

## 14. Importancia de los parámetros genéticos en papa



DOI: <https://doi.org/10.52501/cc.299.14>

CLAUDIA SAAVEDRA GUEVARA\*

DELFINA DE JESÚS PÉREZ LÓPEZ\*\*§

DORA MARÍA SANGERMAN-JARQUÍN\*\*\*

ANDRÉS GONZÁLEZ HUERTA\*\*\*\*

JOSÉ RAMÓN PASCUAL FRANCO MARTÍNEZ\*\*\*\*\*

LAURA STEPHANIE FLORES CARRERA\*\*\*\*\*

### Resumen

La hibridación es un proceso de mejoramiento genético para generar variedades con mayor potencial de rendimiento en el cultivo de la papa y el éxito depende de la elección de los progenitores mediante la estimación de parámetros genéticos como la heterosis (heterosis media, heterobeltiosis y heterobeltiosis específica), la heredabilidad (en sentido amplio y estrecho), la aptitud combinatoria (general y específica), y la respuesta a la selección entre otros, en este artículo se habla de cada uno, estableciendo las fórmulas para su determinación y algunos ejemplos de cómo se han utilizado en los últimos 70 años en este cultivo. Los parámetros más utilizados son la aptitud combinatoria general y específica debido a que ambos permiten

---

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

\* Doctora en Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales. Profesora de Asignatura de la Universidad Autónoma del Estado de México. ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5519-6125>

\*\* Doctora en Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales. Profesora de tiempo completo de la Universidad Autónoma del Estado de México. ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1621-5690>

\*\*\* Doctora en Ciencias. Editora en jefa de la *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Campo Experimental Valle de México. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9658-1182>

\*\*\*\* Doctor en Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales por la Universidad Autónoma del Estado de México. ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6055-7597>

\*\*\*\*\* Doctor en Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales por la Universidad Autónoma del Estado de México. ORCID: <https://orcid.org/0009-0002-2139-6203>

\*\*\*\*\* Doctora en Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales por la Universidad Autónoma del Estado de México. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8518-9636>

establecer el tipo de acción génica que está presente en el carácter evaluado, con la finalidad de establecer los criterios a seguir en el programa de mejoramiento y para hacer predicciones sobre el comportamiento de las cruzas tanto muestreadas como no muestreadas.

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

## Introducción

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

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

Los parámetros genéticos son la varianza genética aditiva ( $\sigma^2_A$ ), la varianza de dominancia ( $\sigma^2_D$ ), la varianza epistática ( $\sigma^2_I$ ), el grado promedio de dominancia ( $\sigma^2_D / \sigma^2_A$ ), la interacción genotipo por ambiente ( $G \times A$ ), la correlación genotípica entre variables cuantitativas, la heredabilidad (Dudley y Moll, 1969), los coeficientes de variación genotípica y aditiva, la respuesta a la selección, la aptitud combinatoria general y específica y la heterosis. La información proveniente de los componentes de varianza genética y heredabilidad son esenciales para hacer inferencias sobre la

respuesta a la selección (Nduwumuremyi et al., 2013; Fasahat et al., 2016; Awata et al., 2018).

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

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

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

## Parámetros genéticos

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

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

La papa cultivada tetraploide, *Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*, frecuentemente presenta alta heterocigocidad y la acción génica no aditiva es importante en muchas características de importancia económica, pero presenta una base genética estrecha (Tai, 1976; Dehdar et al., 2020). Los primeros trabajos realizados por selección para adaptación de clones y la pandemia ocasionada por tizón tardío en el siglo XIX generó una dismi-

nución en la variabilidad genética del germoplasma existente, lo que evidenció, aún la base genética estrecha que hay en esta especie. Posteriormente se incorporaron genes del grupo andígena, pero los clones obtenidos no estaban adaptados a fotoperiodo largo y no presentaban buena calidad.

