



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Estimación de parámetros de selección y ganancia genética para rendimiento y gravedad específica en poblaciones diploides de papa (*Solanum tuberosum* L.).

José Estiben Pacheco Díaz

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agrarias
Maestría en Ciencias Agrarias
Bogotá D.C
2018

Estimación de parámetros de selección y ganancia genética para rendimiento y gravedad específica en poblaciones diploides de papa (*Solanum tuberosum* L.).

José Estiben Pacheco Díaz

**Proyecto Presentado como Requisito Para optar por el título de:
Magister en Ciencias Agrarias.**

Línea de Investigación en Genética y Fitomejoramiento

**Director
Luis Ernesto Rodríguez Molano PhD.**

**Codirector
Aquiles Enrique Darghan PhD.**

**Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agrarias
Maestría en Ciencias Agrarias
Bogotá D.C.
2018**

A mi familia:

Mis padres José C. Pacheco y Ligia Esperanza Díaz, mi inspiración. Quienes creen firmemente que la educación es la muestra de amor más grande hacia los hijos. Quienes lucharon cada segundo a mi lado para no dejarme perder la fe en mis capacidades. Quienes creen plenamente en mí. A quienes amo con todo mi corazón.

A mi hermana Lina B. Ortega (Bips), quien se ha desvelado desde siempre a mi lado. Quien cree que el mundo tiene todavía algo más grande para mí en cada amanecer. Gracias por darme tanto amor y a Martincito.

AGRADECIMIENTOS

A mis directores Luis Ernesto Rodríguez Ph.D y Aquiles Enrique Darghan Contreras Ph.D, por la instrucción y conocimientos compartidos durante estos años, por darme la mano cuando el camino se vio más difícil.

A los jurados Mauricio Parra y Mario García por su tiempo y aportes para la finalización de este documento.

Al I.A Johan Sebastian Urquijo, por el soporte en el análisis estadístico durante el desarrollo de esta investigación. Por ser un amigo y hermano.

A las personas que me brindaron su apoyo, en especial a Johanna Araque por su ayuda y soporte incondicional. A mis amigos María de Los Ángeles B., Daniel P., Veronica H., Judy S., Juanita C., por siempre confiar en mí y en mis capacidades.

Al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural por la financiación del proyecto a través de ASOHOFrucol dentro del convenio 2007S7647, contrato IV1344, La Universidad Nacional de Colombia - sede Bogotá.

A FEDEPAPA, FUNDELSURCO-NARIÑO y el proyecto “Improving potato production for increased food security of indigenous communities in Colombia” del International Development Research Center y el Department of foreign Affairs, Trade and Development of Canada.

A todos quienes me acompañan y saben que el trabajo siempre será honesto y de corazón.

Resumen

La papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo Phureja) es una especie fuente de características deseables como sabor, color, textura, cocción rápida, mayor calidad nutricional, precocidad, maduración temprana y resistencia a factores bióticos y abióticos que pueden ser utilizadas en programas de fitomejoramiento. Desarrollar estrategias eficientes enfocadas a la exploración de alternativas para la selección de genotipos superiores en las diferentes etapas del proceso de fitomejoramiento debe ser un propósito continuo. El uso de los predictores BLUP (Best Linear Unbiased Predictor) y el método de selección por valores propios ESIM (Eigenvalues Selection Index Method), se consideran alternativas novedosas para determinar la ganancia genética enfocada en la selección de individuos superiores. El objetivo de este trabajo fue determinar parámetros de selección y ganancia genética para rendimiento (RT) y gravedad específica (GE) en poblaciones de papa diploide mediante estimadores BLUP y el índice de selección por valores propios ESIM. Se evaluaron 24 familias de hermanos completos en cinco etapas de selección. La obtención de los valores predichos BLUP, usados con el fin de ajustar los valores de cada variable por familia, permitió identificar familias superiores (08-041 08-039 y 0857) para GE y RT. Los valores de heredabilidad variaron desde 0,26 en la etapa de selección uno hasta 0,82 en la etapa cinco, con un coeficiente de variación final de 3,7. El análisis permite indicar que la etapa de selección tres se puede reevaluar en programas futuros, pues la selección por forma, color, RT y GE, mediante el uso de BLUP y ESIM establece un alto grado de refinamiento en la predicción, facilitando la selección y favoreciendo el avance de los genotipos superiores. El análisis permitió contrastar modelos con efectos fijos y aleatorios, evidenciando las ventajas del predictor BLUP al ajustar las variables de respuesta, permitiendo hacer inferencia de los rasgos de las variables durante etapas avanzadas de selección.

Palabras clave: Avance genético, selección individual, Selección familiar, BLUP, ESIM.

Abstract

The yellow diploid potato (*Solanum tuberosum* Phureja Group) is a species, source of desirable characteristics such as flavor, color, texture, fast cooking, higher nutritional quality, early maturity, early maturity and resistance to biotic and abiotic factors that can be used in breeding programs. Developing efficient strategies focused on the exploration of alternatives for the selection of superior genotypes in the different stages of the plant breeding process should be a continuous purpose. The use of the predictors BLUP (Best Linear Unbiased Predictor) and the method of selection for eigenvalues ESIM (Eigenvalues Selection Index Method), are considered novel alternatives to determine the genetic gain focused on the selection of superior individuals. The objective of this work was to determine selection parameters and genetic gain for yield (RT) and specific gravity (GE) in diploid potato populations by means of BLUP predictors and the selection index by eigenvalues -ESIM-. Twenty-four complete sibling families were evaluated in five stages of selection. Obtaining the BLUP predicted values, used in order to adjust the values of each variable per family, allowed identifying superior families (08-041, 08-039 and 0857) for GE and RT. The heritability values ranged from 0.26 in the selection stage one to 0.82 in the fifth stage, with a coefficient of final variation of 3.7. The analysis allows to indicate that the selection stage three can be reevaluated in future programs, since the selection by shape, color, RT and GE, through the use of BLUP and ESIM establishes a high degree of refinement in the prediction, facilitating the selection and favoring the advancement of superior genotypes. The analysis allowed to compare models with fixed and random effects, showing the advantages of the BLUP predictor when adjusting the response variables, allowing to make inferences of the characteristics of the variables during advanced stages of selection.

Key words: Genetic progress, individual selection, family selection, BLUP, ESIM.

Contenido

	Pág.
Resumen y abstract	V
Lista de figuras.....	IX
Lista de tablas	IX
Introducción	1
1. Implementación de las metodologías BLUP y ESIM para la selección de familias en diseños aumentados, en etapas tempranas de programas de mejoramiento de papa diploide.....	17
1.1 Introducción	17
1.2 Materiales y métodos	21
1.2.1 Material vegetal	21
1.3 Análisis de datos.....	23
1.4 Resultados y discusión	26
1.4.1 Rendimiento de tubérculo (RT).....	27
1.4.2 Parámetros Genéticos	32
1.4.3 Gravedad específica (GE).....	36
1.4.4 Parámetros genéticos	42
1.4.5 Índice de selección (IS).....	45
1.4.6 Comparación BLUE vs. BLUP en etapas tempranas del proceso de selección.....	49
1.5 Conclusiones	51
1.6 Bibliografía.....	52
Anexo 1. Valores predichos BLUP por familias para la variable RT y GE.....	59
Anexo 2. Prueba t Student para los genotipos de la etapa de selección 1.....	60
2. Implementación de análisis BLUP (Best Linear Unbiased Predictors) en etapas avanzadas de selección en papa criolla (<i>Solanum tuberosum</i> Grupo Phureja)	77
2.1 Introducción	77
2.2 Materiales y métodos	81
2.3 Análisis de datos.....	82
2.4 Resultados y discusión	83
2.4.1 Rendimiento Total (RT)	83
2.4.2 Gravedad específica (GE)	85
2.4.3 Índice de selección.....	87
2.4.4 Interacción genotipo por ambiente (IGA)	89
2.4.5 Comparación BLUE vs. BLUP en etapas avanzadas de mejoramiento	93
2.5 Conclusiones	95
2.6 Bibliografía.....	97
Anexo 1. Heredabilidad para RT por localidad para la ES5.....	102

VIII	Estimación de parámetros de selección y ganancia genética para rendimiento y gravedad específica en poblaciones diploides de papa (<i>Solanum tuberosum</i> L.).	
------	---	--

	Anexo 2. Heredabilidad para GE por localidad para la ES5.	103
3.	Conclusiones generales	105

Lista de figuras

	Pág.
Figura 1. Esquema del proceso de mejoramiento genético en papa diploide.....	7
Figura 1-1 Rendimiento por familia etapa de selección uno y dos.....	28
Figura 1-2. Valores predichos (BLUP) para GE en el etapa de selección uno y dos.....	37
Figura 1-3. Agrupaciones para familias basadas en índice ESIM.....	48
Figura 1-4. Comportamiento del valor BLUE (azul) Vs. BLUP (naranja) para las variables RT en ES1 (A) y RT en ES2 (B) y para las variables GE en ES1 (C) y GE en ES2 (D).....	50
Figura 2-1 . Dendograma clasificacion localidades.....	90
Figura 2-2. Coeficiente de variación vs. Media para la variable RT.....	91

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 1-1. Familias construidas para la obtención de la primera generación clonal.....	22
Tabla 1-2. Análisis de varianza para rendimiento por genotipo.....	27
Tabla 1-3. Análisis de varianza para rendimiento por familias.....	28
Tabla 1-4. Parámetros genéticos para rendimiento.....	33
Tabla 1-5. Análisis de varianza de GE por genotipo.....	36
Tabla 1-6. Análisis de varianza de GE por familias.....	36
Tabla 1-7. Parámetros genéticos para GE por familias.....	42
Tabla 1-8. Índice de selección por familias.....	46
Tabla 2-1. Ensayo de evaluación para la etapa de selección tres.....	81
Tabla 2-2. Parámetros genéticos para RT	84
Tabla 2-3. Parámetros genéticos para GE	86
Tabla 2-4. Índice selección etapa de selección tres.....	87
Tabla 2-5 . Índice selección etapa de selección cuatro y cinco.....	88
Tabla 2-6. Correlaciones para GE y RT para la ES3	94
Tabla 2-7. Correlaciones para GE y RT para la ES4	94
Tabla 2-8. Correlaciones para GE y RT para la ES5	95

Introducción

La papa (*Solanum tuberosum* L.) se considera uno de los cultivos más importantes en el mundo junto con el trigo y el maíz (Spooner *et al.*, 2014; De Jong, 2016; Jansky *et al.*, 2016), siendo el primero que no es cereal (Slater *et al.*, 2014); produce cerca de 400 millones de toneladas anualmente, garantizando estabilidad en el suministro de alimentos (Halterman *et al.*, 2016; De Jong, 2016), contribuyendo con la seguridad alimentaria a escala global (De Jong, 2016). Se adapta a un amplio rango de condiciones eco-geográficas (De Jong, 2016), con una distribución entre cero y 4000 metros sobre el nivel del mar y temperaturas que varían entre 10°C y 20°C y suelos con pH entre 5,3 y 5,9 (Srivastava *et al.*, 2016). Adicionalmente, su adaptación y crecimiento en muchos ambientes y su valor nutricional le ha permitido posicionarse como el tercer cultivo a nivel mundial, debido a que es deliciosa y extremadamente versátil; su alta palatabilidad ha facilitado su incorporación en muchas culturas alrededor del mundo (De Jong, 2016).

La región andina es reconocida como el más importante centro de origen y diversidad de la papa en el mundo (De Jong, 2016). En América del Sur las variedades de papa presentan amplia distribución con niveles de ploidía que varían desde diploides ($2n = 2x = 24$), tetraploides ($2n = 4x = 48$) hasta hexaploides ($2n = 6x = 72$) (Hijmans *et al.*, 2002; Spooner y Hetterscheid 2005; Spooner *et al.*, 2007; PGSC 2011; Srivastava *et al.*, 2016), con diferencias fenotípicas evidentes entre niveles de ploidía (Spooner *et al.*, 2007) lo que ha representado un desafío para taxónomos y mejoradores debido a la combinación de características como alta heterocigosidad y reproducción asexual (Jansky *et al.*, 2016). La taxonomía en papa presenta alto nivel de complejidad debido a factores como hibridación inter-específica, introgresión, auto y aloploidía, compatibilidad sexual entre muchas especies, reproducción sexual y multiplicación asexual, posible divergencia reciente de especies, plasticidad fenotípica y similitud morfológica entre especies (Machida-Hirano, 2015).

La papa cultivada es una especie tetraploide propagada a partir de tubérculos, se ha

asumido que la tetraploidía es esencial para obtener altos rendimientos; sin embargo, se puede considerar la posibilidad de reinventar el mejoramiento de la papa a partir de la condición diploide, facilitando el aprovechamiento al máximo de factores heteróticos y las herramientas modernas de genética y genómica disponibles para mejorar la ganancia genética por selección (Jansky *et al.*, 2016).

En papa, los parientes silvestres diploides y sus híbridos con papa cultivada a menudo producen plantas tan vigorosas como los cultivares tetraploides (Jansky *et al.*, 2016). La teoría indica que las papas tetraploides presentan un rendimiento superior al de las diploides, basándose en gran parte en la hipótesis (no comprobada) que cuatro variantes alélicas por locus contribuyen a la superioridad del rendimiento (Bani-Aameur *et al.*, 1991; Peloquin *et al.*, 1991; Buso *et al.*, 2000; Buso *et al.*, 1999; Jansky *et al.*, 2016).

Sin embargo, Sanford y Hanneman (1982) en un estudio compararon híbridos tetraploides triples con híbridos sencillos, encontrando que los híbridos triples no presentaron mayor rendimiento, lo cual sugiere que el aumento de los niveles de ploidía y heterocigosidad no necesariamente se traduce en un mayor rendimiento. Datos recientes de genómica indican que al menos a nivel de un solo nucleótido son raros los loci trialélicos y tetraalélicos (Uitdewilligen *et al.*, 2011; Uitdewilligen *et al.*, 2013; Hirsch *et al.*, 2013). De hecho, la contribución de alelos múltiples por locus para producir superioridad puede ser cuestionada teniendo en cuenta que los genotipos diploides han demostrado repetidamente que presentan un alto potencial de rendimiento (Maine, 1996; Maris, 1990; Simmonds, 1997).

El obstáculo más importante para obtener una mayor ganancia genética en la papa a nivel tetraploide es probablemente la abundancia de alelos deletéreos que pueden ser tolerados dentro de un genoma poliploide que, aunque tiene niveles de segregación con baja expresión fenotípica de alelos recesivos, se generan genomas heterocigotos que aumentan el tiempo en la selección de fenotipos deseables (Watanabe, 2015). Si este es el caso, entonces se podría predecir que resultaría en una alta proporción de combinaciones genéticas inferiores cuando se hacen cruzamientos entre los padres tetraploides heterocigotos (Jansky *et al.*, 2016) así, espera que en un genoma diploide se favorezca un avance genético mayor gracias a una selección con la expresión de una menor cantidad de alelos.

Comparativamente con los diferentes niveles de ploidía que se expresan en la papa, las ganancias genéticas pueden requerir menos etapas de selección a nivel diploide; si bien el mejoramiento genético en este caso se verá facilitado en gran medida por una reducción de la ploidía, también se puede aprovechar la producción de líneas endogámicas para ensamblar sistemáticamente combinaciones deseables de genes y explotar la heterosis (Jansky *et al.*, 2016).

El enfoque de la homocigosidad en los tetraploides es más lento que en los diploides (Haldane, 1930), en consecuencia, los esfuerzos para auto-polinizar clones de papa tetraploides nunca han probado realmente el valor para crear líneas consanguíneas para eliminar alelos deletéreos y fijar características deseables (Jansky *et al.*, 2016). Por su parte, los genotipos diploides de *S. tuberosum* se cruzan más fácilmente con muchas especies diploides, proporcionando la oportunidad para la introgresión de rasgos útiles de fuentes foráneas a las previamente cultivadas gracias a la posibilidad de autofecundar y producir líneas homocigotas (Srivastava *et al.*, 2016).

Colombia tiene una producción autosuficiente de papa, con un área sembrada que oscila entre 120 mil a 140 mil hectáreas, representa una fuente significativa de empleo rural, a la cual proporcionalmente pueden estar asociados más de 100 mil productores; en términos de seguridad alimentaria este cultivo es el de mayor consumo en la economía colombiana y representa un gran desafío en su industrialización y en la tecnificación de los procesos en materia de agregación de valor sobre la producción (Fonseca, 2017).

En el contexto nacional el nombre de papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo Phureja) (Huamán y Spooner, 2002) corresponde a los morfotipos diploides que presentan tubérculos con color de piel y carne amarilla (fenotipo yema de huevo) (Rodríguez *et al.*, 2009). Colombia se considera el mayor productor de papa criolla en el mundo; para el año 2016 se sembraron 10.683 ha, con una producción de 170 mil toneladas, especialmente en los departamentos de Cundinamarca, Nariño y Boyacá (Agronet, 2016).

El grupo conformado por las papas criollas está compuesto por un conjunto de variedades nativas que crecen extensamente en los Andes, desde el occidente de Venezuela hasta el centro de Bolivia (Ghislain *et al.*, 2006), con un centro importante de

diversidad localizado en el Departamento de Nariño. Se caracterizan por presentar adaptación a días cortos, brotación en el momento de la cosecha y genoma principalmente diploide (Huamán y Spooner, 2002), dentro de los cuales Ghislain *et al.*, (2006) proponen refinar la descripción del Grupo Phureja, incluyendo cultivares con ausencia de periodo de reposo independiente de su ploidía.

El mercado de papa criolla posee un potencial a nivel comercial en crecimiento constante que busca abrirse campo en mercados incipientes en regiones con bajo consumo y algunos mercados internacionales (Bonierbale *et al.*, 2009; Peña *et al.*, 2015). Se considera un producto que requiere una exploración más profunda de su genética, pues características como ciclo corto, maduración temprana, llenado rápido, forma y color especial, ojos superficiales, ausencia de periodo de reposo y cocción rápida le han convertido en alternativa para el desarrollo de nuevas variedades a través de programas de cruzamientos (Bonierbale, *et al.*, 2004; Burgos *et al.*, 2009; Rodríguez *et al.*, 2010), razón por la cual los programas de mejoramiento en papa han sido una fuente interminable de variedades, en las que se han encontrado características especiales y novedosas de alto impacto a nivel mundial, gracias principalmente a la amplia diversidad genética que sigue siendo explorada (Spooner *et al.*, 2010; Castañeda-Álvarez *et al.*, 2015).

Con el fin de mantener la producción y resaltar las excelentes condiciones morfo-agronómicas y fisicoquímicas de la papa criolla, es necesario que las características de selección estén enfocadas al mejoramiento del rendimiento y a la evaluación de factores que conduzcan a mejorar el llenado del tubérculo (Bonierbale *et al.*, 2009; Burgos *et al.*, 2009). Sin embargo, comparado con otros cultivos alimenticios, el avance genético en el rendimiento de la papa como resultado de esfuerzos de mejoramiento es muy bajo, debido a que la ganancia genética no puede ser fijada a causa de la necesidad de realizar cruzamientos sexuales (Lindhout *et al.*, 2011).

En el mejoramiento genético tradicional de papa, la reproducción sexual permite la expresión de alta variabilidad a partir de la obtención de semilla botánica (debido a su reproducción principalmente vegetativa) llevando a la identificación de caracteres superiores de desarrollo en campo que conducen al éxito de programas de fitomejoramiento (Castañeda *et al.*, 2015; Lindhout *et al.*, 2011; Ticona Benavente y

Pinto, 2012).

La inherente complejidad genética de la papa hace que el mejoramiento consuma mucho tiempo y a menudo con resultados impredecibles; se cree que poligenes regulan la resistencia cuantitativa y la expresión de algunos caracteres de rendimiento que son difíciles de mantener intactos durante el proceso de mejoramiento y, por esto, es deseable identificar fuentes con alta heredabilidad y a partir de ellas procedimientos robustos de búsqueda y selección de genotipos superiores (Machida-Hirano, 2015).

El establecimiento de metodologías para la evaluación de programas de mejoramiento necesita procedimientos especiales, que tengan como finalidad la determinación de criterios de selección que faciliten la evaluación y el avance genético en poblaciones. El establecimiento de metodologías eficientes de mejoramiento basadas en una caracterización exhaustiva, analizadas usando herramientas novedosas, busca delimitar esquemas de mejoramiento y acelerar la toma de decisiones en campo, enfocándolas a la optimización de la selección haciendo eficiente el uso de recursos y tiempo (Fufa *et al.*, 2007; Piepho *et al.*, 2008; Möhring 2010).

Los trabajos de mejoramiento de papa criolla en Colombia han abordado el mejoramiento del rendimiento y la caracterización de variedades (Carrasco y Pienda, 1993; Carvajal y Chaparro, 2004; Ligarreto y Suárez, 2003; Rodríguez y Ñustez, 2012), siendo necesario desarrollar metodologías eficientes, tanto para la selección como para estimar la tasa de mejora del rendimiento promedio de algunos rasgos importantes, en respuesta a los procesos de selección de individuos, obtenidos a partir de semilla botánica y subsecuentes etapas de selección y propagación vegetativa, con el fin de estimar el avance genético y determinar el éxito de la selección estudiando parámetros genéticos relevantes en papa criolla.

Autores como Elias *et al.* (2016) y de Leon *et al.* (2016) indican que metodologías que permitan la verificación de la estabilidad o plasticidad para el establecimiento de individuos como parentales y que respondan a las necesidades de un programa de mejoramiento, deben ser desarrolladas en ambientes naturales caracterizando su comportamiento temporal y espacial y evaluando la capacidad de los genotipos que responden positivamente a condiciones ambientales diferenciales.

El éxito de los programas de mejoramiento genético para incrementar el rendimiento depende de la cuidadosa selección de los progenitores con miras a generar poblaciones superiores para la selección de genotipos con alto potencial de rendimiento en generaciones tempranas de selección (Ticona-Benavente *et al.*, 2011). Aunque el desarrollo del concepto de este ideotipo ha centrado la atención sobre la identificación de caracteres morfológicos simples, es necesario replantear el enfoque de los programas de mejoramiento buscando crear genotipos con caracteres más complejos que relacionen un comportamiento fisiológico eficiente con características morfológicas deseadas (Sharma *et al.*, 2013).

El objetivo del mejoramiento en papa es la selección de genotipos superiores. Ticona-Benavente y Pinto, (2012) señalan que la selección de familias sería una estrategia inicial viable para reducir el tamaño de las poblaciones y permitir una mejor evaluación de un número más pequeño de clones en las siguientes etapas de selección, proceso que se ha llevado a cabo tradicionalmente utilizando diseños incrementados (Schaalje *et al.*, 1987; Cotes y Núñez, 2001).

El uso de semilla sexual, y su posterior selección clonal, implica que se parte del método genealógico, individual o de pedigrí con selección en la generación F1, a partir de la cual se lleva a cabo un proceso secuencial de evaluaciones morfo-agronómicas muy detalladas de un grupo de individuos lo suficientemente grande, que represente la variabilidad genética de la especie y que asegure la multiplicación de semilla para establecer las siguientes etapas de selección (Lindhout *et al.*, 2011; Vallejo y Estrada, 2013), todo esto fundamentado en un índice de selección, que se vale de una combinación lineal de observaciones que son usadas para establecer un criterio de selección basado en (a) información del individuo y algunos de sus parientes, (b) selección de dos o más rasgos utilizando registros de un individuo, (c) selección de dos o más rasgos utilizando registros del individuo y su familia, (d) selección de líneas de cruzamiento utilizando datos de un cruzamiento específico (Henderson, 1963).

El esquema de mejoramiento en papa criolla desarrollado por el Grupo de Investigación en papa de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá, (UN), puede relacionarse con los realizados en especies de reproducción asexual como caña o yuca, que inicia

con la obtención de semilla botánica con el fin de explotar las ventajas de la segregación en la generación F1, lo que permite la verificación del potencial de una población de hermanos completos (HC) o medio hermanos (MH) en condiciones de campo, garantizando una selección adecuada de individuos basados en el análisis de variables relacionadas con el rendimiento y la calidad, que posteriormente serán llevados a subsecuentes de selección incluyendo el análisis por localidad, lo que permite a su vez una selección de posibles eco-tipos y estudios de estabilidad genética. Finalmente, los genotipos superiores entran en de multiplicación y entrega a agricultores (Figura 1).

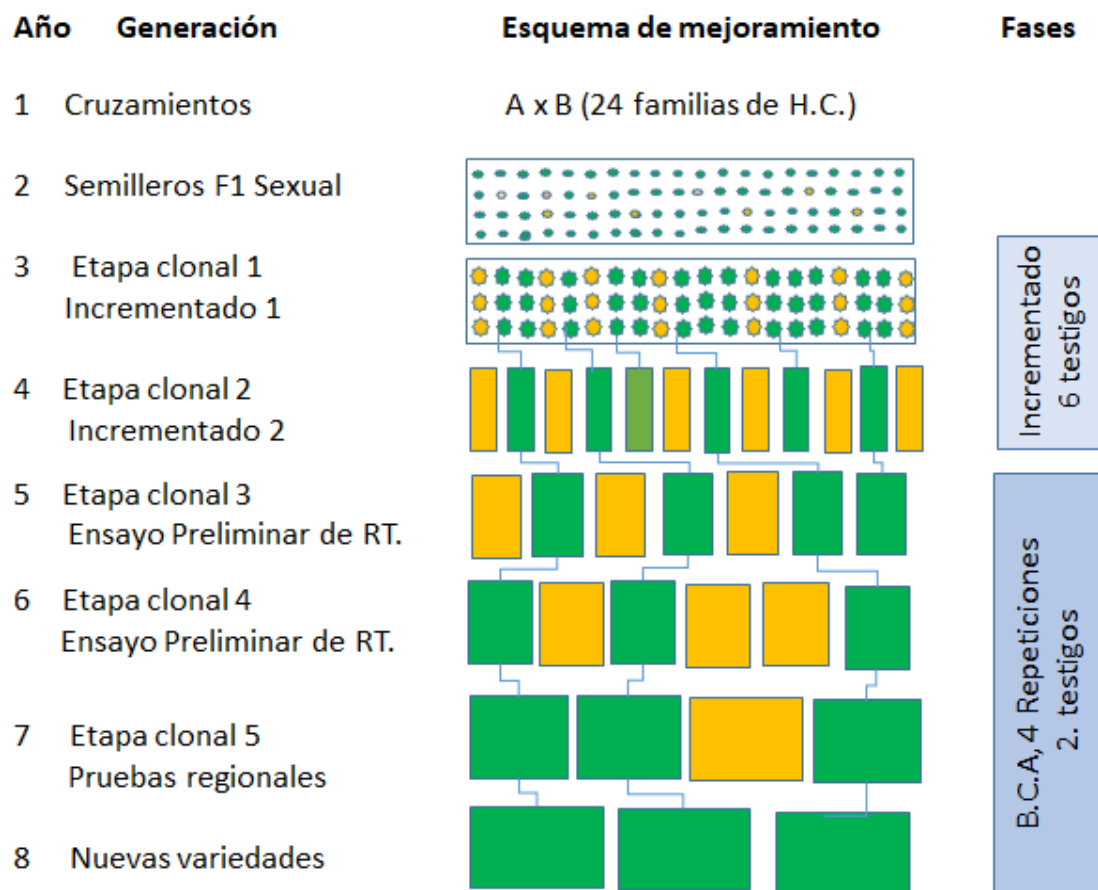


Figura 1. Esquema del proceso de mejoramiento genético en papa diploide.

Tal como se plantea a partir de los cruzamientos iniciales, se obtiene una reducida cantidad de tubérculos que deben ser multiplicados en etapas clonales y analizados en diseños que no requieran repeticiones, buscando hacer la mejor selección hasta finalmente la obtención de suficiente semilla para el establecimiento de ensayos en diferentes ambientes con un número reducido de genotipos, como consecuencia del

proceso de selección, pero con un importante incremento en el número de tubérculos por cada genotipo, lo que permite entender la interacción genotipo por ambiente.

En metodologías de análisis de avanzadas de los programas de mejoramiento de papa tetraploide, se realizan procedimientos que permiten delimitar el impacto de la selección sobre la población construida, la implementación de análisis "BLUE" (Best Linear unbiased estimator) y la obtención de valores predichos "BLUP" (Best Linear unbiased Predictor) se han presentado como alternativas en el análisis de predicción para la selección potenciando la ganancia genética (Ticona-Benavente y Pinto 2012).

Autores como Henderson (1984), Robinson (1991) y Ticona-Benavente y da Silva Filho (2015) indican que la metodología de obtención de valores BLUP es un método de estimación de efectos aleatorios, en el contexto de un modelo lineal, representado como:

$$y_i = X_i B + Z_i b_i + \varepsilon_i \quad i = 1, \dots, N,$$

donde y_i es vector de respuestas de la i -ésima unidad experimental (de dimensión $n_i \times 1$), X_i es la matriz de diseño de efectos fijos (de dimensión $n_i \times m$), B es el vector de parámetros asociados a los efectos fijos (de dimensión $m \times 1$), Z_i es la matriz de diseño para los efectos aleatorios ($n_i \times k$), ε_i es el término del error con componentes independientes de media cero y de varianza dentro de unidades experimentales igual σ^2 (de dimensión $n_i \times 1$) y finalmente b_i es el vector de los efectos aleatorios mutuamente independientes con media cero y matriz de covarianza $\sigma^2 G$. De este modo:

$$\text{var} \begin{bmatrix} u \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} G & 0 \\ 0 & R \end{bmatrix} \sigma^2$$

Una propiedad interesante de los modelos mixtos es que se pueden realizar predicciones individuales aun cuando el número de observaciones para un individuo es menor que el número de parámetros estimados (efectos fijos). Esta propiedad viene del supuesto principal de que cada individuo tiene su propio parámetro específico con un promedio poblacional común, de este modo:

$$E(b_i|y_i) = GZ'_i(I + Z_iDZ'_i)^{-1}(y_i - X_iB).$$

de aquí que:

$$\hat{b} = GZ'_i(I + Z_iDZ'_i)^{-1}(y_i - X_i\hat{B}) \quad (\text{Ecuación 2.})$$

donde \hat{B} es el estimador mínimo cuadrático generalizado para B y \hat{b} es el estimador BLUP para b_i .

Como propuesta para el uso de los predictores BLUP es posible su uso en la construcción de un índice de selección (IS) basados en el índice ESIM (Eigen Selection Index Method) propuesto por Cerón-Rojas *et al.* (2006, 2008) quienes indican que este índice se fundamenta en el uso de los valores propios (eigenvalores y eigenvectores), basado en el índice de Smith (1936) que usa la teoría de descomposición valor singular para estimar el vector de parámetros β que maximiza la correlación (ρ) entre Z_i y y_i ; en este caso los primeros elementos del vector propio de $R^{-1}G$ determina la proporción de la contribución de cada carácter al $IS = \beta'v$, donde v es la matriz de valores económicos (Pacheco *et al.*, 2016).

Mientras la estimación de los BLUP permite una corrección de las variables tratadas basado en su varianza (Robinson, 1991; Ticono-Benavente y da Silva Filho, 2015), aproximando los valores a reales ajustados, el IS denominado ESIM toma los valores propios de los BLUP de 2 o más variables (Pacheco *et al.*, 2016) y, a partir de ellos, determina un orden donde el valor superior representa la mejor y el valor inferior representa la peor respuesta a la selección basada en las variables estudiadas, sin embargo, estas metodologías aún no se han implementado en análisis de poblaciones de papa criolla por lo cual se requiere un análisis más profundo para definir su forma de aplicación y utilidad frente a metodologías tradicionales inclusive en tempranas de selección.

El objetivo de esta investigación fue la estimación de parámetros de selección y ganancia genética para rendimiento y gravedad específica, utilizando la metodología reciente BLUP/ESIM, para la selección de familias e individuos superiores a nivel diploide para la obtención de nuevos cultivares a partir de la información generada por el programa de mejoramiento Genético del Grupo de Investigación en Papa, de la Facultad de Ciencias

Agrarias de la Universidad Nacional de Colombia-Sede Bogotá.

