

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA**

**LA MOLINA**

**ESCUELA DE POSGRADO**

**DOCTORADO EN CIENCIAS E INGENIERÍA  
BIOLÓGICAS**



**“DESARROLLO DE POBLACIONES HÍBRIDAS DE CAMOTE (*Ipomoea batatas* L.) Y OPTIMIZACIÓN DE SELECCIÓN EN ETAPAS AVANZADAS DE MEJORAMIENTO”**

**Presentada por:**

**FEDERICO CELEDONIO DIAZ TRUJILLO**

**TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE  
*DOCTORIS PHILOSOPHIAE* EN CIENCIAS E INGENIERÍA BIOLÓGICAS**

**Lima - Perú**

**2022**

## Document Information

---

<b>Analyzed document</b>	Tesis Fdiaz_Revision prof Raul Blas.pdf (D145291981)
<b>Submitted</b>	9/30/2022 9:01:00 PM
<b>Submitted by</b>	Raul Blas Sevillano
<b>Submitter email</b>	rblas@lamolina.edu.pe
<b>Similarity</b>	0%
<b>Analysis address</b>	rblas.unalm@analysis.urkund.com

## Sources included in the report

---

### Entire Document

---

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA LA MOLINA ESCUELA DE POSGRADO DOCTORADO EN CIENCIAS E INGENIERÍA BIOLÓGICAS "DESARROLLO DE POBLACIONES HÍBRIDAS DE CAMOTE (*Ipomoea batatas* L.) Y OPTIMIZACIÓN DE SELECCIÓN EN ETAPAS AVANZADAS DE MEJORAMIENTO" Presentada por: FEDERICO CELEDONIO DIAZ TRUJILLO TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE DOCTORIS PHILOSOPHIAE EN CIENCIAS E INGENIERÍA BIOLÓGICAS Lima - Perú 2022

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA LA MOLINA ESCUELA DE POSGRADO DOCTORADO EN CIENCIAS E INGENIERÍA BIOLÓGICAS "DESARROLLO DE POBLACIONES HÍBRIDAS DE CAMOTE (*Ipomoea batatas* L.) Y OPTIMIZACIÓN DE SELECCIÓN EN ETAPAS AVANZADAS DE MEJORAMIENTO" TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE Doctoris Philosophiae (Ph.D.) Presentada por: FEDERICO CELEDONIO DIAZ TRUJILLO Sustentada y aprobada ante el siguiente jurado: Ph.D. Jorge Jimenez Avalos Ph.D. Raul Blas Sevillano PRESIDENTE PATROCINADOR Ph.D. Wolfgang Gruneberg CO-PATROCINADOR Ph.D. Rosa Espejo Joya Ph.D. Gretty Villena Chávez MIEMBRO MIEMBRO Ph.D. Alexandre Silveira Mello MIEMBRO EXTERNO AGRADECIMIENTOS

A CONCYTEC, por otorgarme la beca que me permitió estudiar el doctorado. Al dr. Raul Blas Sevillano, por su constante apoyo y asesoramiento durante mis tesis de pre-grado, Maestría y Doctorado. A los profesores del programa doctoral por sus valiosas contribuciones, en especial al dr. Marcel Gutierrez por su guía, consejos y constante motivación durante la ejecución de la tesis. Al Centro Internacional de la Papa (CIP), por permitirme formar parte del programa de Mejoramiento Genético de Camote y financiar la ejecución de la tesis. Al dr. Wolfgang Gruneberg, por su gran apoyo desde mis inicios en CIP, así también durante la ejecución, análisis y redacción de los artículos de la tesis. A los colegas del Programa de Mejoramiento de camote, por sus valiosas contribuciones en las diferentes etapas de la tesis: Maria David, Raul Eyzaguirre, Kelvin Huamani y Bert de Boek. A técnicos del Programa de Mejoramiento Genético de Camote, quienes fueron los más importantes colaboradores que hicieron posible la ejecución de la tesis: Jose Velez, Wilder Loayza, Roberto Martinez, Luis Gutierrez, Daniel Rodriguez y Max Fernandez. A la Unidad de apoyo a la investigación de CIP, en especial a los técnicos Eusebio Llacta y Hector Quispe, por su gran apoyo durante la ejecución de los experimentos en la estación de San Ramon. Al Instituto Nacional de Investigación Agraria (INIA) y al Instituto Tecnológico Publico Ashaninka (ITSPA) de Puerto Ocopa, por su apoyo en la ejecución de los experimentos de campo. A las comunidades nativas de Marankiari, Santa Rosa de Ubiriqui, San Pedro, Puerto Ocopa, Oviri, Betania y Los Incas, por el apoyo en la ejecución de los experimentos de campo. A un personaje muy especial del CIP, amigo y colaborador quien nos transportó en innumerables viajes durante los experimentos de campo, garantizando nuestro bienestar y la ejecución de las diferentes actividades de campo: Sr Marino Garay Soto.

*Dedicatoria.*

*A la memoria de mi madre y su sacrificio para hacerme un profesional.*

*A mi bella esposa Ruth por su paciencia y motivación constante en estos largos años de estudio y culminación de la tesis, a mis hijos Adriano, Maddy y Molly quienes me motivan cada día a seguir superándome.*

## **AGRADECIMIENTOS**

A CONCYTEC, por otorgarme la beca que me permitió estudiar el doctorado.

Al dr. Raul Blas Sevillano, por su constante apoyo y asesoramiento durante mis tesis de pre-grado, Maestría y Doctorado.

A los profesores del programa doctoral por sus valiosas contribuciones, en especial al dr. Marcel Gutierrez por su guía, consejos y constante motivación durante la ejecución de la tesis.

Al Centro Internacional de la Papa (CIP), por permitirme formar parte del programa de Mejoramiento Genético de Camote y financiar la ejecución de la tesis.

Al dr. Wolfgang Gruneberg, por su gran apoyo desde mis inicios en CIP, así también durante la ejecución, análisis y redacción de los artículos de la tesis.

A los colegas del Programa de Mejoramiento de camote, por sus valiosas contribuciones en las diferentes etapas de la tesis: Maria David, Raul Eyzaguirre, Kelvin Huamani y Bert de Boek.

A técnicos del Programa de Mejoramiento Genético de Camote, quienes fueron los más importantes colaboradores que hicieron posible la ejecución de la tesis: Jose Velez, Wilder Loayza, Roberto Martinez, Luis Gutierrez, Daniel Rodriguez y Max Fernandez.

A la Unidad de apoyo a la investigación de CIP, en especial a los técnicos Eusebio Llacta y Hector Quispe, por su gran apoyo durante la ejecución de los experimentos en la estación de San Ramon.

Al Instituto Nacional de Investigación Agraria (INIA) y al Instituto Tecnológico Público Ashaninka (ITSPA) de Puerto Ocopa, por su apoyo en la ejecución de los experimentos de campo.

A las comunidades nativas de Marankiari, Santa Rosa de Ubiriqui, San Pedro, Puerto Ocopa, Oviri, Betania y Los Incas, por el apoyo en la ejecución de los experimentos de campo.

A un personaje muy especial del CIP, amigo y colaborador quien nos transportó en innumerables viajes durante los experimentos de campo, garantizando nuestro bienestar y la ejecución de las diferentes actividades de campo: Sr Marino Garay Soto.

## ÍNDICE GENERAL

I. INTRODUCCIÓN .....	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA .....	11
III. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	15
CAPÍTULO I: Diversidad Genética Determinado por Características Agronómicas y Marcadores SSRs en dos Poblaciones Mejoradas de camote ( <i>Ipomoea batatas</i> L.) de Pulpa Anaranjada con Potencial para el Desarrollo de Poblaciones Híbridas .....	24
I. RESUMEN .....	24
II. INTRODUCCIÓN .....	26
III. MATERIAL Y MÉTODOS .....	29
3.1. Material genético .....	29
3.2. Generación de marcadores SSR.....	30
3.3. Experimento de campo .....	30
3.4. Análisis de datos moleculares .....	32
3.5. Análisis estadístico .....	32
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	36
V. CONCLUSIONES .....	46
VI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	47
VII. TABLAS Y FIGURAS .....	52
VIII. ANEXOS.....	66

CAPÍTULO II: Optimización de Selección en Etapas Avanzadas de Mejoramiento de Camote	
<i>(Ipomoea batatas L.)</i> de Pulpa Anaranjada y Alto Contenido de Materia Seca en Condiciones de	
Trópico Húmedo de Perú ..... 82	
I. RESUMEN.....	82
II. INTRODUCCIÓN.....	84
III. MATERIAL Y MÉTODOS .....	88
3.1. Experimento de campo.....	88
3.2. Análisis de datos .....	89
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....	93
V. CONCLUSIONES .....	104
VI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	104
VII. TABLAS Y FIGURAS .....	111
VIII. ANEXOS.....	120

## ÍNDICE DE TABLAS

### CAPÍTULO I

Tabla 1. Progenitores de poblaciones (PJ y PZ) y Mega-clones (MCs) con número de genotipos, código de breeder y código de Genbank de CIP, tipo de cultivar, origen y descripción morfológica según Huaman (1992) para color de carne, tipo de planta, forma de raíz reservante y color de piel de raíz reservante .....	52
Tabla 2. Estimaciones de medias ( $\bar{x}$ ) con límite de confianza del 95% (CL) y rango de valores genotípicos (mínimo, máximo) de los rasgos observados para dos grupos de OFSP progenitores (PJ y PZ) y Mega-clones (MCs).....	55
Tabla 3. Componentes de variencia para los rasgos observados en los progenitores (PJ y PZ) y Mega-clones (MCs).....	58
Tabla 4. Medias ( $\bar{x}$ ) estimados para progenitores (PJ y PZ) y media de familias (MF) con CV (%) de MF, correlaciones de los rasgos observados para las medias de progenitores - media de familias (MP-MF) en las localidades en las 231 familias evaluadas .....	59
Tabla 5. Medias ( $\bar{x}$ ) para la descendencia híbrida $H_0$ y las estimaciones de media de progenitor (MP) con incremento de heterosis promedio, prueba de T de incremento de heterosis = 0 e incremento de heterosis de PJ $\times$ PZ en porcentaje a través de localidades para los rasgos observados (N = 210, PJ $\times$ PZ combinaciones de cruzas) .....	60
Tabla 6. Análisis molecular de variancia (AMOVA) de 80 genotipos agrupados en 49 clones de la población Jewel y 31 clones de la población zapallo .....	61

Tabla 7. Distancias genéticas entre los tres grupos: 49 clones PJ, 31 clones PJ y 21 Megaclones respectivamente .....	61
---	----

## CAPÍTULO II

Tabla 1. Descripción de los clones con los valores de índices mayores que los mejores clones control; los rasgos observados son rendimiento de raíz, número de raíces comerciales por planta, rendimiento de follaje, índice de cosecha, contenido de materia seca, contenido de almidón, $\beta$ -caroteno, hierro, y el índice de Elston modificado como medias de 27 ambientes de trópico húmedo (CC = clones control, PJ = población Jewel, PZ = población Zapallo, MV = Variedad moderna, FV = Variedad de agricultores, BL = línea de mejoramiento, $I_E$ = Índice de Elston, lista complete de clones en tabla complementaria 1).....	111
--	-----

Tabla 2. Componentes de variancia y heredabilidad ( $h^2$ ) estimados para camote (número de genotipos N = 42) de ensayos conducidos en 9 localidades de la Amazonia de Perú durante 2011–2013 ( $\sigma_G^2$ , $\sigma_{G \times L}^2$ , $\sigma_{G \times S}^2$ , $\sigma_{G \times L \times S}^2$ , y $\sigma_s^2$ , son componentes de variancia debido a los genotipos, genotipos x localidad, genotipos x año, y genotipos x localidad x año, mientras $\sigma^2$ es el componente de variancia debido al error de parcela, $CL_{lb}$ y $CL_{ub}$ son los límites inferior y superior de los límites de confianza al 95% de los componentes de variancia respectivamente; $I_E$ es índice de Elston).....	113
---	-----

Tabla 3. Coeficiente de correlaciones fenotípicas para rendimiento de raíz, número de raíces comerciales por planta, rendimiento de follaje, índice de cosecha, contenido de materia seca, contenido de almidón, $\beta$ -caroteno, y hierro de ensayos conducidos en 9 localidades de la Amazonia	
--	--

Peruana durante 2011–2013 ( $CL_{lb}$  and  $CL_{ub}$  son los límites de confianza inferior y superior de las correlaciones al 95% ..... 114

Tabla 4. Respuesta de selección en unidades estandarizadas (R) para los tres mejores genotipos para rendimiento de raíz (RYTHA) y el índice modificado de Elston ( $r\sqrt{I_E}$ , con  $\bar{r}$  números de rasgos) para dos pruebas de capacidades contrastantes con 2268 y 540 parcelas [Opti. = optimizado; sel. = selección;  $TG_i$  = genotipos testeados,  $LOC_i$  = localidades, y  $REP_i$  = repeticiones en campanas i;  $R_{rel}$  = respuesta de selección relativa para estandar I (one-stage selection); componentes de variancia de  $\sigma_G^2:\sigma_{G \times L}^2:\sigma_{G \times S}^2:\sigma_{G \times L \times S}^2:\sigma_S^2$  (A) 1:0.189:0.103:0.603:1.162 para RYTHA y (B) 1:0.124:0.012:0.133:0.947 para índice de Elston]... ..... 115

## ÍNDICE DE FIGURAS

### CAPÍTULO I

- Figura 1. Análisis de componentes principales con 13 rasgos observados en 101 genotipos de camote evaluados en dos ambientes en Perú (La Molina y San Ramón); 49 PJ y 31 PZ utilizados como padres en el CIP-Perú, 21 megaclones de germoplasma (MC) mantenidos en Genbank de CIP; PC1 y PC2 son el primer y segundo componentes principales, respectivamente; Los clones PJ y PZ con códigos de mejoramiento exhibieron materia seca de la raíz  $\geq 29\%$  y contenido de  $\beta$ -caroteno de la raíz  $\geq 25 \text{ mg } 100\text{g}^{-1} \text{ DM}$ ; PC1 principalmente asociado con rasgos de calidad (por ejemplo,  $r = -0,768$  para PC1 y materia seca de la raíz;  $r = 0,796$  para PC1 y contenido de  $\beta$ -caroteno de la raíz); PC2 principalmente asociado con características de rendimiento (por ejemplo,  $r = 0,922$  para PC2 y rendimiento de raíces de almacenamiento;  $r = 0,935$  para PC2 y número de raíces comerciales por planta).....62
- Figura 2. Análisis de coordenadas principales basado en las distancias de similitud genética de Jaccard para 66 marcadores SSR de 101 genotipos de camote; 49 PJ y 31 PZ utilizados como padres en el CIP en Perú, 21 megaclones de germoplasma (MC) mantenidos en Genbank de CIP; PC1 y PC2 son la primera y segunda coordenadas principales, respectivamente .....63
- Figura 3. Dendrograma UPGMA basado en las distancias de similitud genética de Jaccard derivadas de 66 marcadores SSR para 101 clones que comprenden 80 clones reproductores (clones PJ y PZ) y 21 MCs de germoplasma conservados en Genbank de CIP .....64
- Figure 4. Rendimientos de raíces de almacenamiento e incremento de heterosis en 210 combinaciones de cruza híbridas PJ  $\times$  PZ evaluadas en dos ambientes en Perú (Huaral y San Ramón);  $r_s$ , correlación de rango de Spearman;  $r_p$ , correlación de Pearson .....65

## CAPÍTULO II

Figura 1. Respuesta de selección en unidades estandarizadas en rendimiento de raíz para los mejores tres genotipos seleccionados con un total de capacidad de prueba de 2268 o 540 parcelas: ST1 = un-estado de selección (Standard I) evaluando 42 o 10 clones con una capacidad de prueba de 2268 o 540 parcelas, respectivamente, en nueve localidades con dos repeticiones a través de tres campanas; ST2 = un-estado de selección (Standard IV) evaluando 94 o 22 clones con una capacidad de 2268 o 540 parcelas, respectivamente, con seis localidades y dos repeticiones en dos campanas; OP1 = tres estados de selección optimizado con la restricción de evaluar no más de 500 clones ( $TG_1 \leq 500$ ) no más de 12 localidades ( $LOC \leq 12$ ) y permitiendo una localidad en la primera etapa ( $LOC_1 \geq 1$ ) sin repeticiones en la primera etapa ( $REP_1 = 1$ ) y más de tres repeticiones en la segunda y tercera etapa; OP2 = dos etapas de selección optimizado (Recomendado I) con la restricción de prueba de no más de 500 clones ( $TG_1 \leq 500$ ) y no más de 12 localidades ( $LOC \leq 12$ ) y con al menos 3 localidades en la primera etapa ( $LOC_1 \geq 3$ ) sin repeticiones en el primer estado ( $REP_1 = 1$ ) y no más de tres repeticiones en el segundo estado .....119

## ÍNDICE DE ANEXOS

### CAPÍTULO I

Tabla complementaria S1. Descripción de clones de mejoramiento (PJ y PZ) y Megaclones (MC) por país de origen, tipo de cultivar (CT), pedigrí, color de carne de raíz reservante (RFC), color de piel de raíz (RSC), forma de raíz (RS), y tipo de planta(PT); BI, Burundi; CN, República popular de China; CU, Cuba; KE, Kenia; PE, Perú; BR, Brasil; PN, Papua Nueva Guinea; UG, Uganda; US, Estados Unidos; ZA, Sudáfrica; FV, Variedad de agricultores; BL, línea de mejoramiento; MV, Variedad moderna; PC, crema pálido; C, crema; DO, anaranjado intenso; O, anaranjado; PY, amarillo pálido; W, blanco; PI, rosado; R, rojo; P, morado; PR, rojo morado; B, marrón; E, elíptico; LE, elíptico alargado; R, ro; O, obovate; RE, elíptico redondeado; E, erecto; SE, semi-erecto; SP, rastrero; ES, extremadamente rastrero.....	66
Tabla complementaria S2a. Genotipos híbridos H <sub>0</sub> generados de 49 PJ x PZ (en paréntesis las cruizas reciprocas).....	70
Tabla complementaria S2b. Genotipos híbridos H <sub>0</sub> generados de 27 PZ x 8 PJ.....	71
Tabla complementaria S3. Descripción de 66 marcadores SSR usados con sus nombres, motivos, secuencias, temperatura de alineamiento y estudios previos.....	72
Tabla complementaria S4a. Medias ( $\bar{x}$ ), heredabilidad por localidad específica ( $h^2$ %), y coeficiente de variación (CV %) para rasgos observados estimados en PJ (N = 49), PZ (N = 31), y Megaclones (N = 21) con 2 repeticiones y 20 plantas por parcela en cada localidad (La Molina and San Ramon) durante la época de verano 2008/09.....	75
Tabla complementaria S4b. media ( $\bar{x}$ ), heredabilidad de localidad específica ( $h^2$ %), y coeficiente de variación (CV %) para rasgos observados en PJ (N = 49) y PZ (N = 31) y PJ x PZ progenie hibrida (N = 6898) con 2 repeticiones para la progenie, 18 repeticiones para cada PJ y PZ, y 3 plantas por parcela (Huaral and San Ramon) durante la época de verano 2009/10 .....	76

Tabla complementaria S5. Número de alelos polimórficos, rango de bp, información de contenido polimórfico (PIC), y poder de discriminación ( $D_L$ ) para 66 marcadores SSR.....	77
Tabla complementaria S6. SSR primers (N = 16) con 6 alelos en genotipos individuales en 49 PJ, 31 PZ, y 21 Megaclones (MC) .....	79
Figura complementaria S1. Análisis de componentes principales con 13 rasgos observados en (N = 49) y PZ (N = 31) progenitores evaluados en 2 localidades de Perú (La Molina y San Ramon); PC1 y PC2 son el primer y segundo componentes principales, respectivamente; los clone PJ y PZ con códigos de breeder muestran materia seca $\geq 28\%$ y contenido de $\beta$ -caroteno $\geq 20 \text{ mg } 100\text{g}^{-1} \text{ dwb}$ ; el PC1 principalmente asociado con rasgos de calidad (e.g. $r = -0.745$ para PC1 y contenido de materia seca, $r = 0.716$ para PC1 y contenido de $\beta$ -caroteno); PC2 estuvo principalmente asociado rasgos de rendimiento (e.g. $r = 0.928$ para PC2 y rendimiento de raíz, $r = 0.913$ para PC2 y número de raíces comerciales por planta).....	80
Figura complementaria S2. Análisis de coordenadas principales basado en Análisis Jaccard para 66 marcadores SSR de 80 clones; 49 PJ y 31 PZ usados como progenitores; PC1 y PC2 son el primer y segundo coordenadas principales respectivamente.....	81

