

PN-ABE -371

RESEARCH GUIDE
GUIA DE INVESTIGACION
GUIDE DE RECHERCHE

4112

CIP

Guía de Investigación CIP 22

**MEJORAMIENTO DE PAPA EN EL CIP
POR ADAPTACION A
CLIMAS CALIDOS TROPICALES**

1988

Ricardo Wissar, Rodomiro Ortiz



INTERNATIONAL POTATO CENTER (CIP)
CENTRO INTERNACIONAL DE LA PAPA (CIP)
CENTRE INTERNATIONAL DE LA POMME DE TERRE (CIP)

Guía de Investigación CIP 22

MEJORAMIENTO DE PAPA EN EL CIP

POR ADAPTACION A CLIMAS CALIDOS TROPICALES

1988

Ricardo Wissar, Rodomiro Ortiz

CIP
Apartado 5969
Lima, Perú

Ubicación:
Av. La Universidad s/n
La Molina - Lima

Tel. 366920
Télex 25672 PE
Cable CIPAPA, Lima

Guías de Investigación CIP (CRGs)

Las Guías de Investigación CIP (CRGs) describen tecnologías que han sido desarrolladas y utilizadas por el CIP y los Programas Nacionales de Papa. Los CRGs fueron producidos para promover el intercambio de información entre científicos y son actualizados regularmente para asegurar que describan los avances más recientes.

Ricardo Wissar, Rodomiro Ortiz. 1988. Mejoramiento de papa en el CIP por adaptación a climas cálidos tropicales. Guía de Investigación CIP 22. Centro Internacional de la Papa, Lima, Perú. 51 pp.

**MEJORAMIENTO DE PAPA EN EL CIP
POR ADAPTACION A
CLIMAS CALIDOS TROPICALES**

- 1 Introducción
- 2 Factores bióticos y abióticos que afectan el rendimiento
- 2.1 Factores abióticos
- 2.2 Plagas y enfermedades del cultivo
- 3 Estrategia del mejoramiento para climas cálidos tropicales
- 4 Fuentes de germoplasma utilizadas en el mejoramiento
- 5 Resultados experimentales
- 5.1 Identificación del germoplasma deseable
- 5.2 Niveles de heterocigosidad y adaptación
- 5.3 Método de selección
- 5.3.1 Estimación de parámetros genéticos
- 5.3.2 Herencia de la precocidad
- 5.3.3 Selección recurrente con pruebas de progenie
- 5.4 Mejoramiento por resistencia a enfermedades
- 5.4.1 Mejoramiento por resistencia a virus
- 5.4.2 Mejoramiento por resistencia a marchitez bacteriana
- 5.4.3 Mejoramiento por resistencia a otras enfermedades
- 5.5 Mejoramiento para producción comercial de papa a partir de semilla
- 5.6 Cultivares tolerantes al calor nominados como variedades en diferentes países
- 6 Distribución de germoplasma por parte del CIP
- 7 Bibliografía

1 INTRODUCCION

Desde su creación, el CIP ha reconocido el potencial de las áreas de clima cálido para iniciar o incrementar en ellas el cultivo de la papa -- uno de los alimentos más nutritivos para el consumo humano. La producción de proteínas por unidad de área y tiempo en papa es superior a otras plantas cultivadas, así como en la producción de energía. La proteína de la papa tiene un alto valor biológico solamente comparable al de la caseína de la leche. Además presenta un buen balance de aminoácidos, siendo relativamente rica en lisina y triptófano, aunque pobre en metionina. Es también una fuente de ácido ascórbico, tiamina, niacina, piridoxina y sus derivados: vitaminas del grupo B6 y riboflavina.

En el CIP, el objetivo del programa de mejoramiento de papa para climas cálidos tropicales está orientado a desarrollar material genético adaptado a esos ambientes. Los genotipos adaptados deberán tuberizar bajo condiciones de día corto, alta temperatura diurna y nocturna, crecer rápidamente y mantener actividad fotosintética para producir rendimientos aceptables a los 70 u 80 días después de la siembra. Para ello es igualmente necesario que tengan resistencia a los diversos factores bióticos y abióticos que limitan la producción de papa en esas zonas.

La parte de la zona tórrida con climas cálidos comprendidas entre las latitudes 15° S y 15° N constituyen la zona tropical húmeda que tiene las siguientes características ecológicas (Mendoza y Estrada, 1977):

- Longitud de día corto con poca variación durante el año: (12-13 horas-día de luz).
- Alta intensidad luminosa (8000-9000 bujías/pie).
- Temperatura mínima absoluta en el intervalo de 20-22 °C.
- Temperatura máxima absoluta en el intervalo de 35-40 °C.
- Temperatura media de 25 °C o más.
- Alta precipitación que va de 2000 a 4000 mm en sus dos estaciones: seca y húmeda.
- Suelos mayormente con pH ácido y en algunos casos con altos niveles de aluminio, creando problemas de toxicidad.
- Enfermedades fungosas, bacterianas así como la infestación por nematodos e insectos más severas que en las áreas donde se cultiva papa tradicionalmente.

Debido a factores ambientales, el número de cultivos alimenticios utilizados comercialmente en esta zona es relativamente limitado siendo los más importantes el arroz, la yuca, la batata o camote, el plátano, el ñame, el taro, algunos frijoles y el maíz. Algunos de estos cultivos son principalmente productores de energía y su contenido de proteínas es bajo.

La papa ocupa un lugar destacado en las áreas de clima tropical como un complemento de los cultivos tradicionales, gracias a su alta capacidad de rendimiento por unidad de área, su corto período vegetativo, a su valor nutritivo y a su gran versatilidad para ser integrada dentro de los sistemas de cultivo. La papa es actualmente cultivada en algunas localidades de climas cálidos, pero tiene un precio relativamente alto para el consumidor debido a muchas limitaciones bióticas y abióticas que condicionan su producción. Por ello su consumo es privilegio de personas de alto poder

adquisitivo en contraste con países del norte donde su precio es reducido, el consumo per capita es alto y, además, un porcentaje importante de la producción se destina a la alimentación animal.

2 FACTORES BIOTICOS Y ABIOTICOS QUE AFECTAN EL RENDIMIENTO

2.1 Factores Abióticos

Influencia del ambiente sobre el crecimiento y el desarrollo.

La longitud del ciclo de crecimiento del cultivo de papa depende de: tiempo entre la siembra y el inicio de la tuberización (precocidad de tuberización), rapidez inicial de la tuberización y pendiente de la curva de tuberización durante la época del llenado de los tubérculos (Mendoza y Estrada, 1979). Estas condiciones no están necesariamente correlacionadas con la maduración del follaje.

Este patrón de crecimiento y desarrollo es fuertemente afectado por el ambiente: la longitud del día, la temperatura y su interacción son los factores más importantes, pues pueden modificar la longitud del ciclo de crecimiento por efecto directo sobre los puntos mencionados anteriormente.

Madec y Perennec (1959) y Bodlaender (1963) sostienen que el efecto del fotoperíodo sobre el crecimiento vegetativo se manifiesta cuando con días largos -- 16 horas o más de luz -- se incrementa el peso del follaje, aumenta la elongación de los tallos, se favorece la formación de flores y crecen numerosos estolones. En cambio, con días cortos -- 12 horas o menos de luz -- sucede lo opuesto, y el comienzo de la tuberización y el período vegetativo ocurren más tempranamente. El comienzo de la tuberización y la maduración de la planta son más precoces bajo condiciones de días cortos, especialmente en *S. tuberosum*. Los genotipos de papa tienen una reacción a la longitud crítica del día para el inicio de la tuberización. Mendoza y Haynes (1976), al estudiar la tuberización de tres grupos taxonómicos: *S. phureja*, *S. andigena* y *S. tuberosum*, encontraron una gran variabilidad para

esta característica, pues en un clon de S. phureja, la longitud crítica del día fue de menos de 11 horas y en el clon Katahdin del grupo S. tuberosum fue de 17 horas.