En 1959, Simmonds inició un experimento en selección en masa para crear el grupo *tuberosum* mediante selección de clones del grupo andígena, logrando una adaptación a días largos; otros trabajos similares con el mismo propósito fueron hechos por Plaisted et al. (1962). A partir de esto se inició la formación de híbridos de *tuberosum* por andígena; se han generado cruces diploides ( $2x - 2x$ ) (Rowe 1969; Mendiburu y Peloquin, 1971), tetraploides ( $4x - 4x$ ) (Mendoza y Haynes, 1974) y tetraploides con diploides ( $4x - 2x$ ) (Rowe, 1969). Rowe reportó que las familias tetraploides superaron en rendimiento a las familias diploides. Pocos estudios se han realizados a nivel tetraploide, ya que las papas sufren depresión endogámica, esto reduce el rendimiento. También hay heterosis al utilizar padres con características superiores contrastantes ya que es una especie altamente heterocigótica y las interacciones intra e inter *locus* son importantes para incrementar el potencial del rendimiento: incrementando la heterocigocidad se incrementa la heterosis (Mendoza y Haynes, 1974).

## Heterosis

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

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

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

$P_1 =$  promedio del progenitor 1,  $P_2 =$  promedio del progenitor 2

$Heterobeltosis = \left[ \frac{F_1 - Mp}{Mp} \right] \times 100$ , donde:  $MP =$  promedio del mejor  
progenitor

$Heterosis \acute{u}til = \left[ \frac{F_1 - MVC}{MVC} \right] \times 100$ , donde:  $MVC =$  variedad comercial  
más usada en la región

Tarn y Tai (1977) generaron híbridos con los grupos tuberosum (*T*) y andígena (*A*) en apareamiento *TT*, *AA*, *TA*, y *AT*; *TA* y *AT* superaron a *TT* en rendimiento y la heterosis media fue de 21.4%. Estos valores fueron contrastantes a los obtenidos por Glendinning (1969) (13%) y lo reportado por Cubillos y Plaisted (1976) (15%). Gopal et al. (2000) cruzaron *TA* y obtuvieron progenies más vigorosas, de mayor rendimiento y diámetro de tubérculo y también se incrementó, mayor heterosis y heterobeltiosis. Andrade et al. (2016) estimaron la heterosis para resistencia a *P. infestans* en 15 cruza mediante el área bajo la curva del progreso de la enfermedad (AUDPC) y reportaron una heterosis negativa significativa por lo que hubo resistencia al tizón tardío. Manivel et al. (2010) reportaron heterosis media negativa para rendimiento de tubérculo (-2.89) y peso promedio de tubérculos (-23.50) y heterosis positiva para número de tubérculos (27.80%) y materia seca (0.59%). Los efectos heteróticos negativos debido a la depresión endogámica en rendimiento de tubérculo y otros caracteres son comunes dentro del grupo tuberosum.

### **Aptitud Combinatoria General (ACG) y Específica (ACE)**

Sprague y Tatum (1942) introdujeron los conceptos de aptitud combinatoria general (ACG) y aptitud combinatoria específica (ACE) para distinguir

entre el desempeño promedio de los padres en las cruzas y la desviación causada con relación a las cruzas individuales (Bradshaw y Mackay, 1994).