Bibliografía

- Agronet. (2016). Área, producción y rendimiento por cultivo: papa criolla. Consultado abril 18, 2017, en <http://www.agronet.gov.co/estadistica/Paginas/default.aspx>
- Bani-Aameur, F., Lauer, F. I., Veilleux, R. E., y Hilali, A. (1991). Genomic composition of 4x-2x potato hybrids: Influence of *Solanum chacoense*. *Genome*, 34, 413–420.
- Bonierbale, M., Amoros, W., Espinoza, E., Mihovilovich, E., Roca, W., y Gómez, R. (2004). Recursos Genéticos de la papa: don del pasado, legado para el futuro. *Suplemento Revista Latinoamericana de La Papa*, 12.
- Bonierbale, M., Grüneberg, W., Amoros, W., Burgos, G., Salas, E., Porras, E., y Felde, T. zum. (2009). Total and individual carotenoid profiles in *Solanum phureja* cultivated potatoes: II. Development and application of near-infrared reflectance spectroscopy (NIRS) calibrations for germplasm characterization. *Journal of Food Composition and Analysis*, 22(6), 509–516.
- Burgos, G., Salas, E., Amoros, W., Auqui, M., Muñoa, L., Kimura, M., y Bonierbale, M. (2009). Total and individual carotenoid profiles in *Solanum phureja* of cultivated potatoes: I. Concentrations and relationships as determined by spectrophotometry and HPLC. *Journal of Food Composition and Analysis*, 22(6), 503–508.
- Burgos, G., Salas, E., Amoros, W., Auqui, M., Muñoa, L., Kimura, M., y Bonierbale, M. (2009). Total and individual carotenoid profiles in *Solanum phureja* of cultivated potatoes: I. Concentrations and relationships as determined by spectrophotometry and HPLC. *Journal of Food Composition and Analysis*, 22, 509–516.
- Buso, J., Boiteux, L. S., y Peloquin, S. (2000). Heterotic effects for yield and tuber solids and type of gene action for five traits in 4x potato families derived from interploid (4x-2x) crosses. *Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin*, 119, 111–117.
- Buso, J. A., Boiteux, L. S., Tai, G. C., y Peloquin, S. J. (1999). Chromosome regions between centromeres and proximal crossovers are the physical sites of major effect loci for yield in potato: genetic analysis employing meiotic mutants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(4), 1773–1778.
- Carrasco, C., y Pienda, R. (1993). Papa criolla “Yema de Huevo” una multivariedad nativa. *Revista Papa. Federación Colombiana de Productores de Papa*, 7, 14–19.
- Carvajal-Bernal, D. A., y Chaparro-Giraldo, A. (2004). Estudios Orientados a la Transformación de papa criolla (*Solanum phureja*) mediada por *Agrobacterium*

- tumefaciens. *Acta Biologica Colombiana*, 9(2), 90–91.
- Castañeda-Álvarez, N. P., de Haan, S., Juárez, H., Khoury, C. K., Achicanoy, H. A., Sosa, C. C., Spooner, D. M. (2015). Ex Situ Conservation Priorities for the Wild Relatives of Potato (*Solanum* L. Section Petota). *PLOS ONE*, 10(4), e0122599.
- Cerón-Rojas, J. J. Crossa, J., Sahagún-Castellanos, J., Castillo-González, F., y Santacruz-Varela, A. (2006). A selection index method based on eigenanalysis. *Crop Science*, 46(4), 1711–1721.
- Cerón-Rojas, J. J., Sahagun-Castellanos, J., Castillo-Gonzalez, F., Santacruz-Varela, A., y Crossa, J. (2008). A restricted selection index method based on eigenanalysis. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 13(4), 440–457.
- Cotes, J. M., y Núñez, C. E. (2001). Propuesta para el Análisis de Diseños Aumentados en Fitomejoramiento: Un Caso en Papa. *Revista Latinoamericana de La Papa.*, 12, 15–34.
- De Jong, H. (2016). Impact of the Potato on Society. *American Journal of Potato Research*, 93(5), 415–429.
- de Leon, N., Jannink, J.-L., Edwards, J. W., y Kaeppler, S. M. (2016). Introduction to a Special Issue on Genotype by Environment Interaction. *Crop Science*, 56(5), 2081.
- Elias, A. A., Robbins, K. R., Doerge, R. W., y Tuinstra, M. R. (2016). Half a Century of Studying Genotype × Environment Interactions in Plant Breeding Experiments. *Crop Science*, 56(5), 2090.
- Fonseca, F. (2017). Cultivo comercial de papa: identificación de zonas aptas en Colombia, a escala 1:100.000. *PAPA (FEDEPAPA)*, N°41, 14–24.
- Fufa, F., Baum, M., Grando, S., Kafawin, O., y Ceccarelli, S. (2007). Consequences of a decentralized participatory barley breeding programme on changes in SSR allele frequency and diversity in one cycle of selection. *Plant Breeding*, 126(5), 527–532.
- Ghislain, M., Andrade, D., Rodríguez, F., Hijmans, R., y Spooner, D. (2006). Genetic analysis of the cultivated potato *Solanum tuberosum* L. Phureja Group using RAPDs and nuclear SSRs. *Theor. Appl. Gent.*, 113, 1515–1527.
- Haldane, J. B. S. (1930). Theoretical genetics of autopolyploids. *Journal of Genetics*, 22, 359–372.
- Halterman, D., Guenther, J., Collinge, S., Butler, N., y Douches, D. (2016). Biotech Potatoes in the 21st Century: 20 Years Since the First Biotech Potato. *American Journal of Potato Research*, 93(1), 1–20.
- Henderson, C. R. (1963). Selection index and expected genetic advance. *Statistical Genetics and Plant Breeding.*, 141–163. Retrieved en

<http://morotalab.org/literature/pdf/henderson1963.pdf>

- Henderson, C. R. (1984). *Best linear unbiased prediction of performance and breeding value*. Cornell University and the University of Illinois. Retrieved en papers3://publication/uuid/627506AA-ACB7-491A-B468-9A3B5C2A52EC
- Hijmans, R. J., Spooner, D. M., Salas, A. R., Guarino, L., y Cruz, J. De. (2002). *Atlas of Wild Potatoes (SYSTEMATIC)*. IIMA: IPGRI. Consultado en http://www.bioversityinternational.org/fileadmin/_migrated/uploads/tx_news/Atlas_of_wild_potatoes_826.pdf
- Hirsch, C. N., Hirsch, C. D., Felcher, K., Coombs, J., Zarka, D., Van Deynze, A., ... Buell, C. R. (2013). Retrospective view of North American potato (*Solanum tuberosum* L.) breeding in the 20th and 21st centuries. *G3 Genes, Genomes, Genetics*, 3(6), 1003–13.
- Huamán, Z., y Spooner, D. M. (2002). Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* sect. *Petota*). *American Journal of Botany*, 89(6), 947–965.
- Jansky, S. H., Charkowski, A. O., Douches, D. S., Gusmini, G., Richael, C., Bethke, P. C., ... Jiang, J. (2016). Reinventing Potato as a Diploid Inbred Line–Based Crop. *Crop Science*, 56(4), 1412.
- Ligarreto, G. A., y Suárez, M. N. (2003). Evaluación del potencial de los recursos genéticos de papa criolla (*Solanum phureja*) por calidad industrial. *Agronomía Colombiana*, 21, 83–94.
- Lindhout, P., Meijer, D., Schotte, T., Hutten, R. C. B., Visser, R. G. F., y van Eck, H. J. (2011). Towards F1 Hybrid Seed Potato Breeding. *Potato Research*, 54(4), 301–312.
- Machida-Hirano, R. (2015). Diversity of potato genetic resources. *Breeding Science*, 65(1), 26–40.
- Maine, M. J. de. (1996). An assessment of true potato seed families of *Solanum Phureja*. *Potato Research*, 39, 323–332.
- Maris, B. (1990). Comparison of diploid and tetraploid potato families derived from *Solanum phureja* X dihaploid *S. tuberosum* hybrids and their vegetatively doubled counterparts. *Euphytica*, 15–33.
- Möhring, J. (2010). *Mixed modelling for phenotypic data from plant breeding*. Universität Hohenheim.
- Pacheco, A., Perez, S., Alvarado, G., Cerón, J., Rodríguez, F., Crossa, J., y Burgueño, J. (2016). RIndSel (Selection Index with R for Windows.). *RIndSel (Index Selection with*

- R) *Users Manual*. International Maize and Wheat Improvement Center.
- PELOQUIN, S. J., WERNER, J. E., y YERK, G. L. (1991). The Use of Potato Haploids in Genetics and Breeding. In P. K. Gupta y T. Tsuchiya (Eds.), *Chromosome Engineering in Plants: Genetics, Breeding, Evolution* (pp. 79–92). Elsevier Science.
- Peña, C., Restrepo-Sánchez, L.-P., Kushalappa, A., Rodríguez-Molano, L.-E., Mosquera, T., y Narváez-Cuenca, C.-E. (2015). Nutritional contents of advanced breeding clones of *Solanum tuberosum* group Phureja. *LWT - Food Science and Technology*, 62(1), 76–82.
- Piepho, H. P., Möhring, J., Melchinger, A. E., y Büchse, A. (2008). BLUP for phenotypic selection in plant breeding and variety testing. *Euphytica*, 161(1–2), 209–228.
- Potato Genome Sequencing Consortium. (2011). Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. *Nature*, 475, 189–195.
- Robinson, G. . K. (1991). That BLUP is a Good Thing: The Estimation of Random Effects. *Statistical Science*, 6(1), 15–32.
- Rodríguez, F., Ghislain, M., Clausen, A. M., Jansky, S. H., y Spooner, D. M. (2010). Hybrid origins of cultivated potatoes. *Theoretical and Applied Genetics*, 121(6), 1187–1198.
- Rodríguez, L., Ñustez, C., y Estrada, N. (2009). Criolla Latina, Criolla Paisa y Criolla Colombia, nuevos cultivares de papa criolla para el departamento de Antioquia (Colombia). *Agronomía Colombiana*, 27(3), 289–303.
- Rodríguez, L., y Ñustez, L. (2012). Mejoramiento genético a nivel de diploide en papa. In A. Herrera y L. Rodríguez (Eds.), *Tecnologías de la Producción y Transformación de Papa Criolla*. (U. N. de Colombia. Universidad Nacional de Colombia.
- Sanford, J. C., y Hanneman, R. E. (1982). A possible heterotic threshold in the potato and its implications for breeding. *Theoretical and Applied Genetics*, 61(2), 151–159.
- Santos, M. (2010). *Evaluación del crecimiento, desarrollo y componentes de rendimiento de cuatro cultivares de papa criolla en dos localidades del departamento de Cundinamarca*. Universidad Nacional de Colombia.
- Schaalje, G. B., Lynch, D. R., Kozub, G. C., y Canada, A. (1987). Field evaluation of a modified augmented design for early stage selection involving a large number of test lines without replication. *Potato Research*, 30, 35–45.
- Sharma, S. K., Bolser, D., de Boer, J., Sønderkær, M., Amorós, W., Carboni, M. F., ... Bryan, G. J. (2013). Construction of Reference Chromosome-Scale Pseudomolecules for Potato: Integrating the Potato Genome with Genetic and Physical Maps.

- G3y: Genes/Genomes/Genetics, 3(11), 2031–2047.
- Simmonds, N. W. (1997). A review of potato propagation by means of seed , as distinct from clonal propagation by tubers. *Potato Research*, 40, 191–214.
- Slater, A. T., Cogan, N. O. I., Hayes, B. J., Schultz, L., Dale, M. F. B., Bryan, G. J., y Forster, J. W. (2014). Improving breeding efficiency in potato using molecular and quantitative genetics. *Theoretical and Applied Genetics*, 127(11), 2279–2292.
- Smith, H. F. (1936). A discriminant function for plant selection. *Papers on Quantitative Genetics and Related Topics*, 466–476.
- Spooner, D., y Hetterscheid, W. (2005). Origins, evolution, and group classification of cultivated potatoes. In T. J. Motley, N. Zerega, y H. Cross (Eds.), *Darwin's harvest: new approaches to the origins, evolution and conservation of crops* (pp. 285–307). Columbia University Press.
- Spooner, D. M., Gavrilenko, T., Jansky, S., Ovchinnikova, A., Krylova, E., Knapp, S., y Simon., R. (2010). Ecogeography of ploidy variation in cultivated potato (*Solanum* sect. *Petota*). *America Journal of Botany*, 97(12), 2049–60.
- Spooner, D. M., Ghislain, M., Simon, R., Jansky, S. H., y Gavrilenko, T. (2014). Systematics, Diversity, Genetics, and Evolution of Wild and Cultivated Potatoes. *The Botanical Review*, 80(4), 283–383.
- Spooner, D. M., Nuñez, J., Trujillo, G., Herrera, R., Guzma, F., y Ghislain, M. (2007). Extensive simple sequence repeat genotyping of potato landraces supports a major reevaluation of their gene pool structure and classification ´ n. *PNAS*, 104(49), 19398–19403.
- Srivastava, A., Bhardwaj, V., Singh, B., y Khurana, S. P. (2016). *Potato Diversity and Its Genetic Enhancement*. (V. R. Rajpal, S. R. Rao, y S. N. Raina, Eds.), *Gene Pool Diversity and Crop Improvement: Sustainable Development and Biodiversity* (V.R. Rajpa, Vol. 10). Cham: Springer International Publishing.
- Ticona-Benavente, C. A., Brasil Pereira Pinto, C. A., Rodrigues de Figueiredo, I. C., y Martins Rodrigues Ribeiro, G. H. (2011). Repeatability of family means in early generations of potato under heat stress. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 11, 330–337.
- Ticona-Benavente, C. A., y da Silva Filho, D. F. (2015). Comparison of BLUE and BLUP/REML in the selection of clones and families of potato (*Solanum tuberosum*). *Genetics and Molecular Research*, 14(4), 18421–18430.
- Ticona-Benavente, C. A., y Pinto, C. A. B. P. (2012). Selection Intensities of Families and

- Clones in Potato Breeding. *Ciência E Agrotecnologia*, 36(1), 60–68.
- Uitdewilligen, J. G., Wolters, A.-M. A., D'hoop, B. B., Borm, T. J. A., Visser, R. G. F., y van Eck, H. J. (2013). A Next-Generation Sequencing Method for Genotyping-by-Sequencing of Highly Heterozygous Autotetraploid Potato. *PLoS ONE*, 8(5), 1–14.
- Uitdewilligen, J. G., Wolters, A. M., Vlies, V. der, Visser, R., y Eck, H. Van. (2011). SNP and haplotype identification from targeted next-generation re-sequencing in a set of 83 potato cultivars. In *18th Trienn. Conf. Eur. Assoc. Potato Res* (p. 97).
- Vallejo, F. A., y Estrada, E. I. (2013). *Mejoramiento Genético de Plantas*. (2da Edición). Palmira, Colombia.: Editorial Universidad Nacional de Colombia
- Watanabe, K., 2015. Potato genetics, genomics, and applications. *Breeding Science*, 65(1), pp.53–68.
- .

1. Implementación de las metodologías BLUP y ESIM para la selección de familias en diseños aumentados, en etapas tempranas de programas de mejoramiento de papa diploide.

1.1 Introducción

El mejoramiento genético de la papa (*Solanum tuberosum* L.) es un arte antiguo al cual se han integrado nuevos métodos y se le han sumado diferentes ramas de la ciencia; se considera un proceso laborioso que se puede desarrollar en varias etapas, en el que se consiguen resultados a largo plazo (8 a 20 años) (Haltermann *et al.*, 2016).

Autores como Hutten, (1994) y Hutten *et al.* (1995), analizaron aspectos básicos del mejoramiento genético a nivel diploide, al comparar el desempeño de progenies diploides y tetraploides provenientes de cruzamientos $2X \times 2X$ y en el cual los genotipos diploides solían tener rendimientos más bajos que los tetraploides, algunos diploides superaron los estándares de los tetraploides.

En papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo Phureja) (Huamán y Spooner, 2002) el mejoramiento genético está moldeado por preferencias regionales, sociales y por los hábitos de consumo cambiantes, lo que ha generado oportunidades permanentes de innovación y nuevos retos ante los cambios imprevistos que se dan a través del tiempo (De Jong, 2016; Vreugdenhil, 2007). Un incremento en el mercado de papa criolla fresca y la demanda creciente de la industria han generado un nicho importante de consumo que ha venido en aumento debido a su agradable sabor, textura, alto valor nutritivo, rápida cocción, diferentes formas de preparación y opciones de procesamiento, precocidad, adaptabilidad a diversos climas y sistemas de cultivo, lo que permite considerarle como uno de los alimentos de mayor expansión a nivel nacional.

El éxito implícito en la obtención de un producto alimenticio con alta aceptación y con usos tan versátiles a nivel industrial, ha promovido a nivel regional la necesidad de implementar programas de mejoramiento orientados a la obtención de un producto con mejores cualidades en variables de calidad y rendimiento.

En el caso de la papa criolla o diploide, su reproducción netamente vegetativa conlleva a desconocer su potencial genético inexplorado, por lo cual resulta indispensable el aprovechamiento de la reproducción sexual entre genotipos con viabilidad comercial, para la construcción de familias con el fin de implementar estrategias de selección sobre la expresión de caracteres de calidad de tubérculo para la obtención de genotipos superiores (Ticona Benavente y da Silva Filho 2015).

La implementación de un esquema de mejoramiento debería incorporar genotipos silvestres y heterocigotos de origen nativo que ofrezcan un grupo de genes superiores y alternativos, que a pesar de la transmisión en conjunto de genes que no aportan características enfocadas a la selección de un fenotipo comercialmente atractivo, permita la exploración de la expresión de características deseables (Bonierbale, 2010).

Una de las metodologías ampliamente usadas dentro de los esquemas de mejoramiento son los diseños aumentados o incrementados (Augmented Designs, Hooniaku Designs) que fueron propuestos por Federer (1956), con el fin de proveer un análisis robusto para aquella experimentación donde el material es relativamente homogéneo y con pocos individuos, como se presenta en algunos casos en investigación de ciencias químicas, físicas y agropecuarias.

El análisis de este tipo de diseños debe cumplir con dos condiciones mínimas, como lo indican Federer y Raghavarao (1975): 1) los individuos aumentados o clones potenciales permiten solo la siembra de una réplica, 2) los individuos testigo (variedades conocidas) están en cantidades suficientes para la siembra de r repeticiones para tener suficientes grados de libertad y así estimar la varianza del error residual y el efecto de las variedades y del bloqueo usado para controlar la heterogeneidad.

Los programas de mejoramiento de papa, donde las primeras etapas de selección cuentan con poca cantidad de tubérculos semilla, dificultando el uso de repeticiones para todas las

unidades experimentales, los diseños aumentados se convierten en una alternativa eficaz para el análisis de información, pues permite la realización de comparaciones entre variedades testigo (generalmente individuos comerciales o genotipos avanzados bien descritos), entre individuos “aumentados” (provenientes de los cruzamientos) y entre testigos o todos los testigos y los aumentados (Federer 1956; Federer y Raghavarao 1975; Lin *et al.* 1983). Estas comparaciones son fundamentales en el análisis de diseños aumentados (basados en la presión de selección y los objetivos de programa de mejoramiento), pues se compara el genotipo aumentado con el mejor, el peor o el promedio de las variedades testigo (Cotes y Núñez, 2001).

Debido a la posibilidad de construir y seleccionar familias en etapas tempranas, el uso de diseños aumentados tiene un papel relevante en las primeras etapas de selección, ya que permite disminuir la cantidad de genotipos que se evaluarán en etapas posteriores, incrementando la probabilidad de seleccionar individuos superiores en familias superiores (Simmonds 1996; Ticona Benavente y Pereira Pinto 2012).

En el proceso de modelado de atributos de interés de un cultivo, se destacan los modelos mixtos (Littell *et al.*, 2006) y dentro de ellos el análisis BLUP (Best Linear Unbiased Predictors), se describe como un método para estimar efectos aleatorios de un modelo mixto (Henderson, 1984a; Piepho *et al.*, 2008), facilitando la obtención de una predicción del comportamiento de genotipos con mayor exactitud (Borges *et al.*, 2010; Ticona-Benavente y da Silva Filho, 2015).

Sin embargo, la ventaja que presentan los valores BLUP en la corrección que hace de la media de los genotipos basada en la varianza, se ve limitada en el caso en las etapas iniciales de los programas de mejoramiento, por la inexistencia de repeticiones dentro de los diseños aumentados que permitan la obtención de la varianza por genotipo, lo cual implica la necesidad de determinar una alternativa de análisis en diseños de esta naturaleza. Una opción es el uso de los genotipos como repeticiones para la obtención de un valor BLUP por familia, haciendo de éstos efectos aleatorios buscando expresar la variación genética propia de la reproducción sexual y facilitando la discriminación entre familias en etapas tempranas de selección.

Teniendo en cuenta que los valores BLUP hacen una corrección de los valores

fenotípicos de la variable tratada ajustándole a un valor predicho, tienen el potencial de ser tratados como una variable corregida que acerca el valor observado a un valor adaptado a las condiciones óptimas del comportamiento de la variable respuesta. Siendo así, la implementación de un Índice de selección (IS) posterior a esta corrección presentaría una ventaja aparente, pues haría la selección sobre variables expresadas como un valor predicho y el potencial del comportamiento.

Pacheco *et al.* (2016) indican que un índice de selección genómica (GSI, por su sigla en inglés) corresponde a una combinación lineal de valores genómicos estimados de mejoramiento, que utilizan marcadores genómicos para predecir el mérito genético neto y seleccionar a los individuos superiores de una población de prueba. Dentro de los IS más importantes se destacan el Índice de selección de Smith, (1936) y el Índice de selección Kempthorne y Nordskog (KN) (1959).

Cerón *et al.* (2008) Indican que un índice de selección restringido permite maximizar la ganancia genética, como lo propone el índice de selección basado en los valores propios (ESIM Eigenvalue Selection Index Method), en el cual se usa el primer vector propio (del valor propio superior) como criterio del IS y sus elementos determinan la proporción del rasgo que contribuye al IS (Cerón, 2006; Cerón *et al.*, 2008).

Este método se caracteriza por presentarse como un IS que puede crear un ranking con base en 2 o más variables evaluadas, que pueden ser discriminadas mediante el uso de una matriz denominada “económica” que da un valor aparente a la relevancia de cada una de las variables respuesta, en la estimación del índice de selección (Cerón, 2006; Cerón *et al.*, 2008).

El uso de metodologías de análisis específicas en los cultivos, son trascendentales en la obtención de resultados que pudieran tener un efecto económico importante, pues permitiría determinar su potencial para el establecimiento de programas de mejoramiento más eficientes en el uso de recursos y tiempo necesario para la obtención de nuevas variedades.

El objetivo de esta investigación fue establecer una metodología para la implementación del análisis BLUP-ESIM, a un diseño aumentado en dos etapas de selección consecutivas, en

tempranas de un programa de mejoramiento, que permita la discriminación de genotipos a partir de la evaluación del rendimiento (RT) y gravedad específica (GE), buscando establecer el avance genético bajo los métodos de selección entre y dentro de familias en una población de hermanos completos (HC).

1.2 Materiales y métodos

1.2.1 Material vegetal

El programa de mejoramiento genético se inició con 24 familias (Tabla 1-1), que fueron la base para el establecimiento de la etapa de selección uno (ES1) para la evaluación de los individuos obtenidos a partir de semilla botánica.

Como progenitores se encuentran *Solanum bukasovii* (S. buk), reconocida por la presencia de tubérculos pequeños, período de reposo superior a 90 días, resistencia al frío y a diferentes enfermedades (Huamán y Spooner 2002; Hijmans *et al.* 2002) que, además, es considerada como uno de los ancestros de la papa cultivada (Spooner *et al.*, 2007; Sukhotu *et al.*, 2005). *Solanum stenotomum* -Amarilla Tumbay- (S. buk) y *Solanum goniocalyx*, (S. gon) se caracterizan por presentar un mayor período de reposo de tubérculo (Spooner *et al.*, 2007) y *S. tuberosum* Grupo Phureja, caracterizada por presentar ausencia de período de reposo (Ghislain *et al.*, 2006), tubérculos redondos de piel y carne amarilla, ojos superficiales a medios y mayor potencial de rendimiento (Rodríguez *et al.*, 2009).

Con base en la información previamente expuesta, inicialmente se estableció la Etapa de Selección ES1: se evaluaron 2342 genotipos provenientes de las 24 familias obtenidas a partir de cruzamientos entre diferentes progenitores diploides y seis testigos que corresponden a cuatro cultivares comerciales (Criolla Colombia, Galeras, Guaneña, Latina) y dos genotipos avanzados (71.9 y 71.26) sembradas bajo un diseño aumentado con 10 bloques, en la finca el Porvenir, vereda Cuatro Esquinas del Municipio de Facatativá (Rodríguez, 2013).

Teniendo en cuenta la selección hecha en ES1, donde se dio mayor relevancia a variables de forma y color (donde se privilegió únicamente fenotipos amarillos, de forma

redonda y con ojos superficiales) utilizando una presión de selección del 11,65%, se estableció la Etapa de Selección dos (ES2), donde se evaluaron 266 genotipos y cuatro testigos (Colombia, Galeras, Guaneña, Latina) bajo un diseño aumentado con cinco bloques, en la finca Matecaña, vereda El Cascajal, Municipio de Subachoque.

Tabla 1-1. Familia de clones establecidos como base para el cruzamiento y obtención de semilla (Rodríguez, 2013).

N°	Fam.	Cant.	Madre	Padre	NSS	NPB	% PT
1	08-001	125	<i>S. buk</i> 473452-15	Cr. Guaneña	394	151	38,32
2	08-004	65	Cr. Guaneña	Cr. Galeras	100	72	72,00
3	08-028	180	<i>S. buk</i> 473452-12	Cr. Guaneña	400	187	46,75
4	08-039	84	UN-col 30	UN-col 62	250	213	85,20
5	08-040	165	UN-col 38	Cr. Latina	250	141	56,40
6	08-041	75	Cr. Colombia	Cr. Galeras	100	92	92,00
7	08-042	90	Cr. Colombia	Cr. Latina	120	117	97,50
8	08-043	85	Cr. Colombia	<i>S. stn</i> 703285	120	112	93,33
9	08-044	5	Cr. Guaneña	Cr. Latina	37	7	18,92
10	08-045	20	<i>S. stn</i> 195188-7	<i>S. phu</i> 704218	80	39	48,75
11	08-046	204	Cr. Guaneña	Cr. Colombia	200	192	96,00
12	08-047	85	Cr. Colombia	<i>S. stn</i> 703315	100	89	89,00
13	08-048	95	<i>S. stn</i> 195188-12	Cr. Colombia	120	108	90,00
14	08-049	45	Cr. Latina	<i>S. stn</i> (gon 1)	100	57	57,00
15	08-051	100	Cr. Latina	Cr. Colombia	120	106	88,33
16	08-052	75	<i>S. stn</i> 703285	Cr. Colombia	100	96	96,00
17	08-054	65	UN-col 38	Cr. Galeras	100	77	77,00
18	08-055	65	Cr. Latina	UN-col 38	100	72	72,00
19	08-058	70	Cr. Guaneña	OP	100	72	72,00
20	09-001	155	<i>S. gon</i> 704481	Cr. Colombia	200	169	84,50
21	09-002	119	<i>S. gon</i> 703825	Cr. Colombia	200	164	82,00
22	09-003	20	98-71-9	Cr. Colombia	312	267	85,58
23	09-004	190	<i>S. buk</i> 265865-9	98-71.9	220	204	92,72
24	09-005	100	<i>S. gon</i> 703279	Cr. Colombia	100	100	100
Testigo	Criolla Colombia	10	Selección clonal de amarillos	genotipos redondos	-	-	-
Testigo	Galeras	10	Criolla Colombia	<i>S. gon</i> (Amarilla Tumbay)	-	-	-
Testigo	Criolla Guaneña	10	<i>S. gon</i> (Amarilla Tumbay)	(Criolla Colombia)	-	-	-
Testigo	Criolla Latina	10	Cr. Colombia	<i>S. gon</i> (Amarilla Tumbay)	-	-	-
Testigo	71.26	10	Cr. Colombia	<i>S. gon</i>	-	-	-
Testigo	71.9	10	Cr. Colombia	<i>S. gon</i>	-	-	-

FAM: Familia. Cant: Cantidad. N.S.S: número de semillas sembradas. N.P.B: número de plántulas trasplantadas a bolsa.

% PT: Porcentaje plántulas trasplantadas a bolsa. OP: Polinización abierta

Como es propio de la estructura del diseño aumentado primero se aleatorizaron los testigos en cada uno de los bloques, posteriormente se distribuyeron las familias en los bloques ubicando los individuos de una familia hasta que se agotaran estos o los espacios del bloque, por lo cual en el siguiente bloque se distribuían los individuos restantes.

Para estas dos evaluaciones la unidad experimental estuvo constituida por cinco individuos por familia, con una distancia de siembra de 0,3 m entre plantas y 1 m entre surcos. Se realizó fertilización edáfica a la siembra con 25 g de fertilizante compuesto NPK grado 1:2:1, con aplicación en corona. Se realizaron las aplicaciones necesarias para el control de plagas y enfermedades y las labores culturales adecuadas para un buen desarrollo del cultivo.

Para cada una de las evaluaciones se tuvieron en cuenta dos variables 1) Rendimiento total (RT): se tomó el peso total de la producción por planta, el cual se dividió por el número de plantas por parcela y se estimó el rendimiento en kg.planta⁻¹; 2) gravedad específica (GE): se evaluó siete días después de la cosecha tomando una muestra aleatoria de diez tubérculos sanos y sin residuos de suelo, utilizando el método de peso en agua y peso en aire propuesto por Talburt y Smith (1959), GE= (Peso en aire/ Peso en aire - Peso en agua).

1.3 Análisis de datos

Teniendo en cuenta que, para las dos etapas iniciales del proceso de mejoramiento genético, el diseño experimental utilizado fue en bloques aumentados (Federer, 1956), con el fin de cuantificar el efecto ambiental se utilizaron seis y cuatro testigos comerciales respectivamente. A partir de la información de los testigos se calculó el factor de corrección (*FC*) propuesto por Cotes y Núñez(2001):

$$FC = \frac{1}{g} * \left(\sum_{i,j} Y_{ij} - \sum_{i,j} Y_{ij} / r \right)$$

dónde: *g* es el número de testigos y *r* es el número de bloques. Posterior a su cálculo se obtuvieron las medias ajustadas para los genotipos en evaluación en cada Bloque.

Para las dos primeras etapas de evaluación se tomaron como factores fijos las localidades y como efecto aleatorio los genotipos. Teniendo en cuenta el origen híbrido de la población, se utilizó un análisis de varianza de un modelo mixto (Llittell 2006), representado por el modelo estadístico lineal:

$$Y_{ijk} = \mu + \tau_i + \beta_j + (\tau\beta)_{ij} + \epsilon_{ijk}$$

donde τ_i corresponde al efecto fijo (Localidad), β_j es el efecto aleatorio (genotipos); $(\tau\beta)_{ij}$ corresponde a la interacción que se asume como un efecto aleatorio. Asumiendo que B_i es un efecto fijo tenemos que $\sum_i^a = 1B_i = 0$ y Z_i es un $NID(0; \sigma_z^2)$ como variable aleatoria. El efecto interacción BZ_{ij} ; (en su forma matricial) es una variable aleatoria normal con media 0 y varianza $[(a-1)/a]\sigma_{BZ}^2$, sumando el componente de interacción sobre el factor fijo es igual a cero.

Posteriormente, se realizó un análisis de varianza para un diseño desbalanceado teniendo como factores las familias de hermanos completos y los testigos, con el fin de determinar las varianzas dentro y entre familias y entre genotipos, logrando así estimar la heredabilidad en sentido amplio (H^2) usando la expresión descrita por Allard (1999):

$$H^2 = (\sigma^2_G / \sigma^2_P) 100$$

donde σ^2_G es la varianza genotípica; σ^2_P es la varianza fenotípica.

Una vez calculada la heredabilidad para cada variable, se estimó el avance genético (Δg) esperado para cada método de mejoramiento bajo los parámetros establecidos por Johnson *et al.* (1955) mediante la expresión:

$$\Delta g = K (\hat{\sigma}_P) H^2$$

donde k representa la intensidad de selección ($K=2.06$) y $\hat{\sigma}_P$ representa la desviación estándar fenotípica del carácter.

El avance genético como porcentaje de la media (GAM) se calculó usando la expresión:

$$GAM(\%) = \frac{\Delta g}{\bar{x}} 100$$

donde Δg es el avance genético, y \bar{x} es la media de la variable (Johnson *et al.*, 1955).

Teniendo en cuenta que la ausencia de repeticiones imposibilitó la obtención de las varianzas para el cálculo del BLUP, se propuso tomar los genotipos de cada familia como sus repeticiones siguiendo el modelo mixto propuesto por Henderson (1984), asumiendo las localidades como efectos fijos y los genotipos como efectos aleatorios.

Con el fin de discriminar a los genotipos para su selección inicial, con las medias ajustadas para RT y GE, se realizó una prueba *t-Student* (para muestras independientes) para contrastar la hipótesis nula: el valor ajustado del genotipo es igual al valor medio ajustado de los testigos, para así determinar qué genotipos fueron superiores, iguales o inferiores al promedio de a los testigos, con un nivel de confianza del 95%, para ES1 y ES2 como criterio de selección tres grupos de interés: Grupo 1: genotipos que presentaron una diferencia superior y que fueron significativamente diferentes a la media de los testigos; Grupo 2: aquellos genotipos que presentaron una diferencia inferior, y fueron significativamente diferentes a la media de los testigos; Grupo 3: a este grupo pertenecen los genotipos de los cuales no hay suficiente evidencia para declararlos diferentes, por tanto se asume que su valor ajustado fue igual a la media de los testigos.

Posteriormente, con el fin de construir el índice de selección con los valores BLUP para cada una de las variables se construyó la matriz de varianzas-covarianzas para las variables RT y GE, con la cual se obtuvieron los valores propios que se usaron para establecer la proporción de cada carácter permitiendo el ajuste del índice basado en el aporte de cada variable Cerón-Rojas *et al.* (2006, 2008), asumiendo para la variable de pesos económicos 1-1, es decir con aporte positivo, similar para RT y GE.

Por último, se realizó un análisis de conglomerados o clúster usando el Método de Ward (Littell, 2006), donde basados en el análisis de varianza de los valores otorgados por el ESIM, se definieron cuatro grupos, indicando cuales familias fueron mejores al respecto

de este índice.

La agrupación se llevó a cabo con el software RStudio, el análisis de varianzas y el cálculo de BLUPs se realizó utilizando SAS 9.4, R Versión 1.0.136 (R Core Team, 2017).

Como procedimiento estándar para los genotipos iguales o superiores, se contrastaron con características fenotípicas de los tubérculos previamente consignadas como forma redonda, color amarillo intenso y ojos superficiales, para definir cuáles deberían ser tenidos en cuenta en el proceso de selección. Las familias de individuos que componen la ES2 fueron los que cumplieron adicionalmente con dichas características.

1.4 Resultados y discusión

Para la obtención de las familias se utilizaron diferentes individuos provenientes de las familias *Solanum bukasovii* x Criolla Guaneña, Criolla Galeras x Criolla Colombia y *Solanum stenotomum* x Criolla Colombia, en las que se encuentra la misma combinación de manera directa y recíproca, para descartar posibles efectos maternos.

Aunque es una hipótesis que permite aún mayor exploración, algunos autores concuerdan con esta posibilidad; Golmirzaie y Ortiz (2003) indican que en papa algunas características reproductivas ligadas especialmente a la cantidad de polen viable producido, son determinantes algunos efectos maternos con base en la presencia de esterilidad masculina resultante de interacción del material genético presente en el citoplasma con genes nucleares y con efectos dominantes. Caicedo *et al.* (2011) al evaluar la heredabilidad de la característica proteína total en papa diploide, encontraron que si bien no puede descartarse con certeza la presencia de efectos maternos, determinando la herencia del contenido de proteína, es necesario buscar evidencia fuerte que permita suponer que están presentes, mientras que Tinjaca (2010), al evaluar la resistencia horizontal a *phytophthora infestans* (Mont.) de Bary en *Solanum phureja* Juz. et Buk, encontró que los cruzamientos recíprocos realizados presentaron diferencias significativas para la variable rendimiento, lo que denotó el papel de efecto materno en la expresión de esta variable.

1.4.1 Rendimiento de tubérculo (RT)

Los valores medios por genotipo para RT por planta, en la ES1 oscilaron entre 0,005 kg.planta⁻¹ hasta 2,255 kg.planta⁻¹, con una media de 0,374 kg.planta⁻¹, lo que corresponde a un rendimiento estimado promedio de 12342 kg.ha⁻¹, asumiendo una densidad de 33.000 plantas por hectárea. Con los valores ajustados el análisis de varianza por genotipos para la etapa de selección (Tabla 1-2), se observó que no resultó eficiente el bloqueo y los genotipos fueron estadísticamente diferentes ($\alpha=0,05$). Aunque no hubo efecto bloque, por la naturaleza del diseño aumentado fue necesario bloquear para poder estimar los factores de corrección de los genotipos sin replica que se encuentran en cada bloque (Federer y Raghavarao, 1975); esta misma condición se presenta más adelante para la variable GE.

Tabla 1-2. Análisis de varianza para RT por genotipo.

Fuente	Etapa de Selección 1		Etapa de Selección 2	
	Bloques	Genotipos	Bloques	Genotipos
Grados de libertad	9	5	4	3
Cuadrados medios	2326590	9414563	37775,74	158792,5
Valor F	1,9	7,7	1	4,18
Pr > F	0,0766	<0,0001	0,4472	0,0305

Por su parte en la ES2, los valores medios de rendimiento por genotipo oscilaron entre 0,013 kg.planta⁻¹ hasta 3,955 kg.planta⁻¹, con una media de 0,532 kg.planta⁻¹, lo que corresponde a un rendimiento estimado equivalente a 17566 kg.ha⁻¹.

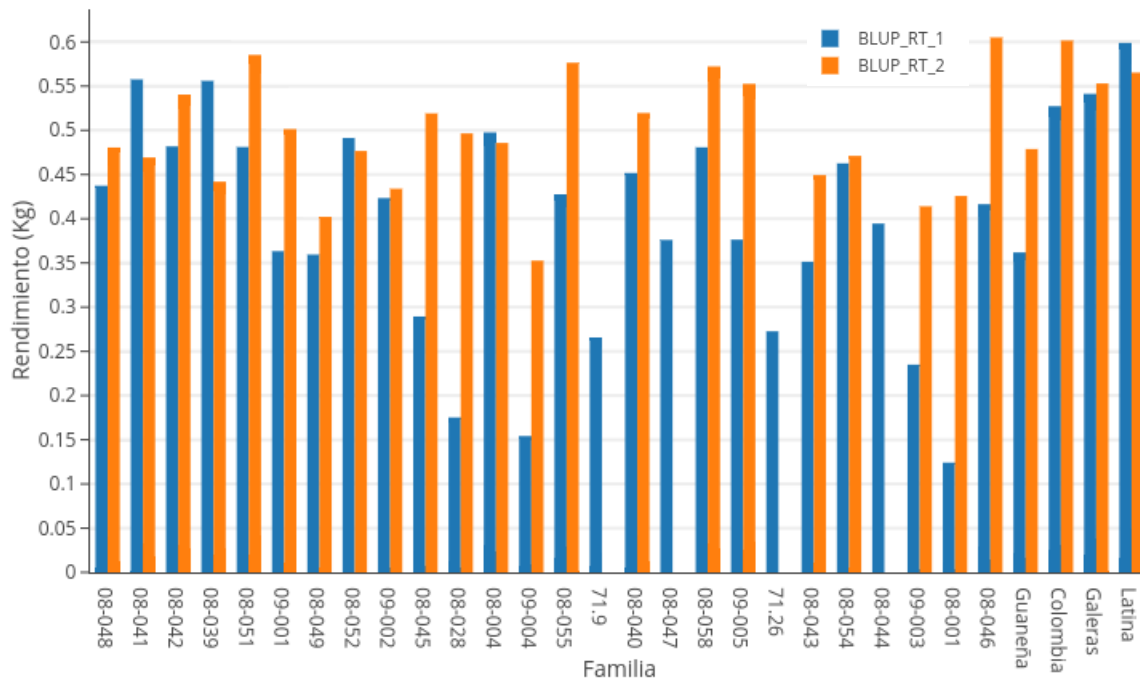
Al igual que en la ES1, con los valores ajustados en el análisis de varianza por genotipos para la ES2 (Tabla 1-2) se observó que no se presentaron diferencias entre bloques, mientras los genotipos fueron estadísticamente diferentes ($\alpha=0,05$). Se observa que las familias tanto en ES1 como en ES2 presentaron diferencias estadísticamente significativas para la variable RT (Tabla 1-3). Con los resultados de la variable RT se calcularon los valores predichos –BLUP- por familia (Anexo 1) a partir de los cuales se determinaron las medidas de tendencia y los análisis de RT.

Tabla 1-3. Análisis de varianza para RT para familias y etapas de selección.

Fuente	GL	F-Valor	Pr > F
Familias Etapa de selección 1	29	31,4	<.0001
Familias Etapa de selección 2	25	2,3	0,0005

GL: Grados de Libertad

Independientemente de las diferentes familias por genealogía para ES1 y ES2, se presentó alta variabilidad entre y dentro de familias para RT lo que afectó su comportamiento medio (Figura 1-1), con respecto al valor medio de los testigos en ES1 (0,435 kg.planta⁻¹) y ES2 (0,696 kg.planta⁻¹), con valores que oscilaron entre 0,124 kg.planta⁻¹ hasta 0,598 kg.planta⁻¹, y un valor medio de 0,397 kg.planta⁻¹ que corresponde a 13100 kg.ha⁻¹ para la ES1 y desde 0,352 kg.planta⁻¹ hasta 0,605 kg.planta⁻¹ con un valor medio de 0,498 kg.planta⁻¹ que corresponde a 16400 kg.ha⁻¹ ES2.

