

Caracterización de progenitores de papa en base a aptitud combinatoria y heterosis para la búsqueda de resistencia a *Phytophthora infestans*

Characterization of potato parents based on combining ability and heterosis for searching resistance to *Phytophthora infestans*

Alberto Juan Andrade ¹, Silvia Beatriz Capezio ², Marcelo Atilio Huarte ³

Originales: *Recepción*: 01/07/2015 - *Aceptación*: 02/12/2015

RESUMEN

Controlar efectivamente a *Phytophthora infestans*, deviene de seleccionar genotipos con capacidad de transmitir resistencia. Con el objeto de caracterizar progenitores de papa en base a aptitud combinatoria y heterosis para resistencia a *P. infestans*, se cruzaron seis variedades (Libertas, Jaspe, Chotañawi, Pollerita, Robusta e INRA 92T.114.76). Quince familias de tubérculos de segunda generación clonal, obtenidas, fueron inoculadas con *P. infestans* en Balcarce (Buenos Aires, Argentina) y evaluadas bajo diseño en bloques completos aleatorizados con dos repeticiones. Se midió área bajo la curva del progreso de la enfermedad (AUDPC). Se estimó Aptitud Combinatoria (AC) general y específica, heterosis media, heterobeltiosis, heterosis específica (Hs) y heredabilidad en sentido amplio (H^2) y estricto (h^2). La AC fue significativa. El progenitor Robusta disminuyó la enfermedad estimada por AUDPC, el valor negativo grande de AC específica señaló mejor híbrido a Robusta x Chotañawi. Un tercio de las cruzas expresaron aditividad en todos los niveles de heterosis. Los valores de Hs manifestaron equivalencia con el porcentaje de disminución del AUDPC. Las heredabilidades ($H^2=0,63$ y $h^2=0,54$) indicaron que la selección por bajo AUDPC puede ser efectiva. El progenitor Robusta y la cruce Robusta x Chotañawi, conformaron los genotipos superiores recomendados para transferir resistencia a *P. infestans*.

Palabras clave

resistencia *Phytophthora infestans* • AUDPC • heterobeltiosis • heterosis específica

-
- 1 Instituto de Biología de la Altura, Universidad Nacional de Jujuy, Av. Bolivia 1661, C. P. 4600 San Salvador de Jujuy, Jujuy, Argentina. beto@inbial.unju.edu.ar
 - 2 Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, C.C. 276, C. P. 7620 Balcarce, Buenos Aires, Argentina.
 - 3 Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Centro Regional Buenos Aires Sur, Estación Experimental Agropecuaria Balcarce, C. C. 276, C. P. 7620 Balcarce, Buenos Aires, Argentina.

ABSTRACT

The efficient control of *Phytophthora infestans* results from the selection of genotypes with the capacity of transferring resistance. In order to characterize potato parents based on combining ability and heterosis for their resistance to *P. infestans*, six parents were crossed (Libertas, Jaspe, Chotañawi, Pollerita, Robusta and INRA 92T.114.76). The 15 tuber families of second clonal generation obtained were inoculated with *P. infestans* in Balcarce (Buenos Aires, Argentina) and evaluated under randomized complete block design with two replicates. Area Under Disease Progress Curve (AUDPC) was recorded for each genotype; general and specific combining ability, average heterosis, heterobeltiosis, specific heterosis and broad-sense (H^2) and narrow (h^2) heritability were estimated. Combining ability was significant. The Robusta parent reduced the disease estimated by AUDPC; Robusta x Chotañawi was the best hybrid, as observed by the high negative value of specific combining ability. One third of the crosses expressed significant additive effects for all levels of heterosis. H_s values showed equivalence with the percent reduction of AUDPC. The obtained heritabilities ($H^2=0.63$ and $h^2=0.54$) indicated that selection based on the low AUDPC values can be effective. Robusta parent and Robusta x Chotañawi cross are good genotypes for transmitting resistance to *P. infestans*.

Keywords

Phytophthora infestans resistance • AUDPC • heterobeltiosis • specific heterosis

INTRODUCCIÓN

La papa (*Solanum tuberosum*) alimenta a los habitantes de más de 100 países donde se la produce anualmente. Su cultivo es seriamente afectado por numerosas plagas y enfermedades como la del Tizón tardío causada por *Phytophthora infestans* que afecta a los tubérculos y al follaje.

P. infestans es un oomiceto más cercanamente relacionado con las algas marrones que con los verdaderos hongos (6); su mecanismo de reproducción sexual y asexual cambia permanentemente la estructura poblacional del hongo originando nuevos genotipos más agresivos y resistentes a fungicidas (23).

En Argentina, *P. infestans* ha provocado pérdidas de rendimiento de hasta un 41,23% para papa consumo y 33,85% para rendimiento total (28). El control químico del patógeno, requiere varias aplicaciones

de fungicidas con el consiguiente impacto ambiental, por lo que es necesario identificar estrategias sustentables para su control, como por ejemplo la obtención de variedades resistentes a *P. infestans*.