Frecuentemente los padres son elegidos debido a su comportamiento *per se* pero teóricamente no es seguro en cultivos que se multiplican clonalmente, como la papa, la cual es altamente heterocigota y presenta niveles de ploidía por lo que la segregación genética es altamente impredecible. Para estimar la aptitud combinatoria ( $AC$ ) se recomienda utilizar a la craza de prueba (aunque es laboriosa y requiere de tiempo) así como una reducción en el nivel poliploide (Gopal et al., 2008). En papas tetraploides se recomienda el cruzamiento entre probadores sobresalientes para determinar cuál produce progenie deseable con mayor frecuencia; este método reduce el número de cruzamientos requeridos para estimar la  $ACG$ . El análisis línea por probador usado por Plaisted et al. (1962) y Gopal et al. (2008) sigue un patrón muy al que genera el diseño II de Carolina del Norte. Con este se pueden seleccionar los mejores progenitores para iniciar el proceso de cruzamientos por medio de los diseños de apareamiento (Gopal, 2015); también se ha usado método 3 de Griffing en papas (Vesali et al., 2020); otra técnica usada son las policruzas generadas con 6 o 7 líneas o variedades. Sin embargo, la divergencia genética basada en caracteres morfológicos es un parámetro indirecto de efectividad moderada en la selección de padres para producir progenies de mayor rendimiento y heterosis, y este es el que ha tenido más éxito en la práctica (Gopal y Minocha, 1997).

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

cero incluye todas las cruzas directas y recíprocas, y el cuarto a todas las cruzas directas.

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

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

Donde:  $x_{ijk}$  es el valor observado en la craza entre los padres  $i, j$ ;  $\mu$  es la media poblacional;  $g_i, g_j$  es el efecto de *ACG* originado por los padres  $i, j$ ;  $s_{ij}$  es la *ACE* de la craza originada con los padres  $i, j$ ;  $b_k$  es el efecto causado por el  $k$ ésimo bloque;  $e_{ijk}$  es el error experimental o residual del modelo.

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

Sandford (1960) encontró que la aptitud combinatoria específica (*ACE*) fue dos veces más grande que la aptitud combinatoria general (*ACG*). Plaisted et al. (1962) determinaron que la aptitud combinatoria específica (*ACE*) fue cuatro veces más grande que la *ACG* en rendimiento de tubérculo. Resultados similares se observaron en Killick y Malcolmson (1973) quienes estudiaron la resistencia al tizón tardío y encontraron que los efectos de *ACE* fueron superiores a los de la *ACG*; Tai (1976) y Terres et al. (2017) reportaron que la *ACG* para peso promedio del tubérculo, gravedad específica, así como la comercialización fueron altamente significativos. En *ACE* lo fue en rendimiento total y para mercado, así como el número total de tubérculos. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Killick (1977) quien concluyó la *ACE* fue altamente significativa para rendimiento (Vesali et al., 2020), número de tubérculos, peso promedio del tubérculo, porcentaje de agrietamiento de tubérculo, textura, ennegrecimiento y gravedad específica. Dehdar et al. (2020) y Terres et al. (2017) reportaron valores significativos

para ACG en la forma, puntiagudez, cutícula y tamaño del tubérculo, así como en longitud del estolón y tubérculos por planta.

Bradshaw et al. (1995), Muhinyuza et al. (2016) Hirut et al. (2017), Gastelo et al. (2019) y Namugga et al. (2020) reportaron que la acción genética aditiva fue predominante sobre la no aditiva en rendimiento y resistencia a tizón tardío, lo que permitirá el uso de alguna técnica de selección. Manivel et al. (2010) encontraron que las varianzas de ACG y ACE fueron igualmente importantes en rendimiento de tubérculo, tubérculos por planta, peso promedio de los tubérculos y materia seca, este último uno de los caracteres más importantes para calidad industrial (Tai, 1976; Killick, 1977). Muhumuza et al. (2020) reportaron que en materia seca los efectos genéticos aditivos (ACG) fueron más importantes.

## Componentes de varianza y heredabilidad

Los componentes fundamentales de la variación en la descripción mendeliana de una variable cuantitativa fueron introducidos por Fisher en 1918, al establecer que  $\text{varianza fenotípica} = \sigma_G^2 + \sigma_E^2 + \sigma_{IGE}^2$ , donde de la:  $\sigma_G^2$  = varianza genética;  $\sigma_E^2$  = varianza ambiental;  $\sigma_{IGE}^2$  = varianza de la interacción genotipo ambiente.