**Figura 1-1.** Rendimiento BLUP por familia para ES1 (RT1 azul) y ES2 (RT2 Naranja).

Teniendo en cuenta las variaciones en los resultados de los valores de cada familia en la variable RT, es importante resaltar que los valores medios de los testigos, para cada etapa de selección, permitió identificar familias con valores BLUP superiores e inferiores, respecto a la media de genotipos que se encuentran distribuidos a nivel comercial,

facilitando la selección de familias denominadas, así, como superiores.

Respecto a los valores de cada familia, éstos se consideran como rendimientos altos para genotipos diploides si se comparan con el rendimiento nacional promedio de papa criolla que se estima en 12,61 t.ha⁻¹ (Agronet, 2016). Las diferencias presentadas para RT en las dos evaluaciones pueden indicar que los valores podrían estar afectados por las condiciones medio ambientales (Aversano *et al.*, 2015; Barik, *et al.*, 2009).

Este resultado coincide con lo reportado por Paget *et al.* (2015) quienes observaron en datos pertenecientes a un esquema de mejoramiento en papa, que evaluaciones realizadas en un lapso de 8 años en los mismos ambientes, se presentó heterogeneidad en la media general de la variable rendimiento, reforzando el concepto de la necesidad de realizar la evaluación de la interacción genotipo por ambiente en subsecuentes etapas de selección.

Estos resultados pueden ser comparables con lo observados en el presente estudio, teniendo en cuenta los resultados de las dos etapas de selección y la inclusión dentro de los progenitores de genotipos silvestres y diploides cultivados, lo que genera una mayor variabilidad para algunos caracteres, pero también puede afectar los valores de RT por el aporte de genotipos con mayor potencial.

Dentro de los estudios que se han realizado en la papa criolla respecto a RT se destacan los de Núñez (2011), quien evaluó la colección de la especie *S. phureja* de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Colombia (CSpUNC) en diez ambientes, encontrando que el rendimiento por planta varió entre 0,147 y 1,016 kg.planta⁻¹. Sin embargo, para el rendimiento por familias en el mismo estudio, en el Municipio de la Calera (Cundinamarca), cuando evaluó 85 familias de hermanos medios maternos, provenientes de la recombinación de progenitores identificados como superiores en una etapa anterior de selección, reportó valores promedio para el rendimiento por planta que varían entre 0,698 ± 0,435 kg.planta⁻¹, con un rango entre 0,25 y 3,195 kg.planta⁻¹, resultado que en su valor máximo se podría considerar superior a los resultados de esta investigación, posiblemente porque en la construcción de las familias no incluyó progenitores silvestres, solamente genotipos seleccionados

por su alto potencial de rendimiento.

Al observar los valores BLUP para la variable RT por familia aquellas que presentaron los rendimientos más altos fueron Cr. Latina (0,599 kg.familia⁻¹), 08-041 (0,558 kg.familia⁻¹), 08-039 (0,556 kg.familia⁻¹), Cr. Galeras (0,541 kg.familia⁻¹), Cr. Colombia (0,527 kg.familia⁻¹), 08-004 (0,498 kg.familia⁻¹), 08-052 (0,491 kg.familia⁻¹), 08-042 (0,482 kg.familia⁻¹), 08-051 (0,481 kg.familia⁻¹), 08-058 (0,481 kg.familia⁻¹) para la ES1 (Anexo 1). Algunas de las mejores 10 familias coinciden con las reportadas por Rodríguez (2013), quien para la estimación de los parámetros genéticos utilizó la metodología de estimación Bayesiana, incluyendo a las familias 08-041, 08-039 y 08-046 dentro de las mejores familias para la ES1. Este resultado resalta que la metodología BLUP efectivamente permite la adición de familias que pueden ser exploradas gracias al ajuste de los valores de rendimiento, debido a que la predicción permite aumentar la precisión del valor estimado como lo hacen valores de probabilidad superior obtenidos mediante la estimación Bayesiana.

En la ES1 las familias que involucraron como progenitores la especie silvestre *S. bukasovii* (08-001; 08-028), el clon avanzado 98-71-9 (09-003, 09-004) *S. stenotomum* (08-043, 08-045 y 08-049) presentaron valores BLUP más bajos. Sin embargo, cabe anotar que a pesar de que el rendimiento fue bajo, estas familias presentaron tubérculos con forma y colores fenotípicamente aceptables, por lo cual algunos individuos de la familia se mantuvieron para la ES2, corroborando la selección planteada por (Rodríguez, 2013). No fue igual para las familias 08-044 y 08-047 de las cuales, finalmente, se eliminaron todos los genotipos por presentar tubérculos de forma y color no deseables a los que prefiere el mercado que corresponden al fenotipo “yema de huevo” al igual que los testigos 71.9 y 71.26.

En la ES2 los valores BLUP (Anexo 1), indicaron que las familias que presentaron rendimientos superiores fueron 08-046 (0,605 kg.familia⁻¹), Colombia (0,601 g.familia⁻¹), 08-051 (0,585 kg.familia⁻¹), 08-055 (0,576 kg.familia⁻¹), 08-058 (0,572 kg.familia⁻¹), Latina (0,565 kg.familia⁻¹) Galeras (0,553 kg.familia⁻¹), 09-005 (0,552 kg.familia⁻¹), 08-042 (0,540 kg.familia⁻¹), 08-040 (0,519 kg.familia⁻¹). Teniendo en cuenta que para la estimación de los valores predichos por familia, los valores genotípicos individuales se usaron como repeticiones, a pesar de estar involucradas familias con altas diversidades

provenientes de cruzamientos entre diferentes especies, diploides nativas y cultivadas y entre cultivares mejorados, se pueden contrastar de manera conjunta, tomándose como unidad básica de investigación la familia. La sumatoria de estas familias forman una población heterogénea en evaluación; en las familias de HC se agrupan fenotipos que no poseen diferencias claras entre ellos, debido a que una gran proporción de la variación aditiva de la población está contenida dentro de las familias y sólo una fracción se expresa como diferencias entre familias ratificando lo planteado por Ceballos (1996) y Rodríguez (2013).

Los valores más bajos para la variable RT se presentaron en las familias 09-004 (0,352 kg.familia⁻¹), 08-049 (0,402 kg.familia⁻¹), 09-003 (414,069 kg.familia⁻¹), 08-001 (0,425 kg.familia⁻¹), 09-002 (0,433 kg.familia⁻¹), 08-039 (0,441 kg.familia⁻¹) los cuales, al igual que en ES1 se presentaron dentro de los parentales a *S. bukasovii* y *S. stenotomum*. Este resultado se debe posiblemente a la inclusión de alelos de bajo valor que poseen estos individuos que pueden promover la expresión de algunas características morfológicas deseables, pero no aportan a la variable estudiada.

Los resultados anteriores ratifican que las especies diploides silvestres de *Solanum* proporcionan una fuente de germoplasma con alta diversidad; que producen híbridos que pueden ser superiores a los obtenidos cuando se utilizan diploides cultivados, coincidiendo con lo reportado por Jansky y Peloquin (2006).

Este resultado permite inferir, que las especies diploides utilizadas dentro de este trabajo se pueden agrupar como un grupo cultivado (Grupo Andigenum), teniendo en cuenta la compatibilidad sexual que existe entre especies diploides y tetraploides, muchas de ellas iguales, aunque tengan apariencia diferente, ya que mantienen la capacidad de hibridarse cuando se utilizan como progenitores en un programa de mejoramiento y que, el límite entre especies, es confuso y aún falta definición para entenderlo claramente, esto debido a la ausencia de una definición clara de las diferencias morfológicas entre algunas especies, y la plasticidad fenotípica cuando se siembran en diferentes ambientes, ratificando lo propuesto por Spooner *et al.* (2007) y Rodríguez *et al.* (2010).

Adicionalmente, estos resultados permiten afirmar que existe un gran potencial para

incrementar el rendimiento al reportar para la variedades amarillas diploides Criolla Latina: {*S. phu* (Criolla Colombia) x *S. gon* (Amarilla Tumbay)} rendimiento promedio de 16 a 20 t.ha⁻¹, {Criolla Galeras {*S. phu* (Criolla Colombia) x *S. gon* (Amarilla Tumbay)}, con rendimiento promedio de 30,8 t.ha⁻¹, y finalmente Criolla Guaneña {*S. gon* (Amarilla Tumbay) x *S. phu* (Criolla Colombia)}, con un rendimiento de tubérculo categoría comercial (primera + segunda) del 87% y rendimiento promedio de 32,8 t.ha⁻¹, ratificando lo encontrado por Rodríguez *et al.* (2009) y Rodríguez y Ñustez (2012).

Con respecto a las variedades comerciales (testigos), éstas presentaron un comportamiento medio teniendo como referencia el valor de todas las familias, indicando que el potencial de rendimiento puede ser ampliado basado en la distribución de la varianza de los genotipos seleccionados, como punto de referencia en los diseños aumentados. Dentro del grupo testigos se destacan para las dos evaluaciones los rendimiento de Latina que presentó valores superiores para la ES1 (0,598 kg.planta⁻¹) y la ES2 (0,565 kg.planta⁻¹), comparado con los valores obtenido para Colombia (0,527 kg.planta⁻¹ y 0,601 kg.planta⁻¹), Criolla Galeras (0,541 kg.planta⁻¹) y 0,553 kg.planta⁻¹) y Guaneña (0,361 kg.planta⁻¹ y 0,478 kg.planta⁻¹). Los genotipos avanzados 71.26 y 71.9 presentaron valores de 0,272 kg.planta⁻¹ y 0,265 kg.planta⁻¹, que fueron menores a los demás testigos para la ES1, por lo cual se descartaron como referencia para la ES2.

Aquellos genotipos que presentaron un rendimiento superior a los testigos y sus características de color y forma del tubérculo fueron deseables, avanzaron a la siguiente etapa de selección pues se les considera genotipos con potencial varietal, mientras que algunas de las cuales no presentaron las características deseadas, no continuaron a ES2. Sin embargo, en este punto se les pueden considerar con potencial de mejoramiento, por lo cual podrían permanecer dentro de programas de premejoramiento; en futuros trabajos se puede analizar, de manera separada, estas familias cuando se involucren genotipos nuevos como parentales.

1.4.2 Parámetros Genéticos

La H^2 para el rendimiento varió desde 0,78 para la ES1 hasta 0,28 para ES2 (Tabla 1-4). Se puede observar que los valores de heredabilidad encontrados para el rendimiento son altos,

debido a que es una variable cuantitativa con marcados efectos de dominancia (Muhinyuza, *et al.*, 2016). Estas variaciones entre etapas pueden estar explicada por la variabilidad presente entre y dentro de familias en ES1 y ES2 afectado por los genotipos incluidos y descartados (Ticona-Benvente y da Silva Filho, 2015).

Tabla 1-4. Parámetros genéticos para rendimiento.

	Etapa de selección 1	Etapa de selección 2
Varianza genotípica	16587	10332
Varianza residual	45635	126988
Gran media	0,397 kg.planta ⁻¹	0,498 kg.planta ⁻¹
LSD	104,794	390,55
CV	13,43%	39,79%
H ²	0,78424	0,28917
GA	0,39125 kg.planta ⁻¹	0,21431 kg.planta ⁻¹
GAM	98,37	42,96

LSD: Diferencia Mínima Significativa, CV: coeficiente de variación, H²: heredabilidad en sentido amplio, GA: avance genético, GAM: GA en %.

Dentro de la estimación de los parámetros genéticos, es necesario indicar que cada familia se caracterizó con sus valores BLUP, y dentro de ellas los HC fueron más parecidos entre sí, que aquellos no relacionados, por lo cual el análisis de varianzas constituye una alternativa para obtener información de efectos genéticos, especialmente cuando se tiene un número grande de familias, siendo la unidad básica de investigación las familias de HC que involucró como progenitores especies silvestres, genotipos nativos y mejorados.

Los valores de RT en la ES2 pueden estar relacionados con el hecho de que los individuos presentes en los dos trabajos para esta etapa del programa de mejoramiento, corresponden a genotipos seleccionados en etapas preliminares principalmente por caracteres de forma y color; estos valores fueron similares a los reportados por Núñez (2011) al evaluar una población de 85 familias de hermanos medios maternos (HMM) de *S. phureja*, encontrando un valor de la heredabilidad en sentido estricto de 0,36 (0,24-0,48).

Estos resultados fueron diferentes a los reportados por Rodríguez (2013) quien encontró que la heredabilidad varió entre 0,11 (selección familiar/individual) y 0,27 (selección familiar) en el caso del rendimiento al evaluar 24 familias de cruces diploides mediante metodología bayesiana.

Autores como Haynes (2001) encontraron que al estimar la heredabilidad en dos etapas de selección en una población diploide de HM, proveniente del cruzamiento entre las especies diploides *S. phureja* x *S. stenotomum*, los valores de heredabilidad en sentido estrecho para el rendimiento oscilaron entre 0,06 y 0,60, siendo un resultado con un amplio rango de variación. Estos resultados fueron similares a los obtenidos por Gopal *et al.*, (1994) ($H^2=033$) estudiando la heredabilidad en etapas tempranas de un programa de mejoramiento de papa tetraploide.

De lo anterior se puede concluir que el rendimiento en papa a nivel diploide presenta valores bajos para la heredabilidad en etapas tempranas, lo que dificulta tener avances rápidos por selección, reafirmando lo reportado por Ortiz y Golmirzaie, (2003). Sin embargo, el mejoramiento a nivel diploide puede facilitar la eliminación de alelos indeseables y ofrece una buena oportunidad para transferir genes de interés agronómico de nivel diploide a tetraploide.

Adicionalmente, muchos alelos no deseables se mantienen ocultos en poblaciones a nivel tetraploide como consecuencia de la complejidad que presenta la herencia a nivel tetrasómica, lo que dificulta la expresión de alelos recesivos en la población. Asimismo, la selección genómica o la selección asistida por marcadores moleculares se pueden convertir en herramientas fundamentales para tener resultados concretos en menor tiempo.

Los resultados encontrados permiten establecer que la población evaluada de HC, que involucró progenitores silvestres, diploides cultivados y mejorados, contienen genes asociados con la expresión del rendimiento de tubérculo y confirman que las características asociadas con el rendimiento y calidad en papa son complejas y controladas por múltiples factores genéticos y ambientales corroborando lo propuesto por Bonierbale *et al.* (2010).

Para la variable RT al estimar la ganancia genética en función de las medias fenotípicas (Tabla 1-4), utilizando una presión de selección del 11,65%, empleando el método de selección familiar, se espera tener una ganancia de hasta el 42,96% que corresponde a 0,214 kg.ha⁻¹.

Es claro que en la medida que es más exigente la presión de selección utilizada, se predice un avance genético mayor por efecto selección; sin embargo, la posibilidad de eliminar genotipos superiores en etapas iniciales también puede incrementar. Adicionalmente, se debe tener en cuenta que, para los métodos de selección entre familias, entre y dentro de familias, es necesario al menos dos evaluaciones consecutivas, que permitan identificar los individuos superiores para conformar las subsecuentes etapas de selección.

En conclusión, dado que la papa se multiplica clonalmente, la selección individual es una buena alternativa para enfrentar el mejoramiento genético, además se considera el método más simple de realizar, que permite la fijación de valores heteróticos en la generación F1 asociados con el rendimiento a través de propagación vegetativa.

Es necesario resaltar que el potencial de la papa como una población clonal, se debe a que los individuos de la F1 presentan alto vigor híbrido. Una alternativa con el fin de obtener un mayor avance genético, es realizar etapas consecutivos de selección recurrente a partir de la recombinación de genotipos de alto rendimiento, siempre y cuando se evalúe previamente los posibles efectos de endogamia, generados como consecuencia de mecanismos de autoincompatibilidad gametofítica presentes en poblaciones diploides buscando mejoramiento poblacional, coincidiendo con Rodríguez, (2013). Superando estos fenómenos, es posible generar progenies auto compatibles con alto nivel de heterocigocidad y características superiores para rendimiento y calidad del tubérculo, o generar líneas endogámicas para producir híbridos altamente heterocigotos, ya sea para su propagación a nivel clonal o la formación de progenies híbridas a partir de semilla sexual, que adicionalmente podría convertirse en un método de obtención de genotipos superiores aptos para la obtención de parentales superiores (Lindhout *et al.*, 2011).

1.4.3 Gravedad específica (GE)

Los valores por genotipo para la ES1 para GE por planta oscilaron entre 1,010 y 1,134 con un valor medio de 1,086. Para la ES2 oscilaron entre 1,019 y 1,140 con un valor medio de 1,091. Con los valores ajustados el análisis de varianza por genotipos (Tabla 1-5) se observó que no hubo efecto del bloque y los genotipos no fueron estadísticamente diferentes en la ES1 y la ES2 ($\alpha=0,05$) para GE.

Tabla 1-5. Análisis de varianza de GE por genotipo.

Efecto	Etapa de selección 1		Etapa de selección 2	
	Bloque	Testigos	Bloque	Testigos
GL	9	5	4	3
Valor F	1,43	1,26	1,13	0,28
PR > F	0,206	0,295	0,344	0,8903

Al igual que se resaltó en el caso de la variable RT la necesidad del bloqueo como fundamento del diseño aumentado, en el caso de la GE su necesidad incrementa si se tiene en cuenta que el rango de la variable es muy corto. Aunque algunos autores proponen modificar el valor multiplicando el valor por mil o sumando números enteros, Wang *et al.* (2017) indica que la identificación de estas variaciones determina la efectividad del método usado para evaluar la relevancia del resultado, lo cual concuerda con el análisis de varianza presentado en la Tabla 1-6, donde se observan diferencias significativas para GE.

Tabla 1-6. Análisis de varianza de GE por familias.

Efecto	DF	Den DF	F-Valor	Pr > F
Familias Etapa de selección 1	29	2303	13,52	<.0001
Familias Etapa de selección 2	25	335	3,1	<.0001

Los valores medios predichos –BLUP- por familia presentaron diferencias dentro de las etapas de selección para GE, que oscilaron en la ES1 entre 1,0744 y 1,1055 y entre 1,086 hasta 1,1008 para la ES2 (Figura 1-2), lo que significa que la población generada se caracteriza por presentar valores comparativamente superiores de GE, lo que se

traduce en buena acumulación de sólidos en el tubérculo (Anexo 1), resultados que son similares a los reportados por Wang *et al.* (2017), quienes indican que el análisis de estabilidad de Finlay y Wilkinson para las medias de gravedad específica, cuando se usan predictores BLUP en una regresión de medias ambientales, los genotipos tuvieron un coeficiente de regresión hasta 2,1, comparativamente alto con el de otros genotipos que varió entre 0,4 y 1,4.

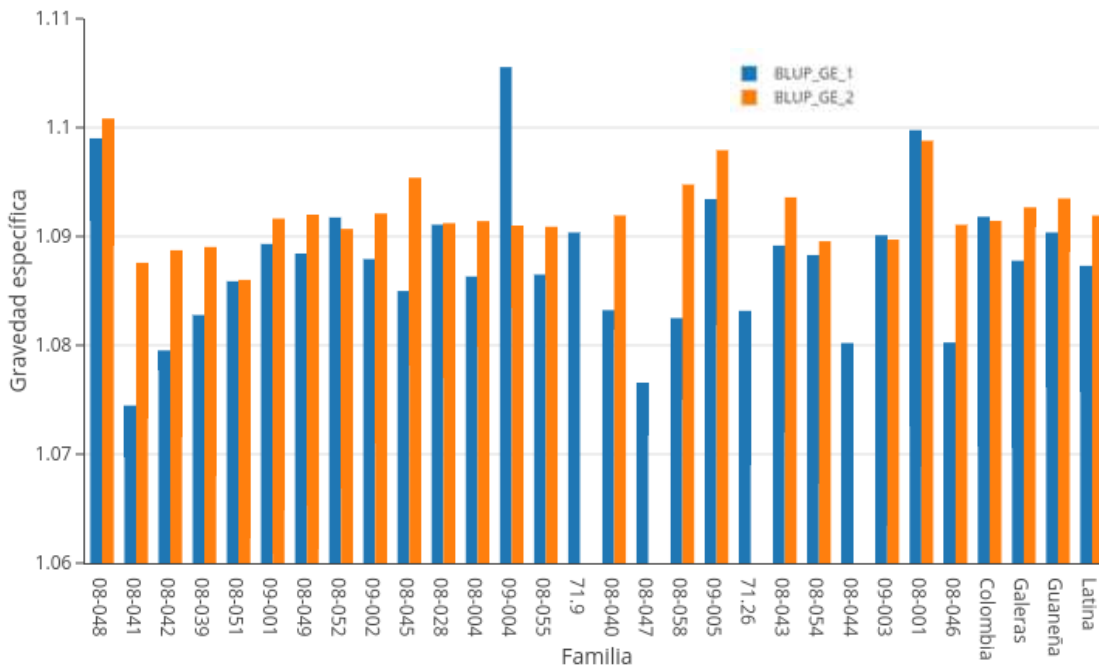


Figura 1-2. Valores predichos (BLUP) para GE en ES1 (GE1 azul) y ES2 (GE2 naranja).

Se puede observar, al igual que en la variable RT, que al interior de las familias se presentó alta variabilidad, lo que afectó el comportamiento medio de cada familia, teniendo en cuenta que cada individuo de una familia se usó como una repetición para la estimación de los predictores. Esta variación en la variable dentro de las familias es importante para el procesamiento debido a su efecto potencial sobre la consistencia y calidad del producto final, particularmente en la variable textura y potencial para desarrollar diferentes productos procesados, carácter que es determinante en cualquier etapa de selección, ratificando lo expresado por Wang *et al.* (2017).

Estos resultados concuerdan con los reportados por Ligarreto y Suárez (2003), al evaluar por características industriales 50 cultivares de *S. phureja* de la Colección Central Colombiana (CCC), quienes encontraron para esta variable un rango de variación entre 1,050 y 1,104, con promedio de 1,077 y desviación estándar de 0,0118. Asimismo, identificaron una correlación significativa de 0,5401 entre el contenido de materia seca y la GE, afirmando que la GE se comporta como una característica estable.

Con respecto a los valores de GE para los testigos se presentó en el valor promedio BLUP de 1,088 para todos ellos. Es importante resaltar que la variable GE en los testigos no presentó diferencias significativas desde el punto de vista estadístico para el nivel de confianza del 95% (Tabla 1-5). Teniendo en cuenta que BLUP hace correcciones basadas en la varianza, cuando no hay diferencias es de esperarse que las diferencias de los valores BLUP no sean notorias.

Para la variable GE se observaron diferencias entre familias. Dentro de ellas las familias 09-004 (1,106); 08-001 (1,104); 09-005 (1,097) y 08-048 (1,096) presentaron valores medios superiores de GE, comparados con los testigos Criolla Colombia (1,0931), Criolla Guaneña (1,091), Criolla Latina (1,086) y Criolla Galeras (1,088), indicando un alto potencial que pueden presentar estas familias para seleccionar individuos superiores para la elaboración de chips o papas precocidas congeladas.

De la comparación entre las familias, la que presentó mayor GE, con promedio superior fue 09-004 con un valor medio de 1,11, presentando una mayor capacidad para la acumulación de sólidos. Es posible que este resultado esté relacionado con el hecho de que esta familia presentó un su genealogía a {*S. buk* 265865-9 x 98-71-9}; *S. bukasovii* se considera la papa silvestre que dio origen a la especie *S. stenotomum* (Sukhotu y Hosaka, 2006; Sukhotu *et al.*, 2006; Rodríguez, *et al.*, 2010) y el genotipo 98-71-9 (1,107) caracterizado por su mayor acumulación de materia seca (MS) y por tener como progenitores a {*S. phu* (Criolla Colombia) x *S. gon* (Amarilla Tumbay)}; los dos progenitores presentan valores altos de GE, pudiéndose asociar a la presencia de efectos heteróticos para la característica.

Las familias 08-047, 08-043, 08-049, 08-052, 08-058 y 08-048, que incluyeron como

progenitores a *S. phureja* x *S. stenotomum*, presentaron valores estimados de GE de 1,074, 1,083, 1,087, 1,083, 1,089 y 1,092 respectivamente, cercanos a los reportados por Haynes (2008), quien al evaluar híbridos diploides de *S. phureja* x *S. stenotomum*, encontró valores de GE de 1,099.

Las familias 09-004 (1,106); 08-001 (1,104); 09-005 (1,097) y 08-028 (1,096) pueden considerarse con potencial para seleccionar individuos con altos contenidos de sólidos, características que pueden ser de gran valor para desarrollar procesos industriales en las presentaciones precocida congelada y fritura, siempre y cuando los valores presentes de azúcares reductores sean bajos. Rivera *et al.* (2011) consideran que son necesarios valores de GE mayores a 1,089 para que los contenidos de MS sean superiores al 25%, condición que es requerida por la industria de procesamiento para tener mayores rendimientos en el producto procesado.

En las familias 09-004, 08-001, 09-005, 08-028 y 09-001, se puede realizar selección hacia genotipos con mayores contenidos de materia seca, para ser utilizados en procesos de papa empacada al vacío, consumo fresco y presentaciones de precocida congelada y harina de papa amarilla, por presentar altos valores de GE. Entre tanto, en las familias 08-041, 08-047, 08-042, 08-44, 08-046 y 08-040, es posible direccionar la selección hacia genotipos con menores contenidos de materia seca, con el fin de desarrollar procesos hacia presentaciones de enlatado o encurtido.

Es de esperar que este rango sea mayor por tratarse de una colección de germoplasma que exhibe mayor variabilidad, el rango más estrecho con valores superiores para la característica encontrado para la población evaluada, puede estar asociada a que muchos de los parentales utilizados son genotipos cultivados en los cuales se ha realizado una selección positiva hacia genotipos con mayor contenido de sólidos, lo que puede traer como consecuencia una acumulación de alelos de interés como consecuencia de procesos sucesivos de selección y recombinación.

Resultados similares fueron reportados por Núñez (2011), al evaluar la colección colombiana de *S. phureja* para la variable GE en diez ambientes, encontrando en promedio valores para GE de 1,078 con un rango entre 1,030 y 1,111 y alta asociación entre materia seca y GE.

Este amplio rango de variación permite realizar una selección hacia genotipos ideales para diferentes tipos de procesamiento industrial, aunque también se debe tener en cuenta que la GE está influenciada por diferentes factores internos que dependen de la composición química y externos asociados, principalmente, con la temperatura y humedad del suelo cuando se realiza la evaluación, por el tamaño y etapa de madurez del tubérculo, teniendo en cuenta que en papa criolla es común encontrar dentro de la misma planta tubérculos con diferentes grados de madurez.

Este resultado contrasta con el reportado por Houghland (1966) al analizar el comportamiento en la especie *S. tuberosum*, quien encontró un coeficiente de correlación entre la GE y la materia seca de 0,8083; del mismo modo, Burton (1948) encontró un coeficiente de correlación entre las mismas variables de 0,937 para papas europeas, mencionando que los tubérculos sembrados en América poseen altos contenidos de materia seca no almidonosa.

Es importante estimar la GE y el contenido de materia seca, ya que genotipos con baja gravedad específica ($<1,077$) son ideales para procesos de encurtido o enlatado, pero si se utilizan hojuelas provenientes de tubérculos con menor contenido de MS tienden a absorber más grasa y disminuir su rendimiento en el procesamiento, con respecto a las hojuelas preparadas con tubérculos que presentan alta GE.

Adicionalmente, los individuos que presentaron valores inferiores de GE (1,072) fueron 47, 29, 51, 10, 11, 52, 75, 53 y 68, pertenecientes a la familia 08-041 {Criolla Colombia x Criolla Galeras). Este resultado no fue el esperado, en el sentido que los dos progenitores son cultivares comerciales, con alta acumulación de sólidos y valores superiores de GE (Rodríguez y Ñustez, 2012), los cuales generaron una progenie con valores bajos para GE, posiblemente como consecuencia de efectos de endogamia que conlleva la expresión de genes deletéreos (Golmirzaie *et al.*, 1998) al ser un retro cruzamiento hacia el cultivar Criolla Colombia, condición que también se observó para las familias 08-042, 08-044 y 08-046 correspondientes a este cruce.

En términos prácticos, valores superiores de GE de 1,08 indican buena acumulación de MS, factor de calidad importante para consumo fresco, pero limitante para el

proceso de enlatado; valores más bajos para GE se consideran aptos para el proceso de enlatado, pues el menor contenido de MS del tubérculo reduce las pérdidas en el proceso de precocción y ofrece un mayor rendimiento en el proceso de enlatado y/o encurtido confirmando lo planteado por Rivera *et al.* (2006; Rodríguez *et al.* (2009), Storey, (2007). Por lo anterior, los genotipos mencionados de la familia 08-041 pueden ser aprovechados para desarrollar procesos de encurtido o ser utilizados como progenitores en etapas posteriores del programa de mejoramiento.

Teniendo en cuenta que la familia 08-039, presentó un buen potencial de rendimiento y forma de tubérculo ovoide, ésta puede ser considerada como apta en la elaboración de bastones, una nueva alternativa a nivel de papas amarillas. De la misma manera, las familias 08-041 y 08-042 se destacan por presentar color de piel y carne amarillo intenso y formas redondas; estos híbridos provenientes de los Grupos Phureja y Stenotomum al presentar mayor intensidad para el color de piel y carne pueden presentar mayores cantidades de carotenoides en el tubérculo, estas características pueden reflejarse en la herencia por lo cual se propone que en trabajos posteriores se realice una cuantificación de esta característica.

En general, en la población evaluada se observó suficiente variabilidad para GE, lo que permitirá planear y realizar estudios genéticos, moleculares y de selección con objetivos de mejoramiento en la especie; como estrategia se puede realizar selección divergente, teniendo en cuenta la variabilidad y plasticidad de la característica, y las diversas opciones de procesamiento.

Las especies cultivadas diploides y algunas especies nativas al presentar altos valores de GE y, por consiguiente, mayor acumulación de materia seca con respecto a la papas del grupo Chilotanum (de amplia aceptación en las zonas templadas), representan un capital genético valioso, que se puede asociar a factores de calidad relacionados con el consumo de papas harinosas de alta calidad organoléptica, que pueden ser aprovechadas para consumo fresco como espesantes, especialmente en sopas y puré, y en el procesamiento para la producción de almidones de alta calidad proteica.

Asimismo, la gran diversidad para los valores de GE, permite establecer el potencial que presentan las papas diploides para generar nuevas variedades con bajos o altos contenidos de materia seca, que pueden ser utilizadas en diferentes procesos industriales, entre los que se destacan papas enlatadas o encurtidas que requieren bajos contenidos de MS, o papas con altos contenidos de materia seca que pueden usarse en las presentaciones de precocidas congeladas, papas empacadas al vacío o para la producción de harinas, extruidos y almidón y para la elaboración de una alta gama de presentaciones.

1.4.4 Parámetros genéticos

Con relación a los parámetros genéticos, al estimar el valor de la heredabilidad se obtuvo un valor de 0,36 para la etapa de selección uno y de 0,18 para el etapa de selección dos (Tabla 1-7). Estos valores de heredabilidad pueden considerarse bajos, a pesar de ser una variable cuantitativa influida por efectos ambientales confirmando lo expuesto por Haynes, (2008), quien encontró valores de 0,68 en gravedad específica para papa diploide de día largo.

Tabla 1-7. Parámetros genéticos para GE por familias.

	Etapa de selección 1	Etapa de selección 2
Varianza genotípica	0,000049	0,00002
Varianza residual	0,000117	0,000126
Gran media	1,08759	1,09213
LSD	0,00684	0,012668
CV	0,3207	0,58968
H ²	0,80797	0,43846
GA	0,02	0,01
GAM	1,91%	0,97%

LSD: Diferencia Mínima Significativa, CV: coeficiente de variación, H²: heredabilidad en sentido amplio, GA: avance genético, GAM: GA en %.

La materia seca se comporta como una característica de alta heredabilidad y de baja interacción genotipo ambiente, siendo la GE una variable que indica directamente el

contenido de materia seca, El valor estimado para la heredabilidad coincide con el presentado por Martínez y Ligarreto, (2005) quienes evaluaron cultivares de papa de la Colección Colombiana de *S. phureja*.

Este resultado también fue similar a los valores bajos de H^2 reportados por Ruttencutter *et al.* (1979), quienes estimaron la heredabilidad en sentido restringido para GE en papas diploides en dos localidades de Carolina del Norte, mediante regresión padre-progenie y análisis de familias de medios hermanos (0,276). Los mismos autores obtuvieron nueve estimados de heredabilidad en sentido restringido que presentaron un valor máximo de 0,739. La diferencia con el valor superior se podría presentar debido a la inclusión de algunos parentales avanzados de su programa de selección.

En el mismo sentido, los valores encontrados de heredabilidad se asemejan a los reportados por Haynes (2008) quien estimó la heredabilidad en sentido amplio y estrecho en 72 familias híbridas diploides de *S. phureja* x *S. stenotomun*, obteniendo valores desde 0,32 hasta 0,78. Finalmente, estos resultados difieren con los reportados por Núñez (2011) al evaluar la CSpUNC, quien encontró para el rasgo de GE una heredabilidad en sentido estricto de 0,76. Asimismo, Rodríguez, (2013) encontró en la etapa de selección uno bajo análisis de estimación Bayesiana valores entre 0,61 y 0,75 para la gravedad específica.

Los resultados sugieren que en poblaciones donde se incluyen parentales pertenecientes a las especies *S. Phureja* y/o *S. stenotomum* se obtienen altos valores de GE que son fácilmente heredables, los cuales pueden ser aprovechados en los programas de mejoramiento a nivel diploide, teniendo también la posibilidad de ser transferidos a programas de mejoramiento a nivel tetraploide, gracias a la facilidad de cruzamiento y el flujo de genes que se presenta cuando se recombinan variedades diploides y tetraploides principalmente de los Grupos Andigena y Phureja.

El cálculo del valor GAM indica que la ganancia final para ES1 fue de 1,91% mientras que para ES2 fue de 0,91% indicando que, a pesar de ser una variable con un bajo rango en sus valores, tiene un alto potencial de mejoramiento. Rodríguez (2013)

encontró que al utilizar una presión de selección del 1%, el carácter GE presentó valores de heredabilidad altos que varían dependiendo del método de selección.

Es claro que, en la medida que disminuya la presión de selección se tiene un avance genético por selección menor, sin embargo, la posibilidad de mantener genotipos inferiores también puede ser mayor. Como la fijación de las características sobresalientes en papa se realiza de manera vegetativa, sería recomendable escoger los mejores individuos para su proceso de multiplicación, pero si se piensa en un proceso de mejoramiento poblacional lo recomendable es escoger un mayor número de individuos para adelantar procesos de selección recurrente.

Estos resultados indican que los esfuerzos adicionales de mejoramiento en esta población podrían dar lugar a un mejoramiento en la GE, al realizar hibridaciones entre individuos tetraploides x diploides o viceversa, en la cual la población diploide podría proporcionar una base de germoplasma amplia con nuevas combinaciones de genes en la población tetraploide para mejorar la GE y, simultáneamente, incrementar el rendimiento, siendo coherente con lo reportado por Haynes (2001), quien plantea utilizar poblaciones diploides en el mejoramiento de cultivares a nivel tetraploide.

Finalmente, los valores contrastantes observados en la población para la GE, incluye variación genética suficiente para desarrollar nuevos cultivares de papas amarillas, que puedan satisfacer y ser aprovechados tanto para consumo fresco como para procesamiento industrial que permitan desarrollar productos para nichos específicos de mercado. En los programas de mejoramiento genético en papa amarilla a nivel diploide se deben seleccionar genotipos que combinen simultáneamente mayor rendimiento y valores contrastantes de GE, para ofrecer a la industria de procesamiento diferentes opciones que permitan la elaboración de papas encurtidas o enlatadas aprovechando valores bajos de GE, así como, mayor contenido de materia seca para las presentaciones de papa pre cocida congelada, producción de hojuelas y almidón, teniendo en cuenta la versatilidad de usos y la gran aceptación que tiene la papa amarilla en los mercados nacionales como internacionales.

Estos resultados permiten inferir que al utilizar especies nativas y diploides cultivadas en un programa de mejoramiento genético se genera una gran amplitud

de respuesta para la variable GE y por consiguiente valores contrastantes en la acumulación de MS en la mayoría de los casos superiores a los reportados para muchos cultivares mejorados, condición importante para el consumidor de papa criolla, que prefiere papas de alta calidad organoléptica, especialmente papas harinosas (secas) que se consumen preferiblemente fritas con piel o como un elemento espesante en sopas, coladas y puré de papa amarilla.

Disponer de información sobre el control genético asociado con la acumulación de MS, valores de heredabilidad y los métodos adecuados de selección, es de gran importancia para orientar al mejorador en los parámetros adecuados de selección, tamaño de las poblaciones a manejar y tiempo aproximado que requerirá para obtener los resultados deseados. Asimismo, la implementación de estudios genéticos y moleculares que permitan procesos de selección genómica y selección asistida con marcadores moleculares, buscando mejores resultados en períodos de tiempo más cortos.

1.4.5 Índice de selección (IS).

Basado en los valores ajustados por genotipo para la ES1, la prueba *t-Student* en contraste de los valores con las medias de los testigos permitió generar para la etapa de selección seis grupos de genotipos superiores (Anexo 2). Aquí se destacan los genotipos 08-052-33, 08-055-7, 08-039-79, 08-054-54, 08-039-84, 08-048-10, 08-048-1, 08-004-67 que fueron superiores a la media de los seis genotipos testigos.

