



ESTRATEGIAS Y PERSPECTIVAS DEL MEJORAMIENTO GENÉTICO DE PAPA (*Solanum tuberosum* L.) EN BOLIVIA

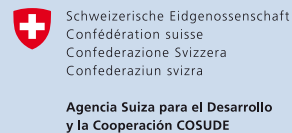
Institución responsable:



Instituciones colaboradoras:



Instituciones financiadoras:



JULIO GABRIEL

**FUNDACIÓN PARA LA PROMOCIÓN E INVESTIGACIÓN
DE PRODUCTOS ANDINOS
(PROINPA)**

DOCUMENTO MARCO

**ESTRATEGIAS Y PERSPECTIVAS DEL
MEJORAMIENTO GENÉTICO DE PAPA
(*Solanum tuberosum* L.) EN BOLIVIA**

Cochabamba, Bolivia
2010

© Fundación para la Promoción e Investigación de Productos Andinos - PROINPA
Av. Menece, Km 4, Zona El Paso
Telf.: (591 4) 431 9595 • Fax: (591 4) 431 9600
e-mail: proinpa@proinpa.org • www.proinpa.org

2010 Documento Marco: **Estrategias y Perspectivas del Mejoramiento Genético de Papa (*Solanum tuberosum* L.) en Bolivia**

Bajo Depósito Legal: 2-1-1006-10
ISBN: 978-99954-743-2-4

Autor

Julio Gabriel

Revisión técnica

Ximena Cadima
Jorge Rojas
Antonio Gandarillas
Edson Gandarillas

Producción y edición

Samantha Cabrera
Andrea Alemán

Diseño

Madisg
email: marisoliz9@gmail.com

Tiraje

500 ejemplares

Se resalta que el trabajo en el mejoramiento genético de papa ha demandado la participación y la contribución de profesionales que han contribuido a la innovación tecnológica para la generación de nuevos cultivares de papa, en especial es importante reconocer a las siguientes personas (mencionada por orden alfabético): Almanza Juan, Alvarez Victor, Carrasco Enrique, Coca Carolina, Equise Hemeregildo, Franco Javier, Fernández-Northcote Enrique, Gandarillas Antonio, García Willman, Herbas Jaime, Mamani Pablo, Mendoza Osmar, Oros Rolando, Ortuño Noel, Pereira René, Plata Giovanna, Salazar Magaly, Thiele Graham, Tórrez Rudy y Vallejos Juan.

Dedicatoria

Este libro lo dedicamos a la memoria del Dr. Nelson Estrada Ramos(+), fitomejorador colombiano, que contribuyó grandemente al mejoramiento genético de papa en Bolivia, Perú, Ecuador, Colombia y en toda Latinoamérica.

Julio Gabriel Ph.D.

Nació en La Paz, Bolivia en 1963. En 1990, obtuvo el título de Ing. Agrónomo en la Facultad de Ciencias Agrícolas, Pecuarias, Forestales y Veterinarias de la Universidad Mayor de San Simón de Cochabamba-Bolivia. En 1994, logró el título de Maestro en Ciencias (M.Sc.) en Genética en el Colegio de Posgraduados en Montecillo, México. El año 2007, obtuvo el Diploma de Estudios Avanzados (DEA) en Producción Vegetal en la Universidad Pública de Navarra (UPNA) en Pamplona - España y el año 2009, logró el Doctorado con nota sobresaliente "Cum lauden" en Producción Agraria y Aplicaciones Biotecnológicas en la misma universidad. Trabaja en la Fundación PROINPA desde 1989 hasta la fecha como investigador en mejoramiento genético de papa y otros cultivos. Coordina varios proyectos de convenio nacional e internacional. Publicó diversos artículos científicos y técnicos en revistas reconocidas y es parte del comité editor de la Revista de Agricultura y de la Revista Latinoamericana de la Papa (ALAP).

Contenido

Presentación	7
1. Introducción	8
2. Origen e importancia económica y social de la papa	8
3. Objetivos del mejoramiento genético de papa en PROINPA	10
3.1. Objetivo general	10
3.2. Objetivos específicos	10
4. Germoplasma silvestre y nativo, fuente valiosa de genes	10
5. Estrategia de mejoramiento genético de papa en Bolivia	14
5.1. Métodos básicos para el mejoramiento genético de papa	17
5.2. Fitomejoramiento Participativo (FMP)	31
6. Prioridades y perspectivas	35
7. Marcadores genéticos y selección asistida por marcadores	39
8. Biotecnología	40
9. Producción de semilla	40
10. Literatura consultada	41
11. Acrónimos	48

Presentación

La papa en Bolivia es producida por miles de familias de pequeños productores andinos, frecuentemente en condiciones difíciles, al ser afectada por el ataque de plagas y enfermedades, sequías y heladas, bajo nivel de fertilidad de los suelos, etc. En este contexto, la Fundación para la Promoción e Investigación de Productos Andinos (PROINPA) asume la responsabilidad de mejorar la competitividad del cultivo de papa mediante el mejoramiento genético para la generación de nuevos cultivares.

PROINPA ha invertido por 21 años en el mejoramiento genético de papa, en un inicio bajo el liderazgo del reconocido fitomejorador colombiano Dr. Nelson Estrada (+) y posteriormente, de su discípulo boliviano, el Dr. Julio Gabriel. Los trabajos realizados por ambos profesionales, han sentado las bases del mejoramiento genético de papa en Bolivia, desarrollando capacidades para generar nuevos cultivares en función a las demandas como un proceso continuo. En este sentido, se ha liberado papas con atributos como: mejor rendimiento, resistencia a tizón, nematodos, virus y otros, que cada día se difunden más entre los agricultores bolivianos...

En este documento se describen las principales técnicas convencionales para lograr la incorporación y/o introgresión de genes con caracteres de interés económico, como: el rendimiento, la resistencia a factores bióticos y abióticos, precocidad, sequía, helada y otros, a través del uso de germoplasma nativo, especies silvestres y genotipos mejorados con alto potencial, así como la aplicación de metodologías para selección participativa y el uso de marcadores moleculares para la selección asistida. También se debe destacar que se describe la valiosa experiencia de fitomejoramiento participativo en papa.

Toda esta experiencia ha servido para producir el documento, sobre mejoramiento genético de la papa en el país: “ESTRATEGIAS Y PERSPECTIVAS DEL MEJORAMIENTO GENÉTICO DE PAPA (*Solanum tuberosum* L.) EN BOLIVIA” dirigido a los fitomejoradores de Bolivia y Latinoamérica.

Dr. Antonio Gandarillas
Gerente General
Fundación PROINPA

1. Introducción

En 1989 se inició el Programa de Investigación de la Papa (actualmente Fundación PROINPA) en el marco del ex – IBTA (Instituto Boliviano de Tecnología Agropecuaria), con recursos provenientes de la Cooperación Suiza para el Desarrollo (COSUDE) y el asesoramiento del Centro Internacional de la Papa (CIP). Este también fue el inicio de un programa estructurado y con visión a largo plazo para mejoramiento genético de la papa en Bolivia. El programa se inició con una serie de consultas a técnicos y agricultores para determinar los factores principales que limitan la producción de papa en este país, información que sirvió para determinar las prioridades del mejoramiento genético de este cultivo. Uno de los grandes aportes fue el realizado por el Dr. Nelson Estrada, fitomejorador de nacionalidad colombiana, con amplia experiencia en mejoramiento genético de papa en la zona andina, con quién se logró la liberación de seis nuevos cultivares de papa en 1995.

Se trabajó en el restablecimiento del Banco Nacional de Papa en la Estación Experimental de Toralapa, como fuente genética para el mejoramiento. Se definieron en el programa varias líneas de investigación como: rendimiento, resistencia al tizón tardío, a los nematodos (*Nacobbus aberrans* y *Globodera* sp.), a la verruga (*Synchytrium endobioticum*), a los virus (PVY y PLRV), a la polilla (*Pthorimaea operculella*), tolerancia a heladas, sequía y precocidad. Otras fuentes de resistencia provinieron de material genético del CIP y del ICA de Colombia. Las evaluaciones se realizaron en diferentes zonas paperas del país, para tizón (Cochabamba, Chuquisaca, Tarija y Valles Mesotérmicos de Santa Cruz), para nematodos (Cochabamba, Chuquisaca), para heladas (Cochabamba, Oruro, Potosí y La Paz) y para sequía (Cochabamba y Potosí).

En el periodo 1989 - 1997 el programa de mejoramiento genético de papa de PROINPA logró generar cultivares aptos para consumo en fresco y para la industria, que se están cultivando en varios sitios de Bolivia; entre las cuales se halla Robusta, Jaspe, Perla, India, Chaposa, Chota Ñawi, Cordillera, Puka Waych'a, Aurora, Puyjuni Imilla, Palta Chola y Cholita Rosada, todas con resistencia al tizón y/o al nematodo-rosario (Carrasco *et al.* 1995, Gabriel *et al.* 2001, Gabriel 2007a, Gabriel *et al.* 2007b, Gabriel *et al.* 2007d), otras generadas fueron las tolerantes a la helada como Illimani, Tunari, Condori y Sajama (Gabriel *et al.* 2001), y finalmente algunos cultivares resistentes a verruga como Escalante y Pollerita.

En el año 1997 el IBTA fue cerrado; para evitar que se pierda toda la capacidad en desarrollo de tecnología que se había logrado, se constituyó la Fundación PROINPA

(Promoción e Investigación de Productos Andinos), que a pesar de no contar con un financiamiento estable, dio continuidad al programa de mejoramiento genético, manteniendo algunas líneas de investigación principales como son el rendimiento, la resistencia al tizón de la papa, al nematodo-rosario, al nematodo-quiste, a los virus PVY y PLRV, y a la verruga con fondos gestionados de la cooperación internacional como la Unión Europea, Fontagro, Preduza, PRGA, BMZ, JANE, IFAD, CYTED, Consorcio Andino, INIA-España, etc.; para así continuar con la generación de nuevos cultivares.

Con los recursos disponibles por la captación de proyectos concursables, que tienen una duración máxima de tres años, en el mejor de los casos, se continúa generando cultivares más productivos, resistentes a factores priorizados, precoces y con aptitud para la industria y consumo en fresco. Para lograr estas tecnologías se está utilizando material del banco de germoplasma de papas nativas y silvestres e incorporando clones avanzados del CIP y de otros países.

2. Origen e Importancia Económica y Social de la Papa

La papa perteneciente a la familia de las Solanáceas y al género *Solanum*, posee siete especies cultivadas y probablemente, más especies silvestres relacionadas que cualquier otro cultivo. Existen diversos tratamientos taxonómicos sobre la papa, en este documento se tomará como referencia la clasificación de Spooner & Hijmans (2001) que reconocen 196 especies silvestres distribuidas en las Américas desde el Sudoeste de Estados Unidos hasta el centro de Argentina y Chile. La evolución filogenética y las fuerzas evolutivas de selección, migración, mutación, hibridación, poliploidización e introgresión, han contribuido a la divergencia y a explicar el origen de la gran variabilidad genética presente en la papa cultivada y sus parientes silvestres (Egúsquiza 1987).

Probablemente la papa se domesticó hace 10.000 años en el altiplano, entre Perú y Bolivia, donde se encuentra la mayor variabilidad genética de especies silvestres y cultivadas (Engel 1964, Morales 2007). Las primeras papas domesticadas fueron especies diploides de la especie *Solanum stenotomum* (Hawkes 1979, Ross 1986, Hawkes 1990). Estudios citoplasmáticos consideran que la especie tetraploide *S. andigena* se originó de *S. stenotomum* y *S. phureja*. A partir de *S. andigena* se originó *S. tuberosum*. A través de muchos años, múltiples cruzamientos con diferentes especies silvestres, contribuyeron a la introgresión tanto de genes de resistencia como de caracteres de calidad (Grun *et al.* 1977). Recientes investigaciones taxonómicas y moleculares de Spooner *et al.* (2005), sugieren un origen monofilético de la papa cultivada (*S. tuberosum*) a partir del complejo "*brevicaule*". Es posible considerar que la domesticación de *S. tuberosum* pudo ser iniciada en el período Paleoindio (12.000-8.000 a.C.), y mejorada (tubérculos de mayor tamaño) en el Arcaico (8.000-1.800 a.C.), por los primeros habitantes de la sierra alto-peruana (Morales 2007).

La papa es uno de los cultivos alimenticios más importantes difundidos a nivel mundial. En producción de proteína por unidad de tiempo y superficie, y en la obtención de energía, es superior al resto de los cultivos (Estrada 2000). En cuanto a producción e importancia alimenticia, la papa ocupa el cuarto lugar, después del arroz, trigo y maíz (FAO 2004).

En Bolivia ocupa el primer lugar entre los tubérculos cultivados con una superficie aproximada de 140.000 ha de cultivo e involucra aproximadamente a 200.000 agricultores en la producción de papa, que son el 30 a 40% del total de agricultores del país (Gabriel y Carrasco 1998, Blajos *et al.* 2007, Zeballos *et al.* 2009). Es la principal fuente de alimentación e ingresos en Bolivia (Estrada *et al.* 1994, Fernández-Northcote

et al. 1999), siendo 114 municipios del país que priorizaron la papa (Zeballos et al. 2009). Entre los tres primeros rubros, ocupa el segundo lugar a nivel nacional; la producción es aproximadamente de 750 mil toneladas al año, lo cual representa entre 300 a 600 millones de bolivianos (Blajos et al. 2007, Zeballos et al. 2009).

En un trabajo reciente realizado por Zeballos et al. (2009), se ha elaborado una serie de mapas que muestran la distribución de los cultivares nativos por provincias. Esta identificación tiene relevancia porque permite encarar medidas de política y asistencia técnica asociadas a lograr un mayor aporte de la papa en la solución del objetivo para lograr seguridad alimentaria y mejorar los ingresos de los productores.

Los mismos autores mencionan que distribución geográfica de la distribución de los cultivares nativos es importante con relación a políticas de seguridad alimentaria, para aprovechar el desarrollo de nuevos productos para mercados nacionales e internacionales y como un importante factor en el futuro inmediato, para contribuir en la disminución de riesgos de cosecha y producción, asociados al cambio climático.

Es de resaltar que el consumo ha disminuido dramáticamente a 35,96 kg/hab/año en el 2009, frente a la cifra de 1995 que fue de 45,2 k/hab/año (Zeballos et al. 2009). Esta cifra es muy baja respecto a lo que reportan a otros países como Perú con 80 kg/hab/año, Europa con 93,0 kg/hab/año, y Bielorrusia con 338 kg/hab/año. Además, el rendimiento promedio de 5,98 t/ha, poco ha variado en los últimos 40 años, tal como lo reporta el CIP (www.cipotato.org, Zeballos et al. 2009), estando entre los más bajos en Latinoamérica y el mundo.

Es claro que los cultivares producidos comercialmente son de bajo rendimiento, cultivados en nichos particulares, y no adaptados en una amplitud de zonas, sin atributos de resistencia a factores restrictivos importantes como por ejemplo al tizón (*Phytophthora infestans*), la polilla (*Symmetrichema tangolias*) o las heladas. A esto se suma el nulo o poco uso de semilla de calidad o semilla certificada, por los altos costos que implica y por la poca o ninguna disponibilidad de semilla certificada.

Por lo mencionado, es evidente que hay una demanda sentida de nuevos cultivares mejorados y de semilla de calidad que contribuyan a mejorar los rendimientos, que sean capaces de contrarrestar los efectos causados por los factores bióticos y abióticos más restrictivos, que ayuden a disminuir los costos de producción, mejorar los ingresos de los agricultores y disminuyan los efectos al medioambiente y el daño a la salud humana por el uso indiscriminado de pesticidas. Cabe resaltar que la superficie cultivada de papa tiende a disminuir, por lo que en el futuro será necesario lograr cultivares más productivos, capaces de producir en pocas superficies de tierra. Este aspecto ha sido demostrado por Zeballos et al. (2009), quienes encontraron respuesta en la producción de dos periodos analizados (1980-1990 y 1991-2007), demostrando que hubo correlación de la superficie cultivada disminuida con el aumento de rendimientos y poca correlación con el aumento de la superficie cultivada con papa, atribuible este aspecto (de 27 años de análisis) a una mejora en la productividad por el mayor uso de semilla mejorada, cultivares más productivos, avances en la técnica de cultivo e inclusive de riego.

3. Objetivos del Mejoramiento Genético de Papa en PROINPA

3.1. OBJETIVO GENERAL

Generar cultivares de papa que satisfagan la demanda de los agricultores, comerciantes, industriales y consumidores en general y que tengan atributos de precocidad, mayor rendimiento, calidad culinaria y con resistencia a los principales factores bióticos y abióticos que afectan a la papa.

3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Obtener cultivares con resistencia durable a enfermedades como tizón (*Phytophthora infestans*), verruga (*Synchytrium endobioticum*), virus (PVX, PVY y PLRV), nematodos (*Nacobbus aberrans* y *Globodera* sp.) y tolerancia a factores climáticos adversos como heladas y sequía.
- Incorporar la utilización de herramientas moleculares que posibiliten la selección asistida por marcadores.
- Utilizar como fuente de resistencia el material genético del banco de germoplasma de papa cultivada y silvestre.
- Analizar la aptitud para la comercialización de los clones prometedores (mejorados y nativos) mediante un análisis agroeconómico de los costes de producción y del mercado potencial con el fin de asegurar una explotación eficiente de los cultivares.
- Transferir y difundir metodologías y resultados del programa entre los usuarios, la comunidad científica, los mejoradores y el sector agroalimentario; y entregar material vegetal seleccionado a los agricultores de las zonas productoras de papa.

4. Germoplasma Silvestre y Nativo, Fuente Valiosa de Genes

La Fundación PROINPA ha conservado *ex situ* durante los últimos 20 años, por mandato delegado del Estado Boliviano, los recursos genéticos de papa nativa y sus parientes silvestres, como parte del Banco de Germoplasma de Tubérculos y Raíces Andinas (Cadima *et al.* 2008). Complementariamente también ha fortalecido la conservación *in situ*, en campos de agricultores ubicados en zonas de alta diversidad genética de este cultivo. Los recursos genéticos de papa de Bolivia han sido mantenidos desde 1958 hasta la fecha en el Centro Toralapa (Prov. Tiraque, Cochabamba, a 73 km carretera antigua hacia Santa Cruz, a 3.430 msnm). Las accesiones de papa nativa se mantienen principalmente en forma clonal en campo durante la época de cultivo, complementariamente en invernadero y utilizando técnicas de cultivo *in vitro*. El germoplasma conservado ha estado sometido a caracterización taxonómica y morfológica, evaluaciones agronómicas y evaluaciones sobre aptitudes agroindustriales. La conservación de las accesiones de papa silvestre se realiza por semilla sexual (True Potato Seed).

