnCr, Pani) separadas del resto de las poblaciones con algunos individuos mostrando alta dispersión. El grupo 2 integró dos poblaciones silvestres (ViHe, Tuxp). Por separado, la población arvense Texc formó el grupo 3. El grupo 4 reunió cinco poblaciones silvestres (Huej, Nch2, Nch1, Cot2, Ixtl), dos arvenses (Cot1, Jalp) y a la población cultivada Cuqi. La población arvense UnZa formó el grupo 5.

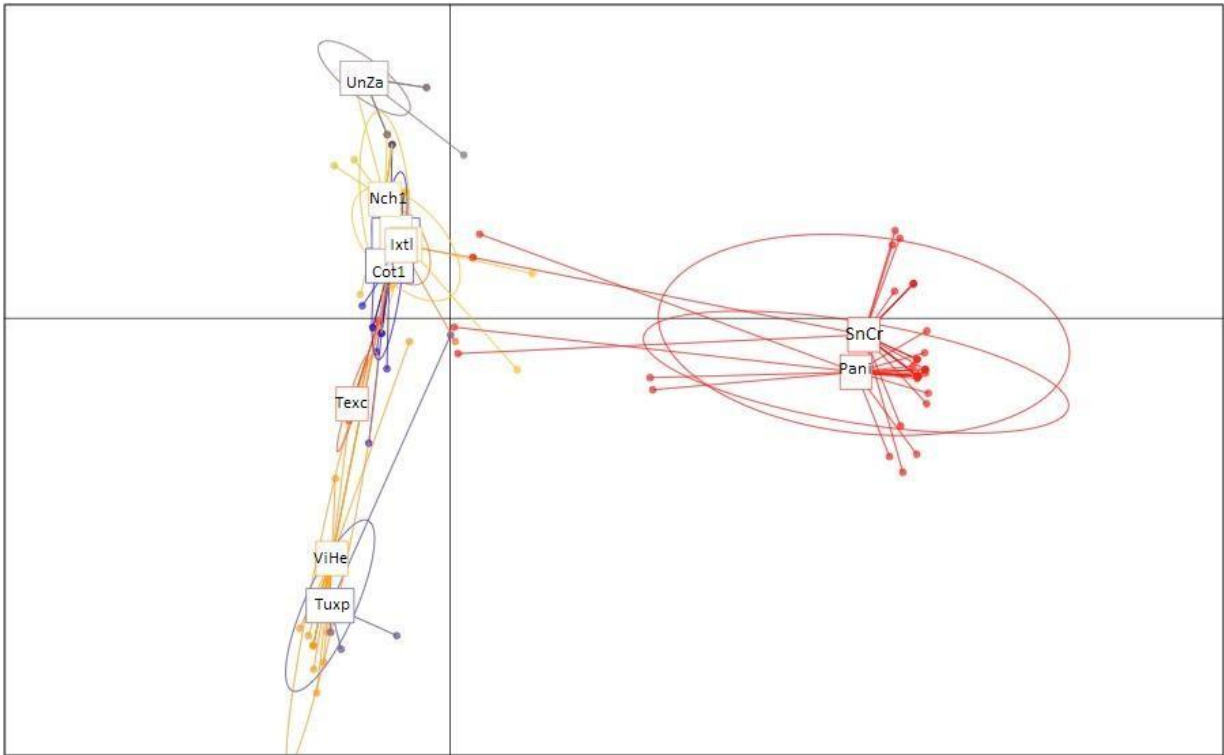
Las distancias genéticas de Nei (1972) entre las 14 poblaciones oscilaron entre  $D=0.001$  y  $D=0.722$  (Cuadro 7, Figura 4). La mayor distancia se encontró entre dos poblaciones silvestres (ViHe, Texc) mientras que la población Nch2 presentó la menor distancia ( $D < 0.05$ ) con varias poblaciones. El fenograma construido con las distancias genéticas de Nei (1972) mostró una topología similar que el análisis DACP (Figuras 3, 4), a