## CAPÍTULO II

Tabla complementaria S1. Descripción de clones (N = 42) y medias para rendimiento de raíces, número de raíces comerciales por planta, rendimiento de follaje, índice de cosecha, materia seca, almidón, $\beta$ -caroteno, hierro, y el índice de Elston modificado a través de 27 ambientes de trópico húmedo (CC = check clones, PJ = Población Jewel, PZ = población Zapallo, MV = Variedad moderna, FV = Variedad de agricultores, BL = línea de mejoramiento, $I_E$ = Índice de Elston, cultivares, ordenado por tipo de clon y rango de valores $\sqrt[8]{I_E}$ ; mejor CC y BL selectos en negrita) .....	120
--	-----

Tabla complementaria S2. Estimaciones de correlación genética con un modelo bivariado usando ASREML para rendimiento de raíz, número de raíces comerciales por planta, rendimiento de raíz, índice de cosecha, materia seca, almidón,  $\beta$ -caroteno, y hierro de ensayos conducidos en la Amazonia Peruana durante 2011–2013 (CL<sub>lb</sub> and CL<sub>ub</sub> son los límites de confianza inferior y superior de las correlaciones al 95%, N = 42) .....123

Tabla complementaria S3. Respuesta de selección en unidad estandarizada (R) para los tres mejores genotipos para rendimiento de raíz RYTHA) e Índice de Elston con un total de capacidad de prueba de 1080 parcelas [Opti. = optimizado; sel. = selección; TG<sub>i</sub> = genotipos evaluados, LOC<sub>i</sub> = localidades, y REP<sub>i</sub> = repeticiones en campañas in temporada i; R<sub>rel</sub> = respuesta de selección relativa a estándar I (un-estado de selección despues de tres campañas de prueba con 9 localidades en cada campana, y dos repeticiones por cada localidad; componentes de variancia of  $\sigma^2_G : \sigma^2_{G \times L} : \sigma^2_{G \times S} : \sigma^2_{G \times L \times S} : \sigma^2_s$  (A) 1 : 0.189 : 0.103 : 0.603 : 1.162 para rendimiento y (B) 1 : 0.124 : 0.012 : 0.133 : 0.947 para el indice de Elston]..... 124

## RESUMEN

El presente trabajo se dividió en dos capítulos. Los objetivos del primer capítulo fueron determinar la diversidad genética de dos poblaciones OFSP (PJ y PZ) en relación con los megaclones (MC) utilizando rasgos agronómicos, marcadores SSRs y determinar si PJ y PZ son mutuamente heteróticos. Se realizaron ensayos de campo para PJ (N = 49), PZ (N = 31), MC (N = 21) y H0 (N = 6898). Los rasgos registrados fueron el rendimiento de la raíz reservante (RYTHA), el número de raíces comerciales por planta, el rendimiento del follaje, la biomasa, el índice de cosecha y la materia seca (RDM),  $\beta$ -caroteno (RBC), proteína, almidón, sacarosa, hierro, zinc y contenido de calcio de las raíces. Se utilizaron 66 primers SSR para determinar la diversidad molecular. Se encontró una nueva variación genética en PJ y PZ (por ejemplo,  $RDM \geq 29\%$  con  $RBC \geq 25 \text{ mg } 100\text{g}^{-1} \text{ dwb}$ ). Los datos del marcador SSR separaron claramente a PJ y PZ en dos grupos de genes, cubriendo juntos casi toda la diversidad molecular de MC. El RYTHA promedio en H0 fue alto ( $40,7 \text{ t ha}^{-1}$ ) con un incremento promedio de heterosis de 21,8% y un rango de -30,6% a 139,4%. Los objetivos del segundo capítulo fueron examinar el potencial para combinar el rendimiento con una alta MS de la raíz y un alto contenido de  $\beta$ -caroteno (BC) de la raíz mediante el análisis de varianza-covarianza y la optimización de los escenarios de reproducción para "OFSP seco y almidonado". Los datos únicos se usaron para estimar los componentes de la varianza y las correlaciones entre cuatro rasgos de rendimiento y cuatro rasgos de calidad. Para RYTHA, la selección optimizada en dos etapas recomendada aumentó la respuesta en relación con el Estándar (selección en una etapa 100 %) al 141,6 % para 2268 parcelas y al 189,1 % para 540 parcelas; la correspondiente selección optimizada en tres etapas aumentó la respuesta al 144,3 % para 2268 parcelas y al 190,5 % para 540 parcelas.

**Palabras claves:** Camote, Germoplasma, Hibridación, Selección, Clon, Mejoramiento Genético.

## ABSTRACT

The present study was divided in two chapters. The objectives of the first chapter were to determine genetic diversity of two OFSP populations (PJ and PZ) relative to mega-clones (MCs) using agronomic traits, SSR markers and to determine whether PJ and PZ are mutually heterotic. Field trials were performed for PJ (N = 49), PZ (N = 31), MC (N = 21), and H<sub>0</sub> (N = 6898). Traits recorded were storage root yield (RYTHA), number of commercial roots per plant, foliage yield, biomass, harvest index, and dry matter (RDM),  $\beta$ -carotene (RBC), protein, starch, sucrose, iron, zinc, and calcium content of roots. Sixty-six pairs of SSR primers were used to determine molecular diversity. New genetic variation was found in PJ and PZ (e.g. RDM  $\geq$  29% with RBC  $\geq$  25 mg 100g<sup>-1</sup> dwb). The SSR marker data clearly separated PJ and PZ into two gene-pools, together covering nearly the entire MC molecular diversity. Average RYTHA in H<sub>0</sub> was high (40.7 t ha<sup>-1</sup>) with average heterosis increment of 21.8% and range -30.6% to 139.4%. The objectives of the second chapter were to examine the potential to combine yield with high root DM and high root  $\beta$ -carotene (BC) content by variance-covariance analysis and optimization of breeding scenarios for “OFSP dry and starchy”. The unique data were used to estimate variance components and correlations among four yield traits and four quality traits. For RYTHA the recommended optimized two-stage selection increased the response relative to the Standard (one-stage selection 100%) to 141.6% for 2268 plots and to 189.1% for 540 plots; the corresponding optimized three-stage selection increased the response to 144.3% for 2268 plots and to 190.5% for 540 plots.

**Keywords:** Sweetpotato, Germplasm, hybridization, Selection, Clone, Plant Breeding

## I. INTRODUCCIÓN

El camote (*Ipomoea batatas* L.) es un miembro de la familia *convulvaceae*. Es un cultivo hexaploide originario de América (Austin, 1988). Siendo un cultivo de propagación clonal, la producción de semilla sexual es factible mediante la polinización abierta mediante insectos (Vimala et al., 2012). El camote es un cultivo alimenticio importante y se cultiva en todas las regiones tropicales y subtropicales, particularmente en Asia, África y el Pacífico. Asia y África juntas representan el 95% de la producción mundial (El Sheikha y Ray, 2015). En 2017, la superficie cultivada y la producción total en el mundo fueron de 9,2 millones de hectáreas y 112,8 millones de toneladas respectivamente (FAOSTAT, 2017). Aunque el camote se originó en América del Sur, hoy en día se cultiva y consume principalmente en África y Asia (Zhang et al., 2000). El camote tiene un valor especial ya que además de las raíces reservantes, el follaje es consumido como hortaliza en algunos países tropicales. Así también, el camote representa una importante fuente de alimento para animales en muchos países tropicales y subtropicales (Gupta, 2018).

El camote de pulpa anaranjada también denominado con sus siglas en inglés OFSP (Orange flesh sweetpotato), ha ganado un interés considerable por su capacidad para aliviar la deficiencia de vitamina A mediante su biofortificación (Low et al., 2007; Islam et al., 2016). La raíz de almacenamiento es una rica fuente de energía y fibra dietética, contiene cantidades considerables de vitamina C y provitamina A, especialmente en OFSP; y minerales, como potasio, calcio, magnesio, zinc y hierro (Suarez et al., 2016; Woolfe, 1992; Collins et al., 1999). También se sabe que el color de la pulpa determina sus beneficios para la salud, por ejemplo, el camote de pulpa morada contiene altas cantidades de antocianinas (Ji et al., 2015).

El camote tiene una diversidad genética extremadamente grande, que se observa en su amplia gama del fenotipo, como color de piel, color de pulpa, la forma de la raíz, color de hojas, color de tallo, pubescencia etc., así como en características como el rendimiento de raíz reservante, rendimiento de follaje, tolerancia a sequía, tolerancia al calor y tolerancia a la salinidad (Grüneberg et al., 2015; Woolfe, 1992). Desde principios de la década de 2000, los centros internacionales de investigación agrícola han realizado un esfuerzo para reemplazar el camote de pulpa blanca y crema por OFSP para la seguridad alimentaria y la salud. Han utilizado un enfoque basado en cultivos mediante el mejoramiento de la calidad, en particular de micronutrientes, con énfasis en la provitamina A, el hierro y zinc; dirigidos principalmente a los consumidores de África subsahariana (Van Jaarsveld et al., 2005; Low et al., 2007; Hotz et al., 2012).

El camote fue domesticado por lo menos hace 5000 años en las regiones tropicales de América (Austin, 1988; Yen, 1982). Con base en el análisis de los rasgos morfológicos clave de las especies de camote e *Ipomoea silvestres*, Austin (1988) postuló que el camote se originó en la región entre la península de Yucatán en México y el río Orinoco en Venezuela. Usando marcadores moleculares, se encontró una alta diversidad en América Central, lo que respalda la hipótesis de que este era el centro principal de diversidad y muy probablemente el centro de origen del camote (Huang y Sun, 2000; Zhang et al., 2000). Varios estudios de genética molecular indican que el diploide *Ipomoea trifida* es el pariente silvestre más cercano del camote cultivado (Buteler et al., 1999; Huang et al., 2002; Jarret y Austin., 1994; Rajapakse et al., 2004; Srisuwan et al., 2006), señalando así a esta especie como el progenitor más probable del camote. Se han propuesto dos hipótesis sobre el origen del camote cultivado. Primero, Kobayashi (1984) propuso que *Ipomoea trifida* forma un complejo autoploiploide ya que identificaron desde plantas diploides hasta hexaploides de esta especie, y que el camote domesticado se originó en este grupo. La segunda

hipótesis, propuesta por Austin (1988), afirmaba que la hibridación natural entre *Ipomoea trifida* con *Ipomoea triloba* podría haber generado el antepasado del camote. Estudios de la secuenciación del ADN apoyó un origen autopoliploide de un ancestro compartido con *Ipomoea trifida*, luego, las poblaciones silvestres que desarrollaron tubérculos podrían haber sido domesticadas de forma independiente en América del Sur y el Caribe/América Central; también este estudio explica dos acervos genéticos de camote que podrían haberse domesticado de forma independiente: uno en el centro y norte de América del Sur, y un segundo en el oeste de América del Sur, que comprende principalmente Ecuador y Perú (Roullier et al., 2013 ). El último estudio filogenético extenso y completo del camote y todos sus cultivos parientes silvestres basado en el genoma total del cloroplasto y las regiones nucleares de copia única mostró que el camote evolucionó por autoploidía de *Ipomoea trifida* (Muñoz-Rodríguez et al., 2018).

Centro América y Sudamérica se consideran como la principal fuente de diversidad genética del camote (Austin, 1978; Austin y Huaman, 1996; Zhang et al., 2000), en la región comprendida entre la península de Yucatán en México y el río Orinoco en Venezuela (Austin, 1988). Los centros secundarios de diversidad son los relacionados con la introducción del camote por parte del ser humano en un nuevo continente. En estos lugares, el proceso de diversificación ocurre sin la presencia de parientes silvestres del camote y el cultivo alcanza una alta diversidad en poco tiempo. Nueva Guinea es uno de los centros secundarios de diversidad del camote (Yen, 1974; Austin, 1988; Roullier et al., 2013). Según Roullier et al (2013), Nueva Guinea se considera el más importante de todos los centros de diversidad secundaria para el camote. La diversificación podría haber ocurrido en la región de las tierras altas, donde es un cultivo básico, y finalmente conducir a la diferenciación de aproximadamente 5000 cultivares (Yen, 1974; Bourke, 2009).

Las variedades de camote se diferencian de acuerdo con varios rasgos, especialmente por los relacionados con su raíz reservante, como el color de la pulpa, la calidad de cocción, el tipo de consumo ya sea exclusivo para consumo humano, o de doble propósito tanto para la alimentación humana como para el ganado, sus características de procesamiento y por último, su sistema de cultivo relacionado con la madurez temprana o tardía (Gruneberg et al., 2015). Se han clasificado cuatro tipos de variedades según el color de la pulpa, contenido de materia seca, el dulzor y el sabor. El tipo 1 incluye raíces con pulpa de color blanco, amarillo o crema con sabor seco y poco dulce, el tipo básico (Baynes, 1972). El tipo 2 incluye OFSP con sabor húmedo y dulce, llamado tipo “postre” (Martín y Rodríguez-Sosa, 1985). El tercer tipo incluye OFSP seca y almidonada (Tumwegamire et al., 2011), y el tipo 4 consiste en raíces de pulpa morada, que son las menos numerosas en todo el mundo; sin embargo, también pueden tener todas las variantes respecto a textura, dulzura y contenido de materia seca. Así también las variedades de camote pueden describirse por tres aspectos. Los primeros son los consumidores objetivo, ya que puede tener un doble propósito como alimento humano y animal, o solo para las personas. El segundo presenta el objetivo de producción ya sea desarrollado para la industria (que incluye material con alto contenido de almidón) o para características de mesa. Finalmente, se puede clasificar según su período de maduración (Gruneberg et al., 2015). Ciertamente, el camote todavía tiene un gran potencial para muchos otros usos (por ejemplo, variedades biofortificadas para un componente nutricional específico como el hierro o variedades adaptadas al calor y la salinidad), por lo que los mejoradores están apuntando a desarrollar variedades para ingresar y satisfacer nuevos mercados. Las opciones para el camote son numerosas debido a la alta variabilidad presente en el cultivo y la naturaleza genética del cultivo como un híbrido hexaploide.

El rendimiento de la raíz de almacenamiento fue el rasgo más importante en la domesticación del camote y es el rasgo clave en la selección de las variedades nativas a las variedades modernas actuales. Sin embargo, los mejoradores también deben centrarse en el rendimiento de la raíz de almacenamiento asociado a otras características, como la calidad en el contexto de la preferencia del mercado, que es un aspecto que determinará si el consumidor adoptará una nueva variedad. Por lo tanto, el rendimiento y la calidad deben estar asociados con la capacidad de las variedades para crecer bajo estrés biótico y abiótico, como es el caso de las variedades que crecen en áreas de alta presión de la enfermedad causadas por virus como es el caso del complejo viral de camote denominado con por sus siglas en ingles SPVD (sweetpotato virus disease). En esos casos, los agricultores solo adoptarán las variedades que puedan ser resistentes al SPVD, que por lo general reduce significativamente el rendimiento de raíces. Como resultado, la resistencia al SPVD se convierte en un rasgo muy importante a mejorar para obtener un buen rendimiento de raíces. Bajo cualquier limitación de crecimiento, ya sea causada por un estrés biótico o abiótico como la sequía, la salinidad, etc., la capacidad de resistir ese estrés será el rasgo principal para la adopción de la variedad (Gruneberg et al., 2015). En los programas de mejoramiento de los Estados Unidos, se priorizó el sabor dulce y consistencia blanda (tipo postre) sobre el rendimiento (Martin y Jones, 1986), mientras que, en Asia el rendimiento vino después de la calidad alimentaria, pero antes del valor nutricional, apariencia, uniformidad y madurez temprana en los objetivos de mejoramiento (Lin et al., 1983). La raíz reservante se desarrolla sobre la base de numerosos y complejos procesos morfofisiológicos que contribuyen a una mejor asignación de biomasa; una característica que se aprovechó con éxito en los programas de mejoramiento de todo el mundo. En los sistemas de mejoramiento, el índice de cosecha (HI) mide esta asignación de biomasa en la raíz de almacenamiento, y en el camote, el HI exhibe una variación extrema que va desde cerca de cero

hasta valores cercanos al 100%. Por lo tanto, el enfoque de mejoramiento para el rendimiento de almacenamiento es (i) aumentar la biomasa total, (ii) aumentar el HI (Gruneberg et al., 2015), y (iii) aumentar el número de raíces comerciales de almacenamiento por planta (Diaz et al., 2021).

La calidad, apariencia y sabor juegan un papel importante en la preferencia de los consumidores y el valor comercial de las raíces; por tanto, determinan considerablemente el éxito de la variedad. Los programas de mejoramiento deben combinar la mejora de características específicas (rendimiento, calidad nutricional, resistencia a enfermedades, tolerancia al estrés abiótico) con apariencia y sabor aceptables. La calidad se puede agrupar en dos categorías, que son la calidad directamente perceptible y la calidad no directamente perceptible (Gruneberg et al., 2015). Los rasgos de calidad que se notan directamente son la forma, color de piel y color de pulpa de la raíz reservante. Estas características no se ven muy afectadas por el medio ambiente y pueden utilizarse como descriptores morfológicos. Por lo general, el mejorador define una raíz comercial como aquella de forma elíptica y superficie lisa, con un tamaño que varía de 8 a 23 cm de largo y 5-9 cm de diámetro (Firon et al., 2009), mientras que además en el programa de mejoramiento de CIP en Perú usa también el peso como referencia, considerando una raíz comercial aquellas con más de 100 gr de peso. El color de la piel no es un rasgo relevante en términos nutricionales, pero sí de preferencia del consumidor en algunas regiones, mientras que el color de la carne es determinante para su calidad nutricional. El color de la pulpa que puede ir desde crema hasta anaranjado intenso está asociado a diferentes niveles de concentraciones de carotenoides, siendo el  $\beta$ -caroteno el principal carotenoide en la raíz constituyendo el 80% del total de carotenoides en OFSP (Woolfe, 1992). El color púrpura de la pulpa está asociado al contenido de antocianinas que tiene importantes beneficios para la salud (Sugata et al., 2015). El sabor es quizás es atributo de calidad más importante porque es fundamental para la aceptación y adopción de la variedad. Por lo tanto,

la capacidad del programa de mejoramiento para evaluar miles de clones para este rasgo en una etapa temprana es clave para seleccionar los clones más prometedores, pero requiere mucha mano de obra, ya que la raíz de almacenamiento debe comerse para evaluar su sabor y calidad de sabor (Gruneberg et al., 2015). Dado que el contenido de maltosa se correlaciona positivamente con el sabor dulce de camote (Laurie et al., 2012), este hecho respaldaría la necesidad de evaluar tantas muestras en las primeras etapas de mejoramiento. El grupo de rasgos de calidad que no se notan directamente se asocia con el valor nutricional del camote y los rasgos se miden mediante métodos analíticos. Los rasgos nutricionales se pueden mejorar de manera eficiente debido a la gran  $\sigma^2G$  y la baja  $\sigma^2GxE$ . Cuando se mejora para obtener una calidad nutricional que no se percibe directamente, los programas de mejoramiento deben analizar una gran cantidad de muestras en la etapa inicial de selección; sin embargo, esto representa una gran necesidad de financiación. Para hacer frente a esta limitación, el Centro Internacional de la Papa (CIP) desarrolló un método simple y rápido para seleccionar el contenido de  $\beta$ -caroteno utilizando una tabla de colores que muestra gradientes de colores de carne desde blanco hasta naranja intenso correlacionados con un contenido aproximado de  $\beta$ -caroteno (Burgos et al., 2009).

El camote se destaca de los principales cultivos básicos porque tiene un alto rendimiento en condiciones relativamente adversas. En comparación con otros cultivos pocas plagas, enfermedades y trastornos nutricionales afectan al cultivo (Ames et al., 1997). El camote se ve afectado por alrededor de 35 enfermedades bacterianas y fúngicas, más de 20 virus, 20 especies de nematodos y 20 especies de insectos (Martin y Jones, 1986). Sin embargo, solo hay cinco plagas y enfermedades de importancia económica: (i) SPVD; (ii) gorgojo del camote; (iii) nematodos; (iv) *Alternaria*; y (v) *fusarium* (Gruneberg et al., 2015). El SPVD se produce debido a la sinergia entre el virus del achaparramiento clorótico del camote con sus siglas en inglés SPCSV

(sweetpotato chlorotic stunt virus) transmitido por la mosca blanca y otros virus, principalmente el virus del moteado plumoso con sus siglas en inglés SPFMV (Sweetpotato feathery mottle virus) transmitido por pulgones. El SPCSV es el componente crítico de SPVD porque rompe la resistencia de la planta de camote a otros virus como SPFMV. En muchas regiones del mundo, el SPVD puede reducir en gran medida el rendimiento de los cultivos (Mwanga et al., 2002; Gutierrez et al., 2003; Milgram et al., 1996), lo que hace imperativa la necesidad de desarrollar variedades resistentes con fines de seguridad alimentaria. A diferencia de otras enfermedades, los sistemas de producción no son capaces de controlar los virus cuando se cultivan variedades susceptibles. Todas las nuevas variedades de camote necesitan algún grado de resistencia al SPVD y existe una considerable variación genética disponible para este atributo (Mwanga et al., 2002).