A partir de los análisis de los valores BLUP por familia y el cálculo de los valores propios se obtuvo el índice de selección ESIM (Tabla 1-8), donde el IS entrega un valor absoluto, asignando un valor mayor a los genotipos que para las variables GE y RT presentaron una mejor respuesta, cuando en la matriz económica estas variables tuvieron valores positivos y con la misma dimensión.

Tabla 1-8. Índice de selección por familias.

Familia	IS etapa de selección uno	IS etapa de selección dos
08-048	1,44332	1,657982
Colombia	1,19219	0,947289
Latina	1,12240	0,663786
08-052	0,97867	-0,54395
Galeras	0,84199	0,692905
09-004	0,51567	-1,80127
09-005	0,49907	1,80676
08-054	0,44619	-0,84447
08-004	0,43721	-0,29353
08-039	0,39498	-1,26823
08-051	0,29573	-0,38142
09-002	0,18172	-0,69712
Guaneña	0,08919	0,07607
08-055	0,05510	0,563757
09-001	-0,01447	-0,07781
08-058	-0,06625	1,34571
08-043	-0,09934	-0,21737
08-049	-0,13035	-1,06001
08-040	-0,15522	0,178833
08-001	-0,27335	0,638763
08-042	-0,37652	-0,28098
71,9	-0,46256	-
08-041	-0,48088	-1,28518
09-003	-0,66573	-1,42053
08-046	-0,67369	0,907721
08-044	-0,80474	-
08-045	-0,89848	0,910953
08-028	-0,90493	-0,21867
71,26	-1,18841	-
08-047	-1,29849	-

Con base en la metodología propuesta (BLUP/ESIM), el ranking que ubica la familia superior con un mayor valor en el IS, mostró a las familias 08-048 y 08-052 como unas con las mejores posibilidades de selección. Estos valores presentan algunas

familias concordantes con Rodríguez (2013) quien considera las familias 08-041 ($P=0,903$) {Criolla Colombia x Criolla Galeras}; 08-039 ($P=0,874$) {UN-col 30 x UN-col 62}, seguidas de los testigos Criolla Latina ($P=0,819$) y Criolla Galeras ($P=0,656$) como superiores. Es importante resaltar que la metodología que implementó correspondió a un análisis Bayesiano, lo cual permite contrastar estos análisis si se tiene en cuenta que algunas de estas familias efectivamente llevaron a la selección de genotipos superiores en etapas finales del proceso de selección.

De la misma manera, para la ES2 a partir de los cuatro grupos de genotipos superiores (Anexo 3) mostraron que el genotipo 08-051-27 fue superior a Criolla Colombia, 08-051-27, 09-005-65, 09-005-58 fueron superiores a Galeras; 09-005-65, 09-005-58, 08-051-52, 08-055-50 fueron superiores a Guaneña; y 08-051-27, 09-005-65, 09-005-58 fueron superiores a Latina.

El índice ESIM para la ES2, categorizó las familias permitiendo identificar como mejores a 08-048 (2,610), 09-005 (1,226), 08-058 (1,090), 08-045 (0,962), 08-053 (0,881). En ellas se puede recalcar, además de la recurrencia de 08-048 como mejor categorizada, en los cuatro primeros niveles del índice dos cruces con *S. goniocalyx* y *S. stenotomum*, y la aparición del cruzamiento entre Criolla Galeras x Criolla Colombia. Este resultado concuerda con los resultados previamente obtenidos por Jansky y Peloquin (2006) en referencia al alto potencial de los individuos silvestres para la composición de familias en programas de mejoramiento. Por su parte, Peña *et al.*, (2015) indican la importancia nutricional de Criolla Colombia y Criolla Galeras que como un aporte a las familias puede ser fuertemente explotado ya que, adicionalmente, poseen características altamente deseables a nivel comercial, en el caso de forma y color de manera especial para criolla Colombia.

Basado en el ESIM calculado para las dos evaluaciones, para los cuatro grupos propuestos se resalta la familia 08-048 como mejor familia en las dos evaluaciones, caracterizándose como un grupo aislado sin concordancias en su varianza con otra familia (Figura 1-3), coincidiendo con dos genotipos seleccionados como superiores en la prueba *t* (Anexo 3).

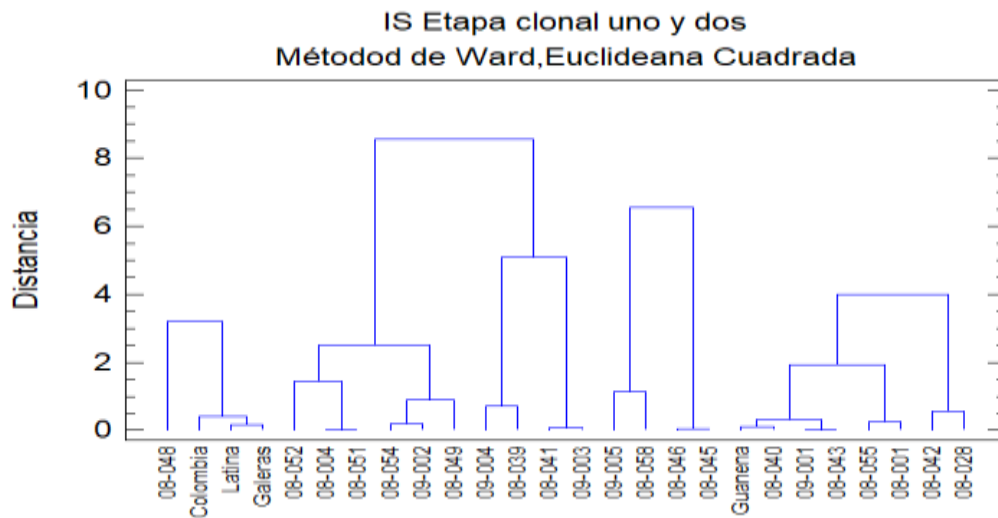


Figura 1-3. Agrupaciones para familias basadas en índice ESIM.

Asimismo, se identifican dos grupos intermedios que representan familias con comportamiento superiores en la ES1 y bajo en la ES2 y viceversa, y finalmente un grupo de familias caracterizadas con un bajo ESIM indicando comportamientos inferiores en las dos etapas dentro de las cuales se encuentran 08-058 (Cr. Guaneña x OP), 08-053 (Cr. Galeras x Cr. Colombia), 08-045 (*S. stn* 195188-7 x *S. phu* 704218). Teniendo en cuenta que se eliminó por completo la familia 08-047 en la ES2, el contraste solo se realizó con las 22 familias que presentaron forma y color deseable.

Basado en los resultados para el final de la ES2 el análisis de las familias mostró que 08-048, fue la mejor familia coincidiendo con dos genotipos seleccionados como superiores, mientras que 09-005 mostró que los genotipos 09-005-58 y 09-005-65 fueron superiores al promedio de Criolla Galeras, Guaneña y Latina y 08-051 presentó el genotipo 08-051-27 como superior a los cuatro testigos en la ES1. Estos resultados permiten contrastar los valores ESIM con el clúster, lo que permite concluir que esta metodología es concordante para la selección de familias que además posee alta eficiencia en la selección de individuos basado en las variables respuesta aplicadas, para la selección de mejores familias y mejores individuos.

Gran parte de los individuos provenientes de cruzamientos que involucran genotipos silvestres se descartan en etapas preliminares de mejoramiento. Sin embargo, son

una fuente de genes para futuros cruzamientos, especialmente aquellos que presentan buen rendimiento, forma y color de tubérculo pues poseen colores amarillo intenso, amarillo crema y especialmente ojos superficiales.

1.4.6 Comparación BLUE vs. BLUP en etapas tempranas del proceso de selección.

En el contexto de efectos aleatorios y en términos estadísticos, tiene poca relevancia la estimación de tales efectos; de hecho, la predicción tiene una connotación futurística. Sin embargo, en el mejoramiento genético existe un amplio interés en el ordenamiento de candidatos (familias, por ejemplo) de las que ya se dispone; de este modo, tiene más sentido pensar en términos de inferencia de algún atributo genético, pues el problema está por encima de la simple estimación de un parámetro de localización, pues los investigadores frecuentemente están interesados en la obtención de una medida de la incertidumbre y asignar una probabilidad a eventos ordenados que involucran a los candidatos para un proceso de selección (Ticona Benavente y da Silva Filho 2015).

Uno de los factores componentes del cálculo del predictor es la varianza genotípica como determinante de la dimensión de la variable respuesta corregida. Así, el valor de los cocientes de las varianzas, denominado repetibilidad, junto con los efectos genéticos estimados determina tanto el incremento como a la disminución del predictor por lo cual a mayor varianza del error mayor corrección del valor respecto al valor promedio o para el caso el valor BLUP (Piepho, 1994), como se ve en la siguiente expresión:

$$BLUP(w_{ij}) = \bar{y}_{.j} + \frac{\sigma_{\alpha\tau}^2 + N\sigma_{\alpha}^2}{\sigma_{\alpha\tau}^2 + \sigma^2 + N\sigma_{\alpha}^2} (\bar{y}_{i.} - \bar{y}_{..}) + \frac{\sigma_{\alpha\tau}^2}{\sigma_{\alpha\tau}^2 + \sigma^2} (\bar{y}_{ij} - \bar{y}_{i.} - \bar{y}_{.j} + \bar{y}_{..})$$

donde BLUP (w_{ij}) es la media del i -ésimo genotipo en el j -ésimo ambiente, $\sigma_{\alpha\tau}^2$ es la varianza de la interacción, σ^2 es la varianza residual, N el Tamaño poblacional, \bar{y}_{ij} es la media del i -ésimo genotipo en el j -ésimo ambiente, $\bar{y}_{i.}$ es la media marginal para i -ésimo genotipo, $\bar{y}_{.j}$ la media marginal para j -ésimo ambiente y $\bar{y}_{..}$ la Gran media.

Cuando se verifica el comportamiento del valor BLUE vs. BLUP para las variables RT

y GE en ES1 y ES2 (Figura 1-4) se observa que aquellos genotipos con valores corregidos en mayor magnitud se logran con el predictor BLUP pues se reduce el efecto de la respuesta incrementada de valores superiores y aumenta el de aquellos con bajos valores, mientras que el comportamiento de los valores promedio se mantiene similar entre el estimador y el predictor.

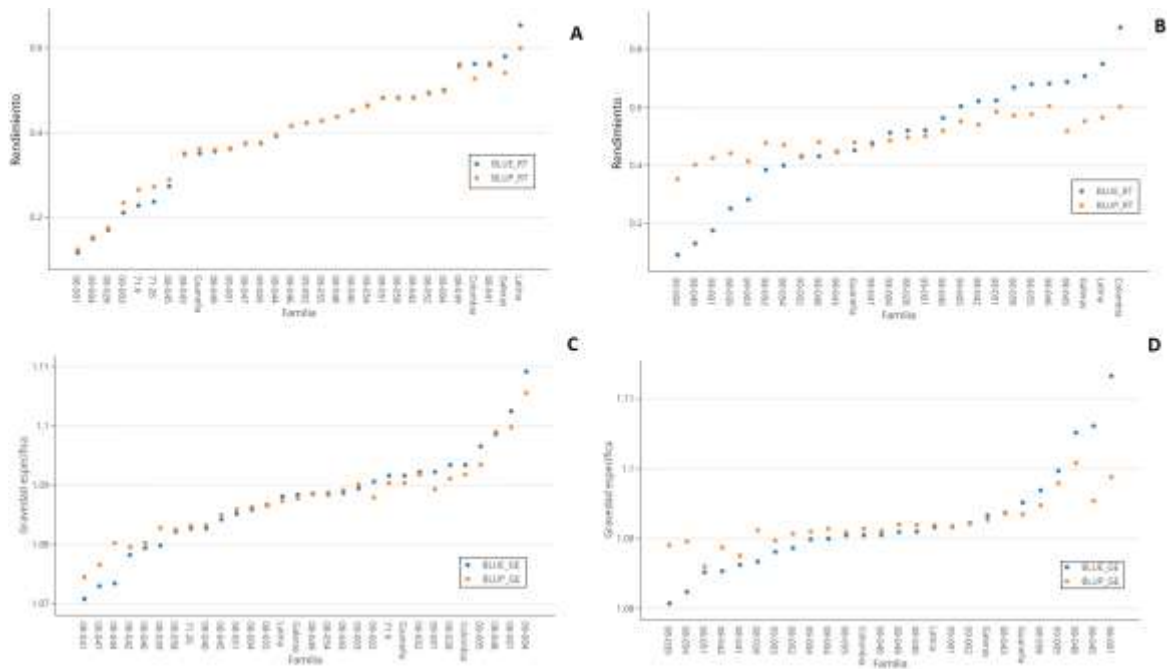


Figura 1-4. Comportamiento del valor BLUE (azul) Vs. BLUP (naranja) para las variables RT en ES1 (A) y RT en ES2 (B) y para las variables GE en ES1 (C) y GE en ES2 (D).

La correlación entre el efecto genotípico y la diferencia entre los valores BLUE y BLUP es alta (-0,73) a mayor varianza genotípica menor diferencia: si hay menor diferencia BLUE y BLUP convergen y tienden a ser equivalentes.

El resultado encontrado indica que el valor del factor repetibilidad es determinante para la obtención de un valor BLUP más cercano o extremo al valor BLUE indicando que con menor repetibilidad mayor el efecto de estrechamiento de los valores BLUP hacia la media y coincide con lo expresado por Piepho, (1994). Desde el punto de vista de las observaciones sobre los resultados del análisis, es necesario resaltar que los extremos corregidos por los valores BLUP tiene un gran impacto en la selección de familias, pues

evita que aquellas con valores bajos sean descartadas y las superiores sean sobrevaloradas, al presentar diferencias sobre las variables que pueden provenir de un efecto netamente externo o ambiental, por lo cual, el uso de los BLUPS resulta conveniente.

Al momento de la selección, la intuición del mejorador es esencial para evitar que un genotipo con una excepcionalmente baja o muy alta media de la variable medida sea aceptado o descartado, por lo que esta propiedad de los BLUP de estrechar los valores a un punto medio hace un ajuste consistente con la necesidad de ser precavido.

1.5 Conclusiones

Se pudo determinar para ES1, que los valores de RT variaron entre 0,005 kg.planta⁻¹ hasta 2,255 kg.planta⁻¹ lo cual se puede interpretar como un marcador de la alta variabilidad que poseen estas familias debido, principalmente, a la introducción al plan de cruzamientos de genotipos parentales diploides silvestres y cultivados contrastantes.

Teniendo en cuenta que se obtuvieron los valores BLUP por familia se observó alta variabilidad en la población, lo que permitió ampliar la base genética y generar nuevas fuentes de variación para seleccionar genotipos superiores o progenitores que se deben involucrar en los programas de fitomejoramiento. Los valores fenotípicos para el rendimiento oscilaron entre 0,1246 hasta 0,6575 kg.planta⁻¹, mientras la gravedad específica varió entre 1,070 y 1,134; lo que indica alta variabilidad para los caracteres evaluados, características que los destacan como genotipos superiores para ser incluidos en programas de selección recurrente y cruzamientos, buscando el mejoramiento simultáneo para las dos variables de interés agronómico.

La estimación de la heredabilidad para el rendimiento osciló entre 0,13 hasta 0,26, estos valores de la heredabilidad para el rendimiento por planta se pueden considerar bajos, independiente del método de selección empleado, indicando que el carácter está regulado posiblemente por efectos no aditivos con alto efecto ambiental. Mientras que la estimación de la heredabilidad para la gravedad específica presentó una variación entre 0,36 y 0,18, los valores considerados altos por lo cual se intuye que es un rasgo altamente heredable, en los dos casos las características se pueden mejorar mediante

métodos adecuados de selección.

Los individuos con mayor grado de parentesco fueron más parecidos entre sí que aquellos no relacionados, condición que permitió la partición de la variación genética total de la población en dos componentes fundamentales: la variación entre y dentro de familias, cada familia se caracterizó por sus respectivas medias y varianzas, considerando la varianza ambiental, como la varianza entre las medias de cada una de las familias evaluadas. En este tipo de poblaciones una gran proporción de la variación aditiva de las familias está contenida dentro de ellas y, sólo una fracción, se expresa como diferencias entre familias.

Estos resultados ratifican la importancia de la selección temprana y eficiente mediante modelos de selección apropiada, o nuevas herramientas como selección genómica o selección asistida por marcadores moleculares, que se deben optimizar en etapas iniciales de evaluación, a partir de una selección fenotípica confiable que permita identificar genotipos superiores para ser evaluados posteriormente en varios años en múltiples ambientes.

La metodología BLUP/ESIM permitió la construcción de un esquema de selección basado en las correcciones a partir de la varianza para el predictor y los valores propios para el índice de selección, que delimitan una estrategia clara enfocada a la selección de familias superiores que en etapas posteriores conllevarán a la selección de genotipos superiores.

Para facilitar la evaluación y análisis en futuros trabajos de mejoramiento genético en papa, se recomienda la implementación para la siembra en campo de diseños aumentados modificados tipo II (Lin y Poushinsky, 1983), donde los autores conscientes de las dificultades que presenta la cantidad limitada de material por genotipo, proponen hacerles frente estableciendo ensayos con una estructura de sub-parcelas 3x3, con una parcela "control" centrada, que permite realizar un mejor ajuste a la heterogeneidad ambiental, buscando incrementar la precisión en la toma de decisiones para la selección de familias y genotipos superiores.

1.6 Bibliografía

Agronet. (2016). Área, producción y rendimiento por cultivo: papa criolla. Consultado 18,

- 2017, from <http://www.agronet.gov.co/estadistica/Paginas/default.aspx>
- Allard, R. W. (1999). *Principles of Plant Breeding*. (2nd ed.). New York. USA.: John Wiley and Sonc Inc.
- Aversano, R., Contaldi, F., Ercolano, M. R., Grosso, V., Iorizzo, M., Tatino, F., ... Carputo, D. (2015). The *Solanum commersonii* Genome Sequence Provides Insights into Adaptation to Stress Conditions and Genome Evolution of Wild Potato Relatives. *The Plant Cell*, 27(4), 954–968.
- Barik, S. B., Verma, S. K., Nanda, H. C., y Tamrakar, S. K. (2009). Genetic variability, heritability and genetic advance for yield and its atributes in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Ann. Agric. Res. New Series*, 30(1y2), 39–42.
- Bonierbale, M. (2010). Innovaciones en el Mejoramiento de la Papa. En *Memorias XXIV Congreso de la Asociación Latinoamericana de la Papa*. (pp. 31–35). Cusco. Perú.
- Borges, V., Ferreira, P. V., Soares, L., Santos, G. M., y Santos, A. M. M. (2010). Seleção de clones de batata-doce pelo procedimento REML/BLUP. *Acta Scientiarum - Agronomy*, 32(4), 643–649.
- Bradshaw, J. E., Bryan, G. J., y Ramsay, G. (2006). Genetic resources (including wild and cultivated *Solanum* species) and progress in their utilisation in potato breeding. *Potato Research*, 49(1), 49–65.
- Caicedo, D. R., Eduardo, C., López, Ñ., Miguel, J., Torres, C., y Molano, E. R. (2011). Heredabilidad del contenido de proteína total en papa diploide *Solanum tuberosum* Grupo Phureja, (APRIL), 759–766.
- Ceballos, H. (1996). *Manual de Genética Cuantitativa y Mejoramiento Genético*. Palmira, Colombia.: Universidad Nacional de Colombia.
- Cerón-Rojas, J. J., Crossa, J., Sahagún-Castellanos, J., Castillo-González, F., y Santacruz-Varela, A. (2006). A selection index method based on eigenanalysis. *Crop Science*, 46(4), 1711–1721.
- Cerón-Rojas, J. J., Sahagun-Castellanos, J., Castillo-Gonzalez, F., Santacruz-Varela, A., y Crossa, J. (2008). A restricted selection index method based on eigenanalysis. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 13(4), 440–457.
- Cotes, J. M., y Núñez, C. E. (2001). Propuesta para el Análisis de Diseños Aumentados en Fitomejoramiento: Un Caso en Papa. *Revista Latinoamericana de La Papa.*, 12, 15–34.
- De Jong, H. (2016). Impact of the Potato on Society. *American Journal of Potato*

- Research*, 93(5), 415–429.
- Federer, W., y Raghavarao, D. (1975). On Augmented Designs. *Biometrics*, 31(1), 29–35.
- Federer, W. T. (1956). Augmented (or hoonuiaku) designs. *Biometrics Unit Technical Reports*, 55, 191–208.
- Ghislain, M., Andrade, D., Rodríguez, F., Hijmans, R., y Spooner, D. (2006). Genetic analysis of the cultivated potato *Solanum tuberosum* L. Phureja Group using RAPDs and nuclear SSRs. *Theor. Appl. Gent.*, 113, 1515–1527.
- Golmirzaie, A. M., y Ortiz, R. (2003). Reciprocal effects in true potato seed breeding in short-day length environments. *Plant Breeding*, 122(4), 372–374.
- Golmirzaie, A. M., Ortiz, R., Atlin, G. N., y Iwanaga, M. (1998). Inbreeding and true seed in tetrasomic potato. I. Selfing and open pollination in Andean landraces (*Solanum tuberosum* Gp. Andigena). *Theoretical and Applied Genetics*, 97(7), 1125–1128.
- Gopal, J., Gaur, P. C., y Rana, M. S. (1994). Heritability, and Intra- and Inter-Generation Associations Between Tuber Yield and its Components in Potato (*Solanum tuberosum* L.). *Plant Breeding*, 112(1), 80–83.
- Halterman, D., Guenther, J., Collinge, S., Butler, N., y Douches, D. (2016). Biotech Potatoes in the 21st Century: 20 Years Since the First Biotech Potato. *American Journal of Potato Research*, 93(1), 1–20.
- Haslett, S. J., Isotalo, J., Liu, Y., y Puntanen, S. (2013). Equalities between OLSE , BLUE and BLUP in the linear model.
- Haynes, K. G. (2001). Variance components for yield and specific gravity in a diploid potato population after two cycles of recurrent selection. *American Journal of Potato Research*, 78, 69–75.
- Haynes, K. G. (2008). Heritability of Chip Color and Specific Gravity in a Long-day Adapted *Solanum phureja*–*S. stenotomum* Population. *American Journal of Potato Research*, 85(5), 361–366.
- Henderson, C. R. (1984a). *Best linear unbiased prediction of performance and breeding value*. Cornell University and the University of Illinois. Consultado en papers3://publication/uuid/627506AA-ACB7-491A-B468-9A3B5C2A52EC
- Henderson, C. R. (1984b). Best linear unbiased prediction of performance and breeding value. *Biometrics*, 172–192. Consultado en papers3://publication/uuid/627506AA-ACB7-491A-B468-9A3B5C2A52EC
- Hijmans, R. J., Spooner, D. M., Salas, A. R., Guarino, L., y Cruz, J. De. (2002). *Atlas of Wild Potatoes (SYSTEMATIC)*. IIMA: IPGRI. Consultado en

http://www.bioversityinternational.org/fileadmin/_migrated/uploads/tx_news/Atlas_of_wild_potatoes_826.pdf

- Huamán, Z., y Spooner, D. M. (2002). Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* sect. *Petota*). *American Journal of Botany*, 89(6), 947–965.
- Hutten, R. (1994). *Basic aspects of potato breeding via the diploid level*. Ph.D. Thesis. Wageningen University.
- Hutten, R., Schippers, M., Hermsen, J., y Jacobsen, E. (1995). Comparative performance of diploid and tetraploid progenies from 2x. 2x crosses in potato. *Euphytica*, 81(1967), 187–192. Consultado en <http://link.springer.com/article/10.1007/BF00025432>
- Jansky, S. H., y Peloquin, S. J. (2006). Advantages of Wild Diploid *Solanum* Species Over Cultivated Diploid Relatives in Potato Breeding Programs. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 53(4), 669–674.
- Johnson, H. W., Robinson, H. F., y Comstock, R. E. (1955). Estimates of Genetic and Environmental Variability in Soybeans. *Agronomy Journal*, (2), 314–318.
- Kempthorne, O., y Nordskog, A. W. . (1959). Restricted Selection Indices. *International Biometric Society*, 15(1), 10–19.
- Li, L., Paulo, M.-J., van Eeuwijk, F., y Gebhardt, C. (2010). Statistical epistasis between candidate gene alleles for complex tuber traits in an association mapping population of tetraploid potato. *Theoretical and Applied Genetics*, 121(7), 1303–1310.
- Ligarreto, G. A., y Suárez, M. N. (2003). Evaluación del potencial de los recursos genéticos de papa criolla (*Solanum phureja*) por calidad industrial. *Agronomía Colombiana*, 21, 83–94.
- Lin, C. S., Poushinsky, G., y Jui, P. Y. (1983). Simulation study of three adjustment methods for the modified augmented design and comparison with the balanced lattice square design. *J. Agric. Sci. Camb.*, 100, 527–534.
- Lindhout, P., Meijer, D., Schotte, T., Hutten, R. C. B., Visser, R. G. F., y van Eck, H. J. (2011). Towards F1 Hybrid Seed Potato Breeding. *Potato Research*, 54(4), 301–312.
- Littell, R. C., Milliken, G. A., Stroup, W. W., Wolfinger, R. D., y Schabenberger, O. (2006). *SAS for mixed Models* (2nd ed.). Cary, NC, USA: SAS Press.
- Martínez, N., y Ligarreto, G. (2005). Evaluación de cinco genotipos promisorios de papa *Solanum tuberosum* sp. andigena según desempeño agronómico y calidad industrial. *Agronomía Colombiana*, 23(1), 17–27.

- Muhinyuza, J. B., Shimelis, H., Melis, R., Sibiya, J., y Nzaramba, M. N. (2016). Breeding potato for high yields: A review. *Australian Journal of Crop Science*, 10(6), 771–775.
- Ñústez, C. E. (2011). *Estudios fenotípicos y genéticos asociados a la calidad de fritura en Solanum phureja Juz. et Buk*. Universidad Nacional de Colombia Sede Bogotá.
- Ortiz, R., y Golmirzaie, A. M. (2003). Genetic parameters for agronomic characteristics. II. Intermediate and advanced stages in a true potato seed breeding population. *Hereditas*, 139(3), 217–222.
- Pacheco, A., Perez, S., Alvarado, G., Cerón, J., Rodríguez, F., Crossa, J., y Burgueño, J. (2016). RIndSel (Selection Index with R for Windows.). *RIndSel (Index Selection with R) Users Manual*. International Maize and Wheat Improvement Center.
- Paget, M. F., Alspach, P. A., Anderson, J. A. D., Genet, R. A., y Apiolaza, L. A. (2015). Trial heterogeneity and variance models in the genetic evaluation of potato tuber yield. *Plant Breeding*, 134(2), 203–211.
- Peña, C., Restrepo-Sánchez, L.-P., Kusalappa, A., Rodríguez-Molano, L.-E., Mosquera, T., y Narváez-Cuenca, C.-E. (2015). Nutritional contents of advanced breeding clones of *Solanum tuberosum* group Phureja. *LWT - Food Science and Technology*, 62(1), 76–82.
- Piepho, H. P. (1994). Best Linear Unbiased Prediction (BLUP) for regional yield trials: a comparison to additive main effects and multiplicative interaction (AMMI) analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 89(5).
- Piepho, H. P., Möhring, J., Melchinger, A. E., y Büchse, A. (2008). BLUP for phenotypic selection in plant breeding and variety testing. *Euphytica*, 161(1–2), 209–228.
- Poehlman, J., y Allen, D. (2003). *Mejoramiento genético de las cosechas*. (2 Edición). Mexico D.F: Limusa.
- R Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria.: R Foundation for Statistical Computing.
- Rodríguez, F., Ghislain, M., Clausen, A. M., Jansky, S. H., y Spooner, D. M. (2010). Hybrid origins of cultivated potatoes. *Theoretical and Applied Genetics*, 121(6), 1187–1198.
- Rodríguez, L., Ñústez, C., y Estrada, N. (2009). Criolla Latina, Criolla Paisa y Criolla Colombia, nuevos cultivares de papa criolla para el departamento de Antioquia (Colombia). *Agronomía Colombiana*, 27(3), 289–303.
- Rodríguez, L., y Ñústez, L. (2012). Mejoramiento genético a nivel de diploide en papa. In A. Herrera y L. Rodríguez (Eds.), *Tecnologías de la Producción y Transformación de*

Papa Criolla. (U. N. de Colombia. Universidad Nacional de Colombia.

Rodríguez Molano, L. E. (2013). *Análisis genético y molecular para rendimiento y período de reposo de tubérculo en papa a nivel diploide (S.bukasovvi x S. tuberosum Grupo Phureja)*. Universidad Nacional de Colombia. Consultado en <http://www.bdigital.unal.edu.co/44373/>

Rodríguez Molano, L. E., Ñustez, C., y Estrada, N. (2009). Criolla Latina, Criolla Paisa y Criolla Colombia, nuevos cultivares de papa criolla para el departamento de Antioquia (Colombia). *Agronomía Colombiana*, 27(3), 289–303.

Simmonds, N. (1996). Family selection in plant breeding. *Euphytica*, 90, 201–208.

Smith, H. F. (1936). A discriminant function for plant selection. *Papers on Quantitative Genetics and Related Topics*, 466–476.

Spooner, D. M., y Lara-Cabrera, S. (2001). Sistemática molecular y evolución de plantas cultivadas. In H. M. Hernández, A. García -Aldrete, F. Álvarez, y M. Ulloa (Eds.), *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad* (pp. 57–114). Mexico D.F: Instituto de Biología, UNAM; Fondo de Cultura Económica.

Spooner, D. M., Nuñez, J., Trujillo, G., Herrera, R., Guzman, F., y Ghislain, M. (2007). Extensive simple sequence repeat genotyping of potato landraces supports a major reevaluation of their gene pool structure and classification. *PNAS*, 104(49), 19398–19403.

Spooner, D. M., y Salas, A. (2006). Structure, biosystematics, and genetic resources. In J. Gopal y S. M. P. Khurana (Eds.), *Handbook of potato production, improvement, and postharvest management*. (p. 139). Binghamton, NY.: Haworth's Press, Inc.

Sukhotu, T., Kamijima, O., y Hosaka, K. (2005). Genetic diversity of the Andean tetraploid cultivated potato (*Solanum tuberosum* L. subsp. *andigena* Hawkes) evaluated by chloroplast and nuclear DNA markers. *Genome*, 48, 55–64.

Talbert, F., y Smith, O. (1959). *Potato Processing*. Wesport, Connecticut. USA: AVI Publishing company.

The Potato Genome Sequencing Consortium. (2011). Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. *Nature*, 475(7355), 189–95.

Ticona-Benavente, C. A., y da Silva Filho, D. F. (2015). Comparison of BLUE and BLUP/REML in the selection of clones and families of potato (*Solanum tuberosum*). *Genetics and Molecular Research*, 14(4), 18421–18430.

Ticona-Benavente, C. A., y Pinto, C. A. B. P. (2012). Selection Intensities of Families and

Clones in Potato Breeding. *Ciência E Agrotecnologia*, 36(1), 60–68.

Tinjaca, S. (2010). *Estudios de la heredabilidad de la resistencia horizontal a Phytophthora infestans (Mont.) de Bary causante de la “gota” en la especie diploide de papa Solanum phureja Juz. et Buk.* Universidad Nacional de Colombia.

Vreugdenhil, D. (2007). *Potato biology and biotechnology advances and perspectives*. (D. Vreugdenhil, j. Bradshaw, c. Gebhardt, f. Govers, d. K. L. Mackerron, m. A. Taylor, y h. A. Ross, Eds.) (1st Editio). Amsterdam, Netherlands: Elsevier Academic Press.
Consultado en <https://www.elsevier.com/books/potato-biology-and-biotechnology/vreugdenhil/978-0-444-51018-1>

Anexo 1. Valores predichos BLUP por familias para la variable RT y GE.

Genotipo	RT ES1 (kg.planta ⁻¹)	VA RT ES1	RT ES2 (kg.planta ⁻¹)	VA RT 2	GE ES1	VA GE ES1	GE ES2	VA GE ES2
Colombia	0,527	31520,4516	0,602	12360,99	1,09181	0,000025	1,0914	3,481E-05
Guanena	0,362	21144,0681	0,479	7373,657	1,09036	0,000081	1,0935	5,329E-05
Galeras	0,541	72862,2049	0,553	56282,82	1,08777	0,000196	1,0927	0,000049
Latina	0,599	167551,0489	0,565	75636	1,0873	0,000144	1,0919	0,00013
71,9	0,266	13140,0369	-	-	1,09036	0,000081	-	-
71,26	0,273	27238,2016	-	-	1,08317	0,000081	-	-
08-001	0,124	7784,5329	0,426	18387,36	1,09976	0,000064	1,0988	0,0006052
08-004	0,498	74665,5625	0,486	64510,92	1,08632	0,000064	1,0914	9,409E-05
08-028	0,175	12020,9296	0,497	-	1,09108	0,000064	1,0912	-
08-039	0,556	105566,5081	0,442	16407,05	1,08278	0,000144	1,089	7,569E-05
08-040	0,452	53522,8225	0,52	110356,8	1,08323	0,000169	1,0919	0,000104
08-041	0,558	64612,5561	0,469	113832	1,07447	0,000064	1,0876	0,0002074
08-042	0,482	67438,8961	0,54	50167,04	1,07953	0,000196	1,0887	4,624E-05
08-043	0,351	47633,0625	0,449	36404,64	1,08916	0,000100	1,0936	9,216E-05
08-044	0,395	24236,2624	-	-	1,08021	0,000064	-	-
08-045	0,289	46237,9009	0,519	6806,25	1,08499	0,000144	1,0954	0,00014161
08-046	0,416	42563,8161	0,605	73413,9	1,08026	0,000144	1,0911	0,000121
08-047	0,376	46418,7025	-	-	1,07657	0,000576	-	-
08-048	0,437	45526,7569	0,481	29742,45	1,09901	0,000064	1,1008	4,096E-05
08-049	0,359	37667,0464	0,402	8975,668	1,08843	0,000196	1,092	0,0001664
08-051	0,481	47974,1409	0,585	440511	1,08588	0,000064	1,086	9,409E-05
08-052	0,491	67761,2961	0,477	94457,88	1,09174	0,000081	1,0907	7,056E-05
08-054	0,463	77395,24	0,471	77228,41	1,08829	0,000100	1,0896	0,0002341
08-055	0,428	93850,3225	0,576	83082,3	1,08650	0,000064	1,0909	0,000049
08-058	0,481	64561,7281	0,572	94642,37	1,08250	0,000081	1,0948	8,649E-05
09-001	0,363	27862,2864	0,501	59716,7	1,08931	0,000121	1,0916	0,000121
09-002	0,423	57221,4241	0,434	92714,16	1,08792	0,000121	1,0921	0,0001538
09-003	0,235	20779,2225	0,414	27718,92	1,09011	0,000081	1,0897	2,601E-05
09-004	0,154	12879,9801	0,353	1251,744	1,10555	0,000100	1,091	0,0008703
09-005	0,376	38165,5296	0,553	310672,5	1,09343	0,000100	1,0979	0,0001563

VA: Varianza

Anexo 2. Prueba t Student para los genotipos de la etapa de selección 1.

