



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO
FACULTAD DE CIENCIAS AGRICOLAS

ESTIMACION DE PARÁMETROS GENÉTICOS EN PAPA *Solanum tuberosum* L.

TESIS

QUE COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTORA EN CIENCIAS AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES

PRESENTA

CLAUDIA SAAVEDRA GUEVARA

DIRECTOR DE TESIS:

DRA. DELFINA DE JESÚS PÉREZ LÓPEZ

CODIRECTOR DE TESIS:

DR. ANDRÉS GONZÁLEZ HUERTA

TUTOR ADJUNTO:

DR. J. RAMÓN PASCUAL FRANCO MARTÍNEZ

CAMPUS UNIVERSITARIO EL CERRILLO, TOLUCA, ESTADO DE MÉXICO

NOVIEMBRE DE 2023



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO
FACULTAD DE CIENCIAS AGRICOLAS

ESTIMACION DE PARÁMETROS GENÉTICOS EN PAPA *Solanum
tuberosum* L.

TESIS

QUE COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORA EN CIENCIAS AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES

PRESENTA

CLAUDIA SAAVEDRA GUEVARA

DIRECTOR DE TESIS:

DRA. DELFINA DE JESÚS PÉREZ LÓPEZ

CODIRECTOR DE TESIS:

DR. ANDRÉS GONZÁLEZ HUERTA

TUTOR ADJUNTO:

DR. J. RAMÓN PASCUAL FRANCO MARTÍNEZ

CAMPUS UNIVERSITARIO EL CERRILLO, TOLUCA, ESTADO DE MÉXICO

NOVIEMBRE DE 2023

INDICE GENERAL

	Página
ÍNDICE DE CUADROS	iii
ÍNDICE DE FIGURAS	iv
RESUMEN GENERAL	v
ABSTRACT	vii
I. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Objetivos	3
II. REVISIÓN DE LITERATURA	4
2.1. Importancia económica y social del cultivo de la papa	4
2.2. Taxonomía y origen	5
2.3. Importancia del mejoramiento genético	7
2.3.1. Floración y retención de flores	8
2.3.2. Estructura de la flor	9
2.4. Diseños de apareamiento	9
2.5. Estudios relacionados	10
III. MATERIALES Y MÉTODOS	14
3.1. Ubicación geográfica del área de estudio	14
3.2. Material genético	14
3.3. Desarrollo del trabajo experimental	19
3.3.1. Etapa 1. Siembra de progenitores y obtención de cruzas	19
3.3.2. Etapa 2. Evaluación de las cruzas en invernadero	22
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	24
4.1 Métodos de Griffing: revisión sobre su importancia y	

aplicación en fitomejoramiento convencional	24
4.2 Importancia de los parámetros genéticos en papa	40
4.3 Obtención de semilla híbrida de papa con siete progenitores	61
V. CONCLUSIONES GENERALES	79
VI. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	80

INDICE DE CUADROS

Cuadro:	Página
1. Características de los progenitores de papa	15
2. Total de cruzamientos posibles con siete progenitores	21
4.3 Obtención de semilla híbrida de papa con siete progenitores	
1. Características de la floración de siete progenitores de papa	
En 2022	68
2. Total de polinizaciones realizadas en 2022	68
3. Total de frutos de cada cruce	69
4. Información de cruces cosechadas	70

INDICE DE FIGURAS

Figura:	Página
1. Origen genético de la variedad Agata	16
2. Origen genético de la variedad Atlantic	17
3. Origen genético de la variedad Caesar	17
4. Origen genético de la variedad Fianna	18
5. Origen genético de la variedad Mondial	18
6. Origen genético de la variedad Orquesta	19
4.3 Obtención de semilla híbrida de papa con siete progenitores	
S/N Progenie de una de las cruzas Atlantic x Caesar	
Realizada 27/07/2022	63
1. Número de frutos por crusa	71
2. Peso promedio de frutos en las 12 cruzas	71
3. Diámetro promedio del fruto en las 12 cruzas	72
4. Número de semillas promedio por fruto	72

RESUMEN GENERAL

El conocimiento de los diseños genéticos nos permite identificar el tipo de acción génica que presenta una población para ser usados como progenitores en un programa de mejoramiento genético y para hacer predicciones sobre el comportamiento de las cruzas tanto muestreadas como no muestreadas. Existen varios diseños genéticos que se utilizan para estimar los parámetros genéticos, todo depende del objetivo que se persiga.

Con el propósito de generar cruzas de papa con mayor potencial del rendimiento se utilizó el diseño de apareamiento de cruzas dialélicas de Griffing con siete progenitores. A partir de ello primero se realizó un análisis teórico de las cuatro metodologías de Griffing con relación a las de Hayman y Jinks y Gardner y Eberhart; considerando las suposiciones y las similitudes que existen entre ellas y se describió teóricamente su importancia y estimación de los parámetros genéticos en papa y finalmente se obtuvo híbridos a partir de cruzas $4X \times 4X$ y se evaluó las progenies en condición de invernadero para seleccionar con base en rendimiento y componentes del rendimiento.

En este contexto, los efectos y varianzas de aptitud combinatoria, la heredabilidad, la heterosis, la respuesta a la selección, la identificación de progenitores y cruzas simples sobresalientes, así como la predicción de híbridos de mayor producción y calidad, depende del tipo de diseño

de apareamiento y experimental elegido. Se describen los ocho modelos matemáticos que Griffing discutió y que frecuentemente se utilizan para aplicar algún paquete estadístico, se citan algunas investigaciones realizadas en la última década, y se sugieren algunos softwares para su análisis genético-estadístico.

A partir de siete progenitores de papa es posible obtener $p^2 = 49$ cruzas posibles de acuerdo a las cruzas dialélicas. Los resultados reportados indican que solo 26 cruzas se realizaron de las cuales solo 12 fueron exitosas. Los progenitores que produjeron abundante polen fue Caesar, Fianna y Orquesta. La crusa efectiva de prendimiento fue Atlantic x Cesar (55%). La crusa con mayor cantidad de semillas por fruto fue Fianna x Cesar (173). Las 12 cruzas obtenidas se evaluaron en condiciones de invernadero en mayo de 2023, los resultados de esta parte del trabajo serán publicados en una revista científica.

Palabras clave: diseños genéticos, parámetros genéticos, *Solanum tuberosum*.

ABSTRACT

Knowledge of genetic designs allows identifying the kind of genic action that is present in a population, so this material can be used as progenitors in a breeding program, it also allows making predictions about the performance of the crossings both sampled and not sampled. There are several genetic designs that are used to estimate genetic parameters, their choosing depends on the pursued aim.

A Griffing diallelic design was used with the purpose to generate potato crossings with higher potential yield using seven progenitors. Thereafter a theoretical analysis was carried out on the four Griffing methodologies comparing them with the Hayman and Jinks and the Gardner and Eberhart ones, considering the assumptions and similarities among them. Their theoretical importance was described, as well as the estimation of genetic parameters in potatoes and finally, several hybrids were obtained from 4X x 4X crossings and their progeny was evaluated in greenhouse conditions to select the best ones regarding their yield and yield components.

In this regard, the effects and variances of combining aptitude, heritability, heterosis, response to selection, identification of progenitors and outstanding simple crossings, as well as the prediction of the hybrids with the highest production and quality, depend on the type of mating and experimental designs. Eight mathematical models of Griffing are described because they are frequently used with any statistical

package, some research carried out in the last decade is mentioned as well. Besides, some software is suggested for the genetical-statistical analysis.

It is possible to obtain $p^2 = 49$ crossings from seven potato progenitors according to diallel crossings. In our specific case, only 26 crossings were performed with only 12 successful ones. The progenitors with abundant pollen were Caesar, Fianna and Orquesta. The most effective crossing regarding fruit holding was Atlantic x Caesar (55%). The crossing with the highest number of seeds per fruit was Fianna x Caesar (173). The 12 obtained crossings were evaluated under greenhouse conditions on May, 2023. The results of this part of the research will be published in a scientific journal.

Key words: Genetic designs, genetic parameters, *Solanum tuberosum*.

I. INTRODUCCIÓN

La papa (*Solanum tuberosum* L.) se cultiva en regiones templadas en 150 países y su producción mundial asciende a 359 millones de toneladas (FAO, 2022). Es una especie parcialmente alogáma que se reproduce clonalmente y por semilla sexual mediante el proceso de hibridación.

El mejoramiento genético por hibridación en papa inició desde 1959, cuando se identificaron progenitores sobresalientes usando diseños de apareamiento, que son planes de cruzamiento entre individuos seleccionados, utilizados para estimar parámetros genéticos (Nduwumuremyi *et al.*, 2013). Los diseños de apareamiento más usados en un programa de mejoramiento vegetal son la cruce dialélica (Griffing, 1956), el diseño factorial III de Carolina del Norte (Comstock y Robinson, 1952) y los propuestos por Hayman (1954) y Jinks (1954).

La cruce dialélica inició desde la década de los 40's para estudiar la estructura genética de un grupo de progenitores y sus progenies a través del análisis de los efectos y varianzas de aptitud combinatoria general y aptitud combinatoria específica en variables cuantitativas como el rendimiento y calidad (Sprague y Tatum, 1942; Griffing, 1956). Con éstas se definen nuevos patrones heteróticos o una población segregante a partir de la cual es posible aislar nuevamente plantas

sobresalientes, predecir la respuesta a la selección o el comportamiento de híbridos o sintéticos formados con nuevas líneas; todos estos estimadores son denominados parámetros genéticos los cuales dan información sobre los tipos de acción génica (Fasahat *et al.*,2016; Awata *et al.*,2018; Bonnierbale *et al.*, 2020). Es pertinente estimar periódicamente los parámetros genéticos de la población a fin dediseñar estrategias alternativas para aumentar el avance genético (Hallauer y Miranda, 1981).

En la Sierra y Valles Altos de México existen problemas para adquirir semilla de papa de buena calidad de variedades que respondan favorablemente a las condiciones ambientales heterogéneas que predominan en la región. Por lo es importante contar con una amplia diversidad de cultivares mejorados que produzcan tubérculos de calidad y sean resistente a plagas y enfermedades (Bonnierbale *et al.*, 2004). En los últimos años se han introducido variedades extranjeras de las que se desconoce el grado de variabilidad genética disponible que pueda aprovecharse en el proceso de hibridación para obtener genotipos acorde a las necesidades de los pequeños productores de la parte Central de México; ya que el tubérculo semilla es difícil de adquirir por la calidad y el costo del producto. Estas condiciones motivaron a la realización del presente trabajo, con los siguientes objetivos:

1.1. Objetivos

- a) Analizar teóricamente las cruzas dialélicas mediante cuatro metodologías de Griffing con relación a las de Hayman y Jinks y Gardner y Eberhart; considerando las suposiciones y las similitudes que existen entre ellas.

- b) Describir teóricamente la importancia y estimación de los parámetros genéticos en papa.

- c) Obtener híbridos de papa a partir de cruzas 4X x 4X y evaluar las progenies en condiciones de invernadero.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Importancia social y económica del cultivo de la papa

La papa (*Solanum tuberosum* L.) es el cuarto cultivo en importancia en el mundo, después del trigo (*Triticum aestivum* L.), arroz (*Oryza sativa* L.) y el maíz (*Zea mays* L.), presenta una plasticidad fenotípica y habilidad de adaptarse a una amplia gama de ambientes. La mayor producción de tubérculo se encuentra en un clima templado como es Europa, Asia Central, Canadá, Estados Unidos, la costa de Perú hasta los Andes que incluyen Chile, Ecuador y Bolivia. También se cultiva en regiones tropicales como África del Oeste, y el sureste de Asia, en los subtropicos, el Norte de la India y el Sur de China (Campos y Ortiz, 2020).

Los grandes productores son China e India, esto se explica porque existe una menor demanda de papa fresca en países desarrollados, particularmente en Europa, se encuentra el reemplazo de la papa como alimento de ganado por cereales y el cambio en las dietas hacia un consumo de alimentos bajos en calorías (Deveaux *et al.*, 2020). Aunque países como Francia, Dinamarca y Bélgica han incrementado su producción en la última década para el procesamiento industrial en la elaboración de papas a la francesa y en hojuelas y como fuente de

almidón para la producción de plásticos biodegradables (Milbourne *et al.*, 2007).

En México los principales estados productores en el año 2020 fueron: Sonora (26.0%), Sinaloa (23.8%) y Veracruz (11.7%), lo que representó el 61.5% de la producción nacional, mientras que Zacatecas, Guanajuato y Nuevo León tuvieron el mayor rendimiento promedio, con 45.1, 44.9 y 38.8 t ha⁻¹ respectivamente. El estado de México, ocupó el séptimo lugar, con un rendimiento promedio 28.46 t ha⁻¹ inferior al promedio nacional de 31.83 t ha⁻¹ (Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural, 2020). De la producción total, 28 % se destina a la industria de las frituras, 15 % a la producción de semilla-tubérculo y el 56 % al mercado en fresco (Olmo, 2021).

2.2. Taxonomía y origen

Se originó en Sudamérica cuando los españoles llegaron a Perú, esto se apoya en hallazgos arqueológicos como las vasijas de cerámica de las tribus de Moche (1-600 DC) y Chimú (900-1450DC) donde están pintadas con plantas de papa (Hawkes 1992). Taxonómicamente, ocupan la sección *Petota* dentro del subgénero *Potatoe* del gran y diverso género *Solanum*. Esta sección *Petota* se divide en subsecciones *Estolonífera* (que no produce tubérculos) y *Potatoe* (que sí produce tubérculos), y estas subsecciones se dividieron en series en las que se colocaron las especies. Aunque existen varias teorías, lo

más probable es las papas cultivadas provengan de una amplia diversidad genética de materiales (Milbourne *et al.*, 2007). Las especies cultivadas y las especies silvestres se utilizan ampliamente en el mejoramiento de papa. Los miembros de la sección Petota se distribuyen ampliamente en América, desde el suroeste de Estados Unidos hasta el cono sur de Sudamérica. El último tratado taxonómico de la sección Petota se publicó en 1990 por John Hawkes, en él se reconocen siete especies cultivadas y 228 especies silvestres, divididas en 21 series taxonómicas. Por medio de la domesticación se logró disminuir la concentración de los glicoalcaloides tóxicos de los tubérculos nativos lo que permitió hacerlos comestibles, al seleccionar tubérculos con sabor menos amargo (Simmonds, 1995). Las concentraciones por encima de 20 mg 100 g⁻¹ en peso fresco se consideran inseguros para el consumo humano (Friedman y Levin, 2016).

Desde 1990, se han hecho intensivas colectas de campo en todo el rango del grupo, acompañadas con estudios morfológicos y moleculares, que han reducido a la mitad el número de especies y han explicado nuevas relaciones dentro y entre grupos. La reciente secuenciación del genoma de papa ha acelerado grandemente la investigación en todos los aspectos de la biología de la papa y permite establecer nuevas preguntas que eran inconcebibles hace un tiempo. (Spooner *et al.*, 2014).

2.3. Importancia del mejoramiento genético

En el mejoramiento genético el aspecto más importante es la identificación de progenitores superiores que combinen tantos caracteres deseables como sea posible. (Bonnierbale *et al.*, 2020), el éxito depende del método que se use. La hibridación se utiliza para obtener semilla de papa una vez que se ha logrado obtener material de características deseables como la resistencia a enfermedades y alto rendimiento, se procede a su reproducción vegetativa. El uso de hibridación artificial se empezó a utilizar en 1807 en Inglaterra, la primera variedad desarrollada a partir de hibridación fue Magnum Bonum en 1876 (Wilson, 1993).

El mejoramiento genético en la papa cultivada es complejo por ser una especie tetraploide y tener una herencia tetrasómica ($2n=4x=48$); (Lunden 1937; Cadman 1942). El inicio de mejoramiento se enfocó en la resistencia a enfermedades, principalmente al tizón tardío (*Phytophthora infestans*, Mont De Bary) y posteriormente en caracteres cuantitativos como el rendimiento. (Bradshaw, 2022). Para incorporar características de resistencia al tizón tardío se ha recurrido a la realización de cruas interespecíficas con las especies *Solanum demissum* y *S. edinense* (Weintraub, 2019). Mientras que para rendimiento, es necesario seleccionar líneas parentales capaces de transmitir la información genética a su progenie, esto se logra cuando se realizan cruzamientos con cultivares de amplia variabilidad genética y que presentan una

buena aptitud combinatoria general (ACG) así como una aptitud combinatoria específica (ACE) en las cruzas generadas, (Bradshaw, 2021 y 2022).

2.3.1. Floración y retención de flores

La floración y fructificación son importantes en un programa de mejoramiento genético para la obtención de variedades comerciales. Aun cuando las especies de papas silvestres y la mayor parte de las papas cultivadas producen flores, en muchos cultivares tetraploides la floración es muy pobre (Pérez *et al.*, 2013).

Los problemas en la producción de semilla de papa se atribuyen a un periodo corto de floración, falta de sincronización de la floración, a la caída de botones y flores antes y después de la fertilización, pobre producción de polen, esterilidad masculina, autoincompatibilidad (Pallais, 1994) y finalmente a que la diferenciación floral tiene lugar durante la formación del tubérculo. La floración depende de la especie, la variedad y de las condiciones ambientales. En general, *S. tuberosum ssp andigena* produce flores independientemente del fotoperiodo, y en días cortos es mayor. *S. tuberosum ssp tuberosum* es más sensible a días cortos, condición bajo la cual no florece (Li, 1983).

Las especies silvestres diploides al tener un solo locus-S, presentan autoincompatibilidad (Dodds 1965). Mientras que la autoincompatibilidad no opera los *S. tuberosum* tetraploides, 40% (amplitud 21–74%) de

polinización cruzada natural se estima que ocurre en el grupo andigena (Brown 1993) y 20% (amplitud 14–30%) en una población construida artificialmente de andigena (Glendinning 1976). las flores florecen y forman semillas en frutos en forma de bayas después de la polinización cruzada por medio de las abejas (Scurrah *et al.*, 2008).

2.3.2. Estructura de la flor

La flor presenta una inflorescencia cimosa, de 6 a 26 flores (Mendoza,1985), flores hermafroditas, tetracíclicas, pentámeras y actinomorfas, el cáliz es gamosépalo (5 sépalos soldados) lobulado, la corola es gamopétala, pentabulada de colores diversos que van del blanco al morado, con cinco estambres, cada estambre tiene dos anteras de color amarillo pálido (Montaldo,1984), tiene un gineceo multiovular y el ovario contiene los óvulos, de los cuales 30 a 40 % son fertilizados (de 1000 a 2000) y producen semillas (Upadhya *et al.*,1985, Alonso,1996).

2.4. Diseños de apareamiento

Los diseños genéticos permiten estudiar la acción genética de la población, estimado parámetros genéticos como los efectos y varianzas genéticas y ambientales, la heterosis, la heredabilidad, la aptitud combinatoria (general y específica), y la respuesta a la selección entre otros, los más utilizados son la aptitud combinatoria general y específica debido a que ambos permiten establecer el tipo de acción génica que

está presente en el carácter evaluado, con la finalidad de establecer los criterios a seguir en el programa de mejoramiento y para hacer predicciones sobre el comportamiento de las cruzas tanto muestreadas como no muestreadas. Los diseños de apareamiento más usados son: la craza entre dos progenitores, la policruza, craza de prueba, diseños I, II y III de Carolina del norte, métodos 1, 2, 3 y 4 de Griffing, y línea por probador entre otros.

2.5. Estudios relacionados

Bradshaw *et al.* (1995) realizaron un apareamiento dialélico con 15 progenitores de *Solanum tuberosum* en el Instituto de investigación de Escocia. Donde evaluaron la progenie para la resistencia no específica a una raza del tizón tardío tanto en el follaje como en los tubérculos y la resistencia cuantitativa al nematodo blanco (*Globodera pallida*). No se encontraron diferencias en las cruzas recíprocas y en las comparaciones de las autofecundaciones, las cruzas revelaron depresión endogámica y hubo diferencias significativas para el tizón en follaje y tubérculo en la aptitud combinatoria general.

Bradshaw *et al.* (1996) evaluaron la resistencia a la gangrena (*Phoma foveata*), a partir de un dialélico medio 15 x 15, incluyendo 14 autofecundaciones y 25 cruzas recíprocas. Los resultados indicaron que las autofecundaciones fueron más susceptibles que las cruzas y fue significativa la acción genética no aditiva en favor de la resistencia.

Manivel *et al.* (2010), evaluaron 14 progenitores y sus 40 progenies en un factorial 10x4 durante dos generaciones. Los parámetros evaluados fueron heterosis y la habilidad combinatoria. Las progenies fueron mejores que el promedio de los padres en el número y el peso de los tubérculos, el rendimiento y la materia seca. Todas las fuentes de variación fueron significativas para todos los caracteres. La acción génica aditiva y no aditiva fueron igualmente importantes para las variables de estudio.