El efecto de la temperatura sobre el crecimiento y desarrollo de la papa ha sido estudiado por varios autores. Went (1957, 1959) señaló que las temperaturas nocturnas son muy importantes en el control de la tuberización. Gregory (1956) estudió la interacción entre la longitud del día y las temperaturas diurnas y nocturnas y encontró que bajo días cortos y altas temperaturas nocturnas (26 °C) el rendimiento de tubérculos fue muy pobre, mientras que bajo condiciones de fotoperíodo largo y con alta temperatura nocturna (23 °C o 26 °C) no hubo formación de tubérculos. Bodlaender (1960), al estudiar los efectos de la temperatura diurna, observó que el crecimiento de la parte aérea fue más importante que el desarrollo de la parte subterránea de la planta a altas temperaturas durante la noche, mientras que a bajas temperaturas ocurría lo contrario.

Bodlaender (1963) encontró que las variedades más precoces tienen tolerancia a las temperaturas altas al estudiar la influencia de la temperatura sobre el rendimiento de tubérculos y la formación de segundos crecimientos, sugiriendo que así como las variedades tienen una longitud crítica del día, debe existir también una temperatura crítica más allá de la cual la tuberización es mínima. Las variedades precoces tienen una alta longitud crítica del día y una temperatura crítica mayor que las variedades tardías. Moreno (1970) señala que bajo condiciones de día corto (10 horas) el efecto de la temperatura es relativamente leve sobre el rendimiento de tubérculos y la eficiencia de la tuberización. Cuando la longitud del día se incrementó hasta 14 horas, independientemente de la temperatura, hubo una marcada reducción en el rendimiento de tubérculos y en la eficiencia de tuberización. Además, las condiciones para tuberización fueron menos favorables con longitud del día de 14 horas, temperatura nocturna de 24 °C, pues se

obtuvieron bajos rendimientos y poca eficiencia de tuberización. Estas últimas condiciones pueden ser comparables con las condiciones en zonas tropicales bajas.

La tolerancia al calor sería, pues, la habilidad del genotipo de papa para iniciar la tuberización y continuar movilizand o materia seca hacia los tubérculos bajo condiciones de alta temperatura en las cuales son esenciales un follaje adecuado y la habilidad para movilizar sustancias de reserva hacia los tubérculos.

Madec (1963) encontró que inyectándoles la savia de hojas y tallos inducidos para tuberización a nueve plantas no inducidas, cinco de los esquejes tratados tuberizaron y otros cuatro mostraban protuberancias en las yemas axilares, mientras que no tuberizó el testigo que fue inyectado con igual cantidad de savia de plantas no inducidas. Al inyectar en una segunda oportunidad con los mismos tratamientos, todos los esquejes tratados con savia de hojas y tallos inducidos tuberizaron una semana más tarde, mientras el testigo tuberizó un mes más tarde. Estas observaciones parecen confirmar la existencia de sustancias para la inducción de la tuberización en la savia de las plantas inducidas.

2.2 Plagas y enfermedades del cultivo

Entre los principales factores bióticos que afectan el cultivo de papa se encuentran diversas plagas y enfermedades: 23 virus, 38 hongos, 6 bacterias, 2 micoplasmas, 1 viroide, 68 especies de nematodos y 128 insectos. Entre los más importantes por su poder destructivo y distribución alrededor del mundo se encuentran el tizón tardío (Phytophthora infestans), el virus del enrollamiento (PLRV) y el virus Y (PVY).

En las zonas de climas cálidos tropicales son importantes la marchitez bacteriana (Pseudomona solanacearum), la pierna negra (Erwinia spp.), el nematodo del nódulo de la raíz (Meloidogyne spp.) el nematodo dorado (Globodera rostochiensis), la polilla de la papa (Phthorimaea operculella) y otras especies relacionadas de la familia Gelechiidae. Igualmente, pueden tener un efecto devastador en el cultivo en determinadas áreas geográficas, enfermedades como el tizón temprano (Alternaria solani), la muerte regresiva (Chaonephora cucurbitatae), la fusariosis (Fusarium spp.) y la pudrición carbonosa (Macrophomina phaseoli) (Mendoza, 1985).

3 ESTRATEGIA DE MEJORAMIENTO PARA CLIMAS CALIDOS TROPICALES

El programa de mejoramiento en el Centro Internacional de la Papa aprovecha al máximo los recursos genéticos constituidos por los cultivares y líneas de mejoramiento comerciales, así como las especies primitivas cultivadas y las especies silvestres que poseen atributos de resistencia o tolerancia a factores bióticos y abióticos, con el objetivo de producir poblaciones de papa adaptadas a las condiciones del cultivo en climas cálidos, de las cuales los programas nacionales puedan seleccionar cultivares potencialmente superiores.

La estrategia de mejoramiento de poblaciones ha sido desarrollada sobre el concepto de que el valor comercial de un clon (X) puede ser expresado como una función de:

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

donde A, Y y R son respectivamente efectos de los grupos de genes para adaptación, rendimiento per se, y resistencia a enfermedades y plagas (Mendoza, 1979).

Para alcanzar los objetivos de mejoramiento propuestos, el CIP utiliza la SELECCION RECURRENTE CON PRUEBA DE PROGENIES, método éste de mejoramiento cíclico que combina el trabajo de evaluación de resistencia a diversas plagas y enfermedades y a factores abióticos en el estado de plántulas, con la evaluación de rendimiento, características agronómicas deseables y estabilidad de los materiales seleccionados. La selección recurrente con prueba de progenie permite conservar la amplia diversidad genética, incrementar la frecuencia de genes que controlan los atributos deseables como adaptación, resistencia y rendimiento per se, y estimular la recombinación de atributos deseables dentro de los mismos genotipos y poblaciones.

Los principales atributos por los cuales se efectúa la selección en papa para desarrollar poblaciones adaptadas a climas cálidos son, de acuerdo a Mendoza (1979):

- Precocidad: cosecha a los 60 - 75 días de periodo vegetativo.
- Alto rendimiento: considerando el rendimiento per se y su estabilidad.
- Resistencia a plagas y enfermedades como marchitez bacteriana, nematodo del nódulo, PVY, PVX, PLRV y polilla de la papa, no siendo tan importante la resistencia para tizón tardío por las altas temperaturas en los climas cálidos.
- Calidad aceptable de tubérculos, especialmente en cuanto al contenido de materia seca, que disminuye con el exceso de calor y humedad.

4 FUENTES DE GERMOPLASMA UTILIZADAS EN EL MEJORAMIENTO

En el trabajo de adaptación a climas cálidos el CIP ha venido utilizando diversas fuentes de germoplasma como S. tuberosum, S. phureja, S. stenotomum, S. andigena (neotuberosum) así como otras especies silvestres tales como S. sparsipilum, S. chacoense, S. bulbocastanum y S. berthaultii. (Mendoza y Sawyer, 1984).

El germoplasma de S. tuberosum se caracteriza por tuberizar y producir altos rendimientos bajo condiciones de días largos. Además, resiste altas temperaturas durante su crecimiento, por tener un período vegetativo de 100 días y tiene resistencia moderada a plagas y enfermedades como el tizón tardío, la sarna (Streptomyces scabies), el nematodo dorado, los virus A, X, y Y, e inmunidad a verruga (Synchytrium endobioticum).

Asimismo, exhibe patrones definidos en color y forma de tubérculos, profundidad de ojos y calidad acordes con las preferencias del consumidor y las exigencias de la industria.