Grupo=1.Dif: significativa – Líneas superiores al control Cr. Colombia

Tra.	Genotipo	Bloque	Parc	Kg/ha	MediaAj	MediaCnt	Estimado	StdErr	t-Value	Prob	Inferior	Superior
468	08-039-60	2	473	2255,0	2115,55	562,06	1553,49	247,96	6,27	<.0001	1054,08	2052,91
1008	08-052-33	5	1028	1389,0	1504,10	562,06	942,04	247,96	3,80	0,0004	442,63	1441,46
1126	08-055-7	5	1149	1329,0	1444,10	562,06	882,04	247,96	3,56	0,0009	382,63	1381,46
486	08-039-79	3	492	1340,0	1435,72	562,06	873,66	247,96	3,52	0,0010	374,24	1373,08
1103	08-054-54	5	1126	1308,0	1423,10	562,06	861,04	247,96	3,47	0,0012	361,63	1360,46
491	08-039-84	3	497	1280,0	1375,72	562,06	813,66	247,96	3,28	0,0020	314,24	1313,08
504	08-048-10	3	510	1231,3	1327,02	562,06	764,96	247,96	3,09	0,0035	265,54	1264,38
495	08-048-1	3	501	1216,0	1311,72	562,06	749,66	247,96	3,02	0,0041	250,24	1249,08
931	08-004-67	4	949	1394,0	1272,85	562,06	710,79	247,96	2,87	0,0063	211,38	1210,21
1094	08-054-44	5	1116	1144,0	1259,10	562,06	697,04	247,96	2,81	0,0073	197,63	1196,46
655	08-051-68	3	665	1113,0	1208,72	562,06	646,66	247,96	2,61	0,0123	147,24	1146,08
922	08-004-58	4	939	1297,5	1176,35	562,06	614,29	247,96	2,48	0,0171	114,88	1113,71
229	08-042-79	1	228	1141,3	1167,72	562,06	605,66	247,96	2,44	0,0186	106,24	1105,08
238	08-042-88	1	238	1128,3	1154,72	562,06	592,66	247,96	2,39	0,0211	93,2444	1092,08
663	08-051-76	3	673	1048,0	1143,72	562,06	581,66	247,96	2,35	0,0235	82,2444	1081,08
476	08-039-69	2	481	1271,3	1131,85	562,06	569,79	247,96	2,30	0,0263	70,3777	1069,21
487	08-039-80	3	493	1016,0	1111,72	562,06	549,66	247,96	2,22	0,0317	50,2444	1049,08
532	08-048-40	3	539	1015,0	1110,72	562,06	548,66	247,96	2,21	0,0320	49,2444	1048,08
1113	08-054-64	5	1136	987,0	1102,10	562,06	540,04	247,96	2,18	0,0347	40,6277	1039,46
105	08-046-83	1	102	1072,5	1098,92	562,06	536,86	247,96	2,17	0,0357	37,4444	1036,28
1018	08-052-43	5	1038	972,0	1087,10	562,06	525,04	247,96	2,12	0,0398	25,6277	1024,46
2042	09-005-45	9	2087	1025,0	1084,19	562,06	522,13	247,96	2,11	0,0408	22,7110	1021,54
1357	08-058-8	6	1386	1180,0	1078,62	562,06	516,56	250,91	2,06	0,0453	11,2070	1021,91
1010	08-052-35	5	1030	957,0	1072,10	562,06	510,04	247,96	2,06	0,0455	10,6277	1009,46
98	08-046-76	1	95	1038,3	1064,72	562,06	502,66	247,96	2,03	0,0486	3,2444	1002,08
1119	08-054-73	5	1142	949,0	1064,10	562,06	502,04	247,96	2,02	0,0489	2,6277	1001,46
1164	08-055-50	5	1188	947,0	1062,10	562,06	500,04	247,96	2,02	0,0497	0,6277	999,46

Grupo=1.Dif: significativa – Líneas superiores al control Cr. Latina

Tra.	Genotipo	Bloque	Parc	Kg/ha	MediaAj	MediaCnt	Estimado	StdErr	t-Value	Prob	Inferior	Superior
468	08-039-60	2	473	2255,0	2115,55	653,35	1439,03	248,19	5,80	<.0001	939,15	1938,92
1008	08-052-33	5	1028	1389,0	1504,10	653,35	827,58	248,19	3,33	0,0017	327,70	1327,47
1126	08-055-7	5	1149	1329,0	1444,10	653,35	767,58	248,19	3,09	0,0034	267,70	1267,47
486	08-039-79	3	492	1340,0	1435,72	653,35	759,20	248,19	3,06	0,0037	259,32	1259,09
1103	08-054-54	5	1126	1308,0	1423,10	653,35	746,58	248,19	3,01	0,0043	246,70	1246,47
491	08-039-84	3	497	1280,0	1375,72	653,35	699,20	248,19	2,82	0,0072	199,32	1199,09
504	08-048-10	3	510	1231,3	1327,02	653,35	650,50	248,19	2,62	0,0119	150,62	1150,39
495	08-048-1	3	501	1216,0	1311,72	653,35	635,20	248,19	2,56	0,0139	135,32	1135,09
931	08-004-67	4	949	1394,0	1272,85	653,35	596,33	248,19	2,40	0,0205	96,4494	1096,22
1094	08-054-44	5	1116	1144,0	1259,10	653,35	582,58	248,19	2,35	0,0234	82,6994	1082,47
655	08-051-68	3	665	1113,0	1208,72	653,35	532,20	248,19	2,14	0,0374	32,3161	1032,09

Grupo=1.Dif: significativa – Líneas superiores al control Cr. GALERAS

Tra.	Genotipo	Bloque	Parc	Kg/ha	MediaAj	MediaCnt	Estimado	StdErr	t-Value	Prob	Inferior	Superior
468	08-039-60	2	473	2255,0	2115,55	579,88	1535,67	247,96	6,19	<.0001	1036,26	2035,09
1008	08-052-33	5	1028	1389,0	1504,10	579,88	924,22	247,96	3,73	0,0005	424,81	1423,64
1126	08-055-7	5	1149	1329,0	1444,10	579,88	864,22	247,96	3,49	0,0011	364,81	1363,64
486	08-039-79	3	492	1340,0	1435,72	579,88	855,84	247,96	3,45	0,0012	356,42	1355,26
1103	08-054-54	5	1126	1308,0	1423,10	579,88	843,22	247,96	3,40	0,0014	343,81	1342,64
491	08-039-84	3	497	1280,0	1375,72	579,88	795,84	247,96	3,21	0,0025	296,42	1295,26
504	08-048-10	3	510	1231,3	1327,02	579,88	747,14	247,96	3,01	0,0042	247,72	1246,56
495	08-048-1	3	501	1216,0	1311,72	579,88	731,84	247,96	2,95	0,0050	232,42	1231,26
931	08-004-67	4	949	1394,0	1272,85	579,88	692,97	247,96	2,79	0,0076	193,56	1192,39
1094	08-054-44	5	1116	1144,0	1259,10	579,88	679,22	247,96	2,74	0,0088	179,81	1178,64
655	08-051-68	3	665	1113,0	1208,72	579,88	628,84	247,96	2,54	0,0148	129,42	1128,26
922	08-004-58	4	939	1297,5	1176,35	579,88	596,47	247,96	2,41	0,0203	97,0577	1095,89
229	08-042-79	1	228	1141,3	1167,72	579,88	587,84	247,96	2,37	0,0221	88,4244	1087,26
238	08-042-88	1	238	1128,3	1154,72	579,88	574,84	247,96	2,32	0,0250	75,4244	1074,26
663	08-051-76	3	673	1048,0	1143,72	579,88	563,84	247,96	2,27	0,0278	64,4244	1063,26
476	08-039-69	2	481	1271,3	1131,85	579,88	551,97	247,96	2,23	0,0311	52,5577	1051,39
487	08-039-80	3	493	1016,0	1111,72	579,88	531,84	247,96	2,14	0,0374	32,4244	1031,26
532	08-048-40	3	539	1015,0	1110,72	579,88	530,84	247,96	2,14	0,0377	31,4244	1030,26
1113	08-054-64	5	1136	987,0	1102,10	579,88	522,22	247,96	2,11	0,0408	22,8077	1021,64
105	08-046-83	1	102	1072,5	1098,92	579,88	519,04	247,96	2,09	0,0420	19,6244	1018,46
1018	08-052-43	5	1038	972,0	1087,10	579,88	507,22	247,96	2,05	0,0467	7,8077	1006,64
2042	09-005-45	9	2087	1025,0	1084,19	579,88	504,31	247,96	2,03	0,0479	4,8910	1003,72

Grupo=1.Dif: significativa – Líneas superiores al control Cr. GUANENA

Tra.	Genotipo	Bloque	Parc	Kg/ha	MediaAj	MediaCnt	Estimado	StdErr	t-Value	Prob	Inferior	Superior
468	08-039-60	2	473	2255,0	2115,55	351,19	1764,36	247,96	7,12	<.0001	1264,95	2263,78
1008	08-052-33	5	1028	1389,0	1504,10	351,19	1152,91	247,96	4,65	<.0001	653,50	1652,33
1126	08-055-7	5	1149	1329,0	1444,10	351,19	1092,91	247,96	4,41	<.0001	593,50	1592,33
486	08-039-79	3	492	1340,0	1435,72	351,19	1084,53	247,96	4,37	<.0001	585,11	1583,95
1103	08-054-54	5	1126	1308,0	1423,10	351,19	1071,91	247,96	4,32	<.0001	572,50	1571,33
491	08-039-84	3	497	1280,0	1375,72	351,19	1024,53	247,96	4,13	0,0002	525,11	1523,95
504	08-048-10	3	510	1231,3	1327,02	351,19	975,83	247,96	3,94	0,0003	476,41	1475,25
495	08-048-1	3	501	1216,0	1311,72	351,19	960,53	247,96	3,87	0,0003	461,11	1459,95
931	08-004-67	4	949	1394,0	1272,85	351,19	921,66	247,96	3,72	0,0006	422,25	1421,08
1094	08-054-44	5	1116	1144,0	1259,10	351,19	907,91	247,96	3,66	0,0007	408,50	1407,33
655	08-051-68	3	665	1113,0	1208,72	351,19	857,53	247,96	3,46	0,0012	358,11	1356,95
922	08-004-58	4	939	1297,5	1176,35	351,19	825,16	247,96	3,33	0,0018	325,75	1324,58
229	08-042-79	1	228	1141,3	1167,72	351,19	816,53	247,96	3,29	0,0019	317,11	1315,95
238	08-042-88	1	238	1128,3	1154,72	351,19	803,53	247,96	3,24	0,0022	304,11	1302,95
663	08-051-76	3	673	1048,0	1143,72	351,19	792,53	247,96	3,20	0,0025	293,11	1291,95
476	08-039-69	2	481	1271,3	1131,85	351,19	780,66	247,96	3,15	0,0029	281,25	1280,08
487	08-039-80	3	493	1016,0	1111,72	351,19	760,53	247,96	3,07	0,0037	261,11	1259,95

532	08-048-40	3	539	1015,0	1110,72	351,19	759,53	247,96	3,06	0,0037	260,11	1258,95
1113	08-054-64	5	1136	987,0	1102,10	351,19	750,91	247,96	3,03	0,0041	251,50	1250,33
105	08-046-83	1	102	1072,5	1098,92	351,19	747,73	247,96	3,02	0,0042	248,31	1247,15
1018	08-052-43	5	1038	972,0	1087,10	351,19	735,91	247,96	2,97	0,0048	236,50	1235,33
2042	09-005-45	9	2087	1025,0	1084,19	351,19	733,00	247,96	2,96	0,0049	233,58	1232,41
1357	08-058-8	6	1386	1180,0	1078,62	351,19	727,43	250,91	2,90	0,0058	222,08	1232,78
1010	08-052-35	5	1030	957,0	1072,10	351,19	720,91	247,96	2,91	0,0056	221,50	1220,33
98	08-046-76	1	95	1038,3	1064,72	351,19	713,53	247,96	2,88	0,0061	214,11	1212,95
1119	08-054-73	5	1142	949,0	1064,10	351,19	712,91	247,96	2,88	0,0061	213,50	1212,33
1164	08-055-50	5	1188	947,0	1062,10	351,19	710,91	247,96	2,87	0,0063	211,50	1210,33
607	08-051-19	3	616	962,5	1058,22	351,19	707,03	247,96	2,85	0,0065	207,61	1206,45
605	08-051-17	3	614	961,3	1057,02	351,19	705,83	247,96	2,85	0,0066	206,41	1205,25
1120	08-055-1	5	1143	940,0	1055,10	351,19	703,91	247,96	2,84	0,0068	204,50	1203,33
1387	08-058-38	6	1416	1155,0	1053,62	351,19	702,43	250,91	2,80	0,0075	197,08	1207,78
1155	08-055-40	5	1179	932,0	1047,10	351,19	695,91	247,96	2,81	0,0074	196,50	1195,33
1311	08-040-158	6	1339	1140,0	1038,62	351,19	687,43	250,91	2,74	0,0088	182,08	1192,78
637	08-051-49	3	647	941,3	1037,02	351,19	685,83	247,96	2,77	0,0082	186,41	1185,25
1047	08-052-75	5	1068	919,0	1034,10	351,19	682,91	247,96	2,75	0,0085	183,50	1182,33
494	08-039-87	3	500	933,0	1028,72	351,19	677,53	247,96	2,73	0,0090	178,11	1176,95
1325	08-040-172	6	1353	1123,0	1021,62	351,19	670,43	250,91	2,67	0,0105	165,08	1175,78
212	08-042-59	1	210	992,5	1018,92	351,19	667,73	247,96	2,69	0,0099	168,31	1167,15
1268	08-040-115	6	1295	1115,0	1013,62	351,19	662,43	250,91	2,64	0,0113	157,08	1167,78
1415	08-058-69	7	1446	883,0	1013,31	351,19	662,12	246,25	2,69	0,0100	166,14	1158,09
117	08-046-95	1	114	986,3	1012,72	351,19	661,53	247,96	2,67	0,0106	162,11	1160,95
499	08-048-5	3	505	913,0	1008,72	351,19	657,53	247,96	2,65	0,0110	158,11	1156,95
620	08-051-32	3	629	910,0	1005,72	351,19	654,53	247,96	2,64	0,0114	155,11	1153,95
2068	09-005-74	9	2113	945,0	1004,19	351,19	653,00	247,96	2,63	0,0115	153,58	1152,41
1049	08-052-77	5	1070	880,0	995,10	351,19	643,91	247,96	2,60	0,0127	144,50	1143,33
1081	08-054-31	5	1103	879,0	994,10	351,19	642,91	247,96	2,59	0,0128	143,50	1142,33
1122	08-055-3	5	1145	878,0	993,10	351,19	641,91	247,96	2,59	0,0129	142,50	1141,33
758	08-043-70	4	770	1111,0	989,85	351,19	638,66	247,96	2,58	0,0134	139,25	1138,08
2073	09-005-79	9	2118	930,0	989,19	351,19	638,00	247,96	2,57	0,0135	138,58	1137,41
2133	09-004-40	10	2181	878,0	988,82	351,19	637,63	247,96	2,57	0,0135	138,21	1137,05
473	08-039-66	2	478	1128,0	988,55	351,19	637,36	247,96	2,57	0,0135	137,95	1136,78
1127	08-055-8	5	1150	869,0	984,10	351,19	632,91	247,96	2,55	0,0142	133,50	1132,33
1006	08-052-31	5	1026	859,0	974,10	351,19	622,91	247,96	2,51	0,0157	123,50	1122,33
555	08-048-63	3	563	878,0	973,72	351,19	622,53	247,96	2,51	0,0157	123,11	1121,95
757	08-043-69	4	769	1085,0	963,85	351,19	612,66	247,96	2,47	0,0173	113,25	1112,08
1416	08-058-70	7	1447	832,5	962,81	351,19	611,62	246,25	2,48	0,0168	115,64	1107,59
481	08-039-74	3	487	865,0	960,72	351,19	609,53	247,96	2,46	0,0179	110,11	1108,95
976	08-049-50	5	995	845,0	960,10	351,19	608,91	247,96	2,46	0,0180	109,50	1108,33
994	08-052-16	5	1014	844,0	959,10	351,19	607,91	247,96	2,45	0,0182	108,50	1107,33
1153	08-055-38	5	1177	839,0	954,10	351,19	602,91	247,96	2,43	0,0191	103,50	1102,33
1174	08-055-61	5	1198	837,0	952,10	351,19	600,91	247,96	2,42	0,0195	101,50	1100,33

1038	08-052-64	5	1059	837,0	952,10	351,19	600,91	247,96	2,42	0,0195	101,50	1100,33
669	08-051-82	3	679	848,0	943,72	351,19	592,53	247,96	2,39	0,0211	93,1144	1091,95
479	08-039-72	2	485	1077,0	937,55	351,19	586,36	247,96	2,36	0,0224	86,9477	1085,78
618	08-051-30	3	627	841,3	937,02	351,19	585,83	247,96	2,36	0,0225	86,4144	1085,25
482	08-039-75	3	488	840,0	935,72	351,19	584,53	247,96	2,36	0,0228	85,1144	1083,95
792	08-040-20	4	806	1054,0	932,85	351,19	581,66	247,96	2,35	0,0235	82,2477	1081,08
170	08-042-16	1	167	904,0	930,42	351,19	579,23	247,96	2,34	0,0240	79,8144	1078,65
1000	08-052-25	5	1020	813,0	928,10	351,19	576,91	247,96	2,33	0,0245	77,4977	1076,33
1173	08-055-60	5	1197	813,0	928,10	351,19	576,91	247,96	2,33	0,0245	77,4977	1076,33
1115	08-054-68	5	1138	812,5	927,60	351,19	576,41	247,96	2,32	0,0247	76,9977	1075,83
520	08-048-28	3	527	824,0	919,72	351,19	568,53	247,96	2,29	0,0266	69,1144	1067,95
1168	08-055-54	5	1192	802,0	917,10	351,19	565,91	247,96	2,28	0,0273	66,4977	1065,33
1041	08-052-67	5	1062	802,0	917,10	351,19	565,91	247,96	2,28	0,0273	66,4977	1065,33
1027	08-052-52	5	1048	801,0	916,10	351,19	564,91	247,96	2,28	0,0275	65,4977	1064,33
925	08-004-61	4	942	1037,0	915,85	351,19	564,66	247,96	2,28	0,0276	65,2477	1064,08
1388	08-058-40	6	1417	1015,0	913,62	351,19	562,43	250,91	2,24	0,0300	57,0770	1067,78
1316	08-040-163	6	1344	1015,0	913,62	351,19	562,43	250,91	2,24	0,0300	57,0770	1067,78
1054	08-052-82	5	1075	798,0	913,10	351,19	561,91	247,96	2,27	0,0283	62,4977	1061,33
1092	08-054-42	5	1114	797,0	912,10	351,19	560,91	247,96	2,26	0,0286	61,4977	1060,33
1030	08-052-56	5	1051	794,0	909,10	351,19	557,91	247,96	2,25	0,0294	58,4977	1057,33
1106	08-054-57	5	1129	791,0	906,10	351,19	554,91	247,96	2,24	0,0302	55,4977	1054,33
490	08-039-83	3	496	810,0	905,72	351,19	554,53	247,96	2,24	0,0303	55,1144	1053,95
1158	08-055-43	5	1182	790,0	905,10	351,19	553,91	247,96	2,23	0,0305	54,4977	1053,33
354	08-041-19	2	356	1043,0	903,55	351,19	552,36	247,96	2,23	0,0309	52,9477	1051,78
44	08-046-19	1	40	876,0	902,42	351,19	551,23	247,96	2,22	0,0313	51,8144	1050,65
209	08-042-56	1	207	876,0	902,42	351,19	551,23	247,96	2,22	0,0313	51,8144	1050,65
803	08-040-31	4	817	1020,0	898,85	351,19	547,66	247,96	2,21	0,0323	48,2477	1047,08
661	08-051-74	3	671	803,0	898,72	351,19	547,53	247,96	2,21	0,0324	48,1144	1046,95
674	08-051-87	3	685	800,0	895,72	351,19	544,53	247,96	2,20	0,0333	45,1144	1043,95
1729	09-002-8	8	1768	1070,0	894,42	351,19	543,23	247,96	2,19	0,0337	43,8144	1042,65
1083	08-054-33	5	1105	778,3	893,40	351,19	542,21	247,96	2,19	0,0340	42,7977	1041,63
1382	08-058-33	6	1411	989,0	887,62	351,19	536,43	250,91	2,14	0,0380	31,0770	1041,78
353	08-041-18	2	355	1027,0	887,55	351,19	536,36	247,96	2,16	0,0359	36,9477	1035,78
1176	08-055-63	6	1201	988,8	887,42	351,19	536,23	250,91	2,14	0,0381	30,8770	1041,58
615	08-051-27	3	624	791,0	886,72	351,19	535,53	247,96	2,16	0,0362	36,1144	1034,95
1904	09-001-61	9	1947	825,0	884,19	351,19	533,00	247,96	2,15	0,0370	33,5810	1032,41
230	08-042-80	1	229	857,0	883,42	351,19	532,23	247,96	2,15	0,0373	32,8144	1031,65
705	08-043-16	3	716	782,5	878,22	351,19	527,03	247,96	2,13	0,0391	27,6144	1026,45
668	08-051-81	3	678	782,0	877,72	351,19	526,53	247,96	2,12	0,0392	27,1144	1025,95
493	08-039-86	3	499	773,8	869,52	351,19	518,33	247,96	2,09	0,0423	18,9144	1017,75
1832	09-002-119	8	1873	1042,5	866,92	351,19	515,73	247,96	2,08	0,0433	16,3144	1015,15
396	08-041-61	2	400	1006,3	866,85	351,19	515,66	247,96	2,08	0,0433	16,2477	1015,08
242	08-042-92	2	242	1006,0	866,55	351,19	515,36	247,96	2,08	0,0434	15,9477	1014,78
1362	08-058-14	6	1391	966,7	865,32	351,19	514,13	250,91	2,05	0,0463	8,7770	1019,48

631	08-051-43	3	640	769,0	864,72	351,19	513,53	247,96	2,07	0,0441	14,1144	1012,95
525	08-048-33	3	532	768,8	864,52	351,19	513,33	247,96	2,07	0,0442	13,9144	1012,75
920	08-004-56	4	937	981,3	860,15	351,19	508,96	247,96	2,05	0,0460	9,5477	1008,38
128	08-046-106	1	125	830,0	856,42	351,19	505,23	247,96	2,04	0,0475	5,8144	1004,65
1963	09-001-121	9	2007	795,0	854,19	351,19	503,00	247,96	2,03	0,0484	3,5810	1002,41
1019	08-052-44	5	1039	736,0	851,10	351,19	499,91	247,96	2,02	0,0498	0,4977	999,33

Grupo=1.Dif: significativa – Líneas superiores al control Cr. 71.26

Tra.	Genotipo	Bloque	Parc	Kg/ha	MediaAj	MediaCnt	Estimado	StdErr	t-Value	Prob	Inferior	Superior
468	08-039-60	2	473	2255,0	2115,55	237,44	1878,11	247,96	7,57	<.0001	1378,70	2377,53
1008	08-052-33	5	1028	1389,0	1504,10	237,44	1266,66	247,96	5,11	<.0001	767,25	1766,08
1126	08-055-7	5	1149	1329,0	1444,10	237,44	1206,66	247,96	4,87	<.0001	707,25	1706,08
486	08-039-79	3	492	1340,0	1435,72	237,44	1198,28	247,96	4,83	<.0001	698,86	1697,70
1103	08-054-54	5	1126	1308,0	1423,10	237,44	1185,66	247,96	4,78	<.0001	686,25	1685,08
491	08-039-84	3	497	1280,0	1375,72	237,44	1138,28	247,96	4,59	<.0001	638,86	1637,70
504	08-048-10	3	510	1231,3	1327,02	237,44	1089,58	247,96	4,39	<.0001	590,16	1589,00
495	08-048-1	3	501	1216,0	1311,72	237,44	1074,28	247,96	4,33	<.0001	574,86	1573,70
931	08-004-67	4	949	1394,0	1272,85	237,44	1035,41	247,96	4,18	0,0001	536,00	1534,83
1094	08-054-44	5	1116	1144,0	1259,10	237,44	1021,66	247,96	4,12	0,0002	522,25	1521,08
655	08-051-68	3	665	1113,0	1208,72	237,44	971,28	247,96	3,92	0,0003	471,86	1470,70
922	08-004-58	4	939	1297,5	1176,35	237,44	938,91	247,96	3,79	0,0005	439,50	1438,33
229	08-042-79	1	228	1141,3	1167,72	237,44	930,28	247,96	3,75	0,0005	430,86	1429,70
238	08-042-88	1	238	1128,3	1154,72	237,44	917,28	247,96	3,70	0,0006	417,86	1416,70
663	08-051-76	3	673	1048,0	1143,72	237,44	906,28	247,96	3,65	0,0007	406,86	1405,70
476	08-039-69	2	481	1271,3	1131,85	237,44	894,41	247,96	3,61	0,0008	395,00	1393,83
487	08-039-80	3	493	1016,0	1111,72	237,44	874,28	247,96	3,53	0,0010	374,86	1373,70
532	08-048-40	3	539	1015,0	1110,72	237,44	873,28	247,96	3,52	0,0010	373,86	1372,70
1113	08-054-64	5	1136	987,0	1102,10	237,44	864,66	247,96	3,49	0,0011	365,25	1364,08
105	08-046-83	1	102	1072,5	1098,92	237,44	861,48	247,96	3,47	0,0011	362,06	1360,90
1018	08-052-43	5	1038	972,0	1087,10	237,44	849,66	247,96	3,43	0,0013	350,25	1349,08
2042	09-005-45	9	2087	1025,0	1084,19	237,44	846,75	247,96	3,41	0,0014	347,33	1346,16
1357	08-058-8	6	1386	1180,0	1078,62	237,44	841,18	250,91	3,35	0,0016	335,83	1346,53
1010	08-052-35	5	1030	957,0	1072,10	237,44	834,66	247,96	3,37	0,0016	335,25	1334,08
98	08-046-76	1	95	1038,3	1064,72	237,44	827,28	247,96	3,34	0,0017	327,86	1326,70
1119	08-054-73	5	1142	949,0	1064,10	237,44	826,66	247,96	3,33	0,0017	327,25	1326,08
1164	08-055-50	5	1188	947,0	1062,10	237,44	824,66	247,96	3,33	0,0018	325,25	1324,08
607	08-051-19	3	616	962,5	1058,22	237,44	820,78	247,96	3,31	0,0018	321,36	1320,20
605	08-051-17	3	614	961,3	1057,02	237,44	819,58	247,96	3,31	0,0019	320,16	1319,00
1120	08-055-1	5	1143	940,0	1055,10	237,44	817,66	247,96	3,30	0,0019	318,25	1317,08
1387	08-058-38	6	1416	1155,0	1053,62	237,44	816,18	250,91	3,25	0,0022	310,83	1321,53
1155	08-055-40	5	1179	932,0	1047,10	237,44	809,66	247,96	3,27	0,0021	310,25	1309,08
1311	08-040-158	6	1339	1140,0	1038,62	237,44	801,18	250,91	3,19	0,0026	295,83	1306,53
637	08-051-49	3	647	941,3	1037,02	237,44	799,58	247,96	3,22	0,0024	300,16	1299,00
1047	08-052-75	5	1068	919,0	1034,10	237,44	796,66	247,96	3,21	0,0024	297,25	1296,08

494	08-039-87	3	500	933,0	1028,72	237,44	791,28	247,96	3,19	0,0026	291,86	1290,70
1325	08-040-172	6	1353	1123,0	1021,62	237,44	784,18	250,91	3,13	0,0031	278,83	1289,53
212	08-042-59	1	210	992,5	1018,92	237,44	781,48	247,96	3,15	0,0029	282,06	1280,90
1268	08-040-115	6	1295	1115,0	1013,62	237,44	776,18	250,91	3,09	0,0034	270,83	1281,53
1415	08-058-69	7	1446	883,0	1013,31	237,44	775,87	246,25	3,15	0,0029	279,89	1271,84
117	08-046-95	1	114	986,3	1012,72	237,44	775,28	247,96	3,13	0,0031	275,86	1274,70
499	08-048-5	3	505	913,0	1008,72	237,44	771,28	247,96	3,11	0,0032	271,86	1270,70
620	08-051-32	3	629	910,0	1005,72	237,44	768,28	247,96	3,10	0,0033	268,86	1267,70
2068	09-005-74	9	2113	945,0	1004,19	237,44	766,75	247,96	3,09	0,0034	267,33	1266,16
1049	08-052-77	5	1070	880,0	995,10	237,44	757,66	247,96	3,06	0,0038	258,25	1257,08
1081	08-054-31	5	1103	879,0	994,10	237,44	756,66	247,96	3,05	0,0038	257,25	1256,08
1122	08-055-3	5	1145	878,0	993,10	237,44	755,66	247,96	3,05	0,0039	256,25	1255,08
758	08-043-70	4	770	1111,0	989,85	237,44	752,41	247,96	3,03	0,0040	253,00	1251,83
2073	09-005-79	9	2118	930,0	989,19	237,44	751,75	247,96	3,03	0,0040	252,33	1251,16
2133	09-004-40	10	2181	878,0	988,82	237,44	751,38	247,96	3,03	0,0040	251,96	1250,80
473	08-039-66	2	478	1128,0	988,55	237,44	751,11	247,96	3,03	0,0041	251,70	1250,53
1127	08-055-8	5	1150	869,0	984,10	237,44	746,66	247,96	3,01	0,0043	247,25	1246,08
1006	08-052-31	5	1026	859,0	974,10	237,44	736,66	247,96	2,97	0,0048	237,25	1236,08
555	08-048-63	3	563	878,0	973,72	237,44	736,28	247,96	2,97	0,0048	236,86	1235,70
757	08-043-69	4	769	1085,0	963,85	237,44	726,41	247,96	2,93	0,0053	227,00	1225,83
1416	08-058-70	7	1447	832,5	962,81	237,44	725,37	246,25	2,95	0,0051	229,39	1221,34
481	08-039-74	3	487	865,0	960,72	237,44	723,28	247,96	2,92	0,0055	223,86	1222,70
976	08-049-50	5	995	845,0	960,10	237,44	722,66	247,96	2,91	0,0055	223,25	1222,08
994	08-052-16	5	1014	844,0	959,10	237,44	721,66	247,96	2,91	0,0056	222,25	1221,08
1153	08-055-38	5	1177	839,0	954,10	237,44	716,66	247,96	2,89	0,0059	217,25	1216,08
1174	08-055-61	5	1198	837,0	952,10	237,44	714,66	247,96	2,88	0,0060	215,25	1214,08
1038	08-052-64	5	1059	837,0	952,10	237,44	714,66	247,96	2,88	0,0060	215,25	1214,08
669	08-051-82	3	679	848,0	943,72	237,44	706,28	247,96	2,85	0,0066	206,86	1205,70
479	08-039-72	2	485	1077,0	937,55	237,44	700,11	247,96	2,82	0,0071	200,70	1199,53
618	08-051-30	3	627	841,3	937,02	237,44	699,58	247,96	2,82	0,0071	200,16	1199,00
482	08-039-75	3	488	840,0	935,72	237,44	698,28	247,96	2,82	0,0072	198,86	1197,70
792	08-040-20	4	806	1054,0	932,85	237,44	695,41	247,96	2,80	0,0074	196,00	1194,83
170	08-042-16	1	167	904,0	930,42	237,44	692,98	247,96	2,79	0,0076	193,56	1192,40
1000	08-052-25	5	1020	813,0	928,10	237,44	690,66	247,96	2,79	0,0078	191,25	1190,08
1173	08-055-60	5	1197	813,0	928,10	237,44	690,66	247,96	2,79	0,0078	191,25	1190,08
1115	08-054-68	5	1138	812,5	927,60	237,44	690,16	247,96	2,78	0,0078	190,75	1189,58
520	08-048-28	3	527	824,0	919,72	237,44	682,28	247,96	2,75	0,0085	182,86	1181,70
1168	08-055-54	5	1192	802,0	917,10	237,44	679,66	247,96	2,74	0,0088	180,25	1179,08
1041	08-052-67	5	1062	802,0	917,10	237,44	679,66	247,96	2,74	0,0088	180,25	1179,08
1027	08-052-52	5	1048	801,0	916,10	237,44	678,66	247,96	2,74	0,0088	179,25	1178,08
925	08-004-61	4	942	1037,0	915,85	237,44	678,41	247,96	2,74	0,0089	179,00	1177,83
1388	08-058-40	6	1417	1015,0	913,62	237,44	676,18	250,91	2,69	0,0099	170,83	1181,53
1316	08-040-163	6	1344	1015,0	913,62	237,44	676,18	250,91	2,69	0,0099	170,83	1181,53
1054	08-052-82	5	1075	798,0	913,10	237,44	675,66	247,96	2,72	0,0091	176,25	1175,08

1092	08-054-42	5	1114	797,0	912,10	237,44	674,66	247,96	2,72	0,0092	175,25	1174,08
1030	08-052-56	5	1051	794,0	909,10	237,44	671,66	247,96	2,71	0,0095	172,25	1171,08
1106	08-054-57	5	1129	791,0	906,10	237,44	668,66	247,96	2,70	0,0098	169,25	1168,08
490	08-039-83	3	496	810,0	905,72	237,44	668,28	247,96	2,70	0,0099	168,86	1167,70
1158	08-055-43	5	1182	790,0	905,10	237,44	667,66	247,96	2,69	0,0099	168,25	1167,08
354	08-041-19	2	356	1043,0	903,55	237,44	666,11	247,96	2,69	0,0101	166,70	1165,53
44	08-046-19	1	40	876,0	902,42	237,44	664,98	247,96	2,68	0,0102	165,56	1164,40
209	08-042-56	1	207	876,0	902,42	237,44	664,98	247,96	2,68	0,0102	165,56	1164,40
803	08-040-31	4	817	1020,0	898,85	237,44	661,41	247,96	2,67	0,0106	162,00	1160,83
661	08-051-74	3	671	803,0	898,72	237,44	661,28	247,96	2,67	0,0106	161,86	1160,70
674	08-051-87	3	685	800,0	895,72	237,44	658,28	247,96	2,65	0,0109	158,86	1157,70
1729	09-002-8	8	1768	1070,0	894,42	237,44	656,98	247,96	2,65	0,0111	157,56	1156,40
1083	08-054-33	5	1105	778,3	893,40	237,44	655,96	247,96	2,65	0,0112	156,55	1155,38
1382	08-058-33	6	1411	989,0	887,62	237,44	650,18	250,91	2,59	0,0128	144,83	1155,53
353	08-041-18	2	355	1027,0	887,55	237,44	650,11	247,96	2,62	0,0119	150,70	1149,53
1176	08-055-63	6	1201	988,8	887,42	237,44	649,98	250,91	2,59	0,0129	144,63	1155,33
615	08-051-27	3	624	791,0	886,72	237,44	649,28	247,96	2,62	0,0120	149,86	1148,70
1904	09-001-61	9	1947	825,0	884,19	237,44	646,75	247,96	2,61	0,0123	147,33	1146,16
230	08-042-80	1	229	857,0	883,42	237,44	645,98	247,96	2,61	0,0124	146,56	1145,40
705	08-043-16	3	716	782,5	878,22	237,44	640,78	247,96	2,58	0,0131	141,36	1140,20
668	08-051-81	3	678	782,0	877,72	237,44	640,28	247,96	2,58	0,0131	140,86	1139,70
493	08-039-86	3	499	773,8	869,52	237,44	632,08	247,96	2,55	0,0143	132,66	1131,50
1832	09-002-119	8	1873	1042,5	866,92	237,44	629,48	247,96	2,54	0,0147	130,06	1128,90
396	08-041-61	2	400	1006,3	866,85	237,44	629,41	247,96	2,54	0,0147	130,00	1128,83
242	08-042-92	2	242	1006,0	866,55	237,44	629,11	247,96	2,54	0,0147	129,70	1128,53
1362	08-058-14	6	1391	966,7	865,32	237,44	627,88	250,91	2,50	0,0160	122,53	1133,23
631	08-051-43	3	640	769,0	864,72	237,44	627,28	247,96	2,53	0,0150	127,86	1126,70
525	08-048-33	3	532	768,8	864,52	237,44	627,08	247,96	2,53	0,0150	127,66	1126,50
920	08-004-56	4	937	981,3	860,15	237,44	622,71	247,96	2,51	0,0157	123,30	1122,13
128	08-046-106	1	125	830,0	856,42	237,44	618,98	247,96	2,50	0,0163	119,56	1118,40
1963	09-001-121	9	2007	795,0	854,19	237,44	616,75	247,96	2,49	0,0166	117,33	1116,16
1019	08-052-44	5	1039	736,0	851,10	237,44	613,66	247,96	2,47	0,0172	114,25	1113,08
374	08-041-39	2	377	990,0	850,55	237,44	613,11	247,96	2,47	0,0173	113,70	1112,53
208	08-042-55	1	206	823,0	849,42	237,44	611,98	247,96	2,47	0,0175	112,56	1111,40
1052	08-052-80	5	1073	734,0	849,10	237,44	611,66	247,96	2,47	0,0175	112,25	1111,08
780	08-040-7	4	793	970,0	848,85	237,44	611,41	247,96	2,47	0,0175	112,00	1110,83
492	08-039-85	3	498	750,0	845,72	237,44	608,28	247,96	2,45	0,0181	108,86	1107,70
1063	08-054-10	5	1085	730,0	845,10	237,44	607,66	247,96	2,45	0,0182	108,25	1107,08
2001	09-005-3	9	2046	782,5	841,69	237,44	604,25	247,96	2,44	0,0188	104,83	1103,66
483	08-039-76	3	489	742,0	837,72	237,44	600,28	247,96	2,42	0,0196	100,86	1099,70
63	08-046-38	1	59	811,0	837,42	237,44	599,98	247,96	2,42	0,0196	100,56	1099,40
640	08-051-52	3	650	737,0	832,72	237,44	595,28	247,96	2,40	0,0206	95,8644	1094,70
639	08-051-51	3	649	736,3	832,02	237,44	594,58	247,96	2,40	0,0207	95,1644	1094,00
38	08-046-13	1	33	804,0	830,42	237,44	592,98	247,96	2,39	0,0210	93,5644	1092,40

