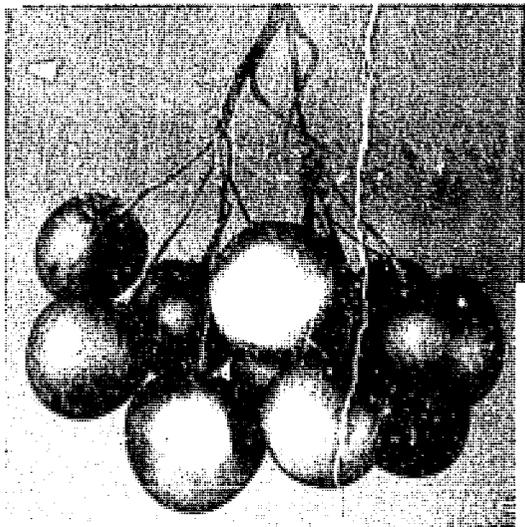


PM-123-103



Genética y Mejoramiento de la Papa mediante semilla (sexual)

All M. Golmirzaie, Rodomiro Ortiz, Félix Serquén



CENTRO INTERNACIONAL DE LA PAPA (CIP)

1990

Portada: Campo de papa en floración, para semilla sexual. Bayas y semillas.

Publicación impresa en los talleres de
la Unidad de Comunicación del
Centro Internacional de la Papa, Lima, Perú, 1990.

Tirada: 600

XVIII-B&G-S-01-O-600

ISBN-92-9060-139-6

CONTENIDO

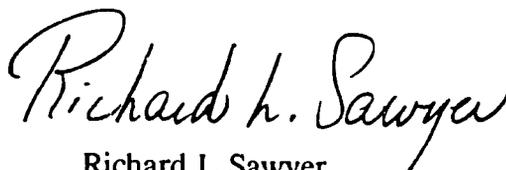
Prefacio	v
Ventajas de la Propagación Sexual	1
Aspectos Genéticos	3
Rendimiento de Tubérculos	4
Apariencia del Tubérculo	5
Esquemas de Mejoramiento	7
Trabajos Realizados	15
Tipo de Cultivar para su Propagación por Semilla	18
Conclusiones	24
Referencias	25
Apéndice	31

PREFACIO

La producción del cultivo de la papa con un bajo costo, ha encontrado en la semilla sexual una verdadera esperanza para superar dificultades de transporte y escasez de alimentos. Las ventajas que se derivan del empleo de esta forma de propagación del cultivo han motivado al CIP, y a las agencias que financian su investigación, a dedicar recursos y esfuerzos para poner al alcance de los programas nacionales de investigación, el material genético y las prácticas culturales relacionadas con el uso de este novedoso sistema de cultivo.

La obtención de material uniforme y con buen rendimiento son los aspectos del área de la genética y el mejoramiento que han merecido un mayor énfasis desde los inicios de la investigación en semilla sexual. En este documento se discuten los progresos obtenidos desde entonces y que son fruto del empleo de diversas estrategias de investigación. De esta forma los líderes de los programas nacionales tendrán información sobre los diferentes métodos de mejoramiento, desde los más complejos hasta los más sencillos, para que, haciendo uso eficiente de ellos según su realidad, puedan desarrollar el material genético apropiado para sus necesidades.

Esperamos que el esfuerzo conjunto de CIP y los programas nacionales conduzca a la aplicación y el perfeccionamiento de esta tecnología, de modo que se convierta en una alternativa más de solución para la producción y distribución de alimento en el mundo.



Richard L. Sawyer
Director General, CIP

GENETICA Y MEJORAMIENTO DE LA PAPA MEDIANTE SEMILLA (SEXUAL)

Ali M. Golmirzaie, Rodomiro Ortiz, Félix Serquén

VENTAJAS DE LA PROPAGACION SEXUAL

El propósito del presente artículo es hacer una revisión crítica de los aspectos teóricos y de las experiencias obtenidas en el campo de la genética y el mejoramiento del cultivo de la papa cuando éste se propaga sexualmente.

La propagación a escala comercial del cultivo de la papa mediante su semilla sexual (semilla botánica) constituye una alternativa para la propagación mediante tubérculos-semillas, ésto es, propagación asexual. Desde 1976 el Centro Internacional de la Papa (CIP) realiza investigaciones en las áreas de la genética, fisiología, agronomía y sanidad del cultivo, relacionadas con esta tecnología (6). El objetivo es desarrollar un sistema de producción de papa de bajo costo para países donde no se produce este cultivo o se importan tubérculos-semillas a un precio muy elevado.

Las ventajas de la propagación por semilla son conocidas, y se suman a la reducción en los costos de producción y a la escasa o nula transmisión de plagas y enfermedades (Tabla 1). Varios países están investigando la factibilidad de producir papa mediante su semilla sexual. Para ello complementan las pruebas de adaptación del material genético avanzado que el CIP les envía, con ensayos de manejo agronómico tales como sistemas de siembra y trasplante, fuentes y niveles de fertilización, entre otros (14). Los resultados les permitirán conformar los métodos de producción que sean necesarios para establecer este sistema de propagación del cultivo de la papa.

Tabla 1. Comparación de producción de papa usando semilla y tubérculos-semillas.

Semilla	Tubérculos-semillas
1. 80-120 g/ha de semilla según la densidad de siembra o de trasplante.	1000-2000 kg/ha de tubérculo-semilla según el tamaño del tubérculo y la densidad de siembra.
2. Libre de nematodos, insectos, bacterias, hongos y la mayoría de virus. Puede estar infectada por PSTV.	Puede estar infectada por nematodos e insectos económicamente importantes y por bacterias, hongos, virus y PSTV.
3. Requiere mayor labor en la fase inicial del cultivo.	Exige menos labor y la siembra puede ser mecánica.
4. En las etapas iniciales de crecimiento de la planta ésta es más vulnerable a la competencia de malezas, plagas, enfermedades y estreses. En esta etapa se requiere irrigación artificial.	En las etapas iniciales es menos vulnerable a los estreses, gracias a mayor vigor y crecimiento uniforme.
5. Tendencia a madurar 15-20 días más tarde. Rendimiento comparable o mayor. Gran número de tubérculos pequeños. Menor uniformidad en factores de calidad de tubérculo.	Maduración precoz y uniformidad, tanto fisiológica como en calidad de tubérculos.
6. Los tubérculos son menos adecuados para procesamiento industrial.	Tubérculos bien adaptados para procesamiento industrial.
7. Costo de almacenamiento y transporte extremadamente bajo.	Costo de almacenamiento y transporte muy caro.
8. El costo total de producción se reduce por eliminación de los costos en tubérculo-semilla, almacenamiento y transporte.	El costo total de producción es mucho más alto.
9. Es fácil de almacenar por mucho tiempo. Su distribución es fácil y económica. Se adapta fácilmente a los sistemas de cultivo debido a que la época de siembra no depende del envejecimiento de los tubérculos.	Exige conocimientos especiales para un buen almacenamiento y tiene poco margen de adaptación a los sistemas de cultivo.