El germoplasma de neotuberosum fue desarrollado a partir de una población de clones de la subespecie andigenum seleccionada por tolerancia a días largos y altas temperaturas. Sus características más resaltantes son la gran variabilidad para rendimiento, la longitud del ciclo vegetativo para su crecimiento y buenas características de tubérculo y calidad. Algunos clones tienen resistencia horizontal al tizón tardío, inmunidad para PVX/-PVY y resistencia a áfidos y cigarritas.

El germoplasma de S. phureja, S. stenotomum, pertenece a las papas cultivadas diploides y presenta atributos como buena capacidad para rendimiento en climas tropicales altos y baja en los climas cálidos, un alto contenido de materia seca (superior al 33 %), resistencia al tizón tardío, al tizón temprano, a la marchitez bacteriana, al PVY y al nematodo de nódulo de la raíz. Un porcentaje de esta población presenta producción de polen $2n$ lo que permite la introducción directa de este germoplasma a nivel tetraploide mediante la poliploidización sexual.

Con estos materiales de base genética altamente heterocigótica y heterogénea se generó la población inicial de mejoramiento en el CIP, con genes de adaptación, rendimiento per se y resistencia a plagas y enfermedades.

5 RESULTADOS EXPERIMENTALES

El primer paso en la adaptación de la papa a los climas cálidos y húmedos empezó con la identificación del germoplasma deseable.

Se hizo necesario agrupar germoplasma, de diversos orígenes dentro de una misma población para obtener así una base genética amplia en la cual se pudieron estimar parámetros genéticos para varios caracteres y con esta información determinar el método de selección adecuado. Se eligió la Selección Recurrente con Prueba de Progenies debido a que la heredabilidad para ciertos caracteres era baja. Aplicando este método de selección se ha incrementado la frecuencia de genes que controlan cada uno de los atributos deseables y ha podido seleccionar cultivares potenciales en diversos países donde trabaja el CIP.

5.1 Identificación de germoplasma deseables.

El esfuerzo inicial del programa de mejoramiento en el CIP estuvo dirigido a evaluar para adaptación al calor una población de 6000 variedades comerciales y líneas de mejoramiento de un origen genético diverso, resultando finalmente seleccionados 13 clones de *S. tuberosum* que fueron comparadas con cuatro variedades comerciales peruanas bajo condiciones de climas cálido (Tabla 1). Se encontró gran variabilidad para rendimiento en tubérculos, siendo bajo el rendimiento de las variedades peruanas (tbr x adg) ya que éstas fueron seleccionadas para condiciones de la región andina donde las temperaturas fluctúan de 10 a 15 °C. El comportamiento de los clones seleccionados (tbr x tbr) fue completamente variable. Todos estos materiales están relativamente adaptados a condiciones de día largo, por lo que en condiciones de día corto el inicio de la tuberización fue precoz y el engrosamiento de los tubérculos fue rápido.

El grupo de híbridos (tbr x phu) x tbr mostraron un buen rendimiento y una tendencia a producir tubérculos grandes sin segundo crecimiento. Los clones de este grupo mostraron síntomas de senescencia a los 70 días después de sembrados, indicando así un inicio temprano de la tuberización y un período rápido de engrosamiento.

Estos resultados permitieron suponer que las variedades precoces se caracterizan por una longitud crítica del día, así como por una temperatura crítica por encima de la cual la tuberización podría ser limitada. De esta manera los híbridos DTO y la variedad Arran Pilot debieron tener los valores más altos de temperatura crítica, mientras que para las variedades peruanas la temperatura ambiental estuvo por encima del valor crítico para estos genotipos que tuvieron un rendimiento pobre.

Tabla 1: Rendimiento promedio t/ha de clones probados en dos lugares tropicales en Perú durante el verano de 1975. (Mendoza y Estrada, 1979).

Clon	Grupo de germoplasma	Orden de mérito en rendimiento			
		San Ramón		La Molina	
DTO-2	(tbr x phu) x tbr	1	36,3	4	23,4
Arran Pilot	tbr x tbr	2	29,0	2	29,7
DTO-33	(tbr x phu) x tbr	3	27,7	10	17,1
DTO-28	(tbr x phu) x tbr	4	27,3	1	30,3
Ona	tbr x tbr	5	26,4	8	19,8
Patrones	tbr x tbr	6	26,0	3	24,4
Pentland Dell	tbr x tbr	7	23,4	11	16,1
Snow Flake	tbr x tbr	8	22,7	14	12,8
Maris Peer	tbr x tbr	9	20,4	16	12,2
Gineke	tbr x tbr	10	19,1	6	21,2
Urgenta	tbr x tbr	11	18,1	9	19,1
Pentland Ivory	tbr x tbr	12	16,1	20	7,9
Greta	tbr x tbr	13	15,8	13	14,1
Desirée	tbr x tbr	14	11,8	7	19,8
Alpha	tbr x tbr	15	11,5	12	14,5
Revolución	tbr x adg	16	8,5	17	10,5
Red Skin	tbr x tbr	17	7,9	5	21,4
Antarqui	tbr x adg	18	7,2	15	12,5
Ranrahirca	tbr x adg	19	6,2	18	9,9
Mariva	tbr x adg	20	4,9	19	9,5

tbr: tuberosum

phu: phureja

adg: andígena

5.2 Niveles de heterozigosidad y adaptación

Para agrupar en una misma población diversas fuentes de germoplasma, se tomaron 25 clones progenitores tetraploides provenientes de tuberosum (tbr), neotuberosum (neo-tbr) y los híbridos DT0 tbr x (tbr x phu), y se generaron cinco poblaciones experimentales con diferentes niveles de diversidad genética (Tabla 2), que fueron evaluadas en San Ramón, Yurimaguas y La Molina (verano e invierno). En el Tabla 3 se muestran los resultados obtenidos en cada uno de estos ambientes. La Molina en invierno fue el ambiente más favorable, y Yurimaguas fue el más depresivo por las altas temperaturas y el exceso de humedad. De otro lado en San Ramón, pese a ser una zona cálida los rendimientos fueron relativamente altos, lo que indicó el potencial de adaptación de tal población a esos climas.

El grado de heterozigosidad, considerando el nivel de divergencia genética, es como sigue: Población I > II > III > IV > V. Observando los resultados del Cuadro 4 se encuentra una correlación positiva entre el nivel de heterozigosidad y el rendimiento. Estos resultados están de acuerdo con el nivel de acción génica sobredominante (Mendoza y Haynes, 1974) que explica la heterosis para rendimiento en papa autotetraploide: según esta teoría los niveles más altos de heterozigosidad en balance adecuado con los genes de adaptación producirán los rendimientos más altos.

La estabilidad de rendimiento medida por el coeficiente b, muestra que con mayor grado de heterozigosidad se obtiene gran capacidad de adaptación para ambientes divergentes, pudiendo deberse a la presencia de un gran número de formas alélicas diferentes en varios loci que producirían un gran número de interacciones intralélicas e interalélicas.

Tabla 2: Composición genética de poblaciones en orden decreciente de heterozigosis (Mendoza, 1981).

Población	Genealogía	Grupos de Germoplasma
I	neotbr x tbr x (tbr x phu)	3
II	neotbr x tbr	2
III	tbr x (tbr x phu) x tbr x (tbr x phu)	2
IV	neotbr x neotbr	1
V	tbr x tbr	1

Tabla 3: Orden de mérito para rendimiento en cada ambiente (Mendoza, 1981).

Localidad	Rendimiento kg/planta	
La Molina (invierno)	0,620	a
San Ramón (verano)	0,522	b
La Molina (verano)	0,448	c
Yurimaguas (verano)	0,203	d

Tabla 4: Rendimiento promedio den kg/planta y parámetros de estabilidad para rendimiento en cada población (Mendoza, 1981).