En la actualidad los recursos genéticos de papa conservados en el Banco de Germoplasma son de aproximadamente 1.760 accesiones de papa cultivada (Tabla 1) (Gabriel *et al.* 1999, Cadima *et al.* 2004, Cadima *et al.* 2008) y 528 accesiones de 34 especies de papa silvestre (Patiño *et al.* 2007 y 2008).

Tabla 1. Material cultivado, número de accesiones, ploidía y atributos de resistencia de la colección activa de papa. Centro Toralapa, 2008. Cochabamba-Bolivia.

Nombre científico	Ploidía	No. accesiones	Cruzabilidad (*)	Atributos (**)
<i>S. phureja</i>	2x=2n=24	18	5	t, b, c, v
<i>S. stenotomum</i>	2x=2n=24	235	4	c,r,t,s
<i>S. goniocalyx</i>	2x=2n=24	6	4	c,r
<i>S. x ajanhuiri</i>	2x=2n=24	84	3	h,c,r,s
<i>S. x juzepczukii</i>	3x=2n=36	131	2	h,g,s
<i>S. x curtilobum</i>	5x=2n=60	80	3	h,r,g,s
<i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i>	4x=2n=48	986	5	r,c,g,t,n,s
<i>S. tuberosum</i> ssp. <i>tuberosum</i>	4x=2n=48	64	4	c,r,t,n
En proceso de identificación	2x=2n=24	134		

(*) 1=Muy baja, 2=Baja, 3=Regular, 4=Buena, 5=Muy buena

(**) b=bacteria, c=calidad, g=Globodera, h=heladas, n=nematodos, r=rendimiento, t= tizón, v=virus, s=sequía

Con los resultados de la caracterización morfológica de las accesiones de papa cultivada, se han registrado 1.093 grupos morfológicos. También se tiene en proceso la caracterización molecular. Hasta el año 2008 se caracterizó un 30% de la colección, encontrándose los siguientes resultados: la especie *S. stenotomum* posee el mayor número de genotipos (97%) es decir, mayor diversidad genética respecto a las demás

Tabla 2. Especies silvestres, ploidía y atributos de resistencia de la colección de papa silvestre. Centro Toralapa, 2007. Cochabamba-Bolivia.

Nombre	Ploidía	Cruzabilidad (*)	Atributos (**)
<i>S. acaule</i>	2n-4x= 48	5	h,n,v
<i>S. alandiae</i>	2n-2x= 24	4	t,r
<i>S. anamatophyllum</i>	2n-2x= 24	1	s,e,v
<i>S. avilesii</i>	2n-2x= 24	3	t,r
<i>S. berthaultii</i>	2n-2x= 24	3	s,e,p,t
<i>S. brachycarpum</i>	2n-6x= 72	3	t,a,g
<i>S. brevidens</i>	2n-2x= 24	3	n,h
<i>S. bulbocastanum</i>	2n-2x= 24	2	v,b,e,g
<i>S. cardiphyllum</i>	2n-2x= 24	1	t,n,a
<i>S. chacoense</i>	2n-2x= 24	3	t,c,e
<i>S. chomatophyllum</i>	2n-2x= 24	4	e,v
<i>S. commersonii</i>	2n-2x= 24	1	h,e
<i>S. demissum</i>	2n-6x= 72	3	h,t
<i>S. etuberosum</i>	2n-2x= 24	2	h,s,e
<i>S. gandarillasii</i>	2n-2x= 24	3	v,n,e
<i>S. gourlayii</i>	2n-2x= 24	3	n,e
<i>S. holdelmani</i>	2n-2x= 24	2	n,v
<i>S. hougasii</i>	2n-6x= 72	3	s,e
<i>S. infundibuliforme</i>	2n-2x= 24	1	t,n,e
<i>S. iopetalum</i>	2n-6x= 72	3	v,e
<i>S. lignicaule</i>	2n-2x= 24	1	t,c
<i>S. medians</i>	2n-2x= 24	1	n,e
<i>S. megistracrolobum</i>	2n-2x= 24	2	s,v,n
<i>S. mochicense</i>	2n-2x= 24	1	s,n
<i>S. multidisectum</i>	2n-2x= 24	2	g,n,h
<i>S. okadae</i>	2n-2x= 24	2	h,s,v
<i>S. oplocesce</i>	2n-2x= 24	1	v,e
<i>S. poliadenium</i>	2n-2x= 24	1	t,v,e,n
<i>S. polytrichum</i>	2n-4x= 48	1	s,n,e,t
<i>S. sparsipilum</i>	2n-2x= 24	2	p,b
<i>S. spegazini</i>	2n-2x= 24	2	n,s
<i>S. sanctae-rosae</i>	2n-2x= 24	2	h,s,n
<i>S. scabrifolium</i>	2n-2x= 24	1	s
<i>S. stoloniferum</i>	2n-4x= 48	4	t,v,c
<i>S. tarijense</i>	2n-2x= 24	3	p,e
<i>S. verrucosum</i>	2n-2x= 24	3	t
<i>S. vernei</i>	2n-2x= 24	2	n,g,h
<i>S. weberbaueri</i>	2n-2x= 24	2	v,s

(*) 1=Muy baja, S.2=Baja, 3=Regular, 4=Buena, 5=Muy buena

(**) **a**=áfidos, **b**=bacteria, **c**=calidad en contenido de materia seca y bajos en azúcares reductores, **e**=*Epitrix* spp., **h**=heladas, **n**=nematodos, **p**=*Phthorimaea* spp., **r**=rendimiento, **t**=tizón, **v**=virus, **s**=sequía

especies, evaluada con cinco marcadores microsatélites. Posteriormente está *S. tuberosum* ssp. *andigena*, donde se han encontrado cerca de un 90% de genotipos diferentes. El resto de las especies reportan valores menores, como *S. phureja* con 55% de genotipos identificados, *S. x juzepczukii* con 47%, *S. x ajanhuiri* con 40% y el porcentaje más bajo fue de *S. curtilobum* con 6% de genotipos identificados. La caracterización molecular todavía está en curso porque se deben completar las accesiones faltantes por especie, sin embargo, los datos hasta ahora proporcionan información importante del estado de diversidad genética en cada una de las especies de la colección de papa (Rojas *et al.* 2007).

Además PROINPA cuenta con una colección de trabajo constituida por líneas de mejoramiento, provenientes del CIP-Perú, ICA-Colombia, otros países de América, Europa y los generados por la misma institución. También se tiene accesiones de especies silvestres de papa que se mantienen vegetativamente en invernadero (Tabla 2), los cuales están siendo utilizados en cruza interespecíficas (premejoramiento), a fin de transferir caracteres deseables de resistencia a los materiales cultivados.

UTILIZACIÓN DE GERMOPLASMA EN MEJORAMIENTO GENÉTICO DE PAPA

A principios del siglo XX se identificaron especies silvestres tuberíferas de papa como fuentes de resistencia a *P. infestans*. Sobre la base de esta identificación, se inició la introgresión de genes de resistencia mediante cruzamientos. A partir de 1920, numerosas expediciones científicas a México, América Central y Sudamérica, lugares que corresponden con los centros de origen y diversidad de la papa, permitieron recolectar y describir taxonómicamente unas 200 especies silvestres y ocho especies cultivadas (Hawkes 1990).

A pesar de la gran diversidad genética disponible en las especies silvestres del género *Solanum*, sólo un pequeño número ha sido utilizado para la introgresión de caracteres de resistencia en la papa cultivada. (Ross 1986, Spooner *et al.* 1991, Spooner and Bamberg 1994, Ruiz de Galarreta *et al.* 1998, Jansky 2000, Ochoa 2001, Spooner *et al.* 2004) y se estima que apenas un 5% han sido utilizados en programas de fitomejoramiento (Ugarte *et al.* 1994, Gabriel 1994, Gabriel *et al.* 1995, Colque 1996, Estrada 2000, Gabriel *et al.* 2001, Coca y Montealegre 2006, Gabriel *et al.* 2007c, García *et al.* 2007).

Por ejemplo, en la experiencia boliviana, Carrasco (1993) utilizó 48 accesiones de los recursos genéticos de papa del Banco de Germoplasma, para lograr híbridos interespecíficos con tolerancia a las heladas. Portanda (1994), utilizó 28 accesiones de las especies *S. ajanhuiri*, *S. stenotomum*, *S. gonicalyx* y *S. phureja* para realizar cruzamientos interespecíficos con *S. andigena* y *S. tuberosum*. Gabriel *et al.* (2007c), utilizaron 36 cultivares nativos de papa de diferentes especies del banco de germoplasma, para buscar resistencia duradera al tizón (*P. infestans*) y al nematodo-rosario (*N. aberrans*).

El poco uso de las especies silvestres y nativas en los programas de mejoramiento genético se puede atribuir a problemas serios de esterilidad. En la esterilidad hay que distinguir entre los mecanismos de inhibición prezigóticos y poszigóticos. La

autoincompatibilidad es una regla común en los materiales diploides cultivados y silvestres de papa y se debe al sistema de rechazo de los genes **S** que se oponen a la fecundación cuando están presentes en el gameto femenino y masculino simultáneamente; es decir, el polen con el gen S1 ó S2 no puede fertilizar el huevo de la planta que tiene la fórmula S1S2 (diploide). En cambio, si el polen tiene los alelos S3 ó S4, la fecundación es exitosa. Muy pocas especies silvestres diploides son compatibles (Estrada 2000).

Por otra parte, la relación favorable entre muchas de las especies para cruzarse y producir progenie fértil, ha contribuido al uso de recursos genéticos de papa.

También hay casos de incompatibilidad unilateral, de la parte femenina, tal como lo indica Abdalla y Hermesen citados por Estrada (2000). Otros autores indican casos de “incongruencia” en los cuales el polen en especies distanciadas es estéril (Hogendorm 1973 y Hermesen y Sawicka 1979, citados por Estrada 2000).

Las barreras prezigóticas de cruzabilidad se atribuyen a la incompatibilidad entre los genes nucleares y el plasmón, llamada también esterilidad citoplasmática masculina (ECM) (Grun 1974, Hanneman y Peloquin 1981 citados por Estrada 2000). Según la teoría, se puede obtener la F1 por cruzamientos en las dos direcciones, pero en la práctica solo se puede hacer en una dirección porque los gametos de uno de los padres no funciona, esto fue observado en el trabajo realizado por Orellana (2001).

Según Paul Grun citado por Estrada (2000), las diferencias generales al efectuar cruzamientos entre las líneas de cruzamiento y cultivares se deben al plasmón sensitivo introducido de *Solanum tuberosum* de Chile.

La fertilidad del polen es muy superior cuando proviene de plantas con plasmón no sensitivo de especies como *S. andigena*, *S. phureja*, *S. spegazinii* y *S. vernei* que cuando proviene de *S. tuberosum* (Sataub *et al.* citados por Estrada 2000).

La esterilidad citoplasmática masculina podría ser inducida con plásmidos o por fusión, ya que está controlado por plástidos o mitocondrios.

Por otra parte el potencial de hibridación de la papa depende, en primera instancia, del número cromosómico o número de ploidía y es característico de cada especie silvestre o cultivada de papa y del número de balance del endospermo (EBN). Así por ejemplo la especie *Solanum tuberosum* presenta una ploidia/EBN = 4x (4EBN), y el potencial de hibridación es mayor con las especies 4x (4EBN) y 6x (4EBN), mientras que presenta un potencial de hibridación menor con especies 4x (2EBN) y con especies 2x (2EBN) (Spooner y Hijmans 2001).

Otro ejemplo conocido es la cruce entre 2x (2EBN) *S. chacoense* x 2x (2EBN) *S. phureja*, que forman endospermo y embrión en la forma ordinaria, en contraste 2x *S. cardiophyllum* es 1EBN y su número cromosómico debe duplicarse para cruzarla como progenitor femenino con especies 2x (2EBN). Lo normal de un tipo 4 EBN es 4x, como en *S. andigena*, *S. demissum* es 6x también es un 4EBN. De acuerdo con estas hipótesis,

casi todas las especies diploides mexicanas y las sudamericanas que tienen la corola estrellada como *capsicibaccatum*, *commersonii*, *fernandezianum*, *lignicaule* y *circaefolium*, son 1EBN; en cambio, las especies sudamericanas que tienen la corola rotácea son 2ENB.

Sin embargo, hay excepciones, Estrada (2000) ha encontrado especies sudamericanas de corola rotácea con 1EBN: *S.chomatophilum*, *S. anamatophilum*, *S.weberbaueri*, *S. mochicence*, *S. toralapanum* y *S. megistracolobum* y algunas especies mexicanas con la corola estrellada que se pueden cruzar con diploides 2EBN como *S. bulbocastanum*. Además es posible cruzar *S. brevidens* y *S. etuberosum*, que tienen la corola rotácea pero que han sido colocadas en el grupo 1EBN con diploides cultivadas, y obtener abundante semilla (Estrada 2000).

A pesar de los múltiples problemas mencionados, podemos decir que se ha logrado cruzar *S. tuberosum* con muchas especies silvestres, como se reporta en gran parte de los trabajos de JG Hermsem en Holanda y los investigadores del Instituto Max Planck en Alemania y los trabajos recientes realizados en Perú, Colombia y Bolivia (Estrada 2000). Los caracteres no deseables de los clones avanzados se eliminaron después de varios ciclos de retrocruzamientos, labor tediosa pero necesaria al momento de utilizar especies silvestres.

5. Estrategia de Mejoramiento Genético de Papa en Bolivia

El programa de mejoramiento genético de papa en PROINPA comienza en la demanda de soluciones a un problema de importancia económica, que sea de índole biótico y/o abiótico, que causa pérdidas en el rendimiento y la calidad del producto. El problema debe ser lo suficientemente grande para justificar la intervención del programa de mejoramiento genético y la solución del problema debe ser juzgada como asequible por medio del mejoramiento genético. El programa de mejoramiento genético dispone de una amplia variabilidad genética para acceder a los genes valiosos, contar con la infraestructura apropiada, los métodos apropiados y disponibilidad de un buen respaldo económico a mediano y largo plazo.

Un primer paso fundamental para el funcionamiento del programa de mejoramiento genético en PROINPA fue la realización y consolidación de la estrategia de premejoramiento (pre-beeding), la cual básicamente consistió en la disponibilidad y el uso de cultivares y especies silvestres emparentadas de papa, para la introgresión de genes valiosos al cultivo de papa a través de la manipulación genética de gametos no reducidos ($2n$)¹ e híbridos triploides ($3x$)² (Tabla 3); logrando así el uso y disponibilidad de genes útiles para resistencia a factores bióticos y abióticos de importancia económica que afectan a la papa.

En los cruzamientos logrados, se transfirieron los genes a las primeras generaciones filiales (F1) y por retrocruzamientos recurrentes (BC o Back Crossing en inglés) hacia las especies cultivadas *adg* y/o *tbr*, se logró la eliminación de los genes indeseables y la acumulación de los genes deseables en los nuevos clones. La estrategia de premejoramiento generado en PROINPA, está descrita con detalle en la Tabla 3, donde se indican los diferentes cruzamientos que se pueden realizar, la fase o generación que se obtendría, los resultados que se lograrían en la fertilidad y la producción y los años que se tardaría hasta lograr la liberación de un cultivar (Estrada 2000). La mencionada Tabla 3 es una síntesis de la experiencia en premejoramiento generada de muchos años de trabajo del programa mejoramiento genético de papa.

- 1 Se refiere a la formación de diplogametos (gametos $2n$) como resultado de las desviaciones anormales en la meiosis, que pueden ser unilaterales, diploandroides en cruzamientos $4x-2x$, diploginoides en cruzamientos $2x-4x$ o bilaterales en cruzamientos $2x-2x$, en los tres casos forman híbridos tetraploides (Tabla 3).
- 2 Son capaces de producir polen $2n$ muy valiosos. Estrada desde 1982 ha logrado obtener híbridos triploides de la cruce de *sto-phu*, *sto-bre* y *acl-phu*. Uso estas cruces para cruzar con clones o cultivares tetraploides y obtener buenos híbridos en sólo dos generaciones de cruzamientos.

Tabla 3. Estrategia de premejoramiento (pre-breeding) para combinar silvestres con cultivadas y obtener por retrocruzamiento híbridos con buena fertilidad y producción.

Año	Cruzamientos		Fase	Resultado	
				Fertilidad	Producción
1-A	especie cultivada 2x gametos x,2x	especie silvestre 2x gametos x,2x	F1 interespecífico	2x buena 4x buena	baja buena
1-B	especie silvestre 4x	cultivadas 2x gametos x,2x	F1 interespecífico	3x escasa (funcional) 4x buena	baja buena
1-C	especie silvestre 6x	cultivada 2x gametos x,2x	F1 interespecífico	4x buena 5x mediana	buena buena
1-D	cultivada 4x	cultivada 4x	F1 intraespecífico	4x buena	muy buena a excelente
1-E	cultivada 2x gametos x,2x	cultivada 4x	F1 interespecífico	2x buena 4x buena	mediana buena
2	Especie cultivada adg,tbr 4x	F1 2x,3x,4x	RC1	buena en los tres casos	muy buena
3	especie cultivada 4x	RC1	RC2	buena	excelente
4, 5, 6	Pruebas de resistencia, adaptación, multiplicación				
7, 8	Semilla prebásica, fincas de agricultores				

Fuente: Elaboración propia.

Un segundo paso fundamental fue la generación de una estrategia aplicada de mejoramiento genético de papa, la misma que la Fundación PROINPA ha generado a través de 20 años. Esta estrategia se la puede observar en la Fig. 1 y la Tabla 4, donde se describe de manera detallada el proceso de mejoramiento genético de la papa, que ha permitido obtener por selección recurrente de nuevos cultivares, los cuales están siendo utilizados en varias zonas de Bolivia.

Se desarrolló una metodología de Fitomejoramiento Participativo (FMP), que contribuyó a la consolidación del programa de mejoramiento genético de papa en Bolivia (Gabriel *et al.* 2004). Esta es una metodología novedosa que involucra un diálogo de saberes entre agricultores y fitomejoradores para obtener nuevos cultivares mejorados de papa (descrita en el punto 5.2 del presente documento). También se ha iniciado la selección asistida por marcadores moleculares a través del uso de marcadores microsatélites y genes candidato (descrito en el punto 7). Se espera que en un futuro cercano estas técnicas modernas de la biología molecular sean de rutina y ayuden a una selección más rápida y segura de los nuevos cultivares y progenitores.