**Cuadro 7.** Matriz de distancias genéticas de Nei (1972) (D) entre las 14 poblaciones de *Physalis angulata*.

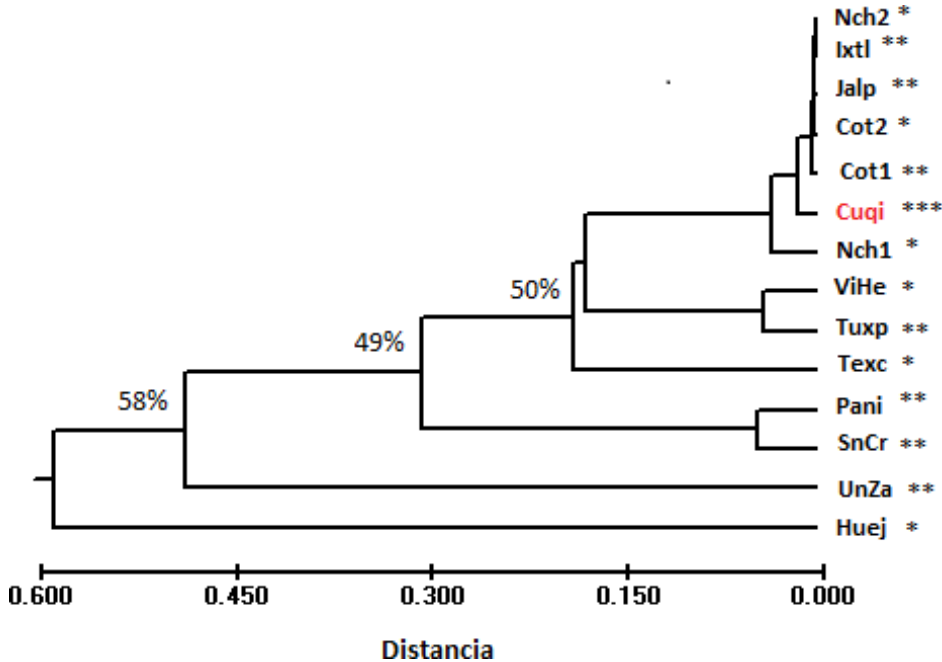
<b>Código</b>	<b>Huej*</b>	<b>Nch2*</b>	<b>Nch1*</b>	<b>Cot2*</b>	<b>ViHe*</b>	<b>Ixtl*</b>	<b>Texc*</b>	<b>Pani**</b>	<b>SnCr**</b>	<b>Jalp**</b>	<b>Cot1**</b>	<b>Tuxp**</b>	<b>UnZa**</b>	<b>Cuqi***</b>
Huej*	0.000													
Nch2*	<b>0.707</b>	0.000												
Nch1*	0.550	0.031	0.000											
Cot2*	0.675	0.001	0.029	0.000										
ViHe*	0.536	0.180	0.228	0.179	0.000									
Ixtl*	<b>0.715</b>	0.001	0.034	0.002	0.176	0.000								
Texc*	<b>0.722</b>	0.188	0.228	0.182	0.188	0.185	0.000							
Pani**	0.407	0.184	0.236	0.180	0.429	0.183	0.397	0.000						
SnCr**	0.248	0.260	0.231	0.251	0.555	0.261	0.512	0.045	0.000					
Jalp**	0.694	0.001	0.028	0.002	0.178	0.001	0.187	0.189	0.257	0.000				
Cot1**	0.685	0.004	0.031	0.004	0.155	0.003	0.156	0.196	0.270	0.002	0.000			
Tuxp**	0.418	0.189	0.232	0.183	0.041	0.186	0.189	0.412	0.515	0.186	0.164	0.000		
UnZa**	0.584	0.396	0.195	0.391	0.689	0.405	0.683	0.662	0.460	0.387	0.394	<b>0.707</b>	0.000	
Cuqi***	0.655	0.015	0.051	0.016	0.112	0.013	0.168	0.211	0.303	0.013	0.009	0.117	0.439	0.000

\*silvestres, \*\*arvenses, \*\*\*cultivada





**Figura 3.** Diagrama de dispersión del análisis discriminante (DAPC), construido con las distancias genéticas de 14 poblaciones de *Physalis angulata*.



**Figura 4.** Diagrama construido con la matriz de distancias genéticas de Nei (1972), incluyendo la población cultivada Cuqi. \*Silvestres; \*\*Arvenses; \*\*\*Cultivada.

una distancia de  $D = 0.18$ , excepto por la población Huej que se comportó como un grupo independiente con la mayor distancia del resto.

### Tasas de autofecundación

Los valores en el índice de fijación calculados por población oscilaron de  $F = -0.044$  a 1, como se observó en las arvenses mientras que en las silvestres varió de  $F = -0.070$  a 1 (Cuadro 1). La tasa de exogamia  $t(\%)$  varió de 0 a 100 %, en el acervo de las silvestres fue del 33% y en las arvenses de 66% (Cuadro 1). Con los tres métodos de cálculo utilizados, el acervo total de *Physalis angulata* mostró valores altos y significativos de tasas de autofecundación, que varían de 0.414 a 0.522 (Cuadro 8). Por otro lado, los valores estimados con los métodos  $F_{IS}$  y  $g_2$  fueron similares y significativos entre acervos, mientras que los valores obtenidos con el método  $ML$  difieren entre acervos y no son significativos (Cuadro 8).

**Cuadro 8.** Tasas estimadas de autogamia de *Physalis angulata* calculados por condición y por acervo total.

Condición	n	Método $F_{IS}$		Método $g_2$		Método $ML$	
		$S_{(F_{IS})}$	$P_{(F)}$	$S_{(g_2)}$	$P_{(g_2)}$	$S_{(ML)}$	$P_{(ML)}$
Silvestres	152	0.386	0.010	0.541	0.001	0.187	0.830
Arvenses	134	0.322	0.010	0.554	0.001	0.571	0.066
Acervo total	286	0.414	0.010	0.505	0.010	0.522	0.001

$n$ = número de individuos,  $S_{(F_{IS})}$ = tasa de autofecundación calculada con el método de  $F_{IS}$ ,  $P_{(F)}$ = significancia de  $S_{(F_{IS})}$ ;  $S_{(g_2)}$ = tasa de autofecundación calculada con el método  $S$ ,  $P_{(g_2)}$ = significancia de  $S_{(g_2)}$ ,  $S_{(ML)}$ = Tasa de autofecundación calculada con el método de  $ML$ ,  $P_{(ML)}$ = significancia de  $S_{(ML)}$ .