Población	Rendimiento kg/planta		b	sd
			i	i
I	0,546	a	0,94	0,096
II	0,472	ab	1,08	0,076
III	0,429	b	0,82	0,065
IV	0,397	b	1,16	0,140
V	0,391	b	0,75	0,064

C.V. = 22,4 %

Estos resultados muestran la importancia de la diversidad genética para rendimiento. La incorporación de germoplasma de otras especies al material cultivado permite asimismo la introducción de genes valiosos para resistencia a plagas y enfermedades.

5.3 Método de selección

En un programa de mejoramiento es necesario conocer los mecanismos de acción génica que intervienen en el control del carácter o los caracteres que se desee mejorar. Como base para elegir el método de mejoramiento más eficiente sirve la magnitud relativa de las tres varianzas genéticas: aditiva (que se origina de los efectos aditivos de los genes en los loci segregantes), dominante (debida a la interacción alélica de los genes segregantes) y epistática (resultante de la interacción no alélica de dos o más loci segregantes).

5.3.1 Estimación de parámetros genéticos

Los objetivos de la estimación de los parámetros genéticos son:

- a Dar información necesaria sobre la acción génica involucrada en la herencia de las características en estudio.
- b Dar la base para planes de mejoramiento de la población en estudio. Al respecto, es necesario aclarar que en estos parámetros se trata sólo de estimaciones en poblaciones, donde al material experimental constituye una muestra.

Tabla 5: Diferencias en porcentaje para rendimiento de las poblaciones I y II con respecto a las otras (Mendoza, 1981).

Comparación entre poblaciones	% incremento en el rendimiento
I - II	19,4
I - III	31,3
I - IV	42,1
I - V	44,3
II - III	10,0
II - IV	19,1
II - V	20,9

Para la estimación de los parámetros genéticos se utilizan los diseños genéticos o diseños de apareamiento, que son planes de cruzamiento entre los individuos de una población. Entre los diseños genéticos más utilizados en el cultivo de la papa se encuentran el Diseño Anidado o Jerárquico (o Diseño I), el Diseño Factorial (o Diseño II), y el Diseño de Cruzamientos Dialélicos.

El Diseño I se obtiene de apareamientos, cruzando cada uno de los progenitores masculinos a h progenitores femeninos. Así cada progenitor femenino se cruza con un solo macho y da lugar a una familia de hermanos completos, mientras que las progenies de cada macho con sus hembras forman un conjunto de familias de hermanos medios.

El Diseño II consiste en el cruzamiento entre m progenitores masculinos con un grupo de h progenitores femeninos para obtener mh familias o progenies. Cada apareamiento producirá una familia de hermanos completos y el grupo de cruzamientos con el progenitor común constituirá una familia de hermanos medios.

El Diseño de Cruzamientos Dialélicos consiste en todos los cruzamientos posibles (ordinariamente excluyendo las combinaciones recíprocas y las autofecundaciones) de un grupo de progenitores.

Utilizando el Diseño II, Thompson y Mendoza (1984) hicieron una estimación de parámetros genéticos en una población adaptada a climas cálidos. La población tenía en su reservorio genético material proveniente de S. tuberosum, ssp. andigena y ssp. tuberosum, y de S. phureja. Una muestra de cuatro clones fue designada como progenitor femenino y cada hembra fue apareada con cuatro clones escogidos al azar y designados como progenitores masculinos. Cada apareamiento de 4×4 constituyó un grupo y hubo 10 grupos en el experimento. Los altos valores estimados de heredabilidad para las características en estudio (Tabla 6) y la alta proporción entre la

Tabla 6. Componentes de varianza genética y heredabilidades para varias características (Thompson y Mendoza, 1984).

Característica	Va	Vd	Va.e	Vd.e	h ²
Número de tubérculos	0,0336	0,0084	-0,0012	0,0306	0,64
	+/-0,0096	0,0138	0,0052	0,1920	0,18
Tamaño de tubérculos	0,0104	0,0006	0,0016	-0,2700	0,61
	+/-0,0032	0,0042	0,0020	0,0066	0,19
Rendimiento	0,0208	0,0102	0,0068	-0,0072	0,61
	+/-0,0064	0,0060	0,0032	0,0078	0,19

Va : Varianza aditiva

Vd : Varianza no aditiva

Va.e : Varianza de la interacción aditiva por ambiente

Vd.e : Varianza de la interacción no aditiva por ambiente

h² : heredabilidad en sentido restringido

varianza genética no aditiva indicaron que la selección recurrente fenotípica o la selección recurrente con pruebas de progenie serían los métodos más adecuados para esta población.

En las primeras etapas de desarrollo del programa de mejoramiento en el CIP se utilizó la selección recurrente simple y ahora utiliza la selección recurrente con pruebas de progenie (Mendoza, 1985).

5.3.2 Herencia de la precocidad.

Una de las características indispensables de todo material para sembrar en climas cálidos es la precocidad. Esta permite mayor flexibilidad para la adopción de la papa en un sistema de producción agrícola y permite un escape ante los factores bióticos y abióticos adversos para su cultivo.

Para investigar la herencia de la precocidad se realizó un estudio con una muestra de 11 clones clasificados como precoces y semiprecoces de una población de mejoramiento. Estos 11 clones fueron apareados siguiendo el método de Cruzamientos dialélicos y se obtuvieron 55 progenies. Se realizaron tres cosechas a los 30, 60, y 90 días después de la siembra. En la Tabla 7 se indican los estimados de efectos de habilidad combinatoria general (HCG) para cada clon (g_j). Los clones precoces tienen estimados negativos de efectos de su HCG, lo que significa que la tuberización se inició más temprano que en los clones semiprecoces, destacándose una considerable variabilidad dentro de cada grupo en sus estimados de efectos de HCG.

Los estimados de efectos de HCG para porcentaje de tuberización en plántulas (número de plántulas tuberizadas/número de plántulas cosechadas) coincide con los estimados de efectos de HCG para inicio de tuberización en experimentos realizados en invernadero. En los clones cuyo inicio de tuberización es temprano, el porcentaje de tuberización, 30 días después del trasplante fue alto, lo cual era de esperarse ya que ambas características

Tabla 7. Estimados de los efectos de la habilidad combinatoria general (g_j) para el inicio de la tuberización y porcentaje de tuberización (Mendoza, 1983).

Progenitor	g_j al inicio de la Tuberización	g_j para porcentaje de Tuberización	
		Plántulas	Tubérculo-semilla
DT0-33	-3,877	4,949	4,588
LT-1	-4,492	10,686	5,834
R268.1	-3,668	8,679	5,368
DT0-28	-3,526	7,738	-2,669
65-ZA-5	-1,235	- 3,960	1,036
M. Tropical	-2,611	10,459	1,517
R100.1	2,964	- 2,834	-3,428
R111.2	6,013	-13,290	-6,623
R13.7	3,986	- 7,564	-1,648
R120.20	4,004	- 7,552	-1,743
R209.2	2,442	-7,311	-2.232

e.e. (g_j)	0,776	2,178	2,377
e.e. ($g_j - g_i$)	1,151	3,231	3,526

Los estimados de efectos de HCG (g_j) de los clones en prueba tienen valores positivo y negativos ya que la sumatoria de los efectos tiene que ser necesariamente igual a cero.

fueron medidas en poblaciones provenientes de plántulas.

Los estimados de efectos de HCG para porcentaje de tuberización en la generación de tubérculo-semilla difieren de los estimados en plántulas, siendo de notar por ello los clones DTO-28, María Tropical, R 209.2, R 13-7, R 120-20, lo que podría deberse a los efectos ambientales ya que las plantas provenientes de tubérculo-semilla tienen dos orígenes para la inducción de la tuberización: su follaje y el tubérculo madre, mientras que las plántulas desarrolladas a partir de semilla tienen sólo uno: su follaje. Esto indicaría que el trabajo de selección para el inicio de tuberización debe ser realizado con plantas procedentes de tubérculo-semilla.

