



**Año Internacional de la Papa**  
**“Genética Cuantitativa**  
**y Mejoramiento de**  
**Papas**  
**Autotetraploides”**

**Ing. Humberto A. Mendoza, Ph. D.**

**2008**

## I. Introducción

La mejora genética tradicional de la papa consiste en amalgamar los caracteres deseables de los progenitores. Ej.: Se cruza A de alto rendimiento y calidad de tubérculos pero susceptible a racha por B resistente a racha con rendimiento y calidad promedio “esperando” obtener C con el rendimiento y calidad de A y resistencia de B.

**REFLEXIÓN:** ¿Cuánto conocemos acerca de la herencia de los 3 caracteres a combinar? ¿Conocemos la capacidad de A y B para transmitir a sus progenies los 3 caracteres? ¿Podemos predecir que proporción de la progenie del cruce A x B podría llevar los caracteres que estamos buscando?

**Esta presentación pretende responder a esa reflexión:**

- 1. Compartiendo información sobre tipos de acción génica, variabilidad genética y heredabilidad de caracteres importantes de las papas 4x.**
- 2. Demostrando la importancia de identificar progenitores superiores y/o crear progenitores *multiplex* para obtener mayor efectividad en la selección de nuevas variedades de papa, y**
- 3. Destacando el trabajo de 15 estudiantes de la EPG-UNALM que apoyados por el CIP acopiaron en sus tesis de *Magister Scientiae* parte de la información que se presenta hoy día.**

**Debo disculparme ante aquellos de la audiencia que no son genetistas o fitomejoradores. Para sustentar algunos de los conceptos que presentaré hoy día tendré que emplear algunos conceptos y expresiones biométricas.**

## **II. Aspectos Genéticos de las Papas Autotetraploides**

- **La herencia tetrasómica dificulta la investigación genética y selección de variedades en relación a los mismos procesos en los diploides que exhiben una herencia disómica mas sencilla.**
- **Además, su elevada heterocigocidad dificulta la identificación de progenitores superiores para el mejoramiento.**
- **Sin embargo, en su mayor ventaja, la propagación vegetativa mitiga algunas de esas dificultades permitiendo en cualquier momento del proceso de selección, identificar genotipos superiores, fijarlos y multiplicarlos a voluntad, vía propagación asexual.**

## II. 1. Valor genotípico

Parte de las dificultades del mejoramiento de papa derivan de su herencia tetrasómica, consecuencia de tener 4 genomas homólogos. El valor genotípico, para un *locus* autotetraploide,  $(x_i x_j x_k x_l)$ , expresado como desviaciones con respecto a la media  $\mu$ .

$$g(x_i x_j x_k x_l) = \alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + \alpha_l + \beta_{ij} + \beta_{ik} + \beta_{il} + \beta_{jk} + \beta_{jl} + \beta_{kl} \\ + \gamma_{ijk} + \gamma_{ijl} + \gamma_{ikl} + \gamma_{jkl} + \delta_{ijkl}$$

Las  $\alpha$  son los valores promedio de los 4 alelos  $x_i$ ,  $x_j$ ,  $x_k$  y  $x_l$ ; las  $\beta$ , son las 6 interacciones dialélicas, las  $\gamma$  son las 4 interacciones trialélicas y  $\delta_{ijkl}$ , es la interacción cuadrialélica.

En comparación, el modelo para un *locus* bajo herencia disómica (diploide) es mucho mas sencillo:

$$g(x_i x_j) = \alpha_i + \alpha_j + \beta_{ij}$$

## II. 2. Variabilidad genotípica

$$g(x_i x_j x_k x_l) = \alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + \alpha_l + \beta_{ij} + \beta_{ik} + \beta_{il} + \beta_{jk} + \beta_{jl} + \beta_{kl} + \gamma_{ijk} + \gamma_{ijl} + \gamma_{ikl} + \gamma_{jkl} + \delta_{ijkl}$$

Variabilidad genotípica total, para un *locus* con 4 alelos ( $x_i, x_j, x_k, x_l$ )

$$\sigma^2_{G(x_i x_j x_k x_l)} = \sigma^2_A + \sigma^2_D + \sigma^2_T + \sigma^2_Q, \text{ donde:}$$

$\sigma^2_A$ , variancia aditiva debida a la variabilidad de efectos promedio ( $\alpha_i, \alpha_j, \alpha_k$  y  $\alpha_l$ ) de los alelos  $x_i, x_j, x_k, x_l$ ,

$\sigma^2_D$ , variancia dialélica debida a interacciones  $\beta_{ij}, \beta_{ik}, \beta_{il}, \beta_{jk}, \beta_{jl}, \beta_{kl}$ ,

$\sigma^2_T$ , variancia trialélica debida a interacciones  $\gamma_{ijk}, \gamma_{ijl}, \gamma_{ikl}, \gamma_{jkl}$

$\sigma^2_Q$ , variancia cuadrialélica debida a la interacción  $\delta_{ijkl}$

## **II. 2. Cuantificación de la Variabilidad Genotípica**

**Se emplea ciertos diseños genéticos de apareamiento para ensamblar las poblaciones que permiten cuantificar la variabilidad genética y estimar la heredabilidad ( $h^2$ ) de los caracteres que se discutirán fueron:**

**Diseño Anidado Carolina del Norte I**

**Diseño Factorial Carolina del Norte II**

**Diversos Diseños Dialélicos**



## Figura N° 1. Estimación de Componentes de Variancia Genética

Al evaluar los Diseños Genéticos mencionados se estiman los componentes de variancia experimental

$$\sigma^2_M, \sigma^2_H, \sigma^2_{M \times H}, \sigma^2_{H/M}, \sigma^2_{HCG}, \sigma^2_{HCE}, \sigma^2_P$$

Interfase

Covariancias genéticas

Cov FS, HS, P-O

Componentes de variancia genética estimados a través de Cov genéticas entre individuos emparentados

$$\sigma^2_A, \sigma^2_D, \sigma^2_T, \sigma^2_Q, \sigma^2_{AA}, \sigma^2_{AD}, \text{ etc.}$$

## II. 3. Covariancias genéticas entre autotetraploides emparentados, $Cov(X, Y) = E[X(x_i x_j x_k x_l), Y(y_i y_j y_k y_l)]$

La  $Cov(X, Y)$  es la  $Cov$  entre sus valores genotípicos:

Como referencia: Para diploides:  $Cov XY = E(\alpha_{x_i} + \alpha_{x_j} + \beta_{x_{ij}})(\alpha_{y_i} + \alpha_{y_j} + \beta_{y_{ij}})$

$$Cov XY = E[\alpha_{x_i} + \alpha_{x_j} + \alpha_{x_k} + \alpha_{x_l} + \beta_{x_{ij}} + \beta_{x_{ik}} + \beta_{x_{il}} + \beta_{x_{jk}} + \beta_{x_{jl}} + \beta_{x_{kl}} + \gamma_{x_{ijk}} + \gamma_{x_{ijl}} + \gamma_{x_{ikl}} + \gamma_{x_{jkl}} + \delta_{x_{ijkl}}][\alpha_{y_i} + \alpha_{y_j} + \alpha_{y_k} + \alpha_{y_l} + \beta_{y_{ij}} + \beta_{y_{ik}} + \beta_{y_{il}} + \beta_{y_{jk}} + \beta_{y_{jl}} + \beta_{y_{kl}} + \gamma_{y_{ijk}} + \gamma_{y_{ijl}} + \gamma_{y_{ikl}} + \gamma_{y_{jkl}} + \delta_{y_{ijkl}}]$$