Muhinyuza *et al.* (2016), estimaron los efectos de la aptitud combinatoria en el rendimiento y sus componentes, y la resistencia al tizón tardío en papa. Las cruzas se llevaron a cabo usando un diseño de apareamiento 10 x 10 para generar 45 F₁s. Solo 28 familias y ocho padres fueron evaluados en campo en un experimento establecido en un diseño de lattice de 6 x 6 con dos repeticiones y dos localidades en Rwanda. La resistencia al tizón tardío se estimó usando el área relativa bajo la curva de progreso de la enfermedad (AUDPC 100% máx.). Los resultados mostraron que la acción génica aditiva predominó sobre la no aditiva para el rendimiento y la resistencia a tizón tardío.

Manuel *et al.* (2019) se determinó el valor parental de 34 clones seleccionados para determinar la aptitud combinatoria general, usando el diseño de apareamientos línea por probador, las variedades Katahdin, Huagalina como líneas y los clones CIP398098.204 y CIP302533.31 como probadores. Los experimentos en campo se llevaron a cabo en tres

localidades en Perú: San Ramon, La Molina y Majes, se usó un diseño de bloques completos al azar, con tres repeticiones. Se seleccionaron 18 clones para rendimiento comercializable, 17 para rendimiento de tubérculo y 11 para peso promedio de tubérculo, 9 de ellos con resistencia al tizón tardío, tolerancia al calor, adaptados a altitudes medias y con un periodo de crecimiento de 90 días. 12 cruzas presentaron mayor aptitud combinatoria específica y son las más prometedoras para desarrollar clones superiores.

Darabad *et al.* (2020) realizaron un estudio para evaluar clones superiores para caracteres agronómicos y tolerancia al estrés hídrico en laboratorio e invernadero durante tres años. Se usaron cuatro progenitores ‘Satina,’ ‘Caesar,’ ‘Savalan,’ y ‘Agrida’ usando la una cruce dialéctica del método III de Griffing. De las 279 cruces exitosas solo se seleccionaron 12 cruces que sembraron en un diseño experimental de bloques completos al azar en arreglo de parcelas divididas. El factor principal consistió en tres niveles de irrigación (100%, 80%, y 60% de disponibilidad de agua) y la parcela chica fueron las 12 cruces (♀‘Agrida’ × ‘Satina’♂, ♀‘Agrida’ × ‘Caesar’♂, ♀‘Agrida’ × ‘Savalan’♂, ♀‘Satina’ × ‘Agrida’♂, ♀‘Satina’ × ‘Caesar’♂, ♀‘Satina’ × ‘Savalan’♂, ♀‘Caesar’ × ‘Satina’♂, ♀‘Caesar’ × ‘Agrida’♂, ♀‘Caesar’ × ‘Savalan’♂, ♀‘Savalan’ × ‘Satina’♂, ♀‘Savalan’ × ‘Agrida’♂, y ♀‘Savalan’ × ‘Caesar’♂). El mayor rendimiento de tubérculo y peso de tubérculo por planta estuvo

relacionado con la crucea ♀'Agrida' × 'Caesar'♂. La ACG y la ACE resultaron significativas y positivas para rendimiento de tubérculo.

Dedhar *et al.* (2020) Determinaron la aptitud combinatoria en el rendimiento de tubérculo y sus componentes en siete cultivares. La aptitud combinatoria general para forma del tubérculo, longitud del estolón y número de tubérculos por planta fueron significativos y para altura del tallo, apariencia de la cutícula y profundidad de ojos no fueron significativos. La heredabilidad estimada fue de 49% en el número de brotes a 84 % en la apariencia de la cutícula. Los efectos de la ACE fueron significativos en las cruces Savalan×UT43, LucaxAS20, Stbr2×Savalan y Picasso×HS. Los resultados mostraron que Savalan, UT43, AS10, AS12 y AS14 tuvieron las ACG más significativas que los otros progenitores.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Ubicación geográfica del área de estudio

El trabajo experimental se realizó durante el ciclo agrícola primavera verano del año 2022 en condiciones de invernadero de la Facultad de Ciencias Agrícolas de la Universidad Autónoma del Estado de México. Ubicada en el Cerrillo Piedras Blancas, municipio de Toluca, estado de México. Localizado a 18 kilómetros al norte de la capital del estado. Geográficamente se encuentra a 19°14' de latitud norte y 99°42' de longitud oeste del meridiano de Greenwich, y a una altitud de 2640 metros sobre el nivel del mar. El clima predominante es del tipo C (W2) (W) b (i): es decir, templado húmedo con lluvias en verano y una precipitación media anual de 900 mm. El tipo de suelo predominante es vertisol de origen volcánico con un pH de 5.2 (García, 1973).

3.2. Material genético

En el presente estudio se consideraron siete variedades comerciales de papa, Caesar, Fianna, Mondial y Orquesta fueron proporcionados por la empresa Promipa productora de minitubérculos, ubicada Col. Seminario cuarta sección municipio de Toluca. Las variedades Agata y Paula fueron donadas por Josue Peñaloza Monroy productor de Ojo de Agua del municipio de Zinacantepec, Estado de México y la variedad Atlantic fue proporcionada por Telesforo Zavala (Cuadro 1) estas variedades fueron usadas como progenitores en la etapa de cruzamiento. El origen genético

de las variedades se muestra en las Figuras 1, 2, 3, 4, 5 y 6, de la variedad Paula no se encontró información.

(Fuente: <https://www.plantbreeding.wur.nl/PotatoPedigree/index.html>).

Cuadro1. Características de los progenitores de papa.

Variedad	Ciclo	Potencial de Rend.	Color de la flor	Color de cutícula	Forma del tubérculo	Textura de cutícula
Agata	Intermedio	Alto	Blanco	Amarilla	corto-oval	Áspera
Atlantic	Precoz	Alto	mo-li	Crema	corto-oval	áspera
Caesar	Intermedio	Alto	blanca	amarilla	oval alargado	lisa
Fianna	Intermedio	Alto	blanca	Crema	Oval	lisa
Mondial	tardío	bajo	Lila	Crema	oval alargado	lisa
Orquesta	Precoz	alto	Mo	Crema	corto-oval	lisa

Fuente: Potato Council (2001); Nivap Holland (2007).

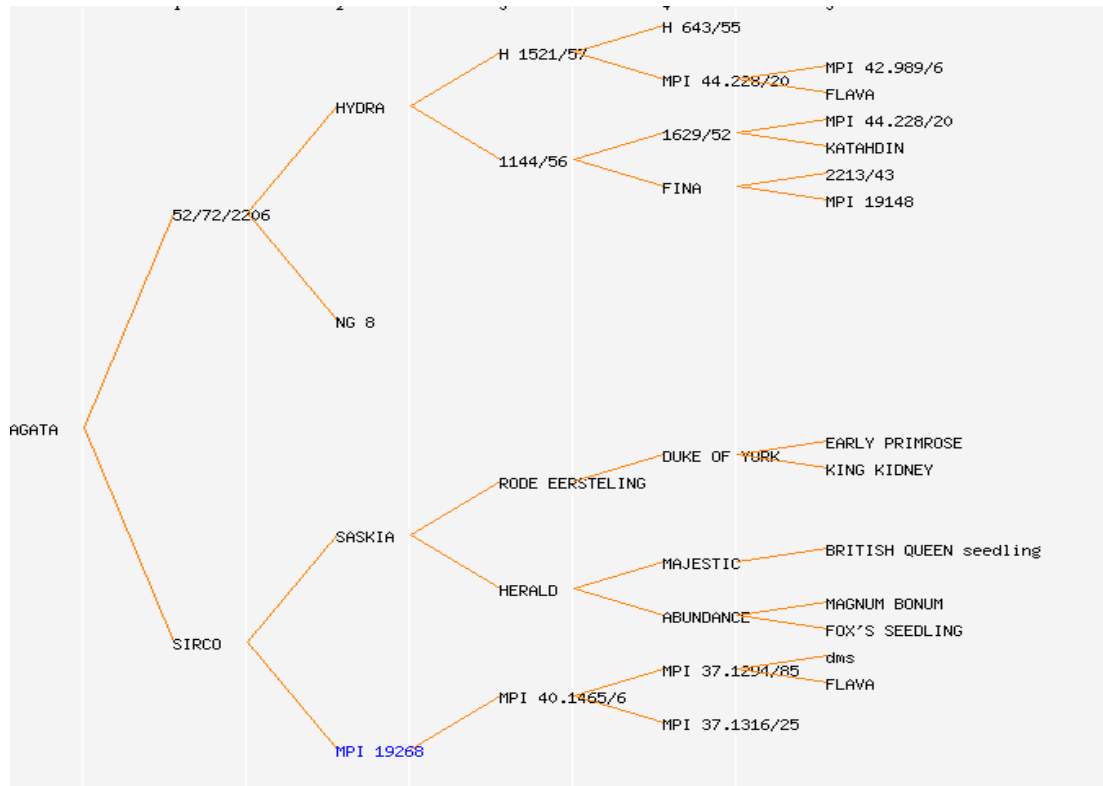


Figura 1 .Origen genético de la variedad Agata

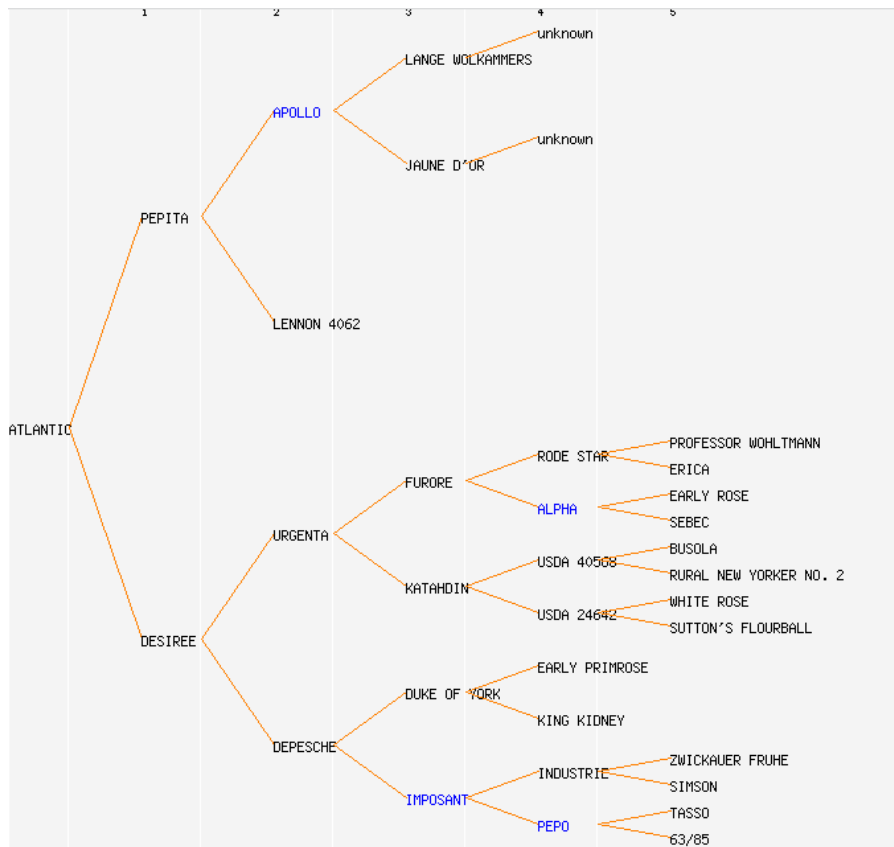


Figura 2. Origen genético de la variedad Atlantic.

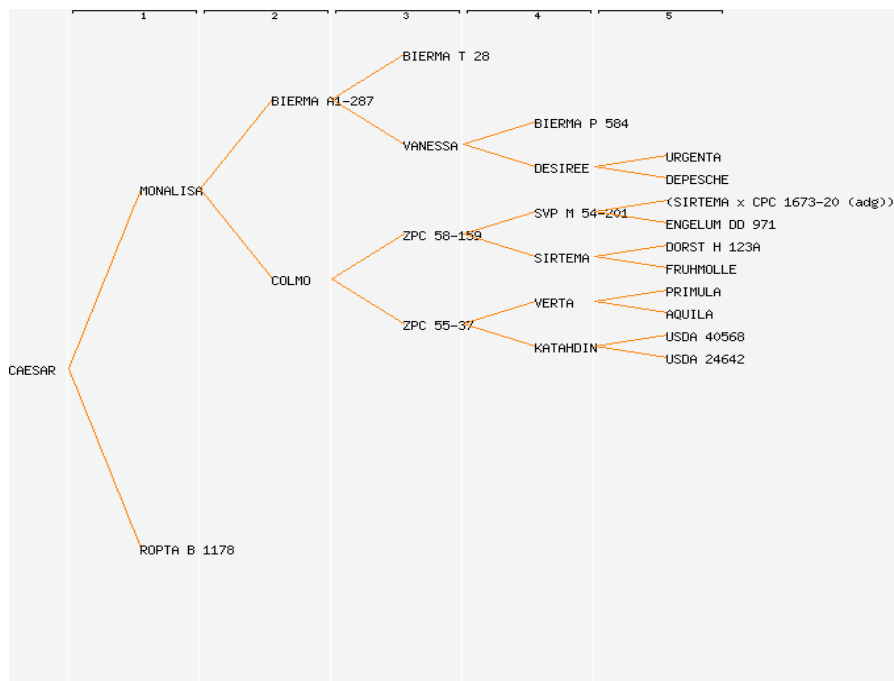


Figura 3. Origen genético de la variedad Caesar

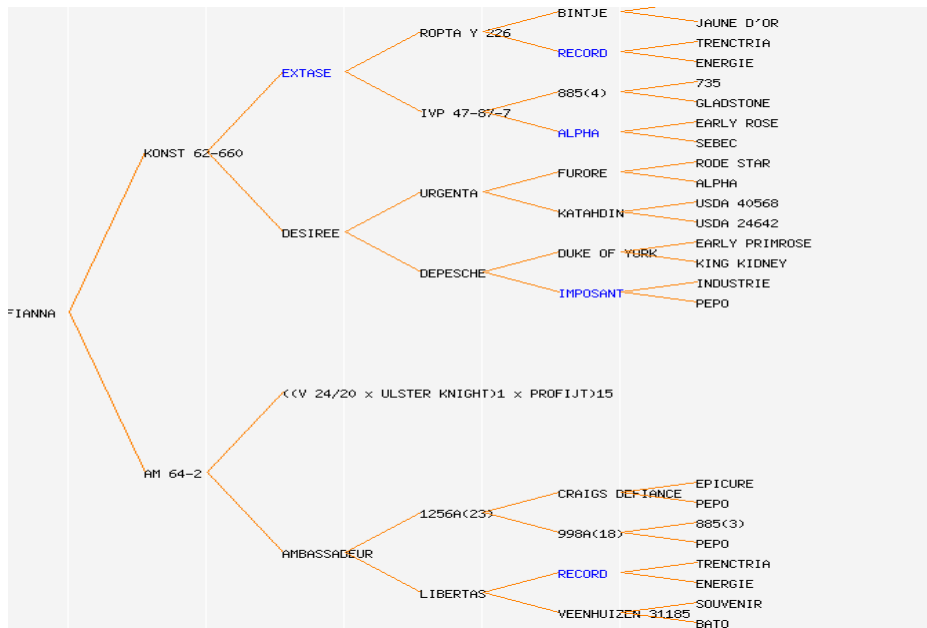


Figura 4. Origen genético de la variedad Fianna

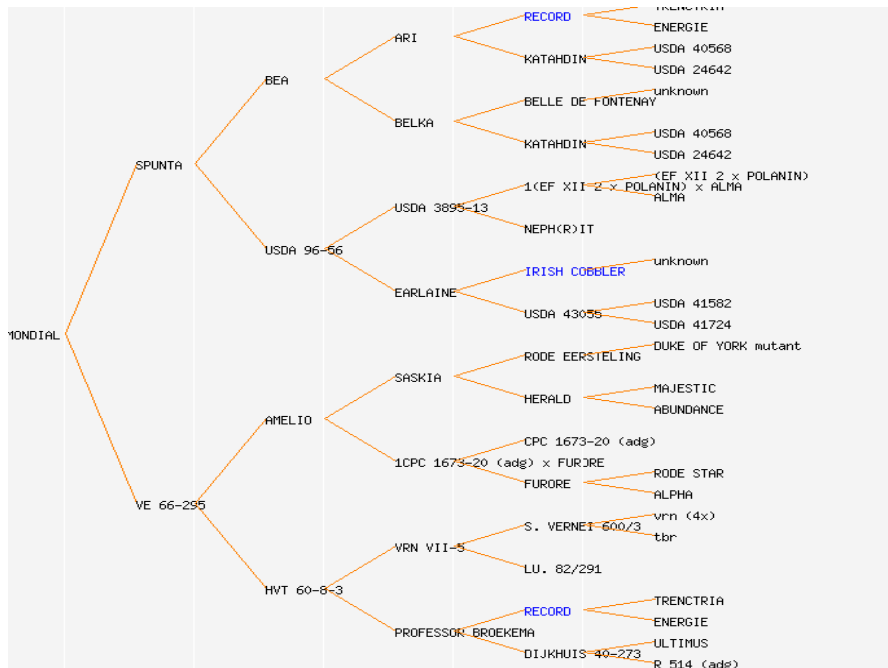


Figura 5. Origen genético de la variedad Mondial

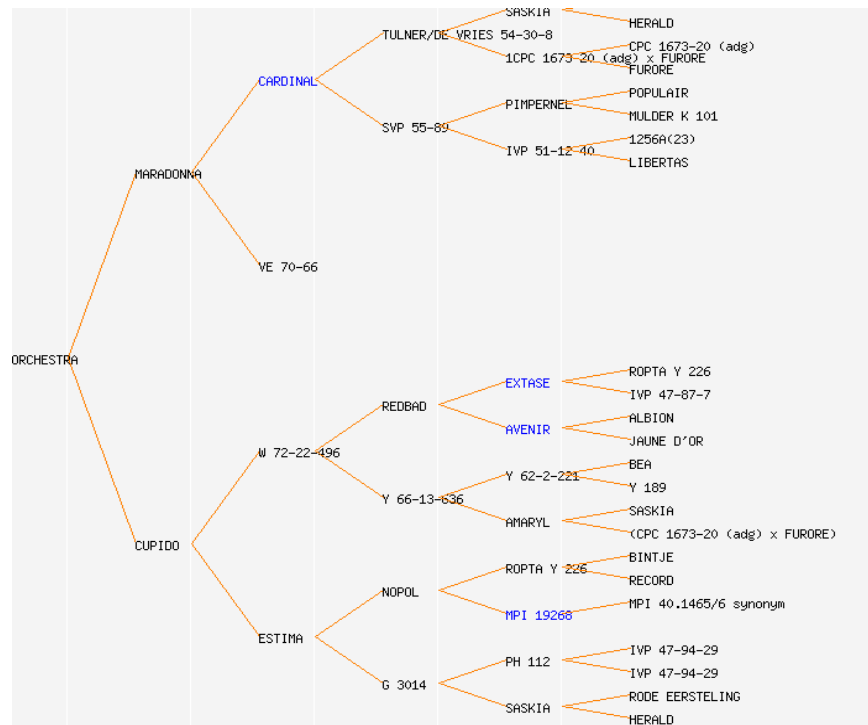


Figura 6. Origen genético de la variedad Orquesta

3.3. Desarrollo del trabajo experimental

El trabajo se condujo en dos etapas: La primera fue la siembra y la obtención de cruzas y la segunda fue la evaluación de las cruzas en invernadero.

3.3.1. Etapa 1. Siembra de progenitores y obtención de las cruzas

Preparación del sustrato: La elaboración del sustrato se realizó preparando una mezcla de tierra negra y agrolita en una relación de 1:1.

Se llenaron 140 macetas con el sustrato preparado para realizar la siembra en invernadero.

Siembra de los progenitores: Esta actividad se realizó en dos fechas el 4 de mayo y el 16 de junio. En la cada fecha se sembraron 20 tubérculos de cada variedad.

Desinfección de los tubérculos: Se realizó antes de la siembra con la aplicación de Captan en una dosis de 20 g de producto x 20 L de agua por 10 minutos.

Fertilización: El tratamiento fue 189 N - 200 P – 254 K utilizando como fuentes NH_4SO_4 (sulfato de amonio) y KH_2PO_4 (fosfato monopotásico). Se fertilizo una semana después de la brotación completa de las plantas, y después en otras dos ocasiones en intervalos de dos semanas.

Riegos: El suministro de agua estuvo en función de la necesidad de la planta en general se aplicaron riegos cada tercer día.