La Tabla 8 muestra los estimados de los efectos de HCG para senescencia del follaje, promedio de peso por tubérculo y el peso promedio de tubérculos por planta. El grupo de clones precoces, en promedio, transmite a su progenie la característica de senescencia precoz del follaje en proporción mayor que los clones semiprecoces aunque no hay diferencias entre los efectos de HCG para este grupo de clones. Para el peso promedio de tubérculos hay marcada variación en los estimados de efectos de HCG entre clones, siendo DTO-28 y María Tropical los que transmitieron un mayor peso promedio de tubérculos a su progenie tanto en la generación de plántulas como en la generación clonal. Los clones R 268.1 y DTO 28 tuvieron estimados de efectos de HCG mayores que su error estandar (e.e) en ambas generaciones para rendimiento/planta.

Considerando los datos de las Tablas 7 y 8 se concluye que el clon DTO-33 transmite a su progenie un rápido inicio de la tuberización como también un alto porcentaje de tuberización a los 30 días después del trasplante, aunque sus estimados de efectos de HCG para peso promedio de tubérculo y rendimiento por planta -- que no fueron estadísticamente significativos -- indicarían que este clon no transmite estos atributos a su descendencia.

Tabla 8. Estimados de los efectos de HCG (g_j) para varios caracteres en plántulas y clones (Mendoza, 1983).

Progenitor	Senescencia Follaje		Peso x Tub		Rdto. kg/planta	
	Plántulas	Clones	Plant.	Clones	Plant.	Clones
DT0-33	-.207	.145	-.035	.007	-.019	.032
LT-1	.181	.189	.003	.052	-.046	.040
R268.1	.181	.150	.004	-.011	.036	.036
DT0-28	.172	.206	.068	.059	.064	.041
65-ZA-5	.127	.151	.013	-.014	.048	.023
M. Tropical	.078	.207	.048	.072	-.037	.013
R100.1	-.210	-.082	.026	.060	-.032	-.045
R209.2	-.176	-.175	-.024	.001	-.024	-.044
R111.3	-.157	-.295	-.058	-.087	-.025	-.039
R13.7	-.192	-.271	-.013	-.101	.031	-.038
R120.20	-.213	-.225	-.031	-.037	.004	-.019

e.e. (g_j)	.048	.055	.018	.023	.027	.030
e.e. ($g_j - g_i$)	.071	.081	.026	.034	.075	.044

En contraste, el clon DT0-28 tiene sus estimados de efectos de HCG para todas las características estadísticamente significativos, indicando que este clon transmite en promedio sus atributos a su progenie y puede ser considerado como un valioso progenitor.

En el Tabla 9 se presentan los estimados de heredabilidad (h^2) en el sentido restringido para varios caracteres en diferentes tiempos. Esta heredabilidad (h^2) es definida como la proporción de la varianza fenotípica total que es debida a la varianza genética aditiva y que es responsable del parecido entre parientes.

El porcentaje de tuberización a los 30 días tiene una heredabilidad de 0,41 el cual indicaría que se puede esperar una respuesta significativa a la selección. La senescencia del follaje a los 60 y 90 días es altamente heredable, e indica que en el mejoramiento para precocidad también responde fácilmente a la selección. Otro componente importante de la longitud del período total de crecimiento es la velocidad de engrosamiento de los tubérculos, lo cual puede ser medido por el peso promedio de los tubérculos y el rendimiento/planta a los 30, 60 y 90 días. Los estimados de heredabilidad para peso promedio de tubérculos fueron más altos que para el rendimiento por planta.

Estos resultados indican que la variabilidad genética para precocidad esta distribuida en varios componentes como el tiempo de inicio de tuberización, el porcentaje de tuberización, la velocidad de llenado de los tubérculos y la senescencia del follaje. Como no todos los clones poseen la habilidad para transmitir todos estos atributos, una cuidadosa selección de progenitores debe permitir complementar en la progenie los componentes necesarios para llevar a cabo un significativo progreso en el mejoramiento por precocidad.

Tabla 9. Estimados de heredabilidad (h^2) para varios caracteres en tres tiempos diferentes de cosecha (Mendoza, 1983).

Característica	Días	h^2
Porcentaje de tuberización	30	0,41
Senescencia de Follaje	60	0,80
Senescencia de Follaje	90	0,89
Peso x / tubérculo	30	0,58
Peso x / tubérculo	60	0,70
Peso x / tubérculo	90	0,62
Rendimiento / planta	30	0,49
Rendimiento / planta	60	0,27
Rendimiento / planta	90	0,31

5.3.3 Selección recurrente con pruebas de progenie.

La selección recurrente con pruebas de progenie incluye los siguientes pasos:

- Cruzar un conjunto de progenitores como hembras con uno o varios probadores conocidos y realizar las respectivas pruebas de progenie.
- Seleccionar progenitores en función de los resultados obtenidos en las pruebas de progenie para la característica o las características de interés.
- Entrecruzar los mejores progenitores de acuerdo a la prueba de progenie.
- Evaluar los materiales obtenidos y seleccionar los nuevos progenitores para iniciar un nuevo ciclo de selección.

Por ejemplo, se tomó una muestra de 31 progenitores seleccionados de una población de clones adaptados a climas cálidos para someterlos a una prueba de progenies usando el esquema de cruzamientos clon x probador (similar al diseño factorial). Los resultados se presentan en la Tabla 10, donde aparecen los efectos de habilidad combinatoria general para rendimiento, precocidad y uniformidad de tubérculo. Los valores positivos indican alta HCG para estas características.

En la Tabla 10 se indica la decisión estadística para cada una de las características en cada uno de los clones estudiados, donde la hipótesis planteada es que un efecto de HCG determinado es igual a cero, pudiéndose observar valores no significativamente diferentes de 0 (ns) o significativamente diferentes de 0 a $p = 0.05$ (*) o altamente significativo a $p = 0.01$ (**), pudiendo ser también positivos o negativos.

Los clones Garibaldi, Renska, Altema, Aphrodite, India 1035, ZPC75I37, Maine 28, etc., muestran estimados de efectos de HCG (gi) no significativos o con significación negativa para rendimiento, aunque todos con excepción de India 1035 transmiten bien su característica de precocidad a su progenie. Los clones que transmiten una mayor uniformidad a su progenie, de acuerdo con sus estimados de efectos de HCG fueron: Garibaldi, India 1035 y Maine 28. Entre los clones del CIP, el clon 377887.25, C83.241 y C83.155 se comportaron adecuadamente como buenos combinadores generales y transmitieron a su progenie un alto rendimiento. Para uniformidad de tubérculos sólo el clon C83.241 podría ser utilizado como progenitor según sus estimados de efectos de HCG. Con estos resultados es factible escoger una manera apropiada los progenitores que deben ser utilizados por un programa de mejoramiento que incluya estas características.

Tabla 10. Efectos de habilidad combinatoria general (gi) para varios caracteres de clones probados en San Ramón (Mendoza 1986 - datos no publicados).