### Discusión

En este estudio, se realizó la transferencia de loci microsatélites para *Physalis angulata*, diseñados para dos especies cultivadas del género, *P. peruviana* y *P. philadelphica*. Con los marcadores de *P. peruviana* el número de alelos detectados en *P. angulata* fue similar ( $SSR2 = 4$  vs 3,  $SSR11 = 2$  vs 4; Chacón et al. 2016), mientras que con los de *P. philadelphica* el número de alelos es mucho menor  $MIC3 = 17$  vs 4,  $MIC301 = 20$  vs 4,  $MIC341 = 11$  vs 4; Sandoval et al. en prep.). La transferencia exitosa de loci microsatélites entre especies indica que existe un alto nivel de conservación de la secuencia del cebador (Leite et al. 2016). En una revisión del potencial de transferencia de microsatélites en cuatro categorías

taxonomicas, se ha señalado que para plantas el éxito de la transferencia es mayor en especies con tiempos generacionales largos y sistemas de reproducción mixtos (Barbará *et al.* 2007). *Physalis angulata* es anual y presenta autogamia, mientras que *P. philadelphica* también es anual pero presenta exogamia. Por su parte, *P. peruviana* es bianual o perenne y alógama. Barbará *et al.* (2007) revisaron la transferibilidad de microsatélites y refieren que el porcentaje de amplificación para plantas autógamas es del 55% y para las de sistema mixto del 77%. Sobre el polimorfismo detectado señalan que el porcentaje es más alto para las especies autógamas (76%) que para las de sistema mixto (49%) y las alógamas (60%). Lo mismo sucede para plantas anuales versus perenes, el porcentaje más alto de amplificación y de polimorfismo observado es para las especies anuales. Así, la biología de *P. angulata*, aunado a su parentesco con *P. philadelphica* y *P. peruviana*, contribuyó al éxito de la transferencia.

#### *Diversidad genética*

Los valores de diversidad genética obtenidos para las 14 poblaciones de *Physalis angulata* con los seis marcadores microsatélites ( $H_e = 0.0215-0.215$ ,  $\%P = 42.31$ ), fueron ligeramente más bajos a los reportados para *P. peruviana* ( $H_e = 0.137-0.229$ , Chacón *et al.* 2016) y 2 veces más bajos que los obtenidos para *P. philadelphica* ( $H_e = 0.45-0.68$ ; Sandoval *et al.* en prep.). Aunque se utilizaron los mismos marcadores microsatélites de *P. philadelphica*, la discrepancia en los valores de diversidad puede deberse a diferencias en el sistema de apareamiento. Se ha observado que *P. angulata* muestra autocompatibilidad (Menzel 1950) mientras que para *P. philadelphica* se ha reportado alta autoincompatibilidad y exogamia (Menzel 1950, Montes-Hernández *et al.* 1991; Zamora-Tavares *et al.* 2015) y *P. peruviana* exhibe un sistema mixto (Lagos *et al.* 2008). Las plantas exógamas típicamente muestran una mayor variación genética que las plantas autógamas y aquellas de sistemas mixtos (Loveless y Hamrick 1984; Hamrick y Godt 1996). Para *P. philadelphica* se ha confirmado alta diversidad genética con marcadores SSR (codominantes) en poblaciones silvestres, arvenses y cultivadas. Estos valores de diversidad fueron más bajos, cuando se utilizaron marcadores ISSR's (dominantes) en poblaciones con diferente gradiente de manejo ( $H_e = 0.131$  a  $0.206$ ; Zamora-Tavares *et al.* 2015) y cuando se analizó la diversidad nucleotídica de 180 accesiones ( $H_e = 0.02-0.22$ ; Labate *et al.* 2015). Estas variaciones responden tanto al tipo de marcador como al número de muestras utilizadas en estos estudios. En contraste, el análisis de la

diversidad genética de 11 poblaciones cultivadas y arvenses de *P. angulata* con marcadores ISSR's mostró valores similares ( $He = 0.135$  a  $0.223$ , Morales *et al.* 2014 en prep.) a los presentados en este estudio empleando SSR. Lo anterior muestra que los valores de diversidad genética de *P. angulata* se mantienen constantes, a pesar de la diferente naturaleza de los marcadores moleculares utilizados, debido a su sistema reproductivo. En otras plantas anuales autógamas, como *Phaseolus vulgaris* y *P. lunatus*, se han estimado valores de diversidad genética similares a los de *P. angulata* con marcadores dominantes y co-dominantes (Payró *et al.* 2005, Geps *et al.* 2010, Penha *et al.* 2017). En plantas, se ha reportado que aproximadamente el 40% de la variación genética encontrada dentro y entre poblaciones es consecuencia de los sistemas de apareamiento que tienen. Por su parte, un 26% se explica por otras características de su historia de vida como son, los mecanismos de dispersión de semillas, distribución geográfica y forma de vida (Hamrick y Godt 1996; Holsinger 1996).

Al igual que en trabajos previos donde se evalúa la variación en atributos agromorfológicos, esta nula diferenciación entre condiciones, puede deberse a la base genética de la especie (Morales *et al.* 2018) y a la baja presión de selección humana. El hombre a través del manejo *in situ* de poblaciones silvestres o arvenses, es capaz de elevar o disminuir la densidad de individuos de especies útiles de interés antropocéntrico y con ello promover un incremento o disminución de la diversidad genética (Casas *et al.* 1997, 2016). Para esto, las prácticas pueden ser muy diversas, por ejemplo, pueden remover mecánicamente o químicamente a otras plantas que le puedan causar competencia por nutrientes o luz. También se practica la tolerancia o dejado en pie de plantas con características de interés, o bien la promoción vía la reintroducción no sistematizada de semillas o plantas completamente desarrolladas, y hasta plantaciones o cultivos más intensivos en sitios donde las plantas crecen naturalmente (Casas *et al.* 1997, 2016). Sin embargo, cuando se hace aprovechamiento de oportunidad con baja intensidad de selección, el manejo no incide directamente en la diversidad y estructura genética de estas poblaciones o bien los cambios se dan de una manera más gradual (Casas *et al.* 1997). Esto ocurre en *P. angulata*, en la cual los frutos son recolectados directamente de las plantas silvestres y de aquellas que se desarrollan como arvenses, las cuales crecen en las cercanías o dentro de los agroecosistemas tradicionales, sin un manejo previo que favorezca su desarrollo. En *P.*

*philadelphica*, se muestra una tendencia similar a la observada en *P. angulata*, en donde los valores de diversidad de poblaciones silvestres, arvenses y cultivadas no muestran diferencias significativas entre ellas (Zamora-Tavares *et al.* 2011). Las silvestres y las arvenses de esta especie, al igual que las de *P. angulata*, reciben poca presión de selección mientras que en las poblaciones cultivadas hay una selección dirigida al tamaño, color y sabor del fruto (Zamora-Tavares *et al.* 2015). No obstante, el sistema de apareamiento, disminuye el efecto que pudiera ejercer el hombre sobre la diversidad genética presente en ellas. En el frijol común, *Phaseolus vulgaris*, una especie autógama, también se han observado valores de diversidad genética similares entre silvestres y arvenses (Papa y Geps 2003) mientras que las cultivadas presentan diferencias mayores debido a un proceso de domesticación y selección más intenso.