La  $Cov(X, Y)$  tiene 225 valores esperados (VE). Sin embargo, debido a que los efectos de las  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  y  $\delta$  no están correlacionados, los VE siguientes:

$$E(\alpha_{x_i}, \beta_{y_i y_j}), E(\alpha_{x_i}, \gamma_{y_i y_j y_k}), E(\beta_{x_i x_j}, \gamma_{y_i y_j y_k}), E(\gamma_{x_i x_j x_k}, \delta_{y_i y_j y_k y_l}), \text{ etc.} = 0$$

Entonces, solo  $E(\alpha_{x_i}, \alpha_{y_i}), E(\beta_{x_i x_j}, \beta_{y_i y_j}), E(\gamma_{x_i x_j x_k}, \gamma_{y_i y_j y_k}), E(\delta_{x_i x_j x_k x_l}, \delta_{y_i y_j y_k y_l}) \neq 0$  y generan las variancias genéticas.

$$\sigma^2_A, \sigma^2_D, \sigma^2_T \text{ y } \sigma^2_Q$$

## II. 3. Componentes de variancia genética (CVG)

Cuadro N° 2. Componentes de variancia genética para diferentes grados de parentesco en autotetraploides

		Componentes de variancia genética							
Parentesco	$\sigma^2_A$	$\sigma^2_D$	$\sigma^2_T$	$\sigma^2_Q$	$\sigma^2_{AA}$	$\sigma^2_{AD}$	$\sigma^2_{AT}$	$\sigma^2_{AQ}$	$\sigma^2_{DD}$
P-O	1/2	1/6	--	--	1/4	1/12	--	--	1/36
FS	1/2	2/9	1/12	1/36	1/4	1/9	1/24	1/72	4/81
HS	1/4	1/36	--	--	1/16	1/144	--	--	1/1296

$$2\sigma^2_C = 2 \text{ Cov P-O} = \sigma^2_A + 1/3\sigma^2_D + 1/2\sigma^2_{AA} + 1/6\sigma^2_{AD} + \dots$$

$$4\sigma^2_M = 4 \text{ Cov HS} = \sigma^2_A + 1/9\sigma^2_D + 1/4\sigma^2_{AA} + \dots$$

$$6\sigma^2_{M \times H} = 6 (\text{Cov FS} - 2 \text{ Cov HS}) = \sigma^2_D + 1/2\sigma^2_T + 1/6\sigma^2_Q + 3/4\sigma^2_{AA} + \dots$$

## II. 4. Heredabilidad ( $h^2$ ) para Caracteres de Importancia Económica en la Papa

$$h^2 = \sigma^2_A / \sigma^2_P$$

**Cuadro N° 3. Heredabilidad ( $h^2$ ) para precocidad y rendimiento en papas autotetraploides - Perú**

<b>Atributos</b>	<b>Heredabilidad (<math>h^2</math>)</b>	<b>Autor</b>
<b>Precocidad</b>	0.65	Mendoza, 1980
	0.55	Thompson <i>et al.</i> , 1983
	0.65	Mendoza, 1984
	0.47	Zúñiga, 1989
	0.69	Salas. 2007
<b>N° de tubérculos por planta</b>	0.58	Thompson <i>et al.</i> , 1983
	0.64	Thompson & Mendoza, 1984
	0.62	Zúñiga, 1989
	0.38	Salas. 2007
<b>Peso Promedio por tubérculo</b>	0.79	Thompson <i>et al.</i> , 1983
	0.62	Mendoza, 1984
	0.61	Thompson & Mendoza, 1984
	0.52	Zúñiga, 1989
	0.51	Salas. 2007
<b>Rendimiento</b>	0.31	Mendoza, 1984
	0.61	Thompson & Mendoza, 1984
	0.48	Zúñiga, 1989
	0.47	Hernández, 1989
	0.14	Huanco, 1990
	0.16	Marca, 1991
	0.29	Anguiz, 1993
	0.57	Salas. 2007

## Cuadro N° 4. Heredabilidad ( $h^2$ ) para calidad de tubérculos y resistencia o tolerancia a estreses bióticos y abióticos - Perú

Atributos	Heredabilidad ( $h^2$ )	Autor
Materia seca (MS) en tubérculos	0.76	Hernández, 1989
	0.75, 0.76, 0.83	Amorós <i>et al</i> , 1993
Azúcares reductores en tubérculos	0.54	Hernández, 1989
Tolerancia a heladas	0.17	Murillo, 1977
	0.57	Huanco, 1990
Resistencia a <i>Meloidogyne</i> *	0.78	Gutiérrez, 1984
Resistencia a <i>Alternaria solani</i>	0.7, 0.8	Mendoza <i>et al</i> , 1987
Resistencia a Rancho (Cámara) *	0.13	Vásquez, 1984
Resistencia a Rancho (Campo) *	0.04	Vásquez, 1984
Resistencia a Rancho (Campo)	0.48, 0.53, 0.40, 0.86	Landeo <i>et al</i> , 1999
Resist. a <i>R. solanacearum</i> (Raza 3)	0.18	Anguiz, 1993
Resistencia al virus PLRV	0.69	Salas, 2007
Inmunidad al virus PVY	Alelo dominante Y	Gálvez, 1991
	Alelo dominante Y	Mendoza <i>et al</i> , 1996
Inmunidad conjunta a PVX y PVY	Alelos dominantes X e Y	Mendoza <i>et al</i> , 2008

\* Estimados realizados en papas diploides.

## II. 6. Tipos de acción génica en papas autotetraploides

Se ha determinado que para rendimiento, resistencia a *P. infestans*, *R. solanacearum* y tolerancia a heladas, el tipo de acción génica sería no aditivo.

Según Mendoza y Haynes, 1974 el rendimiento de las papas autotetraploides, dependería de la acción de sobre dominancia de los alelos según la cual, los genotipos polimórficos cuadrialélicos,  $x_i x_j x_k x_l$  por sus múltiples interacciones *intra e inter locus* tendrían mayor valor genotípico. El segundo componente de gran importancia sería la ADAPTACIÓN de los genotipos.

$$x_i x_j x_k x_l > x_i x_i x_j x_k > x_i x_i x_j x_j > x_i x_i x_i x_j > x_i x_i x_i x_i$$

El valor genotípico de un *locus* cuadrialélico se expresa como:

$$g(x_i x_j x_k x_l) = \alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + \alpha_l + \beta_{ij} + \beta_{ik} + \beta_{il} + \beta_{jk} + \beta_{jl} + \beta_{kl} + \gamma_{ijk} + \gamma_{ijl} + \gamma_{ikl} + \gamma_{jkl} + \delta_{ijkl}$$

El valor genotípico de un *locus* dialélico balanceado se expresa como:

$$g(x_i x_i x_j x_j) = 2\alpha_i + 2\alpha_j + 4\beta_{ik}$$

Notar que se pierde diversidad alélica e interacciones di, tri y cuadrialélicas.

$$X = f (A + Y + R)$$

**X = Rendimiento**

**A = Factores de Adaptación**

**Y = Factores de Rendimiento *per se***

**R = Factores de resistencia o tolerancia a factores bióticos y abióticos**



## Efecto de la diversidad alélica en papas autotetraploides

Cuadro N°5. Rendimiento en 4 ambientes tropicales de 5 poblaciones de papas 4x de diversidad alélica diferente (Amorós, 1979).