En papa, dos sistemas de respuesta gobiernan el universo de la resistencia a *P. infestans*; la cualitativa o de genes mayores (genes R) que es rápidamente superable (17) y la cuantitativa gobernada por un conjunto de genes menores cuya acción génica aditiva provee resistencia a muchas razas de *Phytophthora* y tiene mayor duración temporal (23). Esta, constituye una mejor estrategia para el mejoramiento, responde efectivamente a la naturaleza agresiva del patógeno y puede disminuir la utilización de fungicidas.

Desde los años '90 a la fecha, la resistencia encontrada en la amplia variabilidad genética de especies silvestres nativas y en las especies cultivadas de Sudamérica, fue introducida en los cultivares de papa más difundidos (2). La tendencia a incorporar genes por mejoramiento convencional o por ingeniería genética, se orienta a apilarlos en un solo genotipo para lograr resistencia duradera (39).

La adopción de cultivares resistentes no es del todo exitosa, la cadena de comercialización y la demanda del mercado de la papa prioriza otras cualidades, tanto que, un cultivar sin resistencia a una enfermedad puede ser seleccionado por otros atributos. A esto se agrega la liberación de variedades con resistencia vertical no estable y la asociación de la resistencia con maduración tardía (41). No obstante, es importante explorar las fuentes genéticas que permitan disminuir la enfermedad y tengan capacidad de transmitir tal disminución a la descendencia.

En ese contexto, el estudio de la Aptitud Combinatoria aporta a un mayor conocimiento de las fuentes de resistencia; en efecto, evalúa la progenie para estudiar la herencia del rasgo, identifica a los progenitores superiores, define la dirección de cruzamiento y reduce el tiempo de cada ciclo de selección si los padres con buena aptitud combinatoria se identifican poco después de la hibridación (4).

Sprague y Tatum (37), propusieron la base conceptual del cruzamiento dialélico. Esta herramienta estima los componentes de variación genética e identifica los recombinantes superiores. Sus estimadores, Aptitud Combinatoria General (ACG) y Aptitud Combinatoria Específica (ACE) miden, efectos aditivos y no aditivos. De esta forma se puede definir el procedimiento para transferir genes e indicar la estrategia de mejora a

implementar con un aprovechamiento máximo de la Heterosis. Griffing (1956, a y b), integrando conceptos de Hayman (1954, 1958), Jinks (1954) y Kempthorne (1956), propuso cuatro modelos de cruzamientos para estimar ACG y ACE. El primero comprende todas las autofecundaciones, cruza F1 y sus recíprocas; el segundo, incluye autofecundaciones y un solo conjunto de cruza; el tercero incluye al conjunto de cruzamientos F1 y sus recíprocos, mientras que el cuarto solo un conjunto de cruza F1.

El significado genético de la heterosis es utilitario; señala la efectividad de la hibridación, identifica los híbridos sobresalientes y es un indicador de la diversidad genética *per se* de los progenitores y de la expresión génica que rige a un carácter (31). Gardner y Eberhart (1966) y Gardner (1967) propusieron un modelo que divide a la heterosis en tres efectos: i) media o diferencia entre la expresión promedio de los progenitores y el promedio de las cruza; ii) heterobeltiosis, mide la heterosis de un progenitor en sus cruza y iii) específica, que es la heterosis neta de cada cruza particular, con respecto a heterosis media y a heterobeltiosis.

Por su parte, la heredabilidad mide la capacidad que tiene un atributo para transmitirse de una generación a otra; por lo tanto es decisiva en el proceso de selección (7) y se estima mediante componentes de varianza genética y fenotípica (1).

Objetivo

Caracterizar por aptitud combinatoria y heterosis a seis progenitores de papa y su descendencia para identificar los mejores genotipos con capacidad de transmitir resistencia a *P. infestans*.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material biológico, comprendió tubérculos de papa de segunda generación clonal obtenidos en dos pasos. Para ello, se utilizó un esquema de cruzamiento dialélico modelo 4 de Griffing (1956, a y b) entre seis progenitores tetraploides: Jaspe (Jas), Chotañawi (Cho), Pollerita (Poll) y Robusta (Rob) corresponden a variedades obtenidas por la Fundación PROINPA de Bolivia; Libertas (Lib) de origen Holandés e INRA 92T.114.76 (i92) un clon avanzado del Institut National de la Recherche Agronomique, Francia.

La riqueza genética de cada progenitor reside en la combinación de genomas de diferentes especies como se indica en la tabla 1.

El diseño genético de apareamiento originó 15 cruzamientos y un total de 2496 semillas botánicas. Para romper su período de reposo, las semillas fueron sumergidas en solución de ácido giberélico 1500 ppm durante 24 h y luego de secadas -sobre papel absorbente a temperatura

ambiente- fueron sembradas (diciembre) en macetas de 50 ml con sustrato comercial para Siembra-Repique Bertinat[®].