El daño directo en la raíz de almacenamiento causado por el gorgojo representa el segundo estrés biótico más importante con un efecto negativo importante sobre el rendimiento. El gorgojo del camote se ha dispersado ampliamente, principalmente en las regiones tropicales y subtropicales del mundo; aunque puede tolerar hasta cierto punto las bajas temperaturas en invierno (Kandori et al., 2006; Rajasekhara et al., 2010). Diferentes especies de gorgojos pueden atacar las raíces del camote, especialmente en regiones con una estación seca pronunciada donde son las mayores limitaciones de producción. La especie *Cylas formicarius* está presente en todos los trópicos, mientras que *Cylas puncticollis* y *Cylas brunneus* se encuentran en África, y *Euscepes postfaciatus* está presente en el Caribe (Gruneberg et al., 2015). La infestación del gorgojo hace que las raíces de almacenamiento del camote no sean comestibles, por el sabor amargo debido a los terpenoides y fenoles producidos (Uritaini et al., 1975; Chalfant et al., 1990; Dinh et al., 1995 y Stathers et al., 2003). Las pérdidas de producción a causa del gorgojo oscilan entre el 60 y el 100% en diferentes regiones del mundo. Por lo tanto, la selección de genotipos de camote con atrayentes volátiles

(kairomonas) puede facilitar significativamente el desarrollo de resistencia al gorgojo del camote (Rajasekhara et al., 2010). Sin embargo, durante décadas, una considerable investigación se ha centrado en la reproducción para la resistencia a los gorgojos *Cylas* y *Euscepes* (Hahn y Leuschner, 1982). Después de los gorgojos, los nematodos representan una limitación importante para la producción de camote, reduciéndola hasta en un 10% de sus valores de rendimiento regulares (Sasser y Freckman, 1987), mientras que en suelos con alta presión de nematodos los daños pueden llegar al 100% de las raíces en una variedad susceptible. El daño en las raíces de almacenamiento se debe principalmente a especies de los géneros *Meloidogyne*, *Pratylenchus*, *Ditylenchus*, *Xiphinema*, *Radopholus*, *Rotylenchus* y *Helictolylenchus* (Gruneberg et al., 2015). La resistencia al nematodo agallador, del género *Meloidogyne*, aún no se comprende completamente, ya que algunos estudios han identificado genes de resistencia vertical, mientras que otros detectaron resistencia cuantitativa (Ukoskit et al., 1961; Mcharo et al., 2005; Jones y Dukes, 1980; Cervantes Flores et al., 2008). Sin embargo, el mejoramiento de la resistencia a los nematodos ha tenido un éxito recurrente (Martin y Jones, 1986).

Hasta hace 15 años, todos los programas de mejoramiento de camote de diferentes centros de investigación utilizaban policruzas como sistema principal para desarrollar nuevas variedades. Los principales avances en el pasado se lograron mediante la polinización abierta, mientras que solo se establecieron unos pocos cruces controlados en centros de investigación como XSPRC (Xuzhou Sweetpotato Research Center), en China (Gruneberg et al., 2015). Los programas de mejoramiento de camote en todo el mundo generalmente giran en torno a los Sistemas Nacionales de Investigación Agrícola (SNIA) e institutos de investigación dentro de la Academia. Los programas de mejoramiento de camote tienen dos líneas principales de investigación. El primero desarrolla variedades para consumo directo donde la calidad nutricional y alimentaria son los rasgos más

importantes, mientras que el segundo se centra en variedades para uso industrial. La mayor revolución en la seguridad alimentaria a través del camote ocurrió en África en 2009, la Fundación Bill y Melinda Gates (BMGF) a través del proyecto "Acción para la seguridad y la salud en África" (SASHA) junto con la fundación Rockefeller a través del proyecto "Alianza para una revolución verde en África" (AGRA) establecieron programas de mejoramiento de camote basado en un mejoramiento integral. La plataforma de mejoramiento de camote en el CIP se estableció con énfasis en la mejora de poblaciones para proporcionar a los NARS (National Agricultural Research System) a través de semilla sexual. Considerando que los NARS centran sus esfuerzos en seleccionar los mejores clones recibidos para obtener nuevas variedades que satisfagan sus necesidades agroecológicas, y seleccionar los mejores clones para utilizarlos como progenitores para futuras poblaciones de mejora. Hoy en día, los SNIA en África están implementando cruces controladas para desarrollar nuevas variedades y seleccionar padres bajo dos esquemas de reproducción: esquema de reproducción acelerada (ABS) y esquema de mejoramiento mediante explotación de la heterosis (HEBS). Estos dos se implementaron previamente con éxito en la sede del CIP en Perú.

El objetivo general de este estudio se dividió en dos objetivos específicos que serán presentados en dos capítulos: (i) Analizar la diversidad genética determinada por características agronómicas y marcadores SSRs en dos poblaciones mejoradas de camote (*Ipomoea batatas* L.) de pulpa anaranjada con potencial para el desarrollo de poblaciones híbridas, (ii) Optimizar la selección en etapas avanzadas de mejoramiento de camote (*Ipomoea batatas* L.) de pulpa anaranjada y alto contenido de materia seca en condiciones de trópico húmedo de Perú.

## I. REVISIÓN LITERARIA

La base del mejoramiento de cultivos propagados clonalmente es romper la propagación clonal normal generando semillas verdaderas, lo que resulta en nuevas poblaciones y variación genética (Gruneberg et al., 2015). Todos los pasos de propagación posteriores se realizan mediante propagación clonal en la que se lleva a cabo la selección (Gruneberg et al., 2009b). La eficiencia de un método de mejoramiento está determinada por la ganancia genética y el tiempo necesario para lograrlo.

El camote fue tradicionalmente un cultivo de seguridad alimentaria y su importancia creciendo por algunos aspectos excepcionales del cultivo, como el alto rendimiento, la baja demanda de agua por unidad de alimento producido (tolerancia a la sequía), la adaptación a la baja fertilidad del suelo, la amplia adaptación a diferentes condiciones ambientales, flexibilidad para diferentes sistemas agrícolas y diferentes usos (Diop, 1998; Hijmans et al., 2002; Jian et al., 2004). En la segunda mitad del siglo pasado se lograron importantes avances en el mejoramiento del camote a través de policruzas. En la práctica, este sistema es relativamente sencillo para desarrollar nuevas poblaciones y variedades en ausencia de incompatibilidad entre los padres. En condiciones naturales, los insectos polinizan las flores dando más posibilidades de obtener semillas, pero ocurre a costa de la incertidumbre del pedigrí de las semillas que no se puede asignar posteriormente debido a la alta heterocigosidad en el cultivo y el desconocimiento del progenitor masculino. En policruzas, los clones parentales se pueden combinar aleatoriamente sin la identificación de los parentales masculinos, y las semillas recolectadas de las hembras son producto de machos y hembras superiores o inferiores. Este tipo de procedimiento reduce la probabilidad de obtener segregados superiores (Vimala et al., 2012). Los estudios de Kamalam et al. (1977) con progenies de policruzas de 12 hembras progenitoras denota la posibilidad de seleccionar plantas con alto

rendimiento y otros rasgos. Bajo el programa SASHA en CIP-Uganda, el programa de mejoramiento de camote ha logrado un progreso importante en la selección de resistencia al SPVD utilizando policruzas, ahora las progenies superiores continúan sus ciclos de mejoramiento mediante cruzamientos controlados. Teóricamente, el mejoramiento por cruzas controladas debería ser superior al mejoramiento mediante policruzas. La implementación de cruzas controladas en un programa de mejoramiento requiere más recursos y personal capacitado para realizar los cruzamientos. Esto incluye tres pasos: (i) aplicar diferentes estrategias para inducir la floración simultánea de los padres; (ii) realizar varias combinaciones de cruces manuales diarios dependiendo del diseño del bloque de cruce; y (iii) gestionar la correcta identificación del pedigrí de semillas en la cosecha. La reducción de la variabilidad en cada ciclo de selección recurrente puede considerarse un cuello de botella en el mejoramiento del camote. Por lo tanto, la selección de padres y el número de ellos en el bloque de cruce son quizás los factores más difíciles de establecer para un programa de mejoramiento de camote sostenible (Gruneberg et al., 2015).

En la estrategia integral de desarrollo varietal, es necesario combinar el mejoramiento poblacional y el desarrollo varietal. La eficiencia a corto plazo requiere una alta intensidad de selección en el material de reproducción, sin embargo, esto conduce a una pérdida de variabilidad y a una recombinación muy restringida entre los loci (Gallais, 2003). Por lo tanto, la máxima ventaja genética solo puede lograrse a largo plazo mediante la acumulación de varios ciclos de selección a baja intensidad de selección seguidos de entrecruzamiento. Para lograr esto, se pueden seguir dos estrategias: (i) el avance a largo plazo debe estar precedido por el mejoramiento de la población mediante la selección recurrente para mejorar la capacidad de la población para producir variedades deseables; mientras que (ii) la eficiencia a corto plazo puede satisfacerse mediante la derivación de variedades del material de mejoramiento en cualquier ciclo de las selecciones

recurrentes (Gallais, 2003). La selección recurrente en el mejoramiento de camote ha tenido éxito desde su primer establecimiento en un programa de mejoramiento. Cuthbert y Jones (1972) observaron un aumento de la resistencia de los insectos después de cuatro ciclos de selección recurrentes. Posteriormente, se evaluó un segundo ciclo (etapa temprana de mejoramiento) con un sexto ciclo (etapa avanzada de mejoramiento) de una población de selección recurrente diferente para medir su progreso genético de resistencia a insectos y se encontró que la resistencia aumentó (Collins et al., 1991). La plataforma de mejoramiento de camote en CIP Perú ha implementado selecciones recurrentes combinadas con cruzas controladas para mejorar dos acervos genéticos de OFSP (población Jewel y población Zapallo). Dentro de cada grupo de genes, se subdividieron tres subpoblaciones a través de selecciones recurrentes con ganancias genéticas para el rendimiento de almacenamiento y los rasgos de calidad en cada ciclo (datos no publicados). Fundamentalmente, un ciclo de selección de ciclos recurrentes tiene tres fases: (i) desarrollo de las progenies; (ii) evaluación del valor genético de las unidades de selección; y (iii) entrecruzamiento de las unidades seleccionadas para producir la próxima generación. Así, las dos primeras fases corresponden al sistema de ensayos que debe adaptarse a las variedades a desarrollar (Gallais, 2003).

HEBS es una técnica de mejora de la población que se centra en el aumento de un rasgo en la descendencia híbrida, principalmente el aumento del rendimiento, pero también en otros rasgos, que muestra una superioridad significativa en comparación con los padres. La aplicación de HEBS en cultivos de propagación clonal ha sido propuesta por Hull (1945), Melchinger y Gumber (1998), Miles (2007) y Gruneberg et al., (2009a). Anteriormente, HEBS no se aplicó en el mejoramiento clonal por la dificultad de estimar la heterosis en cultivos propagados por clonación, porque la magnitud total de la heterosis se define por las diferencias entre la media de dos padres

homocigotos y su descendencia. Sin embargo, es posible determinar una fracción de la cantidad total de heterosis en cultivos propagados clonalmente, que es el “incremento de heterosis” o ‘ganancia heterótica’ al cruzar dos padres heterocigotos y usar el incremento de heterosis a partir de la diferencia entre la media de padres y promedio de familia para obtener información sobre la cantidad explotable de heterosis (Gruneberg et al., 2015).

Desde el punto de vista genético, el desarrollo de una variedad combina procedimientos de selección y sistemas de apareamiento y los aplica a un conjunto de individuos para obtener un conjunto nuevo y reproducible, que tiene un mejor valor agroeconómico que el conjunto previamente seleccionado. Los mejoradores se centran en la acumulación del número máximo de genes favorables o asociaciones de genes en el mismo genotipo o grupo de genotipos. Para lograr este objetivo, se requieren muchas recombinaciones y procedimientos de selección en las unidades de segregación. ABS se enfoca en las primeras etapas del fitomejoramiento propagado clonalmente para aumentar su eficiencia para desarrollar nuevas variedades. Cuando  $\sigma^2GxY$  no es crucial, la variación temporal de los entornos de prueba puede reemplazarse por la variación espacial de los entornos de prueba (Patterson, 1997). Por lo tanto, más localidades pueden compensar la reducción de los años de prueba. Este esquema se basa en el hecho de que, en los cultivos de propagación clonal, cada planta de una semilla sexual ya es una variedad potencial (Gruneberg et al., 2015). La implementación de ABS en el mejoramiento de camote en el CIP permitió desarrollar con éxito cuatro nuevas variedades de camote de pulpa anaranjada en Perú en 2010 (Adriano, Alexander, Arne y Benjamín) en cuatro años, comenzando en 2006 con la generación de semillas verdaderas. Asimismo, quince variedades (Amelia, Tio, Joe, Irene, Bela, Delvia, Cecilia, Ininda, Lourdes, Esther, Melinda, Erica, Jane, Namanga y Sumaia) fueron lanzadas en Mozambique en 2011 bajo ABS, también después de solo cuatro años de reproducción (Andrade et al., 2016b).

## II. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Ames, T., Smit, N.E.J.M., Braun, A.R., O'Sullivan, J.N., and Skoglun, L.G., 1997. Sweetpotato: Major Pests, Diseases, and Nutritional Disorders. International Potato Center. Lima, Peru.
2. Andrade M.I, J. Ricardo. A. Naico, A. Alvaro, G. Makunde, J. Low, R. Ortiz, and W. J. Grüneberg 2016b. Release of orange fleshed sweetpotato (*Ipomoea batatas* [L.] Lam.) breed-cultivars in Mozambique through an accelerated breeding scheme. J AGR SCI bin press.
3. Austin, D.F. (1978) The *Ipomoea batatas* complex. I. Taxonomy. Bulletin of the Torrey Botanical Club 105, 114–129.
4. Austin, D. 1988. The taxonomy, evolution and genetic diversity of sweet potatoes and related wild species. In Exploration, maintenance, and utilization of sweet potato genetic resources. Lima, International Potato Center. p. 27-60.
5. Austin, D.F. and Huamán, Z. (1996) A synopsis of *Ipomoea* (Convolvulaceae) in the Americas. Taxon 45(1), 3–38.
6. Baynes, R.A. 1972. Sweet potato varieties in the Eastern Caribbean. Caribbean Farming 3(4), 20–21.
7. Bourke M. 2009. Sweet potato in Oceania. In: Loebenstein G, Thottappilly G (eds.) The Sweet Potato. Springer: Berlin.
8. Burgos G., Carpio R, Sanchez C, Sosa P, Porras E. 2009. Using color chart to screen for high  $\beta$ -carotene in OFSP breeding. Proceedings of the 15<sup>th</sup> Symposium of the ISTRC (from 2-6 November 2009, Lima, Perú).
9. Buteler MI, Jarret RL, LaBonte DR. 1999. Sequence characterization of microsatellites in diploid and polyploid *Ipomoea*. Theor Appl Genet 99: 123–132.

10. Cervantes-Flores, J.C; Yencho, CG.C; Pecota, K.V; Sosinski, B. 2008. Detection of Quantitative Trait Loci and Inheritance of Root-Knot Nematode Resistance in Sweetpotato. Hort. Science 133(6): 844-851.
11. Chalfant, R.B., Richard, K.J., Dakshina, R.S. and James, M. (1990) Ecology and management of sweetpotato insects. Annual review of Entomology 35, 157–180.
12. Cuthbert, F.P; Jr. & A. Jones. 1972. Resistance in Sweet potatoes to coleoptera increased by recurrent selection. J. Econ. Entomol. 65:1655-1658.
13. Collins, W.W., E.E. Carey, II-Gen Mok, P. Thompson, and D.P. Zhang. 1999. Utilization of sweetpotato genetic resources to develop insect resistance, p. 193-205. In: S.L. Clement and S.S. Quisenberry (eds.). Global plant genetic resources for insect resistance crops. CRC Press. US.
14. Diaz, F., R. Eyzaguirre, M.C. David, R. Blas Sevillano, J.W. Low, W.J. Grüneberg. 2021. Genetic diversity determined by agronomic traits and SSR markers in two South American orange-fleshed sweetpotato breeding populations with potential for population hybrid breeding. Crop Sci. <https://doi.org/10.1002/csc2.20636>.
15. Dinh, N.V., Khang, H.L., The, N.V., Hung, H., Oanh, N.K., Ho, T.V. and Braun, A. (1995) Preliminary results on IPM application for sweetpotato at Thanhbinh, Hatay. In: Research Results of the Faculty of Crop Science. Hanoi Agricultural University, Hanoi, pp. 83–89.
16. EI Sheikha AF, Ray RC. 2015. Potential impacts of bioprocessing of sweet potato: review. Critical Reviews in Food Nutrition.
17. FAOSTAT data 2017. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Statistical Database. <Http://www.fao.org/faostat/en/#data>, Last Accessed, March 2017.

18. Firon, N., LaBonte, D., Villordon, A., McGregor, C., Kfir, Y. and Pressman, E. 2009. Botany and physiology: storage root formation and development. In: Loebenstein, G. and Thottappilly, G. (eds) *The Sweetpotato*. Springer Science + Business Media BV, Houten, The Netherlands, pp. 13–26.
19. Gallais, A. 2003. *Quantitative Genetics and Selection Theory in Autopolyploid Plants*. Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), Paris.
20. Grüneberg, W.J., Mwanga, R., Andrade, M. and Espinoza, J. (2009a) Selection methods part 5: breeding clonally propagated crops. In: Ceccarelli, S., Guimarães, E.P. and Weltzien, E. (eds) *Plant Breeding and Farmer Participation*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Rome, pp. 275–322.
21. Grüneberg, W.J., Mwanga, R., Andrade, M. and Dapaah, H. 2009b. Sweetpotato breeding. In: Andrade, M., Barker, I., Cole, D., Dapaah, H., Elliott, H., Fuentes, S., Grüneberg, W.J., Kapinga, K., Kroschel, J., Labarta, R., Lemaga, B., Loechl, C., Low, J., Lynam, J., Mwanga, R., Ortiz, O., Oswald, A. and Thiele, G. *Unleashing the Potential of Sweetpotato in Sub-Saharan Africa: Current Challenges and Way Forward*. Working Paper 2009-1. International Potato Center (CIP), Lima, pp. 1–42.
22. Grüneberg, W.J., Mwanga, R., Carey, E., Huamani, K., Diaz, F., Eyzaguirre, R., Guaf, E., Jusuf, M., Karuniawan, A., Tjintokohadi, K., Song, Y., Anil, S., Hossain, M., Rahaman, E., Attaluri, S., Somé, K., Afuape, S., Adofo, K., Lukonge, E., Karanja, L., Ndirigwe, J., Ssemakula, G., Agili, S., Randrianaivoarivony, J., Chiona, M., Chipungu, F., Laurie, S., Ricardo, J., Andrade, M., Rausch Fernandes, F., Mello, A., Khan, M., Lamobte, D., Yencho, G., 2015. *Advances in Sweetpotato Breeding from 1992 to 2012*. In Low, J.; Nyongesa, M.; Quinn, S.; Parker, M. (eds). *Potato and sweetpotato in Africa. Transforming the value chains*

- for food and nutrition security. Boston (USA). CABI International. ISBN 978-1-78064-420-2. 632 p.
23. Gupta, S; Pareek, S; Ameta, KD; Sarolia, DK; Pilania, S; Kaushik, RA; Shukla, KB and Kumari, P. 2018. Analysis of nutritional compositum of sweet potato vines. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*. 7(2): 104-106.
  24. Gutiérrez, D.L., Fuentes, S. and Salazar, L.F. 2003. Sweetpotato virus disease (SPVD): distribution, incidence, and effect on sweetpotato yield in Peru. *Plant Disease* 87: 297-302.
  25. Hahn, S.K. and Leuschner, K. 1982. Breeding sweetpotato for weevil resistance. In: Villareal, R.L. and Griggs, T.D. (eds) *Sweet Potato: Proceedings of the First International Symposium*. Asian Vegetable Research and Development Center, Shanhua, Tainan, Taiwan, pp. 331–336.
  26. Hotz, C., Loechl, C., Lubowa, A., Tumwine, J.K., Ndeezi, G., Nandutu Masawi, A., Baingana, R., Carriquiry, A., de Brauw, A., Meenakshi, J.V. and Gilligan, D.O. 2012. Introduction of β-carotene-rich orange sweetpotato in rural Uganda resulted in increased vitamin A intakes among children and women and improved vitamin A status among children. *Journal of Nutrition* 142, 1871–1880.
  27. Huang J, Corke H, Sun M. 2002. Highly polymorphic AFLP markers as a complementary tool to ITS sequences in assessing genetic diversity and phylogenetic relationships of sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) and its wild relatives. *Genet Resour Crop Evol* 49: 541–550.
  28. Huang J, Sun M. 2000. Genetic diversity and relationships of sweetpotato and its wild relatives in *Ipomoea* series *Batatas* (Convolvulaceae) as revealed by intersimple sequence repeat (ISSR) and restriction analysis of chloroplast DNA. *Theor Appl Genet* 100: 1050–1060.
  29. Hull, F.H. 1945. Recurrent selection for specific combining ability in corn. *Journal of the American Society of Agronomy* 37, 134–145.