Población	Origen de los Progenitores y N° especies incluidas	Rendimiento (ton/Ha)
P <sub>I</sub>	$[(neo\ tbr) \times [(tbr \times (tbr \times phu))] (3)$	22.6 a
P <sub>II</sub>	$(neo\ tbr) \times (tbr) (2)$	18.9 ab
P <sub>III</sub>	$(tbr) \times [(tbr \times (tbr \times phu)] \times (tbr) \times [(tbr \times (tbr \times phu))] (2)$	17.2 b
P <sub>IV</sub>	$(neo\ tbr) \times (neo\ tbr) (1)$	15.8 b
P <sub>V</sub>	$(tbr) \times (tbr) (1)$	15.6 b

*neo tbr* = *adg* adaptado a días largos y temperaturas mas elevadas (Trabajo del Dr. Robert L. Plaisted y colaboradores en Cornell University).

**Cuadro N° 6. Contraste para rendimiento en 4 ambientes de las poblaciones I y II contra las demás (Amorós, 1979).**

<b>Contraste para rendimiento</b>	<b>% Incremento de rendimiento</b>
$P_I(3) - P_{II}(2)$	19.5
$P_I(3) - P_{III}(2)$	31.5
$P_I(3) - P_{IV}(1)$	42.1
$P_I(3) - P_V(1)$	44.2
$P_{II}(2) - P_{III}(2)$	10.0
$P_{II}(2) - P_{IV}(1)$	18.9
$P_{II}(2) - P_V(1)$	20.7

Las evidencias sugieren que ampliando la diversidad alélica conservando la ADAPTACION del material parental, incrementaría la HETEROSIS para rendimiento a niveles quizá jamás alcanzados en este cultivo.

Empero, aun existen programas que usan métodos y progenitores tradicionales con resultados insuficientes para un mundo que cada día demanda mas alimentos.

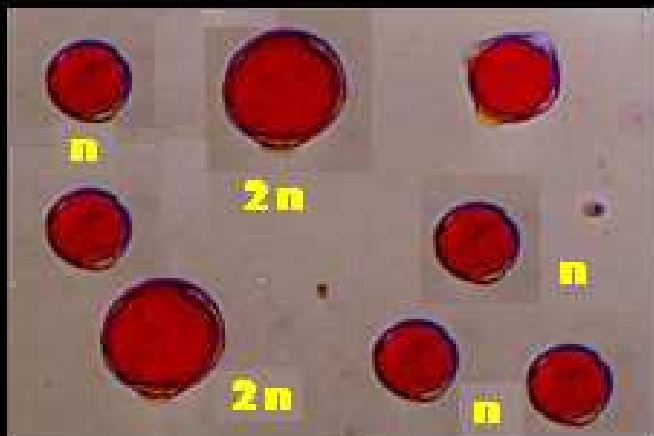
**Bonierbale *et al.*, 1993** empleando marcadores moleculares, concluyeron que la máxima diversidad alélica influenciaba favorablemente el rendimiento si los genes de **ADAPTACIÓN** estaban presentes sustentando lo reportado en los dos trabajos anteriores

## Base del polimorfismo alélico en *loci* de papas autotetraploides

En la naturaleza, la especie autotetraploide *S. tuberosum* L. ssp. *andigena* comparte nichos ecológicos con las especies diploides *S. stenotomum*, *S. goniocalix* y en menor escala *S. phureja*.

Ciertas papas diploides producen óvulos y polen no reducidos ( $2n$ ). En abril del 2008, se evaluó la producción de polen  $2n$  de 634 entradas encontrándose que todas producen polen- $2n$  entre 0.8-12%.

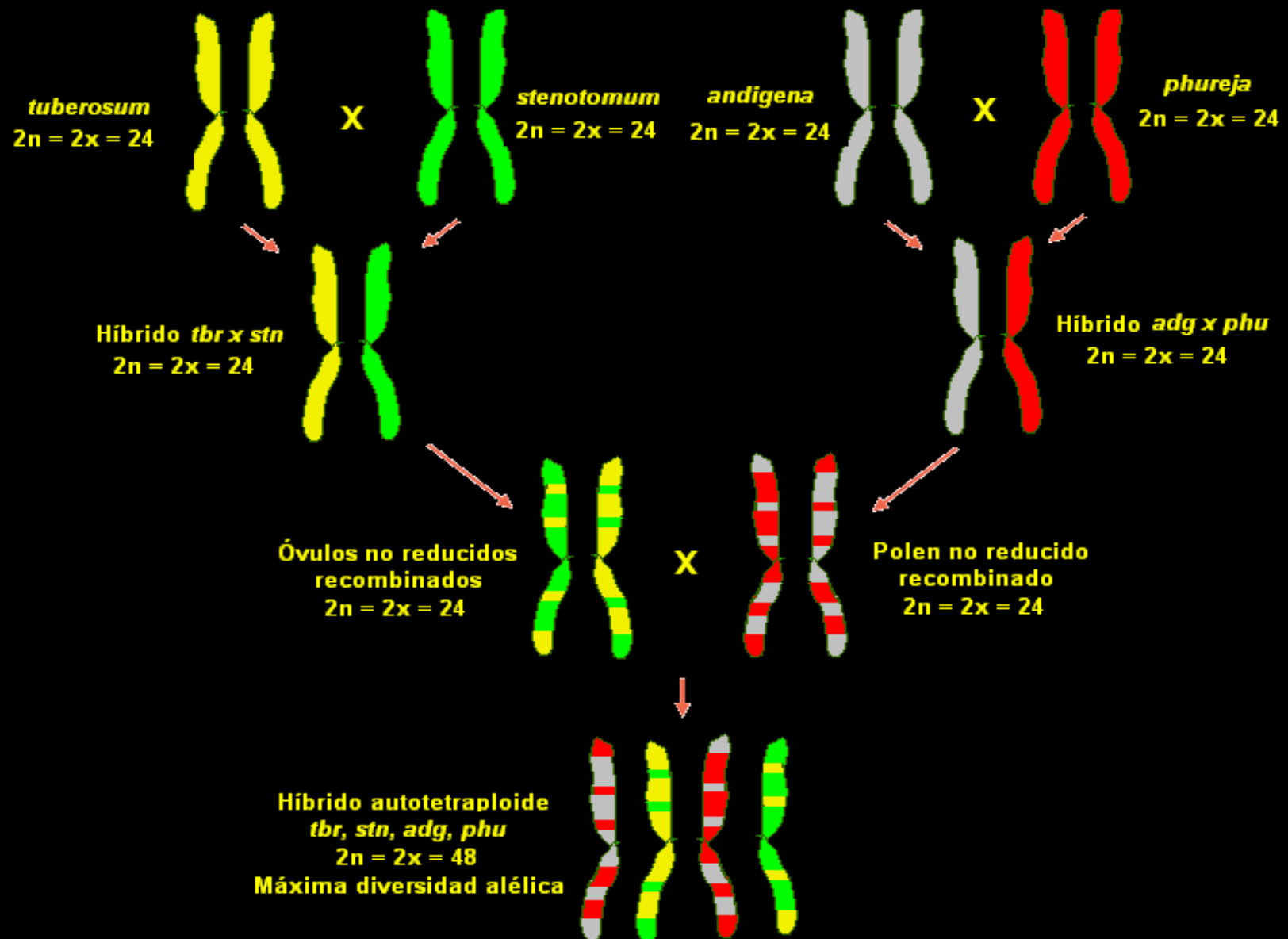
Un 15.3% (97 accesiones) produjo 4.8-12% de polen  $2n$  que posibilita cruces  $4x-2x$  para transferir alelos de esas especies a poblaciones  $4x$  ampliando el polimorfismo alélico. Lo siguiente es la determinación citogenética del mecanismo de producción del polen  $2n$  (FDR o SDR).