Progenitor	Rendimiento kg/planta	Precocidad	Uniformidad de tubérculos
Garibaldi	n.s.	**	**
Tollocan	*	n.s.	**
Renska	n.s.	*	n.s.
Altema	n.s.	**	-**
Aphrodite	-**	**	n.s.
377887.25	**	-**	n.s.
379701.33	n.s.	n.s.	n.s.
BR-63.65	n.s.	-**	-**
India 1035	n.s.	n.s.	**
ZPC75I37	- *	**	-**
65-ZA-5	n.s.	-**	-**
C83.241	**	n.s.	**
Maine-28	n.s.	*	**
C83.155	**	n.s.	n.s.
Serrana	- *	n.s.	**

n.s. = no significativo

* = Significativo (p = 0,05)

** = Altamente significativo (p = 0,01)

5.4 Mejoramiento por resistencia a enfermedades.

En las poblaciones desarrolladas para climas cálidos, la primera necesidad fue seleccionar material tolerante al calor y con precocidad. La frecuencia de clones seleccionados en esta población fue sólo de 0,06 %. Después de varios ciclos de selección, la frecuencia de clones precoces y tolerantes al calor se incrementó a 20-30 %. Como resultado de este trabajo se obtuvieron poblaciones precoces y tolerantes al calor que fueron distribuidas mundialmente, algunos clones como DTO-2, DTO-28, DTO-33, N 565.5, María Tropical, LT-1, LT-2, LT-4, LT-5, LT-6, LT-7, LT-8 y LT-9 que fueron distribuidos para pruebas regionales, algunos de los cuales han sido ya liberados como variedades en algunos países, o están siendo utilizados como progenitores en los programas nacionales de mejoramiento de papa (Mendoza, 1985).

En todo el proceso de selección se puso mucho énfasis en la resistencia a plagas y enfermedades, tratando de incorporar una o varias resistencias en las poblaciones que venían siendo adaptadas a climas cálidos.

5.4.1 Mejoramiento por resistencia a virus.

Los principales virus que afectan la papa en los climas cálidos son el virus X (PVX), el virus Y (PVY) y el virus del enrollamiento (PLRV). La resistencia a estos virus es especialmente importante en las zonas cálidas, donde indudablemente la mejor alternativa para el cultivo es la utilización, en una campaña, de los tubérculos de una campaña anterior, ya que sería muy costoso comprar la semilla para cada campaña. Los materiales genéticos de papa resistentes a estos virus permitirían plantar los tubérculos en campañas consecutivas y sin una degeneración de las plantas asociadas con la infección por virus.

La estrategia de mejoramiento de la papa en el CIP (Mendoza, 1987), está basada en que:

- La población de base está adaptada a climas cálidos
- El trabajo de mejoramiento es hecho por pasos:
 - a) Mejoramiento combinado para inmunidad a PVX y PVY.
 - b) Combinación de los materiales obtenidos con materiales resistentes al PLRV.

Los pasos seguidos para introducir la inmunidad al PVY y a PVY + PVX en la población desarrollada para climas cálidos se muestra en la Figura 1.

Los clones seleccionados por inmunidad a PVY y a PVY + PVX fueron probados durante varias temporadas por rendimiento y otras características agronómicas y luego fueron entrecruzados para incrementar la frecuencia de los genes favorables.

Actualmente se cuenta con 160 clones inmunes al PVY, provenientes del entrecruzamiento de los clones resistentes. Entre ellos, utilizando pruebas de progenie, se espera seleccionar genotipos duplexos (YYyy) en una razón esperada de 1/3. En el futuro se tratará de entrecruzar los genotipos duplexos para obtener 97,22 % de clones inmunes, de los cuales 1/4 serían triplexos (YYYy) o cuadruplexos (YYYY) que podrán ser reconocidos fácilmente usando pruebas de progenie. Utilizando como progenitores estos clones cuadruplexos y triplexos y cruzándolos con un clon susceptible, toda la descendencia será inmune al virus PVY (Figura 2).

Figura 1. Secuencia del material obtenido con inmunidad a PVY y a PVX + PVY combinado (Mendoza, 1987).

PVY :	LT (yyyy)	x	PVY bulk (Yyyy)
	susceptibles		inmune

Tamizado

Clones inmunes disponibles como
progenitores (Yyyy)

PVY + PVX :	Clones LT	x	Bulk Y + X
	(yyyyxxxx)		(YyyyXxxx)
	susceptible ambos		inmunes a ambos virus
	virus		

Tamizado

Clones inmunes a PVX y a PVY
(YyyyXxxx)

* La estructura genética de un tetraploide puede ser:

yyyy = nuliplexo, susceptible a PVY (igual para PVX cuando se utiliza la letra x).

Yyyy = simplexo, resistente, basta la presencia de un alelo dominante para proporcionar la resistencia.

YYyy = duplexo

YYYy = triplexo

YYYY = cuadruplexo

Figura 2. Incremento en la frecuencia del gen para inmunidad a PVY en papas autotetraploides.

1 Entrecruzamiento de genotipos resistentes

Yyyy x Yyyy
1:YYyy 4:Yyyy 1:yyyy (susceptible
eliminado)

Evaluación

1/3 YYyy : 2/3 Yyyy
(160 clones PVY + calor)

2 Identificación de genotipos duplexos

(Y _ _ _) x yyyy Prueba de
progenie

seleccionar progenitores que produzcan
segregación 5 inmunes : 1 susceptible
en la progenie (aproximadamente 33 %)

3 Entrecruzamiento de genotipos duplexos

YYyy x YYyy
1/36 YYYY 8/36YYyy 18/36 YYyy 8/36 Yyyy 1/36 yyyy
97.22% clones inmunes
(1/4 YYYY o YYyy)

4 Identificación de genotipos triplexos y cuadruplexos.

YYYY o YYyy x yyyy

Toda la descendencia inmune

Para la combinación de inmunidades a los virus PVY + PVX se realizaron dos tipos de cruzamientos usando poblaciones adaptadas a climas cálidos: YyyyXxxx x yyyyxxxx y Yyyyxxxx x yyyyXxxx: en ambos tipos de apareamiento la razón de inmune a susceptible fue de 1:3. Después de las pruebas de campo y de la evaluación por rendimiento, precocidad y tolerancia al calor, fueron seleccionados 200 clones inmunes a ambos virus cuya estructura genética es YyyyXxxx (simplexos). Estos clones han sido entrecruzados para incrementar la frecuencia de los genes Y y X. La razón esperada de inmunes a susceptibles es de 9:7, habiéndose incrementado la frecuencia de material inmune de 25 % a 56,25 %.

Con los clones inmunes se continuará el proceso de selección y, por medio de una prueba de progeñe, se identificarán los genotipos duplexos para ambos loci YyyXxxx, los cuales al ser entrecruzados proporcionarán una frecuencia de 1225 inmunes y 75 susceptibles (o sea 94,5 % de clones inmunes, de los cuales podrá esperarse que 6,25 % sean cuadruplexos o triplexos para ambos genes). Si se usan como progenitores estos clones triplexos o cuadruplexos y se cruzan con un clon susceptible (yyyyxxxx) toda la descendencia será inmune a ambos virus (Figura 3).

De otro lado, la combinación de la resistencia al PLRV con inmunidad al PVY y al PVX parece ser más complicada debido a que la herencia de la resistencia al PLRV es compleja, la heredabilidad es baja y la acción génica no aditiva parece ser muy importante. Además se conocen dos tipos de resistencia que están involucrados:

- a) la resistencia a la infección
- b) resistencia a la multiplicación

Figura 3. Incremento en la frecuencia de los genes de resistencia para virus X e Y en papa autotetraploide.

1 Entrecruzamiento de genotipos resistentes

YyyyXxxx x yyyyxxxx o Yyyyxxxx x yyyyXxxx

1 Inmunes : 3 Susceptibles (25 %)

2 200 clones PVY/X + calor

YyyyXxxx x YyyyXxxx

9 Inmunes : 7 Susceptibles (56.25 %)

3 Seleccionar genotipos duplexos (YYyyXXxx)

Y _ _ _ X _ _ _ x yyyyxxxx Prueba de Progenie

25 Inmunes : 11 Susceptibles

4 Entrecruzamiento de genotipos duplexos

1225 Inmunes : 75 Susceptibles
(94.5 % inmunes de los cuales 6.25% YYYYXXXX o YYyYXXXx)

5 Identificación de genotipos cuádruplexos y triplexos

YYYYXXXX o
YYyYXXXx x yyyyxxxx

Todos inmunes a ambos virus.