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

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

La heredabilidad, como fue definida por Lush (1948), se divide en dos tipos: en sentido amplio ( $H^2$ ), que es la porción de la varianza genética total

con relación a la varianza fenotípica ( $\sigma_G^2/\sigma_F^2$ ) y se expresa en porcentaje, y en sentido estricto ( $H^2$ ) se define como la proporción de las varianzas genética aditiva sobre la fenotípica ( $\sigma_A^2/\sigma_F^2$ ) (Nyquist, 1991).

La heredabilidad en sentido amplio, también conocida como el grado de determinación genética, expresa la proporción en la cual los fenotipos de los individuos están determinados por sus genotipos, es decir, es la proporción de la varianza fenotípica explicada por factores genéticos (Falconer y Mackay, 1986) y está relacionada con la respuesta a la selección entre individuos o familias. Estos estimadores pueden variar, dependiendo del diseño experimental y de la unidad de selección, entre otros.

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

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

Donde:  $E(CM_v)$  es el valor esperado del cuadrado medio entre variedades;  $E(CM_e)$  es el valor esperado de los cuadrados medios del error experimental.

$$\begin{aligned} \text{Además } \sigma_g^2 &= (CM_v - CM_e)/r \quad \sigma_e^2 = CM_e \\ \sigma_f^2 &= (\sigma_g^2 + \sigma_e^2)/r \\ (H^2) &= (\sigma_g^2)/(\sigma_f^2) \cdot 100 \end{aligned}$$

Los componentes de varianza se evalúan en términos de respuesta a la selección, pero el empleo del método de momentos, calculado con funciones lineales de estos componentes permite calcular variabilidad genética ( $H^2$ ) (Holland et al., 2003). Pérez et al. (2007) observaron que la heredabilidad varió de 61.8 a 95.8% en cada localidad en altura de planta, número de tallos por planta, número y peso de tubérculo por planta, y diámetro y longitud de tubérculo, pero en el análisis combinado se observó que en general la varianza de la IGA fue mayor que la varianza genética o del error, por lo que los valores de  $H^2$  variaron entre 3.7 y 67.7%; esto indica que la varianza de la IGA reducirá la respuesta a la selección. Thompson et al.

(1983) estimaron valores de  $H^2$  entre 61 y 64% para número de tubérculos y para rendimiento; Javier et al. (1974) observaron valores de  $H^2$  entre 92.9 a 95.5% para número de tallos, número y peso de tubérculos. Namugga et al. (2018) encontrando que  $H^2$  para peso promedio del tubérculo fue de 70% y para días a floración de 78%.

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

## Avance genético

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

## Conclusiones

La estimación de parámetros genéticos en papa mediante diseños de apareamiento resulta complicada por la herencia tetrasómica que presenta la

especie ya que existen problemas de autoincompatibilidad, así como las relaciones con la estructura genética de los órganos reproductores que son muy débiles, y hay poca producción y reducida viabilidad de polen en cultivares tetraploides. Sin embargo, se podrían obtener progenies usando cruzas dialélicas, policruzas, cruzas de prueba o línea por probador quizás mucho más rápido y fácil. La determinación del tipo de acción génica del rendimiento y sus principales componentes nos permite tener una idea clara que técnica de mejoramiento es la adecuada y la más eficiente.