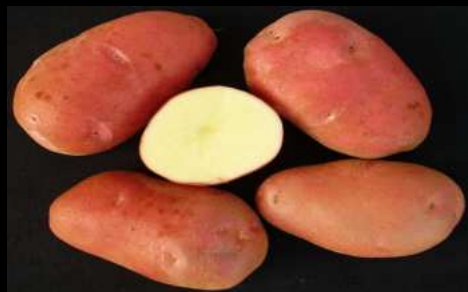
**Mostraré un modelo para el uso de los gametos no reducidos para incrementar el polimorfismo alélico y heterosis de los híbridos de papa. Propuesta del Dr. Américo Mendiburo, ilustre genetista de INTA - Argentina y apreciado amigo, tempranamente fallecido y a cuya memoria me permito rendir el mas respetuoso homenaje.**

**El Dr. Stanley J. Peloquin y sus colaboradores de la Universidad de Wisconsin, ahondaron la investigación sobre el enorme potencial de los gametos no reducidos para el mejoramiento de papa. Sin embargo, esta poderosa arma ha sido poco utilizada.**

Maximización de la diversidad alélica vía gametos  $2n$  usando dihaploides de las sub sps. *tuberosum* y *andigena*, y diploides *S. phureja* y *S. stenotomum*.



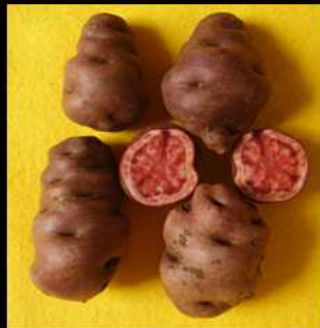
# Uso de Gametos no reducidos en Mejoramiento Genético



**Progenitores 4x**

**Rendimiento, calidad y resistencia a enfermedades**

**X**



**Progenitores 2x**

**Polen 2n, alta calidad para proceso industrial**



## Relación entre el Tipo de Acción Génica y efecto de Endocría

La disminución o ausencia de interacciones alélicas *intra* e *inter locus* en el rendimiento estaría vinculada al efecto depresivo de la endocría.

Un genotipo cuadrialélico autofecundado,  $(X_i X_j X_k X_l)$ , produce tres grupos genotípicos: dialélico, trialélico y cuadrialélico, con las siguientes frecuencias, valores genotípicos y coeficientes de endocría.

$$1/6 g(x_i x_i x_j x_j) = 2\alpha_i + 2\alpha_j + 4\beta_{ij}; F(x_i x_i x_j x_j) = 1/3$$

$$4/6 g(x_i x_i x_j x_k) = 2\alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + 2\beta_{ij} + 2\beta_{ik} + 2\beta_{jk} + 2\gamma_{ijk}; F(x_i x_i x_j x_k) = 1/6$$

$$1/6 g(x_i x_j x_k x_l) = \alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + \alpha_l + \beta_{ij} + \beta_{ik} + \beta_{il} + \beta_{jk} + \beta_{jl} + \beta_{kl} + \gamma_{ijk} + \gamma_{ijl} + \gamma_{ikl} + \gamma_{jkl} + \delta_{ijkl}; F(x_i x_j x_k x_l) = 0$$

La endocría promedio de la progenie es  $F = 1/6 = 0.167$

Notar que en diploides, la endocría no produce pérdida alélica sino pérdida de heterocigocidad y en una generación de autofecundación  $F = 1/2 = 0.5$



Marca, 1991, comparó en ensayos replicados durante 2 años, el rendimiento de progenies autofecundadas de 50 clones de *S. tuberosum* L. ssp. *andigena* respecto a sus progenies híbridas y de polinización libre.

El efecto de la endocría en el rendimiento en los 2 años años mostró que 10 clones no exhibieron depresión y 40, la mostraron en grado variable.

Cuadro N°7. Comportamiento promedio de 3 tipos de progenies y depresión por endocría para 4 caracteres (Marca, 1991).

Progenies	Rendimiento (g/pta)	Peso 500 semillas	N° semillas / baya	N° botones / planta
Híbridos (H)	684.5 a	412 a	164 a	129 a
Poliniz. libre (PL)	673.4 b	400 b	134 b	113 b
Autofec. (AF)	663.5 c	383 c	106 c	94 c

**Marca, 1991, tomo una muestra de 4 clones sin depresión por endocría y 7 que si la mostraron y los cruzó en un diseño dialélico 11 x 11.**

**Tres de los clones que no deprimieron tuvieron efectos estimados de Habilidad Combinatoria General (HCG) positivos y significativos mientras que en los demás los estimados fueron = 0 o de valor negativo.**

**Esto sugiere que hay clones con valores alélicos aditivos de importancia suficiente que compensan la pérdida de interacciones por endocría y mantienen alto rendimiento.**

**Sin embargo, 80% de los clones mostraron efectos variables de endocría lo que sugiere que sobre todo para rendimiento, las interacciones alélicas *intra* e *inter locus* (acción génica no aditiva) tendrían un rol primario sobre el rendimiento y explicarían en gran medida la depresión por endocría y la heterosis, como sugirieron Mendoza y Haynes, 1974.**

### III. Estrategias de Mejoramiento Genético



X



### III. Estrategias de Mejoramiento Genético

Los estimados de heredabilidad ( $h^2$ ) mostrados en los cuadros N° 3 y 4 permiten separar los caracteres estudiados en las papas autotetraploides en dos grupos:

(a). Grupo de mediana a baja  $h^2$ : Rendimiento, resistencia a *P. infestans* y *R. solanacearum*, tolerancia a heladas y contenido de azúcares reductores en el tubérculo,

(b). Grupo de mediana a alta  $h^2$ : N° y peso promedio de tubérculos, precocidad, contenido de materia seca en el tubérculo, inmunidades a PVX y PVY y resistencias al virus PLRV, *Meloidogyne* sp. y *Alternaria solani*.

### III. Estrategias de Mejoramiento Genético

#### Identificación de Progenitores superiores

En base a la  $h^2$  se definen 2 estrategias para identificar progenitores:

**Estrategia 1.** Para caracteres con  $h^2$  media a baja. Selección con pruebas de progenie para identificar progenitores de alta HCG que transmitan sus caracteres a una fracción importante de sus progenies. Es común encontrar variedades y clones de alto valor fenotípico cuya capacidad de transmitirlo a sus descendientes es pobre o nula.