Diseño de los cruzamientos

En un experimento de cruzas dialélicas completo hay p^2 combinaciones genéticas que incluyen p progenitores ($i=j$), $p(p-1)/2$ cruzas directas (**CD**; $i<j$), y $p(p-1)/2$ cruzas recíprocas (**CR**; $i>j$) (Griffing, 1956) con siete progenitores de papa se generan un total de 49 cruzas posibles 21 cruzas directas y 21 cruzas recíprocas y siete autofecundaciones (Cuadro 2).

Cuadro 2. Total de cruzamientos posibles con siete progenitores

	Agatha	Atlantic	Caesar	Fianna	Mondial	Orquesta	Paula
Agatha	1	1	1	1	1	1	1
Atlantic	1	1	1	1	1	1	1
Caesar	1	1	1	1	1	1	1
Fianna	1	1	1	1	1	1	1
Mondial	1	1	1	1	1	1	1
Orquesta	1	1	1	1	1	1	1
Paula	1	1	1	1	1	1	1

Extracción del polen: Una vez designado el material que se uso como progenitor masculino se elimina el estigma y la polinización manual inicia con la colecta de polen. Con un vibrador se golpean las anteras para que el polen se deposite en el porta objetos y posteriormente se realizó la polinización (Pérez y González, 2001).

Emasculación y cruzamientos

Al inicio de la floración, pero antes de que la flor habrá se extrae las anteras, dejando al descubierto el gineceo que posteriormente será polinizado, es decir, se considera a este como progenitor femenino.

Variables de estudio:

Las variables registradas fueron: número de inflorescencias por planta (NIP), flores por inflorescencia (NFI), fecha de inicio de la floración (FIF), Color de la flor (CF), cantidad de polen (CP), número de polinizaciones

realizadas (NPR), número de frutos por cruza (NF), peso promedio del fruto (PPF), el diámetro promedio del fruto (DPF) y el número de semillas por fruto (NSF).

Análisis estadístico

De acuerdo a la información registrada se estimaron estadísticos simples y gráfica de Barras.

3.3.2. Etapa 2. Evaluación de las cruzas en invernadero

El trabajo experimental se realizó en invernadero de mejoramiento genético de papa y haba de la Facultad de Ciencias Agrícolas.

Elaboración del almacigo

Se realizó con base a una mezcla de tierra negra y agrolita en una relación de 1:1. Se llenaron 120 macetas.

Material genético

De las combinaciones posibles con siete progenitores únicamente se consideraron 12 cruzas que son: 1) Atlantic x Caesar, 2) Caesar x Caesar, 3) Caesar x Fianna, 4) Fianna x Caesar, 5) Fianna x Fianna, 6) Mondial x Fianna, 7) Mondial x Mondial, 8) Mondial x Orquesta, 9) Orquesta x Caesar, 10) Orquesta x Fianna, 11) Orquesta x Mondial y 12) Orquesta x Orquesta .

Diseño y tamaño de unidad experimental

Las cruzas se establecieron en un diseño experimental completamente al azar con cuatro repeticiones. El tamaño de la unidad experimental fueron 10 macetas por cruza por repetición en total fueron 40 semillas por cruza.

Siembra y trasplante de las cruas

La siembra se realizó el día 25 de abril de 2023, en almácigos que posteriormente se trasplantaron las plántulas de la progenie a macetas individuales de 20 cm, el 5 de junio. Siendo un total de 440 macetas.

Fertilización

La plántula fue fertilizada con la misma fórmula usada en la siembra de los progenitores, siete días después del trasplante y un mes después de la primera fertilización.

Control fitosanitario

Se realizaron aplicaciones periódicas de insecticida para controlar las poblaciones de mosquita blanca (*Trialeurodes vaporariorum* Westw; *Bemisia tabaco* G.). Se aplicó alternadamente metamidofos y cipermetrina, cada 10 días a una dosis de 5 ml.l⁻¹). La cosecha de las cruas fue a los cinco meses después de la siembra.

Variables de estudio

Se registraron las variables en una muestra de 10 plantas por repetición y se promedió. Porcentaje de germinación (tomado 30 días después de la siembra), porcentaje de sobrevivencia al trasplante (una semana después del trasplante), vigor de la planta (en base a la escala del CIP que va del 1 al 9, siendo 1 las menos vigorosas y 9 las más vigorosas, tomado 3 semanas después del trasplante), altura de la planta, número de tallos por planta y peso fresco de la planta (tomadas estas tres variables 100 días después de la siembra), índice de cosecha, peso, longitud, número, diámetro y forma del tubérculo, color de cutícula, textura y color de pulpa (tomados al momento de la cosecha). Con la información generada de este experimento se está elaborando un artículo científico para ser publicado en una revista científica.

IV RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Artículo: Métodos de Griffing: revisión sobre su importancia y aplicación en fitomejoramiento convencional.

Artículo publicado en la Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas,
2021(12)7:1275-1286

Métodos de Griffing: revisión sobre su importancia y aplicación en fitomejoramiento convencional

Claudia Saavedra Guevara¹
Delfina de Jesús Pérez López^{2§}
Andrés González Huerta²
J. Ramón Pascual Franco
Martínez² Martín Rubí
Arriaga²
José Francisco Ramírez Dávila²

¹Programa de Doctorado en Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales-Universidad Autónoma del Estado de México-Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales-*Campus* Universitario 'El Cerrillo'. Toluca, Estado de México, México. Tel. 722 2965552, ext. 117. (pcarn@uaemex.mx). ²Centro de Investigación y Estudios Avanzados en Fitomejoramiento-Facultad de Ciencias Agrícolas. Toluca, Estado de México, México. AP. 435. Tel. 722 2965518, ext. 148. (csaavedrag001@alumno.uaemex.mx; agonzalezh@uaemex.mx; jrfrancom@uaemex.mx; mrubia@uaemex.mx; jframirez@uaemex.mx).

[§]Autor para correspondencia: djperezl@uaemex.mx.

Resumen

La estimación de parámetros genéticos en plantas y animales es de gran relevancia en las ciencias agropecuarias y biológicas. En este contexto, los efectos y varianzas de aptitud combinatoria, la heredabilidad, la heterosis, la respuesta a la selección, la identificación de progenitores y cruza simple sobresalientes, así como la predicción de híbridos de mayor producción y calidad, depende del tipo de diseño de apareamiento y experimental elegido. En este estudio se analizan las cuatro metodologías de Griffing con relación a las de Hayman y Jinks y Gardner y Eberhart; se subrayan las suposiciones consideradas en éstas y se comentan las similitudes que existen entre ellas. Se incluyen los ocho modelos matemáticos que Griffing discutió y que frecuentemente se utilizan para aplicar algún paquete estadístico, se citan algunas investigaciones realizadas en la última década, y se sugieren algunos softwares para su análisis genético-estadístico.

Palabras clave: cruza dialélicas, modelos y paquetes genético-estadísticos, parámetros genéticos.

Recibido: marzo de 2021

Aceptado: junio de 2021

Introducción

Los experimentos dialélicos están relacionados con estudios genéticos, así como con programas de fitomejoramiento, producción de semillas, generación, validación, aplicación y transferencia de tecnología (Martínez, 1988; González *et al.*, 2007a, b; Pérez *et al.*, 2019; González *et al.*, 2019). Los diseños genéticos que se usan para formar familias de autohermanos, medios hermanos y hermanos completos, dentro y entre poblaciones de la misma variedad, raza, especie y género, son cruza entre dos progenitores, policruza, cruza de prueba, diseños I, II y III de Carolina del norte, métodos 1, 2, 3 y 4 de Griffing, línea por probador (Shattuck *et al.*, 1993; Harriman y Nwammadu, 2016; Nduwumuremyi *et al.*, 2013; Awata *et al.*, 2018), triple cruza de prueba, análisis tri y cuatrialélico, retrocruza y dialélicos incompletos (Kempthorne y Curnow, 1961; Soriano, 2000; Mumtaz *et al.*, 2015).

Otro análisis propuesto en especies autógamas o en las que se pueden derivar fácilmente líneas puras, se atribuye a Jinks y Hayman (1953); Hayman (1954 a, b); Jinks (1954), fundamentado en la estimación de seis tipos de varianzas y covarianzas entre parientes. Gardner y Eberhart (1966) diseñaron otra metodología en la que cada progenitor es una población con apareamiento aleatorio, está en equilibrio Hardy-Weinber, y hay dos alelos por locus. En la evaluación del material genético en áreas homogéneas se ha aplicado el diseño completamente al azar. Con un gradiente de variación no deseable, pero predecible, se ha elegido bloques completos al azar.

Con dos gradientes de heterogeneidad ambiental, uno perpendicular al otro, se ha empleado un cuadrado latino o algún látice (Gomez y Gomez, 1984; Martínez, 1988; Borojevic, 1990), pero han sido más usadas las series de experimentos en tiempo y espacio en bloques completos al azar o en látices (González *et al.*, 2007a, b; Martínez, 1988; Moore y Dixon, 2015; González *et al.*, 2019). Los diseños de apareamiento y experimentales se usan para estimar efectos y varianzas genéticas y ambientales, heredabilidad, heterosis, respuesta a la selección, predicción de híbridos, como material para nuevos programas de fitomejoramiento o como sugerencia para siembra comercial (Rodríguez *et al.*, 2016; Vesali *et al.*, 2020; Aditika *et al.*, 2020; Vasconcelos *et al.*, 2020). En el contexto anterior, se hará énfasis en los cuatro métodos de Griffing (1956a, b), que son los más utilizado desde los 1950's. También se citan algunos paquetes estadísticos disponibles en sus sitios WEB, como versiones académicas o comerciales.

Materiales y métodos

Suposiciones usadas en una cruce dialélica

Christie y Shattuck (1992) discutieron cuatro diseños básicos considerando la ACG y ACE (Griffing, 1956b), los arreglos de varianzas y covarianzas (Jinks y Hayman, 1953; Hayman, 1954b; Jinks, 1954; Jinks, 1956), los efectos aditivos y dominantes (Gardner y Eberhart, 1966; Eberhart y Gardner, 1966) y los dialélicos incompletos (Kempthorne y Curnow, 1961). En éstos, como en otras técnicas dialélicas, hay alguna suposición o restricción para la estimación de parámetros genético-estadísticos (Martínez, 1988; Sahagún, 1998; Soriano, 2000; Awata *et al.*, 2018).

Los cuatro métodos de Griffing no están condicionados por hipótesis o suposiciones genéticas (Wright, 1985; Christie y Shattuck, 1992; Shattuck *et al.*, 1993; Hallauer *et al.*, 2010). En la técnica de Hayman y Jinks se considera segregación diploide, progenitores homocigóticos, no diferencias entre cruza directa y recíprocas, ausencia de epistasis y no ligamiento entre genes, ausencia de alelos múltiples, y distribución independiente de los genes en los progenitores. En las metodologías de Gardner y Eberhart sólo se asume que cada progenitor se encuentra en equilibrio HardyWeimberg y que en cada locus hay solo dos alelos.

Métodos de Griffing

Griffing (1956 b) propuso una técnica dialélica para estimar ACG y ACE, así como la naturaleza y el tipo de acción génica involucrada en la herencia de caracteres cuantitativos que se manifiestan en plantas y animales; ésta puede variar en su diseño y en su análisis biométrico si progenitores, cruza simples directas o cruza simples recíprocas (p , CD y CR, respectivamente) son incluidos. Con base en las combinaciones que se pueden formar cuando se consideran p padres, en parejas diferentes (C^p_2), se tendrá: método 1: las p^2 familias se denominan dialélico completo e incluyen p , CD y CR ($p + C^p_2 + C^p_2$). Método 2: en este dialélico medio hay $p + C^p_2 = p(p+1)/2$ familias (p y CD). Método 3: este dialélico modificado analiza CD y CR; hay $C^p_2 + C^p_2 = p^2 - p$ familias. Método 4: se obtienen $C^p_2 = p(p-1)/2$ familias (sólo CD).

Modelos genético-estadísticos

En los ocho análisis que se originan combinando los modelos de efectos fijos (I) y aleatorios (II) con sus cuatro métodos, Griffing (1956b) centra su discusión en un diseño de bloques completos al azar, para un ambiente, hay b repeticiones, a genotipos y c observaciones en cada parcela experimental.

Método 1

$$i, j = 1, \dots, p$$

$$\text{Modelo I: } x_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + bc \sum_k \sum_l e_{ijkl} \{ k=1, \dots, b \}$$

$$l = 1, \dots, c$$

Donde: μ = media poblacional; g_i, g_j = efectos de ACG para los progenitores i, j , s_{ij} = efectos de ACE para esa pareja de progenitores; r_{ij} = efecto originado por su cruce recíproca; e_{ijkl} = efecto ambiental que afecta a cada $ijkl$ -ésima observación, ésta última también se conoce como residual del modelo. Las componentes de los modelos I, que se muestran a continuación, se definen en los mismos términos que para el método 1.

Modelo II: $x_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + \frac{1}{b} \sum_k b_k + \frac{1}{b-1} \sum_k (bv)_{ijk} + \frac{1}{bc} \sum_k \sum_l e_{ijkl}$. En los cuatro métodos, con excepción de μ , las otras componentes son variables aleatorias.

Método 2

$$\text{Modelo I: } x_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + \frac{1}{bc} \sum_k \sum_l e_{ijkl} \{ k=1, \dots, b \}$$

$$l = 1, \dots, c$$

$$\text{Modelo II: } x_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + \frac{1}{b} \sum_k b_k + \frac{1}{b} \sum_k (bv)_{ijk} + \frac{1}{bc} \sum_k \sum_l e_{ijkl}$$

Método 3

$$i, j = 1, \dots, p$$

$$\text{Modelo I: } x_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + bc \sum_k \sum_l e_{ijkl} \{ k=1, \dots, b \}$$

$$l = 1, \dots, c$$

$$\text{Modelo II: } x_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + \frac{1}{b} \sum_k b_k + \frac{1}{b} \sum_k (bv)_{ijk} + \frac{1}{bc} \sum_k \sum_l e_{ijkl}$$

Método 4

$$i, j = 1, \dots, p$$

Modelo I: $x_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + bc \sum_k \sum_l e_{ijkl} \{ k=1, \dots, b \}$

$l = 1, \dots, c$

Modelo II: $x_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + \frac{1}{b} \sum_k b_k + \frac{1}{b} \sum_k (bv)_{ijk} + \frac{1}{bc} \sum_k \sum_l e_{ijkl}$

Aplicaciones en las cuatro metodologías

El método 1 se ha usado más frecuentemente en fitomejoramiento para estimar efectos y varianzas de aptitud combinatoria, efectos recíprocos y maternos, acción génica, heterosis, heredabilidad, predicción de híbridos sobresalientes y respuesta a la selección, como puede constatarse en los estudios realizados por González *et al.* (2007 b); Amissah *et al.* (2019); Lima *et al.* (2019); Yaw *et al.* (2020), entre otros. La estimación de parámetros genéticos con el método 2 en papa (*Solanum tuberosum* L.); maíz (*Zea mays* L.); gerbera (*Gerbera x hybrida*), entre otras especies, han sido realizados por Muhiyuza *et al.* (2016); Oliveira *et al.* (2016); Mbusa *et al.* (2017); Rivera-Colín *et al.* (2019); Muhumuza *et al.* (2020). Éste se ha usado para estimar aptitud combinatoria, heterosis, heredabilidad, acción génica, depresión endogámica y predicción de híbridos superiores.

Con el método 3, Rodríguez-Pérez *et al.* (2016); Ngalió *et al.* (2019); Barreta *et al.* (2019); Vesali *et al.* (2020) han estimado parámetros genéticos en maíz, camote (*Ipomoea batatas* L.) y papa, pero en éstos no se estimó heterosis debido a que en el análisis no se incluyen progenitores. En los estudios de Muhinyuza *et al.* (2016); Anyanga *et al.* (2016); Barroso *et al.* (2019); Aditika *et al.* (2020); Vasconcelos *et al.* (2020) se ha destacado la relevancia que tiene el método 4 en la estimación de parámetros genéticos, en éstos se ha dado prioridad al análisis y discusión de los efectos de aptitud combinatoria general y específica, heredabilidad en sentido amplio y estrecho, y en la predicción de híbridos de mayor producción.

Software disponible

Algunos paquetes estadísticos que se encuentran disponibles en la internet, para el análisis de experimentos de cruza dialélicas, son: Statistical Analysis System (SAS), Agrobases, Indostat, AGD-R (Analysis of Genetic Design in R), PBTools (Plant Breeding Tools in R), TNAUSTAT (Plant Breeding-Heterosis), OPStat, y Genes, entre otros.

Resultados y discusiones

El fitomejoramiento se puede dividir en tres etapas: la reunión o creación de un acervo de germoplasma variable, la selección de individuos superiores en el acervo y su utilización para

crear una nueva y mejor variedad. En éstas la estimación de parámetros genéticos, como la varianza genética y la heredabilidad, pueden ser de gran valor (Dudley y Moll, 1969). En estudios genéticos y de fitomejoramiento el diseño de apareamiento y ambiental (experimental), así como el arreglo de siembra que se elija son muy importantes para generar el tipo de familia requerido, para disminuir el residual del modelo matemático, para optimizar el tiempo destinado al ensayo, y para estimar con mayor precisión los parámetros poblacionales que permitan obtener conclusiones correctas (Sahagún, 1998; Mumtaz *et al.*, 2015; Harriman y Nwammadu, 2016; Awata *et al.*, 2018).

Nduwumuremyi *et al.* (2013) puntualizaron que la elección de un grupo de progenitores y de un diseño genético apropiados son elementos clave para desarrollar programas de fitomejoramiento exitosos y que éstos, están condicionados por los objetivos del estudio, el tiempo, el espacio, los costos y otras restricciones biológicas. Con relación al diseño de apareamiento deberá considerarse el tipo de polinización predominante (por viento o insectos), la forma de diseminación del polen (por viento o insectos), si hay esterilidad genética o citoplásmica, los objetivos de la investigación, y el tamaño de la población requerida, entre otros (Nduwumeremyi *et al.*, 2013; Mumtaz *et al.*, 2013; Fasahat *et al.*, 2016).

Desde los 1950's se han diseñado diversas técnicas dialélicas pero las que más se usan son las de Griffing, Hayman y Jinks, y Gardner y Eberhart (Christie y Shattuck, 1992; Shattuck *et al.*, 1993; Hallauer *et al.*, 2010; Nduwumuremyi *et al.*, 2013). Cockerham (1963) clasificó los diseños de apareamiento en categorías de uno, dos, tres y cuatro factores, dependiendo del número de ancestros por progenie sobre los cuales se ejerce control. La policruza (un factor) es suficiente para detectar variabilidad genética; con la cruce dialélica, con los diseños I, II y III de Carolina del norte y con el dialélico parcial (dos factores) se puede estimar varianza aditiva y de dominancia, la epistasis o el ligamiento entre genes se puede calcular usando cruza tri y cuatrialélicas (tres y cuatro factores) o con la combinación de alguno de estos diseños.

Fasahat *et al.* (2016) comentaron que los diseños genéticos que más frecuentemente se han usado en las últimas décadas son la cruce dialélica, el diseño factorial de Carolina del Norte (método II) y la cruce línea x probador (mestizos). En éstos se han discutido los resultados con base en la estimación de los efectos y varianzas de aptitud combinatoria general y específica en cultivos como trigo, cártamo (*Carthamus tinctorius* L.), arroz (*Oriza sativa* L.), sorgo (*Sorghum bicolor* (L) Moench), alfalfa (*Medicago sativa* L.), chile (*Capsicum annum* L.), chícharo de vaca (*Vigna unguiculata* L.), jitomate (*Solanum lycopersicum* L.), ajonjolí (*Sesamum indicum* L.) y linaza (*Linum usitatissimum* L.), entre otros.

La evaluación de las progenies de una cruce dialélica en varios años y localidades usando un diseño y un análisis genético-estadístico apropiado podría ser compleja, pero esencial, para determinar su estructura genética, ambiental y de interacción genotipo-ambiente, su contribución en la estimación de los efectos y varianzas de aptitud combinatoria, heterosis, heredabilidad, respuesta a la selección y predicción de híbridos sobresalientes (Sahagún, 1990;

González *et al.*, 2007a, b; Harriman y Nwammadu, 2016; Fasahat *et al.*, 2016; Awata *et al.*, 2018).

Los componentes de varianza genética estimada por medio de los diseños de apareamiento se pueden igualar con las covarianzas entre parientes. Las únicas suposiciones necesarias son que los progenitores sean miembros aleatorios de la población genética y que los errores experimentales sean independientes. Las correlaciones ambientales se evitan aleatorizando las progenies; una varianza negativa puede atribuirse a una desviación causada por el tipo de muestreo y por el tamaño de la muestra (Dudley y Moll, 1969).