El proceso de mejoramiento genético de papa ha involucrado la participación de diferentes especialistas en fitopatología, nematología, biología molecular, recursos genéticos, agroindustria, socioeconomía y otros de PROINPA. Contó con el apoyo de aliados externos como el Centro Internacional de la Papa (CIP), el Instituto Colombiano Agropecuario (ICA), el Programa de Resistencia Duradera de la Zona Andina (PREDUZA), el Instituto Neiker Tecnalia del país Vasco-España, los INIAs de Chile, Argentina, Uruguay, Ecuador, Perú y otros.

Para la difusión de los cultivares de papa se contó con la participación de los Municipios, APP, ORPACA, ARADO, SEPA, ORS y otros. Sin embargo, este esfuerzo no ha

sido suficiente y se ha convertido en un problema recurrente en la difusión de nuevos cultivares, debido a que no se han podido producir volúmenes apreciables de semilla para una difusión a gran escala. Consideramos que esto podría representar una oportunidad para difundir a gran escala los nuevos cultivares de papa si se logra alianzas con instituciones gubernamentales y no gubernamentales de desarrollo y transferencia tecnológica, empresas semilleras y asociaciones de agricultores.

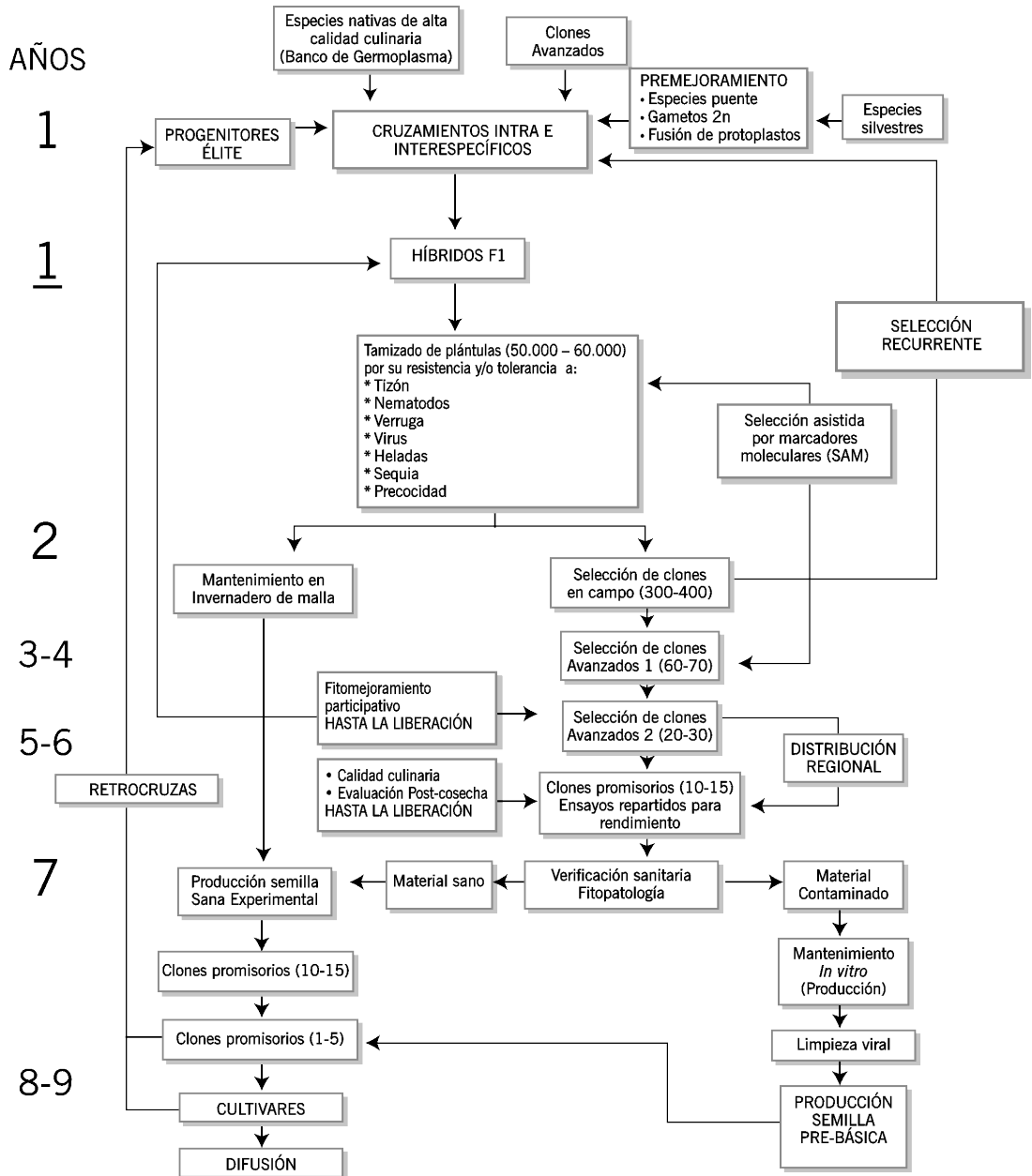


Figura 1. Esquema de mejoramiento genético de papa.

Tabla 4. Detalle de la estrategia de mejoramiento genético considerando la Figura 1.

Año	Acciones
1	<ul style="list-style-type: none"> • Cruzamientos intra e interespecíficos, con los progenitores ya descritos. • Obtención de miles de híbridos F1 (50000 - 60000)
2	<ul style="list-style-type: none"> • Tamizado de plántulas (50000 - 60000) en condiciones controladas por su tolerancia y/o resistencia a factores restrictivos • Selección de plántulas resistentes • Trasplante a macetas para formación de tubérculos • A la cosecha selección por caracteres agronómicos en tubérculo y rendimiento • Formación de clones de primer año para los diferentes factores • Dos tuberculillos son guardados en cámara fría para la multiplicación de semilla limpia
3	<ul style="list-style-type: none"> • Selección de clones en campo (300 a 400/factor). Seleccionándose entre el 20% a 30% de los tuberculillos guardados en cámara fría, se descartan los que fueron eliminados en campo
4	<ul style="list-style-type: none"> • Selección de Clones Avanzados 1 (60 a 70/factor) • Distribución a otros sitios (La Paz, Chuquisaca, Potosí, Tarija y Santa Cruz)
5	<ul style="list-style-type: none"> • Selección de Clones Avanzados 2 (20 a 30/factor) • Selección participativa hasta la liberación, con Productores, comercializadores, consumidores y técnicos (Comité de Selección).
6	<ul style="list-style-type: none"> • Selección de Clones Promisorios (10 a 15/factor) • Ensayos repetidos para rendimiento y estabilidad • Evaluaciones de poscosecha: <ul style="list-style-type: none"> – Calidad Culinaria (Participa Comité de Selección y otros) – Almacenamiento (Participa Comité de Selección y otros) • Verificación sanitaria (Fitopatología) <ul style="list-style-type: none"> – Material sano a producción de semilla experimental – Material contaminado a limpieza <i>in vitro</i>, posterior producción de semilla
7	<ul style="list-style-type: none"> • Selección de Clones Promisorios (5) • Entrega de cultivares Potenciales a Productores e Instituciones
8-9	<ul style="list-style-type: none"> • Pruebas en campo de cultivares potenciales, por productores e Instituciones • Multiplicación de semilla de calidad • Liberación de cultivares (1 a 3)
10	<ul style="list-style-type: none"> • Difusión (Coordinación Interinstitucional)

5.1. MÉTODOS BÁSICOS PARA EL MEJORAMIENTO GENÉTICO DE PAPA

Un cultivar moderno de papa requiere de la combinación de 50 o más caracteres importantes como es el caso de mayor rendimiento, que es el producto de la combinación de factores morfológicos, fisiológicos y ontogenéticos, adaptación a técnicas de manejo en el campo, como son el aporque, control de malezas y distancia de siembra en la cosecha y en el almacenamiento (Van der Zaag y Burton 1978), resistencia a los factores adversos, abióticos (heladas, sequía, suelos salinos, etc.) y bióticos (enfermedades, insectos, nematodos) (Estrada 2000), y calidad de acuerdo con los fines para los cuales se destina la papa (sólidos totales, compactación, azúcares reductores, tiempo de cocción, propiedades organolépticas, verdeamiento en almacén, contenido de glicoalcaloides, etc.).

Para encarar estos factores se requiere conocer cómo se heredan estos caracteres. Cuando la herencia se debe a factores mendelianos simples, se pueden obtener progenies seleccionadas con los caracteres deseados. Esto permite una selección temprana en plántulas para reducir la población en estudio, especialmente en la selección de caracteres bióticos y abióticos.

Lamentablemente muchos de estos caracteres están controlados por muchos genes (poligenes) y con frecuencia, pocas plántulas igualan o superan a los progenitores. En consecuencia, se deben obtener grandes cantidades de plántulas (cientos de miles en muchos casos) para seleccionar un cultivar mejorado. Un programa de mejoramiento genético convencional necesita entre 6 a 8 años para probar las plántulas y escoger los genotipos adecuados. De este proceso, sólo unos pocos genotipos serán superiores al promedio, pero eventualmente podrían tener ciertas desventajas en relación con los caracteres típicos de otros cultivares (Ross 1986).

En los países andinos, como es el caso de Bolivia, las poblaciones requeridas para iniciar la selección no son los cientos de miles de individuos que trabajan con *Solanum tuberosum* (que tiene una estrecha variabilidad) quienes usualmente evalúan, y por lo tanto es difícil encontrar un individuo con caracteres deseables; en el caso de la experiencia andina, se necesitan unas decenas de miles de individuos debido a las siguientes razones: 1) la disponibilidad de una amplia variabilidad genética en los cultivares de papa, 2) la abundancia de especies silvestres que pueden cruzar con los cultivares y 3) diferentes niveles de ploidía y alta fertilidad de polen.

Para la selección de una sola combinación en *Solanum tuberosum* se requieren entre 1.000 a 2.000 plántulas, en cambio en cultivares nativos y silvestres se requieren entre 100 a 200 plántulas.

SELECCIÓN DE PADRES Y TÉCNICAS DE CRUZAMIENTO

El éxito del fitomejoramiento depende básicamente de escoger los progenitores apropiados de manera que el cruzamiento origine individuos con características valiosas que se combinen o se complementen.

La mayoría de los clones obtenidos se descartan por su bajo rendimiento o por ser tubérculos defectuosos. Por ello es deseable cruzar progenitores que originen una progenie vigorosa, con alto grado de heterosis o vigor híbrido, y que los tubérculos tengan formas y tamaños apropiados para el uso comercial. La heterosis se entiende como un valor superior en vigor y rendimiento al mejor de los progenitores o al promedio de los dos padres. La heterosis probablemente se debe a efectos combinados de genes mayores y menores.

Es de considerar que, mientras los progenitores estén menos relacionados genéticamente, las probabilidades de alto vigor son mayores (cruzamientos entre especies y subespecies). Moller (1965) aconseja que antes de usar un genotipo en varios

cruzamientos, se realicen cruzamientos de prueba con algunos clones y se obtengan entre 100 y 200 plántulas, similar al sistema de «top-cross» en maíz para probar y seleccionar progenitores. Esto fue confirmado por Tai y Young (1984), quienes observaron que se podían seleccionar cuatro veces más clones de un progenitor con alta Aptitud Combinatoria General (ACG) que de un progenitor con baja ACG.

Otra práctica que ayuda al fitomejorador es anotar en las muchas familias que selecciona cuáles son los padres que originan familias en las que se seleccionan más clones desde el comienzo, por ejemplo, en algunas combinaciones sólo se escogen 2 a 3 clones, pero en otras se escogen entre 8 a 10 clones.

Los cruzamientos se pueden hacer en invernadero (técnica de ladrillo en camas de almácigo y en macetas) y en campo. La temperatura es muy importante para el éxito, la ideal está entre 12 a 20°C. Si los cruzamientos se hacen en el campo, las flores se deben proteger con bolsas de parafina para defenderlas del agua y de los insectos. La técnica de decapitación y colocación de inflorescencias en botellas con agua es buena cuando se desea una mejor retención de la flor y el fruto. Sin embargo, el número de semillas tiende a ser menor porque el crecimiento de las bayas es reducido.

SELECCIÓN DE PLÁNTULAS

El número de plántulas que se debe manejar cada año varía según las circunstancias y los factores a los cuales se desean seleccionar. Es de comprender que, con poblaciones mayores habrá mayor probabilidad de obtener buenas combinaciones, como lo indican la estadística y la genética de poblaciones. Sin embargo, el factor económico es el que predomina, así como la amplitud del material que se obtiene y se prueba. En general es preferible manejar poblaciones no muy altas pero que se puedan cuidar y evaluar adecuadamente, que poblaciones grandes sin mayor cuidado ni observación apropiada.

En los programas de mejoramiento genético con mayores recursos es común que se produzca un promedio de 200 familias/año con un total de 100.000 plántulas/año, dando un promedio de 500 plántulas por familia/año. En la mayoría de los países de América Latina, especialmente en los países andinos, se manejan entre 150 a 200 familias/año con un promedio de 100 a 200 plántulas por familia/año, lo que da un total de 20.000 a 30.000 plántulas/año que, como se mencionó, producen una variabilidad muy alta y permiten efectuar selecciones útiles. Estos materiales deben someterse durante los 6 a 8 años de selección a intensivas observaciones, tanto en invernadero como en campo.

La selección durante el primer año del estadio de plántula se debe realizar para factores claramente distinguibles y que tengan alta heredabilidad y cuando se puedan hacer las pruebas respectivas adecuadamente. Afortunadamente, para varias enfermedades y parásitos importantes, se han diseñado pruebas que permiten una eliminación temprana del material susceptible (Plaisted *et al.* 1984, Swiezynsky 1984, Estrada 2000).

Tal es el caso del tamizado para resistencia al tizón tardío (Plata y Gabriel 1999), virus (PVY, PLRV), nematodos (*Nacobbus aberrans* y *Globodera* sp.), verruga (*Synchytrium endobioticum*), rhizoctonias y otros, haciendo inoculaciones en el invernadero. Otras pruebas pueden ser realizadas para resistencia a las heladas, sometiendo las plántulas a bajas temperaturas (-4°C a -5°C) en la cámara de crecimiento. En invernadero se puede someter a estrés de sequía plantas jóvenes para luego evaluar la tolerancia a la sequía, realizar infestaciones controladas con insectos-plaga para evaluar la resistencia a insectos (Demagante *et al.* 1993).

Para la selección de caracteres con baja heredabilidad, se deben tomar precauciones y conservar la población relativamente alta hasta efectuar pruebas adecuadas.

El descarte que se hace en los ensayos de campo se basa generalmente en características agronómicas y morfológicas como el rendimiento (peso por planta y peso total), la precocidad, la uniformidad y tamaño de los tubérculos, el color de la piel, el color de la carne, las formas defectuosas de los tubérculos, la profundidad de ojos, las infecciones por virus (PVX, PVY y PLRV), la susceptibilidad a rhizoctonias (*Rhizoctonia* sp.) en hoja y tubérculo, el tizón (*Phytophthora infestans*), la sarna pulverulenta (*Spongospora subterranea*) en tubérculos, presencia de nódulos o quistes en las raíces causados por los nematodos (*Nacobbus aberrans* y *Globodera* sp.) u otras enfermedades originadas en el suelo. También es importante seleccionar tomando en cuenta el número de tubérculos con rajaduras, que son un signo de susceptibilidad al golpe de agua, porque hay un rompimiento de la epidermis después de un periodo de sequía y una lluvia repentina y prolongada.

En poscosecha otros factores importantes para el descarte son: el fácil verdeamiento, la rápida brotación, susceptibilidad a daños mecánicos, susceptibilidad a daños por pudrición e insectos, bajo peso específico, bajo contenido de materia seca, cocción difícil, alto contenido de glicoalcaloides y mala palatabilidad.

Algunos caracteres pueden cambiar a través de varios ciclos de cosecha. Según Maris (1969), los menos variables serían el color de la carne, la forma del tubérculo, la precocidad, la profundidad de ojos, longitud de estolones y el contenido de sólidos totales.

Si se hace una selección de clones provenientes de plántulas y trasplantadas a macetas en invernadero y se comparan con plántulas en el campo, sólo es posible encontrar correlación en aspectos negativos como tubérculo deforme o muy pequeño y ojos profundos, o en el color de la piel y de la carne (Pfeffer 1963, Gabriel y Carrasco 1998). En condiciones de América Latina se ha encontrado buena correlación entre el rendimiento y el tamaño de los tubérculos. Estos factores de selección, que se pueden comparar en invernadero y en campo, dependen también de las condiciones climáticas, lo cual requiere mantener el invernadero en condiciones muy similares a las de campo para lograr una buena correlación. En general es mejor llevar las plántulas de primera generación al campo donde se puede apreciar su potencial.

MEJORAMIENTO GENÉTICO POR GENEALOGÍA Y POR POBLACIONES

En el mejoramiento por genealogía o pedigree se emplean progenitores conocidos por sus características especiales de resistencia, rendimiento, adaptación o calidad (Estrada 2000). Así se pueden estimar sus potenciales de Aptitud Combinatoria Específica (ACE) o General (ACG) y esperar segregantes con varias características deseables. Este procedimiento requiere más trabajo y tiempo, pero puede ser muy útil para identificar una buena ACG ó ACE (González *et al.* 1999, González 1999, Orellana 2001).

El mejoramiento genético por poblaciones es menos laborioso porque se usa polen masal de varios padres para obtener familias con más semillas (5 a 10 veces más) y, se hace una selección general buscando aumentar los genes deseables en varias generaciones. Obviamente sólo se conocerá con exactitud el progenitor femenino. Este método usa más genes, pero los clones buenos que se obtengan no pueden ser repetidos. Este método puede ser de valor en las primeras fases del mejoramiento genético para ciertos caracteres (exploratorias) y puede ser más práctico cuando se manejan genes simples como en la resistencia al virus PVY.

Ambos métodos se pueden combinar empezando con un mejoramiento por poblaciones, seguido por el mejoramiento genético por genealogía (pedigree).