Los niveles más altos de heterocigosidad observados en cinco poblaciones de *P. angulata*, 2 silvestres y tres arvenses ( $He = 0.104$  hasta  $He = 0.215$  cuadro 1), podrían ser consecuencia de la persistencia de un banco de semillas que suele darse en habitats abiertos con cierto grado de disturbio antropocéntrico, lo que promueve el desarrollo de numerosos individuos (con genotipos diversos), bajo condiciones favorables. En plantas consideradas malezas, se ha señalado que la pre-adaptación a la perturbación antropogénica y a la competencia, así como los cambios evolutivos recientes podrían explicar el éxito de establecimiento y persistencia de las mismas (Abbott 1992; Ellstrand y Schierenbeck 2000; Lee 2002; Callaway y Maron 2006; Whitney *et al.*, 2006; Rieseberg *et al.* al. 2007; Lai *et al.* 2008). Lo anterior es un factor que influye en los valores de diversidad genética.

Por otro lado, una endogamia intensa, producida por tamaños poblacionales reducidos o auto fertilización, reduce la heterocigosis (Hedrick, 2000), aunque a veces esto no es tan evidente (Clegg *et al.* 1992). Otro factor que influye en la disminución de la diversidad genética es la reducción del tamaño de la población por eventos estocásticos, así como el tamaño de muestra que se analiza en este tipo de estudios (Chacon *et al.* 2016, Blambert *et al.* 2016). Esto debido a la disminución del tamaño efectivo de la población y al efecto de deriva génica (Ellegren y Galtier 2016).

En el caso de *P. angulata*, es importante reconocer que las poblaciones silvestres seleccionadas para el estudio son de recolección ocasional, es decir, la gente que aprovecha

los frutos, no tiene procesos sistematizados para recolectarlos ni una frecuencia definida. También sabemos que estas poblaciones no son manejadas a fin de incrementar su tamaño poblacional y se desconoce cuál es la intensidad de la recolección, así como la densidad de individuos en estas poblaciones.

En lo que respecta a las poblaciones arvenses tampoco son fomentadas para incrementar la densidad de individuos, no obstante el movimiento y volteado del suelo en las áreas agrícolas aunado al banco de semillas que se mantiene en el agroecosistema favorece el incremento del tamaño poblacional. Sin embargo, dados los valores de diversidad genética tan similares entre condiciones, es factible asumir que la baja diversidad genética de *P. angulata* no es consecuencia de la reducción del tamaño efectivo de la población ni de la intensidad de muestreo. Es posible que sean el sistema de apareamiento y el posible efecto de la selección natural los factores que estén fijando alelos que promueven su adecuación al ambiente donde crecen.

#### *Estructura y relaciones genéticas*

Con base en el AMOVA y los valores de  $F_{st}$  y  $\phi_{st}$  (PhiPT  $\phi$ ) calculados, no se observó estructura genética entre poblaciones silvestres y arvenses de *Physalis angulata*, es decir la condición no diferencia a las poblaciones. Contrario a la hipótesis planteada en el presente estudio, encontramos que la adición de fertilizantes en los agroecosistemas, la presión por competencia con otros individuos y la resistencia a herbicidas, aunque pueden favorecer el crecimiento de las arvenses, aparentemente no ejercen un efecto significativo que las diferencie genéticamente de las poblaciones silvestres. Esto coincide con lo encontrado en poblaciones arvenses y cultivadas de *P. angulata* analizadas con marcadores ISSR's ( $F_{st} = 0.077$ , Morales 2014 en prep.). Esto mismo se ha reportado en *Phaseolus vulgaris* y *Solanum insanum*, plantas anuales que presentan autocompatibilidad, donde las poblaciones silvestres, arvenses y cultivadas muestran una estrecha relación debido al flujo genético moderado vía polen y a la dispersión de semillas (Karihaloo *et al.* 1995; Papa y Geps 2003; Mutegi *et al.* 2015). Sin embargo, en *Physalis philadelphica* el porcentaje de variación debido al manejo humano, sí es significativo, lo que indica que los efectos del manejo, aunque son incipientes, sí se logran observar. Este tipo de resultados se ha observado en plantas cuya domesticación es incipiente (e.g. Contreras-Negrete *et al.* 2014; Félix-Valdez *et al.* 2016). Es

probable que en el contraste de *P. philadelphica* y *P. angulata*, los criterios de selección sean más intensos en la primera y quizá se han hecho durante más tiempo.