30. Islam, S.N., Nusrat, T., Begum, P., Ahsan, M., 2016. Carotenoids and  $\beta$ -carotene in orange flesh sweetpotato: a possible solution to vitamin A deficiency. *Food Chem.* 199: 628-631.
31. Jarret RL. and Austin DF. 1994. Genetic diversity and systematic relationships in sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) and related species as revealed by RAPD analysis. *Genet Resour Crop Evol.* 41: 165-173.
32. Ji, H., Zhang, H.X., Li, H.T. and Li, Y.C. 2015. Analysis on the nutrition composition and Antioxidant Activity of Different Types of Sweetpotato Cultivars. *Food and Nutrition Science.* 6: 161-167.
33. Jones, A. and P.D. Dukes. 1980. Heritabilities of sweetpotato resistances to root-knot caused by *Meloidogyne incognita* and *M. javanica*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 105:154–156.
34. Kamalam P; Hrishi N; Rajendran P. 1977. Genetic variability in the open pollinated progenies of sweetpotato. *Journal of Root Crops* 3. 13-23.
35. Kandori, I; Kimura, T; Tsumuki, H; Sugimoto, T. 2006. Cold tolerance of the sweet potato weevil, *Cylas formicarius* (Fabricius) (Coleoptera: Brentidae), from the Southwestern Islands of Japan. *Appl Entomol Zool* 41:217–226.
36. Kendal, M.A. and Stuart, A. 1958. *The Advanced Theory of Statistics, Vol. 1.* Griffin and Co., London
37. Kobayashi M. 1984. The *Ipomoea trifida* complex closely related to sweet potato. In: Shideler SF, Rincon H, editors. *Proceedings of the 6th Symposium of the International Society of Tropical Root Crop.* Lima, Peru: CIP. 561–568.
38. Laurie, S.M., Faber, M., Calitz, F.J., Moelich, E.I., Muller, N. and Labuschagne, M.T. 2012. The use of sensory attributes, sugar content, instrumental data and consumer acceptability in

- selection of sweet potato varieties. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 93(7): 1610-1619.
39. Lin, S.S.M., Peet, C.R., Chen, D.M. and Lo, H.-F. 1983. Breeding goals for sweet potato in Asia and the Pacific – a survey of sweet potato production and utilization. In: Martin, F.W. (ed.) *Breeding New Sweet Potatoes for the Tropics*. Proceedings of the American Society of Horticultural Science. 27(B): 42-60.
40. Low, J.W., Arimond, M., Osman, N., Cunguara, B., Zano, F. and Tschirley, D. 2007. A food-based approach: introducing orange-fleshed sweet potatoes increased vitamin A intake and serum retinol concentrations in young children in rural Mozambique. *Journal of Nutrition*. 137: 1320–1327.
41. Martin, F.W. and Jones, A. 1986. Breeding sweet potatoes. *Plant Breeding Reviews*. 4: 313-345.
42. Martin, F.W. and Rodriguez-Sosa, E.J. 1985. Preference for color, sweetness, and mouth feel of sweet potato in Puerto Rico. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico*. 69: 99-106.
43. Melchinger, A.E. and Gumber, R.K. 1998. Overview of heterosis and heterotic groups in agronomic crops. In: *Concepts and Breeding of Heterosis in Crop Plants*. Crop Science Society of America (CSSA) Special Publication no. 25. CSSA, Madison, Wisconsin.
44. Milgram, M., Cohen, J. and Loebenstein, G. 1996. Effects of sweetpotato feathery mottle virus and sweetpotato sunken vein virus on sweetpotato yields and rate of reinfection on virus-free planting material in Israel. *Phytoparasitica* 24, 189–193.
45. Miles, J.W. 2007. Apomixis for cultivar development in tropical forage grasses. *Crop Science* 47(S3), S238–S249.

46. Muñoz-Rodríguez, P; Carruthers, T; Wood, J.R.I; Williams, B.R.M; Weitemier, K; Kronmiller, B; Ellis, D; Anglin, N.L; Longway, L; Harris, S.A; Rausher, M.D; Kelly, S; Liston, A; Scotland, R.W. 2018. Reconciling Conflicting Phylogenies in the Origin of Sweet Potato and Dispersal to Polynesia. *Current Biology*, <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.020>.
47. Mwanga, R.O.M., Moyer, J., Zhang, D., Carey, E.E. and Yencho, G.C. 2002. Nature of resistance to sweetpotato virus diseases. *Acta Horticulturae*. 583: 113-119.
48. Patterson, H.D. 1997. Analysis of series of variety trials. In: Kempton, R.A. and Fox, P.N. (eds) *Statistical Methods for Plant Variety Evaluation*. Chapman & Hall, London, pp 139–161.
49. Rajapakse S., Nilmalgoda, S.D; Molnar, M; Ballard, R.E, Austin, D.F. 2004. Phylogenetic relationships of the sweetpotato in *Ipomoea* series *Batatas* (Convolvulaceae) based on nuclear beta-amylase gene sequences. *Phylogenet Evol.* 30: 623–632.
50. Rajasekhara, R.K; Naskar, S.K; Palaniswami, M.S; Ray, R.C. 2010. Management of sweetpotato Weevil [*Cylas formicarius* (Fab.)]: An Overview. *Journal of Root Crops*. Vol.36 No. 1, pp. 14-26.
51. Roullier, C; Kambouo, R; Paofa, F; Mc key, D and Lebot, V. 2013. On the origin of sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) genetic diversity in New Guinea, a secondary centre of diversity. *Heredity*. 110: 594-604.
52. Srisuwan S, Sihachakr D, Siljak-Yakovlev S.2006. The origin and evolution of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) and its wild relatives through the cytogenetic approaches. *Plant Sci*. 171: 424–433.
53. Stathers, T.E., Rees, D., Kabi, S., Mbilinyi, L., Smit, N., Kiozya, H., Jeremiah, S., Nyango, A. and Jeffries, D. 2003. Sweetpotato infestation by *Cylas* spp. in East Africa. 1: Cultivar

- differences in field infestation and the role of plant factors. *International Journal of Pest Management* 49, 131–140.
54. Suarez, M.H., Hernandez., A.L.M., Galdon, B.R., Rodriguez, L.H., Cabrera, C.E.M., Mesa, D.R., Rodriguez-Rodriguez, E.M., Romero, C.d., 2016. Application of multi-dimesional scaling technique to differentiate sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam) cultivars according to their chemical composition. *J. Food Compos. Anal.* 46: 43-49.
55. Sugata M; Lin, Chien-Yih; Shih Yang-Chia. 2015. Anti-Inflammatory and Anticancer Activities of Taiwanese Purple-Flesh Sweet Potatoes (*Ipomoea batatas* L. Lam) Extracts. *BioMed Research International*.
56. Tumwegamire, S., Kapinga, R., Rubaihayo, P.R., LaBonte, D.R., Grüneberg, W.J., Burgos, G., zum Felde, T., Carpio, R., Pawelzik, E. and Mwanga, R.O.M. 2011. Starch, sucrose, b-carotene, iron, zinc, calcium, and magnesium in East African sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] germplasm. *HortScience* 46(3): 348–357.
57. Ukoskit, K., P.G. Thompson, C.E. Watson, and G.W. Lawrence. 1997. Identifying a randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) marker linked to a gene for root-knot nematode resistance in sweetpotato. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 122:818–821.
58. Uritaini, I., Saito, T., Honda, H. and Kim, W. (1975) Induction of furanoterpenoids in sweetpotato roots by the larval components of the sweetpotato weevils. *Agricultural and Biological Chemistry* 37, 1857–1862.
59. Van Jaarsveld, P.J., Faber, M., Tanumihardjo, S.A., Nestel, P., Lombard, C.J, Benade, A.J.S., 2005.  $\beta$ -Carotene orange-fleshed sweet potato improves the vitamin A status of primary school children assessed with the modified-relative-dose-response test. *Am. J. Clin. Nutr.* 81, 1080-1087.

60. Vimala, B; Binu, Hariprakash, B; Nambisan, B. 2012. Breeding of Sweet Potato for Enhanced Nutritional Status and Biofortification. *Fruit, Vegetable and Cereal Science and Biotechnology* 6 (special issue), Global Science Books. 93-105.
61. Weber, W.E. 1979. Number and size of cross progenies from a constant total number of plants manageable in a breeding program. *Euphytica* 28, 453–456.
62. Woolfe, J.A. 1992. *Sweet Potato: an Untapped Food Resource*. Cambridge University Press, Cambridge.
63. Wricke, G. and Weber, W.E. 1986. *Quantitative Genetics and Selection in Plant Breeding*. de Gruyter, Berlin.
64. Yen, D.E. 1982. Sweet potato in historical perspective. In: Villareal, R.I. and Griggs, T.D. (eds) *Sweet Potato, Proceedings of the First International Symposium*. Asian Vegetable Research and Development Center (AVRDC) Publication No. 82-172. AVRDC, Tainan, Taiwan, pp. 17–30.
65. Yen, D.E. 1974. The sweetpotato in Oceania. *Bishop Museum Bulletin, Honolulu* 236, 1–389.
66. Zhang, D., Cervantes, J., Huaman, Z., Carey, E., Ghislain, M. 2000. Assessing genetic diversity of sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) cultivars from tropical America using AFLP. *Genet. Resour. Crop Evol.* 47, 659-665.

## CAPITULO I

### **Diversidad Genética Determinado por Características Agronómicas y Marcadores SSRs en dos Poblaciones Mejoradas de Camote (*Ipomoea batatas* L.) de Pulpa Anaranjada con Potencial para el Desarrollo de poblaciones Híbridas.**

#### **I. RESUMEN**

Las poblaciones mejoradas de camote de pulpa anaranjada han ganado importancia por razones de seguridad alimentaria y salud. Los principales objetivos de este estudio fueron determinar la diversidad genética en el material parental de dos poblaciones de OFSP [población Jewel (PJ) y población Zapallo (PZ)] en relación con los megaclones (MC) utilizando rasgos agronómicos, marcadores moleculares SSR y determinar si las poblaciones PJ y PZ son mutuamente heteróticos desarrollando una población híbrida PJ × PZ (H<sub>0</sub>). Se realizaron ensayos de campo para PJ (N = 49), PZ (N = 31), MC (N = 21) y H<sub>0</sub> (N = 6898) en Perú. Los rasgos registrados fueron rendimiento de raíces de almacenamiento (RYTHA), número de raíces comerciales por planta, rendimiento de follaje, biomasa, índice de cosecha y materia seca (RDM), β-caroteno (RBC), proteína, almidón, sacarosa, hierro, zinc y contenido de calcio de las raíces. Se utilizaron sesenta y seis pares de cebadores SSR para determinar la diversidad molecular. Las estadísticas utilizadas fueron modelos lineales mixtos, análisis de componentes principales y procedimientos estándar para datos moleculares. Se encontró una nueva variación genética en PJ y PZ (por ejemplo, RDM ≥ 29% con RBC ≥ 25 mg 100g<sup>-1</sup> dwb). Para la mayoría de los rasgos, la variación genética en PJ y PZ fue tan grande como en MC. Los datos de marcadores SSR separaron claramente a PJ y PZ en dos grupos de genes, que juntos cubren casi toda la diversidad molecular de MC. El RYTHA promedio

en H<sub>0</sub> fue alto (40,7 t ha<sup>-1</sup>) con un incremento de heterosis promedio del 21,8% y un rango de -30,6% a 139,4%. El PJ y el PZ se prestan para estudiar la eficiencia de la selección recíproca recurrente en el mejoramiento híbrido de poblaciones de camote.

**Abreviaciones:** BIOM, Biomasa; CC, combinación de cruzas; CIP, Centro Internacional de la Papa; CV, coeficiente de variación; FE, contenido de hierro; FYTHA, rendimiento de follaje; H<sub>0</sub>, población híbrida cero; HEBS, esquema de mejoramiento mediante explotación de heterosis; HEI, incremento de heterosis; HI, índice de cosecha; MC, mega-clones; NCRPL, número de raíces comerciales por planta; OFSP, camote de carne anaranjado; PCA, Análisis de componentes principales; PCoA, Análisis de coordenadas principales; PJ, OFSP población Jewel; PRO, contenido de proteína; PZ, OFSP población Zapallo; RBC, contenido de β-caroteno en raíz reservante; RCA, contenido de calcio; RDM, contenido de materia seca; RRS, selección recíproca recurrente; RYTHA, rendimiento de raíz; STA, contenido de almidón; SUC, contenido de sucrosa; VarComp, componente de variancia; ZN, contenido de zinc.

## II. INTRODUCCIÓN

El camote (*Ipomoea batatas* L.) Se cultiva en aproximadamente 8,1 millones de hectáreas en todo el mundo (FAOSTAT, 2018). Es un híbrido hexaploide altamente heterocigótico ( $6x = 90$ ,  $x = 15$ ) de origen neotropical. El camote de pulpa anaranjada (OFSP) es considerado un cultivo para la seguridad alimentaria y la salud (Bovel-Benjamin, 2007; Pfeiffer y McClafferty, 2007; Bouis et al., 2012), pero este potencial se ve reducido por el bajo contenido de materia seca de las raíces (RDM) en material de élite, principalmente los de pulpa anaranjada. En América del Norte y el Caribe, el OFSP es extremadamente rico en  $\beta$ -caroteno, pero bajo en RDM con un alto impacto en el sabor, llamado “tipo postre” (Martin y Jones, 1986; Kays et al., 2005). En Perú, el OFSP con mayor RDM ocasionalmente se asocia con un sabor simple, llamado “naranja sabor simple” (Grüneberg et al., 2015). En el África subsahariana y el sur de Asia, el cultivo es principalmente de pulpa blanca o amarilla con alto RDM. El Centro Internacional de la Papa (CIP) ha organizado el mejoramiento a través de centros regionales junto con sistemas nacionales de investigación agrícola. El centro en Perú está sirviendo a las plataformas regionales probando nuevos enfoques de mejoramiento y poblaciones. Este estudio describe y analiza dos poblaciones de OFSP únicas desarrolladas en Perú, “Jewel” (PJ) y “Zapallo” (PZ), que ya han contribuido a establecer y fortalecer la plataforma del mejoramiento genético en Mozambique.

El desarrollo de variedades de camote en ocasiones puede ser sencillo debido su propagación asexual mediante la clonación de esquejes, sin embargo, el mejoramiento de poblaciones es un desafío. La selección tradicional de clones puede acelerarse reemplazando la variación temporal de los ensayos experimentales (años) por la variación espacial (localidades), conocido como “Esquema de Mejoramiento Acelerada” o también denominado ABS (Grüneberg et al., 2009, 2015; Lebot, 2010; Andrade et al., 2016; Mwangi et al., 2017). El mejoramiento de poblaciones

de camote es complejo debido a su hexaploidía. La presencia de incompatibilidad suele limitar el número de cruzamientos biparentales de interés, además la poca producción de semilla con un máximo de 4 semillas en un cruzamiento exitoso, sin embargo, en la práctica se obtienen en promedio hasta 2 semillas por cruzamiento. Existen muchos procedimientos para la mejora de la población (Wricke y Weber, 1986) y todos son aplicables al camote, incluida la selección recíproca recurrente (RRS) con esquemas de mejoramiento con explotación de heterosis (HEBS). Hasta ahora, casi todos los mejoradores de camote han utilizado un único acervo genético parental y policruzadas, donde los padres se eligen en función de su desempeño per se. Sin embargo, en 2004, CIP-HQ en Perú comenzó el cruzamiento controlado con dos poblaciones de OFSP (Grüneberg et al., 2015), seguido recientemente por la plataforma de mejoramiento en Uganda (David et al., 2018). Las dos poblaciones de OFSP en Perú (PJ y PZ) se generaron en el marco de la biofortificación con provitamina A en los principales cultivos alimentarios (Pfeiffer y McClafferty, 2007). Entre los años 2004 a 2009, las poblaciones PJ y PZ se mantuvieron separados con dos ciclos de selección para el mismo perfil de producto, es decir, OFSP ampliamente adaptado con RDM medio a alto.

Se plantea la hipótesis (i) de que PJ y PZ exhiben un alto contenido de  $\beta$ -caroteno (RBC) de la raíz con RDM elevado, (ii) se distinguen sobre la base de marcadores moleculares y (iii) se prestan al estudio de HEBS. El concepto de HEBS en camote fue planteado por Grüneberg et al. (2015) y David et al. (2018). La sugerencia de aplicar HEBS por RRS a cultivos propagados clonalmente se propuso porque la teoría de la selección ha revolucionado el mejoramiento del maíz (Hull, 1945), Hull en su principal artículo usó la caña de azúcar como ejemplo para cultivos propagados clonalmente. El tema recibió poca atención en los cultivos clonales en comparación con los cultivos de cereales (Melchinger y Gumber, 1998). Sin embargo, la heterocigosidad, la

autopoliploidía y la polinización abierta están alimentando la expectativa de que HEBS y RRS pueden tener éxito en el camote. Recientemente, el tema se ha debatido más intensamente entre los criadores (Miles, 2007; Grüneberg et al., 2009; Lindhout et al., 2011 y David et al., 2018). Los acervos genéticos mutuamente heteróticos son un requisito previo para HEBS. La búsqueda de dichos grupos puede basarse en el origen geográfico, los rasgos agronómicos, el pedigrí, las herramientas moleculares (Melchinger, 1999) y el rendimiento de la descendencia híbrida en combinación con algoritmos simulados (Zhao et al., 2015). La herramienta de secuencia simple repetidas (SSR) ha sido útil para analizar la estructura del germoplasma y la separación del acervo genético de los padres, porque son codominantes, multialélicos y presentan altos niveles de polimorfismo. Para el camote, se ha reportado un número sustancial de marcadores SSR (Yada et al., 2015 y David et al., 2018) y dos estudios experimentales han estimado el incremento de heterosis (HEI). Grüneberg et al. (2015) informaron sobre HEI para el rendimiento de raíces de almacenamiento (RYTHA) en el rango de -34% a 58% (48 familias, cruza factorial  $4 \times 12$ ). Kivuva et al. (2015) proporcionaron F1 y medias parentales para 6 padres y 15 familias, respectivamente, a partir de las cuales se pueden calcular las HEI para RYTHA con un rango de -43% a 92% sin sequía y de -54% a 82% bajo estrés por sequía. Una limitación de ambos estudios es que los padres no representan reservas genéticas y material parental separados de una población de mejoramiento.

Los objetivos de este capítulo fueron (i) describir las líneas parentales PJ y PZ por rasgos agronómicos en comparación con clones con importancia global o regional [un grupo de megaclones (MC)], (ii) estimar la diversidad genética en PJ, PZ y MC con 66 marcadores SSR, y (iii) obtener información sobre si las poblaciones PJ y PZ son dos acervos genéticos mutuamente heteróticos con HEI promedio significativamente diferente de cero.

### III. MATERIAL Y MÉTODOS

#### 3.1. Material genético

Se utilizaron cuatro grupos de clones: PJ (N = 49), PZ (N = 31), MC (N = 21) y la progenie de PJ × PZ designada como población híbrida H<sub>0</sub> (N = 6898). Todos los clones de PJ, PZ y MC están disponibles en el banco de germoplasma del CIP (Tabla 1, Tabla complementaria S1). La población Jewel (PJ) se generó a finales de la década de 1990 mediante la polinización abierta de 98 progenitores femeninos de "tipo poste" de OFSP, esta se almacenó como semilla verdadera y se evaluó por primera vez en 2005, 4800 progenies fueron sembrados en parcelas únicas de 1 m en tres lugares de Perú: San Ramón (trópico húmedo de la Amazonía) y La Molina y Cañete (costa árida del Pacífico con un clima mediterráneo a templado), a partir de estos experimentos se seleccionaron 49 clones de sobre la base de RYTHA, RBC y RDM.