Un ejemplo, fue la selección de los clones *neotuberosum*, nombre que no corresponde a ninguna clasificación taxonómica, pero que fue nominado por varios investigadores de papa refiriéndose a la selección de nuevos genotipos de papa a partir de *Solanum andigena*, por más de tres generaciones para obtener clones adaptados a días largos, con mayor producción, mayor tamaño de tubérculo, que luego fueron usados en cruzamientos, para generar nuevas poblaciones de papa (Simmonds 1966, Glendining 1975a, 1976 y Plaisted *et al.* 1975). Mediante este procedimiento obtuvieron 71 clones de *neotuberosum* con rendimientos superiores a los 10 mejores cultivares y con resistencia al tizón tardío, verruga, sarna, nematodos y virus (Glendining 1975).

No todos los caracteres se logran combinar mediante el mejoramiento por poblaciones pero sí se logran clones con diversas características para emplearlos luego en combinaciones específicas.

Este trabajo también introdujo mayor vigor y heterosis en los clones, aumentando el rendimiento en un 15%, en comparación con los cruzamientos regulares de *S. tuberosum* x *S. tuberosum* (Cubillos y Plaisted 1976, Muñoz y Plaisted 1981). Con este método a nivel diploide de la cruce entre *S. phureja* x *S. stenotomum* Wissar y Mendoza (1978) obtuvieron clones con un rendimiento de 26% mayor que el de los testigos.

El sistema puede ser útil en los programas nuevos de mejoramiento genético para obtener materiales adaptados a las restricciones abióticas y bióticas. En estos casos, las familias de tubérculos que vienen de diversos cruzamientos entre cultivares de *S. andigena* x *S. phureja* y especies silvestres pueden ser muy útiles para selecciones iniciales de adaptación en los países en desarrollo (Mendoza 1983).

Aunque la papa es originaria de las zonas altas de América del Sur, su potencial fue explotado en los países templados del Hemisferio Norte. En los primeros programas de mejoramiento se usaron papas nativas de días cortos para seleccionar fenotipos que pudieran crecer y producir bajo los días largos de verano de las condiciones climáticas europeas.

Es probable que las muestras de germoplasma, introducidas originalmente, fueran relativamente pequeñas en número. Algunas muestras sin duda se perdieron debido a la desfavorable longitud de día que impedía la tuberización de muchos clones. Los ataques de tizón tardío del siglo XIX diezmaron las cosechas y además limitaron la base genética de la papa de clima templado.

Mendoza y Haynes (1974) estudiaron la relación genética en un grupo de 80 cultivares de papa de los Estados Unidos y resumieron el parentesco de los 10 principales cultivares (Tabla 5). Los valores de la diagonal son coeficientes de parentesco de cada individuo consigo mismo, mientras que aquellos fuera de la diagonal representan coeficientes de parentesco entre los cultivares de las hileras con los de las columnas.

Tabla 5. Relación genealógica entre los principales cultivares de papa de Estados Unidos (Mendoza y Haynes 1974).

	Cobbler	Katahdin	Pontiac	R. Burbank	Sebago	Superior	Kennebec	N. Russet	La Rouge	Norchief
Cobbler	2.50	-	0.94	-	-	0.31	.043	.057	.078	.098
	Katahdin	.250	.125	-	.188	.013	.094	.047	.125	.070
		Pontiac	250	-	.094	023	.047	.047	.188	.063
			R. Burbank	250	-	-	-	.094	-	-
				Sebago	.313	.016	.063	.027	.086	.031
					Superior	250	0.63	0.31	0.63	.031
						Kennebec	.250	.023	0.63	.047
							N. Russet	.250	0.06	.031
								La Rouge	.348	0.94
									Norchief	.273

Nótese que el coeficiente de parentesco entre hermanos es 0,125 y entre medios hermanos es 0,062. Los espacios en blanco para los casilleros de los cultivares Russet Burbank se deben a la falta de conocimiento del origen de este cultivar y no representan una falta de parentesco (Estrada 2000).

En general, hay un parentesco cercano entre todos los cultivares norteamericanos. Los cultivares multiplicados en Europa también deben estar estrechamente interrelacionados ya que no se ha hecho mayor esfuerzo para ampliar su base genética. Cuando se usan estos cultivares en el mejoramiento genético, la progenie resultante tendrá un cierto grado de consanguinidad (endogamia) como función del grado de parentesco de sus progenitores; lo que podría reducir su rendimiento y estabilidad. Bajo condiciones climáticas templadas estos cultivares tienen rendimientos altos por las siguientes razones:

- Buena adaptación.
- Uso de semilla certificada que evita daños producidos por infección de virus, aunque muchos cultivares son susceptibles.
- Capacidad económica de los agricultores para aplicar una tecnología costosa, incluyendo programas balanceados de protección de plantas.

Los cultivares originados en las regiones templadas se han difundido a casi todas las áreas de producción de papa del mundo. En algunos países, estos cultivares no prosperan debido a las condiciones inapropiadas, mientras que en otros países producen altos rendimientos bajo condiciones favorables y buena tecnología.

HERENCIA CUALITATIVA

Los caracteres cualitativos son gobernados por uno o pocos genes, en la que el fenotipo está muy estrechamente relacionado con el genotipo y no está influenciado por el medio ambiente.

En papa se considera dentro de este tipo de herencia cualitativa la resistencia vertical a *Phytophthora infestans*, verruga (*Synchytrium endobioticum*), hipersensibilidad a los virus X, S, Y, A, PLRV, PVM, TRV, al nematodo - quiste (*Globodera pallida*), hábito erguido de las planta, color de piel y carne del tubérculo, profundidad de ojos, forma de tubérculos y el color púrpura de la flor.

Para este tipo de herencia se pueden usar los siguientes métodos de mejoramiento:

Método por genealogía o pedigree

Este método ya fue descrito y consiste en realizar varios cruzamientos entre individuos dentro de una población clonal con la finalidad de acumular un gran número de genes deseables en un sólo clon.

La selección se basará en la superioridad del vigor y otras características deseables del tubérculo de los individuos o de la descendencia completa (familias).

Retrocruzamiento

Conocido también como cruce regresiva (o back cross), es un método que requiere de un progenitor recurrente con la mayoría de los caracteres deseables, excepto para uno que buscamos introducir y un progenitor donante, que se selecciona porque posee en alto grado algún carácter en que el progenitor recurrente es deficiente.

El método se inicia haciendo una cruce entre dos progenitores para producir un híbrido F_1 (Figura 2). Se cruza la planta F_1 , nuevamente con el padre que se está tratando de mejorar, llamado recurrente, precisamente porque se recurre a él y se usa repetidamente en nuevas cruces. El progenitor que contribuye con el gen deseado es el donante o no recurrente, utilizado para hacer la cruce inicial, pero que luego no interviene

El fitomejorador continuará haciendo retrocruzas hasta recuperar el nivel deseado de los genes del progenitor recurrente (Tabla 6).

Tabla 6. Genes recuperados del progenitor recurrente en cualquier generación de retrocruza.

Cruzamientos	Progenitores		Recuperación del padre Recurrente "P"
F1	PxQ		1/2
Retrocruza 1 ó BC ₁	(PxQ) x P	BC ₁ F ₁	3/4
Retrocruza 2 ó BC ₂	BC ₁ F ₁ x P	BC ₂ F ₁	7/8
Retrocruza 3 ó BC ₃	BC ₂ F ₁ x P	BC ₃ F ₁	15/16
Retrocruza 4 ó BC ₄	BC ₃ F ₁ x P	BC ₄ F ₁	31/32
Retrocruza 5 ó BC ₅	BC ₄ F ₁ x P	BC ₅ F ₁	63/64
Retrocruza 6 ó BC ₆	BC ₅ F ₁ x P	BC ₆ F ₁	127/128

Los cálculos de los genes recuperados del progenitor recurrente se han obtenido mediante la fórmula:

$$\left[\frac{2^{m+1} - 1}{2^{m+1}} \right]^n \quad \text{donde: } n = \text{pares de genes bajo transferencia.}$$

m = N° de retrocruzas.

En la Tabla 6, se observa que en la retrocruza sexta o BC₆F₁, el progenitor recurrente P ha intervenido siete veces y se indica por la expresión (P₇ x Q); se ha recuperado 127/128 de su germoplasma y habrá sólo 1/128 del progenitor donador.

De todas formas, al final de los retrocruzamientos el gen o genes transferidos estarán en condición heterocigota, a diferencia de todos los otros genes. Para producir la homocigosis del par de genes, se recurrirá a la autofecundación del último retrocruzamiento y combinada con selección, producirá un cultivar con los mismos caracteres deseables del progenitor recurrente, pero superior a dicho progenitor, en el carácter particular para el cual se emprendió el programa de mejoramiento genético.

Se describe el procedimiento porque es usado en general por los fitomejoradores de papa para transferir la resistencia de *S. demissum*, *S. acaule* y *S. stenotomum*, que está controlada por un número relativamente reducido de loci con efectos principales. Estrada (1978) para obtener resistencia a heladas cruzó *S. tuberosum* x *S. acaule*, seleccionando alrededor de 85 híbridos F₁, los que retrocruzó a *S. acaule*, hasta BC₂, estos variaban en vigor, hábito, tipo de hojas y resistencia a heladas. Gálvez (1986) realizó una serie de retrocruzamientos para transferir genes de resistencia a PVX, PVY y PLRV de *neotuberosum* a clones susceptibles pero de selecciones avanzadas, precoces y de alta ACG para rendimiento; logrando incrementar así la frecuencia alélica de los genes de inmunidad a PVY y PVX.

Cuando el carácter es poligénico, la transferencia a través del retrocruzamiento se hace difícil debido a la baja heredabilidad del carácter, que generalmente se expresa en este tipo de caracteres que conducen a errores en la selección. Así mismo, se puede ocasionar daños considerables debido a la introducción de genes ligados indeseables procedentes de la forma paterna no recurrente.

Se sabe que este sistema de mejoramiento a pesar de ser bueno en la transferencia de resistencia, tiene poco beneficio en cuanto al incremento heterótico porque se conduce a la endogamia o consanguinidad debido al uso repetido del mismo progenitor recurrente.

Un ejemplo de la aplicación del método de retrocruzamiento (BC) en Bolivia fue el realizado en el año 1999, en el que se utilizó un híbrido somático de *S. phureja* + *S. goniocalyx* de bajo rendimiento (tetraploide sin expresión de heterosis), la cual fue retrocruzada hacia el cultivar India (I-1039), utilizando a este último como progenitor hembra se logró obtener 627 clones de primera generación filial (progenie). Luego de un proceso de selección de varios años de esta progenie, se obtuvo un cultivar potencial (Salomé), la cual es resistente al tizón y al virus PVY, de alto rendimiento y calidad extraordinaria para consumo en fresco y papa frita en hojuelas. En este caso se mantuvo la alta calidad de *phu* y *gon*, dándole al clon a través de la retrocuza (BC₁) el carácter de alto rendimiento y resistencia a PVY.

Selección a nivel diploides ($2n = 2x = 24$)

Por ejemplo, cuando el gen (genes) que se va a transferir es dominante, la reacción de hipersensibilidad al virus PVY es controlado por un gen dominante y heredado en forma disómica (Figura 2). Luego de pasar por la última autofecundación se siembran individualmente las semillas de cada planta, aquellas parcelas donde hay segregación (Yy) se eliminan. Las parcelas donde no hay segregación (YY) serán los genotipos ideales.

Selección a nivel tetraploide ($2n = 4x = 48$)

Se ilustrará sólo el esquema para el caso de un loci (Figura 4) porque a medida que aumentan los loci, el sistema será más complicado.

Si asumimos que no hay doble reducción ($\bullet = 0$), la frecuencia relativa de los genotipos BC₁ es la misma que de aquellos gametos producidos por el genotipo F₁ dúplex (YYyy). Algunas de las plantas BC₁ fenotípicamente aceptables (como YYyy ó Yyyy) son usadas para la segunda retrocuza al progenitor recurrente (P₁). Las plantas de genotipo yyyy serán descartadas.

Durante el retrocruzamiento solamente las BC₁, BC₂, BC₃, etc., que se originaron de progenitores dúplex (YYyy) son empleadas para la siguiente retrocuza. Familias retrocruzadas con progenitores simplex (Yyyy) son descartadas como una medida de seguridad para prevenir pérdidas de alelos Y introducidos.

P ₁					Recurrente		Donante	
					yyyy	x	YYYY (Resistente)	
F ₁						YYyy		
Frecuencia relativa de los genotipos correspondientes a las familias resultados de retrocruza								
					YYyy	Yyyy	yyyy	
BC ₁	YYyy	x	yyyy		1/6	4/6	1/6	BC ₁ F ₁
BC ₂	YYyy	x	yyyy		1/6	4/6	1/6	
		ó						BC ₂ F ₁
	YYyy	x	yyyy		-	1/2	1/2	
								BC ₁ F ₁
BC ₃	YYyy	x	yyyy		1/6	4/6	1/6	
•	•		•		•	•	•	
•	•		•		•	•	•	
•	•		•		•	•	•	
BC ₅	YYyy	x	yyyy		1/6	4/6	1/6	BC ₁ F ₁

Figura 4. Método de retrocruza para tetraploides y un loci.

HERENCIA CUANTITATIVA

Llamada también de herencia poligénica porque está gobernada por muchos genes menores, cuya acción genética de los alelos de cada gen que interviene en la característica no es posible medir, pero sí es posible estimar el efecto medio resultante de todos, mediante ciertos diseños genéticos de apareamiento.

Los efectos individuales de estos genes pueden ser aditivos, dominantes o recesivos, o pueden actuar a la vez como modificadores o supresores de otros genes y sistemas, o tener efectos pleiotrópicos.

Las características como color de tallos, forma de bayas, forma de hojas, rendimiento, calidad de almacenamiento, tolerancia a altas temperaturas, heladas, sequía, resistencia a tizón (*P. infestans*), resistencia al nematodo - quiste (*Globodera rostochiensis*), entre otras, están influenciadas fuertemente por el medio ambiente y son caracteres gobernados poligénicamente.

Para seleccionar una característica cuantitativa, involucra una metodología diferente a la usada para caracteres cualitativos, puesto que el fitomejorador está interesado en un gran número de genes y genotipos que no pueden ser clasificados individualmente. Por lo tanto, los esquemas de mejoramiento que se usan para tales características serán:

Selección recurrente

Este método permite incrementar la frecuencia de genes favorables dentro de la población y la probabilidad de recombinación génica, mediante la variabilidad genética de la población. Tal esquema es un proceso dinámico puesto que la frecuencia de genes es combinada gradualmente mediante ciclos de selección.

Los clones seleccionados son intercruzados para generar una nueva población que será la base del ciclo siguiente de selección. Este procedimiento es repetido por varios ciclos. La diversidad genética es mantenida mediante este método.

Existen cuatro procedimientos de selección para este método, las cuales con ciertas modificaciones son aplicadas a especies de propagación asexual como es el caso de la papa.

Selección recurrente fenotípica

Es un método que se utiliza cuando la aptitud combinatoria no es de importancia principal y debido a que se selecciona en base a sus valores fenotípicos, será útil solamente para caracteres con alta heredabilidad. Dicho método es una extensión de la selección masal. El procedimiento es como sigue:

- **Primer Año.** De una población inicial heterocigota se elige un buen número de plantas por su fenotipo deseable, se autofecundan y seleccionan los mejores a la madurez.
- **Segundo Año.** Siembra de progenies del primer año en surcos por planta y se realizan todas las cruza posibles.
- **Tercer Año.** Se siembra el conjunto de semillas producto del cruzamiento, estableciéndose una nueva población. Se realiza la autofecundación y se selecciona a la madurez las plantas superiores.
- **Cuarto Año.** Se siembran las semillas producidas por autofecundación y se realizan todos los cruzamientos posibles.
- **Quinto Año.** Se continúa como en el tercer año a fin de seguir con el segundo ciclo de selección.

Selección recurrente para Aptitud Combinatoria General (ACG)

La ACG se define como el comportamiento promedio de las líneas en combinaciones híbridas. Genéticamente la ACG está asociada con los efectos aditivos de los genes.

Mediante este esquema de mejoramiento se selecciona un número de plantas con base genética amplia y con buenas características agronómicas.

El procedimiento es el siguiente:

- **Primer Año.** Se autofecundan las plantas S_0 seleccionadas en una población heterocigota para producir líneas S_i .
- **Segundo Año.** Las líneas S_i se cruzan con un probador (P) heterocigoto para formar Top-cross.
- **Tercer Año.** Los top-cross se evalúan mediante diseños Látice en varios ambientes. Los de mayor rendimiento indicarán las mejores líneas S_i con buena ACG, las que serán seleccionadas.
- **Cuarto Año.** Las líneas S_i que han sido seleccionadas se entrecruzan en todas las formas posibles, estas semillas forman una población base y se repiten un siguiente ciclo de selección para formar una mezcla que será la primera generación de un sintético 1.
- **Quinto Año.** La semilla de sintético 1 se siembra en lotes aislados para polinización al azar para obtener el sintético 2. Se repite la operación si se ve conveniente obtener un sintético 3.

Selección recurrente para Aptitud Combinatoria Específica (ACE)

La ACE, se define como las desviaciones de ciertas cruces de lo esperado, sobre la base del promedio de las líneas progenitoras involucradas. La ACE, se atribuye primariamente a las desviaciones del esquema aditivo causado por dominancia y epístasis. Este método es básicamente el mismo que el de ACG, la diferencia está en que el probador usado es una línea endogámica o un cruce simple. La metodología es la misma que fue descrita anteriormente, la diferencia está que en lugar de usar un probador de amplia base, se usa un probador masculino homocigoto y homogéneo, compuesto por una línea o un híbrido simple y formando así híbridos triples.

Selección recurrente recíproca

Método que ha sido propuesto como un procedimiento que puede ser utilizado simultáneamente para determinar la ACG y ACE. Dicho esquema incluye dos poblaciones de polinización libre (heterocigotas) A y B las que no deben estar emparentadas genéticamente. La metodología es como sigue:

- **Primer Año.** Frente a dos poblaciones heterogéneas y heterocigotas, independiente genéticamente cada una, se selecciona un grupo de plantas S_0 en base a caracteres fenotípicos. Las plantas S_0 de A como machos se cruzan con muchas plantas de B como hembras ($S_0 \times B$) y viceversa ($S_0 \times A$) para formar los top-cross. Se autofecundan las plantas S_0 de A y B para producir líneas S_1 .
- **Segundo Año.** Los top-cross derivados de los cruces anteriores se evalúan en ensayos comparativos uno para los top-cross de A y otro para los de B, en Látice simple, para seleccionar las líneas por su habilidad combinatoria general.
- **Tercer Año.** Se siembra en forma separada las semillas obtenidas por autofecundación de las S_0 de A y B seleccionadas en los ensayos comparativos del

segundo año, para obtener progenies *Si*. Dentro de cada grupo A y B se realiza todos los inter cruzamientos entre *S*₁.