La variación genética de *Physalis angulata* se encuentra repartida en proporción similar dentro y entre poblaciones (44% y 56% respectivamente). Se espera que por el nivel de autogamia, la diversidad entre poblaciones sea mayor a la encontrada dentro de las mismas. En trabajos realizados en especies con sistemas de apareamiento mixto y ocasionales flujos genéticos de larga distancia y cleistogamia facultativa, se ha encontrado este patrón de distribución de la variación (Hamrick y Godt, 1996; Mutegi *et al.* 2015; Oliveira *et al.* 2016). Aunado a lo anterior, los alelos que se pierden y se fijan debido a la autofecundación pueden ser distintos en cada población, permitiendo a la deriva genética actuar sobre la estructura de las poblaciones. En este estudio el nivel de diferenciación entre las poblaciones de *P. angulata* se correlacionó positivamente con la distancia geográfica. Este patrón se ajusta al modelo de aislamiento por distancia (Wright 1943), que predice que la distancia genética entre pares de poblaciones aumentará en función de la distancia geográfica entre ellas, debido a la dispersión genética limitada por polen o semillas (Mutegi *et al.* 2015). Los valores del índice de fijación y la tasa de exogamia calculada por población (ver apartado de tasas de autofecundación), así como el porcentaje de variación encontrado dentro de las poblaciones y la correlación de la estructura con las distancias geográficas, indican que existe flujo genético moderado a través de vectores de polinización y/o a la dispersión de semillas a través del intercambio entre recolectores y comerciantes. En *Vicia faba*, leguminosa anual de valor agronómico, la alta variabilidad dentro de las accesiones revela que los individuos de la misma accesión pueden ser genéticamente más similares a individuos de accesiones lejanas que a individuos de la misma población (Oliveira *et al.* 2016). En *P. angulata* se sigue este mismo patrón, ya que en el análisis discriminante (DAPC) la dispersión de los individuos en ciertos grupos es mayor que otros. Esta heterogeneidad de las poblaciones puede explicarse tentativamente por el hábito reproductivo (autopolinización y posiblemente un sistema mixto) y un posible intercambio dinámico de semillas dentro de las comunidades agrícolas vecinas (Oliveira *et al.* 2016).

El análisis de estructura y relaciones genéticas de las 14 poblaciones de *Physalis angulata* evidenció cinco grupos genéticos principales, en gran medida relacionado a su origen geográfico. Las poblaciones del grupo 1 (silvestres y arvenses de Michoacán Cot1,

Cot2, la silvestre y la cultivada de Jalisco Ixtl, Cuqi, las silvestres de Zacatecas Nch1, Nch2, así como la arvense de Querétaro Jalp, forman un grupo cercano genéticamente, coincidiendo con el análisis multidimensional y el análisis bayesiano de asignación de individuos a grupos genéticos (K=5). Este resultado reitera que el aislamiento geográfico y el flujo genético limitado han desempeñado un papel importante en la diferenciación genética de *P. angulata* en el occidente, centro y sur de México.

Para el acervo total, el valor del índice de diferenciación es alto ( $F_{st}= 0.535$ ). La estructura genética de una especie es el producto de la interacción de varios factores, entre ellos el sistema de apareamiento y el flujo de genes (Loveless y Hamrick 1984). La frecuencia de autofertilización tiene mayor efecto sobre la estructura genética de las poblaciones de plantas que los cambios en cualquier otra variable del ciclo de vida de estas (Stebins 1957; Grant 1958; Baker 1959; Holsinger 1996). En poblaciones malezoides de arroz, aunque este rodeado de otros cultivares introducidos, existe diferenciación entre poblaciones por ser autógena y porque el flujo de genes es limitado o nulo (Cao *et al.* 2006). De igual forma, en *Digitaria exilis* se reporta diferenciación debido a su sistema de apareamiento preferentemente autógeno (Barnaud *et al.* 2017). También se han encontrado valores altos de estructura en orquídeas autógenas (Blambert *et al.* 2016), en accesiones de *Phaseolus vulgaris* que presenta autogamia (Penha *et al.* 2017) y en *Physalis peruviana* que presenta un sistema de apareamiento mixto (Chacon *et al.* 2016). Con marcadores ISSR también se observó estructura genética entre poblaciones arvenses y cultivadas de *P. angulata* ( $F_{st}= 0.418$ , Morales *et al.* 2014 en prep.). Por el contrario, *P. philadelphica* muestra valores más bajos de diferenciación ( $F_{st}= 0.22$ ), valor característico de plantas anuales con sistemas de polinización cruzada (Hamrick *et al.* 1984).

#### *Tasas de autofecundación*

El valor del índice de fijación (F) para el acervo total de *Physalis angulata* es de moderado a alto, indicando que los efectos de la endogamia están relacionados con el sistema de apareamiento. Esto es consistente con lo encontrado en especies con autocompatibilidad (*Phaseolus vulgaris*, Payró de la Cruz *et al.* 2005; *Solanum insanum*, Mutegi *et al.* 2015; *Jumellea fragans* y *J. rossi*, Blambert *et al.* 2016; *Vicia faba*, Oliveira *et al.* 2016). Los valores más altos de F se encontraron en las poblaciones silvestres de *P. angulata*, sugiriendo que la



autogamia es mayor en silvestres que arvenses. Esto ha sido observado en *Vicia faba* con 28 microsatelites (Oliveira *et al.* 2016) y las diferencias en los valores de F se atribuyeron a las diferencias en el tamaño de la población ya que la endogamia es más frecuente en espacios más pequeños o limitados (Oliveira *et al.* 2016). La autofecundación también puede favorecerse en condiciones ecológicas particulares, por la baja densidad de polinizadores, recurrentes cuellos de botella o efecto fundador (Lloyd y Webb, 1992). Por ejemplo, *Capsicum baccatum*, especie preferentemente autógena exhibe altas tasas de polinización cruzada, especialmente cuando existen altas temperaturas (Leite *et al.* 2016) y lo mismo ocurre en *Vicia faba*, que muestra cleistogamia facultativa que depende de las condiciones ambientales (Oliveira *et al.* 2016). Al igual que el índice de fijación, se ha demostrado que la tasa de exogamia dentro de las poblaciones en algunos ambientes se correlaciona con la temperatura y la precipitación (*Hordeum vulgare*, Abdel-Ghani *et al.* 2004; *Digitaria exilis*, Barnaud *et al.* 2017).