Las macetas fueron regadas cada 72 h con 15 ml x planta⁻¹ de fertilizante líquido N:P:K (10:20:13,5) de NewPlant[®]. Cuando las plántulas tuvieron 10 cm de altura (enero), se trasplantaron a campo en la localidad de Lozano (24°6' S, 65°25' W, 1350 m s. n. m.), Jujuy, Argentina. Se efectuaron prácticas culturales estándares para cultivar semilla de papa y se cosecharon 283 genotipos que llegaron a madurez fisiológica en cuatro meses para destinarlos a su evaluación bajo condiciones de epifitía severa en la Estación Experimental Agropecuaria Balcarce (37°45' S, 58°18' W, 120 m s. n. m.), Buenos Aires, Argentina.

Los tubérculos de los 283 genotipos fueron desinfectados con una solución al 3% de fungicida mancozeb y se plantaron utilizando un diseño en bloques completos aleatorizados con dos repeticiones.

Tabla 1. Especies involucradas y procedencia de seis progenitores de papa tetraploide (2n=4x=48).

Table 1. Species involved and origin of six potato tetraploid parents (2n=4x=48).

Progenitor	Especies involucradas	Procedencia
Chotañawi ²	<i>tbr</i> x (<i>sto</i> x <i>bre</i>)	Bolivia
Jaspe ²	(<i>sto</i> x <i>bre</i>) x (<i>tbr</i> x <i>phu</i>)	Bolivia
Pollerita ²	<i>iop</i> x <i>phu</i>	Bolivia
Robusta ²	(<i>tbr</i> x <i>adg</i>) x <i>tbr</i>	Bolivia
INRA 92T.114.76	ARK 69.1 x Pentland Dell (<i>tbr</i> x <i>tbr</i>)	Francia
Libertas ¹	Record x (Souvenir x Bato) ²	Holanda

*Abreviaturas (Abbreviations): *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* (*adg*); *S. brevidens* (*bre*); *S. iopetalum* (*iop*); *S. phureja* (*phu*); *S. stoloniferum* (*sto*); *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* (*tbr*).

¹ Datos extraídos de (¹Data extracted from): Bisognin y Douches (2) = [*Record* x (*Trenctria* x *Energie*)] x [(*Bravo* x *Energie*) x (*RodeStar* x *Pepo*)].

² Extraído de (²Extracted from) Gabriel *et al.* (2007).

La distancia en el surco fue de 25 cm y de 80 cm entre surcos. Empleando un fertilizador de arrastre Agrometal 4 surcos, se aplicó al inicio 250 kg x ha⁻¹ de fertilizante granulado N:P:K (18:46:0).

Se utilizó prácticas culturales estándares para el cultivo de papa y como lo establece Malcolmsom (1976), se aseguró una presión uniforme de la enfermedad intercalando surcos de la variedad Bintje sensible a *P. infestans* que actuó como propagadora de la enfermedad.

A los treinta días de establecido el cultivo y utilizando un microaspersor presurizado a 2 atmósferas, las hojas de las plantas fueron inoculadas con una suspensión de esporangios (10000 UFC x ml⁻¹) de un aislado de *P. infestans* con los factores de virulencia *Avr 1, Avr 3, Avr 4, Avr 7, Avr 8, Avr 10 y Avr 11*.

Para garantizar el ambiente óptimo de proliferación de *P. infestans*, se crearon condiciones de alta humedad relativa mediante la implementación de un sistema de riego por micro aspersión regulado para generar niebla a razón de 15' por hora.

A partir de los 10 días post-inoculación y semanalmente durante un mes, se evaluó el porcentaje de follaje con síntomas de Tizón tardío utilizando la escala de Henfling (19); los datos fueron transformados a valores de Área Bajo la Curva de Progreso de la Enfermedad (AUDPC) de acuerdo con la fórmula de Shaner y Finney (1977):

$$AUDPC = \sum_{i=1}^n \left\{ (Y_j + Y_{j+1}) / 2 + t_{j+1} - t_j \right\}$$

donde:

Y_i = porcentaje de daño foliar en la i -ésima observación

t_i = tiempo en días después de la siembra en la i -ésima observación

n = número de lecturas

También se estimó el porcentaje de disminución de la enfermedad según:

$$\% \text{disminución AUDPC} = (1 - (AUDPC_i / AUDPC_t)) \times 100$$

donde:

$AUDPC_i$ = área bajo la curva del progreso de la enfermedad de la i -ésima progenie

$AUDPC_t$ = área bajo la curva del progreso de la enfermedad del testigo

El análisis de varianza (ANOVA) se efectuó con el programa SAS (34) mediante el modelo matemático 4 de Griffing (1956, a y b) y Martínez Garza (1988):

$$Y_{ijk} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + e_{ijk} \text{ con } 1 \leq i, j \leq p, k = 1, 2, \dots, r$$

donde:

Y_{ijk} = valor fenotípico observado de la cruce con progenitores i y j , en el bloque k

μ = efecto común a todas las observaciones;

g_i, g_j = efecto de la aptitud combinatoria general de los progenitores i y j

s_{ij} = efecto de la aptitud combinatoria específica de la cruce (i, j)

e_{ijk} = efecto ambiental aleatorio correspondiente a la observación (i, j, k)

Los términos g_i, s_{ij} y e_{ijk} se consideraron como variables aleatorias no correlacionadas entre y dentro de ellas, todas con media cero y varianzas σ_g^2, σ_s^2 y σ_e^2 respectivamente.