- **Cuarto Año.** Las semillas provenientes de los inter cruzamientos dan las nuevas poblaciones *A*₁ y *B*₂ servirán de base para comenzar un segundo ciclo de selección como en el primer año. Dichas poblaciones constituyen las fuentes para seleccionar nuevas líneas y así mismo servirán como probadores para el siguiente ciclo de selección.

Ejemplos interesantes del uso de selección recurrente en Bolivia fue el obtenido a través del fitomejoramiento participativo (FMP), donde se utilizaron dos progenitores fundamentales: El cultivar India como hembra y el cultivar Waych'a³ (*S. andigena*) como macho. India es un cultivar obtenido por la cruce de un clon de *S. tuberosum* y un clon de la especie silvestre tetraploide *S. stoloniferum*, las progenies de esta cruce fueron retrocruzadas (BC₁) con *S. tuberosum*, para recuperar los caracteres de *S. tuberosum* y mantener su alta resistencia a tizón y PVY y por selección se obtuvo el cultivar India. Luego éste fue nuevamente retrocruzado (BC₂) hacia el cultivar Waych'a (*S. andigena*), obteniéndose unos 846 clones que entraron luego a un proceso de selección recurrente, con la participación de los agricultores durante varios años (Salazar *et al.* 2001, Gabriel *et al.* 2004), hasta lograr obtener tres nuevos cultivares potenciales, denominados como Puka Waych'a, Aurora y Puyjuni Imilla, que son hermanos completos, pero con características distintivas en cuanto a forma, color de la piel y color de la carne, pero muy parecidas a Waych'a. Todas con alto rendimiento y con resistencia al tizón y virus PVY.

Prueba de progenie

Es un procedimiento por el cual clones parentales son seleccionados, basados en el comportamiento de las progenies en diversos cruces.

Los grupos de clones son cruzados y sus progenies son evaluadas a fin de valorar los progenitores y determinar su heredabilidad y habilidad de éstos para transferir a sus progenies los atributos deseables. Los métodos que más se usan para esta prueba son los siguientes:

Top-cross (un progenitor probador)

Consiste en cruzar clones que se desean probar como progenitores, con un progenitor masculino (probador) de amplia base genética (híbridos simples ó un cultivar). Algunos autores han sugerido que la combinación más eficiente para obtener grandes ganancias sería cruzando 12 probadores con 100 líneas; sin embargo, el manejo de tal cantidad de material sería tedioso. Se ha observado que son necesarios seis clones para una adecuada medida de la ACG, prueba recomendable cuando se desea evaluar un gran número de progenitores.

³ El cultivar Waych'a es muy apreciado por los consumidores por su alta calidad culinaria y la reconocen dentro de las papas "imillas", apreciada por los agricultores por su rusticidad y es el cultivar más sembrado en Bolivia. Tiene los ojos profundos y su piel es roja con crema alrededor de los ojos. Sin embargo, es un cultivar susceptible a la alta presión de inóculo de tizón.

En PROINPA, este método ha sido ampliamente utilizado a través de los 20 años de experiencia, así por ejemplo el año 1999 se realizó un cruzamiento del clon 82-222-2 proveniente del programa de mejoramiento genético de Colombia, emprendido por el Dr. Nelson Estrada. Este clon fue producto de la cruce de *S. andigena* x *S. tuberosum* y retrocruzado (BC_1) hacia *S. andigena*. Este clon de amplia base genética, con buena resistencia al tizón, con color de piel morado y rendimiento moderado, fue usado como macho para cruzarla con cultivares conocidos como Runa Toralapa, Puquina, Waych'a, Perla, Chaposa y Robusta; también se la uso como hembra en cruces con los cultivares Jaspe e India (Ramirez 2002). El propósito fundamental de este trabajo fue probar los cultivares conocidos como progenitores y caracterizarlos por su resistencia al tizón y al nematodo-rosario (*Nacobbus aberrans*).

El proceso de selección se inició con 250 clones (31 clones/cruzamiento). Luego de 10 años de selección actualmente se cuenta con dos nuevas variedades potenciales de la cruce entre el clon 82-222-2 y el cultivar Jaspe ($[(sto \times brd) \times (tbr \times adg)]$), las mismas que son hermanas completas, a una se la ha denominado como Isabel (99-229-22) y a la otra como Keila (99-222-14). Estos nuevos cultivares son resistentes al tizón, al nematodo-rosario, al virus PVY, con alto rendimiento y aptos para procesado en chips por su bajo contenido de azúcares reductores y alto contenido de materia seca. Aún no han sido liberadas y están en proceso de limpieza viral y de multiplicación.

Varios de los cultivares probados en el trabajo que se mencionó, mostraron ser buenos progenitores y son utilizados actualmente en los cruzamientos que se realizan cada año en la Fundación PROINPA.

Cruzas dialélicas

Cruzas dialélicas es el nombre que reciben las cruces a partir de "*p*" líneas progenitoras. Su empleo, tiene origen en el desarrollo de los conceptos de la ACG y ACE, introducidos por Sprague y Tatum en 1942. El propósito fundamental es obtener estimaciones de los componentes genéticos de la variación entre los rendimientos de las propias cruces, así como su capacidad productiva, y determinar cuál de los progenitores tiene la habilidad de transferir a su progenie los caracteres deseables.

Los experimentos de Griffing comprenden el ensayo de todas las cruces simples que pueden realizarse entre *p* progenitores; hay un máximo de p^2 cruces probables, las cuales se clasifican en tres grupos a saber: **a)** el grupo de las *p* autofecundaciones, **b)** el grupo de $p(p-1)/2$ cruces F1 y **c)** el grupo de la $p(p-1)/2$ cruces recíprocas de la F1. Esta clasificación es posible en papa, puesto que A y B son progenitores, puede realizarse la cruce A x B con A (hembra) y B (macho), así como la cruce recíproca B x A con B (hembra) y A (macho). Definido los grupos mencionados se tienen los cuatro grupos a saber (Griffing 1956, Martinez-Garza 1988):

Tipo 1. Comprende las *p* autofecundaciones, un grupo de cruces F1 y las cruces recíprocas de las F1. En total p^2 cruces diferentes.

Tipo 2. Comprende las p autofecundaciones y un solo conjunto de las cruzas F1. En total se ensayan $p(p+1)/2$ cruzas.

Tipo 3. Se ensaya un conjunto de cruzas F1 y sus recíprocas, pero no se incluyen las autofecundaciones. Se ensayan en total $p(p-1)$ cruzas diferentes.

Tipo 4. Comprende solamente un grupo de cruzas F1. Un total de $p(p-1)/2$ cruzas.

Kempthorne y Curnow (1961) han introducido un esquema de cruzas dialélicas parciales, lo que permite manejar un mayor número de progenitores, así para el ejemplo anterior, el número de combinaciones sería $= 10 \times 3 = 30$ (donde $p=20$, $s=3$).

En Bolivia se han logrado experiencias interesantes sobre la utilización de diseños dialélicos en los trabajos reportados por González *et al.* (1999) y Orellana *et al.* (2001), donde se ha estudiado la ACG y ACE para la resistencia a *P. infestans* en poblaciones de cultivares de papa. Estos trabajos mostraron que la herencia de la resistencia a tizón es compleja, en la que están involucrados, genes mayores, genes menores y genes de efectos epistáticos.

Selección masal

Este método consiste en identificar individuos fenotípicamente superiores, asumiendo que son reflejo fiel de sus genotipos. Es el método más simple de aplicar y muchas veces produce respuestas más rápidas. Es también conocido como selección individual.

La papa cultivada es una especie autotetraploide que corresponde a una planta autógena con 20 a 25% de entrecruzamiento (Glendining 1976), presenta androesterilidad (Howard 1970) y algunos genotipos dihaploides derivados de tetraploides comerciales producen gametos no reducidos debido a una meiosis anormal (Vidal 1984). Debido a estas características la papa es un organismo complejo en su genealogía. Es una planta autógena, altamente heterocigota, sólo será efectiva en cuanto al progenitor femenino, ya que se desconoce la procedencia del polen. Es útil para características que tienen una alta heredabilidad, como precocidad, periodo de dormancia, desarrollo de brotes, resistencia a PVY, verruga (*S. endobioticum*), incremento de Fe, vitamina C y otros.

La metodología de la selección masal es:

- **Primer Año.** Se realizan cruzamientos por polinización libre, recolección de bayas y obtención de semilla botánica.
- **Segundo Año.** Las semillas botánicas son sembradas en bandejas y aproximadamente a los 40 días son trasplantadas a macetas o campo, constituyendo la población segregante. Se cosecha y selecciona un tubérculo por cada planta, mezclando con todas las otras de la misma familia, formando las familias primarias.

- **Tercer Año.** (Primera Generación Clonal). Las familias primarias son sembradas en el campo o en macetas. Cada planta dentro de una familia representa un genotipo diferente y a un clon.

La presión de selección no debe ser drástica puesto que conducirá a la pérdida de genotipos valiosos. Generalmente la intensidad de selección será alrededor de 10%. La cosecha tendrá en cuenta todas las buenas cualidades del tubérculo, separándose seis tubérculos por cada clon (individuo).

- **Cuarto Año.** (Segunda Generación Clonal). Se siembran los seis tubérculos en hileras y en lotes aislados (población clonal seleccionada), donde se realiza un intercrucamiento entre los individuos clonales para producir nuevamente una población segregante y continuar así la selección masal.

La selección para caracteres cualitativos puede ser severa, puesto que cada clon está representado por varias plantas. Se harán las primeras pruebas de resistencia a enfermedades utilizando como guía a los progenitores. La intensidad de selección será de 10%, eligiendo 20 a 50 tubérculos de cada clon.

- **Quinto Año.** (Tercera Generación Clonal). Los clones seleccionados son utilizados en ensayos repetidos con cultivares testigo para minimizar la variación ambiental. En la planta se evaluará la resistencia a enfermedades y plagas y en la cosecha se evaluará el rendimiento. La intensidad de selección será del 3%, separándose alrededor de 50 tubérculos.
- **Sexto Año.** (Cuarta Generación Clonal). Se realizan ensayos repetidos en tiempo y espacio a fin de eliminar la interacción genotipo x ambiente. Se tendrá en cuenta los factores de resistencia, rendimiento y calidad. Estos clones constituyen las Selecciones Avanzadas.

Las selecciones avanzadas se sembrarán en ensayos comparativos con cultivares testigo alrededor de más o menos dos años. A la vez, se conducirán núcleos de multiplicación de semilla básica, parcelas de comprobación, hasta la denominación del nuevo cultivar; éstas se someterán a parcelas demostrativas para luego pasar a los agricultores.

Haynes (1972) ha propuesto el método de selección masal para el mejoramiento de especies diploides cultivadas (Figura 5).

En Bolivia esta metodología se ha aplicado para la generación de varios clones y ha permitido obtener cultivares potenciales de alta resistencia al tizón y buen rendimiento, por ejemplo en el año 1990 se recolectó en campo semilla sexual de polinización libre del cultivar peruano “Yungay” en Cochabamba. Este cultivar es de color crema con jaspes rosados alrededor de los ojos, es susceptible al tizón, pero es apreciado por los agricultores por su rusticidad. Se logró obtener alrededor de 800 clones, los cuales fueron seleccionándose por resistencia al tizón, por el color de piel y por el parecido con los cultivares de *S. andigena*. Al presente se cuenta con un cultivar denominado

“Yungueñita”, que tiene una buena resistencia parcial al tizón, es rosada-crema, de alta calidad culinaria, de alto rendimiento y con ojos semiprofundos.

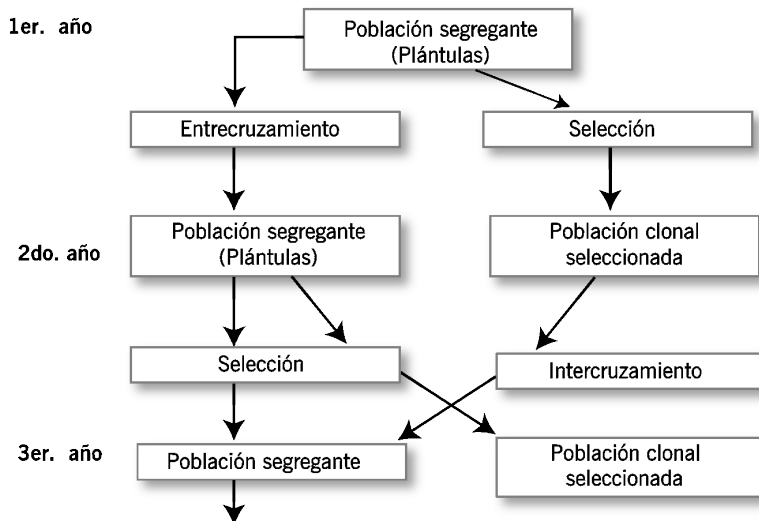


Figura 5. Esquema de selección masal según Haynes (1972).

5.2. FITOMEJORAMIENTO PARTICIPATIVO (FMP)

La experiencia de las tres últimas décadas ha mostrado que no siempre la tecnología moderna está adaptada a las condiciones locales de cada zona. Esto hace que se aprecie aún más el valor del conocimiento local y del potencial que ofrece para el desarrollo de tecnología más apropiada a las necesidades del agricultor y el mercado (Almekinders y Herdon 2006).

Los cultivares mejorados que son producto del Fitomejoramiento Convencional (FMC) han tenido éxito en las áreas más favorables para la producción agrícola, ya que son áreas relativamente uniformes con poca variación de las condiciones de producción y alto uso de insumos. Estos mismos cultivares han sido menos exitosos en las áreas marginales y heterogéneas en términos agroecológicos y socioeconómicos. En estos sitios tiende a predominar el uso de cultivares locales con agricultores que poco se han beneficiado con los esfuerzos de los programas de fitomejoramiento y es precisamente en estos sitios donde se encuentran los agricultores más pobres y a los cuales se quiere llegar.

En estas áreas marginales y heterogéneas, la evolución propia de los cultivos e innovación por el conocimiento intangible de los agricultores mismos han sido mecanismos efectivos para conservar, utilizar y generar cultivares en el pasado, pero debido a los fuertes cambios agroecológicos y socioeconómicos en el mundo de hoy, estos mecanismos son menos eficientes y ayudan poco (Fukuda y Saad 2001).

En este contexto, es importante el desarrollo de programas de fitomejoramiento que una el conocimiento local de los agricultores con el conocimiento de los fitomejoradores

(Vernooy 2003), logrando así seleccionar cultivares mejor adaptados a sus ambientes, que satisfagan sus necesidades y al mercado (Ceccarelli *et al.* 2001, Sperling *et al.* 2001, Witcombe *et al.* 2002, Welzien *et al.* 2003).

¿QUÉ ES EL FITOMEJORAMIENTO PARTICIPATIVO?

El FMP, como su nombre indica, es el proceso mediante el cual agricultores y fitomejoradores convergen en un diálogo de saberes (conocimientos) para evaluar y seleccionar genotipos que correspondan tanto a las necesidades del agricultor, como a los recursos que tengan disponibles para estos trabajos y el mercado (Almekinders y Herdon 2006).

La experiencia mostró que para obtener cultivares aptos a sus necesidades y las necesidades del mercado, los agricultores requieren combinar y reforzar sus conocimientos y el fortalecimiento de sus capacidades en las prácticas de evaluación y selección (Gabriel *et al.* 2004). Así mismo, los fitomejoradores requieren un cambio de actitud para incluir los criterios de selección de los agricultores para satisfacer la demanda de papa del mercado.

¿CÓMO PARTICIPARON LOS AGRICULTORES Y FITOMEJORADORES?

El agricultor contribuye con su experiencia en el cultivo, sus conocimientos locales e intangibles sobre el manejo de su sistema de cultivos, su tiempo, su dedicación, sus parcelas y principalmente en la toma de decisiones en la evaluación y selección de los cultivares.

El fitomejorador participa como un facilitador del proceso, aunando sus experiencias y conocimientos con los saberes locales de los agricultores, velando por el rigor científico del proceso, interpretando el efecto de la interacción genotipos x ambiente y contribuyendo en la toma de decisiones a la hora de evaluar y seleccionar cultivares mejorados.

¿DÓNDE Y CÓMO SE DESARROLLÓ LA EXPERIENCIA DEL FMP EN BOLIVIA?

El trabajo sobre FMP inició en enero de 1999 en las comunidades de Piusilla-San Isidro y Compañía Pampa de la zona de Morochata (Provincia Ayopaya del departamento de Cochabamba) ubicadas a una altura entre 2.750 a 4.250 msnm. Estas zonas son paperas y su producción está destinada para el autoconsumo y venta a los mercados locales y regionales.

Entre los factores bióticos más importantes que afectan severamente la producción del cultivo de papa en estas zonas, está el causado por *Phytophthora infestans*, agente causal del tizón tardío, que puede llegar a ocasionar pérdidas entre 25 a 30 millones \$US/año (Navia *et al.* 2002).

El proceso de FMP se inició con un sondeo rápido participativo para luego organizar dos grupos de agricultores (hombres y mujeres), con ellos se emprendió el fortalecimiento de capacidades en conceptos básicos de genética, mejoramiento de plantas, selección y evaluación a tizón. Este proceso utilizó elementos de Escuelas de Campo de Agricultores (ECAs), de tal manera que se aseguró el aprendizaje y se reforzó la capacidad de análisis y reflexión.

Es importante resaltar que el FMP iniciado en 1998 se realizó a nivel tetraploide y se realizaron cruzamientos entre el cultivar Waych'a y los cultivares Robusta, India y Runa Toralapa, siguiendo la metodología de mejoramiento por genealogía y luego para la selección de los mejores genotipos se siguió la selección recurrente descritas en la sección número 5, del presente documento.

Como actividades paralelas en campo, los agricultores "papa-mejoradores" (responsables de FMP en las comunidades), durante los últimos nueve años realizaron evaluaciones y selecciones participativas de los genotipos de papa, que presentaban factores favorables para el mercado y resistencia al tizón. Se hicieron pruebas de aptitud para consumo en fresco y en papa frita con la empresa LUCANA S.A. y reuniones con los sindicatos de Piusilla-San Isidro y Compañía Pampa para retroinformar sobre las actividades y logros del FMP.