ASPECTOS GENETICOS

Un fenotipo es cualquier característica mensurable poseída por los individuos de una población. El valor fenotípico es el valor observado del individuo (7). El valor fenotípico (P) se divide en componentes atribuibles a la influencia del genotipo (G) y del ambiente (A). El genotipo es el arreglo particular de genes que posee el individuo. El ambiente son todas las circunstancias no genéticas que influyen en el valor fenotípico. En consecuencia:

$$P = G + A$$

En otras palabras, el fenotipo es el resultado del funcionamiento de un grupo de genes en un ambiente particular.

La papa cultivada autotetraploide ($2n=4x=48$ cromosomas) es un organismo altamente heterocigótico, y cuando está sujeta a reproducción sexual, los individuos que conforman la progenie segregan ampliamente para varias características. Una variedad de papa es una colección de individuos genéticamente idénticos que se originan de la propagación asexual de una planta heterocigótica. Una progenie de semilla sexual es una colección de individuos genotípicamente diferentes, pero con suficiente uniformidad fenotípica en características del tubérculo, por propagación sexual (6).

El objetivo en el mejoramiento de la papa utilizando progenies de semilla (1) es seleccionar progenies con alto rendimiento y aceptable uniformidad de tubérculos.

RENDIMIENTO DE TUBERCULOS

El rendimiento de un clon y su estabilidad de comportamiento pueden ser expresados (22) como:

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

donde A, Y y R representan el efecto de los grupos de genes para adaptación, rendimiento per se y resistencia a enfermedades.

Mendoza y Haynes (21) propusieron la siguiente teoría genética para explicar la heterosis para rendimiento en papas autotetraploides: la capacidad para rendimiento está asociada con la heterozigosidad y un adecuado balance de genes para adaptación. Esta teoría propone un tipo de acción génica sobredominante y postula la existencia de varias formas alélicas, las cuales podrían ocupar cada locus individual. Esta variabilidad de formas alélicas dentro de cada locus podría generar un número de interacciones intra loci, las cuales son maximizadas cuando se alcanza una heterozigosidad máxima (Tabla 2).

Dicha hipótesis sobre la heterosis ha sido sustentada por observaciones en progenies derivadas de cruzamientos dentro y entre grupos taxonómicos de papa. Amorós y Mendoza (2) encontraron que el grupo más heterozigótico fue el de mayor rendimiento y el más estable con respecto al menos heterozigótico en la población.

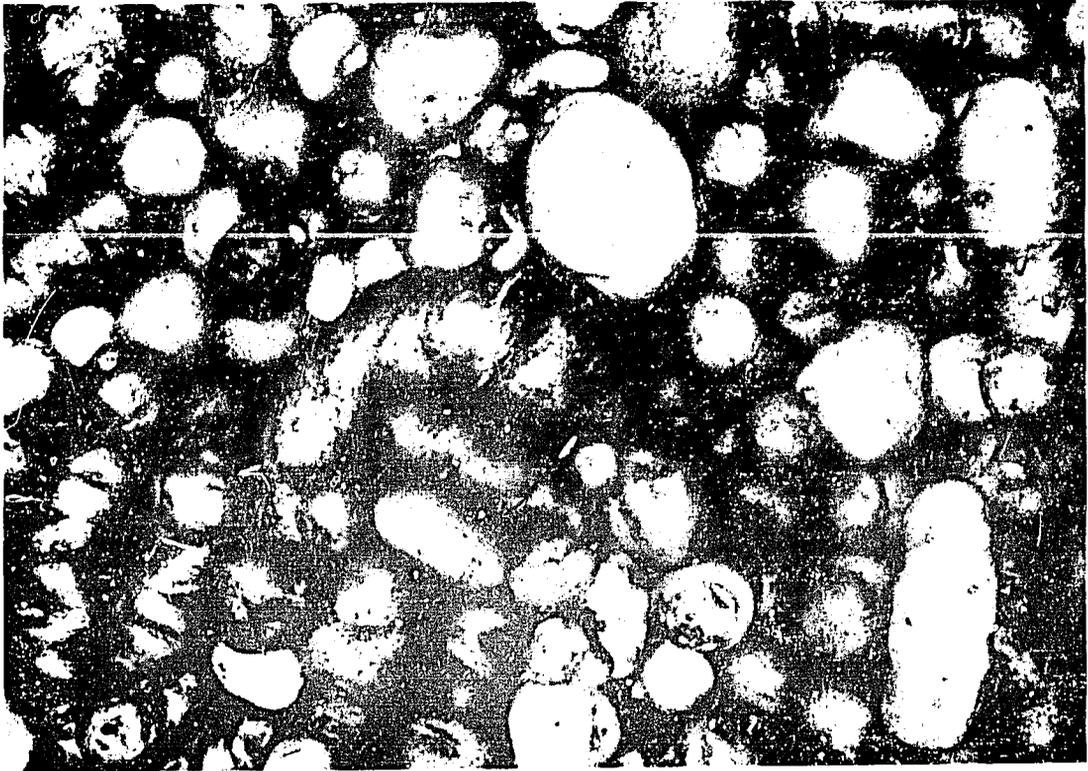
Tabla 2. Interacciones heteroalélicas.

GENOTIPO	Orden			Total
	1er	2do	3er	
TETRALELICO a1a2a3a4	6	4	1	11
TRIALELICO a1a2a3a3	3	1	-	4
DIALELICO BALANCEADO a1a1a2a2	1	-	-	1
DIALELICO NO BALANCEADO a1a2a2a2	1	-	-	1
MONOALELICO a1a1a1a1	-	-	-	-

APARIENCIA DEL TUBERCULO

Color. Howard (13) indica que la pigmentación rosada, roja, azul, púrpura en brotes, tallos, tubérculos y flores es debida a la antocianina. Asimismo señala que hay por lo menos seis genes que controlan la pigmentación por antocianina en la papa cultivada tetraploide, pero que en los diploides cultivados son dos genes.