La Población Zapallo (PZ) se generó en 2005 mediante cruces factoriales entre 120 progenitores femeninos x 13 progenitores masculinos. Los progenitores femeninos fueron clones mejorados avanzados del CIP seleccionadas en la costa y región amazónica. Los progenitores masculinos fueron provenientes de Sudamérica y África (Tabla complementaria S1). La progenie se evaluó en 2006, 12000 progenies fueron sembradas en parcelas únicas de 1 m en tres lugares (San Ramón, La Molina y Cañete). A partir de los experimentos se seleccionaron 31 clones PZ utilizando los mismos criterios que para PJ. El grupo MC tiene un origen muy diverso (Tabla 1 y Tabla complementaria S1). La población H<sub>0</sub> estuvo conformado por 231 familias (N = 6898 progenies, con 10 a 50 genotipos por familia), siendo generado mediante cruza factoriales entre los 49 clones PJ como progenitor femenino x 8 clones PZ como progenitores masculinos y los 31 clones PZ como progenitores femeninos x 8 clones PJ como progenitores masculinos (descrito en la Tabla

complementaria S2a y b). Entre las familias (N = 231) se tuvo 42 familias de cruza recíprocas (CC). Los 80 progenitores (49 clones PJ y 31 clones PZ) fueron transferidos al banco germoplasma de CIP para su conservación bajo estatus HS2 (libre de patógenos).

### **3.2. Generación de marcadores SSRs**

La extracción de ADN genómico y la obtención de los marcadores SSRs a partir de 66 primers se realizaron según los procedimientos descritos por David et al. (2018). Los primers previamente utilizados y evaluados fueron los siguientes: 12 descritos por Tumwegamire et al. (2011a) y 22 adicionales descritos por David et al. (2018). Los 32 primers SSR restantes fueron IbC11, IbC3, IbC6, IbE29, IbE32, IbE33, IbE5, IbJ130, IbJ206A, IbJ27, IbJ385, IbJ559, IbN18, IbN22, IbN34, IbN35, IbN36, IBS137, IBS139, IBS146141, IBS137, IBS139, IBS146141 IBS174, IBS184, IBS186, IBY41, IBY43, IBY45, IBY47, IBY48, IBY50 e IBY59 (Tabla complementaria S3). La PCR (reacción en cadena de la polimerasa) se realizó con un primer paso a 94 ° C durante 4 min, seguido de 30 ciclos de 1 min de desnaturalización a 94 ° C, 1 min de alineación a una temperatura diferente por cebador y 1 min de extensión a 72 ° C, y un paso final de extensión a 72 ° C durante 7 min. Los productos de amplificación se analizaron con un analizador de ADN 4000 (LI-COR) y se registraron con presencia (1) o ausencia (0) cada alelo por genotipo.

### **3.3. Experimentos de campo**

los 49 clones PJ, 31 clones PZ y 21 clones MC se evaluaron bajo un diseño de bloques completos al azar con dos repeticiones según Grüneberg et al. (2005). Se sembraron 10 plantas por parcela con un distanciamiento de 0.25 m entre plantas y con un ancho de surco de 0.9m. Los experimentos se llevaron a cabo en 2008 en San Ramón y en el 2009 en La Molina. La precipitación total durante el experimento fue de 1051 mm en San Ramón y 2.6 mm en La Molina (con aproximadamente

800 mm de riego adicional por gravedad). La cosecha se realizó a los 130 días después de la siembra en ambas localidades. Los datos agronómicos registrados fueron: RYTHA en  $t\ ha^{-1}$ ; número de raíces comerciales por planta (NCRPL); rendimiento de follaje (FYTHA) en  $t\ ha^{-1}$ ; producción de biomasa (BIOM = RYTHA + FYTHA) en  $t\ ha^{-1}$ ; índice de cosecha (HI = RYTHA / BIOM) como porcentaje; RDM como porcentaje en base al peso fresco de la raíz (fwb); proteína de raíz (PRO), almidón (STA) y contenido de sacarosa (SUC) como porcentaje de la base del peso seco de la raíz (dwb); RBC y calcio (RCA) en  $mg\ 100g^{-1}\ dwb$ ; hierro (FE) y zinc (ZN) en  $mg\ kg^{-1}\ dwb$ . El análisis de calidad de raíz para PRO, STA, SUC, RBC, FE, ZN y RCA se realizó mediante espectroscopia de infrarrojo cercano (NIRs) siguiendo los procedimientos descritos por Tumwegamire et al. (2011b).

La progenie  $H_0$  junto con sus progenitores (49 PJ y 31 PZ) fueron evaluados en San Ramón y Huaral ubicado en latitud  $11^{\circ} 31'$  y longitud  $77^{\circ} 14'$  a 129 msnm. Los experimentos se realizaron el 2009 en ambas localidades. Se sembraron 3 plantas por parcela con un distanciamiento de 0.25m entre plantas y con un ancho de surco de 0.9m, Cada progenitor se sembró nueve veces en cada repetición bajo las mismas condiciones en total con 18 parcelas de cada progenitor por cada localidad. La precipitación durante el experimento en San Ramón fue 1012 mm y 1.2 mm en Huaral (con aproximadamente 900 mm de riego adicional por gravedad). La cosecha se realizó 120 días después de la siembra en ambas localidades. Los datos agronómicos registrados fueron: RYTHA, NCRPL, FYTHA, BIOM, HI, RDM, PRO, STA, SUC, RBC, FE y ZN. Los datos de calidad se determinaron según lo descrito por Tumwegamire et al. (2011b).

### 3.4. Análisis de datos moleculares

Los 66 marcadores SSR se analizaron respecto al número de alelos polimórficos por locus, porcentaje de loci polimórficos, contenido de información polimórfica (PIC) (Weir, 1996) y poder de discriminación (DL) (Kloosterman et al., 1993). A partir de datos binarios de los genotipos, se calcularon los coeficientes de similitud de Jaccard según lo descrito por David et al. (2018). Se calcularon dos matrices de similitud: la primera con PJ, PZ y MC; y el segundo solo usando PJ y PZ. Las matrices de similitud se analizaron mediante (i) análisis de coordenadas principales (PCoA) seguido de análisis de varianza molecular (AMOVA), (ii) análisis de conglomerados utilizando UPGMA (matriz de similitud con PJ, PZ y MC).

### 3.5. Análisis estadístico

Los análisis estadísticos de los primeros ensayos (PJ, PZ y MC; San Ramón y La Molina 2008/09) y los segundos ensayos (PJ, PZ y H<sub>0</sub>; San Ramón y Huaral 2009/10) se realizaron utilizando PLABSTAT (Utz, 2001) y SAS 6.12 (SAS Institute, 1988 y SAS Institute, 1997). Los datos se clasificaron en relación con las poblaciones (P) con PJ, PZ y MC o PJ, PZ y H<sub>0</sub>, respectivamente; genotipos (G); localidades (L); y repeticiones (R).

En un paso inicial para ambos experimentos, cada rasgo ( $x_i$ ) se analizó para cada localidad por separado para determinar las medias experimentales, los coeficientes de variación (CV), componentes de variancias (VarComp) debido a los genotipos ( $\sigma_G^2$ ) y al error de parcela ( $\sigma_\epsilon^2$ ), heredabilidades específicas por localidades ( $h^2$ ), y correlaciones entre las localidades. El modelo utilizado fue el siguiente:

$$Y_{ijl} = \mu_i + g_{ij} + bl_{il} + \epsilon_{ijl}$$

Donde  $Y_{ijl}$  es valor de la parcela de la variable  $i$ -th,  $j$ -th el genotipo,  $l$ -th el bloque,  $\mu_i$  la media de la variable  $x_i$ ,  $g_{ij}$  es efecto de los genotipos,  $bl_{il}$  es el efecto de los bloques, y  $\varepsilon_{ijl}$  es el error.

El primer experimento (PJ, PZ y MC) fue analizado en dos pasos. El primer análisis bajo el siguiente modelo:

$$Y_{ijl} = \mu_i + g_{ij} + l_{ik} + gl_{ijk} + bl(l)_{il(k)} + \varepsilon_{ijkl},$$

Donde  $l_{ik}$  y  $gl_{ijk}$  son efectos de las localidades e interacciones de genotipo por localidad,  $bl(l)_{il(k)}$  es efecto de bloques dentro de localidad, y otros efectos descritos anteriormente. El factor G (a) fue considerado como fijo para obtener las medias para G [SAS procedures GLM, MODEL statement  $x_i = G L G \times L R(L)$ ] o (b) aleatorio para obtener los VarComps  $\sigma_G^2$ ,  $\sigma_L^2$ ,  $\sigma_{G \times L}^2$ , and  $\sigma_s^2$  [SAS procedures MIXED con opción METHOD = REML CL, MODEL statement  $x_i = / E3$ , RANDOM statement G L G\*L R(L)].

El último análisis fue realizado por población (PJ, PZ y MC) usando BY con P en SAS procedure MIXED. Adicionalmente, excluyendo después a los genotipos MC del set de datos, los VarComps  $\sigma_P^2$ ,  $\sigma_{G(P)}^2$ ,  $\sigma_L^2$ ,  $\sigma_{P \times L}^2$ ,  $\sigma_{G \times L(P)}^2$ , and  $\sigma_s^2$  fueron estimados suprimiendo el BY con P [SAS procedure MIXED con opción METHOD = REML CL, statement MODEL  $x_i = / E3$ , statement RANDOM P G(P) L P\*L G\*L(P) R\*P(L)]. Estos resultados proporcionaron solo información limitada y revelaron  $\sigma_P^2$  pequeños o cero entre PJ y PZ (solo resultados selectos serán mostrados). [SAS procedure PRINCOM (SAS, 1997)]

En el segundo paso del análisis, las medias estimadas de G fueron explorados por análisis de componentes principales (PCA) con y sin el grupo MC usando todas las variables  $x_i$  [SAS procedure PRINCOM (SAS, 1997)] seguido por el bi-plots para los scores de los primeros y segundos componentes principales (PC1 y PC2).

El segundo experimento (PJ, PZ y H<sub>0</sub>) fueron analizados en 4 pasos. Estos se facilitaron mediante la generación de tres nuevas variables de clasificación: CC, cruza reciproca para indicar CC con familias reciprocas, y entidad EN con códigos para progenitores (PJ y PZ) o familias (H<sub>0</sub>). El primer paso de análisis fue usando el siguiente modelo:

$$Y_{ijl} = \mu_i + p_{ij} + bl_{il} + \varepsilon_{ijl},$$

Para cada localidad separado, donde  $p_{ij}$  es el efecto de las poblaciones (otros efectos, se mostró anteriormente). Las medias estimadas por cada población fueron obtenidas considerando al factor P como fijo, y todos los otros como aleatorios (SAS procedure GLM, MODEL  $x_i = P R$  and LSMEANS with P). En el Segundo paso el análisis fue siguiendo el modelo:

$$Y_{ijl} = \mu_i + en_{ij} + l_{ik} + gl_{ijk} + bl(l)_{il(k)} + \varepsilon_{ijkl},$$

Donde  $en_{ik}$  en entidad (otros efectos ver anteriormente). Las medias estimadas para cada entidad por localidad fueron obtenidas considerando los factores EN, L, y R como fijos [SAS procedure GLM, MODEL  $x_i = EN L EN \times L R(L)$  and LSMEANS with  $EN \times L \times R(L)$ ].

Las medias almacenadas se reorganizaron para que, en cada ubicación y replicación, las familias y los padres estuvieron alineados en la misma línea de datos. Las asociaciones entre medias de padres y medias de familias se determinaron mediante la correlación de Pearson entre bloques x ubicación [SAS procedure CORR (SAS, 1997)]. Para el tercer paso del análisis, solo se consideraron los datos de familias con cruces recíprocos para probar los efectos maternos (progenitor femenino PJ o PZ) frente a la interacción maternal x localidad. Los efectos maternos no fueron significantes excepto para RBC ( $Pr > F 0.020$ ), estos efectos de RBC fueron bajos en magnitud (ver resultados). Por lo tanto, las familias reciprocas se fusionaron para el cuarto paso

de análisis, que repitió el segundo paso de análisis con la modificación de usar CC para EN (sin distinguir las familias recíprocas).

Los datos fueron reorganizados nuevamente como se describió anteriormente para alinear CC y estimaciones parentales. Para cada rasgo  $x_i$  se calculó una nueva variable  $x'_i$  llamado el promedio de progenie menos el promedio de progenitores junto con la correspondiente diferencia relativa a promedio de progenitores en porcentaje, la cual representa la ganancia de heterosis de los cruzamientos de PJxPZ. El cuarto paso de análisis uso el siguiente modelo:

$$Y'_{ijl} = \mu'_i + cc_{ij} + l_{ik} + gl_{ijk} + bl(l)_{il(k)} + \varepsilon_{ijkl},$$

Donde  $Y'_{ijl}$  el el valor de parcela del  $i$ -th rasgo y su derivado,  $\mu'_i$  es la media del rago del experiment  $x'_i$ , y otros efectos como se indica el modelo estadístico anterior. El factor CC fue considerado como fijo, y todos los otros factores como aleatorios [SAS procedure GLM, MODEL

$x'_i = CC \ L \ CC \times \ L \ R(L)$  y LSMEANS statement con CC]. La diferencia estimada entre el promedio de progenies y promedio de progenitores para los rasgos a través de las localidades fueron analizados mediante la prueba de T para observaciones pareadas para probar la hipótesis de que la diferencia de medias o HEI, respectivamente, es igual a cero. Además, se analizaron límites de confianza (CL) al 95% para HEI promedio en porcentaje junto con estimaciones mínimas y máximas de HEI en CC. Finalmente para RYTHA la asociación entre el promedio de progenie CC performance y el HEI in porcentaje fueron ploteados en un bi-plot y su correlación fue calculado [SAS procedure CORR con opción PEARSON y SPEARMAN (SAS, 1997)].

#### IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las medias experimentales ( $\bar{x}$ ) en La Molina y San Ramón de la primera serie de ensayos (PJ, PZ y MC) fueron similares para RYTHA (13,4 y 13,7 t ha<sup>-1</sup>, respectivamente) y NCRPL (1.3 y 1.2, respectivamente), pero FYTHA fue claramente más alto en La Molina (35.8 t ha<sup>-1</sup>) en comparación con San Ramón (23.6 t ha<sup>-1</sup>) (Tabla complementaria S4a). Este patrón de respuesta para la costa (Huaral) y el trópico húmedo (San Ramón) se observó nuevamente para la segunda serie de ensayos (PJ, PZ y H<sub>0</sub>) (Tabla complementaria S4b). Las heredabilidades por localidad para RYTHA fueron de media a alta (60,1-82,9%). Las variables de rendimiento se asociaron con CV altos, con HI exhibiendo el CV más bajo entre los rasgos de rendimiento. En la costa se tuvo RDM y STA más bajos, pero RBC y RCA elevados en comparación a condiciones de trópico húmedos; otros rasgos nutricionales no fueron consistentemente más altos o bajos. Los CV para los rasgos nutricionales fueron bajos y se asociaron con altas heredabilidades, especialmente para RDM, RBC y STA. La correlación RYTHA entre sitios fue moderada (Pearson  $r = 0.524$ , San Ramón y La Molina; y Pearson  $r = 0.479$ , San Ramón y Huaral; resultados no presentados en detalle).

Las diferencias entre las medias de PJ, PZ y MC entre las localidades para variables de rendimiento fueron de pequeñas a medianas (Tabla 2) y generalmente no significativas (CL superpuesto 95%). El RYTHA fue ligeramente mayor en PJ y menor en PZ en comparación con MC (14.3, 11.9 y 14.1 t ha<sup>-1</sup>, respectivamente). Se observaron estimaciones genotípicas máximas altas para NCRPL en los tres grupos (hasta 2,6). El MC exhibió FYTHA y BIOM altos, asociados con un HI bajo. El RBC en PJ y PZ fueron cercanos a los 40 mg 100g<sup>-1</sup> en PJ y PZ, y mucho más altos que en MC. El RDM fue aproximadamente un 2% más bajo en PJ y PZ en comparación con MC, pero se encontró un RDM máximo alto en PJ (37.2%) así como en PZ (33.0%). El PJ y PZ exhibieron

contenidos minerales de raíz más altos en comparación con MC, con la estimación genotípica máxima de FE en PJ (37,1 mg kg<sup>-1</sup>).

La  $\sigma_G^2$  en cada grupo (PJ, PZ y MC) fue significativa para todas las variables ( $CL_{lb} > 0$ ) (Tabla 3).

Esto estuvo asociado con  $\sigma_{GxL}^2$  significativa para todas las variables, pero la  $\sigma_{GxL}^2$  fue más pronunciado para las variables de rendimiento que para las variables de calidad. Sin el grupo MC un pequeño o cero  $\sigma_P^2$  entre PJ y PZ fue observado y un gran  $\sigma_P^2$  con  $\sigma_P^2/\sigma_{G(P)}^2$  proporciones para

RYTHA, FYTHA, BIOM, y HI of <0.01, 0.53, 0.29, y 0.15, respectivamente, y cero para todas las otras variables (resultados no presentados en detalle). La  $\sigma_G^2$  de RYTHA y otras variables de

rendimiento (Tabla 3) dentro de PJ y PZ fue considerable (RYTHA: 26.8 y 17.6 t<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, respectivamente). La  $\sigma_{GxL}^2$  comparado a la  $\sigma_G^2$  para RYTHA, NCRPL, y HI fueron de bajo a medios

( $\sigma_G^2 > \sigma_{GxL}^2$ ) en PJ y MC, pero ligeramente grande en PZ ( $\sigma_G^2 < \sigma_{GxL}^2$ ), excepto para BIOM y HI.

El HI exhibió la más baja  $\sigma_{GxL}^2$  relativa a  $\sigma_G^2$  entre las variables de rendimiento. Con respecto a las

variables de calidad la  $\sigma_G^2$  en PJ y PZ fue usualmente grande comparado a MC, excepto para RDM

y STA. Para las variables de calidad, la  $\sigma_G^2$  en PJ y PZ fue de medios a grandes, especialmente para

RDM y RBC, pero no para SUC, FE y ZN, que tuvo una  $\sigma_G^2$  de medio a grande solamente en PJ

(e.g. 13.3 mg<sup>2</sup> kg<sup>-2</sup> FE and 6.2 mg<sup>2</sup> kg<sup>-2</sup> ZN). La excepción fue PRO con una  $\sigma_G^2$  pequeña en todos

los grupos.

El PCA para los rasgos agronómicos que comprenden todos los grupos de clones (PJ, PZ y MC)

explicó el 73,3% de la varianza total con PC1 y PC2. No se observaron subgrupos (Figura 1). El

PC1 se asoció principalmente con rasgos de calidad y el PC2 estuvo altamente asociado con rasgos de rendimiento de raíces, especialmente RYTHA y NCRPL ( $r > 0.922$ ) (resultados no presentados).

Un número considerable de clones de PJ y PZ tenían puntuaciones de PC1 y PC2 que no se

observaron para los clones de MC (es decir,  $PC1 > 1$  y  $PC2 > 1$ ). En el PCA sin clones de MC, las dos poblaciones de OFSP, PJ y PZ, se superpusieron casi por completo (Figura complementaria S1).

Los 66 marcadores SSR utilizados resultaron adecuados para analizar la diversidad en los clones de mejoramiento de PJ y PZ, así como en el material de germoplasma MC. El número de alelos por locus, el promedio de alelos por locus, el porcentaje de loci polimórficos, PIC y DL para cada marcador SSR se proporcionan en la Tabla complementaria S5. Se encontraron dieciséis SSR con seis alelos en genotipos individuales (Tabla complementaria S6). En el PCoA con datos de marcador SSR que comprenden todos los grupos de clones (PJ, PZ y MC), las dos primeras coordenadas principales explicaron el 14,8% de la varianza total (Figura 2). Se observaron claramente dos subgrupos que comprendían clones de PJ y PZ, pero PJ y PZ juntos se superpusieron en gran medida con la diversidad observada para MC. La nueva diversidad genética en el material de mejoramiento no estuvo presente en MC (principalmente material PJ con valores de puntuación de  $PC1 > 0.1$ ). En el PCoA sin MC, el PJ y el PZ estaban claramente separados (Figura complementaria S2), con una ligera superposición debido a PZ06.048.