85	08-046-63	1	81	803,8	830,22	237,44	592,78	247,96	2,39	0,0211	93,3644	1092,20
119	08-046-97	1	116	803,8	830,22	237,44	592,78	247,96	2,39	0,0211	93,3644	1092,20
480	08-039-73	2	486	969,0	829,55	237,44	592,11	247,96	2,39	0,0212	92,6977	1091,53
677	08-051-90	3	688	732,0	827,72	237,44	590,28	247,96	2,38	0,0216	90,8644	1089,70
2071	09-005-77	9	2116	768,3	827,49	237,44	590,05	247,96	2,38	0,0216	90,6310	1089,46
651	08-051-64	3	661	731,0	826,72	237,44	589,28	247,96	2,38	0,0218	89,8644	1088,70
219	08-042-66	1	217	800,0	826,42	237,44	588,98	247,96	2,38	0,0219	89,5644	1088,40
524	08-048-32	3	531	727,0	822,72	237,44	585,28	247,96	2,36	0,0227	85,8644	1084,70
281	08-047-37	2	281	961,0	821,55	237,44	584,11	247,96	2,36	0,0229	84,6977	1083,53
1088	08-054-38	5	1110	705,0	820,10	237,44	582,66	247,96	2,35	0,0232	83,2477	1082,08
37	08-046-12	1	32	790,0	816,42	237,44	578,98	247,96	2,33	0,0241	79,5644	1078,40
113	08-046-91	1	110	790,0	816,42	237,44	578,98	247,96	2,33	0,0241	79,5644	1078,40
231	08-042-81	1	230	790,0	816,42	237,44	578,98	247,96	2,33	0,0241	79,5644	1078,40
123	08-046-101	1	120	788,3	814,72	237,44	577,28	247,96	2,33	0,0245	77,8644	1076,70
1031	08-052-57	5	1052	698,0	813,10	237,44	575,66	247,96	2,32	0,0248	76,2477	1075,08
1007	08-052-32	5	1027	695,0	810,10	237,44	572,66	247,96	2,31	0,0256	73,2477	1072,08
1069	08-054-17	5	1091	693,0	808,10	237,44	570,66	247,96	2,30	0,0261	71,2477	1070,08
657	08-051-70	3	667	710,0	805,72	237,44	568,28	247,96	2,29	0,0266	68,8644	1067,70
205	08-042-52	1	203	777,0	803,42	237,44	565,98	247,96	2,28	0,0272	66,5644	1065,40
889	08-004-23	4	905	923,3	802,15	237,44	564,71	247,96	2,28	0,0276	65,2977	1064,13
375	08-041-40	2	378	941,0	801,55	237,44	564,11	247,96	2,28	0,0277	64,6977	1063,53
1744	09-002-24	8	1783	975,0	799,42	237,44	561,98	247,96	2,27	0,0283	62,5644	1061,40
1163	08-055-49	5	1187	684,0	799,10	237,44	561,66	247,96	2,27	0,0284	62,2477	1061,08
1059	08-054-5	5	1080	684,0	799,10	237,44	561,66	247,96	2,27	0,0284	62,2477	1061,08
886	08-004-20	4	902	920,0	798,85	237,44	561,41	247,96	2,26	0,0284	61,9977	1060,83
708	08-043-19	3	719	703,0	798,72	237,44	561,28	247,96	2,26	0,0285	61,8644	1060,70
680	08-051-93	3	691	703,0	798,72	237,44	561,28	247,96	2,26	0,0285	61,8644	1060,70
489	08-039-82	3	495	698,8	794,52	237,44	557,08	247,96	2,25	0,0296	57,6644	1056,50
43	08-046-18	1	39	767,0	793,42	237,44	555,98	247,96	2,24	0,0299	56,5644	1055,40
191	08-042-38	1	189	767,0	793,42	237,44	555,98	247,96	2,24	0,0299	56,5644	1055,40
485	08-039-78	3	491	697,5	793,22	237,44	555,78	247,96	2,24	0,0300	56,3644	1055,20
1002	08-052-27	5	1022	676,0	791,10	237,44	553,66	247,96	2,23	0,0306	54,2477	1053,08
1413	08-058-67	7	1443	660,0	790,31	237,44	552,87	246,25	2,25	0,0297	56,8888	1048,84
92	08-046-70	1	89	763,3	789,72	237,44	552,28	247,96	2,23	0,0310	52,8644	1051,70
1166	08-055-52	5	1190	673,8	788,90	237,44	551,46	247,96	2,22	0,0312	52,0477	1050,88
1418	08-058-72	7	1449	658,0	788,31	237,44	550,87	246,25	2,24	0,0303	54,8888	1046,84
1003	08-052-28	5	1023	673,0	788,10	237,44	550,66	247,96	2,22	0,0314	51,2477	1050,08
1084	08-054-34	5	1106	672,5	787,60	237,44	550,16	247,96	2,22	0,0316	50,7477	1049,58
2054	09-005-57	9	2099	723,8	782,99	237,44	545,55	247,96	2,20	0,0330	46,1310	1044,96
1950	09-001-108	9	1994	723,3	782,49	237,44	545,05	247,96	2,20	0,0331	45,6310	1044,46
1261	08-040-108	6	1287	880,0	778,62	237,44	541,18	250,91	2,16	0,0364	35,8270	1046,53
676	08-051-89	3	687	681,0	776,72	237,44	539,28	247,96	2,17	0,0349	39,8644	1038,70
2092	09-005-99	9	2137	717,0	776,19	237,44	538,75	247,96	2,17	0,0351	39,3310	1038,16
628	08-051-40	3	637	680,0	775,72	237,44	538,28	247,96	2,17	0,0353	38,8644	1037,70

1960	09-001-118	9	2004	716,0	775,19	237,44	537,75	247,96	2,17	0,0354	38,3310	1037,16
1981	09-001-139	9	2026	716,0	775,19	237,44	537,75	247,96	2,17	0,0354	38,3310	1037,16
1726	09-002-4	8	1765	950,0	774,42	237,44	536,98	247,96	2,17	0,0357	37,5644	1036,40
563	08-048-73	3	571	676,0	771,72	237,44	534,28	247,96	2,15	0,0366	34,8644	1033,70
349	08-041-14	2	351	909,0	769,55	237,44	532,11	247,96	2,15	0,0373	32,6977	1031,53
1013	08-052-38	5	1033	651,0	766,10	237,44	528,66	247,96	2,13	0,0385	29,2477	1028,08
1275	08-040-122	6	1302	866,0	764,62	237,44	527,18	250,91	2,10	0,0413	21,8270	1032,53
232	08-042-82	1	231	738,0	764,42	237,44	526,98	247,96	2,13	0,0391	27,5644	1026,40
237	08-042-87	1	237	738,0	764,42	237,44	526,98	247,96	2,13	0,0391	27,5644	1026,40
1004	08-052-29	5	1024	649,0	764,10	237,44	526,66	247,96	2,12	0,0392	27,2477	1026,08
1236	08-046-187	6	1262	865,0	763,62	237,44	526,18	250,91	2,10	0,0416	20,8270	1031,53
544	08-048-52	3	551	667,0	762,72	237,44	525,28	247,96	2,12	0,0397	25,8644	1024,70
243	08-042-93	2	243	900,0	760,55	237,44	523,11	247,96	2,11	0,0405	23,6977	1022,53
214	08-042-61	1	212	733,8	760,22	237,44	522,78	247,96	2,11	0,0406	23,3644	1022,20
126	08-046-104	1	123	732,5	758,92	237,44	521,48	247,96	2,10	0,0411	22,0644	1020,90
1336	08-045-9	6	1364	857,5	756,12	237,44	518,68	250,91	2,07	0,0445	13,3270	1024,03
554	08-048-62	3	562	660,0	755,72	237,44	518,28	247,96	2,09	0,0423	18,8644	1017,70
1121	08-055-2	5	1144	640,0	755,10	237,44	517,66	247,96	2,09	0,0425	18,2477	1017,08
1898	09-001-55	9	1941	692,0	751,19	237,44	513,75	247,96	2,07	0,0440	14,3310	1013,16
641	08-051-53	3	651	655,0	750,72	237,44	513,28	247,96	2,07	0,0442	13,8644	1012,70
1035	08-052-61	5	1056	635,0	750,10	237,44	512,66	247,96	2,07	0,0445	13,2477	1012,08
1046	08-052-74	5	1067	634,0	749,10	237,44	511,66	247,96	2,06	0,0449	12,2477	1011,08
518	08-048-25	3	525	653,0	748,72	237,44	511,28	247,96	2,06	0,0450	11,8644	1010,70
999	08-052-24	5	1019	633,0	748,10	237,44	510,66	247,96	2,06	0,0453	11,2477	1010,08
376	08-041-41	2	379	887,5	748,05	237,44	510,61	247,96	2,06	0,0453	11,1977	1010,03
949	08-049-18	5	967	632,5	747,60	237,44	510,16	247,96	2,06	0,0455	10,7477	1009,58
132	08-046-111	1	129	720,0	746,42	237,44	508,98	247,96	2,05	0,0459	9,5644	1008,40
797	08-040-25	4	811	867,5	746,35	237,44	508,91	247,96	2,05	0,0460	9,4977	1008,33
996	08-052-19	5	1016	630,0	745,10	237,44	507,66	247,96	2,05	0,0465	8,2477	1007,08
1082	08-054-32	5	1104	629,0	744,10	237,44	506,66	247,96	2,04	0,0469	7,2477	1006,08
355	08-041-20	2	357	883,0	743,55	237,44	506,11	247,96	2,04	0,0471	6,6977	1005,53
619	08-051-31	3	628	647,0	742,72	237,44	505,28	247,96	2,04	0,0475	5,8644	1004,70
1130	08-055-12	5	1153	627,0	742,10	237,44	504,66	247,96	2,04	0,0477	5,2477	1004,08
391	08-041-56	2	395	880,0	740,55	237,44	503,11	247,96	2,03	0,0484	3,6977	1002,53
779	08-040-6	4	792	861,3	740,15	237,44	502,71	247,96	2,03	0,0486	3,2977	1002,13
2079	09-005-86	9	2124	680,0	739,19	237,44	501,75	247,96	2,02	0,0490	2,3310	1001,16
66	08-046-41	1	62	712,0	738,42	237,44	500,98	247,96	2,02	0,0493	1,5644	1000,40
1540	08-028-128	7	1574	607,5	737,81	237,44	500,37	246,25	2,03	0,0481	4,3888	996,34
1061	08-054-8	5	1083	622,5	737,60	237,44	500,16	247,96	2,02	0,0497	0,7477	999,58

Grupo=1.Dif: significativa – Líneas superiores al control Cr. 71.9

Tra.	Genotipo	Bloque	Parc	Kg/ha	MediaAj	MediaCnt	Estimado	StdErr	t-Value	Prob	Inferior	Superior
468	08-039-60	2	473	2255,0	2115,55	228,53	1887,02	247,96	7,61	<.0001	1387,61	2386,44
1008	08-052-33	5	1028	1389,0	1504,10	228,53	1275,57	247,96	5,14	<.0001	776,16	1774,99

1126	08-055-7	5	1149	1329,0	1444,10	228,53	1215,57	247,96	4,90	<.0001	716,16	1714,99
486	08-039-79	3	492	1340,0	1435,72	228,53	1207,19	247,96	4,87	<.0001	707,77	1706,61
1103	08-054-54	5	1126	1308,0	1423,10	228,53	1194,57	247,96	4,82	<.0001	695,16	1693,99
491	08-039-84	3	497	1280,0	1375,72	228,53	1147,19	247,96	4,63	<.0001	647,77	1646,61
504	08-048-10	3	510	1231,3	1327,02	228,53	1098,49	247,96	4,43	<.0001	599,07	1597,91
495	08-048-1	3	501	1216,0	1311,72	228,53	1083,19	247,96	4,37	<.0001	583,77	1582,61
931	08-004-67	4	949	1394,0	1272,85	228,53	1044,32	247,96	4,21	0,0001	544,91	1543,74
1094	08-054-44	5	1116	1144,0	1259,10	228,53	1030,57	247,96	4,16	0,0001	531,16	1529,99
655	08-051-68	3	665	1113,0	1208,72	228,53	980,19	247,96	3,95	0,0003	480,77	1479,61
922	08-004-58	4	939	1297,5	1176,35	228,53	947,82	247,96	3,82	0,0004	448,41	1447,24
229	08-042-79	1	228	1141,3	1167,72	228,53	939,19	247,96	3,79	0,0004	439,77	1438,61
238	08-042-88	1	238	1128,3	1154,72	228,53	926,19	247,96	3,74	0,0005	426,77	1425,61
663	08-051-76	3	673	1048,0	1143,72	228,53	915,19	247,96	3,69	0,0006	415,77	1414,61
476	08-039-69	2	481	1271,3	1131,85	228,53	903,32	247,96	3,64	0,0007	403,91	1402,74
487	08-039-80	3	493	1016,0	1111,72	228,53	883,19	247,96	3,56	0,0009	383,77	1382,61
532	08-048-40	3	539	1015,0	1110,72	228,53	882,19	247,96	3,56	0,0009	382,77	1381,61
1113	08-054-64	5	1136	987,0	1102,10	228,53	873,57	247,96	3,52	0,0010	374,16	1372,99
105	08-046-83	1	102	1072,5	1098,92	228,53	870,39	247,96	3,51	0,0010	370,97	1369,81
1018	08-052-43	5	1038	972,0	1087,10	228,53	858,57	247,96	3,46	0,0012	359,16	1357,99
2042	09-005-45	9	2087	1025,0	1084,19	228,53	855,66	247,96	3,45	0,0012	356,24	1355,07
1357	08-058-8	6	1386	1180,0	1078,62	228,53	850,09	250,91	3,39	0,0015	344,74	1355,44
1010	08-052-35	5	1030	957,0	1072,10	228,53	843,57	247,96	3,40	0,0014	344,16	1342,99
98	08-046-76	1	95	1038,3	1064,72	228,53	836,19	247,96	3,37	0,0015	336,77	1335,61
1119	08-054-73	5	1142	949,0	1064,10	228,53	835,57	247,96	3,37	0,0016	336,16	1334,99
1164	08-055-50	5	1188	947,0	1062,10	228,53	833,57	247,96	3,36	0,0016	334,16	1332,99
607	08-051-19	3	616	962,5	1058,22	228,53	829,69	247,96	3,35	0,0017	330,27	1329,11
605	08-051-17	3	614	961,3	1057,02	228,53	828,49	247,96	3,34	0,0017	329,07	1327,91
1120	08-055-1	5	1143	940,0	1055,10	228,53	826,57	247,96	3,33	0,0017	327,16	1325,99
1387	08-058-38	6	1416	1155,0	1053,62	228,53	825,09	250,91	3,29	0,0020	319,74	1330,44
1155	08-055-40	5	1179	932,0	1047,10	228,53	818,57	247,96	3,30	0,0019	319,16	1317,99
1311	08-040-158	6	1339	1140,0	1038,62	228,53	810,09	250,91	3,23	0,0023	304,74	1315,44
637	08-051-49	3	647	941,3	1037,02	228,53	808,49	247,96	3,26	0,0021	309,07	1307,91
1047	08-052-75	5	1068	919,0	1034,10	228,53	805,57	247,96	3,25	0,0022	306,16	1304,99
494	08-039-87	3	500	933,0	1028,72	228,53	800,19	247,96	3,23	0,0023	300,77	1299,61
1325	08-040-172	6	1353	1123,0	1021,62	228,53	793,09	250,91	3,16	0,0028	287,74	1298,44
212	08-042-59	1	210	992,5	1018,92	228,53	790,39	247,96	3,19	0,0026	290,97	1289,81
1268	08-040-115	6	1295	1115,0	1013,62	228,53	785,09	250,91	3,13	0,0031	279,74	1290,44
1415	08-058-69	7	1446	883,0	1013,31	228,53	784,78	246,25	3,19	0,0026	288,80	1280,75
117	08-046-95	1	114	986,3	1012,72	228,53	784,19	247,96	3,16	0,0028	284,77	1283,61
499	08-048-5	3	505	913,0	1008,72	228,53	780,19	247,96	3,15	0,0029	280,77	1279,61
620	08-051-32	3	629	910,0	1005,72	228,53	777,19	247,96	3,13	0,0030	277,77	1276,61
2068	09-005-74	9	2113	945,0	1004,19	228,53	775,66	247,96	3,13	0,0031	276,24	1275,07
1049	08-052-77	5	1070	880,0	995,10	228,53	766,57	247,96	3,09	0,0034	267,16	1265,99
1081	08-054-31	5	1103	879,0	994,10	228,53	765,57	247,96	3,09	0,0035	266,16	1264,99

1122	08-055-3	5	1145	878,0	993,10	228,53	764,57	247,96	3,08	0,0035	265,16	1263,99
758	08-043-70	4	770	1111,0	989,85	228,53	761,32	247,96	3,07	0,0036	261,91	1260,74
2073	09-005-79	9	2118	930,0	989,19	228,53	760,66	247,96	3,07	0,0036	261,24	1260,07
2133	09-004-40	10	2181	878,0	988,82	228,53	760,29	247,96	3,07	0,0037	260,87	1259,71
473	08-039-66	2	478	1128,0	988,55	228,53	760,02	247,96	3,07	0,0037	260,61	1259,44
1127	08-055-8	5	1150	869,0	984,10	228,53	755,57	247,96	3,05	0,0039	256,16	1254,99
1006	08-052-31	5	1026	859,0	974,10	228,53	745,57	247,96	3,01	0,0043	246,16	1244,99
555	08-048-63	3	563	878,0	973,72	228,53	745,19	247,96	3,01	0,0043	245,77	1244,61
757	08-043-69	4	769	1085,0	963,85	228,53	735,32	247,96	2,97	0,0048	235,91	1234,74
1416	08-058-70	7	1447	832,5	962,81	228,53	734,28	246,25	2,98	0,0046	238,30	1230,25
481	08-039-74	3	487	865,0	960,72	228,53	732,19	247,96	2,95	0,0050	232,77	1231,61
976	08-049-50	5	995	845,0	960,10	228,53	731,57	247,96	2,95	0,0050	232,16	1230,99
994	08-052-16	5	1014	844,0	959,10	228,53	730,57	247,96	2,95	0,0051	231,16	1229,99
1153	08-055-38	5	1177	839,0	954,10	228,53	725,57	247,96	2,93	0,0054	226,16	1224,99
1174	08-055-61	5	1198	837,0	952,10	228,53	723,57	247,96	2,92	0,0055	224,16	1222,99
1038	08-052-64	5	1059	837,0	952,10	228,53	723,57	247,96	2,92	0,0055	224,16	1222,99
669	08-051-82	3	679	848,0	943,72	228,53	715,19	247,96	2,88	0,0060	215,77	1214,61
479	08-039-72	2	485	1077,0	937,55	228,53	709,02	247,96	2,86	0,0064	209,61	1208,44
618	08-051-30	3	627	841,3	937,02	228,53	708,49	247,96	2,86	0,0064	209,07	1207,91
482	08-039-75	3	488	840,0	935,72	228,53	707,19	247,96	2,85	0,0065	207,77	1206,61
792	08-040-20	4	806	1054,0	932,85	228,53	704,32	247,96	2,84	0,0067	204,91	1203,74
170	08-042-16	1	167	904,0	930,42	228,53	701,89	247,96	2,83	0,0069	202,47	1201,31
1000	08-052-25	5	1020	813,0	928,10	228,53	699,57	247,96	2,82	0,0071	200,16	1198,99
1173	08-055-60	5	1197	813,0	928,10	228,53	699,57	247,96	2,82	0,0071	200,16	1198,99
1115	08-054-68	5	1138	812,5	927,60	228,53	699,07	247,96	2,82	0,0071	199,66	1198,49
520	08-048-28	3	527	824,0	919,72	228,53	691,19	247,96	2,79	0,0078	191,77	1190,61
1168	08-055-54	5	1192	802,0	917,10	228,53	688,57	247,96	2,78	0,0080	189,16	1187,99
1041	08-052-67	5	1062	802,0	917,10	228,53	688,57	247,96	2,78	0,0080	189,16	1187,99
1027	08-052-52	5	1048	801,0	916,10	228,53	687,57	247,96	2,77	0,0081	188,16	1186,99
925	08-004-61	4	942	1037,0	915,85	228,53	687,32	247,96	2,77	0,0081	187,91	1186,74
1388	08-058-40	6	1417	1015,0	913,62	228,53	685,09	250,91	2,73	0,0090	179,74	1190,44
1316	08-040-163	6	1344	1015,0	913,62	228,53	685,09	250,91	2,73	0,0090	179,74	1190,44
1054	08-052-82	5	1075	798,0	913,10	228,53	684,57	247,96	2,76	0,0083	185,16	1183,99
1092	08-054-42	5	1114	797,0	912,10	228,53	683,57	247,96	2,76	0,0084	184,16	1182,99
1030	08-052-56	5	1051	794,0	909,10	228,53	680,57	247,96	2,74	0,0087	181,16	1179,99
1106	08-054-57	5	1129	791,0	906,10	228,53	677,57	247,96	2,73	0,0089	178,16	1176,99
490	08-039-83	3	496	810,0	905,72	228,53	677,19	247,96	2,73	0,0090	177,77	1176,61
1158	08-055-43	5	1182	790,0	905,10	228,53	676,57	247,96	2,73	0,0090	177,16	1175,99
354	08-041-19	2	356	1043,0	903,55	228,53	675,02	247,96	2,72	0,0092	175,61	1174,44
44	08-046-19	1	40	876,0	902,42	228,53	673,89	247,96	2,72	0,0093	174,47	1173,31
209	08-042-56	1	207	876,0	902,42	228,53	673,89	247,96	2,72	0,0093	174,47	1173,31
803	08-040-31	4	817	1020,0	898,85	228,53	670,32	247,96	2,70	0,0097	170,91	1169,74
661	08-051-74	3	671	803,0	898,72	228,53	670,19	247,96	2,70	0,0097	170,77	1169,61
674	08-051-87	3	685	800,0	895,72	228,53	667,19	247,96	2,69	0,0100	167,77	1166,61

1729	09-002-8	8	1768	1070,0	894,42	228,53	665,89	247,96	2,69	0,0101	166,47	1165,31
1083	08-054-33	5	1105	778,3	893,40	228,53	664,87	247,96	2,68	0,0102	165,46	1164,29
1382	08-058-33	6	1411	989,0	887,62	228,53	659,09	250,91	2,63	0,0117	153,74	1164,44
353	08-041-18	2	355	1027,0	887,55	228,53	659,02	247,96	2,66	0,0108	159,61	1158,44
1176	08-055-63	6	1201	988,8	887,42	228,53	658,89	250,91	2,63	0,0118	153,54	1164,24
615	08-051-27	3	624	791,0	886,72	228,53	658,19	247,96	2,65	0,0109	158,77	1157,61
1904	09-001-61	9	1947	825,0	884,19	228,53	655,66	247,96	2,64	0,0112	156,24	1155,07
230	08-042-80	1	229	857,0	883,42	228,53	654,89	247,96	2,64	0,0113	155,47	1154,31
705	08-043-16	3	716	782,5	878,22	228,53	649,69	247,96	2,62	0,0119	150,27	1149,11
668	08-051-81	3	678	782,0	877,72	228,53	649,19	247,96	2,62	0,0120	149,77	1148,61
493	08-039-86	3	499	773,8	869,52	228,53	640,99	247,96	2,59	0,0130	141,57	1140,41
1832	09-002-119	8	1873	1042,5	866,92	228,53	638,39	247,96	2,57	0,0134	138,97	1137,81
396	08-041-61	2	400	1006,3	866,85	228,53	638,32	247,96	2,57	0,0134	138,91	1137,74
242	08-042-92	2	242	1006,0	866,55	228,53	638,02	247,96	2,57	0,0134	138,61	1137,44
1362	08-058-14	6	1391	966,7	865,32	228,53	636,79	250,91	2,54	0,0147	131,44	1142,14
631	08-051-43	3	640	769,0	864,72	228,53	636,19	247,96	2,57	0,0137	136,77	1135,61
525	08-048-33	3	532	768,8	864,52	228,53	635,99	247,96	2,56	0,0137	136,57	1135,41
920	08-004-56	4	937	981,3	860,15	228,53	631,62	247,96	2,55	0,0143	132,21	1131,04
128	08-046-106	1	125	830,0	856,42	228,53	627,89	247,96	2,53	0,0149	128,47	1127,31
1963	09-001-121	9	2007	795,0	854,19	228,53	625,66	247,96	2,52	0,0152	126,24	1125,07
1019	08-052-44	5	1039	736,0	851,10	228,53	622,57	247,96	2,51	0,0157	123,16	1121,99
374	08-041-39	2	377	990,0	850,55	228,53	622,02	247,96	2,51	0,0158	122,61	1121,44
208	08-042-55	1	206	823,0	849,42	228,53	620,89	247,96	2,50	0,0160	121,47	1120,31
1052	08-052-80	5	1073	734,0	849,10	228,53	620,57	247,96	2,50	0,0160	121,16	1119,99
780	08-040-7	4	793	970,0	848,85	228,53	620,32	247,96	2,50	0,0161	120,91	1119,74
492	08-039-85	3	498	750,0	845,72	228,53	617,19	247,96	2,49	0,0166	117,77	1116,61
1063	08-054-10	5	1085	730,0	845,10	228,53	616,57	247,96	2,49	0,0167	117,16	1115,99
2001	09-005-3	9	2046	782,5	841,69	228,53	613,16	247,96	2,47	0,0172	113,74	1112,57
483	08-039-76	3	489	742,0	837,72	228,53	609,19	247,96	2,46	0,0179	109,77	1108,61
63	08-046-38	1	59	811,0	837,42	228,53	608,89	247,96	2,46	0,0180	109,47	1108,31
640	08-051-52	3	650	737,0	832,72	228,53	604,19	247,96	2,44	0,0188	104,77	1103,61
639	08-051-51	3	649	736,3	832,02	228,53	603,49	247,96	2,43	0,0190	104,07	1102,91
38	08-046-13	1	33	804,0	830,42	228,53	601,89	247,96	2,43	0,0193	102,47	1101,31
85	08-046-63	1	81	803,8	830,22	228,53	601,69	247,96	2,43	0,0193	102,27	1101,11
119	08-046-97	1	116	803,8	830,22	228,53	601,69	247,96	2,43	0,0193	102,27	1101,11
480	08-039-73	2	486	969,0	829,55	228,53	601,02	247,96	2,42	0,0194	101,61	1100,44
677	08-051-90	3	688	732,0	827,72	228,53	599,19	247,96	2,42	0,0198	99,7744	1098,61
2071	09-005-77	9	2116	768,3	827,49	228,53	598,96	247,96	2,42	0,0198	99,5410	1098,37
651	08-051-64	3	661	731,0	826,72	228,53	598,19	247,96	2,41	0,0200	98,7744	1097,61
219	08-042-66	1	217	800,0	826,42	228,53	597,89	247,96	2,41	0,0200	98,4744	1097,31
524	08-048-32	3	531	727,0	822,72	228,53	594,19	247,96	2,40	0,0208	94,7744	1093,61
281	08-047-37	2	281	961,0	821,55	228,53	593,02	247,96	2,39	0,0210	93,6077	1092,44
1088	08-054-38	5	1110	705,0	820,10	228,53	591,57	247,96	2,39	0,0213	92,1577	1090,99
37	08-046-12	1	32	790,0	816,42	228,53	587,89	247,96	2,37	0,0221	88,4744	1087,31

113	08-046-91	1	110	790,0	816,42	228,53	587,89	247,96	2,37	0,0221	88,4744	1087,31
231	08-042-81	1	230	790,0	816,42	228,53	587,89	247,96	2,37	0,0221	88,4744	1087,31
123	08-046-101	1	120	788,3	814,72	228,53	586,19	247,96	2,36	0,0225	86,7744	1085,61
1031	08-052-57	5	1052	698,0	813,10	228,53	584,57	247,96	2,36	0,0228	85,1577	1083,99
1007	08-052-32	5	1027	695,0	810,10	228,53	581,57	247,96	2,35	0,0235	82,1577	1080,99
1069	08-054-17	5	1091	693,0	808,10	228,53	579,57	247,96	2,34	0,0239	80,1577	1078,99
657	08-051-70	3	667	710,0	805,72	228,53	577,19	247,96	2,33	0,0245	77,7744	1076,61
205	08-042-52	1	203	777,0	803,42	228,53	574,89	247,96	2,32	0,0250	75,4744	1074,31
889	08-004-23	4	905	923,3	802,15	228,53	573,62	247,96	2,31	0,0253	74,2077	1073,04
375	08-041-40	2	378	941,0	801,55	228,53	573,02	247,96	2,31	0,0255	73,6077	1072,44
1744	09-002-24	8	1783	975,0	799,42	228,53	570,89	247,96	2,30	0,0260	71,4744	1070,31
1163	08-055-49	5	1187	684,0	799,10	228,53	570,57	247,96	2,30	0,0261	71,1577	1069,99
1059	08-054-5	5	1080	684,0	799,10	228,53	570,57	247,96	2,30	0,0261	71,1577	1069,99
886	08-004-20	4	902	920,0	798,85	228,53	570,32	247,96	2,30	0,0261	70,9077	1069,74
708	08-043-19	3	719	703,0	798,72	228,53	570,19	247,96	2,30	0,0262	70,7744	1069,61
680	08-051-93	3	691	703,0	798,72	228,53	570,19	247,96	2,30	0,0262	70,7744	1069,61
489	08-039-82	3	495	698,8	794,52	228,53	565,99	247,96	2,28	0,0272	66,5744	1065,41
43	08-046-18	1	39	767,0	793,42	228,53	564,89	247,96	2,28	0,0275	65,4744	1064,31
191	08-042-38	1	189	767,0	793,42	228,53	564,89	247,96	2,28	0,0275	65,4744	1064,31
485	08-039-78	3	491	697,5	793,22	228,53	564,69	247,96	2,28	0,0276	65,2744	1064,11
1002	08-052-27	5	1022	676,0	791,10	228,53	562,57	247,96	2,27	0,0281	63,1577	1061,99
1413	08-058-67	7	1443	660,0	790,31	228,53	561,78	246,25	2,28	0,0273	65,7988	1057,75
92	08-046-70	1	89	763,3	789,72	228,53	561,19	247,96	2,26	0,0285	61,7744	1060,61
1166	08-055-52	5	1190	673,8	788,90	228,53	560,37	247,96	2,26	0,0287	60,9577	1059,79
1418	08-058-72	7	1449	658,0	788,31	228,53	559,78	246,25	2,27	0,0278	63,7988	1055,75
1003	08-052-28	5	1023	673,0	788,10	228,53	559,57	247,96	2,26	0,0289	60,1577	1058,99
1084	08-054-34	5	1106	672,5	787,60	228,53	559,07	247,96	2,25	0,0291	59,6577	1058,49
2054	09-005-57	9	2099	723,8	782,99	228,53	554,46	247,96	2,24	0,0304	55,0410	1053,87
1950	09-001-108	9	1994	723,3	782,49	228,53	553,96	247,96	2,23	0,0305	54,5410	1053,37
1261	08-040-108	6	1287	880,0	778,62	228,53	550,09	250,91	2,19	0,0336	44,7370	1055,44
676	08-051-89	3	687	681,0	776,72	228,53	548,19	247,96	2,21	0,0322	48,7744	1047,61
2092	09-005-99	9	2137	717,0	776,19	228,53	547,66	247,96	2,21	0,0323	48,2410	1047,07
628	08-051-40	3	637	680,0	775,72	228,53	547,19	247,96	2,21	0,0325	47,7744	1046,61
1960	09-001-118	9	2004	716,0	775,19	228,53	546,66	247,96	2,20	0,0326	47,2410	1046,07
1981	09-001-139	9	2026	716,0	775,19	228,53	546,66	247,96	2,20	0,0326	47,2410	1046,07
1726	09-002-4	8	1765	950,0	774,42	228,53	545,89	247,96	2,20	0,0329	46,4744	1045,31
563	08-048-73	3	571	676,0	771,72	228,53	543,19	247,96	2,19	0,0337	43,7744	1042,61
349	08-041-14	2	351	909,0	769,55	228,53	541,02	247,96	2,18	0,0344	41,6077	1040,44
1013	08-052-38	5	1033	651,0	766,10	228,53	537,57	247,96	2,17	0,0355	38,1577	1036,99
1275	08-040-122	6	1302	866,0	764,62	228,53	536,09	250,91	2,14	0,0381	30,7370	1041,44
232	08-042-82	1	231	738,0	764,42	228,53	535,89	247,96	2,16	0,0360	36,4744	1035,31
237	08-042-87	1	237	738,0	764,42	228,53	535,89	247,96	2,16	0,0360	36,4744	1035,31
1004	08-052-29	5	1024	649,0	764,10	228,53	535,57	247,96	2,16	0,0361	36,1577	1034,99
1236	08-046-187	6	1262	865,0	763,62	228,53	535,09	250,91	2,13	0,0384	29,7370	1040,44

544	08-048-52	3	551	667,0	762,72	228,53	534,19	247,96	2,15	0,0366	34,7744	1033,61
243	08-042-93	2	243	900,0	760,55	228,53	532,02	247,96	2,15	0,0373	32,6077	1031,44
214	08-042-61	1	212	733,8	760,22	228,53	531,69	247,96	2,14	0,0374	32,2744	1031,11
126	08-046-104	1	123	732,5	758,92	228,53	530,39	247,96	2,14	0,0379	30,9744	1029,81
1336	08-045-9	6	1364	857,5	756,12	228,53	527,59	250,91	2,10	0,0411	22,2370	1032,94
554	08-048-62	3	562	660,0	755,72	228,53	527,19	247,96	2,13	0,0390	27,7744	1026,61
1121	08-055-2	5	1144	640,0	755,10	228,53	526,57	247,96	2,12	0,0392	27,1577	1025,99
1898	09-001-55	9	1941	692,0	751,19	228,53	522,66	247,96	2,11	0,0406	23,2410	1022,07
641	08-051-53	3	651	655,0	750,72	228,53	522,19	247,96	2,11	0,0408	22,7744	1021,61
1035	08-052-61	5	1056	635,0	750,10	228,53	521,57	247,96	2,10	0,0410	22,1577	1020,99
1046	08-052-74	5	1067	634,0	749,10	228,53	520,57	247,96	2,10	0,0414	21,1577	1019,99
518	08-048-25	3	525	653,0	748,72	228,53	520,19	247,96	2,10	0,0416	20,7744	1019,61
999	08-052-24	5	1019	633,0	748,10	228,53	519,57	247,96	2,10	0,0418	20,1577	1018,99
376	08-041-41	2	379	887,5	748,05	228,53	519,52	247,96	2,10	0,0418	20,1077	1018,94
949	08-049-18	5	967	632,5	747,60	228,53	519,07	247,96	2,09	0,0420	19,6577	1018,49
132	08-046-111	1	129	720,0	746,42	228,53	517,89	247,96	2,09	0,0424	18,4744	1017,31
797	08-040-25	4	811	867,5	746,35	228,53	517,82	247,96	2,09	0,0425	18,4077	1017,24
996	08-052-19	5	1016	630,0	745,10	228,53	516,57	247,96	2,08	0,0429	17,1577	1015,99
1082	08-054-32	5	1104	629,0	744,10	228,53	515,57	247,96	2,08	0,0433	16,1577	1014,99
355	08-041-20	2	357	883,0	743,55	228,53	515,02	247,96	2,08	0,0435	15,6077	1014,44
619	08-051-31	3	628	647,0	742,72	228,53	514,19	247,96	2,07	0,0439	14,7744	1013,61
1130	08-055-12	5	1153	627,0	742,10	228,53	513,57	247,96	2,07	0,0441	14,1577	1012,99
391	08-041-56	2	395	880,0	740,55	228,53	512,02	247,96	2,06	0,0447	12,6077	1011,44
779	08-040-6	4	792	861,3	740,15	228,53	511,62	247,96	2,06	0,0449	12,2077	1011,04
2079	09-005-86	9	2124	680,0	739,19	228,53	510,66	247,96	2,06	0,0453	11,2410	1010,07
66	08-046-41	1	62	712,0	738,42	228,53	509,89	247,96	2,06	0,0456	10,4744	1009,31
1540	08-028-128	7	1574	607,5	737,81	228,53	509,28	246,25	2,07	0,0444	13,2988	1005,25
1061	08-054-8	5	1083	622,5	737,60	228,53	509,07	247,96	2,05	0,0459	9,6577	1008,49
241	08-042-91	2	241	876,0	736,55	228,53	508,02	247,96	2,05	0,0463	8,6077	1007,44
1360	08-058-12	6	1389	837,5	736,12	228,53	507,59	250,91	2,02	0,0490	2,2370	1012,94
1788	09-002-72	8	1829	911,7	736,12	228,53	507,59	247,96	2,05	0,0465	8,1744	1007,01
1748	09-002-28	8	1787	910,0	734,42	228,53	505,89	247,96	2,04	0,0472	6,4744	1005,31
1080	08-054-30	5	1102	619,0	734,10	228,53	505,57	247,96	2,04	0,0474	6,1577	1004,99
972	08-049-45	5	991	618,8	733,90	228,53	505,37	247,96	2,04	0,0474	5,9577	1004,79
1774	09-002-56	8	1814	908,3	732,72	228,53	504,19	247,96	2,03	0,0479	4,7744	1003,61
982	08-052-3	5	1001	617,5	732,60	228,53	504,07	247,96	2,03	0,0480	4,6577	1003,49
1962	09-001-120	9	2006	673,3	732,49	228,53	503,96	247,96	2,03	0,0480	4,5410	1003,37
2081	09-005-88	9	2126	672,5	731,69	228,53	503,16	247,96	2,03	0,0484	3,7410	1002,57