En septiembre de 2007, con la participación de agricultores de ocho comunidades del municipio de Morochata, se han preliberado cuatro cultivares (Gabriel *et al.* 2007b, Gabriel *et al.* 2008) obtenidas del proceso de Fitomejoramiento Participativo. En este evento se distribuyeron 50 kg de semilla prebásica de cada cultivar para su multiplicación en zonas de altura, para producir en tres años semilla básica III. Las mismas fueron producidas por los agricultores en zonas semilleras a alturas entre 3.200 a 4.000 msnm para garantizar la calidad de semilla.

Lecciones aprendidas

Esta experiencia trajo varias lecciones aprendidas que se resumen en los siguientes puntos:

- El mejoramiento convencional y participativo son procesos complementarios.
- El proceso debe involucrar personas con habilidades de comunicación con los agricultores y conocimientos del manejo de metodologías participativas.
- El acompañamiento permanente en el proceso de FMP, ha permitido a los fitomejoradores entender mejor los problemas de plagas y enfermedades, así como conocer el idiótipo de papa demandado por los agricultores.
- Los agricultores son cambiantes en su opinión durante la selección, año tras año, porque su principal criterio es la producción y la venta para mercado.
- Los agricultores desconfían de los investigadores con justa razón, muchas veces lo ofertado no ha funcionado bajo sus condiciones de trabajo.

Retos

El proceso también demanda varios retos, los cuales aún deben ser discutidos:

- Los cultivares producto del FMP han sido adoptados y están en proceso de difusión masiva, pero el proceso es lento, debido a la falta de semilla para la promoción y difusión a gran escala.
- La producción de volúmenes atractivos de semilla formal es una limitante importante y un cuello de botella complejo, que es común para todos los cultivares mejorados, pero que a su vez representa una gran oportunidad de alianzas interinstitucionales, porque las instancias respectivas, ya sea gubernamentales o no, podrían asumir el reto de promover y difundir los cultivares a gran escala.
- El registro de los cultivares se hace lento debido a que se deben cumplir una serie de requisitos exigidos por el organismo competente.
- El tema de propiedad intelectual y derechos de obtentor, es un tema que se debe discutir a la luz de las leyes y reglamento nacionales e internacionales, porque en el proceso han participado principalmente los agricultores, la institución y el fitomejorador.
- La réplica de la experiencia en otros ámbitos y cultivos es un gran reto al implicar inversión para lograr un producto concreto y tangible, el cultivar mejorado, el fortalecimiento de capacidades y la oportunidad de generar excedentes que contribuyan a la economía del agricultor.
- La sostenibilidad del proceso de fitomejoramiento participativo demanda un gran desafío debido a que como cualquier programa bien implementado requiere de financiamiento a mediano y largo plazo, porque una actividad de esta naturaleza es un proceso de largo aliento. Tanto agricultores como fitomejoradores deben estar conscientes y comprometidos en esforzarse para llegar a generar un cultivar, que satisfaga sus necesidades.

6. Prioridades y Perspectivas

RESISTENCIA A ENFERMEDADES Y PLAGAS

Uno de los objetivos importantes en mejoramiento de papa es lograr la resistencia a enfermedades, plagas o factores abióticos que afectan la producción de este cultivo en cantidad y calidad. Entre las más importantes resistencias que se buscan actualmente se encuentran los siguientes factores (Tabla 8):

En general, puede decirse que exige mayor trabajo al obtener la resistencia a enfermedades causadas por hongos en el follaje, debido a la gran variabilidad genética de los patógenos y a su capacidad de mutación; como ejemplo están los casos de la roya en los cereales, el tizón en la papa y *Helminthosporium* en el maíz.

Las resistencias y/o tolerancia a insectos, nematodos y factores abióticos (helada, sequía) son complejas por la selección natural de los biotipos adaptables a nuevas condiciones y desde luego porque estos caracteres están controladas por numerosos genes (poligénicos).

Tabla 8. Principales factores bióticos y abióticos que afectan al cultivo de papa.

Factores limitantes	Causante	Origen infección
Hongos		
Tizón tardío	<i>Phytophthora infestans</i>	Follaje
Tizón temprano	<i>Alternaria solani</i>	Follaje
Verruga	<i>Synchytrium endobioticum</i>	Suelo
Carbón	<i>Tecaphora solani</i>	Suelo
Marchitez	Especies de <i>Fusarium</i> y <i>Verticillium</i>	Suelo
Pudrición de tallo	<i>Rhizoctonia solani</i>	Suelo
Bacterias		
Marchitez	<i>Ralstonia solanacearum</i>	Suelo
Pudrición blanda del tubérculo y pata negra, o ambas	<i>Erwinia carotovora</i>	Suelo
Virus		
Virus X.		Follaje
Virus Y (y sus razas)		Follaje
Enrollamiento de hojas		Follaje
Tubérculo ahusado ("spindie tuber viroid")		Follaje

Factores limitantes	Causante	Origen infección
Nematodos		
Nematodo del quiste	<i>Globodera pallida</i> <i>Globodera rostochiensis</i>	Raíz
Nematodo del nódulo	<i>Meloidogyne incógnita</i> <i>Meloidogyne hapla</i>	Raíz
Nematodo del rosario	<i>Nacobbus aberrans</i>	Raíz
Insectos		
Gusano blanco	<i>Premnotrypes sp</i>	Tubérculo-suelo
Polilla o palomilla	<i>Pthorimaea operculella</i>	Tubérculo – follaje
Pulguilla	<i>Scrobipalpula absoluta</i> otras.	Follaje
Otros	<i>Epitrix párvula</i> <i>Epitrix cucumerix</i>	Follaje – tubérculo
Factores Abióticos		
Heladas		Aire-follaje
Sequía		Aire-follaje, suelo-raíz
Suelos muy ácidos, alto contenido de aluminio		Suelo - raíz

Fuente: Hooker (1982)

A continuación se indican algunos de los factores genéticos que controlan la resistencia, lo cual indica hasta cierto punto la factibilidad o dificultad de obtener material resistente.

CARACTERES IMPORTANTES PARA MEJORAR LOS CULTIVARES Y SU CONTROL GENÉTICO

La tabla 9 muestra los caracteres más importantes que deben tenerse en cuenta para generar nuevos cultivares y su control genético.

El total da más de 60 pares de genes. Si se quisiera combinar teórica e idealmente, trabajando con herencia tetrasómica, resultarían cifras astronómicas e imposibles de obtener en la práctica. Aún obteniendo combinaciones ideales en millones de individuos, el trabajo mayor estaría en identificar los individuos buscados dentro de esa enorme población, lo cual es imposible de hacer aún con los métodos más avanzados.

Esta realidad está demostrada en la misma situación actual en la cual nos hallamos a nivel mundial, pues a 200 años del mejoramiento genético de la papa estamos aún muy lejos de obtener un cultivar cercano al ideal. En la práctica ocurre también, como lo anota Howard, que de aproximadamente siete a ocho cultivares que entrega un programa bien organizado en mejoramiento, sólo una de ellas llega a tener un relativo éxito en su cultivo, aceptación y mercadeo para que pueda prevalecer por varios años.

Tabla 9. Caracteres más importantes que deben tenerse en cuenta para obtener cultivares y su control genético.

Características	Factores genéticos para su control
Rendimiento	10 ó más
Calidad (peso tubérculo)	3-4
Forma de tubérculo	3 - 4
Profundidad de ojos	2
Color de carne	2 con modificantes
Hábito de crecimiento	3
Forma de hojas	2 ó más
Color de la piel	2 ó más
Reacción al fotoperíodo	3-4
Precocidad	3-4
Latencia del tubérculo	2-3
Resistencia a <i>Phytophthora</i> (poligénica)	4
Resistencia a verruga	2
Resistencia a virus X, A, Y, C, S, M	1 (cada uno)
Resistencia al enrollamiento	Varios
Resistencia al nematodo del quiste	3-4 debido a razas
Resistencia al nematodo del nódulo	3-4
Resistencia a heladas	8 o más
Resistencia a altas temperaturas	Muchos factores
Resistencia a marchitez	3 ó más
Resistencia a la pata negra (<i>Erwinia</i>)	2 ó más

Fuente: Estrada (2000)

Mejoramiento genético para obtener cultivares con capacidad de adaptarse a las condiciones cambiantes del clima

La creciente frecuencia de eventos climáticos extremos es interpretada como consecuencia del cambio climático. El IPCC (Intergovernmental Panel of Climate Change) en el 2007 enfatizó que el calentamiento global es un hecho, y predijo que la temperatura global se incrementará entre 1,8 a 4°C para el año 2100, lo cual traerá graves consecuencias para el medio ambiente y consecuentemente para la biodiversidad y la agrobiodiversidad.

La agricultura es altamente dependiente del clima, por lo tanto los impactos del cambio climático serán severos en diferente grado, dependiendo de la región. Stäubli *et al.* (2008) puntualizan que estos impactos se sentirán más en los países del Sur, agravando los problemas existentes de degradación de suelos y falta de agua. Los agricultores de subsistencia particularmente se verán afectados por pérdidas de sus cultivos, pues no cuentan con recursos económicos y tecnología adecuada para adaptarse

a las condiciones cambiantes. Ante estos escenarios, es imprescindible tomar medidas preventivas y de adaptación para mitigar los efectos adversos del cambio climático. Stäubli *et al.* (2008) sugieren en el caso de papa, poner especial énfasis en desarrollar programas de mejoramiento genético para la obtención de nuevos cultivares con capacidad de adaptarse a las condiciones cambiantes del clima.

Existen varios factores genéticos con alta probabilidad de respuesta, los cuales dependen de la disponibilidad de una amplia variabilidad genética, como por ejemplo:

- La resistencia a enfermedades y plagas emergentes.
- La tolerancia al calor y frío.
- La tolerancia a sequía y aprovechamiento de agua.
- La respuesta a toxicidad y deficiencia de elementos minerales.
- La precocidad.
- La adaptación genética a suelos problema.
- El mejoramiento para ambientes marginales.
- Y la respuesta a contaminantes atmosféricos (ozono).

Para afrontar estos problemas se debe disponer de respuestas coherentes a los siguientes puntos:

- a) Que haya técnicas disponibles para el análisis de la respuesta de la planta a problemas abióticos y bióticos particulares.
- b) Que haya variación genética aprovechable.
- c) Que el carácter sea heredable.
- d) Que el grado estimado de mejoramiento en la adaptación (estimado por la variación y herencia) sea suficiente para su uso práctico.
- e) Que haya inversión de recursos económicos para el mejoramiento genético.

Mejoramiento genético para obtener cultivares de papas con valor agregado y nutricional

Este es otro gran desafío del programa de mejoramiento genético de papa en Bolivia, cuyo propósito será hacer frente a las necesidades de los consumidores para un cultivo seguro, nutritivo y rentable para uso tradicional y nuevas oportunidades de mercado. Este desafío implica trabajar no solamente a nivel tetraploide, sino también a nivel diploide y triploide.

La papa produce más alimento nutricional por unidad de tiempo, agua y área en climas más adversos que cualquier otro cultivo mayor; hasta 85% de la planta es comestible comparado con alrededor de 50% por los cereales, convirtiéndola en una

fuerza muy importante para la alimentación. En particular, mientras que la dieta de una gran parte de la población mundial es deficiente en nutrientes, la papa contiene proteína de alta valor biológico, cantidades significativas de vitamina C (ácido ascórbico y dehidroascórbico) y además de otras vitaminas hidrosolubles, como tiamina y vitamina B6. El contenido de minerales representa el 1,1 % en los tubérculos de papa, siendo el potasio (K) el de mayor abundancia y el fósforo (P), cloro (Cl), azufre (S), magnesio (Mg) y hierro (Fe) presentes en cantidades moderadas (Burgos *et al.* 2007, Bonierbale *et al.* 2008).

La composición química de los tubérculos de papa es variable y está controlado principalmente por factores genéticos dada por la variedad, factores ambientales como: localidad, clima, suelo, agua, y prácticas culturales y por la madurez de los tubérculos. La cocción y el almacenamiento también afectan la composición química de la papa y como consecuencia, su valor nutricional.

Bonierbale *et al.* (2008) mencionan que mediante la formación y evaluación de poblaciones híbridas en el CIP se ha determinado los componentes genéticos de variabilidad y heredabilidad para la concentración de minerales y vitamina C. La variancia aditiva y dominante en familias diploides para concentración de vitamina C está presente en proporción similar, lo cual significa que los efectos de dominancia son importantes para este carácter. Sin embargo, la heredabilidad fue medianamente alta ($h^2=0,45$). Para concentración de hierro y zinc la variancia aditiva en diploides fue superior respecto a la variancia de dominancia y con heredabilidades de $h^2=0,91$ y $h^2=0,54$ para hierro y zinc, respectivamente. No fueron muy claros los resultados obtenidos para tetraploides posiblemente debido al reducido número de familias que utilizaron. Esto hace ver la gran posibilidad de mejoramiento de la calidad nutricional, así por ejemplo se podría incrementar la disponibilidad de Fe en la papa hasta 48 mg/kg (normalmente la papa tiene 19 mg/kg) (Burgos *et al.* 2007).

Se puede decir que además de constituir una fuente importante de diversidad genética para el mejoramiento de los atributos de calidad y productividad de nuevos genotipos; y para un mercado globalizado, los cultivares de papas nativas son productos exóticos que reúnen cualidades intrínsecas y mercadológicas que las hacen particularmente atractivas y cotizadas en modernos mercados nicho de alimentos gourmet.

En conclusión, como indica Bonierbale *et al.* (2008), agregar valor a las papas nativas, colocaría a estas a la altura de la demanda urbana y de los patrones de consumo modernos. y generaría una demanda igualmente estable de estos cultivares para su procesamiento e induciría a ampliar las áreas de cultivo y estimular el aumento de la productividad, garantizando la permanencia de estos cultivos a lo largo del tiempo y por consiguiente estimulando la conservación de la biodiversidad y la rentabilidad de las economías de los campesinos más pobres de la zona alto Andina.

7. Marcadores Genéticos y Selección Asistida por Marcadores

El estudio genético de una especie comienza normalmente con el desarrollo de marcadores moleculares. Los primeros marcadores de ADN descritos en la papa fueron los RFLPs (Gebhardt *et al.* 1989a, Sánchez 2006). Con la innovación de la técnica de PCR (Reacción en cadena de la Polimerasa), se desarrollaron y aplicaron otros tipos de marcadores, dominantes y codominantes, como los RAPD, AFLP (van Eck *et al.* 1995), SSRs (Milbourne *et al.*, 1998), ISTR, ISSR, SCAR y CAPs (Oberhagemann *et al.* 1999). Entre las aplicaciones más importantes de estos marcadores moleculares figuran: **1)** la identificación y la determinación de la pureza varietal (Görg *et al.* 1992), **2)** el análisis de la biodiversidad y estudios filogenéticos en el género *Solanum* (Debener *et al.* 1990, Rojas *et al.* 2007), **3)** el desarrollo de mapas de ligamiento genético que se construyen a partir de diferentes cruzamientos. Estos mapas se realizan a partir de marcadores moleculares, y junto con el análisis de caracteres cuantitativos (QTLs), permiten localizar regiones cromosómicas para rasgos mono y poligénicos.

La variación cuantitativa observada para la mayor parte de los caracteres fenotípicos en plantas es causada por genes poligénicos, que frecuentemente interacciona con el medio ambiente (Vargas *et al.* 2006). La acción colectiva de los loci genéticos en la expresión de un carácter se ha denominado como QTL (Quantitative Trait Loci) (Geldermann 1975). Los efectos cuantitativos de los QTLs no se pueden estudiar mediante el análisis mendeliano, sin embargo cuando un marcador molecular segrega según un patrón mendeliano y está ligado a un QTL, la posición en el cromosoma del QTL y su contribución fenotípica puede ser estimada (Thoday 1961).

Se debe mencionar que la estrategia clásica para la detección de genes que influyen en un carácter consiste en: **a)** establecer progenies apropiadas a partir de cruzamientos, **b)** la construcción de mapas genéticos basados en marcadores moleculares en estas progenies y **c)** en la realización de un análisis de QTLs (Leonards-Schippers *et al.* 1994).

Los marcadores ligados a genes/QTLs que controlan caracteres de interés, posibilitan la selección asistida por marcadores (SAM). Sin embargo, en la mayoría de los casos, la distancia genética existente entre el marcador y el gen/QTL es insuficiente para que este marcador permita un buen diagnóstico del carácter. Con el objeto de resolver esta situación, se desarrollaron mapas de ligamiento genético de alta densidad, para poder obtener marcadores moleculares física y estrechamente ligados al gen/QTL que controle el carácter de interés (Ritter *et al.* 2004). Los mapas de ligamiento genético de alta densidad son útiles como plataforma base donde integran la información genética de diferentes mapas como

marcadores moleculares y análisis cuantitativos QTLs y así, constituir un único mapa de referencia (Ritter *et al.* 2005).

En los últimos años se han construido diferentes mapas de ligamiento genético a nivel diploide y tetraploide y en diferentes entornos genéticos. El primer mapa a nivel diploide se basó en marcadores RFLPs (Bonierbale *et al.* 1988). En la actualidad existen muchos mapas genéticos disponibles basados en diferentes marcadores moleculares. En estos mapas se han integrado tanto caracteres cualitativos como caracteres cuantitativos (QTLs), encontrándose alineados con mapas de papa y tomate mediante sondas comunes.

En estos mapas genéticos se han integrado caracteres cualitativos como resistencia monogénica a PVY (Ry_{sto} , Brigneti *et al.* 1997, Ry_{adg} , Hämäläinen *et al.* 1997), PVX ($Rx1$, $Rx2$, Ritter *et al.* 1991; Nb , De Jong *et al.* 1997, Nx_p , Tommiska *et al.*, 1998), nematodos ($Gro1$, Barone *et al.* 1990, $H1$, Gebhardt *et al.* 1993, $Gpa1$, Kreike *et al.* 1994, $Gpa2$, Rouppe van der Voort *et al.* 1997) y *P. infestans* ($R1$, Leonards-Schippers *et al.* 1994, $R3$, El-Kharbotly *et al.* 1994, $R2$, Li *et al.* 1998, $R6$ y $R7$, El-Kharbotly *et al.* 1996). Los análisis de los caracteres cualitativos se tratan de forma similar a un marcador que tiene una segregación genotípica 1:1 ó 3:1.

Para el análisis de QTLs de progenies se analizan únicamente las posiciones genómicas de QTLs para resistencia a *P. infestans* publicados previamente. Para ello los SSRs son marcadores ideales, ya que son altamente polimórficos, muestran una herencia codominante y sobre todo mapean en diferentes entornos genéticos a posiciones genómicas idénticas (Milbourne *et al.* 1998). Esto permite determinar los QTLs y sus posiciones genómicas en los diferentes parentales de las progenies, así como obtener directamente marcadores (aquí alelos de SSRs) para la selección asistida en los programas de mejora que luego podrían ser utilizados en cruzamientos dirigidos en retrocruzamientos recurrentes.