Forma de Tubérculo. Salaman sugiere que la forma de tubérculo, en cuanto a longitud, está determinada esencialmente por un solo gen: se



Amplia variabilidad genética para caracteres agronómicos.

ha encontrado que "largo" es dominante sobre "redondo". Otros autores sugieren que la forma del tubérculo está determinada por lo menos por cuatro genes con igual efecto (13). De otro lado, hay desacuerdo acerca de la herencia de la profundidad de los "ojos" (13).

Por ello, la selección adecuada de progenitores es importante para alcanzar una aceptable uniformidad de la apariencia de los tubérculos en progenies de semilla.

ESQUEMAS DE MEJORAMIENTO ⁸

Los métodos propuestos para obtener la uniformidad en la progenie derivada de semilla son:

a) ENDOCRÍA: Este método ha sido propuesto por Jackson *et al.* (16) ya que permite alcanzar el más alto nivel de uniformidad gamética. Se sugiere su utilización en la producción de híbridos F1 entre las líneas endocriadas tal como se realiza en maíz o también el uso de líneas endocriadas autofecundadas, caso en el cual la uniformidad gamética es debida a la homocigotidad. Sin embargo, esta metodología ha sido cuestionada. Mendoza (23) demuestra que si cruzamos dos líneas de maíz endocriadas y no emparentadas, la F1 producida tendrá un coeficiente de endocría (F) igual a cero. Al ser aplicado este principio a papa autotetraploide, los resultados son diferentes al mantenerse cierto grado de endocría de los progenitores en la progenie ($F = 1/3$) (Tabla 3).

Por consiguiente, la endocría, a pesar de producir el más alto nivel de uniformidad gamética y de homogeneidad de la progenie, no es la respuesta para la producción de papa por medio de semilla, y se espera un reducido rendimiento y una pobre estabilidad de comportamiento de las poblaciones producidas mediante este esquema de mejoramiento.

Golmirzaie *et al.* (10) estudiaron el efecto de la endocría en la producción y en las características agronómicas de diferentes generaciones de semilla. De los resultados obtenidos concluyeron que la depresión por

Tabla 3. Producción de híbridos a partir de líneas endocriadas en maíz y en papa autotetraploide.

Maíz

(2n = 2x)

$$a_1a_1 (F = 1) \times a_2a_2 (F = 1)$$

$$a_1a_2 (F = 0)$$

Papa

(2n = 4x)

$$a_1a_1a_1a_1 (F = 1) \times a_2a_2a_2a_2 (F = 1)$$

$$a_1a_1a_2a_2 (F = 1/3)$$

ya que

$$F(a_1a_1a_2a_2) = 1/6 [P(a_1=a_1) + 4P(a_1=a_2) + P(a_2=a_2)] = 2/6$$

endocría es más evidente cuando no hay selección. Igualmente manifiestan que las familias, individualmente, expresaron en diferente extensión la depresión por endocría y que el efecto de la depresión varió entre las características medidas (Tabla 4). Concluyeron también que la diferente respuesta de las familias a la endocría puede ser atribuida a diferencias genéticas entre las poblaciones originales. De este modo, es posible seleccionar familias de papa autotetraploide que sean más o menos tolerantes a la endocría.

Tabla 4. Efecto de la endocría en caracteres reproductivos y agronómicos. (Huancayo, 1986), expresado en % de S_0 .

Generación	Tinción polen	No. de bayas	Semillas/ baya	Tuberc./ planta	Superv. cosecha	Rdto./ planta
S_0	100	100	100	100	100	100
S_1	66,8	49	86,5	90,5	98,6	80,2
S_2	52,4	35,5	47,6	83,6	98,3	55,3
S_3	55,7	29,9	82,0	82,2	97,6	63,4
Sib_1	87,5	75,6	113,7	85,1	97,7	74,4
Sib_2	70,5	81,4	88,5	88,7	97,1	69,5
Sib_3	66,2	104,6	95,9	90,5	98,0	61,8

Fuente: Golmirzaie *et al.* (10).

b) UTILIZACION DE GAMETOS $2n$: Peloquin *et al.* (28) encontraron mutantes en progenitores diploides que presentan fallas durante el proceso meiótico, teniendo como resultado gametos con el número somático de cromosomas ($2n$). Los gametos obtenidos como resultado de la restitución de la primera división (RPD) transmiten cerca de 80% de los arreglos génicos de sus progenitores diploides a las progenes tetraploides. Por consiguiente, si el progenitor diploide es altamente heterocigótico, la heterocigosidad será mantenida y los gametos producidos serán uniformes (27). Así, la progenie será altamente uniforme y vigorosa cuando se cruce con el progenitor tetraploide adecuado (23, 27).

Diversos resultados (19, 20, 23, 27, 29, 33) muestran que la utilización de polen $2n$ de RPD en cruzamientos $4x-2x$ es un mecanismo adecuado para obtener uniformidad y vigor, atributos éstos requeridos en la utilización de semilla. Peloquin *et al.* (28) indican que actualmente podrían ser utilizados tres tipos de manipulación de ploidía en el mejoramiento para

producir progenies tetraploides de semilla: 1) cruzamientos $4x \times 2x$ (polen $2n$ de RPD), 2) cruzamientos $2x$ (oosferas de $2n$ RSD) $\times 4x$, 3) cruzamientos $2x$ (oosferas $2n$) $\times 2x$ (polen $2n$). Los progenitores pueden ser tetraploides, cultivares o clones avanzados de programas de mejoramiento, y clones de híbridos diploides provenientes de cruzamientos entre haploides y especies diploides que producen polen $2n$ o huevos $2n$. En consecuencia, es esencial el mejoramiento de clones diploides por atributos agronómicos; ésto puede ser alcanzado por una cuidadosa selección de progenitores por cruzamientos $2x$ (haploides) $\times 2x$ (especies silvestres) (12), por mejoramiento al nivel $2x$ (15), o por ambos métodos.



Rendimiento de una progenie de cruzamiento $4x-2x$.