La técnica del análisis de varianza (Anava) se usa para dividir la variabilidad estimada en uno o más experimentos en diferentes componentes según el modelo genético-estadístico aplicado a variables cuantitativas. También se emplea en rasgos cualitativos después de transformar los datos originales para que éstos cumplan con las suposiciones de que los efectos genotípicos y ambientales sean aditivos, y que los errores experimentales o residuales de los modelos, se distribuyan normal e independientemente con una varianza común (Sahagún, 1990; Sahagún, 1998). Si las diferencias entre genotipos son significativas ($p \leq 0.05$) se realiza el análisis dialélico, con alguna de las metodologías consideradas en este o en otros estudios (Griffing, 1956b; Shattuck *et al.*, 1993; González *et al.*, 2007a, b; Pérez *et al.*, 2020).

González *et al.* (2007b); Pérez *et al.* (2020) dividieron la variabilidad de un dialélico completo formado con líneas endogámicas de maíz en sumas de cuadrados parciales y contrastes mutuamente ortogonales para probar las hipótesis sobre progenitores (P), cruza directa (CD), cruza recíproca (CR), P *versus* CD y CD *versus* CR, cuando sus efectos fueron significativos se aplicó el método 1 de Griffing (1956b), como lo sugirieron Shattuck *et al.* (1993). El primer contraste calcula heterosis promedio, también estimable en el Anava con el método de Gardner y Eberhart (1966), pero con ninguno de Griffing (1956b) y el segundo contraste calcula indirectamente efectos maternos y recíprocos, también estimables con el Anava con los métodos 1 y 3 de Griffing (1956b).

Singh (1973a, b) desarrolló los procedimientos estadísticos para el análisis de datos de una cruce dialélica en varios ambientes, pero Zhang y Kang (1997); Zhang *et al.* (2005) mostraron como estimar efectos recíprocos usando SAS con énfasis en su partición en efectos maternos y no maternos en series de experimentos, como lo sugirió Cockerham (1963). Ellos comentaron que este tipo de partición permite saber si los efectos maternos o los factores extranucleares están involucrados en la expresión de un rasgo fenotípico.

Kearsey (1965) derivó familias de la misma población usando cruza entre dos progenitores, diseños I y II de Carolina del norte, dialélico medio de Hayman (1954) y dialélico parcial de Kempthorne y Curnow (1961). La única restricción fue que para la estimación de los componentes de varianza el número de cruza en cada metodología, incluyendo las autofecundaciones, fuera igual o cercano a 45. Se concluyó que el método de Hayman y Jinks (1954) proporciona más información que cualquier otro diseño, pero requiere que se cumplan

un mayor número de suposiciones genéticas. Baker (1978) agrupó los métodos II y III de Gardner y Eberhart (1966), 2 y 4 de Griffing (1956b) y el de Hayman (1954) para discutir los problemas que surgen en un análisis dialélico, desde el punto de vista estadístico existen controversias críticas sobre la elección de un modelo de efectos genotípicos fijo y aleatorio y desde el punto de vista genético, las suposiciones sobre la distribución independiente de los genes en los progenitores es difícil de satisfacer y la hipótesis de ausencia de epistasis y de ligamiento de genes también puede ser incorrecta.

Los métodos de Griffing (1956b) se han preferido sobre los de Hayman y Jinks y los de Gardner y Eberhart (1966) debido a que no están condicionados por suposiciones genéticas. Además, el análisis, si no se dispone de software especializado, es más complejo en las dos últimas. Los métodos de Griffing (1956b) y de Gardner y Eberhart (1966) pueden aplicarse en especies autógamas y alógamas, incluso poliploides como la papa (*Solanum tuberosum* L.) y los de Hayman y Jinks (1954) están restringidos a progenitores homocigóticos o endogámicos (Baker, 1978; Christie y Shattuck, 1992; Awata *et al.*, 2018). Christie y Shattuck (1992) comentaron que los análisis de Gardner y Eberhart (1966) son similares a los de Hayman (1954a, b) y a uno de Griffing (1956 b). En Zhang y Kang (1997) se analizan otras similitudes y diferencias que existen entre los cuatro métodos de Griffing.

La principal limitante que muestran las metodologías de Griffing (1956a, b) tiene que ver con el número de progenitores elegido: con cuatro padres hay tres grados de libertad que no permiten estimar con confiabilidad la hipótesis para ACG y con 20 de ellos habrá mayor precisión en su estimación, pero se generará un ensayo inmanejable (400 cruzamientos) si se elige el método 1, independientemente de la aplicación del modelo I o II (González *et al.*, 2007a, b; Awata *et al.*, 2018; González *et al.*, 2020; Pérez *et al.*, 2020). Christie y Shattuck (1992) comentaron que en la mayoría de los experimentos dialélicos que revisaron se incluyeron entre 6 y 10 progenitores.

Utilizar un mayor número de padres permitirá obtener información más confiable, pero su número óptimo deberá ser tal que permita justificar la información adicional que se obtenga y es necesario definir con anticipación a la población de referencia. Cuando los progenitores fueron considerados como una muestra de una población ancestral fueron sugeridos entre 17 y 19 padres o entre tres y cinco ensayos con ocho de ellos cada uno (Hayward, 1979). En las investigaciones que fueron consideradas en el presente estudio se observó que el número de progenitores para los métodos 1, 2, 3 y 4 de Griffing (1956b) varió de 4 a 12, 5 a 12, 7 a 13, y 4 a 16, respectivamente. Fasahat *et al.* (2016) reportaron que para el dialélico el número de progenitores ensayado varió de 4 a 15 y para el dialélico medio osciló de 5 a 12.

Griffing (1956b) discutió ocho análisis que se originan al combinar sus cuatro métodos con las dos suposiciones que se hacen con relación a la naturaleza de muestreo del material experimental (modelos I y II). Shattuck *et al.* (1993) destacaron que son 16 análisis posibles, si además de lo anterior, se incluyen los modelos mixtos A y B. En la realidad habría más

combinaciones si se consideran las series de experimentos en tiempo y espacio o los arreglos de parcelas divididas ensayados bajo los diseños experimentales completamente al azar, bloques completos al azar o algún látice (Gomez y Gomez, 1984; Sahagún, 1998; Moore y Dixon, 2014; Pérez *et al.*, 2019).

La elección de alguna de las metodologías de Griffing (1956b) depende del tipo de material experimental considerado y de los objetivos de la investigación. Cuando sólo son del interés las cruza F_1 es más apropiada la aplicación de los métodos 3 y 4 para estimar los efectos (modelo I) o las varianzas (modelo II) de ACG y ACE. Si hay duda con relación a la presencia de genes ligados al sexo o de efectos maternos el método 3 es el más adecuado. Si el objetivo principal es identificar líneas sobresalientes que serán utilizadas en la formación de una variedad sintética los progenitores deberán incluirse en el experimento y se emplearán los métodos 1 o 2 para su análisis genéticoestadístico (Griffing, 1956b; Baker, 1978; Christie y Shattuck, 1992; Shattuck *et al.*, 1993; González *et al.*, 2007a, b).

La ACG está relacionada con efectos génicos aditivos y la ACE con dominancia o epistasis (Sprague y Tatum, 1942; Dudley y Moll, 1969; Baker, 1978; Christie y Shattuck, 1992; Awata *et al.*, 2018). En las diferentes técnicas de selección son más importantes los efectos de aditividad y en los programas por hibridación son esenciales los efectos no aditivos (Borojevic, 1990; Mumtaz *et al.*, 2015; Harriman y Nwammadu, 2016; Awata *et al.*, 2018). Con relación a la predicción de híbridos F_1 , Dudley y Moll (1969) puntualizaron que sólo se justifica cuando la proporción de la varianza de dominancia sobre la varianza aditiva se encuentre en el rango de sobredominancia o cuando se obtengan estimaciones de la varianza epistática que incluya varianza de dominancia. Ellos no recomiendan el uso de algún tipo de diseño en látice debido que éstos se confunden con las medias de diferencias genéticas y ambientales, por lo que éstos no son satisfactorios.

En especies de polinización libre (plantas alógamas), cuando la autofecundación origina depresión endogámica que causa alta mortandad de plantas, como sucede frecuentemente en la alfalfa (*Medicago sativa* L.), los estudios de aptitud combinatoria general y específica podrían estar restringidos al uso de progenitores no endogámicos o parcialmente endogámicos, con una sola generación de autofecundación; si F , el coeficiente de endogamia, es igual o menor a 0.75, la crusa dialélica no es recomendable. En esta última situación y cuando el objetivo sea estimar efectos de ACG, los métodos de policruza, línea x probador y dialélico parcial podrían ser los más apropiados (Griffing, 1956b; Christie y Shattuck, 1992; Shattuck *et al.*, 1993; González *et al.*, 2007a).

En tomate de cáscara (*Physalis ixocarpa* Brot. ex Horm.) existe incompatibilidad gametofítica causada por dos genes independientes con alelos múltiples que impiden la formación de líneas altamente endogámicas e híbridos usando técnicas de fitomejoramiento convencionales (Mulato *et al.*, 2020) por lo que, con esta restricción biológica, sería más recomendable aplicar alguna técnica de selección (Peña y Márquez, 1990), practicar hibridación intervarietal con

familias de medios hermanos maternos (Peña *et al.*, 1999) o realizar cruza planta a planta (Santiaguillo *et al.*, 2004).

Ningún método de Griffing (1956b) considera epistasia y ligamiento; para su estimación debe usarse uno de éstos junto con la metodología de Hayman (1954) o si el objetivo fuera también estimar heterosis, ambas técnicas junto con la de Gardner y Eberhart (1966), aun cuando incrementarían los costos y el tiempo destinado a la evaluación de un grupo de cruza dialélicas, serían las más deseables para realizar una evaluación integral (Hallauer *et al.*, 2010; Muntaz *et al.*, 2015; Awata *et al.*, 2018; Pérez *et al.*, 2020).

Para SAS se han diseñado los códigos y programas para las metodologías de Griffing (1956 b), Hayman (1954) y Gardner y Eberhart (1966), entre otros, para analizar datos con los diseños experimentales completamente al azar, bloques completos al azar y algún látice en uno o más factores (Martínez, 1988; Kang y Zhang, 1977; Zhang *et al.*, 2005; Makumbi *et al.* (2018), si no se dispone de recursos para adquirir una licencia comercial, podría descargarse una versión académica de prueba, con vigencia hasta por un año.

AGD-R, PBTools y Genes también son buenas opciones; éstas se pueden descargar gratuitamente de los portales electrónicos del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT; Rodríguez *et al.*, 2018), del Instituto Internacional de Investigación en Arroz (IRRI, 2014) y de la Universidad Federal de Vicosa (Brasil; Cruz, 2013), respectivamente. Agrobase e Indostat sólo pueden utilizarse con licencia comercial, pero ambos son más amigables que los softwares anteriores. Tnaustat y OPStat, disponibles gratuitamente en sus portales electrónicos, sólo analizan experimentos para un ambiente (año o localidad). En Mastache *et al.* (1999 a, b); Mastache y Martínez (2003); Sestras *et al.* (2018); González *et al.* (2020) se consideran códigos, programas y algoritmos para el análisis de Griffing con SAS u otro software.

Conclusiones

La elección de progenitores adecuados y de un buen diseño de apareamiento y experimental son las claves para lograr un esquema exitoso de mejoramiento. Desde un punto de vista estadístico la parte crítica del uso de los diseños dialélicos sería la elección de un modelo de efectos fijos o aleatorios, desde el punto de vista genético, para interpretar los resultados, la suposición de la distribución independiente de los genes en los progenitores no es muy aceptable en la práctica, el segundo supuesto, la ausencia de epistasia y de ligamiento entre genes, es a veces también incorrecto. La epistasia afecta la estimación de las varianzas de ACG y ACE. Como alternativa a la interpretación genética de los resultados, la descripción estadística del análisis dialélico puede ser usada para contestar preguntas concernientes a la importancia de la ACE y la predictibilidad del comportamiento de los híbridos usando ACG o el comportamiento de los progenitores.

Literatura citada

- Aditika-Kanwar, H. S.; Priyanka-Shalini, S. and Saurabh, S. 2020. Heterotic potential, potence ratio, combining ability and genetic control of quality and tield traits in bell pepper under net-house conditions of NW himalayas. *Agric. Res.* 9(4):526-535.
- Amissah, S.; Osekre, E. A.; Nyadanu, D.; Akromah, R.; Afun, J. V. K.; Amoah, R. A.; Owusu, G. A. and Adejumobi, I. I. 2019. Inheritance and combining ability studies on grain yield and resistance to maize weevil (*Sitophilus zeamais*, mostchulsky) among extra early quality protein maize inbred lines. *Ecol. Genet. Gen.* 12(1):100043.
- Anyanga, W. O.; Rubalhayo, P.; Gibson, P. and Okori, P. 2016. Combining ability and gene action in sesame (*Sesamum indicum* L.) elite genotypes by diallel mating design. *J. Plant Breed. Crop Sci.* 8(11):250-256.
- Awata, L. A. O.; Tongoona, P.; Danquah, E.; Efie, B. E. and Marchelo-Dragga, P. W. 2018. Common mating designs in agricultural research and their reliability in estimation of genetic parameters. *IOSR. J. Agric. Vet. Sci.* 11(7):16-36.
- Baker, R. J. 1978. Issues in diallel analysis. *Crop Sci.* 18(4):533-536.
- Barreta, D.; Nardino, M.; Konflanz, V. A.; De-Pelegrin, A. J.; Szareski, V. J.; Carvelho, I. R; DeSouza, V. Q.; De-Oliveira, A. C. and Da-Maia, L. C. 2019. Diallelic analysis of endogamic maize lines with emphasis on agronomic trais of tassel in different environments. *J. CropSci. Biotech.* 22(2):101-111.
- Borojevic, S. 1990. Principles and methods of plant breeding. *Developments in crop science* 17. Elsevier science publishing company inc. Amsterdam, The Netherlands. 368 p.
- Barroso, C. J. T.; Dos-Santos, P. R.; Daher, R.; Francesconi, S. W.; Kesia, V. A.; Rodrigues, N. M. Da-Silva, C. D.; Vivas, M.; Teixeira, D. A. J. A. and Menezes, D. 2019. Estimation of genetic merit of diallel hybrids of seet pepper by mixed models. *Ciencia Rural, Santa Maria.* 48(08):1-7).
- Christie, B. R. and Shattuck, V. I. 1992. The diallel cross: design, analysis and use for plant breeders. *Plant Breed. Rewiews.* 9(1):9-36.
- Cockerham, C. C. 1963. Estimation of genetic variances. *In: Hanson, W. D. and Robinson, H. F. (Ed.). Statistical genetics and plant breeding.* NRC Publ. 982. Natl. Acad. Sci. Natl. Res. Council. Washington, DC. 53-93 pp.
- Cruz, C. D. 2013. Genes-a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. *Acta scientiarum. Agronomy.* 35(3):271-276.
- Dudley, J. W. and Moll, R. H. 1969. Interpretation and use of estimates of heritability and genetic variance in plant breeding. *Crop Sci.* 9(3):257-262.
- Eberhart, S. A. and Gardner, C. O. 1966. A general model for genetic effects. *Biometrics.* 22(4):864-881.

- Fasahat, P.; Rajabi, A.; Rad, J. M. and Derera, J. 2016. Principles and utilization of combining ability in plant breeding. *Biom. Bio. Inter. J.* 4(1):1-22.
- Gardner, C. O. and Eberhart, S. A. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics.* 22(3):439-452.
- Griffing, B. 1956a. A generalized treatment of diallel cross in quantitative inheritance. *Heredity.* 10(1):31-50.
- Griffing, B. 1956b. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9(4):463-493.
- Gomez, K. A. and Gomez, A. A. 1984. Statistical procedures for agricultural research. 2nd (Ed.). John Wiley and Sons, Inc. Singapore. 690 p.
- González, H. A.; Sahagún, C. J. y Pérez, L. D. J. 2007a. Estudio de ocho líneas de maíz en un experimento dialélico incompleto. *Rev. Cienc. Agríc. Inf.* 16(1):3-9.
- González, H. A.; Pérez, L. D. J.; Sahagún, C. J.; Norman, M. T.; Balbuena, M. A. y Gutiérrez, R. F. 2007b. Análisis de una cruda dialélica completa de líneas endogámicas de maíz. *Rev. Cienc. Agríc. Inf.* 16(1):10-17.
- González, H. A.; Pérez, L. D. J.; Rubí, A. M.; Gutiérrez, R. F.; Franco, M. J. R. P. y Padilla, L. A. 2019. InfoStat, InfoGen y SAS para contrastes mutuamente ortogonales en experimentos en bloques completos al azar en parcelas subdivididas. *Rev. Mexic. Cienc. Agríc.* 10(6):1417-1431.
- Hallauer, A. R.; Carena, M. J. and Filho, J. B. M. 2010. Quantitative genetics in maize breeding. 6th (Ed.). Springer, Iowa, USA. 663 p.
- Harriman, J. C. and Nwamadu, C. A. 2016. Utilization of diallel analyses for heritability, GCA and SCA studies in crop improvement. *Am. Adv. J. Biol. Sci.* 2(5):159-167.
- Hayman, B. I. 1954 a. The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics.* 10(2):235-244.
- Hayman, B. I. 1954 b. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics.* 39(6):789-809.
- Hayward, M., D. 1979. The application of the diallel cross to outbreeding crop species. *Euphytica.* 28(3):729-737.
- IRRI. 2014. International rice research institute. Plant breeding tools (pbtools). User's manual, version 1.4. Biometrics and breeding informatics. Plant Breed. Gen. Biotechnol. Division. Irri. 198 p.
- Jinks, J. L. and Hayman, B. I. 1953. The analysis of diallel cross. *Maize genetics cooperation newsletter.* 27(1):48-54.
- Jinks, J. L. 1954. The analysis of continuous variation in a diallel cross in nicotiana rustic varieties. *Genetics.* 39(1):767-788.
- Kearsey, M. J. 1965. Biometrical analysis of a random mating population: a comparison of five experimental designs. *Heredity.* 20(2):205-235.

- Kemthorne, O. and Curnow, R. N. 1961. The partial diallel cross. *Biometrics*. 17(2):229-250.
- Lima, D. N. T.; De-França, S. F.; Souza, D. R. C. and Ferreira, D. S. E. 2019. Watermelon general and specific combining ability. *Communicatae Scientiae*. 10(1):132-140.
- Makumbi, D.; Alvarado, G.; Crossa, J. and Burgueño, J. 2018. Sashaydiall: a sas program for hayman's diallel analysis. *Crop Sci*. 58(4):1605-1615.
- Martínez, G. A. 1988. Diseños Experimentales: métodos y elementos de teoría. (Ed.). Trillas, México, DF. 756 p.
- Mastache, L. A. A.; Martínez, G. A. y Castillo, M. A. 1999a. Los mejores predictores lineales e insesgados (MPLI) en los diseños dos y cuatro de griffing. *Agrociencia*. 33(1):81-91.
- Mastache, L. A. A.; Martínez, G. A. and Castillo, M. A. 1999b. Los mejores predictores lineales e insesgados (MPLI) en los diseños uno y tres de griffing. *Agrociencia*. 33(3):349-359.
- Mastache, L. A. A. and Martínez, G. A. 2003. Un algoritmo para el análisis, estimación y predicción en experimentos dialélicos balanceados. *Rev. Fitot. Mex*. 26(3):191-200.
- Mbusa, H. K.; Ngugi, K.; Olubayo, F. M.; Musembi, K. B.; Muthomi, J. W. and Nzuve, F. M. 2017. The Inheritance of yield components and beta carotene content in sweet potato. *J. Agric. Sci*. 10(2):71-81.
- Moore, K. J. and Dixon, P. M. 2014. Analysis of combined experiments revisited. *Agron. J*. 107(2):763-771.
- Muhinyuza, J. B.; Shimelis, H.; Melis, R.; Sibiyi, J. and Nzaramba, M. N. 2016. Combining ability analysis of yield and late blight [*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary] resistance of potato germplasm in rwanda. *Austr. J. Crop Sci*. 10(6):799-807.
- Muhumuza, E.; Edema, R.; Namugga, P. and Barekye, A. 2020. Combining ability analysis of dry matter content, reducing sugars and yield of potato (*Solanum tuberosum* L.) genotypes in uganda. *J. Sci. Agric*. 4(1):01-08.
- Mulato, B. J.; Peña, L. A.; Sahagún, C. J.; Villanueva, V. C. and López, R. J. J. 2020. Selfcompatibility inheritance in tomatillo (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Vegetable Crops Res. Bulletin*. 67(1):17-24.
- Mumtaz, A.; Zafar, F. and Shehzad, S. A. 2015. A review on mating designs. *Nat. Sci*. 13(2):98-105.
- Nduwumuremyi, A.; Tongoona, P. and Habimana, S. 2013. Mating designs: helpful tool for quantitative plant breeding analysis. *J. Plant Breed. Genet*. 01(03):117-129.
- Ngalio, S.; Shimelis, H.; Sibiyi, J.; Mtunda, K. and Mashilo, J. 2019. Combining ability and heterosis of selected sweetpotato (*Ipomoea batatas* L.) clones for storage root yield, yield related traits and resistance to sweetpotato virus disease. *Euphytica*. 215(87):1-19.
- Oliveira, G. H. F.; Buzinaro, R.; Revolti, L. T. M.; Giorgenon, C. H. B.; Charnai, K; Resende, D.