El análisis de promedios del AUDPC se efectuó por el método de análisis cluster (SKCAM) para separación de medias desarrollado por Scott y Knott (1974).

Para la estimación de los componentes de varianza genética se consideró el modelo genético para población autotetraploide (40).

A partir de la Esperanza del Cuadrado Medio (ECM), se calcularon las Varianzas de ACG (σ^2g) y de ACE (σ^2s); la heredabilidad en sentido amplio (H^2) se estimó

con $[2\sigma^2g / (2\sigma^2g + \sigma^2s + \sigma^2e)]$ y en sentido estricto (h^2) mediante $[\sigma^2a / (\sigma^2a + \sigma^2d + \sigma^2e)]$ ambas de acuerdo a Tai (1976).

Se determinaron acciones génicas de aditividad y dominancia mediante la razón ACG/ACE.

Se estimó los efectos de ACG para los seis progenitores y los de ACE para los 15 cruzamientos. Por su parte, la heterosis para AUDPC se estimó según el modelo de Gardner y Eberhart (1967) y Gardner (1966) para heterosis media (H), heterobeltiosis (Hb) y heterosis específica (Hs):

$$H = [(F_1 - Mp) / Mp] \times 100;$$

$$Hb = [(F_1 - Mb) / Mb] \times 100;$$

$$Hs = [(F_1 - TS) / TS] \times 100.$$

donde:

F_1 = media de una cruce

Mp = media de progenitores

Mb = media del mejor progenitor

TS = media del testigo susceptible

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Durante el ensayo de Balcarce, se registraron condiciones de 26,3°C de temperatura media máxima, 12,9°C de temperatura media mínima, 300 mm de precipitación y humedad relativa promedio de 73%.

La tabla 2 presenta los resultados del ANOVA para AUDPC de 15 cruzamientos evaluados en Balcarce. El coeficiente de determinación R^2 , explicó el 91% de variabilidad y el coeficiente de variación una precisión de 14% para el ensayo.

Las diferencias entre cruzamientos y ACG para AUDPC fueron altamente significativas ($P < 0,01$) y significativo ($P < 0,05$) para ACE; esto indica que hay presencia de acción génica aditiva y de dominancia en los alelos de la población estudiada, bajo el supuesto que el coeficiente de endogamia es igual a 0.

Tabla 2. Análisis de varianza para AUDPC con partición del efecto de cruce en Aptitud Combinatoria General (ACG) y Específica (ACE) para 15 cruzamientos de papa evaluados por resistencia a *Phytophthora infestans* en Balcarce.

Table 2. Analysis of variance for AUDPC showing the partition of the cross effect in the General and Specific Combining Ability (GCA and SCA) for 15 potato crosses evaluated for resistance to *Phytophthora infestans* in Balcarce.

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrado Medio	E C M
Modelo	15	109105,85	
Rep	1	16899,08	
Cruza	14	115692,04	** $\sigma^2e + r \sigma^2s + r(p-2)\sigma^2g$
ACG	5	240107,95	** $\sigma^2e + r \sigma^2s$
ACE	9	46572,09	* σ^2e
Error	14	11474,32	
Total	29		
R^2	Coef Var		
0,9106	13,72		

Nivel de significancia ** ($P < 0,01$); * ($P < 0,05$).

Significance level ** ($P < 0.01$) and * ($P < 0.05$).

De acuerdo con la tabla 2 (pág. 14):

$$\sigma_g^2 = \sigma^2e + r \sigma^2s + r(p-2) \sigma^2g = 24191,98$$

$$\sigma_s^2 = \sigma^2e + r \sigma^2s = 17548,89$$

$$(\sigma_g^2 / \sigma_s^2) = 1,38$$

$$\sigma^2a = 96767,93$$

$$\sigma^2d = 70195,54$$

$$H^2 (\%) = [2\sigma^2g / (2\sigma^2g + \sigma^2s + \sigma^2e)] \times 100 = 62,51$$

$$h^2 (\%) = [\sigma^2a / (\sigma^2a + \sigma^2d + \sigma^2e)] \times 100 = 54,23$$

La razón $\sigma_g^2 / \sigma_s^2 = 1,38$ indica predominio de alelos aditivos en el valor fenotípico de la descendencia. Esta acción génica aditiva, concuerda con la informada en trabajos precedentes (4, 23, 24, 26).

Otras investigaciones indican acciones de dominancia y epistasia, es decir mayor varianza ACE que ACG (14, 21); estas diferencias pueden atribuirse tanto al material genético utilizado (11), a la capacidad de transferir la resistencia (2), como a aspectos inherentes a la agresividad y virulencia del patógeno (3).

Precisamente por las características de *P. infestans*, la aditividad y no aditividad son igualmente importantes en el proceso de acumular genes de resistencia horizontal para un programa de mejoramiento (25).