Anexo 3. Prueba t student para los genotipos de la etapa de selección 2

Grupo=1.Dif: significativa – Líneas superiores al control Cr. GALERAS

Tra.	Genotipo	Bloque	Parc	Kg/ha	MediaAj	MediaCnt	Estimado	StdErr	t-Value	Prob	Inferior	Superior
------	----------	--------	------	-------	---------	----------	----------	--------	---------	------	----------	----------

615	08-051-27	5	352	3955	2372,56	708,32	1664,24	308,20	5,40	<.0001	1053,58	2274,90
2060	09-005-65	5	365	2945	1426,73	708,32	718,41	309,51	2,32	0,0221	105,15	1331,68
2055	09-005-58	5	342	2130	1421,48	708,32	713,16	309,51	2,30	0,0231	99,9028	1326,43

Grupo=1.Dif: significativa – Líneas superiores al control Cr. GUANENA

Tra.	Genotipo	Bloque	Parc	Kg/ha	MediaAj	MediaCnt	Estimado	StdErr	t-Value	Prob	Inferior	Superior
615	08-051-27	5	352	3955,0	2372,56	451,82	1920,74	308,20	6,23	<.0001	1310,08	2531,40
2060	09-005-65	5	365	2945,0	1426,73	451,82	974,91	309,51	3,15	0,0021	361,65	1588,18
2055	09-005-58	5	342	2130,0	1421,48	451,82	969,66	309,51	3,13	0,0022	356,40	1582,93
640	08-051-52	1	23	1071,7	1341,23	451,82	889,41	413,77	2,15	0,0337	69,5690	1709,25
1164	08-055-50	4	234	1098,3	1180,17	451,82	728,35	315,63	2,31	0,0229	102,97	1353,73

Grupo=1.Dif: significativa – Líneas superiores al control Cr. LATINA

Tra.	Genotipo	Bloque	Parc	Kg/ha	MediaAj	MediaCnt	Estimado	StdErr	t-Value	Prob	Inferior	Superior
615	08-051-27	5	352	3955	2372,56	750,66	1621,90	308,20	5,26	<.0001	1011,24	2232,56
2060	09-005-65	5	365	2945	1426,73	750,66	676,07	309,51	2,18	0,0310	62,8128	1289,34
2055	09-005-58	5	342	2130	1421,48	750,66	670,82	309,51	2,17	0,0323	57,5628	1284,09

Grupo=1.Dif: significativa – Líneas superiores al control Cr. COLOMBIA

Tra.	Genotipo	Bloque	Parc	Kg/ha	MediaAj	MediaCnt	Estimado	StdErr	t-Value	Prob	Inferior	Superior
1895	09-001-52	4	266	385,0	307,404	876,36	-568,96	278,60	-2,04	0,0435	-1120,96	-16,9537
725	08-043-37	3	150	517,5	293,957	876,36	-582,40	272,04	-2,14	0,0345	-1121,42	-43,3891
693	08-043-4	3	148	306,0	264,391	876,36	-611,97	272,04	-2,25	0,0264	-1150,98	-72,9557
1738	09-002-17	5	301	160,8	245,839	876,36	-630,52	310,03	-2,03	0,0443	-1244,81	-16,2350
1878	09-001-35	4	258	315,8	238,921	876,36	-637,44	315,63	-2,02	0,0458	-1262,82	-12,0560
1725	09-002-2	5	312	194,2	235,239	876,36	-641,12	310,03	-2,07	0,0410	-1255,41	-26,8350
889	08-004-23	3	167	385,0	215,210	876,36	-661,15	307,76	-2,15	0,0338	-1270,94	-51,3563
1778	09-002-61	4	287	201,7	208,730	876,36	-667,63	307,31	-2,17	0,0319	-1276,53	-58,7324
1874	09-001-31	4	279	222,5	196,421	876,36	-679,94	315,63	-2,15	0,0334	-1305,32	-54,5560
920	08-004-56	3	166	360,0	171,860	876,36	-704,50	307,76	-2,29	0,0239	-1314,29	-94,7063
353	08-041-18	2	143	334,2	166,935	876,36	-709,43	309,51	-2,29	0,0238	-1322,69	-96,1629
1792	09-002-76	5	295	95,8	108,089	876,36	-768,27	310,03	-2,48	0,0147	-1382,56	-153,98
372	08-041-37	2	137	268,3	99,385	876,36	-776,98	309,51	-2,51	0,0135	-1390,24	-163,71
956	08-049-25	3	163	248,3	96,860	876,36	-779,50	307,76	-2,53	0,0127	-1389,29	-169,71
1746	09-002-26	4	271	103,3	55,971	876,36	-820,39	407,00	-2,02	0,0462	-1626,80	-13,9791
659	08-051-72	2	115	81,3	44,235	876,36	-832,13	309,51	-2,69	0,0083	-1445,39	-218,86
1742	09-002-22	4	289	44,0	41,380	876,36	-834,98	307,31	-2,72	0,0076	-1443,88	-226,08
937	08-049-3	3	164	160,0	25,210	876,36	-851,15	307,76	-2,77	0,0066	-1460,94	-241,36
243	08-042-93	3	195	116,7	-,169	876,36	-876,53	406,39	-2,16	0,0332	-1681,74	-71,3230
1271	08-040-118	3	189	60,8	-3,140	876,36	-879,50	307,76	-2,86	0,0051	-1489,29	-269,71
1728	09-002-7	4	274	43,3	-4,029	876,36	-880,39	407,00	-2,16	0,0327	-1686,80	-73,9791

471	08-039-64	3	155	108,3	-8,569	876,36	-884,93	406,39	-2,18	0,0315	-1690,14	-79,7230
69	08-046-46	2	76	34,2	-48,419	876,36	-924,78	406,58	-2,27	0,0248	-1730,37	-119,19
1640	08-001-45	3	147	20,0	-96,869	876,36	-973,23	406,39	-2,39	0,0183	-1778,44	-168,02

2. Implementación de análisis BLUP (Best Linear Unbiased Predictors) en etapas avanzadas de selección en papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo Phureja)

2.1 Introducción

La papa criolla (*Solanum tuberosum* L. Grupo Phureja) (Huamán y Spooner, 2002) es uno de los recursos fitogenéticos más importantes en Colombia, debido a características como alto valor nutricional, color, sabor, textura, rápida cocción, cualidades culinarias que la convierten en un producto de alto impacto económico de las regiones productoras y en mercados de exportación (Rivera *et al.*, 2011; Peña *et al.*, 2015). Adicionalmente, presenta buen potencial de rendimiento, mayor precocidad, ausencia de período de reposo, resistencia a factores bióticos y abióticos, adaptaciones específicas a diferentes ambientes y una fuente inexplorada de genes que se pueden utilizar en programas de fitomejoramiento (Rodríguez, 2013).

Individuos del Grupo Phureja han sido caracterizados como una buena fuente de hierro y zinc (Burgos, *et al.*, 2007); dentro de ellas las variedades de Criolla como Colombia y Galeras han presentado altos valores de proteína, fibra dietaría y minerales (Peña *et al.*, 2015), lo cual convierte a la papa criolla en una fuente de nutrientes, con un alto potencial de mejoramiento.

Según Bonierbale *et al.* (2004), la expresión en mayor o menor grado de los genes encargados de características como rendimiento y calidad nutricional están fuertemente influenciados por el efecto del ambiente (Hammond *et al.*, 2011; PGSC, 2011; Li *et al.*, 2013), afectando variables como peso del tubérculo y contenido de almidón, que son fácilmente medibles y de las cuales se puede aumentar su precisión en etapas avanzadas de programas de mejoramiento, cuando se dispone de mayor cantidad de individuos evaluados

en diferentes ambientes (Rivera *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2013).

Dentro de un esquema de mejoramiento es necesario hacer una selección fuerte para caracteres de alta heredabilidad y fácil caracterización fenotípica como forma y color, mientras la tasa de multiplicación y la selección tardía se da para variables como rendimiento y caracteres con baja heredabilidad en etapas posteriores de selección clonal (Poehlman y Allen, 2003; CropScienceWEB, 2017).

Federer y Raghavarao (1975) indican que el análisis de varianza es una herramienta útil para calcular los componentes de variación asociados a genotipos, ambientes y la interacción genotipo por ambiente (IGA), lo cual permitiría obtener información sobre la estabilidad de los genotipos y así determinar cuál de los genotipos estudiados tendría una mayor estabilidad genotípica, que calculada a través de la heredabilidad en sentido amplio (H^2) permitiría establecer nuevos y más eficientes genotipos y posibles parentales en un programa de mejoramiento.

Esta metodología de selección al igual que las propuestas por Plaisted y Peterson (1959), Paterson (1996) y Gilmour (2010) se basan esencialmente en determinar los cuadrados medios de las fuentes de variación y la realización de pruebas de significancia de la correspondiente fuente de variación, que usualmente incluyen el cálculo de componentes de varianza equiparando los cuadrados medios a sus esperanzas. De este se calcula los componentes de variación de los genotipos y sus respectivas interacciones con semestres y localidades, cada uno de ellos con su respectivo error estándar para cada componente de varianza (Vallejo y Estrada, 2013).

Comúnmente en esta metodología se usa la estimación del valor medio de clones o familias obtenidas por el método de mínimos cuadrados (Littell *et al.*, 2006), la cual asume que se cumplen los supuestos de homogeneidad de varianzas entre tratamientos, distribución normal de los errores e independencia, dando lugar al denominado estimador BLUE (Best Linear Unbiased Estimate/Mejor Estimador Lineal Insesgado) (Ticona Benavente y da Silva Filho 2015; Littell *et al.* 2006).

Para el mejoramiento de la papa, se ha recomendado inicialmente la evaluación de nuevos genotipos mediante el establecimiento de diseños aumentados, lo que permite la

evaluación de cientos de genotipos sin utilizar réplicas y la realización de contrastes para verificar la veracidad de los resultados, aunque esto involucre la pérdida de independencia y normalidad del error (Federer, 1998), lo cual implica el incumplimiento de supuestos relevantes en el proceso de modelado (Ticona-Benavente, *et al.*, 2011). Adicionalmente, dentro de la predicción del estimador BLUE no se tiene en cuenta la heredabilidad o la información de los parentales, quitándole poder al análisis de selección (Ticona Benavente y da Silva Filho, 2015).

Debido al incumplimiento con los supuestos asumidos dentro de la estimación BLUE, autores como Henderson (1953,1984) y Patterson y Thompson (1971) estructuraron las bases para el análisis BLUP (Best Linear unbiased Predictor/Mejor predictor lineal insesgado) (Henderson, 2012; Ticona y da Silva, 2015), el cual plantea un método estándar para la estimación de los efectos aleatorios en un modelo mixto (Piepho *et al.*, 2008), para predecir un valor genético más preciso en búsqueda de nuevas variedades y valores genéticos en la selección de progenitores (Piepho *et al.*, 2008; Ticona Benavente y da Silva Filho, 2015).

Aunque originalmente el método BLUP fue desarrollado y aplicado exitosamente para la estimación de valores genéticos en mejoramiento animal, en el campo del mejoramiento vegetal las aplicaciones de modelos mixtos con efectos aleatorios estaban restringidos a la estimación de componentes genéticos y no genéticos de la varianza, mientras que la estimación de los valores genotípicos se basan principalmente en modelos con efectos fijos (Piepho *et al.*, 2008).

Los valores predichos BLUP presentan una buena precisión predictiva en comparación con otros procedimientos, debido a que la información de pedigrí se incluye a menudo a través de la matriz de la relación del numerador (A), que con frecuencia es posible analizarla mediante un modelo mixto simple sin referencia explícita a la matriz (A) (Piepho *et al.*, 2008).

Algunos de los trabajos de selección en etapas avanzadas mejoramiento basados en metodologías BLUP se han llevado a cabo en especies como frijol (Ferreira De Carvalho *et al.*, 2008), batata (Borges *et al.*, 2010), palma de aceite (Flori y Hamon 2001), caña de azúcar (Barbosa *et al.*, 2014), sorgo (Filho y Tardin 2014), maíz, (Bernardo, 1996,1995) y

yuca (Ceballos *et al.*, 2016).

En el Fitomejoramiento, la implementación de un índice de selección (IS) permite la selección de individuos que serán llevados a una nueva etapa de evaluación. Este proceso lo realizan basados en los valores fenotípicos observados para varios rasgos de cada individuo candidato (Cerón-Rojas *et al.*, 2006).

Los índices de selección, tal como fueron definidos originalmente por Smith, (1936), asignan pesos económicos subjetivos a cada rasgo y son relativamente fáciles de analizar. Sus desventajas son que requieren grandes cantidades de información, los pesos económicos son difíciles de asignar, el error de muestreo puede ser grande y las propiedades de muestreo estadístico de IS de la respuesta de selección son desconocidos excepto en el caso de dos rasgos. Es así como la metodología ESIM (Eigenvalue Selection Index Method/ Método de Selección por Valores Propios) se presenta como una alternativa para la selección de genotipos en etapas avanzadas de un programa de selección. En él se utiliza el primer vector propio como IS y sus elementos determinan la proporción del rasgo que contribuye al IS siendo usados en la respuesta de selección. Adicionalmente, como una ventaja significativa puede tener en cuenta dos o más variables en la construcción del índice, si se quiere asignando valores económicos diferenciales dando prioridad a las variables relevantes dependiendo la especie (Cerón-Rojas *et al.*, 2006; 2016).

Aunque se han desarrollado algunos trabajos en datos simulados de papa (Ticona Benavente y da Silva Filho 2015; Slater *et al.*, 2014), la estimación de BULP y la aplicación de ESIM es precursora en el uso de esta metodología en el análisis en programas de selección para papa diploide.

En esta sección se plantea como objetivo la implementación de la metodología BLUP y ESIM como estrategia para la selección de familias y genotipos en tres etapas avanzadas de selección del programa de mejoramiento de papa criolla de la Universidad Nacional de Colombia.

2.2 Materiales y métodos

A partir de los materiales obtenidos en la etapa de selección uno (ES1) y la etapa de selección dos (ES2) que correspondieron a etapas tempranas de selección familiar, posterior a su caracterización basada en variables de forma y color, se establecieron las etapas de selección tres (ES3), cuatro (ES4) y cinco (ES5) con el fin de avanzar las poblaciones obtenidas.

La ES3 correspondió al establecimiento de cuatro evaluaciones de papa diploide (Tabla 2-1), utilizando 100 clones avanzados, elegidos mediante procesos de selección participativa con agricultores en la ES2, realizado en el Municipio de Subachoque–Cundinamarca.

La ES4 correspondió a la evaluación de 30 clones seleccionados en la ES3, en dos localidades contrastantes: Facatativá, Cundinamarca (finca el Rincón) y de Pasto, Nariño (Finca Obonuco).

La ES5 corresponde a la evaluación de ocho genotipos y dos testigos, que fueron evaluados en once localidades (Carlosama, Cumbal, Ipiapud, Jamondino, Mosquera, Obonuco, Túquerres, San Ramón, Santa Bárbara, Subachoque, Zipaquirá), durante dos semestres consecutivos.

Tabla 2-1. Ensayo de evaluación para la etapa de selección tres.

Localidad	Ubicación	Clones evaluados
1	Finca: Splendor Flowers Vereda: El Corzo Municipio: Facatativá Departamento: Cundinamarca	100 genotipos
2	Finca: El Plan Corregimiento: Santa Helena Municipio: Medellín Departamento: Antioquia	96 genotipos
3	Finca: Obonuco Vereda: - Municipio: Pasto Departamento: Nariño	30 genotipos
4	Finca: La Milagrosa Vereda: Grande de Chipaque Municipio: Chipaque Departamento: Cundinamarca	10 genotipos

Para Las etapas ES3, ES4 y ES5 se utilizó un diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones; la unidad experimental estuvo constituida por parcelas de 40 m² con

una distancia entre surcos de 1,0 m, y entre sitios de 0,3 m; cada planta fue fertilizada con 30 g de fertilizante compuesto N-P-K (10-20-20).

2.3 Análisis de datos

Teniendo en cuenta que los datos corresponden a tres evaluaciones multiambientes bajo un diseño BCA, para la obtención de las medias de cada genotipo en cada localidad se calcularon los BLUP para cada genotipo siguiendo el modelo mixto propuesto por Henderson (1984) donde los genotipos se asumieron como efectos aleatorios y las localidades como efectos fijos.

Con la matriz de varianzas–covarianzas construida, se obtuvo el valor de la heredabilidad (H^2) en sentido amplio para cada ensayo y para cada localidad. Con el fin de determinar la heredabilidad del ensayo general se determinaron las heredabilidades por localidad eliminando aquellas en las cuales la heredabilidad fue menor a 0.5 debido a que altos valores de varianza que la componen pueden introducir un alto valor de error. A partir de éstas, finalmente se calculó con las localidades que presentaron valores iguales o superiores a 0.5 (H^2) la ganancia genética (GA) y el porcentaje de avance (GAM) significativos.

Para la determinación del Índice de Selección (IS) de cada etapa, se empleó el índice ESIM (Eigenvalues Selection Index Method / índice de selección por valores propios) propuesto por Cerón-Rojas (2006, 2008), obteniendo los valores propios a partir de la matriz de correlación entre rendimiento (RT) y gravedad específica (GE); para la obtención del índice individual de cada genotipo se usaron los valores BLUP correspondientes. La obtención de los BLUP se realizó utilizando el procedimiento MIXED del software SAS 9.4.

Debido a que en la ES5 se estimaron los parámetros genéticos por localidad, se clasificaron los ambientes para evaluar su efecto en la IGA y la respuesta genotípica según su oferta ambiental y relacionarlo con los resultados de parámetros genéticos. Esta clasificación en la ES5, se realizó mediante un análisis de conglomerados usando el método de Ward por ambiente (localidad x semestre) utilizando el software META- R (Alvarado *et al.*, 2015).

Se realizó el análisis de estabilidad fenotípico propuesto por Francis y Kannenberg (1978) utilizando el software GEA- R (Pacheco *et al.*, 2015) con el fin de determinar la estabilidad y eficiencia de los genotipos evaluados en la ES5.

Finalmente se usaron correlaciones entre los valores de las variables BLUP y BLUE como método para la verificación del efecto de uso de las variables respuesta como efectos fijos o aleatorios en cada una de las etapas para un programa de mejoramiento avanzado.

2.4 Resultados y discusión

2.4.1 Rendimiento Total (RT)

Para la variable RT, basado en los valores BLUP, la media predicha para la ES3 fue de 1,489 kg.planta⁻¹, para la ES4 fue 0,429 kg.planta⁻¹ y para la ES5 de 0,929 kg.planta⁻¹ (Tabla 2). Los valores medios –no BLUP- para la ES3, ES4 y la ES5 fueron 1,520 kg.planta⁻¹, 0,443 kg.planta⁻¹, 0,964 kg.planta⁻¹ respectivamente.

Los cambios entre los valores observados y los valores predichos BLUP, a pesar de ser apenas perceptibles en valores de RT por planta tienen un gran poder de discernimiento para determinar la verdadera respuesta de la población gracias a la implementación del factor localidades, debido posiblemente a que la oferta ambiental de cada uno de los ambientes facilita la expresión diferencial del potencial de los genotipos (Yan, 2016), lo cual concuerda con autores como Barbosa *et al.* (2014) quienes en estimaciones para valores BLUP en caña de azúcar encontraron variaciones similares indicando que posiblemente se debe a un efecto de las varianzas provocada por las variaciones en variables determinantes como radiación solar.

Aunque el valor GAM de las poblaciones analizadas disminuye, de 64,55 % (ES3) 26,56 % (ES4), 16,55 % (ES5), (Tabla 2) esto es un resultado lógico de llevar genotipos superiores a etapas avanzadas de selección, lo cual tiene como consecuencia que los valores observados para predecir la respuesta de familia o del genotipo mejoren el valor de la heredabilidad y disminuyan constantemente la variación, tal como se presentó en este estudio donde el valor de heredabilidad para RT en dos etapas pasó del 0,63 a 0,82 y el CV disminuyó de 36,78 a 3,70 coincidiendo con lo propuesto por Ticona y Pereira (2012) (Tabla 2-2).

Teniendo en cuenta que las etapas de selección se encuentran entrelazados o uno

depende del otro, se puede concluir que la ganancia de RT basado en las suma de los valores de GA al final de la etapa 5 corresponde a 0,1228 kg.planta⁻¹, lo que es alto si se tiene en cuenta que el avance genético en papa consiste en la multiplicación de material de manera vegetativa, lo cual podría relacionarse al efecto ambiente como fertilización, humedad y pH del suelo, produciendo un efecto positivo en la variable respuesta en algunos de los ambientes con mejor oferta para los genotipos (Cotes, *et al.*, 2000; Rivadeneira, *et al.*, 2016).

Uno de los criterios que tienen en cuenta este tipo de análisis es que aquellos valores de heredabilidad que fueron menores a 0,5 (Carlosama 12A, Cumbal 12A, San Ramón 12B, Túquerres 12A, Túquerres 12B) no son tenidas en cuenta dentro del análisis por lo que para RT solo se incluyeron 17 localidades.

Para la ES3 el valor $H^2=0,63$ para el carácter rendimiento indicando que está relacionado con una selección efectiva de familias superiores en las primeras generaciones coincide con los reportado por Ticona-Benavente y da Silva Filho, (2015)

Tabla 2-2. Parámetros genéticos para RT

Factores	Etapas de selección		
	Tres	Cuatro	Cinco
Repeticiones	3	3	4
Localidades	4	2	17
Varianza localidades	1372078,60	8993,69	101596,05
Varianza genotipos	241353,89	8051,51	2764,89
Varianza Genot, x Loc,	405231	2,76E-13	6614,08
Varianza del error	470416,77	39568,34	14003,75
Media General	1,489	0,429	0,929
LSD	1078,49	252,79	68,18
CV	36,78	28,69	3,70
H^2	0,63	0,54	0,82
GA	0,961	0,114	0,153
GAM	64,55	26,56	16,55

LSD: Diferencia Mínima Significativa, CV: coeficiente de variación, H^2 : heredabilidad en sentido amplio, GA: avance genético, GAM: GA en %.

Es importante indicar que el alto valor de $H^2=0.82$ para la ES5 corresponde a un valor a través de todas las localidades. El valor elevado se podría relacionar con una eficiente

presión de selección que conllevo a una correcta selección de individuos asegurando una alta heredabilidad en los individuos superiores. Aunque es importante resaltar que los valores de estos parámetros genéticos podrían aumentar basados en la eficiencia de la metodología BLUP, no se puede dejar de lado el hecho de que la selección de individuos debe contar con un componente de características organolépticas (especialmente forma y color) que afectan la selección final, enfocada en la obtención de genotipos con alto potencial comercial, lo que reitera lo propuesto Ticono-Benavente y da Silva Filho (2015) en papa tetraploide.

Adicionalmente, el rendimiento se conoce como una variable afectada de manera considerable por el ambiente, que también puede estar influida por la inclusión de la diversidad generada en la población al incluir progenitores silvestres y diploides cultivados.

2.4.2 Gravedad específica (GE)

Para la variable GE, la media predicha para la ES3 fue 1,072, para la ES4 de 1,082 y para la ES5 1,087, utilizando los valores BLUP los valores medios respuesta sin predicción – no BLUP- para la ES3, ES4 y la ES5 fueron 1,080, 1,081, 1,088 respectivamente. En este caso es importante resaltar que la corrección que realizó la metodología BLUP permitió determinar que el valor promedio predicho para la variable GE cambiara su respuesta disminuyendo de 1,083 a 1,080. (Tabla 2-3),

Sin embargo, las respuestas individuales por etapa de selección presentaron, así mismo, una alta variabilidad lo que implica que, aunque las respuestas fueron diferentes para los valores observados, las diferencias en los promedios por familia tienen una respuesta homogénea que se puede explicar por las dimensiones que tiene la variable, concordando con lo expresado por Wang *et al.* (2017).

Los genotipos presentan una variabilidad valorada dentro de programas de mejoramiento que podría ser estudiada más a fondo, llevando a discriminar mejor la respuesta de los BLUP relacionándola con variables que incluyan características como forma y color, determinantes en programas de mejoramiento de papa, a través de matrices transversales al análisis convirtiéndolas en esenciales en un índice de selección como lo plantean Robinson (1991) y Piepho *et al.* (2008).

Al igual que sucedió en la variable RT, para GE en la ES5 se realizó el análisis de la información basados en 21 localidades, debido a que la heredabilidad de Carlosama 12A fue menor a 0,5 como se contempló previamente.

Tabla 2-3. Parámetros genéticos para GE

Factores	Etapa de selección		
	Tres	Cuatro	Cinco
Repeticiones	3	3	4
Localidades	4	2	21
Varianza localidades	1,29E-05	1,90e-04	9,05E-05
Varianza genotipos	2,16E-05	1,97E-05	1,32E-05
Varianza Genotipo x Localidad	1,62E-05	1,03E-06	8,27E-06
Varianza del error	1,66E-04	1,84E-04	4,36E-05
Media General	1,072	1,082	1,087
LSD	0,012	0,017	0,002
CV	0,572	0,773	0,124
Heredabilidad	0,546	0,386	0,935
GA	0,006	0,007	0,007
GAM	0,563	0,648	0,661

LSD: Diferencia Mínima Significativa, CV: coeficiente de variación, H^2 : heredabilidad en sentido amplio, GA: avance genético, GAM: GA en %.

Como resultado se observa que los valores de H^2 para el carácter GE oscilaron entre 0,38 y 0,93. Los valores superiores coinciden con lo reportado por Ticona-Benvente y da Silva (2015) quienes atribuyen esta característica a condiciones medioambientales similares en la simulación de sus datos, quienes en su valor mayor para tres generaciones clonales obtuvieron una $H^2 = 0,94$. Aunque los valores de estos autores no oscilaron de la misma manera a los obtenidos en este trabajo.

En este trabajo los valores GAM no presentaron un avance significativo dentro de los etapa de selección, variando desde 5,63% en la ES3 hasta 6,61% en la ES5 y, al contrario, tienden a estabilizarse; indican que para la variable GE haciendo selección familiar se puede lograr un avance más llamativo en esta variable en etapas tempranas de selección proponiendo disminuir la presión de selección, llevándola hasta valores del 50%, lo cual controvertiría la necesidad de hacer una selección exhaustiva en etapas tardías. Ticona-Benavente y da Silva (2015) encontraron resultados similares para datos simulados en tres generaciones clonales comparando la eficiencia de metodologías

BLUE vs. BLUP, indicando que los valores predicho podrían permitir el incremento de GA siempre y cuando la presión disminuya hasta el 30%.

2.4.3 Índice de selección

Utilizando como criterio una presión de selección al 10% para las poblaciones susceptibles de mejoramiento, basados en índice ESIM para ES3 los genotipos superiores corresponden a 08-058-65, 08-058-12, 08-056-69, 08-053-77, 08-051-53, 08-056-15, 08-053-57, 08-055-2, 08-053-53, 08-051-68 (Tabla 2-4).

Tabla 2-4. Índice selección ES3.

ES 3		ES 3		ES 3		ES 3	
Genotipo	IS	Genotipo	IS	Genotipo	IS	Genotipo	IS
08-058-65	2,548224	Galeras	0,592195	08-042-7	-0,181465	09-005-11	-1,312718
08-058-12	1,892389	08-004-16	0,563569	08-039-47	-0,204698	09-001-31	-1,503434
08-056-69	1,871687	08-004-5	0,553626	08-048-86	-0,258807	08-041-18	-1,527114
08-053-77	1,820245	08-058-54	0,54203	08-004-29	-0,268465	09-003-117	-1,527266
08-051-53	1,70215	08-041-9	0,532289	08-042-66	-0,313712	08-054-51	-1,610757
08-056-15	1,604584	08-051-52	0,500402	09-003-105	-0,343229	08-058-72	-1,65142
Guaneña	1,490208	08-042-38	0,492503	08-004-15	-0,35822	08-051-5	-1,662094
08-053-57	1,40364	08-046-21	0,458102	08-046-63	-0,405437	08-004-23	-2,155464
08-055-2	1,334886	08-046-41	0,438972	08-043-4	-0,46445	08-051-89	-2,157919
08-053-53	1,320219	Latina	0,436082	08-042-95	-0,468957	08-048-54	-3,304764
08-051-68	1,280473	08-055-63	0,435702	08-043-15	-0,487064	08-051-60	-3,646261
09-002-118	1,26952	08-046-76	0,424725	09-005-58	-0,560829		
09-001-118	1,193656	08-048-3	0,407753	08-053-29	-0,572975		
08-058-22	1,059031	08-042-27	0,365548	08-051-27	-0,579277		
08-046-59	1,053036	08-053-22	0,305835	08-004-65	-0,628025		
08-051-64	1,042535	08-051-75	0,292917	09-001-35	-0,639154		
08-056-39	1,001931	08-046-91	0,291133	08-058-47	-0,642883		
08-004-59	0,977858	08-046-87	0,268933	08-055-26	-0,649231		
09-002-59	0,973182	08-004-19	0,170671	09-001-8	-0,705885		
08-048-32	0,880842	08-051-57	0,158282	08-041-13	-0,737784		
08-055-53	0,879833	08-004-56	0,121737	09-003-26	-0,827895		
Colombia	0,842951	08-046-22	0,061187	08-055-23	-0,851891		
08-051-90	0,780392	08-051-81	0,001448	08-052-65	-0,885291		
08-041-43	0,722279	08-058-31	-0,013566	08-046-111	-0,938952		
08-045-26	0,719419	08-051-70	-0,016425	08-041-6	-0,963594		
08-055-1	0,69464	08-048-79	-0,034943	08-051-74	-1,127668		
08-042-47	0,685905	08-058-62	-0,074688	08-041-56	-1,179254		
08-045-25	0,62595	08-043-37	-0,090543	09-005-85	-1,225837		
08-058-69	0,617966	08-046-15	-0,095191	08-051-76	-1,25614		
08-054-29	0,617563	08-051-82	-0,116596	09-005-53	-1,269214		
09-005-32	0,598425	08-004-12	-0,118919	08-051-2	-1,304896		

Con respecto al análisis de valores BLUP en la Tabla 2-5 se pueden ver los genotipos seleccionados los genotipos superiores utilizando una presión del 30% (30 individuos) para la ES4 , y para la ES5 del 26% (8 individuos).

Tabla 2-5 . Índice selección etapa de selección cuatro y cinco.

ES4		ES4		ES5	
GENOTIPO	IS	GENOTIPO	IS	GENOTIPO	IS
08-048-86	1,148919	08-004-59	-0,14788	08-004-16	1,252889
08-051-64	1,136598	08-051-90	-0,22652	08-051-90	0,707345
08-058-69	1,105712	Latina	-0,2655	08-051-64	0,503355
08-040-120	1,08126	08-042-66	-0,34547	Galeras	0,44831
08-048-79	1,039077	08-041-6	-0,41592	08-046-191	-0,10097
08-051-68	1,03866	08-004-65	-0,42046	08-046-187	-0,16004
08-046-191	0,982446	08-046-187	-0,42125	Colombia	-0,35929
08-042-7	0,918086	08-046-163	-0,51165	08-051-68	-0,43807
08-004-16	0,857351	08-046-41	-0,51685	08-051-70	-0,7391
08-051-70	0,468743	09-005-58	-0,61322	08-004-59	-1,11443
Guaneña	0,306554	08-058-62	-0,61821		
08-046-21	0,305536	08-051-57	-0,76894		
Colombia	0,196536	08-051-75	-0,91021		
08-046-76	0,14903	08-051-81	-1,06397		
09-001-8	0,118297	08-041-13	-1,6295		
Galeras	0,044369	08-046-22	-1,71084		
08-040-172	-0,00425				

Finalmente, las familias que aportaron los individuos seleccionados provienen de tres familias 08-051 (Cr. Latina x Cr. Colombia), 08-046 (Cr. Guaneña x Cr. Colombia), 08-004 (Cr. Guaneña x Cr. Galeras).

Es así como nuevamente se destacan variedades como Criolla Galeras y Criolla Colombia dentro de los cruzamientos que permitieron la selección de individuos que se convertirían variedades, lo cual implica que ellos tienen un alto potencial de mejoramiento inexplorado que podría llevar a incrementos de rendimiento o inclusive al mejoramiento de caracteres más complejos como los nutricionales.

La reducción de familias que se presentaron como superiores se debe principalmente a

que la semejanza fenotípica es una tendencia que tienen los individuos genéticamente relacionados, a compartir un mayor número de genes entre sí que con la población general, debido a la variación para el potencial de rendimiento entre familias y dentro de familias para una población de papas diploides, agrupándose de acuerdo al principio de semejanza fenotípica entre individuos emparentados.

El fuerte impacto de este cultivo en el mercado nacional ha impulsado el establecimiento de programas de mejoramiento genético cada vez más ambiciosos en búsqueda de esquemas más eficientes para la obtención de variedades. La principal particularidad de la papa radica en la reproducción de tipo vegetativo que garantiza homogeneidad de los tubérculos obtenidos con una base genética idéntica, por consiguiente, cuando un genotipo deseable es identificado, se puede multiplicar y perpetuar, generación tras generación, sin que ocurra segregación genética lo que ofrece una gran ventaja sobre aquellos cultivos que sólo se multiplican por medio de semilla botánica o sexual.

2.4.4 Interacción genotipo por ambiente (IGA)

Inicialmente es necesario resaltar que la necesidad de conocer el grado de interacción genotipo por ambiente y dentro de ella definir el comportamiento de los genotipos y la identificación de los mejores ambientes basado en la agrupación de similitud o disimilitud, tiene implicado un proceso de determinación de la variabilidad de los ambientes contrastantes y/o similares, por lo cual, las 22 localidades presentes en la etapa de selección cinco favorecen la precisión del análisis.

El dendograma obtenido que usó la distancia de Ward, a través de una técnica de agrupación de varianzas determinó las similitudes entre las localidades agrupando las 17 localidades en cuatro grupos mayores, en los que se encuentran San Ramon 12A y Zipaquira 12B que corresponden al grupo 1, presentándose como un grupo externo; Subachoque 12 A, Mosquera 12 A y 12B, Cumbal 12A e Ipialpud 12B correspondientes al grupo 2; Zipaquira 12A, Subachoque 12B, Santa Barbara 12B, Ipialpud 12 A y Obonuco 12 A corresponden al grupo 3, y Jamondino 12A, Santa Barbara 12B, Obonuco 12B, Carlosama 12B y jamondino 12B se encuentran en el grupo 4. Estas agrupaciones indican similitud entre las localidades y por lo tanto entre las condiciones de algunas de ellas (Figura 2-1).

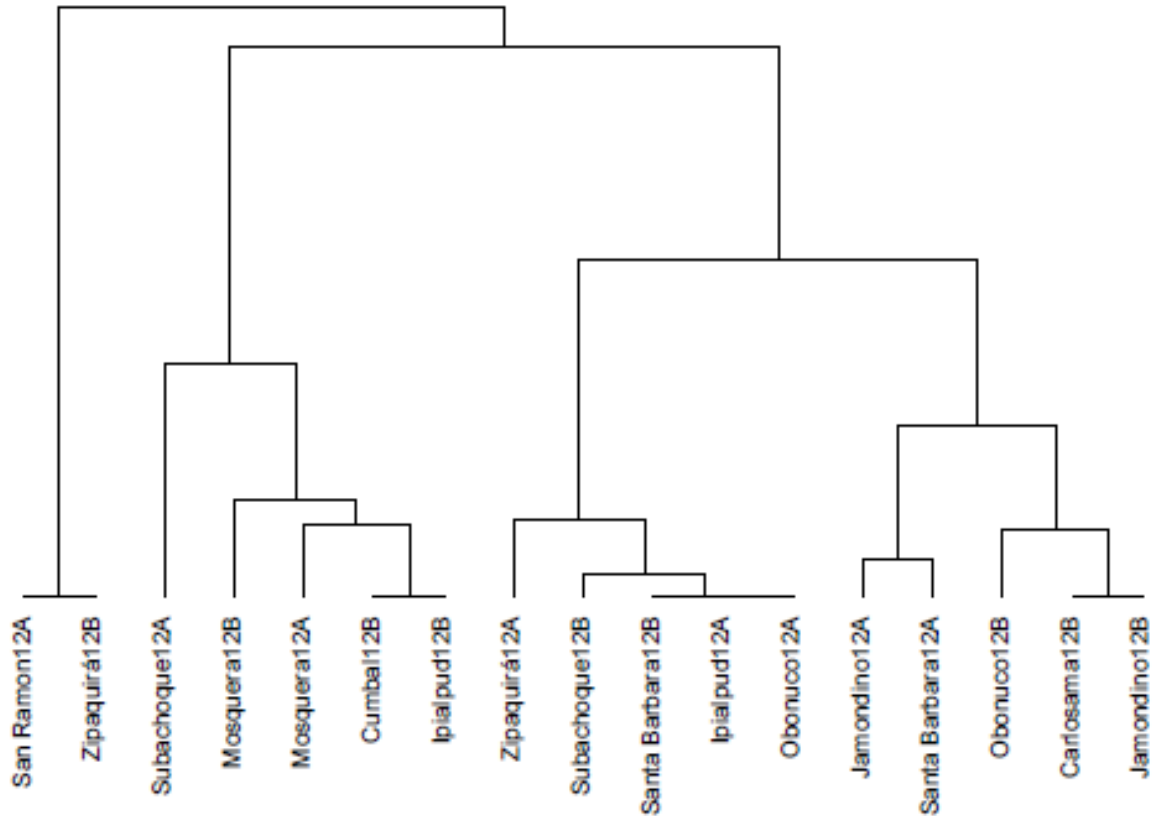


Figura 2-1 . Dendrograma clasificación localidades, para la variable rendimiento, usando el Método de Ward.