## Referencias

- Andrade, A. J., Capezio, S. B., y Huarte, M. A. (2016). Caracterización de progenitores de papa en base a aptitud combinatoria y heterosis para la búsqueda de resistencia a *Phytophthora infestans*. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias Uncuyo*, 48(1), 9-20.
- Awata, L. A. O., Tongona, P., Danquah, E., Efie, B. E. y Marchelo-Dragna, P. W. (2018). Common mating designs in agricultural research and their reliability in estimation of genetic parameters. *Journal of Agriculture and Veterinary Science*, 11(7), 16-36.
- Baker, R. J. (1978). Issues in diallel analysis. *Crop Science*, 18(4), 533-536.
- Bonierbale, M., Amoro, W., y De Jong, W. (2020). Potato Breeding. En H. Campos y O. Ortiz (Eds.), *The Potato Crop*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-28683-560>
- Bradshaw, J. E., y Mackay, G. R. (1994). Breeding Strategies for Clonally Propagated Potatoes. En *Potato Genetics* (pp. 467-497). CAB International.
- Bradshaw, J. E., Stewart, H. E., Wastie, R. L., Dale, M. F. B., y Phillips, M. S. (1995). Use of seedling progeny tests for genetical studies as part of a potato (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*) breeding programme. *Theoretical Applied Genetics*, 90, 899-905.
- Bukreyeva, N. I., Belousov, A. A., y Sivolap, Y. M. (2014). Allelic compositions at polymorphic gene loci in maize inbred and hybrid lines and their associations with levels of heterosis. *Cytology and Genetics*, 48(2), 76-84.
- Comstock, R. E., y Robinson, H. F. (1952). Estimation of average dominance of genes. *Heterosis*, 2, 494-516.
- Cubillos, A. G. y Plaisted, R. L. (1976). Heterosis for yield in hybrids between *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* and *S. tuberosum* L. ssp. *andigena*. *American of Potato Journal*, 53, 145-150.
- Dehdar, B., Amiri, S., Panahi, B., y Mohammadi, R. (2020). Combining ability analysis of tuber yield and related traits in potatoes. *Genetika*, 52(1), 215-228.

- Dudley, J. W., y Moll, R. H. (1969). Interpretation and use of estimates of heritability and genetic variance in plant breeding. *Crop Science*, 9(3), 257-262.
- Falconer, D. S., y Mackay, T. F. C. (1986). *Introduction to Quantitative Genetics* (4<sup>a</sup> ed.). Pearson Prentice Hall, Harlow.
- Fasahat, P., Rajabi, A., Rad, J. M., y Derera, J. (2016). Principles and utilization of combining ability in plant breeding. *Biometrics & Biostatistics International Journal*, 4(1), 1-22.
- Fisher, R. A. (1918). The correlations between relatives and the supposition of mendelian inheritance. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 52: 399-433.
- Gardner, C. O., y Eberhart, S. A. (1966). Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*, 22, 439-452.
- Gardner, C. O. (1967). Simplified methods for estimating constants and computing sums of squares for a diallel cross analysis. *Fitotecnia Latinoamericana*, 4(2), 1-12.
- Gastelo, M., Díaz, L., Quispe, K., y Bonierbale, M. (2019). Parental Value for Tuber Yield in Potato Under High Temperature Environments in Climate Change Conditions. *Open Agriculture*, 4, 630-640.
- Glendinning, D. R. (1969). The performance of progenies obtained by crossing groups andigena and tuberosum, of *Solanum tuberosum* L. *European Potato Journal*, (12), 13-12.
- Golmirzaie, A. M., y Mendoza, H. A. (1985). Identification of Parental Lines for Development of TPS population. *American of Potate Journal*, 62, 427-428.
- Gopal, J., y Minocha, J. L. (1997). Genetic Divergence for cross prediction in potato. *Euphytica*, 93, 269-275.
- Gopal, J., Chahal, G. S., y Minocha, J. L. (2000). Progeny mean, heterosis and heterobeliosis in *Solanum tuberosum* x tuberosum and *S. tuberosum* x andigena families under a short day sub-tropic environment. *Potato Research*, 43, 61-70.
- Gopal, J.; Kumar, V. y Luthra, S. K. (2008). Top-cross vs. poly-cross as alternative to test-cross for estimating the general combining ability in potato. *Plant Breeding*, 127, 441-445.
- Gopal, J. (2015). Challenges and Way-forward in Selection of Superior Parents, Crosses and Clones in Potato Breeding. *American of Potato Research*, 58, 165-188.
- Griffing, B. (1956). Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences*, 9, 463-493.
- Hawkes, J. G. (1990). *The potato. Evolution biodiversity and genetic resources*. Belhaven Press.
- Hallauer, A. R., y Miranda, F. J. B. (1981). *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Iowa State University Press.
- Hayman, B. I. (1954). The theory and analysis of diallel cross. *Genetics*, 39(6), 789-809.
- Hirut, B., Shimelis, H., Fentahun, M., Bonierbale, M., Gastelo, M., y Asfaw, A. (2017). Combining ability of highland tropic adapted potato for tuber yield and yield components under drought. *PLoS ONE*, (7), 1-22.
- Holland, J. B., Nyquist, W. E., y Cervantes, M. C. T. (2003). Estimating and interpreting heritability for plant breeding. *Plant Breeding Reviews*, 22, 9-112.