Ortiz *et al.** encontraron diferencias significativas para diversas características evaluadas entre progenitores 2x, indicando de este modo que es necesario probar los progenitores 2x antes de utilizarlos en cruzamientos 4x-2x.

Ortiz e Iwanaga (26) evaluaron 33 familias de cruzamientos 4x-2x en comparación con testigos 4x-4x (Atzimba x R-128.6 y Atzimba x LT-7), en San Ramón, y encontraron que el comportamiento de las familias 4x-2x fue superior al de los testigos (Tabla 5). Indican que el comportamiento de las progenies 4x-2x fue sorprendente porque las familias 4x-2x fueron derivadas de clones 2x tardíos. Sugieren que la utilización de clones femeninos 4x, localmente adaptados puede corregir la madurez tardía de los clones 2x y de este modo las progenies 4x-2x pueden mostrar su alto rendimiento en climas tropicales calurosos, donde la precocidad es altamente apreciada para obtener rendimientos razonables.

Iwanaga y Ortiz** compararon el valor parental de clones progenitores 4x y 2x en un diseño línea x probador. Los clones 2x con resistencia a plagas y enfermedades, que nunca habían sido seleccionados por rendimiento, fueron significativamente superiores a los clones progenitores 4x, seleccionados por su alta Habilidad Combinatoria General en cruzamientos 4x-4x, en características tales como vigor, uniformidad de planta, floración, rendimiento total y comercial, número de tubérculos por

*1985. Resultados inéditos

**1987. Resultados inéditos

Tabla 5. Comportamiento de las familias 4x-2x vs. testigos (San Ramón, 1986).

O.M.	Familia	Rdto. Total (kg/planta)	kg/pl. Comerc.	Aparienc. Tuberc.	Porcentaje de supervi.
1	C83.119xFH.122	0,83a	0,58ab	pobre	78,33
2	C83.119xFH.92	0,77ab	0,64a	medio	74,67
3	LT-7xFH.122	0,77ab	0,51abcd	medio	80,00
4	Cr.148xMI49.10	0,68ab	0,43 cd	medio	54,13
5	377936.1x81M17.14	0,68ab	0,53abcd	medio	76,67
6	Cr.148xFH.92	0,68ab	0,39 cde	muy pobre	54,17
7	Cr.148x381348.7	0,65ab	0,36 de	pobre	70,00
8	C83.119xMI49.10	0,63abc	0,55abc	buena	65,83
9	LT-7xFH.92	0,62abc	0,44abcde	pobre	65,83
10	Cr.148xFH.122	0,62abc	0,26 e	muy pobre	66,37
11	377936.1x81M21.46	0,60abcd	0,46abcde	media	85,00
12	Cr.148xMI17.12	0,60abcd	0,39 cde	pobre	87,50
.					
.					
16	LT-7xMI49.10	0,56 bcd	0,48abcd	muy buena	85,00
..					
.					
32	AtzimbaxLT-7	0,39 cd	0,26 e	buena	76,67
.					
.					
34	AtzimbaxR-128.6	0,37 cd	0,29 e	media	72,50
C.V.(%)		22,51	29,30		12,69

Fuente: Ortiz e Iwanaga (26).

Medias seguidas de la misma letra no son significativas al 0,05, Prueba de Duncan.

planta, peso promedio de tubérculos, apariencia de tubérculos y porcentaje de supervivencia hasta la cosecha; pero los progenitores 4x transmitieron a sus progenies una mayor precocidad que los progenitores 2x. Estos

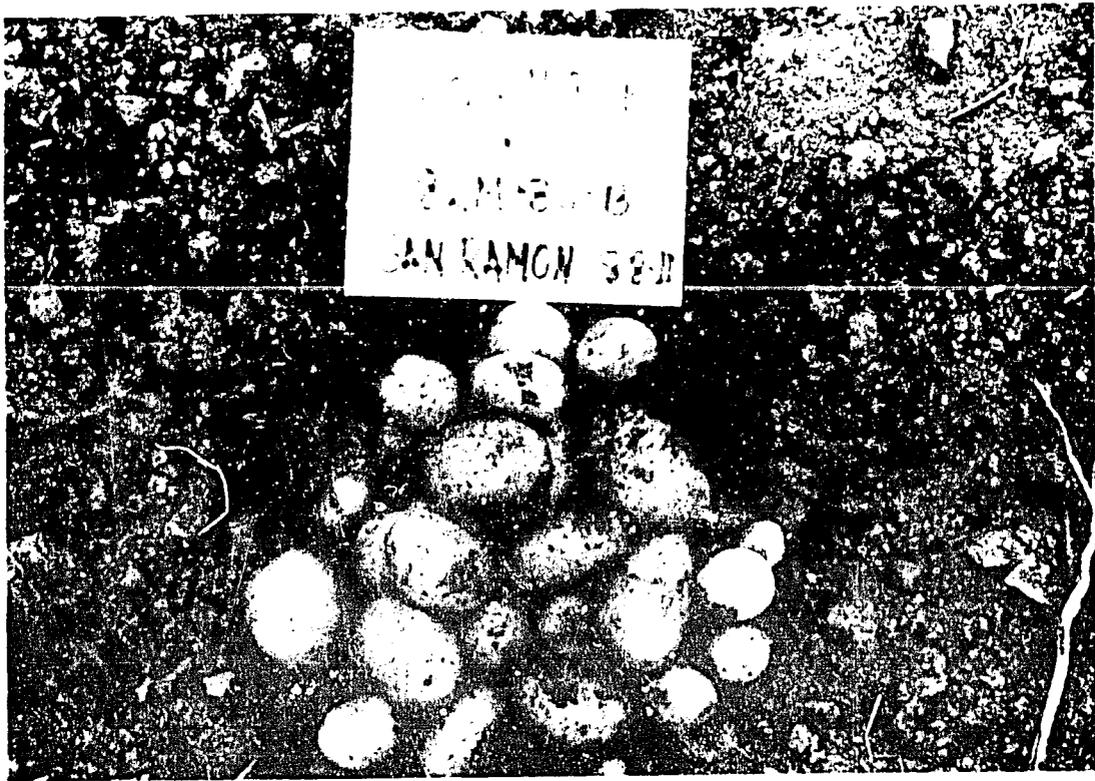
resultados muestran el gran valor de estos clones 2x no solamente para la transmisión de la resistencia sino también por características agronómicas, como rendimiento.

c) **UTILIZACION DE PROGENITORES TETRAPLOIDES:** Es el enfoque más utilizado actualmente en la producción de papa a partir de semilla. A pesar de que el proceso meiótico produce gametos heterogéneos, existen progenies tetraploides de cruzamientos 4x-4x, que producen una aceptable uniformidad de progenie y altos rendimientos, especialmente si los clones son de una amplia base genética (17).