En el dendrograma generado a partir del análisis de conglomerados de UPGMA, todos los MC se agruparon entre clones PJ o PZ (Figura 3). Los MC Ningshu1 y SPK004 estuvieron un poco más separados, pero aún enmarcados en el dendrograma por PJ05.180. La similitud más baja fue para PJ05.180 al agregar con Ningshu1 y SPK004. A un nivel de agregación más alto, se observaron dos grupos principales con una similitud de 0,46 (grupos designados A y B). En el grupo A, todos los genotipos eran líneas PZ o controles MC [que comprenden 26 clones PZ y 6 clones MC subdivididos en dos subgrupos (PZ 1 y PZ 2)]. En el grupo B, la mayoría de los genotipos fueron clones PJ o MC, pero cinco eran clones PZ. En el grupo B, se observaron 40 de los 41 clones de

PJ. El grupo B parecía más diverso que el grupo A. Se distinguieron cuatro subgrupos en el grupo B: PJ 1, PJ 2, PZ 3 (con cuatro PZ y un clon PJ (PJ05.235) y PJ 3 (con 34 clones PJ y 1 clon PZ (PZ06.048), que mostró un resultado sorprendente en PCoA). Los datos de los marcadores AMOVA con PJ y PZ revelaron una variación significativa del 9,7% entre PJ y PZ y una variación del 90,3% dentro de las poblaciones (Tabla 6), mientras que las distancias genéticas entre MC y PJ fue 0.05, entre MC y PZ fue de 0.03, mientras que las distancia entre PZ y PJ fue de 0.97 (Tabla 7)

Las familias  $H_0$  mostraron un RYTHA más alto (Huaral: 40.7 t ha<sup>-1</sup>; San Ramón: 39.8 ha<sup>-1</sup>) en comparación con PJ y PZ (Tabla 4); lo mismo se observó para NCRPL. Para FYTHA y BIOM,  $H_0$  fue superior a PJ, pero no a PZ. El HI en  $H_0$  fue ligeramente inferior a PJ y claramente superior a PZ. Para todos los rasgos de calidad, las medias de  $H_0$  estaban dentro o cerca de las medias PJ y PZ, excepto para SUC ( $H_0$  ligeramente por debajo de PJ y PZ en ambas localidades). Todos los CV de las medias estimados de las familias  $H_0$  fueron moderados para los rasgos de rendimiento (Huaral: CV 15,1–21,7%; San Ramón: CV 7,4–18,6%). Para RDM, STA, SUC, FE y ZN, los CV fueron pequeños (<10%), mientras que para RBC, PRO y RCA fueron moderados, excepto para RBC en Huaral. Las correlaciones entre las medias de los padres y las medias de las familias en ambos sitios (Tabla 4) fueron claramente positivas para los rasgos de rendimiento, pero de bajas a medias (Huaral en rango 0.285-0.465; San Ramón en rango 0.287-0.501). En cuanto al HI la correlación entre la media de padres y la media de las familias fue más pronunciada que en otras variables de rendimiento. Para las variables de calidad, la correlación entre la media de padres y las medias de las familias fue de media a alta (0,409-0,770). Entre las familias  $H_0$  con cruces recíprocos (N = 42 con 21 CCs) no se observaron efectos maternos significativos, excepto para RBC (Pr> F 0.020), pero el efecto fue pequeño en magnitud ( $\pm 2.0$  mg 100g<sup>-1</sup> dwb).

Las familias recíprocas fueron fusionados con los resultados de 210 H<sub>0</sub> CC estimados para cada localidad y repetición de bloques, los cuales fueron comparados a sus correspondientes medias de parentales estimados (Tabla 5). La H<sub>0</sub> CC a través de las localidades tuvieron alto RYTHA comparado a la media de sus parentales (ventaja promedio de 4.9 t ha<sup>-1</sup>). La ventaja también fue observado para NCRPL (0.3), BIOM (1.8 t ha<sup>-1</sup>), y HI (2.6%), pero no para RYHTA (-3.1 t ha<sup>-1</sup>). Para las variables de calidad, la diferencia entre el promedio de los híbridos y el promedio de padres muy pequeño. La progenie H<sub>0</sub> mostró ligeramente más STA (1%) y menos SUC (-0.6%) comparado a la media de los padres. La diferencia entre H<sub>0</sub> y el promedio de los progenitores fueron significativos para RYTHA, NCRPL, y HI (*p*-value |*T*| para  $x = \bar{0}$ , Tabla 5), pero para BIOM las diferencias no fueron significativas y para FYTHA fue ligeramente negativo (diferencia de promedios en porcentajes RYTHA: 21.8%; NCRPL: 5.5%; FYTHA: -0.01%; BIOM: 0.05%; y HI: 8.5%). El HEI promedio de H<sub>0</sub> para RYTHA fue pronunciado con un límite inferior con CL95% de 17.9%. Grandes diferencias entre CCs para RYTHA y HEI fueron observados (-30.6% a 139.4%, Tabla 5 y Figura 4). Para variables de calidad, al 95 % CL de HEI se superpuso con cero o estuvo muy cerca de cero. Híbridos CCs fueron observados con alto RYTHA (>45 t ha<sup>-1</sup>) y alto HEI (>75%), la performance de los híbridos y HEI estuvieron correlacionados positivamente, con  $r_p = 0.287$  y  $r_s = 0.318$ , respectivamente (Figura 4).

Los sitios experimentales pertenecen a la zona costera árida del Pacífico (correspondiente a un clima mediterráneo) y a los trópicos húmedos de la cuenca del Amazonas. Estos ambientes deben permitir el mejoramiento para una amplia adaptación y capturar la sensibilidad del genotipo x medio ambiente al principio del mejoramiento. El material vegetal en estas zonas climáticas mostró en promedio un RYTHA y NCRPL muy similares, pero un FYTHA más alto en la costa en comparación con los trópicos húmedos (Tabla complementaria S3a y b). Además, en la costa

el RDM fue menor y el RBC mayor en comparación con los trópicos húmedos. Esto podría explicarse por el riego (suministro continuo de agua) y suelos más fértiles en ambientes costeros. Este patrón de respuesta del camote se ha observado repetidamente, pero los informes son limitados (Grüneberg et al., 2005). Las heredabilidades específicas de localidad para RYTHA (60,2-86,2%) indican que todos los sitios son adecuados para la selección de rendimiento (Tabla complementaria S3a y b) y las correlaciones RYTHA de sitios en la costa y los trópicos húmedos ( $r = 0,479$  y  $0,524$ , respectivamente) muestran una clara oportunidad de hacer mejoramiento para una amplia adaptación y estabilidad del rendimiento.

Los clones PJ y PZ son adecuados como cimientos para nuevas poblaciones de OFSP. El RYTHA en PJ y PZ fue muy similar a MC (14.3, 11.9 y 14.1 t ha<sup>-1</sup>, respectivamente), con NCRPL levemente más alto y HI superior (Tabla 2). El HI fue muy bajo en MC (26,6%). Sin duda, existe un deseo de un HI más alto y los mejoradores consideran un HI de 45 a 55% cercano al óptimo (Grüneberget al., 2015). Como era de esperar, el RBC en PJ y PZ fue claramente superior a MC (Tabla 2). Considerando el RDM, el PJ y PZ exhibieron 9,6 y 10,3 mg de  $\beta$ -caroteno en 100 g de peso seco, respectivamente. Las ingestas diarias recomendadas de  $\beta$ -caroteno en niños y adultos son las siguientes: 4,8 mg (4 a 8 años), 10,8 mg (hombres), 8,4 mg (mujeres) y 15,6 mg (mujeres lactantes) (Institute of Medicine-Food and Consejo de Nutrición, 2001). Sin embargo, se puede desear una mejora adicional de RDM (RDM en MC fue aproximadamente un 2% mayor que en PJ y PZ, Tabla 2). Además, PJ y PZ fueron claramente superiores en contenido mineral en comparación con MC. El máximo nivel de FE en PJ fue notable (37,1 mg kg<sup>-1</sup>). La doble biofortificación podría ser factible para OFSP [objetivo de biofortificación 60 mg kg<sup>-1</sup> dwb FE utilizando un 5% de biodisponibilidad de FE (comunicación personal, Wolfgang Pfeiffer 2006) y 37,5 mg kg<sup>-1</sup> dwb FE utilizando un 8% de biodisponibilidad FE (cálculos propios)].

El grupo PJ y PZ ciertamente mostraron suficiente variación genética para mejorar aún más el rendimiento y la calidad (Tabla 3). La  $\sigma_G^2$  para los rasgos de rendimiento fue mayor para los MC que para PJ y PZ, esto puede explicarse por una fuerte diferencia de desempeño de las variedades de los agricultores, las variedades modernas y las líneas de avanzadas de mejoramiento en los MC. Se observó una variación genética muy grande para RDM y RBC en PJ y PZ y esto podría demostrar la posibilidad de combinar RDM de medio a alto con RBC de medio a alto. Estamos convencidos de que es posible mejorar en combinación de RDM y RBC, especialmente porque desde nuestra perspectiva no hay necesidad de un aumento adicional de RBC en PJ y PZ. La  $\sigma_G^2$  para FE ( $13,3 \text{ mg}^2 \text{ kg}^{-2}$ ) y ZN ( $6,2 \text{ mg}^2 \text{ kg}^{-2}$ ) en PJ fue notablemente alto, pero el mejoramiento de estos minerales podrían ser un desafío en los PZ.

Como se esperaba, el PCA con rasgos agronómicos no pudo separar PJ y PZ, lo que indica que ambas poblaciones están bien desarrolladas para el mismo objetivo de mejoramiento (Figura 1 y Figura complementaria S1). Además, los clones de PJ y PZ tenían puntuaciones de PC1 y PC2 diferentes a los clones de MC, lo que muestra que se ha generado una nueva diversidad genética en PJ y PZ que hasta ahora no está presente entre los clones de MC.

Los 66 marcadores SSR resultaron útiles en un conjunto diverso de genotipos de camote que comprenden variedades de agricultores y material de mejoramiento (Tablas complementarias S3 y S4). En particular, los 16 SSR encontrados con seis alelos en genotipos individuales podrían ser útiles para estudios de endogamia y doble triploide (Tabla complementaria S5). Sin embargo, nuestro énfasis fue utilizar muchos marcadores SSR para obtener una alta precisión para estimar la diversidad de PJ y PZ, y no investigar nuevos SSR [para determinar los parámetros de la calidad del marcador SSR, ver David et al. (2018)]. Los PJ y PZ se desarrollaron a partir de diferentes antecedentes genéticos (Tabla 1, Tabla complementaria S1) y nuestra expectativa era que PJ y PZ

pudieran distinguirse por SSR. La clara separación de PJ y PZ por los datos de marcadores SSR y PCoA superó nuestras expectativas (Figura 2 y Figura complementaria S2). Un resultado sorprendente e inesperado adicional fue que la diversidad molecular de PJ y PZ juntos cubría casi por completo la diversidad de MC (Figura 2). Por lo tanto, el material de mejoramiento PJ y PZ cubrió casi toda la diversidad genética del camote, lo cual es interesante. Sin embargo, esta afirmación contundente requiere que MC sea una muestra apropiada de camote, lo cual creemos que es cierto. Los resultados de PCoA fueron consistentes con los resultados de UPGMA (Figura 3). Se formaron dos grupos principales A y B, con los clones de PJ asignados principalmente al grupo B y PZ al grupo A. El grupo B pareció ser más diverso que el grupo A, de acuerdo con la generación de la población de PJ por polinización abierta entre 98 OFSP "tipo postre". La gran cantidad de controles de MC fue muy útil. Se encontró que trece controles de MC eran adecuados para anclar la población PJ (B en la figura 3), mientras que seis controles de MC se consideraron adecuados para anclar la población PZ (A en la figura 3). Además, la simulación de la estructura de la población (sin MC) apoyó claramente la presencia de dos grupos de genes y el AMOVA (sin MC) reveló una variación significativa entre y dentro de las poblaciones (9,7% y 90,3%, respectivamente) de PJ y PZ (Tabla 6), mientras que las distancias genéticas entre las poblaciones PJ y PZ (0.97) soportarían los requerimientos para explotación de heterosis siendo dos pools genéticos distantes, este último es consistente con los hallazgos de dos conjuntos parentales de camote en África Oriental (David et al., 2018) y poblaciones de maíz tropical (Reif et al., 2003). Por lo tanto, PJ y PZ pueden considerarse como dos conjuntos de genes separados (Figuras 2-4 y Figura complementaria S2) que se superponen claramente en el desempeño agronómico y la variación genética (Tablas 2 y 3, Figura 1 y Figura complementaria S1). Por tanto, es casi ideal para estudiar una población híbrida PJ x PZ.

Los ensayos de híbridos PJ x PZ se completaron, porque todas las familias sin preselección se plantaron junto con sus padres en cada sitio (Tabla complementaria S4b). Recomendamos evaluar a la descendencia con más frecuencia junto con sus padres para estimar parámetros clave como la correlación entre padres e hijos (Tabla 4) y HEI (Tabla 5). Para cada familia, los clones descendientes se plantaron juntos en cada bloque (10 a 50 genotipos por familia en parcelas de 1 m en hileras), lo que no es adecuado para un análisis más detallado de la población híbrida. Sin embargo, cada padre se plantó en nueve parcelas de 1 m distribuidas al azar dentro de cada bloque (los dos padres de una familia cubrieron 18 parcelas en hileras de 1 m por bloque). Esto sería apropiado para estimar familias, padres, y las diferencias entre el promedio de padres y el promedio de las progenies. Ciertamente, los diseños de ensayos de híbridos de camote optimizados requieren más investigación. Sugerimos un área de campo casi equilibrada para padres e hijos, de 8 a 16 genotipos por familia y un mínimo de cuatro medios hermanos por padre. Creemos que los padres y la descendencia con muy pocos genotipos no deben considerarse en los ensayos de híbridos, que también es una selección indirecta para cruzamientos y el conjunto de semillas.

En cada localidad, las familias  $H_0$  exhibieron un RYTHA claramente más alto que PJ y PZ (un aumento de 5-5.7 t ha<sup>-1</sup>, Tabla 4). Esta ventaja de  $H_0$  también fue pronunciada para NCRPL y HI. Esta es una indicación de incrementos de heterosis. Sin embargo, en tales ensayos híbridos para cultivos clonales es extremadamente importante considerar el estado de salud del material nuevo y viejo. En nuestro estudio, los padres se mantuvieron limpios de virus in vitro (también disponible a través del banco de germoplasma del CIP) y la descendencia y el material parental se multiplicaron en el campo durante el mismo período de tiempo antes de establecer los ensayos. Además, se observaron correlaciones positivas entre la media de los padres y la media de la progenie para todos los rasgos en cada localidad con rango de r entre 0.285-0.501 para los rasgos

de rendimiento (Tabla 4), lo que proporciona una mayor confianza en nuestros datos. En una serie de ensayos  $H_0$  en Uganda (comunicación personal, Swanckaert 2020) no se observó una asociación entre la media de los padres y la media de la progenie, lo que podría explicarse por los fuertes efectos del virus del camote en el material nuevo y antiguo. Las correlaciones entre la media de los padres y media de la progenie para RYTHA observadas aquí (Tabla 4) fueron considerablemente más bajas que las reportadas anteriormente ( $r = 0,705$ ; Grüneberg et al., 2015), pero esto podría deberse al material de contraste utilizado con grandes diferencias en el rendimiento, mientras que en este estudio se utilizó una población de mejoramiento aplicada. Los efectos maternos solo se observaron para RBC, pero este efecto fue pequeño en relación con los RBC altos en PJ y PZ. Esto justifica la fusión del número relativamente pequeño de cruces recíprocos y por ello que generalmente el grupo parental con mayor floración debería utilizarse como parental femenino para facilitar la producción de semilla botánica, en este estudio fue el grupo PJ.

Las poblaciones PJ y PZ son dos pools de genes mutuamente heteróticos, debido a que  $H_0$  mostró un rendimiento más alto en todas las localidades y para todos los rasgos de rendimiento en comparación con sus valores parentales medios, excepto para FYTHA (Tabla 5). Esta superioridad promedio de PJ x PZ en  $H_0$  para RYTHA, NCRPL, BIOM y HI en comparación con las estimaciones de media de los padres fue pronunciada ( $4.9 \text{ t ha}^{-1}$ ,  $0.3$ ,  $1.8 \text{ t ha}^{-1}$  y  $2.6\%$ , respectivamente), significativa ( $p\text{-value } |T|$ ), y una HEI sistemáticamente explotable debido a grupos de PJ y PZ separados. El HEI promedio para los rasgos de rendimiento varió desde cerca de cero para FYTHA hasta  $21.8\%$  para RYTHA. Para los rasgos de calidad, la diferencia entre la media de los padres y la media de la progenie a menudo fue no significativo, mientras en casos que fue significativa, la magnitud del efecto fue muy pequeña, por lo tanto, parece no haber

heterosis explotable para los rasgos de calidad en el camote. Estamos seguros de que existen más opciones para mejorar el rendimiento utilizando HEI, porque hay grandes diferencias sorprendentes de HEI en los CCs individuales (-30,6% a 139,4%, Tabla 5 y Figura 4). El mejorador simplemente necesita seleccionar en PJ y PZ en aquellos padres que proporcionan un rendimiento híbrido medio a alto y un HEI medio a alto (Figura 4) y comenzar con estos cruces intra-grupo de estos padres seleccionados (PJ x PJ y PZ x PZ), que representa el inicio de una selección recurrente recíproca. Creemos que se pueden esperar más aumentos en la HEI y se podría estudiar un ciclo de selección recurrente recíproco completo para obtener información sobre la eficiencia de los esquemas de mejoramiento de híbridos en el camote.

## **V. CONCLUSIONES**

Las poblaciones PJ y PZ presentan una amplia variación genética y claramente difieren sobre una base molecular, cubren una amplia gama de diversidad genética de camote y pueden considerarse mutuamente heteróticos en cuanto a características de rendimiento. Por lo tanto, son apropiados para más estudios en mejoramiento de poblaciones híbridas y desarrollo de variedades con altos rendimientos.

## VI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Andrade, M.I., J. Ricardo, A. Naico, A. Alvaro, G.S. Makunde, J.W. Low, R. Ortiz, and W.J. Gruneberg. 2016. Release of orange-fleshed sweetpotato (*Ipomoea batatas* [L.] Lam.) cultivars in Mozambique through an accelerated breeding scheme. *J. Agric. Sci.* 2016:1–11.
2. Bouis. H., E. Boy-Gallego, and J.V. Meenakshi. 2012. Micronutrient malnutrition: Causes, prevalence, consequences and interventions. p. 29–64. *Fertilizing Crops to Improve Human Health: A Scientific Review*. Vol. 1, Food and Nutrition Security. IPNI; IFA, Norcross, GA, USA; Paris, France.
3. Bovel-Benjamin, A.C. 2007. Sweet potato: a review of its past, present, and future role in human nutrition. *Adv. Food Nutr. Res.* 52:1–59.
4. David, M., F. Diaz, R.O.M. Mwanga, S. Tumwegamire, R. Mansilla, and J. W. Grüneberg. 2018. Gene pool subdivision of East African sweetpotato parental material. *Crop Sci.* 58:1–13.
5. FAOSTAT. 2018. FAOSTAT database. FAO. Rome. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC> (accessed 26 November 2020).
6. Grüneberg, W.J., K. Manrique, Z. Dapeng, and M. Hermann. 2005. Genotype  $\times$  environment interactions for a diverse set of sweet potato clones evaluated across varying ecogeographic conditions in Peru. *Crop Sci.* 45:2160–2171.
7. Grüneberg, W.J., R. Mwanga, M. Andrade, and J. Espinoza. 2009. Selection methods Part 5: Breeding clonally propagated crops. p. 275–322. *In* S. Ceccarelli, E.P. Guimarães, and E. Weltzien (eds). *Plant breeding and farmer participation*. FAO, Rome.