Asimismo, la expresión de la resistencia al PLRV puede depender de que el clon esté o no infectado con el PVX, o el PVY individualmente o en conjunto: se sabe que en la variedad peruana Mariva, resistente al PLRV, el porcentaje de infección con este virus se incrementa significativamente cuando las plantas están infectadas con el PVY o el PVX o con ambos.

El hecho de contar con material que transmite inmunidad al PVY y al PVX a toda su progenie o a una alta proporción de la misma, simplificará la selección para resistencia al PLRV en varios aspectos. Así, los estudios genéticos podrían ser conducidos directamente en el campo, pudiéndose determinar adecuadamente el tipo de acción génica involucrada en la resistencia y la heredabilidad de ambos tipos de resistencia: a la infección y a la multiplicación, sin la interferencia de otros virus, permitiendo de ese modo una eficiente selección de progenitores.

5.4.2 Mejoramiento por resistencia a marchitez bacteriana.

En la Figura 4 se muestran las fuentes de resistencia a marchitez bacteriana utilizadas en el CIP y la secuencia de obtención del material. Los clones BR, MS, PSP, y PSW -- denominados clones MB -- originaron de los cruzamientos entre el germoplasma de S. tuberosum ssp. tuberosum y uno pocos clones de S. phureja con resistencia a marchitez bacteriana.

Estos clones MB fueron cruzados con clones precoces y tolerantes al calor (clones LT) para obtener los grupos I y II, que combinan la resistencia a la marchitez bacteriana y la tolerancia al calor. El grupo III (que no aparece en la Figura 4) resultó del cruzamiento entre los clones del grupo I y II con una mezcla de polen de clones tetraploides resistentes a la marchitez bacteriana, tratando de incrementar la resistencia. Para formar los grupos IV y V se cruzaron los clones de los grupos I, II y III con los clones AVRDC 1287.19 y Cruza 148 como progenitores resistentes a la marchitez bacteriana, con el clon Serrana-INTA, resistente a virus y con el clon

Figura 4. Fuentes de resistencia a marchitez bacteriana y secuencia del material obtenido (Schmiediche, 1983 - modificado).

S. phureja	S. chacoense y raphanifolium	N.N.	S. sparsipilum S. chacoense S. phureja 2x-S. tuberosum
BR,MS,PSP,PSW	AVRDC 1287.19	Cruza 148	Población MBN
MB x LT			2x N. Carolina x Población MBN
Grupos I-II			Cruzamientos TD
Grupos IV-V			
Población 4x con resistencia a marchitez bacteriana y nematodo del nódulo: combinan resistencia de cinco fuentes específicas.			

India 853, resistente al tizón tardío. Asimismo, se identificaron nuevas fuentes de resistencia a la marchitez bacteriana en el germoplasma silvestre en las especies S. sparsipilum, S. chacoense y S. multidisectum. Una población fue establecida, derivándose del cruzamiento de las entradas resistentes de estas tres especies, con las fuentes ya conocidas en S. phureja, y asimismo con clones de S. phureja que tienen alta frecuencia de producción de polen 2n, se evaluó el resultado y se entrecruzaron de nuevo los clones resistentes, en un esquema de selección recurrente, de donde se generaron los clones MBN (marchitez bacteriana nematodo).

Estos clones MBN fueron cruzados con una población diploide cultivada que tenía siete ciclos de selección recurrente para alto contenido de materia seca, buenas características agronómicas, y alto nivel de resistencia a marchitez bacteriana, que había sido seleccionada en condiciones de clima cálido (Carolina del Norte, EEUU). Este cruzamiento tenía por objetivo combinar los altos niveles de resistencia con los atributos agronómicos. Con los clones seleccionados, se efectuó selección recurrente y se cruzaron los genotipos diploides resistentes -- utilizando polen 2n con clones tetraploides seleccionados -- para formar poblaciones tetraploides (TD) que poseían resistencia a marchitez bacteriana y adaptación a climas cálidos.

5.4.3 Mejoramiento por resistencia a otras enfermedades.

En el programa de mejoramiento para resistencia al nematodo del nódulo (Meloidogyne spp.), la población inicial se derivó de especies diploides cultivadas y de la especie silvestre S. sparsipilum, para obtener inicialmente 3,5 % de clones resistentes. Después de cuatro ciclos de selección recurrente la frecuencia de resistencia se incrementó a 35,5 % (Mendoza, 1985). Esta resistencia ha tratado de ser transferida al nivel tetraploide en poblaciones precoces y tolerantes al calor utilizando los apareamientos

4x-2x mediante la utilización de polen 2n (Mendoza, Jatala y Martin, resultados no publicados: Jatala, Mendoza e Iwanaga, 1986: Iwanaga y Jatala 1986).

En el programa de mejoramiento para tizón temprano (Alternaria solani), con la información obtenida utilizando diversos diseños genéticos, se ha encontrado un grupo de progenitores con alta habilidad combinatoria para la resistencia a esta enfermedad, siendo LT-7, 377892.7, 378676.6, 7XY.1, BL-2.9 y Murca los mejores progenitores hasta ahora identificados. La mayoría son clones precoces y tolerantes al calor. A pesar de que la resistencia está positivamente correlacionada con la maduración tardía, unas pocas progenies precoces con resistencia han sido identificadas, entre las cuales están: Maine 47 x 378015.16, CFK 69.1 x LT-7, Beauvois x LT-7, Maine 53 x 377892.7, BR 63.65 x 378676.6, 575049 x LT-7. La heredabilidad en sentido restringido (h^2) ha sido estimada en 0,70, lo que indicaría que la selección podría alcanzar progresos significativos en la resistencia al tizón temprano (Mendoza, 1985).

5.5 Mejoramiento para producción comercial de papa a partir de semilla.

La producción de papa propagada por semilla es considerada en el CIP como una alternativa frente al tubérculo-semilla para incrementar la producción de papa en los países de la zona tórrida. El costo de producción, almacenamiento y transporte de tubérculo-semilla de alta calidad representa una parte destacada de los costos de producción en dichos países. El tubérculo-semilla de baja calidad a menudo limita severamente los rendimientos. Asimismo, entre uno y dos toneladas por hectárea de tubérculo-semilla deben ser reservadas para su plantación en la temporada siguiente, extrayéndolas de las existencias para satisfacer las necesidades alimenticias.

En el mejoramiento de la producción de papa a partir de semilla el logro más importante ha sido la identificación de un número de clones -- dentro del programa de mejoramiento en el CIP -- con buena habilidad combinatoria general para rendimiento, uniformidad de tubérculos y precocidad. Entre los clones más importantes están: LT-7, 378015.13, 378015.16, R 128.6, Atlantic, Atzimba, Maine 28, Santo Amor, 7XY.1 y C83.119. Asimismo, se han seleccionado progenies tales como Maine 28 x 378015.13, C83.119 x Santo Amor, C83.551 x LT-7, Serrana x LT-7 por su alto rendimiento y uniformidad. A ellas se agregan los ya conocidos como Atzimba x LT-7, Atzimba x DTO-28, Atzimba x 7XY.1 y Atzimba x R 128.6, distribuidas mundialmente desde hace varios años por el CIP. Actualmente se están introduciendo en las progenies para producción comercial de papa a partir de semilla, la resistencia al tizón tardío y la inmunidad a virus Y.

Las progenie Atzimba x 7XY.1 e India 1035 x LT-7 combinan la resistencia al tizón tardío, al tizón temprano y al virus Y.