Los trabajos realizados por el CIP (30) en el nivel tetraploide han estado orientados a determinar:

- 1) el cultivar más sobresaliente para semilla a partir del material de mejoramiento existente;
- 2) el tipo óptimo de cultivar para propagación por semilla: F1, variedad sintética, polinización libre (PL), multilíneas, etc.; y
- 3) el método óptimo para producir cultivares mejorados, así como la identificación de progenitores tetraploides para el desarrollo de una población de semilla.

Para ello, inicialmente se han evaluado numerosas progenies en diferentes ensayos conducidos en distintas localidades que han involucrado diversos tipos de apareamiento (híbridos, sintéticos y PL), los cuales han permitido la identificación de progenies y progenitores para ser utilizados en la producción de papa mediante semilla, así como para estimar el tipo de acción génica involucrada y el método de mejoramiento que debe utilizarse para los atributos deseados. La evaluación de progenies de clones



Rendimiento de una progenie proveniente del cruzamiento entre líneas parentales tetraploides, para semilla sexual.

seleccionados incluye el estudio de las siguientes características: a) germinación, b) vigor, forma y uniformidad de planta, c) precocidad, d) color, forma y uniformidad de tubérculo, y e) evaluación de las progenies por resistencia a enfermedades e insectos.

TRABAJOS REALIZADOS

Thompson *et al.* (31) trabajando con *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* (*neotuberosum*) encontraron efectos no aditivos para el rendimiento de tubérculo a pesar de que fueron altos los estimados de heredabilidad para número y tamaño de tubérculo. Estos resultados indicaron que el rendimiento puede ser incrementado mediante la selección, utilizando la varianza aditiva para los componentes, especialmente tamaño de tubérculo. Los estimados de heredabilidad para uniformidad de tubérculo fueron bajos.

Thompson y Mendoza (32) observaron en una población heterogénea de papa que las medias para germinación total y supervivencia al trasplante fueron altas y por ello no se encontró variabilidad genética; en consecuencia sugieren que estas características podrían no ser incluidas en un programa de mejoramiento con la población en referencia. Kidane *et al.* (17) afirman que las familias de semilla deben producir plántulas vigorosas y de rápido desarrollo y recuperación al estrés debido al trasplante. Thompson y Mendoza (32) encontraron que la variancia aditiva y la heredabilidad fueron altas para la producción de semilla, y estos atributos están positivamente correlacionadas con el rendimiento en tubérculos. Para uniformidad de tamaño de tubérculo fue más importante la variancia no aditiva. Para los otros componentes de uniformidad del tubérculo (color y forma) los estimados de heredabilidad fueron altos. Estos resultados indicaron que el índice de selección debería ser efectivo para el mejoramiento del rendimiento y la uniformidad de tubérculo.

Thompson (30) encontró que la variancia aditiva y no aditiva para el rendimiento de tubérculos y otras características están presentes en una población de base amplia, sugiriendo que un procedimiento de mejoramiento

como la Selección Recurrente Recíproca sería ideal. Como unidad de selección fueron empleadas las familias de hermanos completos, aunque al ser alta la variancia aditiva para muchas características, el uso de individuos como unidad de selección debería ser efectivo.

Golmirzaie y Mendoza (8) encontraron que la heredabilidad para vigor, rendimiento de tubérculos, uniformidad de tubérculos y forma de tubérculos fue alta, y señalaron que los ciclos de selección recurrente no sólo no reducen la variabilidad genética sino que además presentan invariablemente ganancia adicional para estas características.

La identificación de clones que puedan transmitir sus características deseadas a sus progenies en diferentes combinaciones es de importancia extrema en el mejoramiento de papa para semilla. La selección de líneas progenitoras para su utilización en producción de papa a partir de semilla se realiza en el CIP conforme al esquema mostrado en la Figura 6. Mendoza (24) indica que la identificación de progenitores superiores será función de su Habilidad Combinatoria General (HCG) para producir alto rendimiento de tubérculos y progenies uniformes. Como resultado de numerosos datos experimentales se identificó un número de progenitores (24) para producir progenies para su utilización en producción de semilla. Entre los mejores están: LT-7, 378015.13, 378015.16, Atzimba, Katahdin, 7XY.1, LT-8, LT-9, Serrana, Atlantic, Maine-28, CFK-69.1, y C83.119. Asimismo, destacan por su HCG para rendimiento de tubérculo DTO-28, R-128.6 y 377904.10, se debe realizar una cuidadosa selección del progenitor femenino, tales como Atzimba y Katahdin para obtener uniformidad de apariencia de los tubérculos.

Figura 6. Selección de líneas progenitoras para su utilización en semilla.

- A. Selección de clones de diferentes fuentes.
 - B. Evaluación de clones seleccionados por características agronómicas.
 - 1. Tipo de planta
 - 2. Precocidad
 - 3. Color, forma y tamaño de tubérculo.
 - C. Evaluación de clones seleccionados por características de la semilla. (Ver apéndice.)
 - 1. Iniciación de la floración
 - 2. Intensidad de la floración
 - 3. Duración de la floración
 - 4. Número de flores/inflorescencia
 - 5. Longitud del estilo
 - 6. Tipo de antera
 - 7. Atracción de abejas por las flores
 - 8. Producción de polen
 - 9. Fructificación
 - 10. No. semillas/fruto.
 - D. Evaluación y descarte de clones por resistencia a plagas y enfermedades.
-

Golmirzaie y Mendoza (8), destacan la necesidad de evaluar clones por rendimiento de tubérculo y vigor en varias localidades antes de su recomendación como posibles progenitores de semilla. Igualmente Kidane *et al.* (18) observaron una significativa interacción familia x ambiente para rendimiento de tubérculo, sugiriendo que las variedades locales deberían ser

usadas como progenitores de familias de semilla para áreas específicas. Es así como en 1985, el CIP comenzó sus Ensayos Internacionales de Semilla en seis países: Egipto, Túnez, Brasil, Ruanda, Filipinas y Perú. Varias progenies como Serrana x LT-7, Atzimba x 7XY.1 y C83.551 x LT-7 fueron estables en rendimiento y atributos de tubérculo (14). Cada año se harán ensayos similares para permitir a los programas nacionales seleccionar in situ progenies adaptadas a condiciones locales.