8. Grüneberg, W.J., D. Ma, R.O.M. Mwangi, E.E. Carey, K. Huamani, F. Diaz, R. Eyzaguirre, E. Guaf, M. Jusuf, A. Karuniawan, K. Tjintokohadi, Y.S. Song, S.R. Anil, M. Hossain, E. Rahaman, S.I. Attaluri, K. Some, S.O. Afuape, K. Adofo, E. Lukonge, L. Karanja, J. Ndirigwe, G. Ssemakula, S. Agili, J.M. Randrianaivoarivony, M. Chiona, F. Chipungu, S.M. Laurie, J. Ricardo, M. Andrade, F. Rausch Fernandes, A.S. Mello, M.A. Khan, D.R. Labonte, and G.C. Yencho. 2015. Advances in sweetpotato breeding from 1993 to 2012. *In* J. Low, M. Nyongesa, S. Quinn, and M. Parker (eds) *Potato and sweetpotato in Africa: transforming the value chains for food and nutrition security*. CAB International.
9. Huaman, Z., 1992. Identificación morfológica de duplicados en colecciones de *Ipomoea batatas*. Centro Internacional de la Papa, Lima, Peru. Guía de Investigación de CIP 36.
10. Hull, F.H., 1945. Recurrent selection for specific combining ability in corn, *J. Am. Soc. Agron.* 37:134–145.
11. Institute of Medicine-Food and Nutrition Board. 2001. Dietary reference intakes for Vitamin A, Vitamin K, arsenic, boron, chromium, copper, iodine, iron, manganese, molybdenum, nickel, silicon, vanadium, and zinc. National Academy Press, Washington, DC.
12. Kays, S.J., Y. Wang, and W.J. McLaurin. 2005. Chemical and geographical assessment of the sweetness of the cultivated sweetpotato clones of the world. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 130:591–597.
13. Kivuva, B., S. Githiri., C. Yencho, and J. Sibiyia. 2015. Combining ability and heterosis for yield and drought tolerance traits under managed drought stress in sweetpotato. *Euphytica* 201(3):423–440.
14. Kloosterman, A.D., B. Budowle, and P. Daselaar. 1993. PCR-amplification and detection of the human D1S80 VNTR locus. *Int. J. Leg. Med.* 105:257–264.

15. Lebot, V. 2010. Sweet potato. p. 97–125. *In* J.E. Bradshaw (ed.) Root and tuber crops, handbook of plant breeding 7. Springer Science & Business Media.
16. Lindhout, P., D. Meijer, T. Schotte, R.C.B. Hutten, R.G.F. Visser, and H.J. van Eck. 2011. Towards F<sub>1</sub> hybrid seed potato breeding. *Potato Res.* 54:301–312.
17. Martin, F.M., and A. Jones. 1986. Breeding sweetpotatoes. *Plant Breed. Rev.* 4:313–345.
18. Melchinger, A.E. 1999. Genetic diversity and heterosis. p. 99–118. *In* J.G. Coors and S. Pandey (eds) Genetics and exploitation of heterosis in crops. American Society of Agronomy, Madison, WI.
19. Melchinger, A.E., and R.K. Gumber. 1998. Overview of heterosis and heterotic groups in agronomic crops. *In* K.R. Larkey and J.E. Staub (eds) Concepts and breeding of heterosis in crop plants, CSSA Special Publication no. 25. Crop Science Society of America.
20. Miles, J.W. 2007. Apomixis for cultivar development in tropical forage grasses. *Crop Sci.* 47(S3):S238–S249.
21. Mwanga, R.O.M., M.I. Andrade, E.E. Carey, J.W. Low, G.C. Yencho, and W.J. Grüneberg. 2017. Sweetpotato (*Ipomoea batatas* L.). p. 181–218. *In* H. Campos and P.D.S. Caligari (eds) Genetic improvement of tropical crops. Springer Int., Cham, Switzerland. doi:10.1007/978-3-319-59819-2\_6.
22. Pfeiffer, W.H., and B. McClafferty. 2007. HarvestPlus: breeding crops for better nutrition. *Crop Sci.* 47: S-88–S-105.
23. Reif, J.C., A.E. Melchinger, X.C. Xia, M.L. Warburton, D.A. Hoisington, S.K. Vasal, G. Srinivasan, M. Bohn, and M. Frisch. 2003. Genetic distance based on simple sequence repeats and heterosis in tropical maize population. *Crop Sci.* 43:1275–1282.

24. SAS Institute Inc., 1988. SAS/STAT user's guide, Release 6.03 ed. SAS Inst. Inc., Cary, NC, USA.
25. SAS Institute Inc., 1997. SAS/STAT software: changes and enhancements through Release 6.12 ed. SAS Inst. Inc., Cary, NC, USA.
26. Tumwegamire, S., P.R. Rubaihayo, D.R. LaBonte, F. Diaz, R. Kapinga, R.O.M. Mwanga, and W.J. Grüneberg. 2011a. Genetic diversity in white- and orange-fleshed sweetpotato farmer varieties from East Africa evaluated by simple sequence repeat markers. *Crop Sci.* 51:1132–1142.
27. Tumwegamire, S., R. Kapinga, P.R. Rubaihayo, D.R. LaBonte, W.J. Grüneberg, G. Burgos, T. zum Felde, R. Carpio, E. Pawelzik, and R.O.M. Mwanga. 2011b. Starch, sucrose,  $\beta$ -carotene, iron, zinc, calcium, and magnesium in East African sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam] germplasm. *HortScience* 46(3):348–357.
28. Utz, H.F. 2001. PLABSTAT. A computer program for statistical analysis of plant breeding experiments. Version 2F. Institute of Plant Breeding, Seed Science and Population Genetics, University of Hohenheim, Stuttgart, Germany.
29. Weir, B.S. 1996. Genetic data analysis II. Second edition. Sinauer Associates Inc. Sunderland, MA.
30. Wricke, G., and W.E. Weber. 1986. Quantitative genetics and selection in plant breeding. de Gruyter, Berlin.
31. Yada, B., G. Brown-Guedira, A. Alajo, G., Ssemakula, R.O.M. Mwanga, and G.C. Yencho. 2015. Simple sequence repeat marker analysis of genetic diversity among progeny of a biparental mapping population of sweetpotato. *HortScience* 5(8):1143–1147.

32. Zhao, Y., Z. Li, G. Liu, Y. Jiang, H.P. Maurer, T. Wurschum, H.P. Mock, A. Matros, E. Ebmeyer, R. Schachschneider, E. Kazman, J. Schacht, M. Gowda, C.F.H. Longin, and J.C. Reif. 2015. Genome-based establishment of a high-yielding heterotic pattern for hybrid wheat breeding. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 112(51):15624–15629.

## VII. TABLAS Y FIGURAS

**Tabla 1.** Progenitores de poblaciones (PJ y PZ) y Megaclones (MC) con número de genotipos, código de breeder y código de Genbank de CIP, tipo de cultivar, origen y descripción morfológica según Huaman et al. (1992), para color de carne, tipo de planta, forma de raíz reservante y color de piel de raíz reservante.

Población	No. de clones	Descripción
Población “Jewel” (PJ)	49	<p><b>Identificación de clones, tipo de cultivar, y origen:</b> PJ05.012 (189129.1), PJ05.018 (189148.2), PJ05.039 (194515.2), PJ05.043 (194539.4), PJ05.052 (194540.5), PJ05.064 (189151.3), PJ05.091 (189148.2), PJ05.108 (189165.3), PJ05.109 (189168.3), PJ05.114 (190089.6), PJ05.120 (190094.3), PJ05.124 (190094.9), PJ05.130 (194513.2), PJ05.171 (194581.4), PJ05.172 (194583.2), PJ05.180 (189157.6), PJ05.202 (189127.1), PJ05.210 (194568.1), PJ05.212 (189151.8), PJ05.213 (194575.8), PJ05.214 (194579.1), PJ05.216 (189153.8), PJ05.217 (189153.1), PJ05.219 (189151.3), PJ05.220 (189151.5), PJ05.224 (189206.1), PJ05.227 (189164.7), PJ05.233 (189165.9), PJ05.235 (189153.7), PJ05.236 (189153.2), PJ05.238 (189123.3), PJ05.239 (189125.2), PJ05.240 (189125.9), PJ05.243 (189165.4), PJ05.245 (194506.8), PJ05.247 (194531.4), PJ05.248 (194544.2), PJ05.251 (194533.4), PJ05.253 (194541.6), PJ05.254 (194557.1), PJ05.255 (189134.1), PJ05.257 (190094.4), PJ05.258 (194519.3), PJ05.302 (194519.5), PJ05.303 (189145.2), PJ05.304 (189153.3), PJ05.306 (189152.3), PJ05.324 (194556.6), and PJ05.347 (194529.6); todos clones de mejoramiento de Peru.</p> <p><b>Color de carne de raíz reservante:</b> anaranjado pálido, anaranjado, y anaranjado intenso con frecuencia de 13, 17, and 19, respectivamente.</p> <p><b>Tipo de Planta:</b> semi erecto and erecto con frecuencia de 48 and 1, respectivamente.</p> <p><b>Forma de raíz reservante:</b> elíptico, elíptico redondeado, elíptico alargado, y redondo con frecuencia de 39, 6, 3, y 1, respectivamente.</p>

Población “Zapallo” (PZ)	31	<p><b>Color de piel de raíz reservante:</b> anaranjado, rosado, marrón, rojo, amarillo, rojo morado, crema, y blanco con frecuencia de 18, 10, 7, 6, 5, 1, 1, y 1, respectivamente.</p> <p><b>Identificación de clones, tipo de cultivar, y origen:</b> PZ06.011 (105152.4), PZ06.016 (105154.1), PZ06.023 (105072.3), PZ06.024 (105157.1), PZ06.026 (105066.1), PZ06.027 (105066.2), PZ06.042 (105083.1), PZ06.048 (105080.1), PZ06.053 (105080.6), PZ06.062 (105167.2), PZ06.070 (105126.3), PZ06.072 (105229.1), PZ06.091 (105373.1), PZ06.099 (105458.1), PZ06.103 (105460.1), PZ06.109 (105103.1), PZ06.114 (105100.1), PZ06.115 (105100.2), PZ06.120 (105058.2), PZ06.124 (105030.1), PZ06.196 (105212.1), PZ06.235 (105269.1), PZ06.304 (105495.1), PZ06.307 (105071.1),</p>
--------------------------	----	---

**Continúa Tabla 1.**

Población	No. de clones	Descripción
		<p>PZ06.348 (105096.1), PZ06.349 (105097.1), PZ06.353 (105511.1), PZ06.359 (105008.1), PZ06.360 (105213.1), PZ06.385 (105160.1), y PZ06.441 (105175.1); todos clones de mejoramiento de Perú.</p> <p><b>Color de carne de raíz reservante:</b> anaranjado pálido, anaranjado, y anaranjado intenso con frecuencia de 6, 9, y 16, respectivamente.</p> <p><b>Tipo de planta:</b> todos semi erecto.</p> <p><b>Forma de raíz reservante:</b> elíptico, elíptico redondeado, y elíptico alargado con frecuencia de 25, 4, y 2, respectivamente.</p> <p><b>Color de piel de raíz reservante:</b> anaranjado, rosado, rojo, marrón, morado, rojo morado, amarillo, crema, y blanco con frecuencia de 11, 9, 3, 2, 2, 1, 1, 1, y 1, respectivamente.</p>
Mega-clones (MC)	21	<p><b>Identificación de clones, tipo de cultivar, y origen:</b> Cemsa-74-228 (400004), Resisto (440001), Jewel (440031), Beauregard (440132), Santo Amaro (400011), Jonathan (420014), Zapallo (420027), Huambachero (422656), INA-100 (192033.5), Yurimaguas (490065.25), Mohc (440034), Tanzania (440166), Wagabolige (440167), Kemb-27 (440170), Blesbok (440429), SPK004 (441768), Brondal (442107), Yanshu 1 (440024), Xushu 18 (440025),</p>

Ningshu 1 (440027), and Naveto (440131); conformados por 10 variedades y 11 clones de mejoramiento o variedades modernas de Cuba, USA, USA, USA, USA, Brazil, Peru, Peru, Peru, Peru, Burundi, Uganda, Uganda, Kenya, Kenya, South Africa, South Africa, China, China, China, y Papua New Guinea, respectively.

**Color de carne de raíz reservante:** anaranjado pálido, anaranjado, anaranjado intenso, amarillo pálido, crema, crema pálido, y blanco con frecuencia de 1, 1, 6, 4, 1, 3, y 5, respectivamente.

**Tipo de planta:** semi erecto, extendido, and extremadamente extendido con frecuencia de 3, 12, y 6, respectivamente.

**Forma de raíz reservante:** elíptico alargado, elíptico, redondo, ovobado, elíptico, avobado alargado con frecuencia de 5, 2, 2, 1, y 1, respectivamente.

**Color de piel de raíz reservante:** morado, anaranjado, marrón, crema, blanco, y rojo morado con frecuencia de 8, 6, 2, 2, 2, y 1, respectivamente.

---

**Tabla 2.** Estimaciones de medias ( $\bar{x}$ ) con límite de confianza del 95% (CL) y rango de valores genotípicos (mínimo, máximo) de los rasgos observados para dos grupos de OFSP progenitores (PJ y PZ) y Megaclones (MC).

Rasgo evaluado	Población		
	PJ N = 49	PZ N = 31	MC N = 21
Rendimiento de raíz reservante (t ha <sup>-1</sup> )			
$\bar{x}$	14.3	11.9	14.1
CL	[12.5, 16.1]	[9.7, 14.0]	[9.0, 19.3]
min, max	[2.0, 27.9]	[2.2, 24.4]	[0.1, 47.5]
Número de raíces comerciales por planta			
$\bar{x}$	1.4	1.2	1.1
CL	[1.2, 1.5]	[1.0, 1.4]	[0.8, 1.4]
min, max	[0.2, 2.6]	[0.2, 2.4]	[0.2, 2.6]
Rendimiento de follaje (t ha <sup>-1</sup> )			
$\bar{x}$	23.2	32.5	40.7
CL	[20.9, 25.5]	[28.7, 36.2]	[34.5, 46.9]
min, max	[10.2, 62.5]	[15.8, 58.0]	[18.6, 65.2]
Rendimiento de biomasa fresca (t ha <sup>-1</sup> )			
$\bar{x}$	37.6	44.4	56.2
CL	[34.4, 40.9]	[40.5, 48.2]	[48.7, 63.8]
min, max	[12.6, 83.2]	[29.0, 70.8]	[23.6, 99.0]
Índice de Cosecha (%)			
$\bar{x}$	37.4	28.5	26.6
CL	[34.1, 40.6]	[24.0, 33.0]	[19.5, 33.7]
min, max	[12.9, 59.7]	[10.7, 51.0]	[1.8, 55.3]
Materia seca de raíz reservante (%FM <sup>†</sup> )			
$\bar{x}$	25.6	25.7	27.8
CL	[24.6, 26.5]	[24.5, 26.9]	[25.8, 29.9]
min, max	[18.3, 37.2]	[19.0, 33.0]	[20.3, 34.1]
Contenido de $\beta$ -caroteno (mg 100g <sup>-1</sup> DM <sup>‡</sup> )			
$\bar{x}$	37.8	40.0	13.0
CL	[33.8, 41.8]	[33.0, 47.0]	[4.0, 22.0]
min, max	[5.4, 68.7]	[0.8, 101.7]	[-0.5, 57.2]
Contenido de proteína (% DM)			
$\bar{x}$	8.0	7.8	7.0
CL	[7.5, 8.5]	[7.3, 8.3]	[6.3, 7.6]
min, max	[4.7, 13.9]	[3.5, 10.3]	[3.1, 9.9]
Contenido de almidón (% DM)			
$\bar{x}$	51.3	50.7	60.6
CL	[49.2, 53.4]	[48.3, 53.2]	[57.1, 64.2]
min, max	[31.4, 68.7]	[37.1, 65.7]	[43.3, 69.9]
Contenido de sucrosa (% DM)			
$\bar{x}$	17.7	16.6	11.5
CL	[16.0, 19.4]	[15.0, 18.2]	[9.2, 13.7]
min, max	[6.9, 33.6]	[7.6, 24.4]	[4.2, 20.4]

**Continúa Tabla 2.**

Rasgo evaluado	Población		
	PJ N = 49	PZ N = 31	MC N = 21
Contenido de hierro (mg kg <sup>-1</sup> DM)			
$\bar{x}$	23.2	22.4	19.4
CL	[21.8, 24.5]	[21.4, 23.4]	[18.2, 20.6]
min, max	[15.0, 37.1]	[14.5, 29.2]	[15.8, 24.3]
Contenido de Zinc (mg kg <sup>-1</sup> DM)			
$\bar{x}$	15.5	15.1	13.3
CL	[14.6, 16.5]	[14.4, 15.9]	[12.5, 14.1]
min, max	[10.7, 25.6]	[8.4, 19.3]	[8.7, 16.7]
Contenido de calcio (mg 100g <sup>-1</sup> DM)			
$\bar{x}$	292.1	262.5	231.1
CL	[270.4, 313.7]	[234.4, 290.6]	[197.8, 264.4]
min, max	[186.9, 503.0]	[102.8, 421.8]	[107.0, 390.2]

<sup>†</sup>FM, peso fresco

<sup>‡</sup>DM, peso seco

**Tabla 3.** Componentes de variancia para los rasgos observados en los progenitores (PJ y PZ) y Megaclones (MC).

Rasgo evaluado	PJ N = 49			PZ N = 31			MC N = 21		
	$\sigma_G^2$	$\sigma_{G \times L}^2$	$\sigma_S^2$	$\sigma_G^2$	$\sigma_{G \times L}^2$	$\sigma_S^2$	$\sigma_G^2$	$\sigma_{G \times L}^2$	$\sigma_S^2$
Rendimiento de raíz reservante (t <sup>2</sup> ha <sup>-2</sup> )									
Estimado	26.8	9.0	25.2	17.6	24.3	15.0	98.8	27.1	23.3
Rel.	(1)	0.336	0.940	(1)	1.415	0.852	(1)	0.274	0.236
CL <sub>lb</sub> <sup>§</sup>	16.0	3.8	19.1	7.6	13.6	10.7	52.3	12.5	14.9
CL <sub>ub</sub> <sup>¶</sup>	53.6	40.9	34.9	76.2	55.5	22.6	253.1	96.2	41.5
Número de raíces comerciales por planta									
Estimado	0.14	0.12	0.27	0.16	0.23	0.19	0.34	0.10	0.19
Rel.	(1)	0.857	1.929	(1)	1.438	1.188	(1)	0.265	0.529
CL <sub>lb</sub>	0.07	0.05	0.20	0.07	0.12	0.13	0.17	0.03	0.12
CL <sub>ub</sub>	0.43	0.46	0.38	0.79	0.56	0.29	0.98	0.97	0.34
Rendimiento de follaje fresco (t <sup>2</sup> ha <sup>-2</sup> )									
Estimado	13.1	40.3	62.9	53.5	65.6	75.5	130.6	54.6	104.5
Rel.	(1)	3.076	4.80	(1)	1.226	1.411	(1)	0.418	0.800
CL <sub>lb</sub>	3.4	19.4	45.6	22.5	33.2	54.4	62.1	20.2	69.5
CL <sub>ub</sub>	749.7	129.4	92.5	248.3	185.5	111.9	429.1	400.5	174.7
Rendimiento de biomass fresca (t <sup>2</sup> ha <sup>-2</sup> )									
Estimado	47.2	61.2	100.2	65.7	40.2	103.0	190.4	49.2	135.3
Rel.	(1)	1.297	2.123	(1)	0.612	1.568	(1)	0.258	0.711

CL <sub>lb</sub>	20.4	29.5	73.5	31.0	15.4	73.6	94.5	14.3	87.1
CL <sub>ub</sub>	201.2	195.4	144.7	222.0	257.1	154.6	564.4	1215.8	238.8
Indice de cosecha (% <sup>2</sup> )									
Estimado	82.9	41.1	78.9	95.5	90.0	40.9	186.1	66.7	52.0
Rel.	(1)	0.496	0.952	(1)	0.942	0.428	(1)	0.358	0.279
CL <sub>lb</sub>	47.9	20.1	59.5	47.4	52.1	29.0	95.7	31.9	34.1
CL <sub>ub</sub>	176.9	126.6	109.7	282.9	191.9	61.8	507.1	217.0	88.9
Contenido de materia seca (% <sup>2</sup> FM <sup>†</sup> )									
Estimado	8.75	3.46	3.10	8.24	3.45	2.52	18.43	1.14	3.29
Rel.	(1)	0.395	0.354	(1)	0.419	0.306	(1)	0.062	0.179
CL <sub>lb</sub>	5.48	2.02	2.34	4.64	1.86	1.78	10.37	0.31	2.11
CL <sub>ub</sub>	16.14	7.25	4.30	18.54	8.47	3.84	41.53	43.06	5.86
Contenido de β-caroteno (mg <sup>2</sup> 100g <sup>-2</sup> DM <sup>‡</sup> )									
Estimado	159.8	64.6	18.1	302.2	105.2	17.3	300.1	172.2	12.2
Rel.	(1)	0.404	0.113	(1)	0.348	0.057	(1)	0.573	0.041
CL <sub>lb</sub>	102.4	42.5	13.7	178.3	64.5	12.3	151.6	98.7	7.1
CL <sub>ub</sub>	283.8	110.0	25.3	621.3	201.8	26.4	851.8	373.5	25.8
Contenido de proteína (% <sup>2</sup> DM)									
Estimado	1.57	1.95	0.84	0.76	2.17	0.55	1.19	0.82	0.96
Rel.	(1)	1.242	0.535	(1)	2.818	0.714	(1)	0.689	0.807
CL <sub>lb</sub>	0.83	1.25	0.63	0.25	1.29	0.39	0.53	0.33	0.60
CL <sub>ub</sub>	4.07	3.44	1.16	9.52	4.38	0.86	4.81	4.63	1.78
Conetenido de almidón (% <sup>2</sup> DM <sup>‡</sup> )									
Estimado	38.85	17.65	10.57	23.36	40.12	5.05	50.72	17.00	8.10
Rel.	(1)	0.454	0.272	(1)	1.72	0.22	(1)	0.335	0.160
CL <sub>lb</sub>	24.27	10.92	7.92	10.04	24.87	3.55	26.77	8.75	5.24
CL <sub>ub</sub>	72.05	33.27	14.81	101.79	75.42	7.76	130.41	46.20	14.19