Para *AUDPC*, las heredabilidades en sentido amplio ($H^2 = 0,63$) y en sentido estricto ($h^2 = 0,54$), se consideran razonablemente grandes e indican que el atributo puede ser mejorado por selección (14).

En la bibliografía consultada se encontraron valores de heredabilidad de *AUDPC* comprendidos entre 0,27 a 0,86 (5, 17, 18, 25, 32, 33, 42).

Las diferencias fueron atribuidas a factores genéticos y en general se recomienda no considerar como población de mejora a aquellas con valores inferiores a 0,50.

La tabla 3 (pág. 16) muestra los valores de ACG para los seis progenitores en la

diagonal y por encima de ella, la ACE de 15 cruzamientos. Los progenitores Robusta, INRA 92T.114.76 y Jaspe presentaron diferencias altamente significativas para ACG. De igual manera, solo siete cruzamientos exhibieron valores de ACE significativos ($P < 0,01$): Rob x i92, Rob x Cho, i92 x Lib, Cho x Lib, Cho x Poll, Lib x Jas y Jas x Poll.

Conceptualmente, se concibe que la Aptitud Combinatoria sea negativa para enfermedades y positiva para rendimiento (3). De acuerdo con Griffing (1956, a y b), los valores altos de ACG indican la superioridad del progenitor con respecto al comportamiento promedio de los cruzamientos. Para el carácter evaluado (*AUDPC*), Robusta se destacó por su alto valor negativo de ACG; fue un progenitor superior cuyo aporte genético disminuyó en 216 unidades la enfermedad de la población. Desde el punto de vista genético, Robusta tendría gran cantidad de alelos favorables para conferir resistencia a *P. infestans* y sería un progenitor candidato. Contrariamente, los progenitores INRA 92t.114.76 y Jaspe, tuvieron valores positivos grandes de ACG para *AUDPC*, es decir, tienen buena aptitud combinatoria pero no se espera de ellos progenies resistentes; de hecho, su contribución genética incrementó en gran magnitud la sensibilidad a *P. infestans* (195 y 223 unidades de *AUDPC*, respectivamente).

Los efectos de ACE fueron variables. Las cruzas de Lib x Jas, Rob x i92 y Cho x Poll presentaron los efectos positivos más altos de ACE (heterosis positiva para susceptibilidad). Este incremento en grandes magnitudes, permite clasificar a las progenies como sensibles a *P. infestans*, mientras que las cruzas Cho x Lib, i92 x Lib, Jas x Poll y Rob x Cho presentaron ACE negativa y significativa, por lo cual podrían considerarse resistentes. En general, estas cuatro cruzas disminuyeron el *AUDPC* en un intervalo de 104 a 142 unidades (tabla 3, pág. 16).

Tabla 3. Estimadores de Aptitud Combinatoria General (ACG) y Específica (ACE) para el área bajo la curva del progreso de la enfermedad en 15 cruzamientos provenientes de los progenitores Robusta (Rob), INRA 92T.114.76 (i92), Chotañawi (Cho), Libertas (Lib), Jaspe (Jas) y Pollerita (Poll).

Table 3. Estimates of General and Specific Combining Ability (GCA and SCA) for the area under disease progress curve in 15 crosses from the parents: Robusta (Rob), INRA 92T.114.76 (i92), Chotañawi (Cho), Libertas (Lib), Jaspe (Jas) and Pollerita (Poll).

	Rob	i92	Cho	Lib	Jas	Poll
Rob	-216,37**	216,62 **	-141,67 **	-28,29	-55,68	9,03
i92		195,05 **	45,26	-123,94 **	-54,81	-83,13
Cho			-30,75	-103,61 **	23,85	176,17 **
Lib				-86,19	222,28 **	33,57
Jas					222,88 **	-135,64 **
Poll						- 84,61

Nivel de significancia: ** (P < 0,01); ACG en diagonal y ACE sobre la diagonal.
Significance level: ** (P < 0.01); CGA (main diagonal) and SCA (above diagonal).

Para seleccionar por ACG y ACE, interesan únicamente las progenies que exhiben altos valores de ACE donde -además- esté involucrado un progenitor con alto ACG. Sólo el progenitor Robusta y su cruce Rob x Cho cumplieron este requisito y conforman el grupo de heterosis superior para resistencia a *P. infestans*.

La tabla 4 (pág. 17) muestra el número de genotipos evaluados, los promedios de AUDPC, la agrupación obtenida por el método de cluster de Scott-Knott (SKCAM) y la proporción de disminución de la enfermedad para cada cruzamiento respecto del testigo susceptible Bintje.

El análisis, permitió diferenciar tres grupos discretos, estadísticamente diferentes: grupo **A** (i92 x Jas, Lib x Jas, Cho x Jas, i92 x Cho, Rob x i92) de AUDPC alto con disminución porcentual de 25 a 36; grupo **B** de AUDPC intermedio (Cho x Poll, i92 x Poll, Jas x Poll, i92 x Lib, Rob x Jas) con 45 a 55% y el grupo **C** de AUDPC bajo, integrado por Lib x Poll, Cho x Lib, Rob x Poll, Rob x Lib y Rob x Cho con porcentajes de 58 a 74% de disminución

respecto de Bintje. Esta clasificación permite caracterizar a los grupos A, B y C como sensible, medianamente resistente y resistente a *P. infestans*, respectivamente.