TIPO DE CULTIVAR PARA SU PROPAGACION POR SEMILLA

Las progenies de policruzamientos, multilíneas y cruzamientos individuales dieron un rendimiento total más elevado que las progenies de polinización libre (PL) y de autofecundación (25). Este resultado, en combinación con la mayor uniformidad lograda en cruzamientos simples, ha conducido a la decisión de dar énfasis a los cruzamientos simples para evaluaciones futuras en los ensayos regionales del CIP (5).

A pesar de que los híbridos son superiores en rendimiento a las progenies PL (17, 18, 19, 20), esporádicamente son encontradas progenies PL con buenos rendimientos. Más aún, el costo de la semilla de PL es significativamente más bajo que el de la semilla híbrida.

Las progenies de PL son endocriadas (17); por consiguiente, el bajo rendimiento de progenies de PL de clones tetraploides es probablemente debido a la reducción de las interacciones. Atlin (3) indica que en la primera generación de PL esta endocria resulta por autofecundación y en generaciones subsiguientes por autofecundación y apareamiento entre individuos relacionados (parientes).



Progenitor (masculino o femenino) para semilla sexual. Sus progenies son de alto rendimiento y uniformes.

Al comparar diferentes generaciones avanzadas de PL no hubo diferencias marcadas en rendimiento de tubérculos (6, 17). Una posible explicación de estos resultados es que cada planta usada como progenitor de semillas para una nueva generación puede ser la más heterocigota de la progenie endocriada, o ser producto de la polinización cruzada (17). Atlin (4) señala que los individuos endocriados son probablemente mucho menos viables y fértiles que los individuos resultantes de polinizaciones cruzadas. Los progenitores endocriados tienen menos contribución al "pul" de gametos masculinos en una población mixta. Siendo la polinización de papa

realizada por el viento y por insectos vectores (especialmente del género *Bombus*), los individuos endocriados en presencia de insectos vectores pueden tener una frecuencia alta de polinización cruzada con respecto a los híbridos (4). Al comparar las progenies de PL avanzadas (PL2 y PL3) con respecto a las de PL1 se encontró, en muchos casos, que en las progenies de PL2 y PL3 las características cualitativas y cuantitativas fueron mejores que en las de PL1 (14). Esto sugiere que es posible remover el efecto de la depresión endogámica expresada en vigor de planta y rendimiento de tubérculo, mediante una apropiada selección del material genético.

La selección temprana por vigor de plántulas en el comportamiento de progenies de PL fue muy efectiva en experimentos conducidos por el CIP en San Ramón, Huancayo y La Molina (9, 14). Semillas de PL de 10 clones fueron utilizadas en estos experimentos para la selección temprana de plántulas. Dentro de cada lote de semilla de PL fueron aplicados niveles de selección de 80%, 40%, 26%, 20% y 16%. Estos resultados (Tabla 7) mostraron claramente que incrementando el número de semillas de progenies de PL en el vivero y seleccionando las plántulas más vigorosas para el trasplante al campo, se logra un incremento significativo tanto en rendimiento como en otras características.

Tabla 7. Comparación de 10 familias de polinización libre (PL) por el efecto de la selección temprana. (Huancayo y San Ramón, 1985.)

Tamaño de la población (no. semillas)	% plántulas eliminadas	Superv. a la cosecha	Rdto./ parcela (kg)	Rdto./ planta (g)	No. bayas/planta
150	20	18 d	5 158 d	673 c	29 b
300	60	21 c	5 760 d	700 b	28 b
450	73	22 bc	6 660 c	726 b	25 b
600	80	23 ab	8 136 b	792 a	41 a
750	84	24 a	9 481 a	816 a	51 a

Fuente: Golmirzaie y Mendoza (9).

Medias seguidas de la misma letra no son significativamente distintas ($P > 0.05$) de acuerdo a la prueba de Duncan.



Progenies de semilla sexual en un campo, en San Ramón (clima tropical húmedo), Perú.

Estos resultados sugieren un método simple y económico para la producción de papa utilizando semilla, que es el uso de variedades sintéticas de PL (4, 17). Se define que una variedad es "sintética" si es derivada mediante la polinización natural de un pequeño número de progenitores seleccionados. El agricultor dispondría de una mezcla de semillas de PL de progenitores no relacionados, con alta fertilidad masculina, y adaptados (17). Este enfoque incrementaría la oportunidad de polinización cruzada en comparación con la semilla de PL de un solo clon.

El comportamiento de la variedad sintética depende de la tasa de autofecundación y del número de progenitores en la población inicial. Golmirzaie (11) encontró que la población basada en dos progenitores responde lo mismo que la población con cuatro progenitores para características tanto de reproducción como agronómicas (Tabla 8).

Tabla 8. Comportamiento de la población sintética basada en 2 y 4 progenitores. (San Ramón, 1985.)

Población	Floración (según escala)	No. bayas/ parcela	Peso bayas (kg/parcela)	Peso (g/planta)
1	2	38	148	253
2	4	51	195	346
3	5	256	1 220	326
4	2	88	393	326
5	4	110	549	474
6	6	649	3 238	589
7	6	648	3 269	588
Promedio	4	203	1 287	415

Fuente: Golmirzaie (11).

1,2,3,4,5 y 6 consisten de 2 progenitores; 7 consiste de 4.

Golmirzaie (11) estudió el tipo de población sintética: (natural o controlada) y determinó que las poblaciones que utilizan dos progenitores en los tipos naturales o controlados se comportan igual o mejor que las poblaciones de cuatro o más progenitores (Tablas 9 y 10).

Por lo tanto, seleccionando líneas progenitoras apropiadas es posible obtener un alto comportamiento de semilla en poblaciones sintéticas naturalmente producidas con solamente dos progenitores.

Tabla 9. Comportamiento de diferentes combinaciones de progenitores en poblaciones sintéticas naturales para características reproductivas.

Población	Total		Promedio	
	No. bayas	Peso bayas (g)	No. bayas	Peso bayas (g)
1	613	3 138	41	209
2	95	446	48	223
3	126	600	126	600

Fuente: Golmirzaie (11).