Teniendo como base el resultado de la agrupación de las localidades, posteriormente usando la agrupación propuesta por Francis y Kannenberg (1978) basada en los coeficientes de variación de los genotipos probados en la ES5, se pudo observar que los genotipos 08-051-64, 08-051-70 y 08-004-16 (Figura 2-2) presentaron el mejor comportamiento, ubicándose en el Grupo I (alto rendimiento baja variación) describiéndolos como más estables y con mejor desempeño para el rendimiento. En el Grupo 2 (alto rendimiento, alta variación) se encontraron los genotipos 08-046-187 y 08-051-90, en el Grupo 3 (bajo rendimiento, baja variación) se encontraron los genotipos Criolla Colombia y Criolla Galeras, y en el Grupo 4 (bajo rendimiento, alta variación) se encontraron los genotipos 08-046-191, 08-004-59 y 08-51-68.

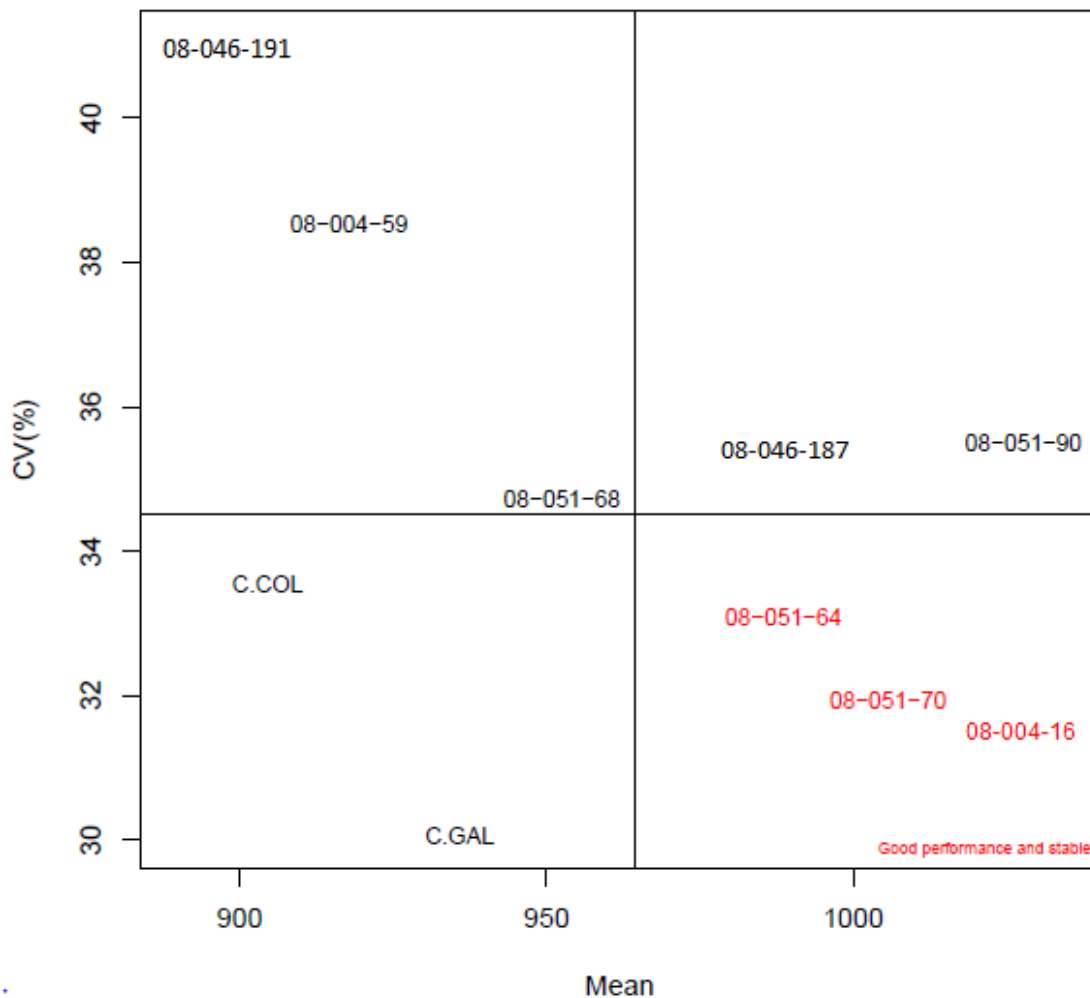


Figura 2-2. Coeficiente de variación vs. Media para la variable RT

Es necesario indicar que a pesar de que en algunos casos se presenta un CV alto, con valores superiores a 40 % como es el caso de 08-46-191, este genotipo se encuentra dentro de los límites tolerables para mantenerlo como un potencial parental para programas de mejoramiento, aunque al ubicarse en el grupo 3 es considerado como inestable, cuando se analiza a través de la desviación de la regresión (Eberhart y Russell, 1966) o la varianza de estabilidad (Shukla, 1971). Sin embargo, esta interpretación está ligada del criterio del evaluador y la experiencia en el cultivo tal como lo exponen Francis y Kannenberg (1978).

Es necesario resaltar que la familia 08-051 corresponde al cruzamiento Latina x Colombia, mientras que la familia 08-004 corresponde al cruzamiento Guaneña x

Galeras, lo cual indica que el potencial de mejoramiento en estos clones seleccionados es superior, ya que como se observó, presentan la capacidad de producir genotipos superiores, especialmente si se tiene en cuenta que los genotipos que se presentan aquí como superiores representan a estas dos familias con excepción de 08-046 que presenta un alto potencial de mejoramiento.

En este punto, es necesario resaltar que los genotipos 08-051-90, 08-004-16 y 08-053-57, después de las evaluaciones multiambiente y la caracterización por forma, color, sabor y aceptación por parte de los agricultores, fueron inscritos en el Registro de Nuevos Cultivares Comerciales ante el Instituto Colombiano Agropecuario (ICA), con los nombres de Criolla Dorada (08-004-16), Criolla Ocarina (08-053-57) y Criolla Sua Pa (08-051-90), caracterizadas de la siguiente manera:

DORADA (08-004-16) {Criolla Guaneña x Criolla Galeras}.

Adaptación entre 2500 a 3200 msnm, planta de porte medio, semierecta con buen desarrollo de follaje, floración moderada, flor de color violeta intenso, con color secundario blanco en el acumen del envés, periodo vegetativo de 120 a 140 días; se cosecha con follaje verde. Presenta tubérculos redondos de piel y carne amarillo intenso, ojos superficiales, período de reposo de 15 días, color predominante del brote rojo-crema. Rendimiento promedio en la evaluación de 37,1 ton/ha, con tamaños en un 90 % en categoría cero y primera. Contenido de materia seca 24,7%; presenta buena aptitud para consumo fresco por su agradable sabor y textura, y buena calidad de frito con calificación de 2,5 en una escala de 1 a 5. Presenta resistencia moderada a la gota (*Phytophthora infestans*).

OCARINA (08-053-57) {Criolla Galeras x Criolla Guaneña}.

Adaptación entre 2500 a 2800 msnm, planta de porte medio, semi erecta buen desarrollo de follaje, floración escasa, color de la flor rosado (intermedio) con color secundario blanco en el acumen del envés. Periodo vegetativo de 120 a 140 días; se cosecha con follaje verde. Contenido de materia seca 25%; presenta buena aptitud para consumo fresco por su agradable sabor y textura, y buena calidad de frito con calificación de 1,7 en una escala de 1 a 5. Excepcional, para producción de hojuelas. Presenta resistencia moderada a la gota (*Phytophthora infestans*). Presenta tubérculos redondos de piel y carne amarillo intenso, ojos superficiales, período de reposo de 15 días, rendimiento

promedio en las evaluaciones de 32,9 ton/ha, con un 80 % en categoría primera y segunda, con tamaño intermedio de tubérculos ideal para adelantar procesos de papa precocida congelada.

SUA PÁ (08-051-90) {Criolla Latina x Criolla Colombia}.

Adaptación entre 2500 a 2800 msnm, planta de porte medio, semi erecta buen desarrollo de follaje, floración escasa, color de flor rojo-morado (intermedio); periodo vegetativo de 120 a 140 días; se cosecha con follaje verde. Presenta tubérculos redondos de piel y carne amarillo, ojos superficiales, color predominante del brote rojo-crema, período de reposo de 15 días, rendimiento promedio en las evaluación de 37,3 ton/ha, con tamaños en un 90 % en categoría cero y primera. Contenido de materia seca 23,8 %; presenta buena aptitud para consumo fresco por su agradable sabor y textura, y buena calidad de frito con calificación de 2,7 en una escala de 1 a 5. Presenta resistencia moderada a la gota (*Phytophthora infestans*).

2.4.5 Comparación BLUE vs. BLUP en etapas avanzadas de mejoramiento

Los valores BLUE, a diferencia de los valores predichos BLUP que basan su capacidad predictiva en la corrección basado en un cociente de varianzas de los efectos del modelo, tienen la capacidad de representar efectivamente un modelo lineal funcional de los datos, que sean imparciales con una varianza mínima. Implícitamente en cada uno de los valores estimados o predichos se encuentran “momentos” de alta funcionalidad que permiten ajustar los valores, reduciendo su varianza (BLUP) o ratificando su precisión mediante la estimación usando mínimos cuadrados (Haslett et al, 2013) logrando así el objetivo de los valores BLUP como herramienta inferencial-predictiva.

En la Tabla 2-6 se encuentran las correlaciones para las variables RT y GE para la ES3, ES4 y la ES5, donde se puede observar que las correlaciones BLUP vs. BLUE son altamente significativas ($\alpha=0.05$) para las variables respuesta.

Tabla 2-6. Correlaciones para GE y RT para la ES3

	BLUP-RT	BLUE-RT	BLUP-GE	BLUE-GE
BLUP-RT	1,00	0,99443 <,0001	0,16091 0,1027	0,16913 0,0861
BLUE-RT	0,99443 <,0001	1,00	0,17051 0,0835	0,18778 0,0563
BLUP-GE	0,16091 0,1027	0,17051 0,0835	1,00	0,99203 <,0001
BLUE-GE	0,16913 0,0861	0,18778 0,0563	0,99203 <,0001	1,00

Arriba correlación, abajo significancia.

Igual comportamiento se puede observar en las correlaciones para las variables RT y GE en la ES4 (Tabla 2-7) y la ES5 (Tabla 2-8.)

Tabla 2-7. Correlaciones para GE y RT para la ES4

	BLUP-RT	BLUE-RT	BLUP-GE	BLUE-GE
BLUP-RT	1,00	0,98967 <,0001	-0,34444 0,0535	-0,35084 0,0490
BLUE-RT	0,98967 <,0001	1,00	-0,36579 0,0395	-0,38459 0,0298
BLUP-GE	-0,34444 0,0535	-0,36579 0,0395	1,00	0,97697 <,0001
BLUE-GE	-0,35084 0,0490	-0,38459 0,0298	0,97697 <,0001	1,00

- Arriba correlación, abajo significancia.

El resultado obtenido presenta un alto valor de las correlaciones planteadas para etapas avanzadas para las dos variables al tomarlas como fijas (BLUE) o aleatorias (BLUP) lo que indica convergencia de los valores, que se puede interpretar que al tratarse de variables determinantes en el rendimiento de tubérculo no tiene mayor ingerencia si las variables son tratadas como efectos fijos o aleatorios, por lo que lo que recomiendan aplicar la metodología BLUP pues permite tener respuestas más conservadoras que tienen un efecto de poca tolerancia con genotipos muy superiores o muy inferiores y da una visión de su posible comportamiento en un siguiente ensayo tal como lo indica Piepho (1994).

Tabla 2-8. Correlaciones para GE y RT para la ES5.

	BLUP-GE	BLUE-GE	BLUP-RT	BLUE-RT
BLUP-RT	1,00	1,00000 <,0001	-0,48117 0,1591	-0,48117 0,1591
BLUE-RT	1,00000 <,0001	1,00	-0,48117 0,1591	-0,48117 0,1591
BLUP-GE	-0,48117 0,1591	-0,48117 0,1591	1,00	1,00000 <,0001
BLUE-GE	-0,48117 0,1591	-0,48117 0,1591	1,00000 <,0001	1,00

- Arriba correlación, abajo significancia.

En etapas avanzadas de programas de mejoramiento la posibilidad de determinar la utilidad del estimador BLUP, siendo que los genotipos se comportan como variables fijas (en muchos casos de modelos con efectos mixtos), teóricamente tiene la ventaja de aprovechar las repeticiones, como en este caso los diseños BCA, para comprobar la existencia de varianzas que pudiesen generar algún tipo de corrección.

2.5 Conclusiones

Se obtuvo un avance genético de a a $1,228 \text{ kg.planta}^{-1}$ en las etapas avanzadas de mejoramiento, pues la posibilidad de incrementar el valor del rendimiento está fuertemente ligado a la correcta selección de genotipos en las etapas tempranas de selección, pues consiste en un proceso secuencial y acumulativo.

Aunque los valores de resistencia y tolerancia a enfermedades ya se han obtenido, es posible introducirlos como un elemento más dentro del índice de selección haciendo de éste un proceso aun más restrictivo, enfocado a la obtención de mejores genotipos mejorando hacia la mayor cantidad de variables posibles.

Por su parte la variable Gravedad Específica, no tuvo cambios notorios entre las etapas de selección indicando la fuerte relación de esta variable con el ambiente, y con poco cambio debido al genoma, por lo cual la selección para esta variable en etapas

tempranas de mejoramiento es fundamental.

En etapas de selección avanzadas, la implementación de los valores BLUP y el índice ESIM pueden convertirse en una herramienta que puede mejorar la metodología de selección, debido a que facilita la integración de variables respuestas corregidas y clasificadas dentro de un índice que permite la discriminación de los mejores genotipos entre todos los genotipos. Para el caso, finalmente en la etapa de selección cinco se obtuvo un soporte estadístico eficiente que corroboró la descripción de algunos genotipos que hoy en día se conocen como variedades, indicando que la técnica tiene un alto potencial para discriminar eficientemente genotipos.

Los análisis de IGA facilitan la caracterización de localidades y la distinción de las mejores con el fin de convertir este análisis en una herramienta adicional que permita una discriminación aún más restrictiva, asociando su mejor comportamiento a un mejor ambiente.

La H^2 es un parámetro genético que siendo obtenido a partir de los valores BLUP se puede utilizar en etapas avanzadas de selección, como un indicador de la correcta selección en etapas tempranas para las variables RT y GE.

Se recomienda la implementación de selección de individuos con la metodología BLUP/ESIM en etapas intermedias, tardías y finales de etapas de selección pues su alta capacidad predictiva y relativa facilidad y análisis de interpretación le permite una discriminación apropiada de los genotipos.

2.6 Bibliografía

- Almeida Filho, J. E. de, Tardin, F. D., Resende, M. D. V. de, Silva, F. F. e, Granato, Í. S. C., y Menezes, C. B. de. (2014). Genetic evaluation of grain sorghum hybrids in Brazilian environments using the REML/BLUP procedure. *Scientia Agricola*, 71(2), 146–150.
- Alvarado, G., López, M., Vargas, M., Pacheco, Á., Rodríguez, F., Burgueño, J., y Crossa, J. (2015). META-R (Multi Environment Trial Analysis with R for Windows. El Batán, Mexico: International Maize and Wheat Improvement Center. Consultado en <http://hdl.handle.net/11529/10201> International Maize and Wheat Improvement Center [Distributor] V19 [Version]
- Aversano, R., Contaldi, F., Ercolano, M. R., Grosso, V., Iorizzo, M., Tatino, F., ... Carputo, D. (2015). The *Solanum commersonii* Genome Sequence Provides Insights into Adaptation to Stress Conditions and Genome Evolution of Wild Potato Relatives. *The Plant Cell*, 27(4), 954–968.
- Barbosa, M. H. P., Ferreira, A., Peixoto, L. A., Resende, M. D. V., Nascimento, M., y Silva, F. F. (2014). Selection of sugar cane families by using BLUP and multi-diverse analyses for planting in the Brazilian savannah. *Genetics and Molecular Research*, 13(1), 1619–1626.
- Bernardo, R. (1995). Best Linear Unbiased Prediction of Maize Single-Cross Performance. *Crop Science*, 36, 50–56.
- Bernardo, R. (1996). Testcross additive and dominance effects in best linear unbiased prediction of maize single-cross performance. *Theoretical and Applied Genetics*, 93(7), 1098–1102.
- Bonierbale, M., Amoros, W., Espinoza, E., Mihovilovich, E., Roca, W., y Gómez, R. (2004). Recursos Genéticos de la papa: don del pasado, legado para el futuro. *Suplemento Revista Latinoamericana de La Papa*, 12.
- Borges, V., Ferreira, P. V., Soares, L., Santos, G. M., y Santos, A. M. M. (2010). Seleção de clones de batata-doce pelo procedimento REML/BLUP. *Acta Scientiarum - Agronomy*, 32(4), 643–649.
- Burgos, G., Amoros, W., Morote, M., Stangoulis, J., y Bonierbale, M. (2007). Iron and zinc concentration of native Andean potato cultivars from a human nutrition perspective. *J. Sci. Food Agric.*, 87, 668–675.
- Ceballos, H., Morante, N., Calle, F., Lenis, J. I., Jaramillo, G., y Pérez, C. (2002).

- Mejoramiento Genético de la Yuca. In B. Ospina P., H. Ceballos, E. Alvarez, A. Bellotti, L. Calvert, B. Arias, ... M. I. Cuervo (Eds.), *La yuca en el Tercer Milenio: Sistemas modernos de producción, procesamiento, utilización y comercialización*. (pp. 295–325). Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT); Consorcio Latinoamericano para la Investigación y el Desarrollo de la Yuca.
- Ceballos, H., Pérez, J. C., Joaquín Barandica, O., Lenis, J. I., Morante, N., Calle, F., ... Hershey, C. H. (2016). Cassava Breeding I: The Value of Breeding Value. *Frontiers in Plant Science*, 7(September).
- Ceron-Rojas, J. J. (2006). A Selection Index Method Based on Eigenanalysis. *Crop Science*, 46(4), 1711–1721.
- Cerón-Rojas, J. J., Castillo-González, F., Sahagún-Castellanos, J., Santacruz-Varela, A., Benítez-Riquelme, I., y Crossa, J. (2008). A molecular selection index method based on eigenanalysis. *Genetics*, 180(1), 547–557.
- Cerón-Rojas, J. J., Crossa, J., Sahagún-Castellanos, J., Castillo-González, F., y Santacruz-Varela, A. (2006). A selection index method based on eigenanalysis. *Crop Science*, 46(4), 1711–1721.
- Cerón-Rojas, J. J., Crossa, J., Toledo, F. H., y Sahagún-Castellanos, J. (2016). A predetermined proportional gains eigen selection index method. *Crop Science*, 56(5), 2436–2447.
- Cotes, J. M., Ñustez, C. E., Martínez, R., y Nelson Estrada. (2000). Análisis de la interacción genotipo por ambiente en papa (*Solanum tuberosum* spp. andigena), a través de una metodología no paramétrica. *Agronomía Colombiana*, 17, 43–56.
- Eberhart, S. A., y Russell, W. A. (1966). Stability Parameters for Comparing Varieties. *Crop Science*, 6(3), 36–40.
- Federer, W., y Raghavarao, D. (1975). On Augmented Designs. *Biometrics*, 31(1), 29–35.
- Federer, W. T. (1998). Recovery of Interblock, Intergradient, and Intervariety Information in Incomplete Block and Lattice Rectangle Designed Experiments, 54(2), 471–481.
- Ferreira De Carvalho, A. D., Fritsche Neto, R., y Geraldi, I. O. (2008). Estimation and prediction of parameters and breeding values in soybean using REML/BLUP and Least Squares. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 8(3), 219–224.
- Flori, A. R. P. A., y Hamon, L. B. S. (2001). Prediction of oil palm (*Elaeis guineensis*, Jacq.) agronomic performances using the best linear unbiased predictor (BLUP), 787–792.
- Francis, T. R., y Kannenberg, L. W. (1978). YIELD STABILITY STUDIES IN SHORT-SEASON MAIZE. I. A DESCRIPTIVE METHOD FOR GROUPING GENOTYPES.

Canadian Journal of Plant Science, 62(1), 105–111.

Franco, J., Crossa, J., Taba, S., y Shands, H. (2003). A multivariate method for classifying cultivars and studying group X environment X trait interaction. *Crop Science*, 43(4), 1249–1258.

Gilmour, A. (2010). *Why use BLUPs? An introduction to fixed and random effects for plant breeders . Analysis*.

Hammond, J. P., Broadley, M. R., Bowen, H. C., Spracklen, W. P., Hayden, R. M., y White, P. J. (2011). Gene expression changes in phosphorus deficient potato (*Solanum tuberosum* L.) leaves and the potential for diagnostic gene expression markers. *PLoS ONE*, 6(9).

Haslett, S. J., Isotalo, J., Liu, Y., y Puntanen, S. (2013). Equalities between OLSE , BLUE and BLUP in the linear model.

Henderson, C. (1953). Estimation of Variance and Covariance Components. *Biometrics*, 9(2), 226–252.

Henderson, C. (1984). *Applications of Linear Models in Animal Breeding Models*. Guelph, Ontario. Canada: University of Guelph.

Henderson, C. R. (2012). Best Linear Unbiased Prediction (BLUP) of Random Effects in the Normal Linear Mixed Effects Model. In *Aaps*.

Hirsch, C. N., Hirsch, C. D., Felcher, K., Coombs, J., Zarka, D., Van Deynze, A., ... Buell, C. R. (2013). Retrospective view of North American potato (*Solanum tuberosum* L.) breeding in the 20th and 21st centuries. *G3 Genes, Genomes, Genetics*, 3(6), 1003–13.

Huamán, Z., y Spooner, D. M. (2002). Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* sect. *Petota*). *American Journal of Botany*, 89(6), 947–965.

Lado, B., Barrios, P. G., Quincke, M., Silva, P., y Gutiérrez, L. (2016). Modeling Genotype × Environment Interaction for Genomic Selection with Unbalanced Data from a Wheat Breeding Program. *Crop Science*, 56(5), 2165.

Li, L., Tacke, E., Hofferbert, H. R., Lübeck, J., Strahwald, J., Draffehn, A. M., ... Gebhardt, C. (2013). Validation of candidate gene markers for marker-assisted selection of potato cultivars with improved tuber quality. *Theoretical and Applied Genetics*, 126(4), 1039–1052.

Littell, R. C., Milliken, G. A., Stroup, W. W., Wolfinger, R. D., y Schabenberger, O. (2006).

- SAS for mixed Models (2nd ed.). Cary, NC, USA: SAS Press.
- Pacheco, Á., Vargas, M., Alvarado, G., Rodríguez, F., Crossa, J., y Burgueño, J. (2015). "GEA-R (Genotype x Environment Analysis with R for Windows). International Maize and Wheat Improvement Center [Distributor]. Consultado en <http://hdl.handle.net/11529/10203>
- Patterson, H., y Thompson, R. (1971). Recovery of Inter-Block Information when Block Sizes are Unequal. *Biometrika*, 58(3), 545–554.
- Peña, C., Restrepo-Sánchez, L.-P., Kushalappa, A., Rodríguez-Molano, L.-E., Mosquera, T., y Narváez-Cuenca, C.-E. (2015). Nutritional contents of advanced breeding clones of *Solanum tuberosum* group Phureja. *LWT - Food Science and Technology*, 62(1), 76–82.
- Piepho, H. P. (1994). Best Linear Unbiased Prediction (BLUP) for regional yield trials: a comparison to additive main effects and multiplicative interaction (AMMI) analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, 89(5).
- Piepho, H. P., Möhring, J., Melchinger, A. E., y Büchse, A. (2008). BLUP for phenotypic selection in plant breeding and variety testing. *Euphytica*, 161(1–2), 209–228.
- Plaisted, R. L., y Peterson, L. C. (1959). A technique for evaluating the ability of selections to yield consistently in different locations or seasons. *American Potato Journal*, 36, 381–385.
- Poehlman, J., y Allen, D. (2003). *Mejoramiento genético de las cosechas*. (2 Edición). Mexico D.F: Limusa.
- Potato Genome Sequencing Consortium. (2011). Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. *Nature*, 475, 189–195.
- Rivadeneira, J., Ortega, D., Morales, V., Monteros, C., y Cuesta, X. (2016). Efecto de la interacción genotipo por ambiente sobre los contenidos de Hierro, Zinc y Vitamina C en Genotipos de Papa (*Solanum* sp.). *Revista Latinoamericana de La Papa*, 20(1), 32–45.
- Rivera, J. E., Herrera, A. O., y Rodríguez, L. E. (2011). Assessment of the processing profile of six "creole potato" genotypes (*Solanum tuberosum* Phureja Group). *Agronomía Colombiana*, 29(1), 73–81.
- Robinson, G. K. (1991). That BLUP is a Good Thing: The Estimation of Random Effects. *Statistical Science*, 6(1), 15–32.
- Rodríguez Molano, L. E. (2013). *Análisis genético y molecular para rendimiento y período de reposo de tubérculo en papa a nivel diploide (S.bukasovvi x S. tuberosum Grupo Phureja)*. Universidad Nacional de Colombia. Consultado en

<http://www.bdigital.unal.edu.co/44373/>

- Shukla, G. K. (1971). Some statistical aspects of partitioning genotype-environmental components of variability. *Heredity*, 237(2), 237–245.
- Slater, A. T., Wilson, G. M., Cogan, N. O. I., Forster, J. W., y Hayes, B. J. (2014). Improving the analysis of low heritability complex traits for enhanced genetic gain in potato. *Theoretical and Applied Genetics*, 127(4), 809–820.
- Smith, H. F. (1936). A discriminant function for plant selection. *Papers on Quantitative Genetics and Related Topics*, 466–476.
- Ticona-Benavente, C. A., Brasil Pereira Pinto, C. A., Rodrigues de Figueiredo, I. C., y Martins Rodrigues Ribeiro, G. H. (2011). Repeatability of family means in early generations of potato under heat stress. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 11, 330–337.
- Ticona-Benavente, C. A., y da Silva Filho, D. F. (2015). Comparison of BLUE and BLUP/REML in the selection of clones and families of potato (*Solanum tuberosum*). *Genetics and Molecular Research*, 14(4), 18421–18430.
- Ticona-Benavente, C. A., y Pinto, C. A. B. P. (2012). Selection Intensities of Families and Clones in Potato Breeding. *Ciência E Agrotecnologia*, 36(1), 60–68.
- Vallejo, F. A., y Estrada, E. I. (2013). *Mejoramiento Genético de Plantas*. (2da Edición). Palmira, Colombia.: Editorial Universidad Nacional de Colombia.
- Yan, W. (2016). Analysis and Handling of G × E in a Practical Breeding Program. *Crop Science*, 56(5), 2106.

Anexo 1. Heredabilidad para RT por localidad para la ES5.

Statistic	Genotype-Variance	Residual_Variance	Heritability
Carlosama 12 ^a	0	57384.97166	0
Carlosama 12B	8296.582477	7300.434795	0.819683424
Cumbal 12 ^a	0	66018.77137	0
Cumbal 12B	4802.400525	7177.709723	0.727986323
Ipialpud 12 ^a	3675.445401	9881.434187	0.598041433
Ipialpud 12B	479.7858694	12023.26761	0.137647891
Jamondino 12 ^a	5749.29076	6688.266139	0.774695319
Jamondino 12B	1068.236095	37188.94865	0.103057146
Mosquera 12 ^a	20274.77703	14838.01112	0.845336078
Mosquera 12B	15961.04033	18513.89754	0.775202357
Obonuco 12 ^a	2611.604703	11343.82731	0.479408023
Obonuco 12B	10883.35793	11239.55945	0.794797414
San Ramón 12A	6040.91915	39827.45506	0.377609772
San Ramón 12B	0	40516.56123	0
Santa Barbara 12A	7691.751095	9715.342399	0.760010395
Santa Barbara 12B	24281.70383	17676.65802	0.846026801
Subachoque 12A	14008.79562	6436.393557	0.896970847
Subachoque 12B	12731.06452	6632.745619	0.884762146
Túquerres 12 ^a	0	6242.495649	0
Túquerres 12B	0	14729.50526	0
Zipaquira 12A	17131.87818	11655.78073	0.854635795
Zipaquira 12B	4953.155124	5102.804283	0.795194972

Anexo 2. Heredabilidad para GE por localidad para la ES5.

Statistic	Rep.	Genotype-Variance	Residual-Variance	Heritability
Carlosama12A	4	0	9.10948E-05	0
Carlosama12B	4	1.03E-05	3.95966E-05	0.509748958
Cumbal12A	4	2.11E-05	3.96481E-05	0.680867952
Cumbal12B	4	1.27E-05	1.41408E-05	0.782440568
Ipialpud12A	4	1.72E-05	3.26184E-05	0.678228097
Ipialpud12B	4	6.37E-05	2.81024E-05	0.900687358
Jamondino12A	4	2.2E-05	2.38803E-05	0.786367351
Jamondino12B	4	2.28E-05	1.45614E-05	0.862285907
Mosquera12A	4	3.65E-06	3.23011E-05	0.311364371
Mosquera12B	4	4.47E-06	2.98458E-05	0.374383961
Obonuco12A	4	1.47E-05	1.63333E-05	0.783070841
Obonuco12B	4	2.64E-05	0.000043419	0.708431514
San Ramon12A	4	1.39E-05	3.54508E-05	0.610345074
San Ramon12B	4	2.97E-05	3.62835E-05	0.76579913
Santa Barbara12A	4	2.18E-05	2.34349E-05	0.788480509
Santa Barbara12B	4	2.32E-05	0.000019319	0.827952363
Subachoque12A	4	4.55E-05	7.27485E-05	0.714211786
Subachoque12B	4	3.23E-05	1.21396E-05	0.914011356
Tuquerres12A	4	9.76E-06	2.13954E-05	0.646076028
Tuquerres12B	4	2.47E-05	6.85729E-05	0.590271457
Zipaquirá 12A	4	2.42E-05	9.31009E-05	0.510241541
Zipaquirá 12B	4	1.1E-05	0.000204717	0.177211346

3. Conclusiones generales

El mejoramiento genético de la papa a nivel diploide para rendimiento presentó una ganancia genética que fue evidente con el paso de los etapas de selección; si esto se acompaña con la posibilidad de obtener individuos con características de forma, color, rendimiento, gravedad específica, con altos niveles de heredabilidad, fácilmente se pueden establecer programas de mejoramiento aún más efectivos desde etapas tempranas de selección.

Se puede plantear que a partir de los análisis por familias se puede describir su potencial que puede ser explotado de manera que, solo las familias superiores y dentro de ellas los genotipos superiores, logren una mejor exploración en etapas subsecuentes de selección, lo que permite identificar progenitores para formar familias superiores.

Se establece la incógnita ¿Cuántas etapas de selección debe tener un programa de mejoramiento? Aunque la respuesta puede variar dependiendo de la posibilidad de hacer selecciones con mayor o menor presión, no debería implicar más de cuatro etapas, donde se apliquen diseños aumentados en dos etapas iniciales, favoreciendo una selección drástica hacia variables de alto valor comercial como forma redonda, color amarillo intenso en piel y carne y ojos superficiales. Posteriormente, máximo dos etapas de selección de las cuales la primera corresponda a una etapa de verificación del comportamiento de las variables de rendimiento y, posteriormente, en la última etapa hacer prueba multiambiente enfocada a la verificación de parámetros de estabilidad, plasticidad e interacción genotipo por ambiente.

En las ES1 y ES2 se debe hacer una selección drástica, buscando genotipos con alto valor en el mercado, para luego explorar su potencial de rendimiento y características como resistencia a factores bióticos y abióticos. Así mismo, una fuerte presión de

selección especialmente para características que no están influidas por el ambiente como color del tubérculo y profundidad de ojos y brillo de la piel después del lavado, teniendo en cuenta el incremento del valor comercial, sobre la cual hay una preferencia en el mercado.

En un programa de mejoramiento a nivel diploide se puede hacer mayor número de etapas de selección en menor tiempo, teniendo en cuenta que la papa criolla presenta ciclo corto y ausencia de periodo de reposo.

La reducción de una etapa de selección, como aquí se propone, es solo una de las metodologías, pues el ajuste de valores para potenciar familias se puede acompañar, con la aplicación del índice de selección ESIM, que se presenta en este trabajo como una metodología que previamente no se había aplicado a papa ni a papa criolla.

Existen elementos determinantes en el tiempo requerido para llevar a cabo un programa de mejoramiento de papa, aunque el progreso sea lento, gracias a la alta diversidad tiene un alto potencial de rendimiento y de tolerancia y resistencia a enfermedades no explorado, lo cual en consecuencia hace que el mantenimiento de variedades tradicionales se presente tal como sucede con la variedad Diacol Capiro, liberada en 1961, que se mantiene con vigencia e importancia como cultivar con destino a la industria de procesamiento, a pesar de ser uno de los genotipos más susceptibles a *P. infestans*, roña de la papa (*S. subterranea*) en raíz y tubérculo, y al virus del amarillamiento de las venas (PYVV).

Se puede aumentar la eficiencia de un programa de selección, si se generan poblaciones grandes (5.000 a 10.000 individuos) solamente si ellos provienen de parentales probados intensamente con el fin de determinar características como su habilidad combinatoria general y específica, y desarrollar estrategias que permitan hacer selección temprana en múltiples ambientes.

Como sucede en otras especies con reproducción asexual, la propagación vegetativa garantiza la homogeneidad de los individuos cultivados, sin embargo, de manera no tan eficiente un esquema tradicional, como el analizado aquí, conlleva la inversión de recursos que se pueden optimizar si se tienen en cuenta algunas recomendaciones.

La alta eliminación de individuos en la selección uno se debe posiblemente a combinaciones homocigotas que hace que sean inferiores en el programa de mejoramiento, adicionalmente, está la posibilidad de selección individual en condición heterocigota debido a que variedades silvestres y diploides de papa se agregan al pool genético de la población. Inicialmente es claro que se debe replantear el esquema tradicional de mejoramiento.

Posteriormente, se debería procurar el uso de diseños aumentados tipo II, donde los genotipos nuevos están distribuidos en todos los bloques propuestos. La metodología para implementar diseños aumentados tipo II promueven un análisis más robusto del efecto de la varianza sobre la población de selección. Siguiendo a esto se debe evaluar tanto el RT y la GE con valores BLUP, permitiendo un ajuste más apropiado que facilite la selección de familias superiores, lo cual aumenta la presión de selección basado en los criterios propuestos para construir el diseño Aumentado tipo 2.

La selección de familias en etapas tempranas permitirá evaluar la eliminación de una o dos etapas de selección subsecuentes, si se realiza una selección fuerte para caracteres de alta heredabilidad y fácil caracterización fenotípica como forma y color, mientras la tasa de multiplicación y la selección tardía se da para variables como RT y caracteres con baja heredabilidad.

En papa criolla se debe aprovechar el efecto heterótico en F1. A partir de esta posibilidad se podrían llevar los genotipos en tercera etapa de selección a pruebas multiambiente, siempre y cuando la selección de los caracteres este acompañado por la aplicación del índice ESIM, pues permite una selección robusta con base en una categorización en la que se privilegien de mayor manera genotipos superiores.

Los valores BLUP presentaron una amplia ventaja, debido a la posibilidad de hacer correcciones por individuos en el caso de diseños con repeticiones (i.e bloques completos al azar), o como se propuso en este caso, para diseños aumentados, utilizar los genotipos como repeticiones para obtener una media BLUP por familia para las dos variables utilizadas; en este caso, no solo como desviaciones de la media,

sino valiéndose de la posibilidad de aplicar un modelo mixto que favorece una selección aún más efectiva desde etapas iniciales.

Adicionalmente el uso de los valores BLUP y el IS por valores propios –ESIM– presentó evidencias de la realización de una fuerte corrección de los valores de las variables respuesta. Si en etapas tempranas se apuesta por una alta presión de selección de familias en diseños aumentados, en búsqueda del genotipo superior basado en el ajuste de los valores extremos, y posteriormente se complementa con etapas avanzadas donde los diseños en bloques pueden analizar en un esquema de un modelo mixto, se tiene una mayor posibilidad de obtener un éxito con suficientes evidencias en la consecución del objetivo del análisis.

El mejoramiento genético a nivel diploide, demuestra que es posible obtener altos rendimientos y características importantes como forma y color, y mayor gravedad específica, explotando las características de la herencia disómica. El proceso permitió en un tiempo relativamente corto para papa, tener avance genético para rendimiento y gravedad específica y poder entregar tres nuevos cultivares para mejorar la competitividad del sistema productivo de papa criolla en Colombia, con altas posibilidades de impactar mercados nacionales e internacionales.