**Estrategia 2.** Para caracteres con  $h^2$  media a elevada, no se requiere pruebas de progenie. El valor fenotípico de los progenitores potenciales sería criterio suficiente de selección.

En el caso de inmunidades a PVX y PVY, controladas por genes dominantes, u otros caracteres de herencia similar, crear progenitores *multiplex*, tiene gran valor, como se discutirá mas adelante.

## Estrategia de Mejoramiento 1. Selección de progenitores por Habilidad Combinatoria General (HCG)

Un progenitor cuadrialélico,  $(x_i x_j x_k x_l)$  produce 6 tipos de gametos diploides:  $x_i x_j$ ,  $x_i x_k$ ,  $x_i x_l$ ,  $x_j x_k$ ,  $x_j x_l$ , y  $x_k x_l$ , que transmiten a sus progenies la suma de sus efectos alélicos promedio y sus interacciones dialélicas:

$$\alpha_i + \alpha_j + \beta_{ij}, \alpha_i + \alpha_k + \beta_{ik}, \text{ etc.}$$

Por la herencia tetrasómica y elevada heterocigocidad de las papas autotetraploides, la HCG y HCE (Sprague y Tatum, 1942), son importantes para seleccionar progenitores. Recordar que en autotetraploides, la  $\sigma^2_{HCG}$  estima efectos alélicos aditivos y una fracción de los efectos dialélicos mientras que  $\sigma^2_{HCE}$ , estima los efectos de dominancia y epistasis.

Varios diseños de apareamiento (Dialélicos, NC II y Clon x Probador) evalúan la HCG y HCE. Para autotetraploides, solo se considera el Clon x Probador por su sencillez y economía en la selección de progenitores.

## Diseño de Apareamiento Clon x Probador

Estima efectos de HCG y HCE de un grupo de “c” clones apareados con “p” probadores. Sin embargo, se desea sobre todo, identificar clones con alta HCG que produzcan alta frecuencia de genotipos seleccionables para los caracteres evaluados. En este caso, los efectos de HCG para probadores y la HCE para progenies tiene valor secundario.

Un clon, “c”, posee alta HCG cuando el comportamiento promedio de sus progenies con los “p” probadores supera significativamente a la media poblacional.

**Cuadro N° 8. Diseño de apareamiento Clon x Probador.**

Clones	Probadores				Total	Promedio	$g_j$
	1	2	.	p			
1	$Y_{\cdot 11}$	$Y_{\cdot 12}$	.	$Y_{\cdot 1p}$	$Y_{\cdot 1\cdot}$	$Y_{\cdot 1\cdot}/rp$	$g_1$
2	$Y_{\cdot 21}$	$Y_{\cdot 22}$	.	$Y_{\cdot 2p}$	$Y_{\cdot 2\cdot}$	$Y_{\cdot 2\cdot}/rp$	$g_2$
3	$Y_{\cdot 31}$	$Y_{\cdot 32}$	.	$Y_{\cdot 3p}$	$Y_{\cdot 3\cdot}$	$Y_{\cdot 3\cdot}/rp$	$g_3$
.	.	.	.	.	.	.	
.	.	.	.	.	.	.	
c	$Y_{\cdot c1}$	$Y_{\cdot c2}$	.	$Y_{\cdot cp}$	$Y_{\cdot c\cdot}$	$Y_{\cdot c\cdot}/rp$	$g_c$
Total	$Y_{\cdot 1\cdot}$	$Y_{\cdot 2\cdot}$		$Y_{\cdot \cdot p}$	$Y_{\dots}$	$Y_{\dots}/rcp$	

$$g_j = (Y_{\cdot j\cdot} / rp) - (Y_{\dots} / rcp)$$

$$e. s. g_j = (\sigma_e^2 / rp)^{1/2}$$

$$e. s. (g_j - g_{j'}) = (2\sigma_e^2 / rp)^{1/2}$$



**En la evaluación de HCG en papas, se poliniza una muestra de “c” clones con una mezcla de polen (“Bulk”) en lugar de usar “p” probadores.**

**Este método, usado desde los años 80, solo permite seleccionar por HCG minimizando los efectos de HCE importantes de la interacción CxP que podrían distorsionar los efectos estimados de HCG de los clones.**

**Marca, 1991, cruzando 50 clones de *S. tuberosum* ssp. *andigena* con 2 probadores:**

**(i). Mezcla de polen de 10 clones y (ii). Mezcla de polen de 20 clones; mostró que los “Bulks” permitían identificar clones con HCG significativa.**

**El uso de “Bulks” de diferente diversidad alélica permite determinar las respuestas heteróticas de los clones y maximizar el rendimiento.**

**Este método ha permitido la selección de una larga lista de excelentes progenitores por rendimiento, precocidad, calidad de tubérculo y otros atributos usados de manera intensiva en el CIP.**

**El valor parental de estos clones ha sido confirmado por diversos estudios ulteriores empleando otros diseños de apareamiento.**

## **Progenitores de alta HCG Identificados por medio de Pruebas de Progenie**

**Existe una larga lista de progenitores superiores de elevada HCG para diversos caracteres que han sido identificados a través de las pruebas de progenie.**

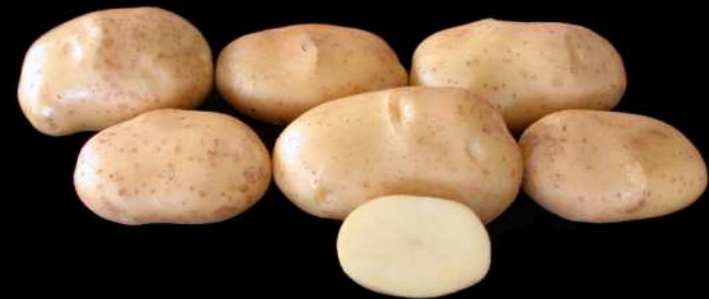
**Debe quedar claro que la selección de progenitores superiores considera no solo el rendimiento, si no caracteres de calidad de tubérculos, duración del periodo vegetativo y otros atributos adicionales como resistencia o tolerancia a enfermedades.**

## Ejemplo de un Excelente Progenitor

### Costanera (LT-8)

Como variedad rinde de 25-30 t/ha, madura en 90 días, tolera el calor, inmune a PVX y PVY, excelente calidad para procesamiento.