La Selección Asistida por Marcadores (SAM) consiste en separar precozmente la planta que lleva los marcadores elegidos desde el estado juvenil y, aumentar así de forma importante la probabilidad de retener las plantas que tengan los genes de interés agronómico. La SAM es particularmente interesante para los caracteres que se expresan tardíamente o para los de difícil evaluación (Tirilly y Marcel 2002).

Un ejemplo fue la investigación realizada por Gabriel (2009), quién analizó QTLs de resistencia a *P. infestans* utilizando SSRs y genes candidato (Hernández *et al.* 2008). La estrategia denominada QTA Genotyping (Quantitative Trait Allele Genotyping) fue empleada en varias progenies provenientes de entornos genéticos diferentes. Diferentes niveles de resistencia al oomycete *P. infestans* en hojas y tubérculos fueron encontrados en cinco progenies evaluadas. El análisis de co-localización entre los marcadores SSRs y QTLs posicionados publicados para resistencia a *P. infestans* reveló 28 marcadores SSR ligados y localizados en los 12 cromosomas de papa. Por otra parte se han obtenido suficientes variaciones en los niveles de resistencia dentro de la progenie de todas las fuentes de resistencia, lo que permitió un eficiente análisis de QTLs. En total, 35 QTL – *P. infestans* y genes se consideró que corresponden a 28 diferentes lugares en los 12 cromosomas de papa. De esta manera, se ha desarrollado una integración genética y fenotípica en un mapa poblacional ultradenso, el cual consideró todos los loci de QTLs publicados hasta ahora.

8. Biotecnología

En las dos últimas décadas la biología celular y molecular se ha desarrollado considerablemente, lo que ha permitido aumentar la variabilidad genética de las plantas al conferirles propiedades que difícilmente se pueden obtener por los métodos clásicos. Entre los métodos de la biología molecular se puede mencionar: **a)** el cultivo de embriones y óvulos para corregir fallas en el proceso de fertilización, **b)** la hibridación somática o fusión de protoplastos, **c)** el mapeo cromosómico a través de RFLPs, CAPs, SSRs, ISSRs, cDNA-AFLPs y otros, **d)** las fusiones asimétricas (sólo partes de los cromosomas), **e)** la clonación de genes y **f)** el cultivo de callos sometidos a estrés y selección del material regenerado.

En PROINPA se han empleado algunos de los métodos moleculares como la hibridación somática, el mapeo cromosómico a través de SSRs y cDNA-AFLPs y CAPs, que ha permitido co-localizar QTLs de resistencia al tizón y el cultivo de callos. Sin embargo, de no haberse utilizado todos los métodos, no se descarta el uso de estas herramientas modernas en un futuro mediano.

La papa cultivada *in vitro*, es una planta modelo para la puesta a punto y para la transferencia de biotecnologías (Ellisseche 2002). El cultivo de meristemos en PROINPA ha permitido sanar los cultivares contaminados por virus.

9. Producción de Semilla

La producción de semilla es una actividad económica importante en Bolivia. Se estima que la semilla formal producida por empresas y asociaciones semilleras, apenas cubre el 5% de la demanda en el país. El 95% de la semilla que se comercializa es de agricultor (no formal). Es una de las actividades que toma tiempo y recursos, porque se debe proceder a la limpieza viral de los cultivos a liberar, a multiplicar semilla de categorías altas para su validación y promoción y este abastecimiento debe ser permanente.

Se debe mencionar que el incremento rápido de materiales seleccionados es deseable no sólo en los programas de semilla certificada, sino en los programas de mejoramiento genético que, en un momento determinado, desean contar con más cantidad de semilla para realizar pruebas extensivas de resistencia, adaptación o rendimiento (Estrada 2000).

En PROINPA el programa de mejoramiento genético de papa conserva en invernadero un tuberculillo de cada material que se genera y se evalúa en campo, para al final conservar sólo los materiales seleccionados y continuar su multiplicación. Por otra parte el material valioso se conserva *in vitro* en el laboratorio de cultivo de tejidos.

Se debe reconocer que el hecho de disponer de semilla de papa de calidad es uno de los cuellos de botella más importantes para la promoción y difusión a gran escala de los cultivos mejorados, debido a que este cultivo tiene una tasa de multiplicación baja, requiere de una alta inversión económica para producir grandes volúmenes de semilla y necesita de la contribución de las instituciones locales y nacionales de desarrollo agrícola, empresas productoras de semilla y asociaciones de productores semilleras.

De ahí que la Fundación PROINPA está implementado una experiencia piloto para la producción y promoción de cultivos mejorados con el apoyo de la Red Latinpapa, la cual consiste en promover el flujo de semilla de las zonas altas hacia las zonas bajas. La Unidad de Producción de Semilla de PROINPA (UP) cumplirá un rol dinamizador del proceso de producción y comercialización de semilla de papa entre las organizaciones de zonas altas (4.000 msnm) y las organizaciones de zonas de altitud intermedias (3.000 a 3.500 msnm). La UP a solicitud de los agricultores semillera " Villa Flores", de la zona de Tiraque, provincia Carrasco del departamento de Cochabamba, producirá semilla prebásica de las nuevas variedades. Posteriormente los productores producirán semilla básica a registrada en base a normas de certificación. La UP asegurará el acopio de estas

categorías de semilla para entregarlo a los productores de zonas de altitud intermedia (Productores de APRA, APAPAS, APROTAC y otras organizaciones interesadas), quienes producirán semilla comercial (certificada a fiscalizada).

10. Bibliografía

- Almekinders CJM y Herdon J (eds.) (2006)** Bringing back into breeding. Experiences with participatory plant breeding and challenge for institutionalisation. *Agromisa Special 5*, Agromisa, Wageningen. pp 125.
- Barone A, Ritter E, Schachtschabel U, Debener T, Salamini F, Gebhardt C (1990)** Localization by restriction fragment length polymorphism mapping in potato of a mayor dominant gene conferring resistance to the potato cyst nematodo *Globodera rostochiensis*. *Mol Gen Genet* 224: 177-182.
- Blajos J., Amaya N., Gandarillas A (2007)** ¿Cuán importante es la papa para los bolivianos? *Revista de Agricultura* 40 (59):7-9
- Bonierbale M, Plaisted RL, Tanksley SD (1988)** RFLP maps based on a common set of clones reveal modes of chromosomal evolution in potato and tomato. *Genetics* 120: 1095-1103.
- Bonierbale M, Amoros W, Burgos G, Salas E y Cáceres M (2008)** Valor agregado y nutricional de la papa nativa. Páginas 73 -76 *in* Enrique Ritter y José I. Ruiz de Galarreta (ed.); III Congreso Iberoamericano en Patata: Avances en Ciencia y Desarrollo de la Patata para una Agricultura Sostenible. Octubre 5 al 10, 2008, Vitoria-Gasteiz, Euskadi, España.
- Burgos G, Amoros W, Morote M, Stangouli J and Bonierbale M (2007)** Iron and Zinc Concentration of Native Andean Potato Varieties from a Human Nutrition Perspective. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 87 (4): 668-675.
- Brigneti G, García-Mas J, Baulcombe DC (1997)** Molecular mapping of the potato virus y resistance locus Rysto in potato. *Theor Appl Genet* 94: 198-203.
- Cadima X, Gonzáles R, Almanza J, García W y Terrazas T (2004)** Catálogo de variedades locales de papa y oca de la zona de Candelaria. Serie: Conservación y uso de la biodiversidad de raíces y tubérculos andinos: Una década de investigación para el desarrollo (1993-2003). No. 5. Fundación PROINPA, Municipio de Colomi, CIP, COSUDE. Cochabamba, Bolivia, 113 p.
- Cadima X, Terrazas F, Gandarillas A (2008)** Los Sistemas de Conservación de Recursos Genéticos de Tubérculos y Raíces Andinas: La experiencia de PROINPA. *Revista de Agricultura* 43 (60): 31-36
- Carrasco E (1993)** Estudio de la herencia de la tolerancia a heladas en clones nativos de *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* de Bolivia. Tesis de Maestría. Universidad Agraria La Molina, Lima, Perú. 72 pp.
- Carrasco E, Estrada N, Gabriel J, García W, Mendoza O y Quiroga O (1995)** Seis nuevas variedades de papa resistentes al tizón (*Phytophthora infestans*). *Tecno-IBTA* 5:1-8.
- Carrasco E, Estrada N, Gabriel J, Alfaro G, Larondelle Y, García W, Quiroga O (1997)** Seis cultivares potenciales de papa con resistencia al tizón (*Phytophthora infestans*) en Bolivia. *Revista ALAP* Vol 9/10: 106-122.
- Ceccarelli S, Grando S, Bailey E, Amri A, El Felah M, Nassif F, Rezgui S, and Yahyaoui A (2001)** Farmer participation in barley breeding in Syria, Morocco and Tunesia. In: A. Elingsm C.J.M. Almekinders and P. Stam (eds.), *Breeding for low input condition, and subsequences for Participatory Plant Breeding*. *Euphytica* 122 (3): 521-536 (Special issue).
- Coca M and Montealegre N (2006)** Short communication. Resistance to *Phytophthora infestans* in populations of wild potato species in the Sorata microcentre of genetic diversity, La Paz, Bolivia. *Spanish Journal of Agricultural Research* 4(2), 156-160.
- Colque C (1996)** Caracterización de genes de virulencia en poblaciones de *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, que infectan a la papa y determinación de la resistencia en *Solanum* spp. Tesis Ing. Agr. Universidad Mayor de San Simón. Cochabamba, Bolivia 223 p.
- Cubillos AG and Plaisted RL (1976)** Heterosis for yield in híbrids between *Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum* and *S. tuberosum* ssp. *andigena*. *Am. Pot. J.* 53:143-150.
- De Jong W, Forsyth A, Leister D, Gebhardt C, Baulcombe DC (1997)** A potato hypersensitive resistance gene against potato virus X maps to a resistance gene cluster on chromosome 5. *Theor Appl Genet* 95: 246-252.
- Debener T, Salamini F, Gebhardt C (1990)** Phylogeny of wild and cultivated *Solanum* species based on nuclear restriction fragment length polymorphisms (RFLPs). *Theor Appl Genet* 79: 360-368.

- Demagante AL, Harris PM and Van der Zaag (1993)** A promising methods for screening drought tolerance in potato using apical stem cuttings. Pot. Assoc. Amer. 77th Meet. Abs. p18, Madison, W.I.
- Egúskuiza R (1987)** Botánica, Taxonomía y Mejoramiento genético de papa. En: El cultivo de papa con énfasis en la producción de semilla. Universidad Nacional Agraria. La Molina Perú 11-36.
- Ellisseche D (2000)** La patata. Páginas 67 – 94 in Tirilly Y., Marcel B. C (Eds.): Tecnología de las hortalizas. Trad. por Pedro M. Aparicio Tejo y Carmen Lansfus Arrien. Ed. Acribia S.A. Zaragoza, España.
- El-Kharbotly A, Leonards-Schippers C, Huigen DJ, Jacobsen E, Pereira A, Stiekema WJ, Salamini F, Gebhardt C (1994)** Segregation analysis and RFLP mapping of the R1 and R3 alleles conferring race-specific resistance to *Phytophthora infestans* in progeny of dihaploid potato parents. Mol Gen Genet 242: 749-754.
- El-Kharbotly A, Palomino-Sánchez C, Salamini F (1996)** R6 and R7 alleles of potato conferring race-specific resistance to *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary identified genetic loci clustering with the R3 locus on chromosome XI. Theor Appl Genet 92: 880-884.
- Engel KH (1964)** Methoden der kartoffelzüchtung unter besonderer Berücksichtigung der Selektionsverfahren auf Leistung. Züchter 34: 235-242.
- Estrada N (2000)** La Biodiversidad en el Mejoramiento Genético de la papa. Bill Hardy, Emma Martinez (Ed.) La Paz, Bolivia. 372 p.
- Estrada N (1978)** Breeding frost resistant potatoes for the tropical highlands. In: Plant cold hardiness and freezing stresses. Vol. 1, P.H. Li and A. Sakai editors, academic press. p.333-341
- Estrada N, Fernández-Northcote E, Carrasco E. y Navia O (1994)** Mejoramiento genético para resistencia a enfermedades y plagas de la papa en Bolivia. p. 86-89. L.H.M. Broers (Ed.) en: Resistencia duradera en cultivos alto andinos, Memorias del 1er taller sobre Resistencia Duradera en Cultivos Alto Andinos. 30 de mayo–3 de junio de 1994. Quito, Ecuador
- FAO (2004)** (Faostat) Food and Agriculture Organization of the United Nations Statistical Databases (FAO) (<http://faostat.fao.org>; 25/04/2004).
- Fernández-Northcote E, Navia O y Gandarillas A (1999)** Bases de las estrategias de control químico del tizón tardío de la papa desarrolladas por PROINPA en Bolivia. Revista Latinoamericana de la papa. Asociación Latinoamericana de la papa (ALAP). 25 p.
- Fukuda WMG, Saad N (2001)** Investigación participativa en el mejoramiento de yuca con agricultores del Nordeste de Brasil. Cruz das Almas, Ba: EMBRAPA Mandioca e Fruticultura. 44 p. Documento 98.
- Gabriel J. 1994.** Resistencia de híbridos interespecíficos de papa al tizón tardío (*Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary) y su caracterización citológica. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Edo. México, México. 94 pp.
- Gabriel J, Castillo F, Sosa - Moss C, Rivera A (1995)** Resistencia de híbridos interespecíficos de papa resistentes al tizón tardío (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary). Revista de Agricultura 26: 38-40.
- Gabriel J y Carrasco E (1998)** Evaluación preliminar de la resistencia durable al tizón *Phytophthora infestans* en cultivos nativos de papa del Banco de Germoplasma Boliviano. p 153-158. En: Daniel L. Danial y Oswaldo Chicaiza (Ed.) Segundo Taller de PREDUZA en Resistencia Duradera en cultivos Altos en la Zona Andina. 22 - 24 Septiembre de 1998. Cochabamba, Bolivia.
- Gabriel J, Cadima X, Terrazas F, Ugarte ML (1999)** Los recursos fitogenéticos de Bolivia. Páginas 11-18 in Dialogo IV: Avances de investigación en recursos genéticos en el Cono Sur. IICA, Montevideo, Uruguay.
- Gabriel J, Carrasco E, García W, Equize H, Thiele G, Torrez R, Ortuño N, Navia O, Franco J, Estrada N (2001)** Experiencias y logros sobre mejoramiento convencional y selección participativa de cultivares de papa en Bolivia. Revista Latinoamericana de Papa 1: 169-192.
- Gabriel J, Herbas J, Salazar M, Ruiz J, López J, Villarroel J. and Cossio D (2004)** Participatory Plant Breeding: A New Challenge in the Generation and Appropriation of Potato Varieties by Farmers in Bolivia. Working document no. 22, Cali, CO: Program on Participatory Research and Gender Analysis for Technology Development and Institutional Innovation (PRGA): Consultative Group on Agricultural Research (CGIAR): PROINPA Foundation. 22 p.
- Gabriel J (2006)** Diagnóstico de las capacidades en mejoramiento genético y biotecnología de cultivos en Bolivia. Páginas 1-56 in Informe de consultoría de la FAO. Cochabamba, Bolivia.
- Gabriel J (2007a)** New potatoes for Bolivian Farmers. Geneflow News: 3.
- Gabriel J, Vallejos J, Coca C, López L, Escobar F, Villarroel E, Villarroel J (2007b)** Nuevas variedades de papa obtenidas por fitomejoramiento participativo. Revista de Agricultura 41 (59): 41 – 44.
- Gabriel J, Coca A, Plata G & Parlevliet JE (2007c)** Characterization of the resistance to *Phytophthora infestans* in local potato cultivars in Bolivia. Euphytica 153: 321-328.