En las poblaciones de *P. angulata* seleccionadas para este estudio, no se tiene información acerca de las condiciones ecológicas y variaciones ambientales que puedan favorecer las tasas de endogamia y exogamia encontradas. No obstante, es importante mencionar que si bien el sistema de apareamiento de una especie afecta la distribución de alelos dentro de las poblaciones y el índice de fijación (F) (Hedrick 2000), éste a su vez es influenciada por las características florales. Las flores en *P. angulata* pueden promover la autogamia, debido a que son estrechamente campanuladas, péndulas, pequeñas (aprox. 12 mm), poco visibles en las axilas por el contraste con el tamaño de las hojas, y no se ha reportado la presencia de nectarios (Figura 2). Una de las ventajas que otorga la autogamia, específicamente la autopolinización, es la seguridad reproductora, que consiste en proveer una mayor cantidad de polen para fecundar óvulos y producir una mayor cantidad de descendencia. Esto se ve reflejado en un aumento de la producción de semillas (Holsinger 1996). Se ha reportado que *P. angulata* tiene una mayor cantidad de semillas a diferencia de *P. philadelphica* (Vargas-Ponce *et al.* 2016). También coincide con una de las características principales de las arvenses o malezas, que es la producción de numerosas semillas (Vibrans 2016). Sin embargo, es necesario identificar de manera más precisa mediante estudios experimentales y de observación, el conjunto de circunstancias ecológicas en la cuales puede expresarse esas ventajas. Es decir, determinar qué factores ecológicos juegan el papel

más importante en cuanto a determinar la seguridad reproductora o la ventaja por selección automática (Holsinger 1997).

## Conclusiones

En este estudio se evidencia que *Physalis angulata* presenta niveles de diversidad que corresponden a los esperados para especies anuales y autógamas. No hay diferencias significativas en los valores de diversidad entre las poblaciones silvestres y arvenses. Asimismo, el aprovechamiento *in situ* de estas poblaciones no tiene un efecto aparente sobre los niveles de diversidad y estructura genética del acervo. En otras palabras no hay evidencia de domesticación incipiente como sí se ha encontrado en su congénere *P. philadelphica*. La estructura genética parece tener una mayor relación con el sistema reproductivo de la especie y con la distancia geográfica entre las poblaciones. Se distinguieron cinco grupos en el acervo analizado por su distancia genética y geográfica. Los valores estimados de endogamia y exogamia sugieren que *P. angulata* es una especie autógama con exogamia facultativa que presenta un sistema de reproducción mixto, lo que debe confirmarse en estudios futuros de tipo experimental.

## Referencias

- Arnau, G., Bhattacharjee, R., Sheela, M. N., Malapa, R., Lebot, V., Abraham, K., y Pavis, C. 2017. Understanding the genetic diversity and population structure of yam (*Dioscorea alata* L.) using microsatellite markers. *PloS one*, 12(3), e0174150.
- Babu, B. K., Sood, S., Agrawal, P. K., Chandrashekara, C., Kumar, A., & Kumar, A. 2017. Molecular and phenotypic characterization of 149 finger millet accessions using microsatellite and agro-morphological markers. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*, 87(4), 1217-1228.
- Barbara, T., C., Paggi, G. M., Bered, F., Fay, M. F., Lexer, C. 2007. Cross-species transfer of nuclear microsatellite markers: potential and limitations. *Molecular Ecology* 16(18), 3759-3767.
- Barnaud, A., Vigouroux, Y., Diallo, M. T., Saidou, S. I., Piquet, M., Barry, M. B., Billot, C. 2017. High selfing rate inferred for white fonio [*Digitaria exilis* (Kippist.) Stapf] reproductive system opens up opportunities for breeding programs. *Genetic Resources and Crop Evolution* 64(7), 1485-1490.

- Blambert, L., Mallet, B., Humeau, L., Pailler, T. 2016. Reproductive patterns, genetic diversity and inbreeding depression in two closely related *Jumellea* species with contrasting patterns of commonness and distribution. *Annals of botany* 118(1), 93-103.
- Brookfield, J. F. y, 1996. A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency, *Molecular Ecology* 5, 453-455
- Bürkli, A., Sieber, N., Seppälä, K., Jokela, J. 2017. Comparing direct and indirect selfing rate estimates: when are population-structure estimates reliable. *Heredity* 118(6), 525.
- Casas, A., Pickersgill, B., Caballero, J., & Valiente-Banuet, A. (1997). Ethnobotany and domestication in xoconochtli, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and la Mixteca Baja, México. *Economic Botany*, 51(3), 279-292.
- Casas, A., Parra, F., Blancas, J., Rangel-Landa, S., Vallejo-Ramos, M., & Figueredo, C. J. Origen de la domesticación y la agricultura: cómo y por qué. *Domesticacion en el Continente Americano 1*: 189-224
- Chacón, S., Isabel, M., Sánchez, Y. D. P., Barrero, M., Stella, L. 2016. Genetic structure of a Colombian cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) collection by means of microsatellite markers. *Agronomía Colombiana* 34(1), 5-16.
- Contreras-Negrete, G., Ruíz-Durán, M.E., Cabrera-Toledo, D., Casas, A., Vargas, O., Parra, F. 2015. Genetic diversity and structure of wild and managed populations of *Polaskia chende* (Cactaceae) in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico: insights from SSR and allozyme markers. *Genetic Resources and Crop Evolution* 62: 85-101.
- David, P., Pujol, B., Viard, F., Castella, V., Goudet, J. 2007. Reliable selfing rate estimates from imperfect population genetic data. *Molecular ecology* 16(12), 2474-2487.
- De la Cruz, E. P., Gepts, P., GarciaMarín, P. C., Villareal, D. Z. 2005. Spatial Distribution of Genetic Diversity in Wild Populations of *Phaseolus vulgaris* L. from Guanajuato and Michoacán, Méexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52(5), 589-599.
- Doyle J., and J., Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*. 19:11-15
- Earl, Dent A. and vonHoldt, Bridgett M. 2012 STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* vol. 4 (2) pp. 359-361 doi: 10.1007/s12686-011-9548-7