- and Moro, G. V. 2016. An accurate prediction of maize crosses using diallel analysis and best linear unbiased predictor (BLUP). *Chil. J. Agric. Res.* 76(3):294-299.
- Peña, L. A. y Márquez, S. F. 1990. Mejoramiento genético de tomate de cascara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Rev. Chapingo.* 15(71-72): 84-88.
- Peña, L. A.; Molina, G. J. D.; Ortíz, C. J.; Cervantes, S. T.; Márquez, S. F. y Sahagún, C. J. 1999. Heterosis intervarietal en tomate de cascara (*Physalis ixocarpa* Brot.). *Rev. Fitotec. Mex.* 22(2):199-213.
- Pérez, L. D. J.; Saavedra, G. C.; Rubí, A. M.; Franco, M. J. R. P.; Gutiérrez, R. F. y González, H. A. 2020. Código de SAS para analizar un dialélico completo y heterosis. UN ambiente. *Rev. Mex. Cienc. Agríc.* 11(4):829-840.
- Rivera-Colín, A.; Mejía-Carranza, J.; Vázquez-García, L. M.; Urbina-Sánchez, E. y RamírezGerardo, M. G. 2019. Aptitud combinatoria y heterosis en variedades de gerbera (*Gerbera x hybrida*). *Rev. Fitotec. Mex.* 42(2):155-162.
- Rodríguez, F.; Alvarado, G.; Pacheco, A.; Burgueño, J. and Crossa, J. 2018. AGD-R Software (analysis of genetic design in R), versión 5.0, CIMMYT. Unidad de biometría y estadística. El Batán, estado de México, México.
- Rodríguez-Pérez, G.; Zavala-García, F.; Treviño-Ramírez, J. E.; Ojeda-Zacarías, C.; MendozaElos, M.; Rodríguez-Herrera, S. A. y Cervantes-Ortiz, F. 2016. Aptitud combinatoria y heterosis entre líneas de dos tipos de maíz para grano. *Interciencia.* 41(1):48-54.
- Sahagún, C. J. 1990. Utilidad del análisis de varianza en el estudio de la interacción entre genotipos y ambientes. *Rev. Xilonen de la Facultad de Ciencias Agrícolas (UAEMéx).* 1(1):21-32.
- Sahagún, C. J. 1998. Construcción y análisis de los modelos fijos, aleatorios y mixtos. Universidad Autónoma Chapingo (UACH)-Departamento de Fitotecnia. Programa nacional de investigación en olericultura. Boletín técnico núm. 2. 64 p.
- Santiaguillo, H. J. F.; Cervantes, S. T. y Peña, L. A. 2004. Selección para rendimiento y calidad de fruto de cruza planta a planta entre variedades de tomate de cascara. *Rev. Fitot. Mexic.* 27(1):85-91.
- Sestraj A. F.; Jäntschi, L. and Bolboacă, S. D. 2018. Using the Griffing's experimental design method I, model II. Apple breeding - a case study as a proposed methodology of the statistical and genetic analysis. *Genetika.* 50(1):107-120.
- Singh, D. 1973. Diallel analysis for combining ability over several environments- i. *Indian J. Gen. Plant Breed.* 33(3):469-481.
- Singh, D. 1973. Diallel cross analysis for combining ability over several environments- ii. *Indian J. Gen. Plant Breed.* 33(3):469-481.
- Shattuck, V. I.; Christie, B. and Corso, C. 1993. Principles of griffing's combining ability analysis. *Genetica.* 90(1):73-79.

- Sprague, G. F. and Tatum, L. A. 1942. General versus specific combining ability in single crosses of corn. *J. Am. Soc. Agron.* 34(10):923-832.
- Soriano, V. J. M. 2000. The parametric restrictions of the griffing diallel analysis model: combining ability analysis. *Gen. Mol. Biol.* 23(4):877-881.
- Vasconcelos, W. S.; Dos-Santos, R. C.; Vasconcelos, U. A. A.; Cavalcanti, J. J. V. and Farias, F. J. C. 2020. Estimates of genetic parameters in diallelic populations of cotton subjected to water stress. *Rev. Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental.* 24(8):541-546.
- Vesali, M. R.; Baradaran, R.; Hassanpanah, D. and Seghatolelami, M. J. 2020. Generating genetic diversity through diallel crosses of promising potato cultivars (*Solanum tuberosum* L.) and studying cultivar hybrids under water deficit stress. *Rev. Agricultura Neotropical, Cassilândia-MS.* 7(2):49-56.
- Wright, A. J. 1985. Diallel design, analyses and reference populations. *Heredity.* 54(3):307-311.
- Yaw, O. E.; Mohammed, H.; Manigben, K. A.; Adjebeng-Danquah, J.; Kusi, F.; Karikari, B. and Kofi, S. E. 2020. Diallel analysis and heritability of grain yield, yield components, and maturity traits in cowpea (*Vigna unguiculata* (L) Walp). *The Sci. World J.* ID 9390287. 9 p.
- Zhang, Y. and Kang, M. S. 1977. DIALLEL-SAS: A SAS Program for griffing's diallel analyses. *Agron. J.* 89(2):176-182.
- Zhang, Y.; Kang, M. S. and Lamkey, K. R. 2005. DIALLEL-SAS05: A Comprehensive program for griffing's and gardner-eberhart analyses. *Agron. J.* 97(4):1097-1106.

4.2 Importancia de los parámetros genéticos en papa

Capítulo de libro aceptado para su publicación en el libro del Cuerpo Académico CA 127 UAEM Producción de Cultivos Básicos y Hortícolas, de la Facultad de ciencias Agrícolas que lleva por título Tópicos selectos para diseñar y aplicar tecnología agropecuaria.

IMPORTANCIA DE LOS PARÁMETROS GENÉTICOS EN PAPA

Claudia Saavedra Guevara¹, Delfina de Jesús Pérez López^{2§}, ³Dora María Sangerman Jaquír Andrés González Huerta², J. Ramón Pascual Franco Martínez²

¹ Programa de Doctorado en Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales, Universidad Autónoma del Estado de México (UAEMéx), Facultad de Ciencias Agrícolas, Campus Universitario “El Cerrillo”, Toluca, estado de México, México. Tel. (722) 2965552. Ext. 117 (pcarn@uaemex.mx) (csaavedrag001@alumno.uaemex.mx; [Orcid id 0000-0001-5519-6125](https://orcid.org/0000-0001-5519-6125)). ² Centro de Investigación y Estudios Avanzados en Fitomejoramiento. UAEMéx. Facultad de Ciencias Agrícolas. Apdo. Postal 435. Tel: (722) 2965518 Ext. 148. agonzalezh@uaemex.mx; Orcid id [0000-0001-6055-7597](https://orcid.org/0000-0001-6055-7597); jrfrancom@uaemex.mx, [Orcid id 0009-0002-2139-6203](https://orcid.org/0009-0002-2139-6203). ³[Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Campo Experimental Valle de México. Carretera Los Reyes - Texcoco, Km 13.5. Coatlinchán Texcoco Edo. De México. C.P. 56250.Tel:01 8000882222.Ext.85353.Ext. Orcid id 0000-0002-9658-1182.](https://www.inia.mx/)

[§],Autor para correspondencia: djperezl@uaemex.mx Orcid id [0000-0003-1621-5690](https://orcid.org/0000-0003-1621-5690).

Resumen

La hibridación es un proceso de mejoramiento genético para generar variedades con mayor potencial de rendimiento en el cultivo de la papa y el éxito depende de la elección de los progenitores mediante la estimación de parámetros genéticos como la heterosis (heterosis media, heterobeltiosis y heterobeltiosis específica), la heredabilidad (en sentido amplio y estrecho), la aptitud combinatoria (general y específica), y la respuesta a la selección entre otros, en este artículo se habla de cada uno, estableciendo las fórmulas para su determinación y algunos ejemplos de cómo se han utilizado en los últimos 70 años en este cultivo. Los parámetros más utilizados son la aptitud combinatoria general y específica debido a que ambos permiten establecer el tipo de acción génica que está presente en el carácter evaluado, con la finalidad de establecer los criterios a seguir en el programa de mejoramiento y para hacer predicciones sobre el comportamiento de las cruzas tanto muestreadas como no muestreadas.

Palabras Clave: *Solanum tuberosum* L., aptitud combinatoria, heterosis

Abstract

Hybridization is a genetic breeding process to generate varieties with a higher potential yield in the potato crop and its success depends on the selection of progenitors by estimating genetic parameters such as heterosis (mean heterosis, heterobeltiosis and specific heterobeltiosis), heritability (in broad and narrow senses), general and specific combining abilities and response to selection. In this paper we talk about each one of them, establishing formulae for their determination and several examples about how they have been used in the past 70 years in this crop. The most used parameter is the combining ability, both general and specific, because they permit to establish the criteria to follow in a breeding program and to predict the performance of the possible crossings.

Key words: *Solanum tuberosum* L. breeding, combining ability, heterosis.

Introducción

La papa (*Solanum tuberosum* L.), es parcialmente alógama y tiene un número básico de cromosomas de $2n=2x=24$. Hay 235 especies: 7 son cultivables y 228 son silvestres (Hawkes, 1990); 180 producen tubérculos; las subespecies de importancia económica son *S. tuberosum* y *S. andigenum* pero sólo la primera es extensamente cultivada (Ross, 1986); por su número de cromosomas hay especies diploides ($2n=2x=24$), triploides ($3n=3x=36$), tetraploides ($4n=4x=48$), pentaploides ($5n=5x=60$) y hexaploides ($6n=6x=72$) (Howard, 1970). Por el nivel poliploide que presenta esta especie ha sido

difícil incorporar de genes del tipo diploide al tetraploide y porque presenta herencia tetrasómica.

El mejoramiento genético en papa por hibridación inicio desde 1959, cuando se identificaron progenitores sobresalientes usando diseños de apareamiento, que son planes cruzamiento entre individuos seleccionados, utilizados para estimar parámetros genéticos en éstos y en sus progenies sobre la naturaleza de los genes involucrados en la herencia de los caracteres bajo consideración (Nduwumuremyi *et al.*, 2013).

Los parámetros genéticos son la varianza genética aditiva (σ_A^2), la varianza de dominancia (σ_D^2), la varianza epistática (σ_I^2), el grado promedio de dominancia (σ_D^2 / σ_A^2), la interacción genotipo x ambiente (G x A), la correlación genotípica entre variables cuantitativas, la heredabilidad (Dudley y Moll, 1969), los coeficientes de variación genotípica y aditiva, la respuesta a la selección, la aptitud combinatoria general y específica y la heterosis. La información proveniente de los componentes de varianza genética y heredabilidad son esenciales para hacer inferencias sobre la respuesta a la selección (Nduwumuremyi *et al.*, 2013; Fasahat *et al.*, 2016; Awata *et al.*, 2018).

Los diseños de apareamiento más usados en un programa de fitomejoramiento son la craza dialélica (Griffing, 1956), el diseño factorial III de Carolina del Norte (Comstock y Robinson, 1952) y los propuestos por Hayman (1954) y Jinks (1954). El cruzamiento dialélico es útil para la evaluación de los componentes genéticos en los progenitores y para calcular la capacidad reproductiva en sus cruzas (Baker, 1978). Estos proveen una oportunidad para seleccionar padres basados en una mayor aptitud combinatoria general (ACG) y cruzas con mejor aptitud combinatoria específica (ACE). Estos son los dos parámetros genéticos principales del análisis de cruzas dialélicas; la ACG es el comportamiento promedio de un progenitor en una serie de cruzas y la ACE es la desviación de determinadas cruzas con relación al comportamiento promedio de los progenitores que intervienen en el cruzamiento (Sprague y Tatum, 1942). Desde un

punto de vista genético la ACG; es el resultado de la acción genética aditiva, mientras que la ACE depende de la dominancia y la epistasia.

Las cruas dialélicas son poco usadas en papa por la dificultad que se presenta generar todas las combinaciones posibles con n progenitores. La información que proporciona la aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE) es útil en el análisis e interpretación de la estructura genética de las especies tetraploides (Mendoza y Haynes, 1974). Plaisted *et al.* (1962) concluyeron que la ACE es la más importante cuando se desea explicar la variabilidad existente en el rendimiento de tubérculo.

El apareamiento entre progenitores tetraploides con buena aptitud combinatoria general (ACG) ha resultado ser la estrategia más apropiada y la más utilizada hasta ahora. Los resultados publicados por Golmirzale y Mendoza (1985) y Mendoza, (1983) muestran la factibilidad de trabajar exitosamente con esta metodología. En papas se ha observado que la ACE es casi tan grande como la ACG (Dedahr *et al.*, 2020; Gopal, 2015; Terres *et al.*, 2017) y en este contexto, se hablará sobre el uso de ambos parámetros genéticos en papa.

Parámetros genéticos

En un diseño de apareamientos tienen que ser elegidos los padres, después sus progenies son evaluadas y los genotipos superiores son seleccionados, por lo que es necesario conocer los aspectos agronómicos y la estructura genética de la especie a través de la estimación de los efectos y varianzas de aptitud combinatoria, las covarianzas, la heredabilidad, la heterosis, la respuesta a la selección, los coeficientes de correlación genética, la identificación de progenitores y cruas simples sobresalientes, y la predicción de híbridos de mayor producción y calidad; a todos estos estimadores son denominados parámetros genéticos los cuales dan información sobre los tipos de acción génica (Nduwumuremyi *et al.*, 2013; Fasahat *et al.*, 2016; Awata *et al.*, 2018; Bonierbale *et al.*, 2020). Así, es pertinente estimar periódicamente los parámetros genéticos de la población a fin de diseñar estrategias alternativas para aumentar el avance genético (Hallauer y Miranda, 1981).

Los diseños genéticos más usados en papa son las cruzas dialélicas (Griffing, 1956), los diseños I y II de Carolina del Norte, (Comstock y Robinson, 1952) y los métodos propuestos por Hayman (1954) y Jinks (1954). Killick y Malcolmson (1973), Hirut *et al.* (2017), Tung *et al.* (2018), y Namugga *et al.* (2020) utilizaron los diseños I y II de Carolina del Norte para evaluar la resistencia al tizón tardío (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary). Rowe (1969) también uso ambos diseños para estudiar la variación cuantitativa en papas diploides. Los dialélicos parciales también se han usado en papas (Tai, 1976; Killick, 1977; Muhinyuza *et al.*, 2016); éste propuesto por Kempthorne y Curnow (1961), permite el análisis genético en papas y otras especies en características cuantitativas, particularmente cuando se incluyan cruzar entre subespecies, o razas contrastantes.

La papa cultivada tetraploide, *Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*, frecuentemente presenta alta heterocigocidad y la acción génica no aditiva es importante en muchas características de importancia económica, pero presenta una base genética estrecha (Tai, 1976; Dehdar *et al.*, 2020). Los primeros trabajos realizados por selección para adaptación de clones y la pandemia ocasionada por tizón tardío en el siglo XIX genero una disminución en la variabilidad genética del germoplasma existente, lo que evidenció, aún la base genética estrecha que hay en esta especie. Posteriormente se incorporaron genes del grupo *andigena* pero los clones obtenidos no estaban adaptados a fotoperiodo largo y no presentaban buena calidad. En 1959, Simmonds inicio un experimento en selección en masa para crear el grupo *tuberosum* mediante selección de clones del grupo *andigena*, logrando una adaptación a días largos; otros trabajos similares con el mismo propósito fueron hechos por Plaisted *et al.* (1962). A partir de esto se inició la formación de híbridos de *tuberosum* x *andigena*; se han generado cruza diploides (2x - 2x; Rowe 1969; Mendiburu y Peloquin, 1971), tetraploides (4x - 4x; Mendoza y Haynes, 1974) y tetraploides con diploides (4x-2x; Rowe, 1969). Rowe reportó que las familias tetraploides superaron en rendimiento a las familias diploides. Pocos estudios se han realizados a nivel tetraploide ya que las papas sufren depresión endogámica, esto reduce el rendimiento. También hay heterosis al utilizar padres con características superiores contrastantes ya que es una

especie altamente heterocigótica y las interacciones intra e inter locus son importantes para incrementar el potencial del rendimiento: incrementando la heterocigocidad se incrementa la heterosis (Mendoza y Haynes, 1974).

Heterosis

La heterosis es un indicador de la diversidad genética *per se* de los progenitores y de la expresión génica que rige a un carácter; se debe a la presencia de genes dominantes heterocigotos en condición favorable, a la sobredominancia causada por un heterocigoto superior o por ambos progenitores, cuando hay efectos epistáticos, o debido a genes pleiotrópicos (Kuruvadi, 1991).

Gardner y Eberhart (1966) y Gardner (1967) propusieron un modelo que divide a la heterosis en tres efectos: i) en la heterosis se comparan las características de la generación F_1 con el promedio de ambos progenitores, ii) la heterobeltiosis, cuando se compara la F_1 con el promedio del mejor progenitor, y iii) en la heterosis útil o neta se compara la F_1 con la variedad comercial más usada en la región.

$$Heterosis = \left[\frac{F_1 - (P_1 + P_2 / 2)}{P_1 + P_2 / 2} \right] \times 100, \text{ Dónde: } F = \text{promedio de la cruza; } P =$$

promedio del progenitor 1, $P_2 =$ promedio del progenitor 2.

$$Heterobeltiosis = \left[\frac{F_1 - M_p}{M_p} \right] \times 100,$$

Dónde: $M_p =$ promedio del mejor progenitor.

$$Heterosis util = \left[\frac{F_1 - MVC}{MVC} \right] \times 100,$$

Dónde: $MVC =$ variedad comercial más usada en la región.

Tarn y Tai (1977) generaron híbridos con los grupos *tuberosum* (T) y *andigena* (A) en apareamiento TT, AA, TA, y AT; TA y AT superaron a TT en rendimiento y la heterosis media fue de 21.4 %. Estos valores fueron contrastantes a los obtenidos por Glendinning (1969) (13%) y lo reportado por Cubillos y Plaisted (1976) (15%). Gopal *et al.* (2000) cruzaron TA y obtuvieron progenies más vigorosas, de mayor rendimiento y mayor diámetro de tubérculo y también se incrementó, mayor heterosis y

heterobeltiosis. Andrade *et al.* (2016) estimaron la heterosis para resistencia a *P. infestans* en 15 cruzas mediante el área bajo la curva del progreso de la enfermedad (AUDPC) y reportaron una heterosis negativa significativa por lo que hubo resistencia al tizón tardío. Manivel *et al.* (2010) reportaron heterosis media negativa para rendimiento de tubérculo (-2.89) y peso promedio de tubérculos (-23.50) y heterosis positiva para número de tubérculos (27.80 %) y materia seca (0.59%). Los efectos heteróticos negativos debido a la depresión endogámica en rendimiento de tubérculo y otros caracteres son comunes dentro del grupo *tuberosum*.

Aptitud Combinatoria General (ACG) y Específica (ACE)

Sprague y Tatum (1942) introdujeron los conceptos de aptitud combinatoria general (ACG) y aptitud combinatoria específica (ACE) para distinguir entre el desempeño promedio de los padres en las cruzas y la desviación causada con relación a las cruzas individuales (Bradshaw and Mackay, 1994).

Frecuentemente los padres son elegidos debido a su comportamiento *per se* pero teóricamente no es seguro en cultivos que se multiplican clonalmente, como la papa, la cual es altamente heterocigota y presenta niveles de ploidía por lo que la segregación genética es altamente impredecible. Para estimar la Aptitud Combinatoria se recomienda utilizar a la crusa de prueba (aunque es laboriosa y requiere de tiempo) así como una reducción en el nivel poliploide (Gopal *et al.*, 2008). En papas tetraploides se recomienda el cruzamiento entre probadores sobresalientes para determinar cuál produce progenie deseable con mayor frecuencia; este método reduce el número de cruzamientos requeridos para estimar la ACG. El análisis línea x probador usado por Plaisted *et al.* (1962) y Gopal *et al.* (2008) sigue un patrón muy parecido al que genera el diseño II de Carolina del Norte. Con este se pueden seleccionar los mejores progenitores para iniciar el proceso de cruzamientos por medio de los diseños de apareamiento (Gopal, 2015); también se ha usado método III de Griffing en papas (Vesali *et al.*, 2020); otra técnica usada son las policruzas generadas con 6 o 7 líneas o variedades. Sin embargo, la divergencia genética basada en caracteres morfológicos es

un parámetro indirecto de efectividad moderada en la selección de padres para producir progenies de mayor rendimiento y heterosis, y este es el que ha tenido más éxito en la práctica (Gopal y Minocha, 1997).