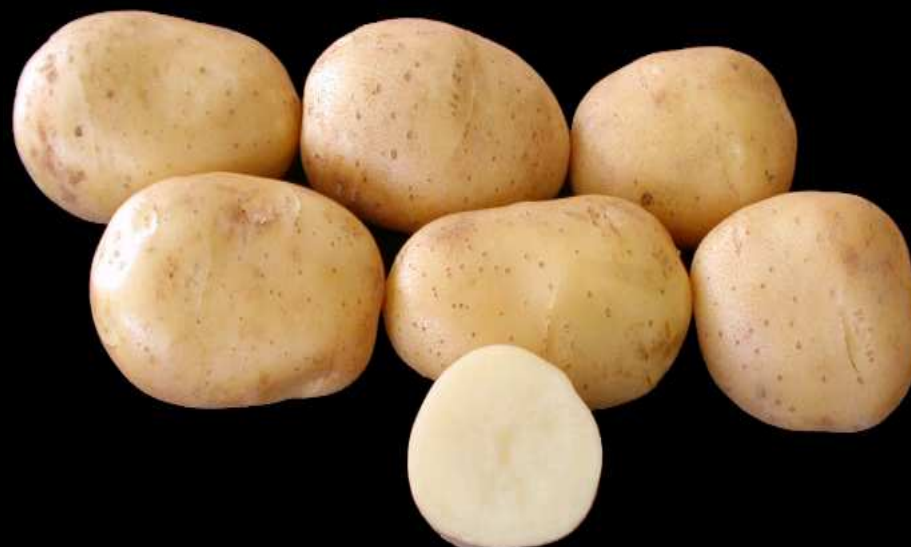
Como progenitor, transmite sus buenos atributos a una proporción elevada de sus progenies, incrementando la probabilidad de selección de nuevas variedades.



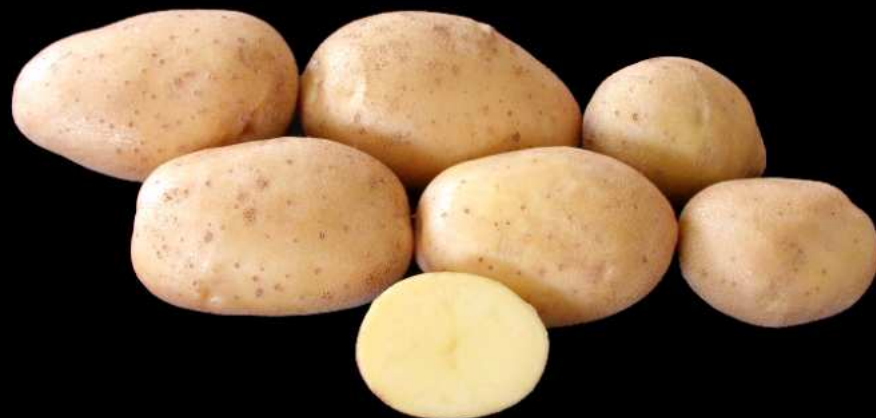
**Variedades de alto rendimiento y calidad culinaria, precoces y resist. a virus obtenidas de cruces entre progenitores de alta HCG**



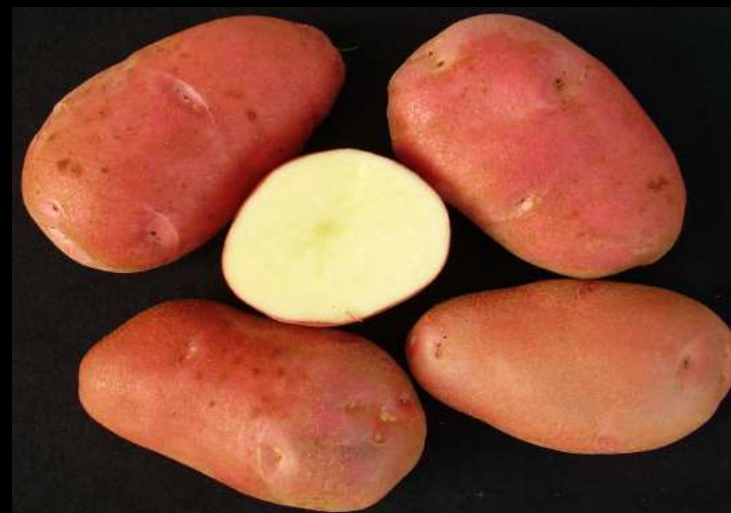
**Reiche (MEX-32 x XY.9)**



**Tacna (Serrana-INTA x XY.4)**



**Primavera (B71.74.49.12 x XY-13 )**



**Única (387521.3 x Aphrodite)**

## **Estrategia de Mejoramiento 2. Selección de progenitores por su valor fenotípico y creación de progenitores *Multiplex***

**Aplicada a caracteres de alta heredabilidad ( $h^2$ ): Precocidad, contenido de MS de tubérculos, resistencias a PLRV, *Meloidogyne* sp. y *Alternaria solani* y las inmunidades a PVX y PVY.**

**En caracteres de alta  $h^2$ , identificar progenitores por su valor fenotípico es suficiente para respuesta adecuada a la selección.**

**Las pruebas de progenie para identificar progenitores para caracteres de mediana a baja  $h^2$ , indirectamente permiten evaluar el comportamiento de los progenitores para los demás atributos.**

**Mención aparte requiere la creación de progenitores *multiplex* que se discute a continuación.**

## Creación de Progenitores *Multiplex*

Las estructuras genotípicas autotetraploides se denominan en función del N° de alelos dominantes que poseen: *nulplex* (xxxx), *simplex* (Xxxx), *duplex* (XXxx), *triplex* (XXXx) y *cuadruplex* (XXXX).

La creación de progenitores *multiplex* fue un proceso de 15 años iniciado 1982-83 (Mendoza *et al.*, 1989) que desarrolló excelentes progenitores *triplex* (YYYy) y (XXXx YYYy) inmunes a los virus PVY y al complejo PVX + PVY (Mendoza *et al.*, 1996 y 2008).

El gran valor de los *multiplex* es que cruzados con progenitores susceptibles transmiten inmunidad a ambos virus al 96% de su progenie. Esto permite resolver definitivamente, por vía genética, el problema creado por estos patógenos al cultivo de la papa.

Además, facilita seleccionar variedades con resistencias múltiples.

**Cuadro N° 9. Porcentaje de transmisión de inmunidad conjunta a PVX y PVY\*.**

Progenitores		Progenie inmune PVX y PVY
Susceptible	Inmune	
xxxxyyyy	XxxxYyyy	25%
xxxxyyyy	XXxxYYyy	69%
xxxxyyyy	XXXxYYYYy	96%
xxxxyyyy	XXXXYYYY	100%

\* El *locus* de inmunidad de PVX segrega por cromosomas al azar,  $\alpha = 0$  y el de PVY por cromátidas al azar,  $\alpha = 1/7$ . (Mendoza *et al*, 1996 y 2008). Por eso los triplex XXXxYYYYy no transmiten inmunidad al 100% de progenies

## Creación de Progenitores Multiplex Inmunes a PVX y PVY

①  $Xxxx\ yyyy$   $\times$   $xxxxYyyy$

Simplex XY  $Xxxx\ Yyyy$  (Identificación por inoculación e injerto)  
(Selección por HCG para rendimiento y otros caracteres)