- Howard, H.W. (1970). *Genetics of the Potato Solanum tuberosum L.* Logos Press.
- Javier, T. G., Molina, G. J. D., y Casas, D. E. (1974). Correlaciones genéticas e índices de selección en la genotecnia de la papa (*Solanum tuberosum L.*). *Agrociencia*, 16, 21-37.
- Jibrin, M. S., Echekwu, C. A., Abdullahi, U. S., y Hamisu (2016). Phenotypic and genotypic variance and heritability estimates for oil content and other agronomic traits in groundnut (*Arachis hypogaea L.*). *Environmental Science Pollution Research*, 3, 29-32.
- Jinks, J. L. (1954). The analysis of continuous variation in a diallel cross in nicotiana rustic varieties. *Genetics*, 39(1), 767-788.
- Kemphthorne, O. (1956). The theory of the diallel cross. *Journal Paper*, (5), 29-51.
- Kemphthorne, O., y Curnow, R. N. (1961). The partial diallel cross. *Biometrics*, 17(2), 229-250.
- Killick, R. J. (1977). Genetic analysis of several traits in potatoes by means of a diallel cross. *Annals of Applied Biology*, 86(2), 279-289.
- Killick, R. J., y Malcolmson, J. F. (1973). Inheritance in potatoes of field resistance to late blight (*Phytophthora infestans*). *Physiological Plant Pathology*, 3, 121-131.
- Kuruvadi, S. (1991). Diallel analysis and heterosis for yield and associated characters in durum wheat under upland condition. *Turrialba*, 41, 335-338.
- Lush, J. L. (1948). *The genetics of populations. Mimeographed notes.* Iowa State University.
- Manivel, P., Pandey, S. K., Singh, S. V., y Kumar, D. (2010). Heterosis and combining ability for tuber dry matter and yield in potato (*Solanum tuberosum L.*) over two clonal generations under short-day sub-tropic conditions. *Electronic Journal of Plant Breeding*, 1(3), 287-296.
- Mendiburu, A., y Peloquin, S. J. (1971). High yielding tetraploids from 4x-2x and 2x-2x matings. *American Potato Journal*, (Abstract) 48(8), 300.
- Mendoza, H. A., y Haynes, F. L. (1974). Genetic basis of heterosis for yield in the autotetraploid potato. *Theoretical and Applied Genetics* 45, 21-25.
- Mendoza, H. A. (1983). Selection of uniform progenies to use TPS in commercial potato production. En *Report 16 of Planning Conference on Present and Future Strategies for Potato Breeding and Improvement* (pp. 87-97). International Potato Center.
- Muhumuza, E., Edema, R., Namugga, P. y Barekye, A. (2020). Combining ability analysis of dry matter content, reducing sugars and yield of potato (*Solanum tuberosum L.*) genotypes in Uganda. *Journal of Scientific Agriculture*, 4, 01-08.
- Muhinyuza, J.B., Shimelis, H., Melis, R., Sibiya, J., y Nzaramba, M.N. (2016). Combining ability analysis of yield and late blight [*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary] resistance of potato germplasm in Rwanda. *Australian Journal of Crop Science*, 10(6), 799-807.
- Namugga, P., Sibiya, J., Melis, R., y Barekye, A. (2018). Combining ability analysis of earliness and yield of potato (*Solanum tuberosum L.*) genotypes in Uganda. *Euphytica*, 214(116), 1-9.
- Namugga, P., Sibiya, J., Melis, R., y Barekye, A. (2020). Combining ability analysis of yield and resistance to late blight disease caused by *Phytophthora infestans* in Uganda. *Australian Journal of Crop Science*, 14(10), 1637-1644.