Los análisis de aptitud combinatoria determinan la contribución genética de los padres en caracteres cuantitativos como materia seca, rendimiento y los componentes del rendimiento (Mendoza y Hynes, 1974). La AC es útil para identificar a las mejores combinaciones en cruzas, tanto para explotar la heterosis como en la transmisión de características hereditarias (Bukreyeva *et al.*, 2014; Gopal, 2015). La AC se divide en aptitud combinatoria general (ACG) y aptitud combinatoria específica (ACE): éstas miden, efectos aditivos y no aditivos, respectivamente. Griffing (1956), integrando los conceptos de Hayman (1954), Jinks (1954) y Kempthorne (1956), propuso cuatro modelos de cruzamiento para estimar ACG y ACE. El primero comprende P autofecundaciones, y todas sus cruzas directas y recíprocas; el segundo, incluye P autofecundaciones y todas las cruzas directas; el tercero incluye todas las cruzas directas y recíprocas, y el cuarto a todas las cruzas directas.

En el método 2 de Griffing (1956), modelo I ó de efectos fijos, la ACG y ACE se estima cómo:

$$x_{ijk} = \mu + g_i + g_j + b_k + s_{ij} + e_{ijk}$$

Dónde: x_{ijk} es el valor observado en la cruce entre los padres i, j ; μ es la media poblacional ; g_i, g_j l efecto de del efecto ACG del progenitor femenino i eses es efecto ACG del progenitor masculino j es es el efecto de ACF originado por los padres i, j ; s_{ij} es la ACE de la cruce originada con los padres i, j ; b_k es el efecto causado por el késimo bloque; e_{ijk} es el error experimental o residual del modelo

La importancia relativa de los efectos de ACG y ACE para cada característica cuantitativa se determina con base en el cociente $ACG / ACE \cdot 2CM_{ACG} / (2CM_{ACG} + 2CM_{ACE})$; cuando la proporción ACG/ACE es mayor que 0.5 los efectos aditivos son más importantes que los efectos no aditivos. Cuando la proporción es menor a 0.5 el efecto dominante es más importante que en el aditivo (Baker, 1978). En la expresión anterior, CM son cuadrados medios de un análisis de varianza.

Sandford (1960) encontró que la aptitud combinatoria específica (ACE) fue dos veces más grande que la aptitud combinatoria general (ACG). Plaisted *et al.* (1962) determinaron que la aptitud combinatoria específica (ACE) fue cuatro veces más grande que la ACG en rendimiento de tubérculo. Resultados similares se observaron en Killick y Malcolmson (1973), quienes estudiaron la resistencia al tizón tardío y encontraron que los efectos de ACE fueron superiores a los de la ACG; Tai (1976) y Terres *et al.* (2017) reportaron que la ACG para peso promedio del tubérculo, gravedad específica, así como la comercialización fueron altamente significativos. En ACE lo fueron rendimiento total y para mercado, así como el número total de tubérculos. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Killick (1977) quien concluyó la ACE fue altamente significativa para rendimiento (Vesali *et al.*, 2020), número de tubérculos, peso promedio del tubérculo, porcentaje de agrietamiento de tubérculo, textura, ennegrecimiento y gravedad específica. Dehdar *et al.* (2020) y Terres *et al.* (2017) reportaron valores significativos para ACG en la forma, puntigudez, cutícula y tamaño del tubérculo, así como en longitud del estolón y tubérculos por planta. Bradshaw *et al.* (1995), Muhinyuza *et al.* (2016) Hirut *et al.* (2017), Gastelo *et al.* (2019) y Namugga *et al.* (2020) reportaron que la acción genética aditiva fue predominante sobre la no aditiva en rendimiento y resistencia a tizón tardío, lo que permitirá el uso de alguna técnica de selección. Manivel *et al.* (2010) encontraron que las varianzas de ACG y ACE fueron igualmente importantes en rendimiento de tubérculo, tubérculos por planta, peso promedio de los tubérculos y materia seca, éste último uno de los caracteres más importantes para calidad industrial (Tai, 1976; Killick, 1977). Muhumuza *et al.* (2020)

reportaron que en materia seca los efectos genéticos aditivos (ACG) fueron más importantes.

Componentes de varianza y heredabilidad

Los componentes fundamentales de la variación en la descripción mendeliana de una variable cuantitativa fueron introducidos por Fisher en 1918, al establecer que

$$\begin{aligned} \text{varianza fenotípica} &= \sigma_G^2 + \sigma_E^2 + \sigma_{IGE}^2, \text{ donde de la: } \sigma_G^2 \\ &= \text{varianza genética}; \sigma_E^2 = \text{varianza ambiental}; \sigma_{IGE}^2 \\ &= \text{varianza de la interacción genotipo ambiente} \end{aligned}$$

Wright (1921) dividió la varianza genética (σ_G^2) en varianza genética aditiva (σ_A^2), y varianza genética debida a desviaciones del modelo aditivo (dominancia o sobredominancia) y varianza de interacción de genes de loci diferentes (epistasia). Es decir $\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2$.

La heredabilidad es el grado en que los progenitores transmiten sus características a sus hijos. Aunque bajo cierto enfoque esto es cierto, en general, en un programa de mejoramiento genético, la heredabilidad se usa para definir el grado de parecido entre individuos o familias basado en una característica en particular y además para analizar las causas genéticas y ambientales de ese parecido (Jacquard, 1983), o para predecir el avance genético que se espera alcanzar al seleccionar progenitores en una o más poblaciones (Reyes, 1985).

La heredabilidad, como fue definida por Lush (1948), se divide en dos tipos: en sentido amplio (H^2), que es la porción de la varianza genética total con relación a la varianza fenotípica, (σ_G^2/σ_F^2) y se expresa en porcentaje, y en sentido estricto (h^2) se define como la proporción de las varianzas genética aditiva sobre la fenotípica (σ_A^2/σ_F^2) (Nyquist, 1991).

La heredabilidad en sentido amplio, también conocida como el grado de determinación genética, expresa la proporción en la cual los fenotipos de los individuos están determinados por sus genotipos, es decir, es la proporción de la varianza fenotípica

explicada por factores genéticos (Falconer y Mackay, 1986) y está relacionada con la respuesta a la selección entre individuos o familias. Estos estimadores pueden variar, dependiendo del diseño experimental y de la unidad de selección, entre otros.

A partir del análisis de varianza correspondiente a un diseño completamente al azar ó bloques completos al azar, es posible obtener estimaciones de heredabilidad en sentido amplio. Esta se estima con las esperanzas matemáticas de los cuadrados medios del análisis de varianza, según las fórmulas siguientes.

$$E(CM_v) = \sigma_e^2 + \sigma_g^2 \qquad E(CM_e) = \sigma_e^2$$

Donde: $E(CM_v)$ es el valor esperado del cuadrado medio entre variedades;

$E(CM_e)$ es el valor esperado de los cuadrados medios del error experimental .

Además

$$\sigma_g^2 = \frac{(CM_v - CM_e)}{r} \qquad \sigma_e^2 = CM_e$$

$$\sigma_f^2 = (\sigma_g^2 + \sigma_e^2)/r$$

$$(H^2) = (\sigma_g^2/\sigma_f^2) 100$$

Los componentes de varianza se evalúan en términos de respuesta a la selección, pero el empleo del método de momentos, calculado con funciones lineales de estos componentes permite calcular variabilidad genética (H^2) (Holland *et al.*, 2003). Pérez *et al.* (2007) observaron que la heredabilidad varió de 61.8 a 95.8 % en cada localidad en altura de planta, número de tallos por planta, número y peso de tubérculo por planta, y diámetro y longitud de tubérculo, pero en el análisis combinado se observó que en general la varianza de la IGA fue mayor que la varianza genética o del error, por lo que los valores de H^2 variaron entre 3.7 y 67.7 % ; esto indica que la varianza de la IGA reducirá la respuesta a la selección. Thompson *et al.* (1983) estimaron valores de H^2 entre 61 y 64 % para número de tubérculos y para rendimiento; Javier *et al.* (1974) observaron valores de H^2 entre 92.9 a 95.5 % para número de tallos, número y peso de tubérculos. Namugga *et al.* (2018) encontrando que H^2 para peso promedio del tubérculo fue de 70% y para días a floración de 78%.

Dehdar *et al.* (2020) estimaron 76 % de H^2 para rendimiento, 84% en apariencia de cutícula del tubérculo, 77 % para forma del tubérculo, 60% para profundidad de ojo, 49% para número de tallos, 65% para longitud del estolón, 79% para materia seca del tubérculo, 78% para altura del tallo, 75% para tamaño del tubérculo, 80% para número de tubérculos por planta y 76% para uniformidad en el tamaño del tubérculo. La heredabilidad es considerada alta si esta $> 60\%$ (Jibrin *et al.*, 2016) por lo que estas características serán recomendables para seleccionar genotipos sobresalientes de papa. Paget *et al.* (2014) estimaron los valores h^2 0.25 a 0.60 para rendimiento y calidad de tubérculo. Muhumuza *et al.* (2020) encontraron que en porcentaje de materia seca H^2 fue de 50.6 %, en azúcares reductores H^2 fue de 77.8% y en rendimiento total H^2 fue de 29.5%.

Avance genético

Dehdar *et al.* (2020) encontraron que el avance genético como porcentaje de la media, fue alto (Escala: bajo de 0-10%, moderado 10-20% y alto $>20\%$) para caracteres como rendimiento del tubérculo, forma del tubérculo, tamaño del tubérculo, número de tubérculos por planta y uniformidad del tubérculo. Este fue considerado moderado para apariencia de la piel del tubérculo, profundidad de ojos y número de tallos. En términos generales, un alto valor de estos caracteres sugiere que estos están gobernados por genes aditivos y que la selección sería efectiva para mejorarlos.

Conclusiones

La estimación de parámetros genéticos en papa mediante diseños de apareamiento resulta complicado por la herencia tetrasómica que presenta la especie ya que existen problemas de autoincompatibilidad así como las relaciones con la estructura genética de los órganos reproductores que son muy débiles, y hay poca producción y reducida viabilidad de polen en cultivares tetraploides. Sin embargo se podrían obtener progenies usando cruas dialélicas, policruas, cruas de prueba o línea por probador quizás mucho más rápido y fácil. La determinación del tipo de acción génica del

rendimiento y sus principales componentes nos permite tener una idea clara que técnica de mejoramiento es la adecuada y la más eficiente.

Literatura citada

Andrade, A.J., Capezio, S.B. y Huarte, M.A. (2016). Caracterización de progenitores de papa en base a aptitud combinatoria y heterosis para la búsqueda de resistencia a *Phytophthora infestans*. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias Uncuyo*. 48(1): 9-20.

Awata, L. A. O., Tongona, P., Danquah, E., Efié, B. E. & Marchelo-Dragga, P. W. 2018. Common mating designs in agricultural research and their reliability in estimation of genetic parameters. *IOSER. J. Agric. Ver. Sci.* 11(7):16-36.

Baker, R. J. (1978). Issues in diallel analysis. *Crop Sci.* 18(4):533-536.

Bonierbale, M.; Amoro, W. & De Jong W. (2020). Potato Breeding. In: Campos, H.; Ortiz O. (eds.). *The Potato Crop*. Springer, Cham. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-28683-560>.

Bradshaw, J. E., & Mackay, G. R. (1994). Breeding Strategies for Clonally Propagated Potatoes I: Potato Genetics Edited for J. E. Bradshaw and G. R. Mackay. CAB International. U.K. Pp: 467-497.

Bradshaw, J. E., Stewart, H.E., Wastie, R.L., Dale, M.F.B. & Phillips. M.S. (1995). Use of seedling progeny tests for genetical studies as part of a potato (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*) breeding programme. *Theor. Appl. Genet.* 90: 899-905.

Bukreyeva, N. I., Belousov, A. A. & Sivolap, Y. M. (2014). Allelic compositions at polymorphic gene loci in maize inbred and hybrid lines and their associations with levels of heterosis. *Cytology and Genetics* 48(2): 76-84.

Comstock, R. E. & Robinson, H. F. (1952). Estimation of average dominance of genes. *Heterosis* 2:494-516.

- Cubillos, A. G. & Plaisted, R. L. (1976). Heterosis for yield in hybrids between *S. tuberosum ssp. tuberosum* and *S. tuberosum L. ssp. andigena*. *Am. Potato J.* 53:145-150.
- Dehdar, B., Amiri, S., Panahi, B. & Mohammadi, R. (2020). Combining ability analysis of tuber yield and related traits in potatoes. *Genetika* 52(1): 215-228.
- Dudley, J. W. & Moll, R. H. (1969). Interpretation and use of estimates of heritability and genetic variance in plant breeding. *Crop Sci.* 9(3): 257-262.
- Falconer, D.S. & Mackay, T.F.C. (1986). Introduction to Quantitative Genetics. 4th ed. Pearson Prentice Hall, Harlow, England. 480 p.
- Fasahat, P., Rajabi, A., Rad, J. M. & Derera, J. (2016). Principles and utilization of combining ability in plant breeding. *Biom. Bio. Inter. J.* 4 (1):1-22.
- Fisher, R. A. (1918). The correlations between relatives and the supposition of mendelian inheritance. *Trans. Roy. Soc. Edimb.* 52:399-433.
- Gardner, C. O. & Eberhart, S. A. (1966). Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics* 22: 439-452.
- Gardner, C. O. (1967). Simplified methods for estimating constants and computing sums of squares for a diallel cross analysis. *Fitotec. Latinoam.* 4(2): 1-12.
- Gastelo, M.; Díaz, L.; Quispe, K. & Bonierbale, M. (2019). Parental Value for Tuber Yield in Potato Under High Temperature Environments in Climate Change Conditions. *Open Agriculture.* 4: 630-640.
- Glendinning, D. R. (1969). The performance of progenies obtained by crossing groups andigena and tuberosum, of *Solanum tuberosum* L. *Eur. Potato J.* (12):13-12.
- Golmirzaie, A. M. & Mendoza, H.A. (1985). Identification of Parental Lines for Development of TPS population. *Amer. Pot. J.* 62: 427-428.

- Gopal, J. & Minocha, J. L. (1997). Genetic Divergence for cross prediction in potato. *Euphytica*, 93:269-275.
- Gopal, J.; Chahal, G.S. & Minocha, J. L. (2000). Progeny mean, heterosis and heterobeltiosis in *Solanum tuberosum x tuberosum* and *S. tuberosum x andigena* families under a short day sub-tropic environment. *Potato Research* 43:61-70.
- Gopal, J.; Kumar, V. & Luthra, S. K. (2008). Top-cross vs. poly-cross as alternative to test-cross for estimating the general combining ability in potato. *Plant Breeding* 127: 441-445.
- Gopal, J. (2015). Challenges and Way-forward in Selection of Superior Parents, Crosses and Clones in Potato Breeding. *Potato Research*. 58:165–188.
- Griffing, B. (1956). Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9:463-493.
- Hawkes, J. G. (1990). The potato. Evolution biodiversity and genetic resources. Belhaven Press, London. 259 p.
- Hallauer, A. R. & Miranda, F. J. B. (1981). Quantitative Genetics in Maize Breeding. First Edition. Iowa State University Press, Ames, Iowa. 468 p.
- Hayman, B. I. (1954). The theory and analysis of diallel cross. *Genetics*. 39 (6):789-809.
- Hirut, B.; Shimelis, H., Fentahun, M., Bonierbale, M., Gastelo, M. & Asfaw, A. (2017). Combining ability of highland tropic adapted potato for tuber yield and yield components under drought. *PloS ONE* (7): 1-22.
- Holland, J. B.; Nyquist, W.E. & Cervantes, M. C.T. (2003). Estimating and interpreting heritability for plant breeding. *Plant Breeding Reviews* 22:9-112.
- Howard, H.W. (1970). Genetics of the Potato *Solanum tuberosum* L. Logos Press. London, 126 p.

- Javier, T. G. Molina, G.J.D. y Casas, D.E. (1974). Correlaciones genéticas e índices de selección en la genotecnia de la papa (*Solanum tuberosum* L.). *Agrociencia* 16: 21-37.
- Jibrin, M.S.; Echekwu, C. A.; Abdullahi, U. S. & Hamisu (2016). Phenotypic and genotypic variance and heritability estimates for oil content and other agronomic traits in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 3:29-32.
- Jinks, J. L. (1954). The analysis of continuous variation in a diallel cross in nicotiana rustic varieties. *Genetics*, 39 (1):767-788.
- Kempthorne, O. (1956). The theory of the diallel cross. Journal Paper No. 5:29-51.
- Kempthorne, O. & Curnow, R. N. 1961. The partial *diallel* cross. *Biometrics*, 17(2):229-250.
- Killick, R. J. (1977). Genetic analysis of several traits in potatoes by means of a diallel cross. *Annals of Applied Biology*. 86(2): 279-289.
- Killick, R. J. & Malcolmson, J. F. (1973). Inheritance in potatoes of field resistance to late blight (*Phytophthora infestans*). *Physiological Plant Pathology* 3:121-131.
- Kuruvadi, S. (1991). Diallel analysis and heterosis for yield and associated characters in durum wheat under upland condition. *Turrialba* 41:335-338.
- Lush, J. L. (1948). The genetics of populations. Mimeographed notes. Iowa State University, Ames. USA. 354 p.
- Manivel, P., Pandey, S.K., Singh, S.V. & Kumar, D. (2010). Heterosis and combining ability for tuber dry matter and yield in potato (*Solanum tuberosum* L.) over two clonal generations under short-day sub-tropic conditions. *Electronic Journal of Plant Breeding*, 1(3): 287-296.
- Mendiburu, A. & Peloquin, S. J. (1971). High yielding tetraploids from 4x-2x and 2x-2x matings. *Am. Pot. J. (Abstract)* 48(8):300.
- Mendoza, H.A. & Haynes, F.L. (1974). Genetic basis of heterosis for yield in the autotetraploid potato. *Theoretical and Applied Genetics* 45:21-25.

- Mendoza, H. A. (1983). Selection of uniform progenies to use TPS in commercial potato production, In: Report 16 of Planning Conference on Present and Future Strategies for Potato Breeding and Improvement. International Potato Center (CIP), Lima, Peru. pp: 87-97.
- Muhumuza, E., Edema, R., Namugga, P. & Barekye, A. (2020). Combining ability analysis of dry matter content, reducing sugars and yield of potato (*Solanum tuberosum* L.) genotypes in Uganda. *Journal of Scientific Agriculture*. 4:01-08.
- Muhinyuza, J.B., Shimelis, H., Melis, R., Sibiya, J. & Nzaramba, M.N. (2016). Combining ability analysis of yield and late blight [*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary] resistance of potato germplasm in Rwanda. *Australian Journal of Crop Science*.10(6):799-807.
- Namugga, P., Sibiya, J., Melis, R. & Barekye, A. (2018). Combining ability analysis of earliness and yield of potato (*Solanum tuberosum* L.) genotypes in Uganda. *Euphytica* , 214 (116):1-9.
- Namugga, P., Sibiya, J., Melis, R. & Barekye, A. (2020). Combining ability analysis of yield and resistance to late blight disease caused by *Phytophthora infestans* in Uganda. *Australian Journal of Crop Science*, 14(10):1637-1644.
- Nduwumuremyi, A., Tongoona, P. & Habimana, S. (2013). Mating designs: helpful tool for quantitative plant breeding analysis. *J. Plant Breed. Genet*. 01(03):117-129.
- Nyquist, W. E. (1991). Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. *Crit. Rev. Plant .Sci*.10:235-322.
- Paget, M.F., Alspach, P.A, Genet, R.A. & Apiolaza, L.A. (2014). Genetic variance models for the evaluation of resistance to powdery scab (*Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*) from long-term potato breeding trials. *Euphytica* 197:36
- Pérez, L. D. J., Vázquez, G. L. M.; Sahagún, C. J. y Rivera, P. A. (2007). Variabilidad y caracterización de diez variedades de papa en tres localidades del estado de México. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 13(1):13-19.