②  $Xxxx\ Yyyy$   $\times$   $XxxxYyyy$

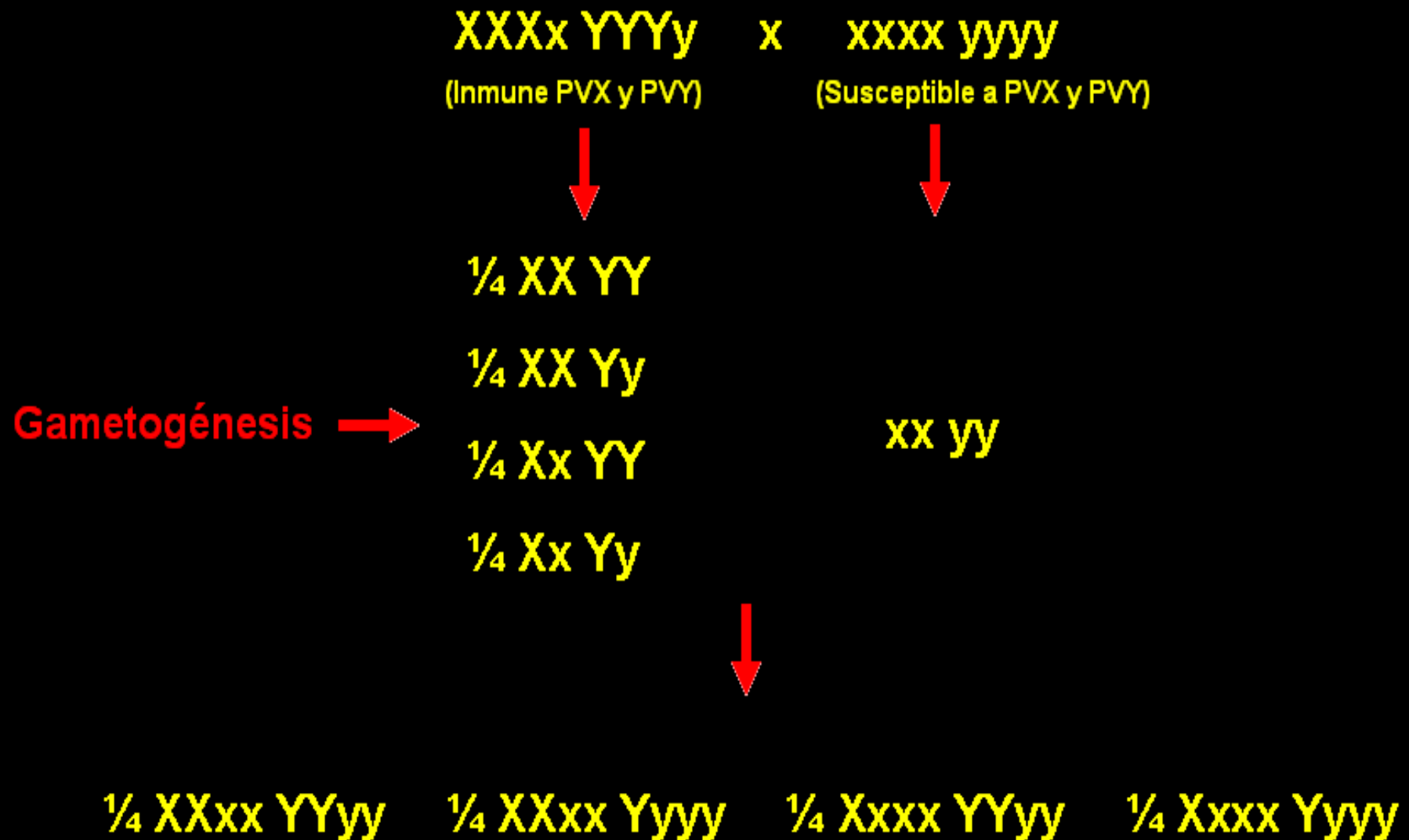
Duplex XY  $XXxx\ YYyy$  (Identificación por inoculación, injerto y prueba de progenie)  
(Selección por HCG para rendimiento y otros caracteres)

③  $XXxx\ YYyy$   $\times$   $XXxxYYyy$

Triplex XY  $XXXx\ YYYy$  (Identificación por inoculación, injerto y prueba de progenie)  
(Selección por HCG para rendimiento y otros caracteres)



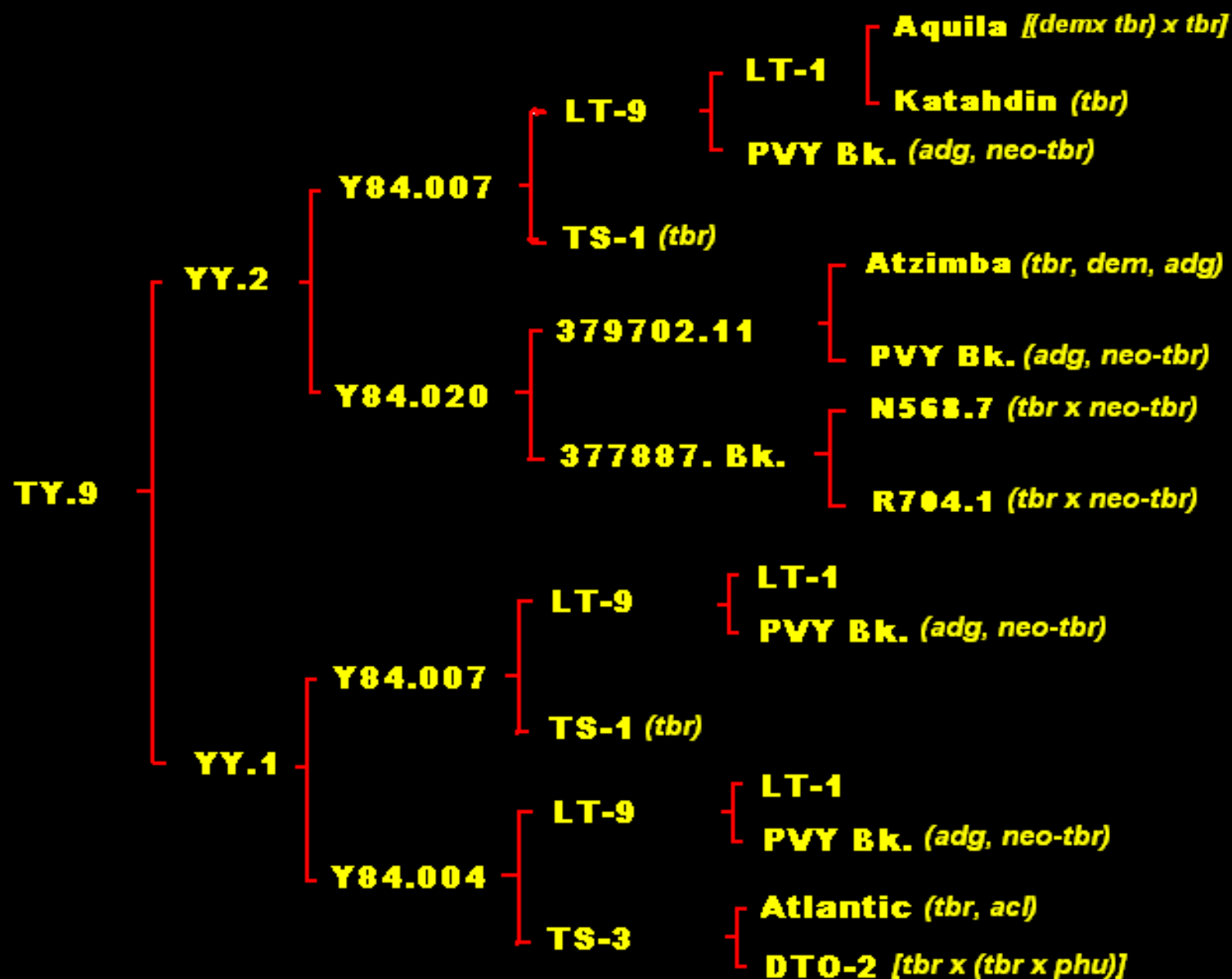
## Utilización de Progenitores Triplex Inmune a PVX y PVY en Mejoramiento de Papa