1,2,3 consisten de 2, 4 y 6 progenitores respectivamente.

Tabla 10. Comportamiento de poblaciones sintéticas naturales y controladas basadas en 2, 4 y 6 progenitores (La Violina y San Ramón, 1986.)

Poblac.	No. plantas cosecha		No. tuberc./planta		Rdto. Total g/pl.	
	Natural	Control.	Natural	Control.	Natural	Control.
1	19	24	11	12	231	322
2	21	25	11	11	277	308
3	19	26	10	12	234	343

Fuente: Golmirzaie (11).

1,2, y 3 consisten de 2, 4 y 6 progenitores respectivamente.

CONCLUSIONES

Como se ha podido observar, la naturaleza autotetraploide de la papa, hace de ella una especie difícil de manejar cuando se propaga sexualmente. Los esquemas de mejoramiento genético propuestos hasta aquí, apuntan hacia dos factores importantes: alto rendimiento y aceptable uniformidad de tubérculos.

No es posible aplicar con éxito el esquema de la endocria debido a que en las progenies permanece cierto grado de consanguinidad de los progenitores, la cual se traduce en un bajo rendimiento y una pobre estabilidad del comportamiento de las progenies obtenidas bajo este esquema. De otro lado, el uso de los gametos no reducidos ($2n$) en el esquema $4x-2x$, constituye una estrategia que ha mostrado significativos resultados, pues los progenitores ($2x$) transmiten resistencias a plagas y enfermedades, así como también caracteres agronómicos importantes, a sus progenies obtenidas por propagación sexual. Sin embargo, el esquema de apareamiento entre progenitores tetraploides ($4x-4x$) con buena Habilidad Combinatoria General (HCG), es el más utilizado hasta ahora. Los resultados (8, 14, 24), muestran la factibilidad de trabajar exitosamente dentro de esta estrategia.

El tipo de pro genie, (híbrida, de polinización libre, o sintética) es un elemento importante en el propósito de desarrollar el sistema de producción del cultivo de la papa mediante su semilla sexual. Los resultados dan ventaja a las progenies híbridas (17, 18, 19, 20), pero también hay resultados favorables con progenies sintéticas (11) y de polinización libre (14). Estas últimas son de gran importancia, pues debido a su menor costo de producción, estarían al alcance de los agricultores más pobres.

Por consiguiente, es posible afirmar que la tecnología de producción del cultivo de la papa mediante su semilla sexual, es factible de llevar a cabo exitosamente, al nivel comercial. Las investigaciones fisiológicas, agronómicas y fitosanitarias, así como las estrategias en la producción de la semilla, permitirán poner en práctica este sistema con resultados favorables.

REFERENCIAS

1. ACCATINO, P.; MALAGAMBA, P. 1982. Potato Production from True Seed. International Potato Center. Lima Perú. 20 p.
2. AMOROS, W.R.; MENDOZA, H.A. 1979. Relationship between Heterozygosity and Yield in Autotetraploid Potatoes. Amer. Pot. J. 56:455.
3. ATLIN, G. 1983. Inbreeding in TPS progenies: Implications for Breeding and Seed Production Strategy. In: Report from Planning Conference on Present and Future Strategies for Potato Breeding and Improvement. CIP, Lima. pp. 71-86.
4. ATLIN, G. 1984. Farmer Maintenance of TPS varieties. In: Report of Planning Conference of Innovative Methods for Propagating Potatoes. CIP, Lima. pp. 39-62.

5. CENTRO INTERNACIONAL DE LA PAPA. 1982. Informe Anual CIP, 1981. CIP, Lima. p. 10.
6. CENTRO INTERNACIONAL DE LA PAPA. 1987. CIP Annual Report, 1986/7. CIP, Lima. pp. 23-33.
7. FALCONER, D.S. 1981. Introduction to Quantitative Genetics. 2nd Ed. Logman, N.Y. 340 p.
8. GOLMIRZAIE, A.M.; MENDOZA, H.A. 1985. Identification of Parental Lines for Development of TPS population. Amer. Pot. J. 62: 427-428.
9. GOLMIRZAIE, A.M.; MENDOZA, H.A. 1986. Effect of early selection for seedling vigor on open-pollinated true potato seed. Amer. Potato J. 63:426 (abst.)
10. GOLMIRZAIE, A.M., BRETSCHEIDER, K.; ORTIZ, R. 1987. Inbreeding effect on the production and agronomical characters on different true potato seed generations. en EAPR Abstracts of Conference Papers and Posters. Aalborg, Denmark 26 July- 31 July, 1987. pp. 294-295.
11. GOLMIRZAIE, A.M. 1987. Performance of TPS synthetic populations. American Potato J. 64:440 (Abst.).
12. HERMUNSTAD, S.; PELOQUIN, S.J. 1985. Germplasm enhancement with potato haploids. J. Heredity 76:463-467.
13. HOWARD, H.W. 1970. Genetics of the Potato. Springer Verlag N.Y.

14. INTERNATIONAL POTATO CENTER. 1986. Annual Report CIP, 1985. CIP, Lima. pp. 41-43.
15. IWANAGA, M. 1983. Ploidy level Manipulations Approach: Development of diploid population with specific resistances and FDR $2n$ pollen production. In: Report of Planning Conference on Present and Future Strategies for Potato Breeding and Improvement. CIP, Lima. pp. 57-70.
16. JACKSON, M.T.; TAYLOR, L.; THOMPSON, A.J. 1984. Inbreeding and TPS production. In: Report of Planning Conference on Innovative Methods for Propagating Potatoes. CIP. pp. 169-179.
17. KIDANE-MARIAM, H.M.; ARNDT, G.G.; MACASO-KHWAJA, A.C.; PELOQUIN, S.J. 1984. Hybrid vs. OP TPS families pp. 25-37. In: Report of Planning Conference on Innovative Methods in Propagating Potatoes. CIP, Lima. pp. 25-37.
18. KIDANE-MARIAM, H.M.; MENDOZA, H.A.; WISSAR, R.O. 1985. Performance of True Seed Families derived from intermating tetraploid parental lines. Amer. Pot. J. 62: 643-652.
19. KIDANE-MARIAM, H.M.; ARNDT, G.G.; MACASO-KHWAJA, A.C.; PELOQUIN, S.J. 1985. Comparison between $4x-2x$ hybrids and OP True Potato Seed families. Pot. Res. 28: 35-42.