- Plaisted, R. L., Sanford, L., Federer, W.T. & Kehr, A. E. (1962). Specific and general combining ability for yield in potatoes. *American Potato Journal*, 39:185-197.
- Reyes, C. P. (1985). *Fitogenética Básica y Aplicada*. Primera Edición. AGT-Editores. México. 460 p.
- Ross, H. (1986). Potato Breeding. Problems and Perspectives. In *Advances in Plant Breeding*. Supplement. Paul Parey Verlag, Berlin, pp: 11-18.
- Rowe, P. R. (1969). Quantitative variation in diploid potatoes. *Am. Potato J.* 46:15-17.
- Sandford, L.L. (1960). Comparative evaluation of clones as testers for yield, specific gravity and tuber appearance in the potato. Dissertation. Iowa State University. 66 p.
- Sprague, G. F. & Tatum, L.A. (1942). General *versus* specific combining ability in single crosses of corn. *J. Am. Soc. Agron.* 34 (10): 923-832.
- Tai, G.C.C. (1976). Estimation of general and specific combining abilities in potato. *Canadian Journal Genetic Cytology*, 18: 463- 470.
- Tarn, T.R. & Tai G. C. C. (1977). Heterosis and variation of yield Components in F₁ hybrids Between Group Tuberosum and Group Andigena Potatoes. *Crop Science* 15(1).517-521.
- Terres, L. R., Lenz, E.A., Rocha, D., Cerioli, M. & Da Silva P. A. (2017). Combining ability of potato parents for tuber appearance and tuber yield component traits. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 17: 99-106.
- Thompson, P.G.; Mendoza H.A. & Plaisted, R. L. (1983). Estimation of Genetic parameters for characters related to potato propagation by true seed (TPS) in an andigena population. *American Potato Journal*, 60:393-401.

- Tung, P.X., Zaag, P.V., Li, C. & Tang, W. (2018). Combining ability for foliar resistance to late blight [*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary] of potato cultivars with different levels of resistance. *American Journal of Potato Research* 95:670–678.
- Vesali, M.R., Baradaran, R., Hassanpanah, D. & Seghatolelami, M.J. (2020). Generating genetic diversity through diallel crosses of promising potato cultivars (*Solanum tuberosum* L.) and studying cultivar hybrids under water deficit stress. *Revista de Agricultura Neotropical*. 17 (2):49-56.
- Wright, S. (1921) Systems of Matting. I. The Biometric relation between parent and offspring. *Genetics*, 6: 111-123.

4.3 Obtención de semilla híbrida de papa con siete progenitores

Artículo enviado para su publicación en la revista Investigación y Ciencia de la Universidad Autónoma de Aguascalientes.

OBTENCION DE SEMILLA HIBRIDA DE PAPA CON SIETE PROGENITORES

Claudia Saavedra Guevara¹, Delfina de Jesús Pérez López², Andrés González Huerta², José Ramón Pascual Franco Martínez ²

¹Programa de doctorado en Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales- Universidad Autónoma del Estado de México- Facultad de Medicina Veterinaria- "Campus Universitario "El Cerrillo". Toluca, Estado de México, México. Tel: 722 2965531 Ext. 125 y 128. ²Centro de Investigación y Estudios Avanzados en Fitomejoramiento. Facultad de Ciencias Agrícolas. Toluca, Estado de México, México AP. 435. Tel. 722 2965518.Ext.148. (csaavedrag001@alumno.uaemex.mx; agonzalez@uaemex.mx; jfrancom@uaemex.mx).

§Autora para correspondencia: djperez@uaemex.mx



Progenie de una de las cruzas Atlantic x Caesar realizada 27/07/2022

Resumen

El éxito en un programa de mejoramiento de papa comienza con la elección de los progenitores, para después seleccionar a la progenie sobresaliente. El

objetivo del presente trabajo fue obtener semilla de papa a partir de un diseño de apareamiento con siete progenitores, donde $p^2 = 49$ cruzas posibles, y donde solo 26 cruzas se realizaron de las cuales solo 11 fueron exitosas. Los progenitores que produjeron abundante polen fue Caesar, Fianna y Orquesta. Se registraron variables de flor e inflorescencia y características del fruto. Se utilizaron estadísticos simples y gráficas de barras para la interpretación de resultados. La crusa efectiva de prendimiento fue Atlantic x Cesar (55%). La crusa con mayor cantidad de semillas por fruto fue Fianna x Cesar (173).

Palabras clave: *Solanum tuberosum*, floración, sistemas de apareamiento.

OBTAINING HYBRID POTATO SEED WITH SEVEN PROGENITORS

Abstract

The success in a potato breeding program begins selecting the progenitors, after that the outstanding progeny must be selected. The objective of this paper is to obtain potato seed from a mating design with seven progenitors of the 49 possible crossings only 26 were performed, from these only 11 were successful. The progenitors that produced abundant pollen were Caesar, Fianna and Orquesta. Flower and inflorescence variables were registered fruit characteristics as well. For result interpretation simple descriptive statistics were used in addition to bar graphs. The most effective crossing in terms of fruit setting was Atlantic x Caesar (55%). The crossing with the highest number of seed per fruit as Fianna x Caesar (173).

Key words: *Solanum tuberosum* L., flowering, mating systems.

Introducción

El éxito en un programa de mejoramiento de papa depende de la elección de progenitores, de la selección de sus cruzas y sus combinaciones. Sin embargo, el mejoramiento en papa ha sido difícil y laborioso, debido a la herencia tetrasómica y a la naturaleza heterocigótica de la especie (Gopal, 2015) ya que los efectos de dominancia y epistasia contribuyen considerablemente en el comportamiento del clon, y por esa razón, se sabe poco del valor de un progenitor o de una combinación específica hasta que es probada. El apareamiento entre progenitores tetraploides (4x x 4x) ha resultado ser la más apropiada y la más utilizada (Golmirzale y Mendoza, 1985; Mendoza, 1983) ya que genera homogeneidad en los clones producidos y son genéticamente iguales (Bethke y Jansky, 2021). El valor del progenitor se puede estimar mediante la prueba de progeñie, línea x probador (Plaisted *et al.*, 1962 y Gopal, 2008) que es un patrón muy similar al diseño II de Carolina del Norte de esta manera se pueden seleccionar los mejores progenitores. La flor de la papa tiene una inflorescencia cimosa con flores hermafroditas, de colores diversos y cinco estambres (Montaldo, 1984), que en el momento de la polinización y fecundación se presentan limitantes en la sincronización de la floración entre progenitores, a la posición de la inflorescencia (Almekinders y Wiersema, 1991) y al número de tallos por planta (Almekinders, 1991), así como la ausencia de floración y a la estructura de los órganos reproductores, si son fuertes o débiles, y si producen polen viable o no; todas estas características dependen del cultivar, de la longitud del día y de la temperatura (Gopal, 1994). El uso de

esquejes florales (Otazu y Amoros, 1991) ha resultado ser la técnica más eficiente para tener éxito en los cruzamientos y obtener mayor cantidad de frutos; la especie tiene un gineceo multiovular de 1000 a 2000 óvulos, de los cuales el 30 % al 40 % son fertilizados y producen semilla (Upadhya, Thaleur y Kadian, 1985).

La producción de semilla híbrida en papa constituye un elemento importante en el desarrollo del sistema de producción del cultivo ya que existen problemas de abastecimiento de semilla de buena calidad, que respondan a las condiciones ambientales heterogéneas que predominan en la región del Valles Altos, por lo que el objetivo del presente trabajo es obtener semilla híbrida a partir de progenitores tetraploides 4X x 4X mediante un diseño de apareamiento completo con siete progenitores de papa.

Hipótesis

Es posible obtener semilla híbrida de papa a partir de progenitores tetraploides.

Materiales y métodos

El presente trabajo se llevó a cabo en 2022 el invernadero 1 de la Facultad de Ciencias Agrícolas de la Universidad Autónoma del Estado de México. Se sembraron siete progenitores papa (Agatha, Atlantic, Caesar, Fianna, Mondial, Orquesta y Paula) en macetas de 20 cm de diámetro, el 4 de mayo y el 16 de junio. En la cada fecha se sembraron 20 tubérculos de cada variedad, en un sustrato de agrolita y tierra negra previa desinfección de los tubérculos con una solución de captan 20 gr x 20 lts⁻¹ de agua por 10 minutos. La fórmula de fertilización fue 189 N-200P-254K utilizando como fuentes NH₄SO₄ (sulfato de amonio) y KH₂PO₄ (fosfato monopotásico). Con la presencia y sincronización de

la floración se procedió al cruzamiento de acuerdo a un diseño de apareamiento completo con siete progenitores (p) de papa p^2 que es igual a 49 cruzas posibles. La polinización manual inicio con la colecta de polen usando un vibrador eléctrico, posteriormente se eligió al progenitor femenino en estado de botón floral y se procede a emascular e inmediatamente se polinizó. La cosecha de los frutos obtenidos se realizó 45 días después de la polinización manual. Las variables registradas fueron: número de inflorescencias por planta (NIP), flores por inflorescencia (NFI), fecha de inicio de la floración (FIF), Color de la flor (CF), cantidad de polen (CP), número de polinizaciones realizadas (NPR), número de frutos por cruza (NF), peso promedio del fruto (PPF), el diámetro promedio del fruto (DPF) y el número de semillas por fruto (NSF). Se utilizaron estadísticos simples y gráficas de barras.

Resultados

Características de la floración

De los siete progenitores de papa, Agatha no produjo flores en condiciones de invernadero, las seis variedades restantes si presentaron floración. En cuanto al número de inflorescencias por planta varió entre dos y cinco, siendo el promedio dos inflorescencias por planta, solamente el progenitor orquesta presentó un promedio de cinco inflorescencias por planta, en cuanto al número de flores por inflorescencia, las variedades Caesar (10), Fianna (8) y Paula (8), presentaron el mayor número de flores, estas dos características facilitan una mayor cantidad de cruzamientos, (Cuadros 1 y 2).

Cuadro 1. Características de la floración de siete progenitores de papa en 2022

Progenitor	TP	NIP	NFI	FIF	CF	CP	CV
Agatha	20	SF	SF	SF	SF	SF	SF
Atlantic	40	2	5	22/07/02	Bco-lila	Sin polen	Tardío
Caesar	40	2	10	20/06/22	Blanca	Abundante	Intermedio
Fianna	40	2	8	21/06/22	Blanca	Abundante	Intermedio
Mondial	40	3	3	16/06/22	Morada	Medio	Intermedio
Orquesta	30	5	4	20./06/22	Lila	Abundante	Intermedio
Paula	40	2	8	22/07/22	Blanca	Escaso	Tardío

Elaboración propia.

TP= total de plantas observadas; NIP = Número de inflorescencias por planta; NFI = Número de flores por inflorescencia; FIF = Fecha de inicio de floración; CF = color de la flor; CP = cantidad polen; CV = ciclo vegetativo, en variedades precoces la floración ocurre 30 días después de la siembra, en variedades intermedias entre los 35 y 45 días y en las tardías entre 50 y 60 días (Molina, Santos y Aguilar 2004).

Cuadro 2. Total de polinizaciones realizadas en 2022

	Agatha	Atlantic	Caesar	Fianna	Mondial	Orquesta	Paula
Agatha	SF	SF	SF	SF	SF	SF	SF
Atlantic	SF	SP	9	5	2	3	3
Caesar	SF	SP	33	45	23	31	16
Fianna	SF	SP	10	24	11	20	0
Mondial	SF	SP	6	4	5	6	0
Orquesta	SF	SP	14	23	15	17	5
Paula	SF	SP	5	7	0	0	6



Elaboración propia.

SF = sin flores; SP = sin polen; Total de cruzamientos = 26

Cruzamientos efectivos

Se realizaron 26 cruzas de un total de 49 cruzas posibles, aunque esto no se vio reflejado en el número de cruzas efectivas ya que de las 348 polinizaciones realizadas solamente 48 (13.79%) produjeron frutos (Cuadro 2). No se obtuvieron todos los cruzamientos porque Agatha no floreció y Paula floreció pero no presentó sincronía en la floración y produjo escaso polen. Los progenitores masculinos efectivos fueron Caesar y Fianna y los progenitores femeninos fueron Orquesta seguido de Mondial (Cuadro 3).

Cuadro 3. Total de frutos de cada crusa

		Agatha	Atlantic	Caesar	Fianna	Mondial	Orquesta	Paula
								
Agatha	*	*	*	*	*	*	*	*
Atlantic	*	*	5	*	*	*	*	*
Caesar	*	*	7	5	*	*	*	*
Fianna	*	*	2	4	*	*	*	*
Mondial	*	*	*	2	2	2	*	*
Orquesta	*	*	3	6	5	6	*	*
Paula	*	*	*	*	*	*	*	*

Elaboración propia

En el Cuadro 4 y Figuras 1, 2,3 y 4 muestran los frutos cosechados de las doce cruzas, y sus características cuantitativas, el número de frutos por crusa varió de 2 a 7; el diámetro del fruto varió entre 9.77 a 24.6 mm y el peso promedio del fruto varió entre 0.50 a 6.76 g y número de semillas por fruto de 13.50 a 147.

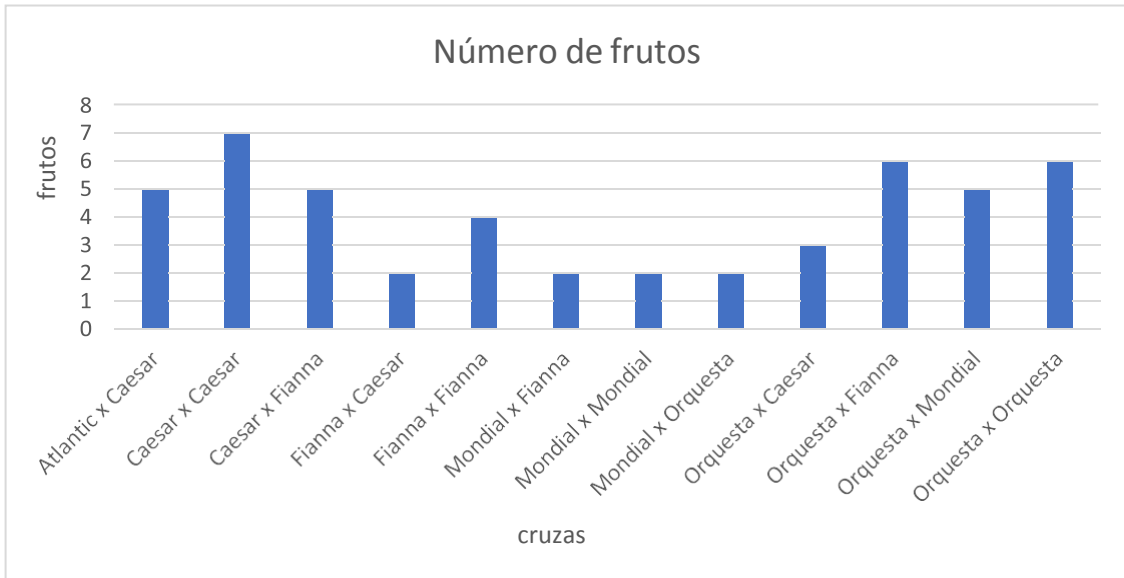
Cuadro 4. Información de las cruzas cosechadas

Cruza	NF	PPF (g)	DPF (mm)	NSF
Atlantic x Caesar	5	6.76	24.26	147.00
Caesar x Caesar	7	2.81	16.69	74.14
Caesar x Fianna	5	2.93	17.24	88.20
Fianna x Caesar	2	5.95	22.6	135.00
Fianna x Fianna	4	4.17	17.35	132.67
Mondial x Fianna	2	0.50	11.05	13.50
Mondial x Mondial	2	1.35	13.05	115.50
Mondial x Orquesta	2	1.02	11.25	86.00
Orquesta x Caesar	3	1.20	11.87	105.00
Orquesta x Fianna	6	1.06	11.42	37.40
Orquesta x Mondial	5	0.78	10.68	107.20
Orquesta x Orquesta	6	0.64	9.77	77.33

Elaboración propia.

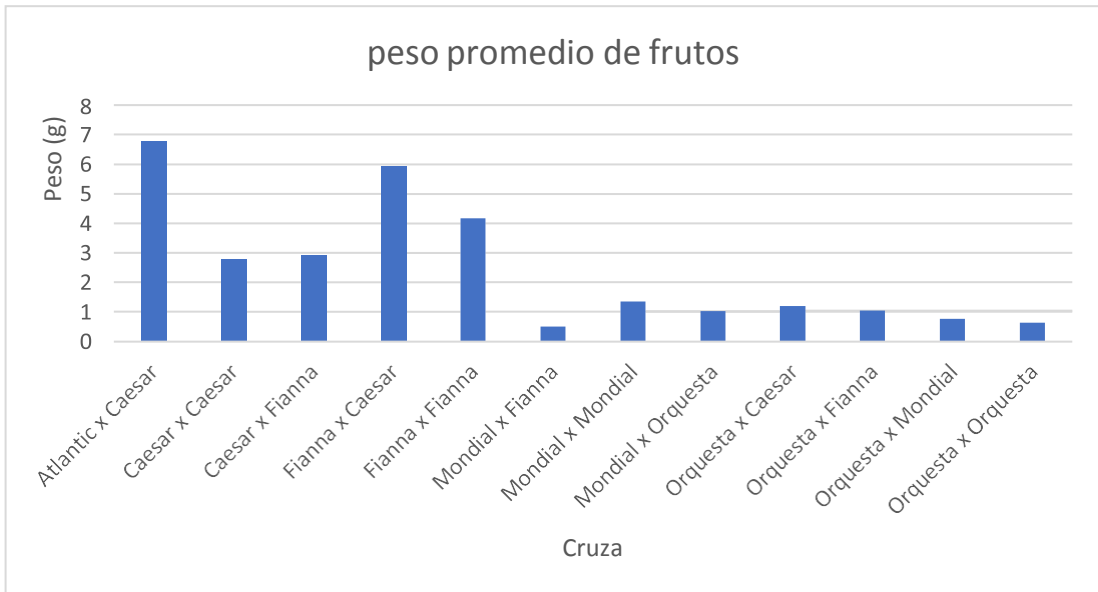
NF = número de frutos; PPF = peso promedio de frutos; DFP = diámetro promedio de frutos;

NSF = Número de semillas por fruto.



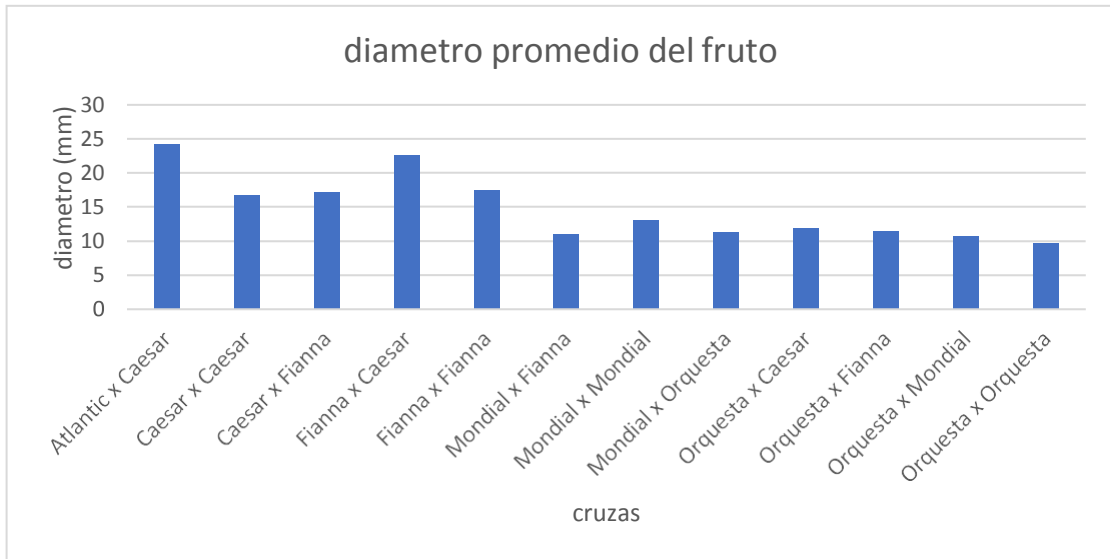
Elaboración propia

Figura 1. Número de frutos por crua



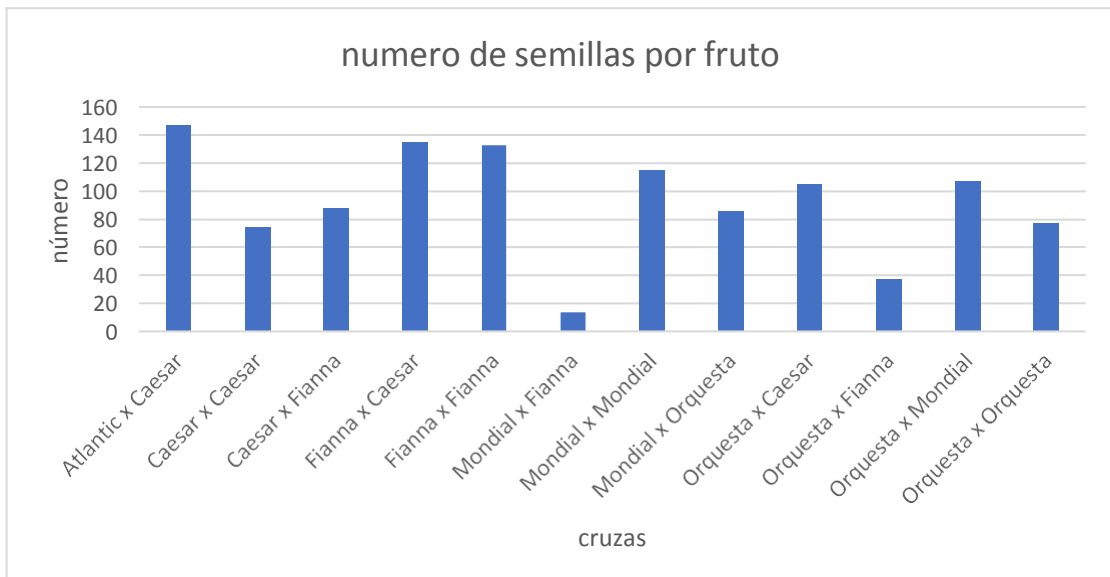
Elaboración propia

Figura 2. Peso promedio de frutos en las 12 cruza



Elaboración propia

Figura 3. Diámetro promedio del fruto en las 12 cruza



Elaboración propia.