5.6 Cultivares tolerantes al calor nominados como variedades en diferentes países.

En el Cuadro 11 se presenta una lista de cultivares nominados como variedades que fueron desarrollados a partir del material genético producido o introducido por el CIP.

Este Cuadro refleja sin duda que el programa de mejoramiento en el CIP ha permitido el desarrollo de germoplasma superior de papa en menos de 15 años, que es el tiempo necesario para producir una o dos variedades en los programas tradicionales.

Cuadro 11. Cultivares tolerantes al calor nominados como variedades.

Cultivar	País	No. CIP	Atributos
LT-1	Cuba	377257.1	P
382032.1	Cuba	382032.1	P
DTO-28	Mozambique	800169	P, RA
Nataange	Senegal	800174	P, PVX
Sita	Sri Lanka	676089	M, LB
Kbushi	Sri Lanka	676171	M, LB, W
CIP-24	China	720088	M, W, PLRV, RA
B71.240.2	Tailandia	720088	
Dalisay	Filipinas	720088	
Achirana	Perú	720088	
Huacachina	Perú	720087	M, W, PLRV, PVX, PVY-H

- P : precoz
 RA : resistente a toxicidad aluminio
 PVX : inmune a Virus X
 M : semi-precoz
 LB : resistente a tizón tardío
 W : resistente a verruga
 PLRV : resistente al virus de enrollamiento
 PVY-H: hipersensible al virus Y

6 DISTRIBUCION DEL GERMOPLASMA POR PARTE DEL CIP

El CIP distribuye el germoplasma en forma de clones o cultivares y como material genético segregante.

Los cultivares están listados en computadora con sus respectivos atributos. Esa lista es distribuida mundialmente por el CIP a los programas nacionales de papa que la soliciten.

Los cultivares son enviados de las siguientes maneras:

- Plántulas in vitro: son enviados en tubos de ensayo, con 3-4 plántulas por tubo y dos tubos por cultivar.
- Tubérculos-semillas: el tamaño varía de 5 a 60 gramos. Son producidos bajo condiciones de estricta cuarentena en Lima, o en los centros regionales de redistribución. Actualmente el CIP desarrolla estos centros con el fin de proveer a los países interesados de cantidades mayores de tubérculos de cada cultivar para efectuar ensayos regionales.
- Esquejes enraizados: son distribuidos cuando pueden ser llevados en forma personal.

De otro lado, el germoplasma segregante es enviado de las siguientes formas:

-
- Semilla de poblaciones segregantes para selección varietal el número de semillas es variable por cada cruzamiento. Las poblaciones pueden ser producidas incorporándoles resistencia a uno o más factores bióticos o abióticos limitantes. Esta semilla está disponible solamente para países que cuenten con programas avanzados o semiavanzados de mejoramiento.
 - Semilla para la producción comercial de papa. Es enviada en paquetes de 2000 semillas para su uso en ensayos experimentales. Si se necesita mayor cantidad de semillas, el CIP puede aportar progenitores para la producción local de semilla.
 - Familias de tubérculo: se trata de tubérculos-semillas de poblaciones segregantes que provienen de semilla sembrada en invernaderos. En la cosecha se obtiene un tubérculo por cada genotipo dentro de cada cruzamiento y este es el germoplasma que se distribuye. En algunos casos las plántulas que se desarrollan bajo condiciones de invernadero son seleccionadas por resistencia a tizón tardío u otras enfermedades. Los pedidos deben ser realizados antes del primero de noviembre de cada año.

7 BIBLIOGRAFIA

Bodlaender, K.B.A. 1960. The influence of temperature on the development of potatoes. Medebb. Institute Biol. Scheik. Onderz Lanbgenn 112, 69-83 pp.

Boblaender, K.B.A. 1963. Influence of temperature, radiation, and photoperiod on development and yield. In: The Growth of the Potato. Butler Worth, London. 199-210 pp.

Gregory, L.E. 1956. Some factors for the tuberization in the potato plant. American Journal of Botany. 43: 281-288 pp.

Iwanaga, M.: Jatala, P. 1986. Breeding of potato for resistance to root knot nematodes *meloidogyne incognita*: a transfer of resistance from wild species to the cultivars. American Potato Journal 63(8): 437 (abstract).

Jatala, P.: Mendoza, H.A.: Iwanaga, M. 1986. A strategy for development of potato cultivars resistant to *Meloidyne*. Twenty Fifth Meeting of the Society of Nematologist. Journal of Nematology. 18(4): 615 (abstract).

Madec, P.: Perennec P. 1959. Le role respectif du fulliage et du tuberulo meredans la tuberzation de la pomme de terre. European Potato Journal. 2:22-49.

Madec, P.: Perennec, P. 1962. Les relations entre l' induction de la tuberisation et la croissance chez la plante de la pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.). Annales de Physiologic Vegetale. 4: 5-84.

Madec P. 1963. Tuber forming substances in the potato. In: The Growth of the Potato (J.D. Ivins and F.L. Milthorpe eds.). 121-131. London Butter Worth.

Mendoza, H.A.: Haynes, F.L. 1974. Genetic basis for yield in autotetraploid potato. Theoretical and Applied Genetics 45: 21-25.

Mendoza, H.A.: Haynes, F.L. 1976. Variability for photoperiodic reaction among diploid and tetraploid potato clones from three taxonomic groups. American Potato Journal. 53: 319-332 pp.

Mendoza, H.A. 1976. Adaptation of cultivated potatoes to the lowland tropics. In: Proceedings of the 4th Symposium of the International Society for Tropical Root Crops. 50-53 pp.

Mendoza, H.A.: Estrada, N. 1977. Mejoramiento genético de la papa. Conferencia para el V Curso de Producción de Semilla. (Mimeografiado) 17 pp.

Mendoza, H.A.: Estrada, N. 1979. Breeding potatoes for tolerance to stress: heat and frost. In Stress Physiology in Crop Plants. 228-262 pp.

Mendoza, H.A. 1981. Breeding potatoes for the hot environments. Conferencia presentada en el Symposium "The Potato in the Hot Climates". Israel, Mayo 10-17, 1981. 30 pp.

Mendoza, H.A. 1983. Selection of parental stocks for heat tolerance and earliness. In: Present and Future Strategies for Potato Breeding and Improvement. International Potato Center, Lima, Peru. 7-16 pp.

-
- Mendoza, H.A.: Sawyer, R.L. 1984. The breeding program at the International Potato Center, Lima, Peru. In: Plant Breeding Progress Reviews. Volume I. 117-137 pp.
- Mendoza, H.A. 1985. Advances in population breeding and its potential impact on the efficiency of breeding potatoes for developing countries. In: The Production of New Potato Varieties. Technological Advances. Ed. G.J. Gellis and D.E. Richardson. Cambridge University Press. England. 370 pp.
- Mendoza, H.A. 1987. Breeding for resistance to potato viruses Y.X. and leafroll: Research strategy and selection procedures. (manuscrito enviado para publicación).
- Moreno, U. 1970. Physiological investigations on the potato plant. PhD Thesis, Cornell University, Ithaca, New York.
- Schmiediche, P. 1983. Bacterial wilt (Pseudomonas solanacearum) resistant germplasm. In: Present and Future Strategies for Potato Breeding and improvement. International Potato Center, Lima, Peru.
- Thompson, P.G.: Mendoza, H.A. 1984. Genetic variance estimates in an heterogenous potato population propagated from true seed (TPS). American Potato Journal. 61: 697-702.
- Went, F.W. 1957. The experimental control of plant growth. The Ronald Press Company, New York.
- Went, F.W. 1959. Effects of environment of parent and grandparent generations on tuber production by potatoes. American Journal of Botany. 40:277:282.
-

Impreso por el Departamento de Capacitación y Comunicaciones, CIP, Lima
Marzo 1989

300 copias