20. MACASO-KHWAJA, A.C.; PELOQUIN, S.J. 1983. Tuber Yield of Families from OP and Hybrids TPS. *Amer. Pot. J.* 60:645-652.
21. MENDOZA, H.A.; HAYNES, F.L. 1974. Genetic Basis of Heterosis for Yield in autotetraploid potatoes. *Theor. Appl. Genet.* 45: 21-25.
22. MENDOZA, H.A. 1979. Breeding Research at CIP. Philosophy and Methodology for the Utilization of Available Genetic Resources. CIP, Lima. (páginas).
23. MENDOZA, H.A. 1979. Preliminary Results on Yield and Uniformity of Potatoes Grown from True Seed. In: Report of Planning Conference on the Production of Potato from True Seed. CIP, Lima. pp. 156-162.
24. MENDOZA, H.A. 1983. Selection of Uniform Progenies to use TPS in commercial potato production. In: Report of Planning Conference on Present and Future Strategies for Potato Breeding and Improvement. CIP, Lima. pp. 87-98.
25. MENDOZA, H.A. 1984. Selection of Uniform Progenies to use in Commercial potato production. In: Report of Planning Conference on Innovative Methods for Propagating Potatoes. CIP, Lima. pp. 5-15.

26. ORTIZ, R.; IWANAGA, M. 1986. Manipulación de niveles de ploidia en papa: Evaluación agronómica de progenies tetraploides derivadas de cruzamientos $4x-2x$. en Libro de Resúmenes del 1er. Congreso Peruano de Genética. Lima, Diciembre 1986. p. 15.
27. PELOQUIN, S.J. 1979. Breeding Method for Achieving Phenotypic Uniformity. en Report of Planning Conference on The production of the Potato From True Seed. CIP, Lima. pp. 151-155.
28. PELOQUIN, S.J.; ARNDT, G.G.; KIDANE-MARIAM, H.M. 1984. Utilization of Ploidy Manipulations in Breeding For TPS. In: Report of Planning Conference on Innovative Methods for Propagating Potatoes. CIP, Lima. pp. 17-23.24.
29. RUEDA, J.L. 1983. Breeding Methods for production of Potatoes from True Potato Seed. M.S. Thesis. Wisconsin University.
30. THOMPSON, P.G. 1980. Breeding for Adaptation to TPS Propagation. In: Report of Planning Conference Utilization of Genetic Resources III. CIP, Lima. pp. 149-167.
31. 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. Amer. Pot. J. 60: 393-401.

32. THOMPSON, P.G.; MENDOZA, H.A. 1984. Genetic Variance Estimates in an Heterogenous Potato Population propagated from true seed. Amer. Pot. J. 61:697-702.
33. VEILLEUX, R. E.; RELF, P.D.. 1983. Seed Propagated Potatoes 4x-2x vs. Explorer. Amer. Pot. J. 60: 790-792.

APENDICE

INSTRUCCIONES Y FORMATO PARA OBTENER INFORMACION SOBRE PADRES POTENCIALES Y PROGENIES DE SEMILLA (SEXUAL)

Este programa está establecido para recopilar información en una computadora. Por favor, siga fielmente las instrucciones. En escalas del 1 al 9, pueden utilizarse números pares intermedios, como grados intermedios. Por ejemplo, si la intensidad de la floración es más que moderada, pero menos que abundante, marque 6. Los datos climatológicos y las latitudes son tan esenciales como lo son la fecha de siembra (FS) y la fecha de iniciación de la floración (FIF), si vamos a identificar lugares donde un cultivar produce suficientes flores para la producción de semilla. La información climatológica deberá cubrir desde la fecha de siembra hasta cuando la planta empieza a envejecer, e incluir registros de las heladas, los vientos, etc., que influyen en la floración y en la producción de semilla.

1. Lugar y latitud _____
 2. Año _____
 3. Temperatura media máxima _____
 4. Temperatura media mínima _____
 5. Precipitación en mm _____
 6. Otra información climatológica pertinente _____
- _____
- _____

- Columna 1 Bloque/Surco
- Columna 2 Nombre del Clon o la Progenie
- Columna 3 Fecha de siembra (FS) (día/mes)
- Columna 4 Fecha de iniciación de la floración (FIF) (cuando abre la primera flor, día/mes)
- Columna 5 Intensidad de la floración (tomada 10 días después de la FIF)
 0. Ausencia de botones 5. Floración moderada
 1. Botones abortados 7. Floración abundante
 3. Floración escasa 9. Floración muy abundante
- Columna 6 Duración de la floración (días después de FIF)
 1. Muy corta 5 días
 3. Corta 5 a 10 días
 5. Media 10 a 20 días
 7. Larga 20 a 30 días
 9. Muy larga 30 a 40 días
- Columna 7 Número de flores por inflorescencia (10 días después de FIF)
 1. Una sola 5. Varias (6-20)
 3. Pocas (2-5) 7. Muchas (más de 20)
- Columna 8 Longitud del estilo
 1. Más corto que la columna estaminal y en forma de S
 2. Más corto que la columna estaminal y derecho
 3. Igual a la columna estaminal
 4. Ligeramente más largo que la columna estaminal
 5. Más largo que la columna estaminal
 7. Mucho más largo que la columna estaminal
- Columna 9 Tipo de antera
 1. Anteras distorsionadas
 2. Anteras normales
- Columna 10 ¿Las flores atraen abejas?
 1. No
 2. Sí
- Columna 11 Producción de polen
 0. Nada 3. Promedio
 1. Poco 5. Abundante
- Columna 12 Número de frutos de polinización libre logrados (por planta)
 0. Ninguno (0)
 3. Pocos (1-5)
 5. Varios (6-15)
 7. Muchos (16-50)
 9. Abundantes (más de 50)
- Columna 13 Número de semillas de polinización libre logradas (por baya)
 0. Ninguna (0)
 3. Pocas (1-50)
 5. Varias (50-100)
 7. Muchas (100-200)
 9. Abundantes (más de 200)
- Columna 14 Comentarios
 Anote las enfermedades, el tamaño de tubérculo, la edad fisiológica de los tubérculos, u otros factores que puedan afectar la floración o la formación de la semilla. Si se efectúan pruebas de germinación de polen, anote los resultados, como porcentaje, en esta columna.