Figura 4. Número de semillas promedio por fruto

Discusión

La efectividad de los cruzamientos a partir de un diseño de apareamiento completo es compleja ya que intervienen factores genéticos como ambientales

como es el cultivar, la longitud del día y la temperatura (Gopal, 1994). Obtener las 49 cruzas a partir de siete progenitores (p) de papa $p^2=7^2$, fue complicado por la sincronización de la floración de las cuales 21 son directas $[P(P-1)/2]$, 7 son autofecundaciones y 21 son retrocruzas $[P(P-1)/2]$, solo se realizaron el 53 % de las cruzas totales que correspondieron a 26 cruzas y solo 12 cruzas obtuvieron frutos de las cuales tres cruzas fueron directas (atlantic x caesar, caesar x fianna, mondial x orquesta), y cinco retrocruzas (fianna x caesar, mondial x fianna , orquesta x caesar, orquesta x fianna y orquesta x mondial) y cuatro autofecundaciones (Cuadros 3 y 4). La ausencia de floración en Agatha fue una limitante para el éxito de los cruzamientos; NIVAP (2007) menciona la escasa producción de flores de esta variedad. Por otro lado, la variedad Atlantic no produjo polen, esto contradice a lo reportado por Pérez *et al.* (2003) quienes mencionan que esta variedad si produce polen, pero poco. La abundancia de polen y flores en caesar, fianna y orquesta facilitó el mayor número de polinizaciones, lo que permitió una fecundación exitosa y mayor prendimiento de frutos; también influyó el número de inflorescencias por planta.

Los apareamientos pueden ser difíciles de lograr dada la esterilidad e incompatibilidad entre progenitores, (Bonnierbale *et al.*, 2020, Hanneman, 1999 y Tai, 1976), como es el caso de la variedad paula que floreció y presentó polen, pero no presento efectividad en los cruzamientos. La esterilidad masculina se menciona que puede estar controlada por un gen dominante, por genes recesivos o genes de interacción citoplasmática (Grun, y Albertin, 1976; Howard, 1970). Por su parte Gopal (1994) menciona que la mayor causa de esterilidad es la prematura abscisión de botones florales, así como la duración de la

floración de 1 a 10 semanas presenta una correlación positiva y altamente significativa ($r=0.09$) con el amarre de los frutos.

El mecanismo de incompatibilidad en papas detiene el crecimiento del tubo polínico en la porción superior del estilo, impidiendo la fertilización de los óvulos esto lo presentan las variedades tetraploides (Hanneman, 1999). Se obtuvieron cuatro autofecundaciones, a pesar de que el cultivo presenta depresión endogámica (Mendoza y Haynes, 1974; Gopal, 2015). El promedio de frutos por planta de las mejores cruzas fue de 5 a 7, estos resultados contrastan con los obtenidos por Upadhyaya *et al.* (1985) en donde menciona que de un 30 % al 40 % de los óvulos son fertilizados y producen semilla. El diámetro de fruto varió de 9.77 a 24.26, el número de semillas por fruto concuerda en parte con lo establecido por Anisimov *et al.* (2021) y Aksoy *et al.* (2021), que afirman que los frutos pueden contener de 150 a 300 semillas.

Conclusiones

Utilizar un diseño de apareamiento completo para obtener todas las combinaciones es difícil, en parte por la ausencia y sincronización de la floración, por el grado de incompatibilidad que exista entre los progenitores, por los factores ambientales de intensidad de la luz y la temperatura y por el número de progenitores que se utilicen. Los mejores progenitores femeninos fueron Orquesta, Mondial y Caesar y el mejor progenitor masculino fue Fianna, que produjeron las cruzas que presentaron mayor número de frutos y diámetro. Es importante mencionar que estos resultados preliminares nos indican que

debemos seleccionar progenitores con mayor cantidad de polen viable y una mayor sincronización de la floración entre progenitores.

Referencias

Almekinders, C. J. M., and Wiersema, S. G. (1991). Flowering and true seed production in potato (*Solanum tuberosum* L.) I. Effects of inflorescence position, nitrogen treatment and harvest date of berries. *Potato Research* 34:379-388.

Almekinders, C. J. M. (1991). Flowering and true seed production in potato (*Solanum tuberosum* L.) 2. Effects of stem density and pruning of lateral stems. *Potato Research*. 34:365-377.

Aksoy, E.; Demirel, U.; Bakhsh, A.; Zia, M.A. B.; Naeem, M.; Saeed, F.; Çalışkan, S. and Çalışkan, M. E. (2021). Recent advances in Potato (*Solanum tuberosum* L.) Breeding. In: Al-Khayri, J.M., Mohan J., S. and Johnsin, D.V. Ed. *Advances in plant breeding strategies: vegetable crops*. Volume 8: Bulbs, Roots and Tubers. (Pp. 409-488). Springer Nature Switzerland AG.

Anisimov, B.V.; Simakov, E.A.; Zhevora, S.V. and Zebrin, S.N. (2021). Production of first and subsequent field generations/classes of original, elite, and reproduction potato seed: Potato breeding using true (botanic) seeds. In: Zhevora, S.V. and Anisimov, B.V. eds. *Potato seed production*. Pp. 49-60. Springer Nature, Switzerland.

- Bethke, P. C. and Jansky, S.H. (2021). Genetic and Environmental Factors Contributing to Reproductive Success and Failure in Potato. *American Journal of Potato Research*. 98:24–41.
- Bonnierbale, M.W.; Amoros, W.R.; Salas, E. and De Jong, W. (2020). Potato breeding, In: Campos, H., Ortiz. O. (eds.). *The potato crop*. (pp. 163-217). Switzerland: Springer.
- Gopal, J. (1994). Flowering behavior, male sterility and berry setting in tetraploid *Solanum tuberosum* germplasm. *Euphytica* 72:133-142.
- Gopal, J.; Kumar, V. and Luthra, S. K. (2008). Top-cross vs. poly-cross as alternative to test-cross for estimating the general combining ability in potato. *Plant Breeding* 127: 441-445.
- Gopal, J. (2015). Challenges and way-forward in selection of superior parents, crosses and clones in potato breeding. *Potato Res*, 58:165-188.
- Golmirzaie, A. M. and Mendoza, H. A. (1985). Identification of parental lines for development of TPS population. *American Potato Journal*, 62: 427- 428.
- Grun, P. and Albertin, M.(1966).The inheritance and expression incompatibility in *Solanum*. *Heredity*, 21:131-138.
- Hanneman Jr., R. E. (1999). The reproductive biology of the potato and its implication for breeding. *Potato Research*, 42: 283- 312.
- Howard, H. W. (1970). Genetics of the Potato *Solanum tuberosum* L., 125 p. London, Logos Press.

- Mendoza, H.A. and Haynes, F.L. (1974). Genetic basis of heterosis in the autotetraploid potato. *Theoretical and Applied Genetics*. 45:21-25.
- Mendoza, H. A. (1983). Selection of uniform progenies to use TPS in commercial potato production, In: Report 16 of Planning Conference on Present and Future Strategies for Potato Breeding and Improvement. pp:87-97. Lima, Peru, International Potato Center (CIP).
- Molina, J. de D.; Santos, B.M. y Aguilar, B. L. (2004). Guía MIP en el cultivo de la papa. Instituto Nicaragüense de Tecnología Agropecuaria. 7p.
- Montaldo, A. (1994). Cultivo y mejoramiento de la papa. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San José. Costa Rica. 628 p.
- NIVAP (Nederlands Instituut voor Afzetvebordering van Potaardappelen – Netherlands Potato Consultative Foundation). (2007). Netherlands catalogue of potato varieties. 287 pp.
- Otazu, V. and W. Amoros. (1991). Potato Berry blackening and premature drop due to boron deficiency. *Am. Potato J.* 68:849-856.
- Pérez, L.D.J.; Rivera, P.A.; Sahagún C.J.; González, H.A.; Landeros, F.V.; Serrato, C.R.; Florentino, V. H.; Ortiz, A. M. (2003). *Ciencias Agrícolas Informa*. Facultad de Ciencias Agrícolas de la UAEM. (14): 23-28.
- Plaisted, R. L.; Sanford, L.; Federer, W.T.; Kehr, A.E.(1962). Specific and general combining ability for yield in potatoes. *American Potato Journal*, 39:185-197.

Tai, G.C.C. (1976). Estimation of general and specific combining abilities in potato. *Canadian Journal of Genetic Cytology*, 18: 463- 470.

Upadhya, M. D.; Thakur, K.C. and Kadian, M.S. (1985). Influence of genotype and Environment on true potato seed (TPS) quality parameters CIP. Lima, Peru.

CONCLUSIONES GENERALES

El conocimiento de los diseños genéticos nos permite identificar el tipo de acción génica que presenta una población para ser usados como progenitores en un programa de mejoramiento genético y para hacer predicciones sobre el comportamiento de las cruzas tanto muestreadas como no muestreadas. Se compararon las cuatro metodologías de Griffing con relación a las de Hayman y Jinks y Gardner y Eberhart y se describió los ocho modelos matemáticos que Griffing discutió además, se sugiere algunos softwares para su análisis genético-estadístico y se describió teóricamente la estimación de los parámetros genéticos en papa

La obtención de las cruzas 4X x 4X a partir de del uso de un diseño dialélico solo 26 cruzas se realizaron de las cuales solo 12 fueron exitosas. La crusa efectiva de prendimiento fue Atlantic x Cesar (55%) y la de mayor cantidad de semillas por fruto fue Fianna x Cesar (173). Las 12 cruzas obtenidas se evaluaron en condiciones de invernadero en mayo de 2023, los resultados de esta parte del trabajo serán publicados en una revista científica.

VI. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Alonso, F. (1996). El cultivo de la papa. Ediciones Mundi Prensa. Pp:211
- Awata, L. A.O; Tongona, P.; Danquah, E.; Efié, B. E. & Marchelo-Dragga, P. W. (2018) Common mating designs in agricultural research and their reliability in estimation of genetic parameters. IOSER. J. Agric. Ver. Sci. 11(7):16-36.
- Bonnierbale, M.; Amoros, W.R.; Espiniza, E.; Mihovilovich, E.; Roca, W. y Gómez, R. (2004). Recursos genéticos de papa: don del pasado, legado para el futuro, en Suplemento Revista Latinoamericana de la papa. Vol. I, pp. 1-13.
- Bonnierbale, M.; Amoros, W.R.; Salas, E. & de Jong, W. (2020). Chapter 6 Potato Breeding. In: Campos, H. & Ortiz, O. (Eds.). The Potato Crop. Its Agricultural, Nutritional and Social Contribution to Humankind. Springer, Switzerland. (eBook). pp. 164-217. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-28683-5>.
- Bradshaw, J. E.; Stewart, H.E.; Wastie, R.L.; Dale, M.F.B. & Phillips. M.S. (1995). Use of seedling progeny tests for genetical studies as part of a potato (*Solanum tuberosum* subsp, *tuberosum*) breeding programme. *Theor. Appl. Genet.* 90: 899-905.
- Bradshaw, J.E.; Wastie, R.L. & Stewart, H.E. (1996). Assessing general combining ability for gangrene resistance by means of a glasshouse seedling test. *Potato research.* 39:179-183.
- Bradshaw, J.E. (2021). Chapter 1: Domestication to Twenty-First-Century Potato Cultivars In: *Potato Breeding: Theory and Practice* (eBook) pp.3-51. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-64414-7>.

- Bradshaw, J.E. (2022). A Brief History of the Impact of Potato Genetics on the Breeding of Tetraploid Potato Cultivars for Tuber Propagation. *Potato Research* 65:461–501.
- Brown, C.R. (1993) Outcrossing rate in cultivated autotetraploid potato. *Am. Potato J.* 70:725–734.
- Cadman, C.H. (1942) Autotetraploid inheritance in the potato: some new evidence. *J. Genet.* 44:33–52.
- Campos, H. and Ortiz, O. (2020). *The Potato Crop. Its Agricultural, Nutritional and Social Contribution to Humankind*. Springer, Switzerland. (eBook). 524 pp. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-28683-5>.
- Comstock, R.E. & Robinson, H.F. (1952) Estimation of average dominance of genes. In: Gowen, J.W. (ed) *Heterosis*. Iowa State College Press, Ames, Iowa, pp 494–516.
- Devaux, A.; Goffart, J.P.; Petsakos, A.; Kromann, P.; Gatto, M.; Okello, J.; Suarez, V. & Hareau, G. (2020). Global Food Security, Contributions from Sustainable Potato Agri-Food Systems. In: Campos, H. & Ortiz, O. (Eds.) *The Potato Crop. Its Agricultural, Nutritional and Social Contribution to Humankind*. Springer, Switzerland. (eBook). Pp.3-35. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-28683-5>.
- Darabad, G.R.; Hassandokht, M.R., Hassanpanah, D. & Mousavi, Amir. (2020). Diallel cross in potato cultivars (*Solanum tuberosum* L.) and evaluation of their progenies under deficit water stress. *Acta agrobotanica*.73(2):1-9. Article ID: 7325. DOI: 10.5586/aa.7325

- Dehdar, B.; Amiri, S.; Panahi, B. & Mohammadi, R. (2020). Combining ability analysis of tuber yield and related traits in potatoes. *Genetika* 52(1): 215-228.
- Dodds, K.S. (1965) The history and relationships of cultivated potatoes. In: Hutchinson, J.B. (ed.) Essays in crop plant evolution. Cambridge University Press, Cambridge, pp 123–141.
- Fasahat, P.; Rajabi, A., Rad, J. M. & Derera, J. (2016). Principles and utilization of combining ability in plant breeding. *Biom. Bio. Inter. J.* 4 (1):1-22.
- Friedman, M. & Levin, C.E. (2016) Glycoalkaloids and calystegine alkaloids in potatoes. In: Singh, J. & Kaur, L. (eds.) Advances in potato chemistry and technology, 2nd edn. Elsevier, Amsterdam, pp 167–194.
- Glendinning, D.R. (1976) Neo-Tuberosum: new potato breeding material. 4. The breeding system of Neo-Tuberosum, and the structure and composition of the Neo-Tuberosum gene pool. *Potato Res.* 19:27–36.
- Griffing, B. (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9:463–493.
- Hallauer, A. R. & Miranda, F. J. B. (1981). Quantitative Genetics in Maize Breeding. First Edition. Iowa State University Press, Ames, Iowa. 468 p.
- Hawkes, J.G. (1990) The potato: evolution, biodiversity & genetic resources. Belhaven Press, London.

- Hawkes, J.G. (1992). The Potato: Evolution, Biodiversity and Genetic Resources. Ed. Harris, Paul M. *The Potato Crop || History of the potato*. 10.1007/978-94-011-2340-2(Chapter 1), 1–12. doi:10.1007/978-94-011-2340-2_1.
- Hayman, B.I. (1954) The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39:789–809.
- Jinks, J. L. 1954. The analysis of continuous variation in a diallel cross in nicotiana rustic varieties. *Genetics*. 39(1):767-788.
- Li, J.H. (1983). Prospects for the use of true seed to growth potato. In: International Potato Center. Decennial Anniversary. Research for the potato in the year 2000. International Potato Center, Lima, Peru. pp. 17-18.
- Lunden, A.P. (1937) Arvelighetsundersokelser i potet. (Inheritance studies in the potato.). *Meldinger fra Norges Landbrukshøishkole* 17:1–156.
- Manivel, P.; Pandey, S.K.; Singh, S.V. & Kumar, D. (2010). Heterosis and combining ability for tuber dry matter and yield in potato (*Solanum tuberosum* L.) over two clonal generations under short-day sub-tropic conditions. *Electronic Journal of Plant Breeding*, 1(3): 287-296.
- Manuel, G.; Diaz, L.; Quispe, K. & Bonnierbale, M. (2019). Parental Value for tuber yield in potato under high temperature environments in climate change conditions. *Open agriculture* 4:630-640. DOI: 10.1515/opag-2019-0060.
- Mendoza, H.A. (1985). Selection of uniform progenies to use TPS in commercial potato production. In: Report of planning conference on

innovative methods for propagating potatoes. 10-14 december, Lima, Peru. International Potato Center.

Milbourne, D.; Pande, B. & Bryan, G.J. (2007). Potato. In: Kole, C. (ed.) Pulses, Sugar and Tuber Crops. Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants, vol 3. Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-34516-9_12.

Montaldo, A. (1984). Cultivo y mejoramiento de la papa. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San José. Costa Rica. Pp, 1-62.

Muhinyuza, J.B.; Shimelis, H.; Melis, R.; Sibiyi, J. & Nzaramba, M.N. (2016). Combining ability analysis of yield and late blight [*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary] resistance of potato germplasm in Rwanda. Australian Journal of Crop Science.10(6):799-807.

NIVAP (Nederlands Instituut voor Afzetvebordering van Potaardappelen – Netherlands Potato Consultative Foundation). (2007). Netherlands catalogue of potato varieties. 287 pp.

Nduwumuremyi, A.; Tongoona, P. & Habimana, S. (2013). Mating designs: helpful tool for quantitative plant breeding analysis. J. Plant Breed. Genet. 01(03):117-129.

Olmo, B.A. (2021). Estadísticas de producción de papa en México. En: Blog Agricultura. Consultado en línea: <https://blogagricultura.com/estadisticas-papa-mexico/>.

Pallais, N. (1994). Semilla sexual, una perspectiva general. CIP circular vol. 20, núm. 1, pp.11-12

Pérez, L.D.J y González, H., A. (2001). Obtención y producción de semilla verdadera (TPS) de papa (*Solanum tuberosum* L.). Ed. Cigome, México. 66 pp.

Pérez, L.D.J, González, H.A., Franco, M.O., Balbuena, M. A., y Gutiérrez, R.F. (2013). Producción de papa: cultivo y mejoramiento. Ed. Cigome, México. 289 pp.

Potato Council. (2008). Manual de variedades de patatas británicas. Base de datos de variedades de patatas británicas. 255 pp.

SADER (Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural). (2020). La papa como alimento básico. Blog. Gobierno de México. Consultado en línea en: <https://www.gob.mx/agricultura/articulos/la-papa-como-alimento-basico?idiom=es#:~:text=La%20producci%C3%B3n%20de%20papa%2C%20en,mil%20436%20millones%2>.

Scurrah, M.; Celis-Gamboa, C.; Chumbiauca, S.; Salas, A. & Visser, R.G.F. (2008) Hybridization between wild and cultivated potato species in the Peruvian Andes and biosafety implications for deployment of GM potatoes. *Euphytica* 164:881–892.

Simmonds, N.W. (1995) Potatoes. In: Smartt, J. & Simmonds, N.W. (eds.) *Evolution of crop plants*, 2nd edn. Longman Scientific & Technical, Harlow, pp 466–471.

- Spooner, D.M.; Ghislani, M.; Simon, R.; Janky, S.H. & Gavrilenko, T. (2014). Systematics, Diversity, Genetics, and Evolution of Wild and Cultivated Potatoes. *Bot. Rev.* 80:283–383 DOI 10.1007/s12229-014-9146-y.
- Sprague, G. F. & Tatum, L.A. (1942). General *versus* specific combining ability in single crosses of corn. *J. Am. Soc. Agron.* 34 (10): 923-832.
- Upadhya, M. D.; Thakur, K.C. and Kadian, M.S. (1985). Influence of genotype and Environment on true potato seed (TPS) quality parameters CIP. Lima, Peru.
- Weintraub, B. (2019) Redcliffe Nathan Salaman (1874–1955) and the first potato plant with “genuine resistance” to late blight. *The Israel Chemist and Chemical Engineer* 5:28–34.
- Wilson, A. (1993) The story of the potato through illustrated varieties. Balding and Mansell, Cambridgeshire, 120p.