Los valores de heterosis media (H), heterobeltiosis (Hb) y heterosis específica (Hs) para AUDPC se presentan en tabla 5 (pág. 18).

En general, los altos valores de heterosis obtenidos concuerdan con los obtenidos por Luthra (2006) y podrían estar fuertemente asociados a la diversidad genética intertaxonómica de los progenitores (29). El conjunto de 15 progenies presentó gran variabilidad en sus niveles de heterosis, expresando los efectos aditivos y no aditivos de la población.

Biswas *et al.* (2005), mencionó que desde un punto de vista práctico la Hs es la más importante, en tanto que es útil para el desarrollo de híbridos. Sin embargo, con el objeto de explotar la porción aditiva del atributo AUDPC solo importan aquellas cruces de respuesta homogénea, es decir, las que no cambian de signo en sus tres niveles.

Tabla 4. Promedios de AUDPC agrupados por análisis de cluster Scott-Knott (SKCAM), número de genotipos por cruzamiento evaluados y porcentaje de disminución de la enfermedad respecto del testigo susceptible Bintje en 15 cruzamientos de papa.

Table 4. Scott-Knott Cluster Analysis (SKCAM) for AUDPC averages, number of genotypes evaluated per cross and percent reduction of the disease with respect to the susceptible control Bintje in 15 potato crosses.

Cruzamiento	Número de genotipos evaluados	Promedios AUDPC	SKCAM	% disminución
Bintje (testigo susceptible)		1522,50		
INRA 92T.114.76 x Jaspe	24	1144,06	A	24,86
Libertas x Jaspe	8	1139,91	A	25,13
Chotañawi x Jaspe	9	996,92	A	34,52
INRA 92T.114.76 x Chotañawi	21	990,50	A	34,94
Robusta x INRA 92T.114.76	18	976,20	A	35,88
Chotañawi x Pollerita	20	841,75	B	44,71
INRA 92T.114.76 x Pollerita	20	808,24	B	46,91
Jaspe x Pollerita	20	783,57	B	48,53
INRA 92T.114.76 x Libertas	23	765,86	B	49,70
Robusta x Jaspe	20	731,78	B	51,94
Libertas x Pollerita	18	643,71	C	57,72
Chotañawi x Libertas	21	560,39	C	63,19
Robusta x Pollerita	20	488,99	C	67,88
Robusta x Libertas	20	450,09	C	70,44
Robusta x Chotañawi	21	392,15	C	74,24

Medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($P < 0,05$).

Means with the same letter are not significantly different ($P < 0.05$).

Solo cinco cruza (Rob x Cho, Rob x Lib, Rob x Poll, Cho x Lib y Lib x Poll) obtuvieron heterosis negativas significativas para H, Hb y Hs; ellas conformarían el grupo de materiales consistentemente resistentes a *P. infestans*, sus valores indican disminución de la enfermedad en cualquiera de sus combinaciones y puede inferirse que su contribución alélica es la mejor.

Los valores de porcentaje de disminución de la enfermedad de la tabla 4 coincidieron con el valor de heterosis específica (tabla 5, pág. 18), es decir que la

disminución de la enfermedad es un buen estimador de la heterosis que podría ser utilizado cuando no se disponen de cruzamientos dialélicos.

Asimismo, el grupo C de cruzamientos superiores (tabla 4) coincidió con las progenies que expresaron aditividad en sus tres niveles de heterosis, esto es Rob x Cho, Rob x Lib, Rob x Poll, Cho x Lib y Lib x Poll; de allí surge que la metodología de análisis de cluster de Scott-Knott también fue precisa para identificar grupos con alta heterosis favorable.

Tabla 5. Heterosis media (H), heterobeltiosis (Hb) y heterosis específica (Hs) de AUDPC en 15 progenies obtenidas por cruzamiento de Robusta (Rob), INRA 92T.114.76 (i92), Chotañawi (Cho), Libertas (Lib), Jaspe (Jas) y Pollerita (Poll).
Table 5. Mean Heterosis (H), heterobeltiosis (Hb) and specific heterosis (Hs) of AUDPC in 15 offspring obtained by crossing Robusta (Rob), INRA 92T.114.76 (i92), Chotañawi (Cho), Libertas (Lib), Jaspe (Jas) and Pollerita (Poll).

	Heterosis	i92	Cho	Lib	Jas	Poll
Rob	H	26,4	-42,5	-31,8	-6,6	-25,9
	Hb	60,6	-35,5	-25,9	20,4	-19,6
	Hs	-35,9 ^A	-74,2 ^C	-70,4 ^C	-51,9 ^B	-67,9 ^C
i92	H		16,99	-7,1	20,7	-2,1
	Hb		30,96	7,6	22,1	13,3
	Hs		-34,94 ^A	-49,7 ^B	-24,9 ^A	-46,9 ^B
Cho	H			-23,7	16,2	14,6
	Hb			-21,3	31,8	18,1
	Hs			-63,2 ^C	-34,5 ^A	-44,7 ^B
Lib	H				36,4	-9,7
	Hb				60,1	-9,6
	Hs				-25,1 ^A	-57,7 ^C
Jas	H					-6,3
	Hb					9,7
	Hs					-48,5 ^B

Los superíndices de Hs se corresponden con los agrupamientos de Scott-Knott (tabla 4, pág. 17).