- Nduwumuremyi, A., Tongoona, P., y Habimana, S. (2013). Mating designs: helpful tool for quantitative plant breeding analysis. *Journals in Plant Breeding & Genetics*, 1(03), 117-129.
- Nyquist, W. E. (1991). Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 10, 235-322.
- Paget, M. F., Alspach, P. A., Genet, R. A., y Apiolaza, L. A. (2014). Genetic variance models for the evaluation of resistance to powdery scab (*Spongospora subterranea f. sp. subterranea*) from long-term potato breeding trials. *Euphytica* 197, 369-385. <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1073-9>
- Pérez, L. D. J., Vázquez, G. L. M., Sahagún, C. J., y Rivera, P. A. (2007). Variabilidad y caracterización de diez variedades de papa en tres localidades del estado de México. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 13(1), 13-19.
- Plaisted, R. L., Sanford, L., Federer, W. T., y Kehr, A. E. (1962). Specific and general combining ability for yield in potatoes. *American Potato Journal*, 39, 185-197.
- Reyes, C. P. (1985). *Fitogenética Básica y Aplicada*. AGT-Editores.
- Ross, H. (1986). *Potato Breeding. Problems and Perspectives*. In *Advances in Plant Breeding. Supplement*. Paul Parey Verlag, Berlin, pp: 11–18.
- Rowe, P. R. (1969). Quantitative variation in diploid potatoes. *Am. Potato J.* 46: 15–17.
- Sandford, L. L. (1960). *Comparative evaluation of clones as testers for yield, specific gravity and tuber appearance in the potato*. [Tesis, Iowa State University.]
- Sprague, G. F., y Tatum, L. A. (1942). General versus specific combining ability in single crosses of corn. *Journal of American Society Agronomy*, 34(10), 923-832.
- Tai, G. C. C. (1976). Estimation of general and specific combining abilities in potato. *Canadian Journal Genetic Cytology*, 18, 463-470.
- Tarn, T. R., y Tai G. C. C. (1977). Heterosis and variation of yield Components in F1 hybrids Between Group Tuberosum and Group Andigena Potatoes. *Crop Science*, 15(1), 517-521.
- Terres, L. R., Lenz, E.A., Rocha, D., Cerioli, M., y Da Silva P. A. (2017). Combining ability of potato parents for tuber appearance and tuber yield component traits. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 17, 99-106.
- Thompson, P. G., Mendoza H. A., y Plaisted, R. L. (1983). Estimation of Genetic parameters for characters related to potato propagation by true seed (TPS) in an andigena population. *American Potato Journal*, 60, 393-401.
- Tung, P. X., Zaag, P. V., Li, C., y Tang, W. (2018). Combining ability for foliar resistance to late blight [*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary] of potato cultivars with different levels of resistance. *American Journal of Potato Research*, 95, 670-678.
- Vesali, M. R., Baradaran, R., Hassanpanah, D., y Seghatolelami, M. J. (2020). Generating genetic diversity through diallel crosses of promising potato cultivars (*Solanum tuberosum* L.) and studying cultivar hybrids under water deficit stress. *Revista de Agricultura Neotropical*, 17(2), 49-56.
- Wright, S. (1921) Systems of Matting. I. The Biometric relation between parent and offspring. *Genetics*, 6, 111-123.