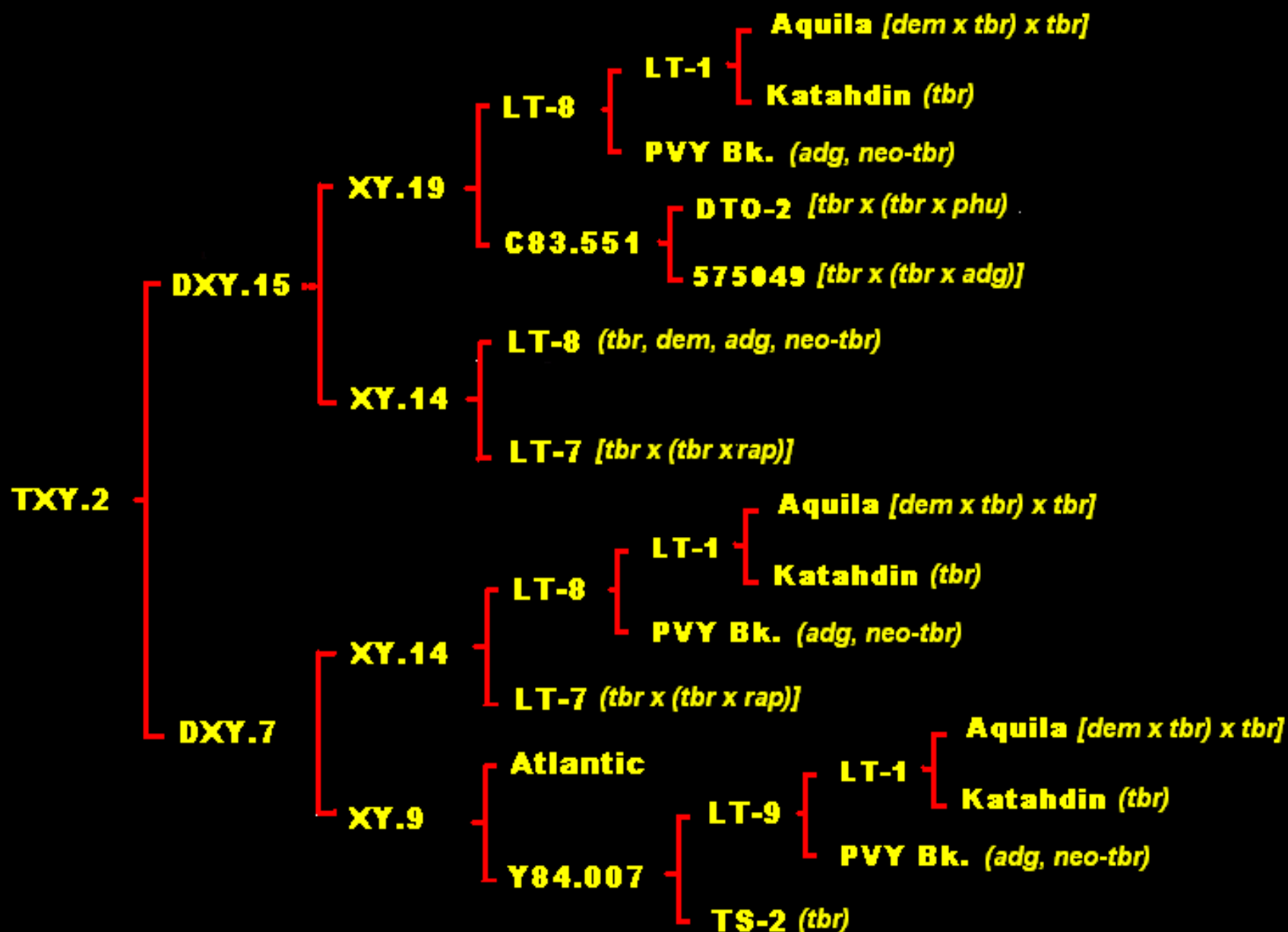
Gametogénesis →

96.4% de la progenie es inmune a PVX y PVY debido a que el locus Y presenta doble reducción con un valor de  $\alpha = 1/7$

## Síntesis del Progenitor TY.9 *Triplex* (YYYy) Inmune a PVY



## Síntesis del Progenitor TXY.2 *Triplex* (XXXxYYYy) inmune a PVX y PVY



## Combinación de inmunidad a PVX y PVY y resistencia a PLRV



**PVX**



**PVY**



**PLRV**

**TXY.3 x India – 1039  
Inmune a PVX y PVY  
y resistente a PLRV**



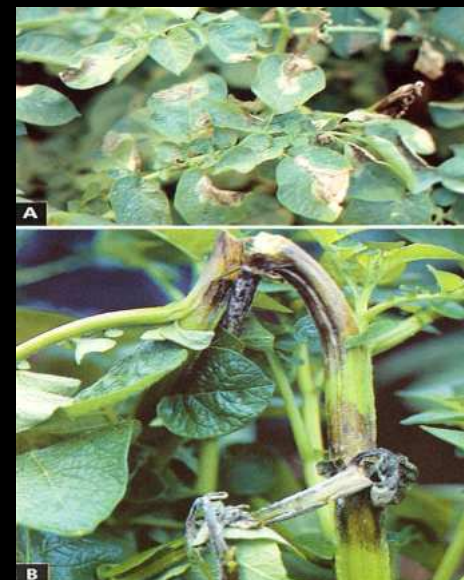
## Combinación de inmunidad a PVX y PVY y resistencia a Rancho



PVX



PVY



Rancho

Actualmente se evalúa una población de 4000 genotipos de cruces entre los progenitores *triplex* inmunes a PVX y PVY, TXY. 2, TXY. 6 y TXY.11 con clones resistentes a *P. infestans* libres de genes R. Solo se evalúa la resistencia horizontal a la rancho por que la inmunidad a ambos virus está presente en 96% de las progenies.

## IV. Conclusiones

1. La ampliación y uso de la diversidad alélica permitirá aumentar la producción en cantidad y calidad de este cultivo.
2. La información reportada refuerza significativamente el conocimiento sobre herencia de atributos importantes de las papas autotetraploides y facilita su mejoramiento genético.
3. Los resultados obtenidos muestran que la selección de progenitores para mejorar caracteres de mediana a baja  $h^2$  con pruebas de progenie permitió identificar gran N° de progenitores superiores.
4. Los progenitores *multiplex* para caracteres de alta  $h^2$  como los *Triplex* (XXXxYYYy) que transmiten inmunidad conjunta, son la solución genética para el control definitivo de esos patógenos.
5. El largo camino permitió entrenar a nivel de post grado a 24 estudiantes, hoy Mg. Sc. que trabajan en el mejoramiento de este cultivo emblemático, con centro de origen primario en Perú.

***Muchas gracias por su atención.***