Upper case of Hs corresponds with grouping of Scott-Knott Cluster Analysis (table 4, page 17).

CONCLUSIONES

Los resultados de este trabajo destacan la utilidad de emplear a los parámetros de la Aptitud Combinatoria como herramientas para caracterizar e identificar progenitores; pudiendo concluir que -en el material genético evaluado- los alelos implicados en resistencia a *P. infestans* manifestaron acción génica aditiva; por lo tanto se trata de una resistencia cuantitativa.

Por su parte, los altos valores de ACG y ACE señalan -respectivamente- a Robusta como mejor progenitor y al cruzamiento Robusta x Chotañawi como mejor combinación para la resistencia a *P. infestans*.

Asimismo, la equivalencia entre los estimadores de heterosis específica y porcentaje de disminución de la enfermedad, indican que este porcentaje puede utilizarse como estimador directo de heterosis específica cuando no se disponen de cruzamientos dialélicos.

Finalmente, la magnitud de la heredabilidad de AUDPC indica que la selección por este carácter puede ser efectiva.

La clasificación de progenitores utilizando el método Scott-Knott fue precisa en relación a los niveles de resistencia a *P. infestans*.

BIBLIOGRAFÍA

1. Allard, R. W. 1960. Principles of plant breeding. John Wiley and Sons. Inc., New York. 485 p.
2. Bisognin, D. A.; Douches, D. S. 2002. Genetic diversity in diploid and tetraploid late blight resistant potato germplasm. HortScience 37(1): 178-183.
3. Biswas, M. K.; Mondal, M. A. A.; Ahmed, M. G.; Hoque, A.; Hossain, M. M.; Islam, R. 2005. Study on genetic variability and heterosis in potato. Pakistan J. of Biol. Sci. 8(1): 6-9.
4. Bradshaw, J. E.; Stewart, H. E.; Watsie, R. L.; Dale, M. F. B.; Phillips, M. S. 1995. Use of seedling progeny tests for genetical studies as part of a potato (*Solanum tuberosum* subsp *tuberosum*) breeding programme. Theor. Appl. Genet 90(6): 899-905.
5. Chauhan, R.; Singh, B. P.; Pareek, L. K. 2005. Field resistance components of potato to late blight and their relative contribution towards disease resistance. Indian Phytopath. 58(1): 46-50.
6. Chesnick, J. M.; Tuxbury, K.; Coleman, A.; Burger, G.; Lang, F. 1996. Utility of the mitochondrial nad4L gene for algal and protista phylogenetic analysis. J. Phycol. 32: 452-456.
7. Cruz, C. D.; Souza, C. P. C. 2006. Modelos biométricos aplicados ao melhoramiento genético. 2ª ed. Vol 2. Editorial Universidade Federal de Viçosa. Viçosa. 668 p.
8. Gabriel, J.; Forqueda, F.; Plata, G.; Fernández-Northcote, E. 2007. Caracterización de genotipos de papa de Europa y Latinoamérica por resistencia a tizón y propiedades culinarias. Revista Latinoamericana de la Papa 14(1): 10-23.
10. Gardner, C. O.; Eberhart, S. A. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. Biometrics 22: 439-452.
9. Gardner, C. O. 1967. Simplified methods for estimating constants and computing sums of squares for a diallel cross analysis. Fitotec. Latinoam. 4(2): 1-12.
11. Gopal, J. 1999. General combining ability of tuberosum females whit tuberosum and andigena males in potato. J. Indian Potato Assoc. 26 (1&2): 43-49.
12. Griffing, B. 1956a. A generalized treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. Heredity. 10: 31-50.
13. Griffing, B. 1956b. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Austr. Jour. Biol. Sc. 9: 463-491.
14. Haydar, A.; Alam, M. K.; Khokan, E. H.; Ara, T.; Khalequzzaman, K. M. 2009. Combining Ability and genetic variability studies in potato. J. Soil. Nature. 3(2): 1-3.
15. Hayman, B. I. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics. 39: 789-809.
16. Hayman, B. I. 1958. The theory and analysis of diallel tables II. Genetics. 43: 63-85.
17. Haynes, K. G.; Weingartner, D. P. 2004. The use of area under disease progress curve to assess resistance to late blight in potato germoplasm. Amer. J. Potato Res. 81: 137-141.
18. Haynes, K.; Goth, R.; Lambert, D.; Christ, B. 2007. Evaluation of a short-day adapted tetraploid potato population with horizontal resistance to *Phytophthora infestans* under long-day conditions in northern Maine. Amer. J. Potato Res. 84: 459-466.
19. Henfling, J. W. 1987. El tizón tardío de la papa: *Phytophthora infestans*. II Ed. Boletín de Información Técnica No. 4. CIP Lima, Perú.
20. Jinks, J. L. 1954. The analysis of heritable variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. Genetics 39: 767-788.
21. Kaushik, S. K.; Bihman, R. K.; Singh, B. P.; Gopal, J. 2000. Combining ability and heterosis for field resistance to late blight in potato (*Solanum tuberosum*). Indian J. Agric. Sci. 70: 55-56.
22. Kempthorne, O. 1956. The theory of the diallel cross. Genetics 41: 451-459.
23. Kumar, R.; Kang, G. S.; Pandey, S. K. 2007. Inheritance of resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in potato. Euphytica 155: 183-191.
24. Landeo, J. A.; Calua, L. 1986. Combining ability analysis for field resistance to late blight in potato seedlings. Am. Potato J. 63(8): 438.
25. Landeo, J. A.; Gastelo, M.; Beltran, G.; Díaz, L. 2000. Quantifying genetic variance for horizontal resistance to late blight in potato breeding population B3C1. CIP Program report 1999-2000. International Potato Centre, Perú. 63-68 p.
26. Luthra, S. K. 2006. Selection of superior parents and crosses based on progeny mean an heterosis in potato. Haryana J. Hort. Sci. 35 (3&4): 306-309.