- Gabriel J, Forqueda F, Plata G, Fernández-Northcote EN (2007d)** Caracterización de genotipos de papa de Europa y Latinoamérica por resistencia a tizón y propiedades culinarias. *Revista Latinoamericana de la Papa*. 14 (1): 10-23.
- Gabriel J., J. Vallejos, C. Coca, J. López, F. Escobar, E. Villarroel, J. Villarroel (2008)** Agricultores generan sus propias variedades de papa en colaboración con los fitomejoradores de PROINPA: Una experiencia exitosa en Morochata, Bolivia. *Revista de Agricultura* 42 (60): 9-14.
- Gabriel (2009)** Aplicación de marcadores moleculares para el cribado de QTLs en diferentes fuentes de resistencia a tizón tardío (*Phytophthora infestans*) en papa. Tesis doctoral, Universidad Pública de Navarra (UPNA), Pamplona, España. 109 p.
- Gálvez R y Brown CR (1980)** Inheritance of extreme resistance to PVY derived from *Solanum tuberosum* spp. *andigena*. *Am. Pot. J.* 57: 476 - 477
- García W, Spooner D, Gabriel J, Gandarillas A (2007)** Riqueza genética de los Andes de Bolivia: Especies silvestres de papa, su utilización y bases para la conservación *in situ*. *Revista de Agricultura* 39: 8-13.
- Gebhardt C, Blomendahl C, Schachtschabel U, Debener T, Salamini F, Ritter E (1989a)** Identification of 2n breeding lines and 4n varieties of potato (*Solanum tuberosum*, ssp. *tuberosum*) with RFLP fingerprints. *Theor Appl Genet* 78: 16-22.
- Gebhardt C, Mugniery D, Ritter E, Salamini F, Bonnel E (1993)** Identification of RFLP markers closely linked to the H1 gene conferring resistance to *Globodera rostochiensis* in potato. *Theor Appl Genet* 85: 541-544.
- Geldermann H (1975)** Investigations on inheritance of quantitative characters in animals by gene markers. I. Methods. *Theor Appl Genet* 46: 319-330.
- Glendining DE (1975)** Neo-tuberosum a new potato breeding material. 1. The origin, composition and development of the tuberosum and neo-tuberosum genepool. *Pot. Res.* 18:256-261.
- Glendining DE. 1976.** Neo-tuberosum. New potato breeding material. 4. The breeding system of neo-tuberosum, and the structure and composition of the neo-tuberosum genepool. *Pot. Res.* 19: 27-36.
- González D (1999)** Aptitud Combinatoria General y Específica Para La Resistencia Al Tizón [*P. Infestans* (Mont.) De Bary] En Progenitores Élite de Papa. Tesis Ing. Agr. Facultad de Ciencias Agrícolas Pecuarias Veterinarias y Forestales "Martín Cárdenas", Universidad Mayor de San Simón Cochabamba – Bolivia.
- González D, Gabriel J, Carrasco E. 1999.** Aptitud combinatoria general y específica para la resistencia al tizón [*Phytophthora infestans* (mont.) de Bary] en progenitores élite de papa p. 130-139. In Daniel Danial (Ed.). Tercer Taller de PREDUZA en Resistencia Duradera en cultivos Altoandinos. 27-29 sept., Cochabamba, Bolivia.
- Görg R, Schachtschabel U, Ritter E, Salamini F, Gebhardt C (1992)** Discrimination among 136 Tetraploid potato varieties by fingerprints using highly polymorphic DNA markers. *Crop Science* 32: 815-819.
- Griffing B (1956)** Concepts of general and specific combining ability in relation to diallel and related populations. *Anst. J. Biol. Sci.* 3:463-493.
- Grun P, Ochoa C, Capage D (1977)** Evolution of cytoplasmic factors in tetraploid cultivated potatoes (*Solanaceae*) *Amer J Bot* 64: 412-420.
- Hämäläinen JH, Watanabe KN, Valkonen JPT, Arihara A, Plaisted RL, Pehu E, Miller L, Slack SA (1997)** Mapping and marker-assisted selection for a gene for extreme resistance to potato virus Y. *Theor Appl Genet* 94: 192-197.
- Hawkes JG (1979)** Evolution and polyploidy in potato species. En: Hawkes, J.G. (eds.). *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. Linnean Soc Symp Ser. 7. 637-649.
- Hawkes JG (1990)** The potato, Evolution, Biodiversity and Genetic Resources. London: Belhaven.
- Haynes FL (1972)** The use of cultivated diploid *Solanum* species in potato breeding. Rep. Intern. Congr. Prospects for the potato in the developing world. Int. Potato center, Lima. p. 100- 110.
- Hooker WJ (1982)** Compendio de enfermedades de la papa. Trad. del Inglés por Teresa Ames de Icochea. Centro Internacional de la Papa, Lima, Perú. 165 pp.
- Howard RW (1970)** Genetics of potato. Weatherby Printers. Great Britain. 166 p.
- Jansen RC, Stam P (1994)** High resolution of quantitative traits into multiple loci via interval mapping. *Genetics* 136: 1447-1455.
- Jansky SH (2000)** Breeding for disease resistance in potato. *Plant Breed Rev.* 19 : 69 - 155
- Kempthorne O. y Curnow RN (1961)** The partial diallel cross. *Biometrics* 17: 229 - 250.

- Kreike CM, de Koning JRA, Vinke JH, van Ooijen JW, Stiekema WJ (1994)** Quantitatively inherited resistance to *Globodera pallida* is dominated by one major locus in *Solanum spegazzinii*. *Theor Appl Genet* 88: 764-769.
- Leonards-Schippers C, Gieffers W, Schäfer-Pregl R, Ritter E, Knapp SJ, Salamini F, Gebhardt C (1994)** Quantitative resistance to *Phytophthora infestans* in potato: a case study for QTL mapping in an allogamous plant species. *Genetics* 137: 67-77.
- Li P and Palta J (1977)** Frost killing temperatures of 60 tuber-bearing *Solanum* species. *Amer Potato J* 54: 452-456.
- Maris B (1969)** Studies on maturity, yield, Ander – water weight and some other characteristics of potato progenies. *Euphytica* 18::287-319.
- Martínez-Garza A (1988)** Diseños experimentales: métodos y elementos de teoría. Trillas, México D.F., México. 756 p.
- Mendoza HA and Haynes FL (1974)** Genetic relationship among potato cultivars grown in the United States. *Hort. Science* 9:328 -330.
- Mendoza AH (1983)** Breeding of potato population at the internacional Potato Center. CIP Circular. Intern. Pot. center. Lima, 11:31-11.
- Milbourne D, Meyer RC, Collins AJ, Ramsay LD, Gebhardt C, Waugh R (1998)** Isolation, characterisation and mapping of simple sequence repeat loci in potato. *Mol Gen Genet* 259: 233-245.
- Moller KH (1965)** Untersuchungen an Testkreuzungen zur Auswahl geeigneter Eltern und Kombinationen in der Kartoffelzucht. Diss. Dt. Akad. Land wirtschftswiss, Berlin.
- Morales F (2007)** Sociedades precolombinas asociadas a la domesticación y cultivo de la papa (*Solanum tuberosum*) en Sudamérica. *Revista Latinoamericana de la Papa* 14(1): 1-9.
- Muñoz FJ and Plaisted RL (1981)** yield and combining abilities in andígena potatoes after six cycles of recurrent phenotypic selection for adaptation to long day condition. *Am. Po. J.* 58: 469-479.
- Navia O, Torrez R, Trujillo A, Fernández-Northcote EN, Gandarillas A and Gabriel J (2002)** Bolivia Late Blight Profile. Páginas 1-11 in Enrique Fernandez-Northcote (Ed.), *Memorias del Taller Internacional: Complementando la resistencia al tizón (Phytophthora infestans) en los Andes*. GILB, Cochabamba, Bolivia.
- Oberhagemann P, Chalot-Balandras C, Bonnel E, Schäfer-Pregl R, Wegener D, Palomino C, Salamini F, Gebhardt C (1999)** A genetic analysis of quantitative resistance to late blight in potato: Towards marker assisted selection. *Mol Breeding* 5: 399-415.
- Ochoa C (2001)** Las papas de Sudamérica: Bolivia. Plural editores/CID. 535 p.
- Orellana L (2001)** Caracterización de la resistencia al tizón [*Phytophthora Infestans* (Mont.) De Bary en Progenitores y progenies de primera generación filial (F1) obtenidas por recombinación de cultivares nativos de papa boliviana. Tesis Ing. Agr. UMSS. Cochabamba, Bolivia.
- Patiño F, Terrazas F, Salas A, Cadima X (2007)** Los parientes silvestres del cultivo de papa en Bolivia. *Revista de Agricultura* 40(59): 19-28.
- Patiño F, Condori B, Segales L, Cadima X (2008)** Distribución Potencial, Actual y Futura de Especies Silvestres de Papa Endémicas de Bolivia. *Revista de Agricultura* 44 (60): 37 – 44.
- Pfeffer Chr. 1963.** Vergleichende Untersuchungen über Auslesemöglichkeit von in freiland und in Tokfen kurtivierten kartoffel samlingen. *Züchter* 13:6-11.
- Plaisted RL, Thurston HD, Brodie BB. and Hoopes RW (1984)** Selection for resistance to disease in early generation. *Am. Pot. J.* 61:393-404.
- Plaisted RL, Thurston WD, Tingey WM (1975)** Five cycles of selection within a population of *Solanum tuberosum* ssp. *andígena*. *Am. Pot. J.* 52, Abtr. 280.
- Plata G y Gabriel J (1999)** Selección de híbridos F1 de cruas entre el clon 82-222-1 y cultivares potenciales de papa por su resistencia al tizón (*Phytophthora infestans*) en plántulas y plantas adultas p. 140-144. In Daniel Danial (Ed.). Tercer Taller de PREDUZA en Resistencia Duradera en Cultivos Altoandinos. 27-29 sept., Cochabamba, Bolivia.
- Portanda CFR (1994)** Identificación y selección de cultivares diploides de papa del germoplasma boliviano por su producción de polen 2n y habilidad combinatoria en cruzamientos 4x-2x. Tesis Ing. Agr., Universidad Mayor de San Simón, Facultad de Ciencias Agrícolas y Pecuarias Martín Cárdenas. Cochabamba, Bolivia. 47 pp.
- Programa de Investigación de la Papa (1995)** Informe Anual 1994-1995. Cochabamba, Bolivia. 821 pp.

- Ramirez E (2002)** Componentes de resistencia a *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary en una población de progenies de papa evaluadas en campo y laboratorio. Tesis de grado para obtener la Licenciatura en Ingeniería Agronómica. FCAPyF - UMSS, Cochabamba-Bolivia. 107 pp.
- Ritter E, Debener T, Barone A, Salamini F, Gebhardt C (1991)** RFLP mapping on potato chromosomes of two genes controlling extreme resistance to potato virus X (PVX). *Mol Gen Genet* 227: 81-85.
- Ritter E, Ruiz de Galarreta J, Castañón S, Sánchez I, Barrena I, Bryan G, Waugh R, Rousselle-Burgeois F, Lefebvre V, Gebhardt C, Van Eck H, Taco J, Bakker J (2004)** Recursos genómicos en la papa y posibilidades de su explotación. *Actas de horticultura*: 165-167.
- Ritter E, Lucca F, Sánchez I, Ruiz de Galarreta JI, Aragonés A, Castañón S, Bryan G, Waugh R, Lefebvre F, Rousselle-Bourgoise R, Gebhardt C, van Eck H, van Os H, Taco J and Bakker J (2005)** Genomic resources in potato and possibilities for exploitation. En: *Potato in progress* (Eds.: Haverkort AJ & PC Struik), Wageningen Academic Publishers, Holanda, pp 55-64.
- Rojas B., Y. Sánchez, E. Alba, X. Cadima, J. Franco, A. Gandarillas (2007)** Utilización de la tecnología de los marcadores moleculares en la conservación de germoplasma y el mejoramiento genético de la papa: Experiencia en Bolivia. *Revista de Agricultura* 40 (59): 29-36.
- Ross H. 1986.** Potato breeding-problems and perspectives. En: Horn, W y Röbbelen, G. (eds.). *Advances in Plant Breeding* 13. Berlín y Hamburgo: 1-132.
- Roupe van der Voort J, Wolters P, Folkertsma R, Hutten R, van Zandvoort P, Vinke H, Kanyuka K, Bendahmane A, Jacobsen E, Janssen R, Bakker J (1997)** Mapping of the cyst nematode resistance locus *Gpa2* using a strategy based on comigrating AFLP markers. *Theor Appl Genet* 95: 874-880.
- Ruiz de Galarreta JI, Carrasco A, Salazar A, Barrena I, Iturrutxa E, Marquinez R, Legorburo FJ and Ritter E (1998)** wild *Solanum* species as resistance sources against different pathogens of potato. *Potato Res.* 41: 57 – 68.
- Salazar M, Gabriel J, Herbas J, Thiele G (2001)** Experiencias sobre el mejoramiento participativo del cultivo de papa en Bolivia. Página 196 *in* *Futuras estrategias para implementar mejoramiento participativo en los cultivos de las zonas altas en la región andina*. 23-27 de septiembre del 2001. Quito, Ecuador.
- Sánchez I (2006)** Construcción de un mapa genético funcional y detección de genes de resistencia frente a factores bióticos en patata (*Solanum tuberosum* L.). Tesis doctoral, Universidad del país Vasco, Dpto. de biología vegetal y ecología, Facultad de Ciencias, Vitoria-Gasteiz, España. 204 p.
- Simmonds NW (1966)** Studies of the tetraploid potatoes. III. Progress in the experimental recreation of the *Tuberosum* Group. *J. Linn. Soc. (Botany)* 59: 79-288.
- Sperling L, Ashby JA, Smith ME, Weltzien E and McGuire S (2001)** A framework for analyzing participatory plant breeding approaches and result. In: A. Elings, C.J.M. Almekinders and P. Stam (eds.), *Breeding for low input condition, and subsequences for Participatory Plant Breeding*. *Euphytica* 122 (3): 439-450 (Special issue).
- Spooner DM, Bamberg JB, Hjerting JP and Gomez J (1991)** Mexico 1988 potato germplasm collecting expedition and utility of the Mexican potato species. *Amer. Potato J.* 68: 29-43
- Spooner DM and Bamberg JB (1994)** Potato genetic resources: sources of resistance and systematics. *Amer. Potato J.* 71: 325-337.
- Spooner DM., Hijmans J (2001)** Potato systematics and germplasm collecting, 1989–2000. *American Journal of Potato Research* 78: 237-268.
- Spooner DM, van der Berg RJ, Rodriguez A, Bamberg J, Hijman RJ and Lara Cabrera SI (2004)** Systematic botany monographs: Wild potatoes (*Solanum* section *petota*: Solanaceae) of North and Central America. The American Society of Plant Taxonomists. 209 p.
- Spooner DM., McLean K., Ramsay G., Waugh R. y Bryan GJ (2005)** A single domestication for potato based on a multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. *PNAS*, 102: 14694-14699.
- Stäubli B, Wenger R, Wymann von Dach S (2008)** Pommes de terre et changement climatique. *Inforesources focus* No. 1/08: 3-11
- Swiezynsky KM (1984)** Early generation selection methods used in Polish potato breeding. *Am. Pot. J.* 61: 385-394.
- Tai GCC and Young DA (1984)** Early generation selection for important agronomic characteristics in potato breeding population. *Am. Pot. J.* 61: 419-434.
- Thoday JM (1961)** Location of polygenes. *Nature* 191: 368-370.
- Tirilly Y, Marcel B C (2002)** Tecnología de las hortalizas. Trad. por Pedro M. Aparicio Tejo y Carmen Lansfus Arrien. Ed. Acribia S.A. Zaragoza, España. 591 p.

- Tommiska TJ, Hämäläinen JH, Watanabe KN, Valkonen JPT (1998)** Mapping of the gene *Nxphu* that controls hypersensitive resistance to potato virus X in *Solanum phureja* IvP35. *Theor Appl Genet* 96: 840-843.
- Ugarte ML, Estrada N, García W y Carrasco E (1994)** Identificación, evaluación, caracterización y conservación del germoplasma de papa, raíces y tubérculos andinos en Bolivia. Ed. Lenka Céspedes y Carol Perpich. p. 295 en: Primera Reunión Internacional de Recursos genéticos de papa, raíces y tubérculos andinos. IBTA, PROINPA, IBTA-CIP-COTESU. 7-10 de febrero de 1994. Cochabamba, Bolivia.
- Van der Zaag DE and Burton WG. 1978.** Potential yield of the potato crop and its limitation. /th Triennial Conf. Eur. Ass. Pot. Res. Warsaw, survey papers, p. 23-33.
- Van Eck HJ, Rouppe van der Voort J, Draaistra J, van Zandvoort P, van Enckevort E, Segers B, Peleman J, Jacobsen E, Helder J, Bakker J (1995)** The inheritance and chromosomal location of AFLP markers in a non-inbred potato offspring. *Mol Breeding* 1: 397-410.
- Vargas M, van Eeuwijk FA, Crossa J, Ribaut JM (2006)** Mapping QTLs and QTL x environment interaction for CIMMYT maize drought stress program using factorial regression and partial least squares methods. *Theor Appl Genet* 112 (6): 1009-1023.
- Vidal MVA (1984)** Caracterización citológica y gametos no reducidos en dihaploides de *Solanum tuberosum* e híbridos interespecíficos de papa. Tesis Maestría en Ciencias. Centro de genética, Colegio de Postgraduados. Chapingo, Estado de México. 75 p.
- Vernooy R (2003)** Seeds that give: Participatory Plant Breeding, IDRC, Canada (www.idrc.ca/seeds).
- Welzien E, Smith ME, Meitzner LS and Sperling L (2003)** Technical and institutional issue in participatory plant breeding – from perspectives of formal plant breeding. A global analysis of issue, results, and current experience. PPB Monograph no. 1. PRGA Programme, Cali, Colombia.
- Wissar RO. and Mendoza HA (1978)** Comparison of selection methods in breeding potato population. 7th Triennial Conf. Eur. Ass. Pot. Res. Warsaw, abstr, 166.
- Witcombe JR, Parr LB and Atlin GN (eds.) (2002)** Breeding rain-fed rice for drought-prone environment: integrating conventional and participatory plant breeding in South and Southeast Asia. Proceeding of a DFID Plant Science Research Programme/IRRI Conference, 12-15 March 2002, 104 p.
- Zeballos H (1997)** Aspectos económicos de la producción de papa en Bolivia. COSUDE, CIP (Centro Internacional de la Papa). Lima, Perú.
- Zeballos H, Balderrama F, Condori B, Blajos J (2009)** Economía de la papa en Bolivia (1998-2007). Fundación PROINPA, Cochabamba, Bolivia. 129 p.

10. Acrónimos

ACE	=	Aptitud Combinatoria Específica
ACG	=	Aptitud Combinatoria General
AFLP	=	Amplified Fragment Length Polymorphisms
APP	=	Asociación de Productores Semilleros el Puente
ARADO	=	Acción Rural de Desarrollo Organizado
BMZ	=	Ministerio Federal de Cooperación Económica y Desarrollo
CAPS	=	Cleaved Amplified Polymorphic Sequence (Secuencia Polimórfica Amplificada y Cortada)
CIAT	=	Centro Internacional de Agricultura Tropical
CIP	=	Centro Internacional de la Papa
CYTED	=	Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo
COS	=	Conserved Ortholog Set
ECA	=	Escuela de Campo de Agricultores
FMC	=	Fitomejoramiento Convencional
FMP	=	Fitomejoramiento Participativo
FONTAGRO	=	Fondo Regional de Tecnología Agropecuaria
GILB	=	Global Initiative on Late Blight
ICA	=	Instituto Colombiano Agropecuario
IFAD	=	International Fund for Agricultural Development
INIA-España	=	Instituto Nacional de Investigación Agrícola de España
ISSR	=	Inter-Simple Sequence Repeat
ISTR	=	Inverse Sequence-Tagged Repeat
JANE	=	John and Ann Niederhauser Endowment
ORPACA	=	Organización Regional de Productores Agropecuarios de Calientes, Ayopaya
ORS	=	Oficina Regional de Semillas

PCR	=	Polimeraza Chain Reaction (Reacción en Cadena de la Polimerasa)
PROINPA	=	Fundación para la Promoción e Investigación de Productos Andinos
PREDUZA	=	Proyecto de Resistencia Duradera de la Zona Andina
PRGA	=	Program Resources and Gender Analysis
QTL	=	Quantitative Trait Loci
QTA	=	Quantitative Trait Allelo
RAPD	=	Random Amplified Polymorphic
RFLP	=	Restriction Fragment Length Polymorphism (Polimorfismo de la Longitud de los Fragmentos de Restricción)
SAM	=	Selección Asistida por Marcadores Moleculares
SCAR	=	Sequence Characterized Amplified Region
SEPA	=	Empresa de Producción de Semilla
SSR	=	Simple Sequence Repeats (Secuencia Simple Repetida o Microsatélite)