- Félix-Valdez, L., Vargas-Ponce, O., Cabrera-Toledo, D., Casas, A., Cibrián-Jaramillo, A., de la Cruz-Larios, L. 2016. Effects of traditional management for mescal production on the diversity and genetic structure of *Agave potatorum* (Asparagaceae) in central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 63:1255–1271.
- Gresta, F., Mercati, F., Santonoceto, C., Abenavoli, M. R., Ceravolo, G., Araniti, F., ... y Sunseri, F. 2016. Morpho-agronomic and AFLP characterization to explore guar (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) genotypes for the Mediterranean environment. *Industrial Crops and Products* 86, 23-30.
- Godoy, J. A. y Jordano, P. 2001. Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular Ecology*, 10(9), 2275-2283.
- Govindaraj, M., Vetriventhan, M., Srinivasan, M. 2015. Importance of genetic diversity assessment in crop plants and its recent advances: an overview of its analytical perspectives. *Genetics research international* 2015.
- Hamrick, J. L., & Godt, M. W. (1996). Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 351(1345), 1291-1298.
- Hidalgo, R. 2003. Variabilidad genética y caracterización de especies vegetales. En: Análisis estadístico de datos de caracterización morfológica de recursos fitogenéticos. Boletín técnico núm. 8, Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos (IPGRI), Cali, Colombia Pp. 2-26.
- Hilmarsson, H. S., Hytönen, T., Isobe, S., Göransson, M., Toivainen, T., Hallsson, J. H. 2017. Population genetic analysis of a global collection of *Fragaria vesca* using microsatellite markers. *PloS one* 12(8), e0183384.
- Jombart, T., Devillard, S., Balloux, F. 2010. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC genetics* 11(1), 94.
- Kwak, M., Gepts, P. 2009. Structure of genetic diversity in the two major gene pools of common bean (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae). *Theoretical and Applied Genetics* 118(5), 979-992.
- Labate, J. A., Robertson, L. D. 2015. Nucleotide diversity estimates of tomatillo (*Physalis philadelphica*) accessions including nine new inbred lines. *Molecular Breeding* 35(4), 106.

- Lagos, T. C., Vallejo, F. A., Criollo, H., & Muñoz, J. E. 2008. Biología reproductiva de la uchuva. *Acta Agronómica*, 57(2), 81-87.
- Loveless, M. D., & Hamrick, J. L. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual review of ecology and systematics*, 15(1), 65-95.
- Mayes, S., Massawe, F. J., Alderson, P. G., Roberts, J. A., Azam-Ali, S. N., Hermann, M. 2011. The potential for underutilized crops to improve security of food production. *Journal of experimental botany* 63(3), 1075-1079.
- Menzel, M.Y., 1951. The citotaxonomy and genetics of *Physalis*. *Proceedings of the American Philosophical Society* 95: 132-183.
- Morales, S. J., O., Vargas-Ponce y M. P., Zamora-Tavares. Evaluación de la diversidad genética de *Physalis angulata* L. (Solanaceae). Artículo en prep.
- Morales, S. J., F. Rodríguez, Z., D. Cabrera, C. Sánchez, H. y O. Vargas-Ponce. 2018. Agromorphological characterization of wild and weedy populations of *Physalis angulata* in Mexico. *Scientia Horticulturae*. 246. 86-94.
- Morillo, E., Knudsen, S. R., Sécond, G. (2017). Assessment of genetic relationships between cultivated arracacha (*Arracacia xanthorrhiza* Bancr.) and its wild close relatives in the area of domestication using microsatellite markers. *Conservation Genetics* 18(6), 1267-1275.
- Mutegi, E., Snow, A. A., Rajkumar, M., Pasquet, R., Ponniah, H., Daunay, M. C., Davidar, P. 2015. Genetic diversity and population structure of wild/weedy eggplant (*Solanum insanum*, Solanaceae) in southern India: Implications for conservation. *American journal of botany* 102(1), 140-148.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *The American Naturalist*, 106(949), 283-292.
- Oliveira, H. R., Tomás, D., Silva, M., Lopes, S., Viegas, W., Veloso, M. M. 2016. Genetic diversity and population structure in *Vicia faba* L. landraces and wild related species assessed by nuclear SSRs. *PloS one* 11(5), e0154801.
- Payró de la Cruz, E., Gepts, P., GarciaMarín, P. C., & Villareal, D. Z. 2005. Spatial Distribution of Genetic Diversity in Wild Populations of *Phaseolus vulgaris* L. from Guanajuato and Michoacán, Mééxico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 52(5), 589-599.
- Peakall, R., & Smouse, P. E. 2012. GenAEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and researchdan update. *Bioinformatics* 28, 2537e2539.