27. Malcolmson, J. F. 1976. Assessment of field resistance to blight (*Phytophthora infestans*) in potatoes. Trans. Br. Mycol. Soc. 67: 321-325.
28. Mantecón, J. D. 2007. Potato yield increases due to fungicide treatment in Argentinian early blight (*Alternaria solani*) and late blight (*Phytophthora infestans*). Field Trials During the 1996-2005 Seasons. Online. Plant Management Network. Plant Health Progress, February 2007.
29. Martin, J. M.; Talbert, L. E.; Lanning, S. P.; Blake, N. K. 1995. Hybrid performance in wheat as related to parental diversity. Crop Sci. 35: 104-108.
30. Martínez Garza A. 1988. Diseños experimentales. Métodos y elementos de teoría. Ed. Trillas, p. 583-620.
31. Matos Andrade, T.; Lasmar, A.; Maluf, W. R.; Gomes, L. A. A. de Sousa Gonçalves, R. J.; Blank, A. F. 2015. Gene action associated with heterosis expression in scarlet eggplant (*Solanum gilo* Raddi.). Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza. Argentina. 47(1): 19-31.
32. Orozco, L. F.; Ramírez, F. L. A.; Cotes, T. J. M. 2013. Evaluation of the heritability of resistance to *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary in a population of *Solanum phureja* Juz et Buk. Rev. Fac. Nal. Agr. Medellín. 66(1): 6833-6843.
33. Ruiz, S. T. 2010. Estudios de la heredabilidad de la resistencia a horizontal a *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary causante de la "Gota" en la especie diploide de papa *Solanum phureja* Juz. et Buk. Tesis de Maestría en Ciencias Agrarias Énfasis Genética y Fitomejoramiento. Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia. 115 p.
34. SAS Institute Inc. 1989. SAS/IML Software: Usage and Reference, Version 6, First Edition. Cary, N. C. 501 p.
35. Scott, A. J.; Knott, M. 1974. A cluster analysis method for grouping means in the analysis of variance. Biometrics. 30(3): 507-512.
36. Shaner, G.; Finney, R. E. 1977. The effect of nitrogen fertilization on the expression of slow mildewing resistance in Knox wheat. Phytopathology 67: 1051-1056.
37. Sprague, G. F.; Tatum, L. A. 1942. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. J. Amer. Soc. Agron. 34: 923-932.
38. Tai, G. C. C. 1976. Estimation of general and specific combining abilities in potato. Can. J. Genet. Cytol. 18: 463-470.
39. Tan, M. Y. A.; Hutten, R. C. B.; Visser, R. G. F.; van Eck, H. J. 2010. The effect of pyramiding *Phytophthora infestans* resistance genes R Pi-mcd1 and R Pi-ber in potato. T. A. Gen. 121:117-125.
40. Thompson, P. G.; Mendoza, H. A. 1984. Genetic variance estimates in a heterogeneous potato population propagated from true potato seed (TPS). Am. Potato J. 11: 697-702. (38-39)
41. Walker, T. S.; Schmiediche, P. E.; Hijmans, R. J. 1999. World trends and patterns in the potato crop: an economic and geographic survey. Potato Res. 42: 241-364.
42. Zúñiga, L. N. 2000. Resistencia al tizón tardío de la papa (*Phytophthora infestans*) en cruzamientos de cultivares y clones de papa (*Solanum tuberosum* L.). Rev. Mex. Fitopatol. 18(1): 1-9.

AGRADECIMIENTOS

A: Dr. José Ignacio Cubero Salmerón, Dra. Teresa Millán Valenzuela, Dra. Paola Lax, Dr. Ramiro N. Curti y M. Sc Berta Velásquez, por brindarme sus contribuciones conceptuales y su calidad humana.