- Penha, J. S., Lopes, A. C. A., Gomes, R. L. F., Pinheiro, J. B., Assunção Filho, J. R., Silvestre, E. A., Martínez-Castillo, J. 2017. Estimation of natural outcrossing rate and genetic diversity in Lima bean (*Phaseolus lunatus* L. var. *lunatus*) from Brazil using SSR markers: implications for conservation and breeding. *Genetic Resources and Crop Evolution* 64(6), 1355-1364.
- Ponciano-Samayoa, K. M., Villatoro-Mérida, J. C., & Monterroso, L. G. M. 2009. Caracterización preliminar con microsatélites de la colección guatemalteca de frijol común trepador. *Agronomía mesoamericana*, 20(2), 245-254.
- Rao, V. R., Hodgkin, T. 2002. Genetic diversity and conservation and utilization of plant genetic resources. *Plant cell, tissue and organ culture* 68(1), 1-19.
- Richman, A. D., Kohn, J. R. 1999. Self-incompatibility alleles from *Physalis*: implications for historical inference from balanced genetic polymorphisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96(1), 168-172.
- RMES:<https://www.cefe.cnrs.fr/index.php/fr/recherche/accueil-dpt-ecologie-evolutive/genetique-et-ecologie-evolutive/800-gge/gge-chercheurs/196-patrice-david>
- Sandoval-Padilla, I., O., Vargas-Ponce, M.P. Zamora-Tavares. 2014. Diversidad genética de *Physalis philadelphica* Lam. Inferida con microsatélites. Artículo en preparación.
- Seraphim, N., Barreto, M. A., Almeida, G. S. S., Esperanço, A. P., Monteiro, R. F., Souza, A. P., Silva-Brandão, K. L. 2016. Genetic diversity of *Parides ascanius* (Lepidoptera: Papilionidae: Troidini): implications for the conservation of Brazil's most iconic endangered invertebrate species. *Conservation genetics*, 17(3), 533-546
- Simbaqueba, J., Sanchez, P., Sanchez, E., Zarantes, V. M. N., Chacon, M. I., Barrero, L. S., Mariño-Ramírez, L. 2011. Development and characterization of microsatellite markers for the Cape gooseberry *Physalis peruviana*. *PloS one*, 6(10), e26719
- Pritchard, J. K., Stephens, M., Rosenberg, N. A., & Donnelly, P. 2000. Association mapping in structured populations. *The American Journal of Human Genetics*, 67(1), 170-181.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P., & Shipley, P. (2004). MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, 4(3), 535-538
- Vargas-Ponce, O., Martínez, J. S., Tavares, M. D. P. Z., Mares, L. E. V. 2016. Traditional management of a small-scale crop of *Physalis angulata* in Western Mexico. *Genetic resources and crop evolution* 63(8), 1383-1395.

Vibrans, H. (2016). Ethnobotany of Mexican weeds. In *Ethnobotany of Mexico* pp. 287-317. Springer, New York, NY.

Wei, J., Hu, X., Yang, J., Yang, W. (2012). Identification of single-copy orthologous genes between *Physalis* and *Solanum lycopersicum* and analysis of genetic diversity in *Physalis* using molecular markers. *PloS one* 7(11), e50164.

Zamora-Tavares, M.P., Vargas-Ponce, O., Sánchez, J., Cabrera-Toledo, D., 2015. Diversity and genetic structure of husk tomatoes (*Physalis philadelphica* Lam.) in Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 62: 141-162.

### Conclusiones generales y perspectivas

- 1) La caracterización agromorfológica de *Physalis angulata* permitió observar las principales diferencias entre las poblaciones arvenses y silvestres estudiadas y resultó útil para identificar poblaciones que pueden ser base para un programa de mejoramiento. A su vez, se logró reconocer características vegetativas que favorecen el rendimiento por hectárea. Estas son: dosel compacto, plantas de talla pequeña a mediana, frutos con diámetro mayor a 13 mm y peso mayor a 1.4 g.
- 2) Tanto las poblaciones silvestres como arvenses de *P. angulata* son susceptibles al cultivo. Las diferencias agomorfológicas observadas entre las poblaciones estudiadas, cultivadas bajo las mismas condiciones, evidencia que la base genética de esta especie es amplia.
- 3) Esto abre una gama de posibilidades para la selección de genotipos sobresalientes, para la evaluación de éstos en ambientes distintos, así como para la evaluación de su respuesta a ensayos de nutrición, entre otros, que favorecerán la mejora del sistema de cultivo y producción del germoplasma base para cultivo.
- 4) *Physalis angulata* presenta niveles de diversidad genética que corresponden a los esperados para especies anuales autógamas. No se encontraron diferencias significativas en los valores de diversidad entre las poblaciones silvestres y arvenses, sugiriendo así que el aprovechamiento *in situ* de estas poblaciones no tiene un efecto aparente sobre los niveles de diversidad.
- 5) La estructura genética es alta y parece tener una mayor relación con el sistema de apareamiento de la especie y con la distancia geográfica entre las poblaciones. Se distinguieron cinco grupos en el acervo analizado con una correlación significativa entre la distancia genética y geográfica. Los valores estimados de endogamia y exogamia sugieren que *P. angulata* es una especie autogama con exogamia facultativa que presenta un sistema de reproducción mixto. Lo anterior se sugiere al observar las características de la flor, estrechamente campanulada y de tamaño pequeño sin nectarios aparentes que hayan sido observados en trabajos previos. Esto, debe confirmarse con estudios futuros de tipo experimental.
- 6) Se requieren más estudios de biología reproductiva para definir el sistema de apareamiento de *P. angulata*. Esto permitirá en un futuro, explicar la variación genética de la especie al interior de las poblaciones. En conjunto, la caracterización



agromorfológica y la evaluación de la diversidad genética, permitieron evidenciar el potencial de las poblaciones silvestres y arvenses de la especie para cultivo y mejoramiento.