**Continúa Tabla 3.**

Rasgo evaluado	PJ N = 49			PZ N = 31			MC N = 21		
	$\sigma_G^2$	$\sigma_{G \times L}^2$	$\sigma_\xi^2$	$\sigma_G^2$	$\sigma_{G \times L}^2$	$\sigma_\xi^2$	$\sigma_G^2$	$\sigma_{G \times L}^2$	$\sigma_\xi^2$
Contenido de sucrosa (% <sup>2</sup> DM)									
Estimado	27.60	11.07	5.57	7.76	19.31	5.04	13.57	18.77	4.39
Rel.	(1)	0.401	0.202	(1)	2.489	0.650	(1)	1.383	0.324
CL <sub>lb</sub>	17.53	6.99	4.17	2.74	11.58	3.55	5.40	10.32	2.84
CL <sub>ub</sub>	49.75	20.16	7.79	69.18	38.47	7.73	75.86	44.28	7.67
Contenido de hierro (mg <sup>2</sup> kg <sup>-2</sup> DM)									
Estimado	13.31	13.92	6.19	2.87	7.41	3.31	5.09	1.21	3.39
Rel.	(1)	1.046	0.465	(1)	2.581	1.153	(1)	0.238	0.666
CL <sub>lb</sub>	7.31	8.94	4.67	0.94	4.27	2.32	2.57	0.35	2.17
CL <sub>ub</sub>	31.45	24.64	8.59	35.48	15.94	5.09	14.45	30.11	6.03
Contenido de zinc (mg <sup>2</sup> kg <sup>-2</sup> DM)									
Estimado	6.15	6.30	3.06	1.56	3.86	1.23	1.79	1.22	2.07
Rel.	(1)	1.024	0.498	(1)	2.474	0.789	(1)	0.682	1.156
CL <sub>lb</sub>	3.38	3.97	2.29	0.54	2.26	0.86	0.76	0.43	1.29
CL <sub>ub</sub>	14.53	11.49	4.29	14.75	7.99	1.92	8.25	11.47	3.85
Contenido de calcio (mg <sup>2</sup> 100g <sup>-2</sup> DM)									
Estimado	2295	5494	2169	1509	7913	1414	2207	4528	2125
Rel.	(1)	2.394	0.945	(1)	5.243	0.937	(1)	2.052	0.963
CL <sub>lb</sub>	952	3559	1631	335	4840	997	703	2293	1358
CL <sub>ub</sub>	11194	9586	3024	375576	15230	2164	31994	12782	3792

†FM, Peso fresco

‡DM, peso seco

§CL<sub>lb</sub>, límite de confianza inferior

¶CL<sub>ub</sub>, límite de confianza superior

**Tabla 4.** Medias ( $\bar{x}$ ) estimadas para progenitores (PJ y PZ) y media de familias (MF) con CV (%) de MF, correlaciones de los rasgos observados para las medias de progenitores - media de familias (MP–MF) en las localidades en las 231 familias evaluadas.

Rasgo evaluado	Huaral Costa de pacífico árido 129 m.a.s.l.					San Ramón Trópico húmedo 800 m.a.s.l.				
	PJ $\bar{x}$	PZ $\bar{x}$	H <sub>0</sub> MF $\bar{x}$	H <sub>0</sub> familia CV (%)	MP–MF correlación	PJ $\bar{x}$	PZ $\bar{x}$	H <sub>0</sub> MF $\bar{x}$	H <sub>0</sub> familia CV (%)	MP–MF correlación
Rendimiento de raíz reservante (t ha <sup>-1</sup> )	34.7	36.9	40.7	21.7	0.285	28.8	39.3	39.8	18.6	0.378
Raíces comerciales por planta	2.9	2.6	3.1	20.7	0.303	2.7	2.7	3.0	14.4	0.285
Rendimiento de follaje (t ha <sup>-1</sup> )	42.5	81.7	58.6	20.8	0.451	17.7	33.2	26.1	25.2	0.353
Rendimiento de biomasa (t ha <sup>-1</sup> )	77.2	118.6	99.3	15.9	0.325	46.5	72.5	65.9	18.6	0.287
Índice de cosecha (%)	44.5	33.3	41.5	15.1	0.465	63.0	55.9	61.5	7.4	0.501
Contenido de materia seca (% FM <sup>†</sup> )	25.4	25.2	25.2	3.0	0.713	26.5	26.7	27.1	4.1	0.766
β-caroteno (mg 100g <sup>-1</sup> (DM <sup>‡</sup> ))	25.9	30.8	30.8	23.7	0.540	33.5	35.1	29.7	10.5	0.702
Contenido de proteína (% DM)	6.0	5.6	5.9	17.1	0.409	8.4	7.7	7.6	7.1	0.645
Contenido de almidón (% DM)	56.0	55.4	56.6	2.9	0.751	48.3	48.9	48.5	4.1	0.770
Contenido de sucrosa (% DM)	15.0	15.1	13.8	9.8	0.732	19.4	18.7	18.0	8.1	0.719
Contenido de hierro (mg kg <sup>-1</sup> DM)	22.4	21.4	21.4	9.3	0.579	26.2	24.1	25.1	6.2	0.656
Contenido de zinc (mg kg <sup>-1</sup> DM)	14.4	13.8	13.5	9.4	0.612	16.8	15.4	15.4	6.6	0.646
Contenido de calcio (mg 100g <sup>-1</sup> DM)	250.2	241.4	258.2	15.8	0.610	198.7	170.6	165.6	13.1	0.624

<sup>†</sup>FM, peso fresco

<sup>‡</sup>DM, peso seco

**Tabla 5.** Medias ( $\bar{x}$ ) para la descendencia híbrida  $H_0$  y las estimaciones de media de progenitor (MP) con incremento de heterosis promedio, prueba de T de incremento de heterosis = 0, e incremento de heterosis de PJ x PZ en porcentaje a través de localidades para los rasgos observados (N = 210, PJ x PZ combinaciones de cruzas).

Rasgo evaluado	Progenie híbrida $H_0$ $\bar{x}$	MP (PJ + PZ)/2 $\bar{x}$	Incremento de heterosis en $H_0$ ( $H_0 - MP$ ) $\bar{x}$	Incremento de heterosis en $H_0$ $\bar{x} = 0$ ( <i>p</i> -value  T )	Incremento de heterosis en PJ x PZ (%) $\bar{x}$	Promedio de incremento de heterosis en PJ x PZ (%) CL 95% limit	Incremento de heterosis en PJ x PZ (%) mínimo	Incremento de heterosis en PJ x PZ (%) máximo
Rendimiento de raíz (t ha <sup>-1</sup> )	40.7	35.9	4.9	<0.001	21.8	[17.9, 25.8]	-30.6	139.4
Raíces comerciales por planta	3.1	2.8	0.3	<0.001	5.5	[3.0, 7.9]	-33.8	66.6
Rendimiento de follaje (t ha <sup>-1</sup> )	42.3	45.3	-3.1	<0.001	-0.01	[-0.04, 0.03]	-0.4	1.0
Rendimiento de biomasa (t ha <sup>-1</sup> )	82.9	81.1	1.8	0.051	0.05	[0.03, 0.08]	-0.3	0.7
Índice de cosecha (%)	51.7	49.2	2.6	<0.001	8.2	[6.0, 10.3]	-30.4	79.2
Contenido de materia seca (% FM <sup>†</sup> )	26.0	25.7	0.1	0.004	1.3	[0.5, 2.1]	-15.1	21.7
β-caroteno (mg 100g <sup>-1</sup> DM <sup>‡</sup> )	30.4	31.8	-1.9	<0.001	0.3	[-3.3, -3.9]	37.3	121.0
Contenido de proteína (% DM)	6.8	6.8	0	0.646	0.6	[-0.4, 1.6]	-19.1	22.2
Contenido de almidón (% DM)	52.4	51.3	1.0	<0.001	2.0	[1.3, 2.8]	-15.2	17.4
Contenido de sucrosa (% DM)	16.1	16.7	-0.6	<0.001	-2.6	[-4.2, -0.92]	-36.4	73.5
Contenido de hierro (mg kg <sup>-1</sup> DM)	23.4	23.2	0.1	0.167	0.7	[-0.1, 1.5]	-14.2	19.7
Contenido de zinc (mg kg <sup>-1</sup> DM)	14.6	14.8	0.2	0.001	5.0	[2.8, 7.3]	-26.6	61.0
Contenido de calcio (mg 100 g <sup>-1</sup> DM)	214.2	206.1	8.1	<0.001	0.05	[0.03, 0.07]	-0.3	0.6

<sup>†</sup>FM, peso fresco

<sup>‡</sup>DM, peso seco

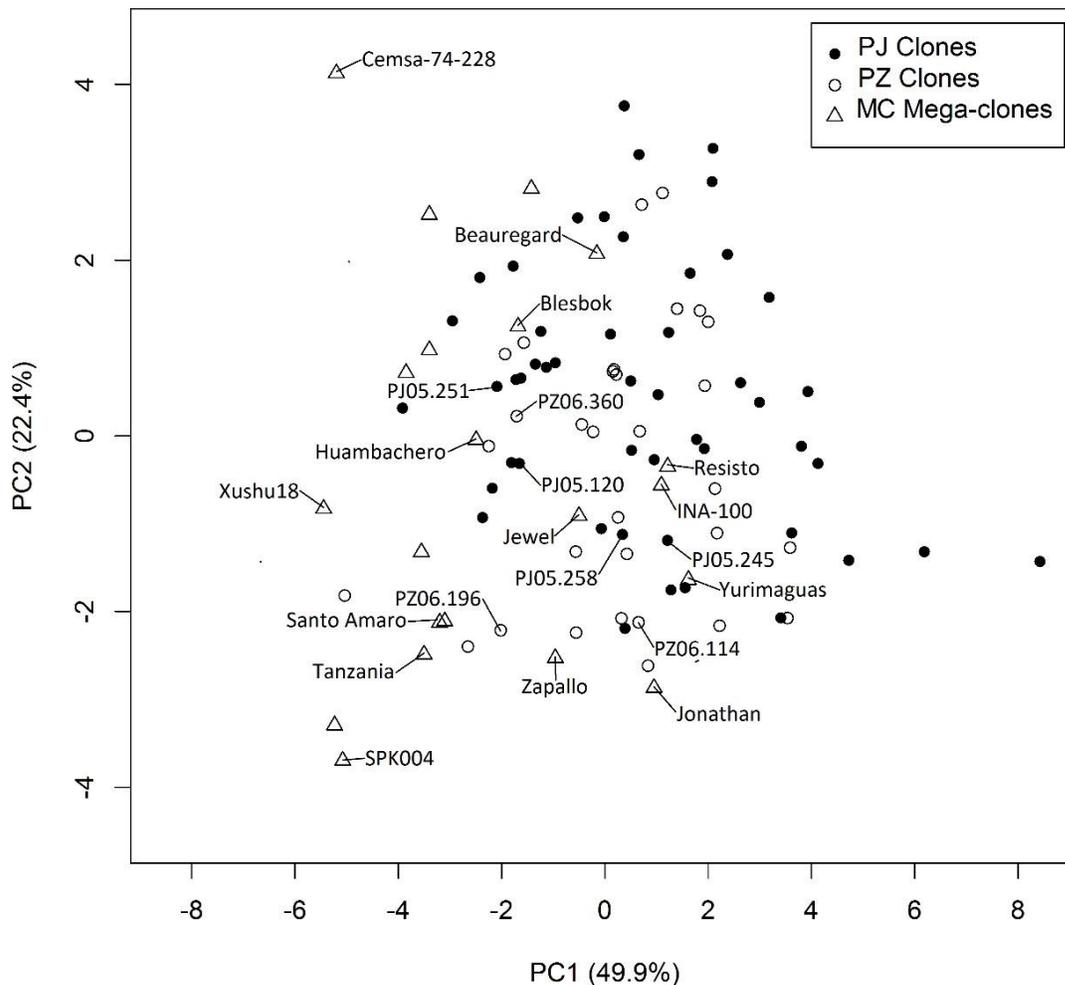
**Tabla 6.** Análisis molecular de variancia (AMOVA) de 80 genotipos agrupados en 49 clones de la población Jewel y 31 clones de la población zapallo.

<b>Fuente de variación</b>	<b>Df</b>	<b>Suma de cuadrado</b>	<b>Componentes de variancia</b>	<b>Porcentaje de variación</b>
Entre de poblaciones	1	309.1	6.54	9.7
Dentro de poblaciones	78	4747.0	60.86	90.3
Total	79	5056.2	67.4	

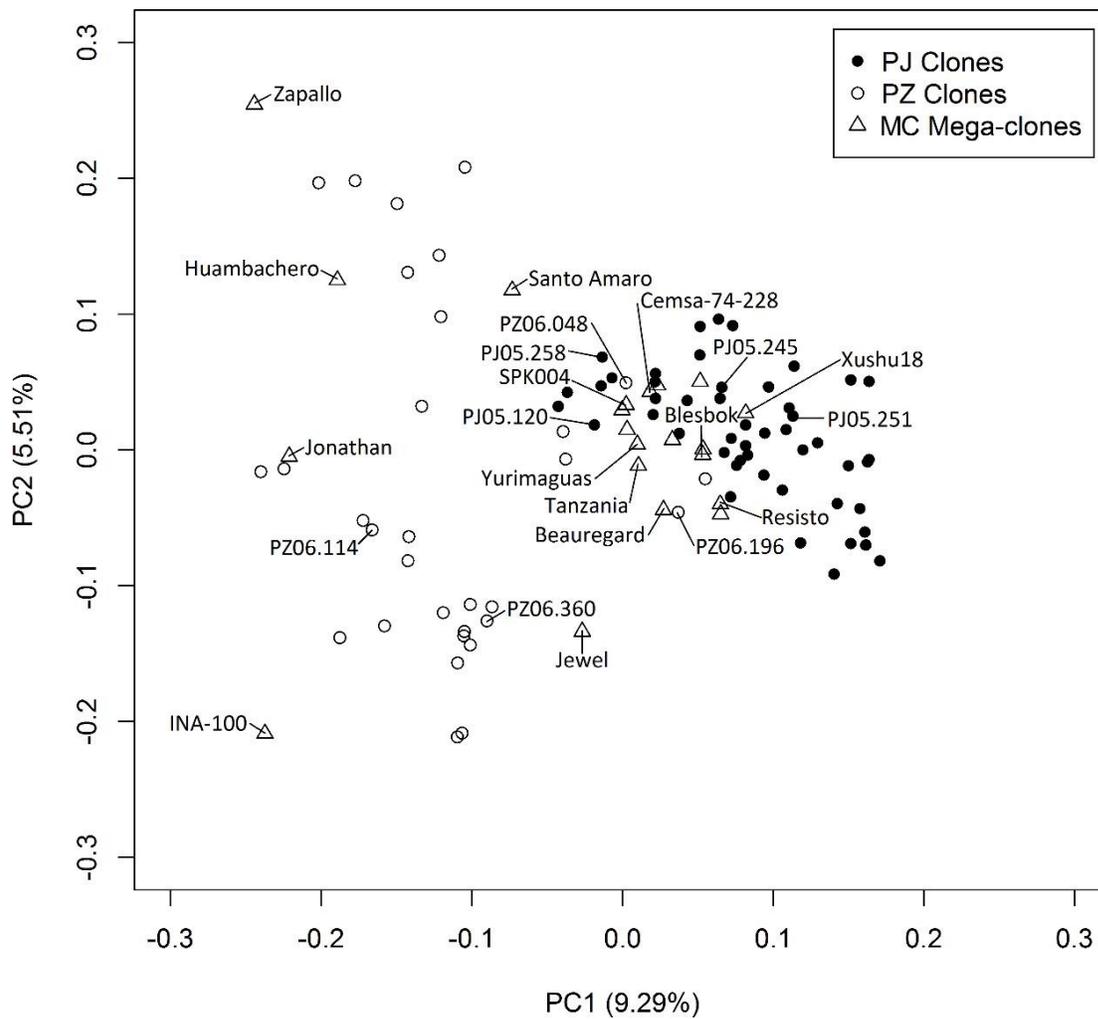
FST= 0.09

**Tabla 7.** Distancias genéticas entre los tres grupos: 49 clones PJ, 31 clones PJ y 21 Megaclones respectivamente

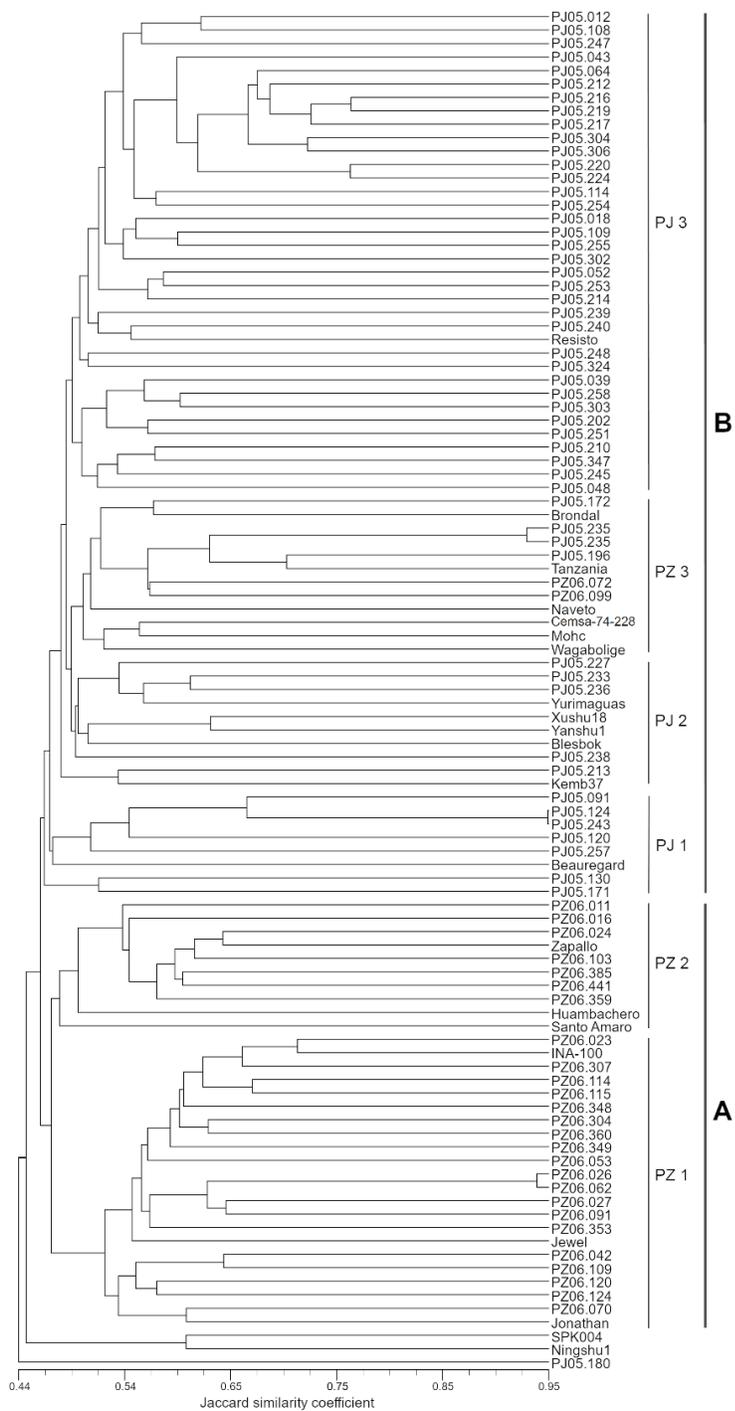
<b>Poblaciones</b>	<b>PJ Clones</b>	<b>PZ Clones</b>	<b>CC Mega-clones</b>
PJ Clones	0.00		
PZ Clones	0.97	0.00	
CC Mega-clones	0.05	0.03	0.00



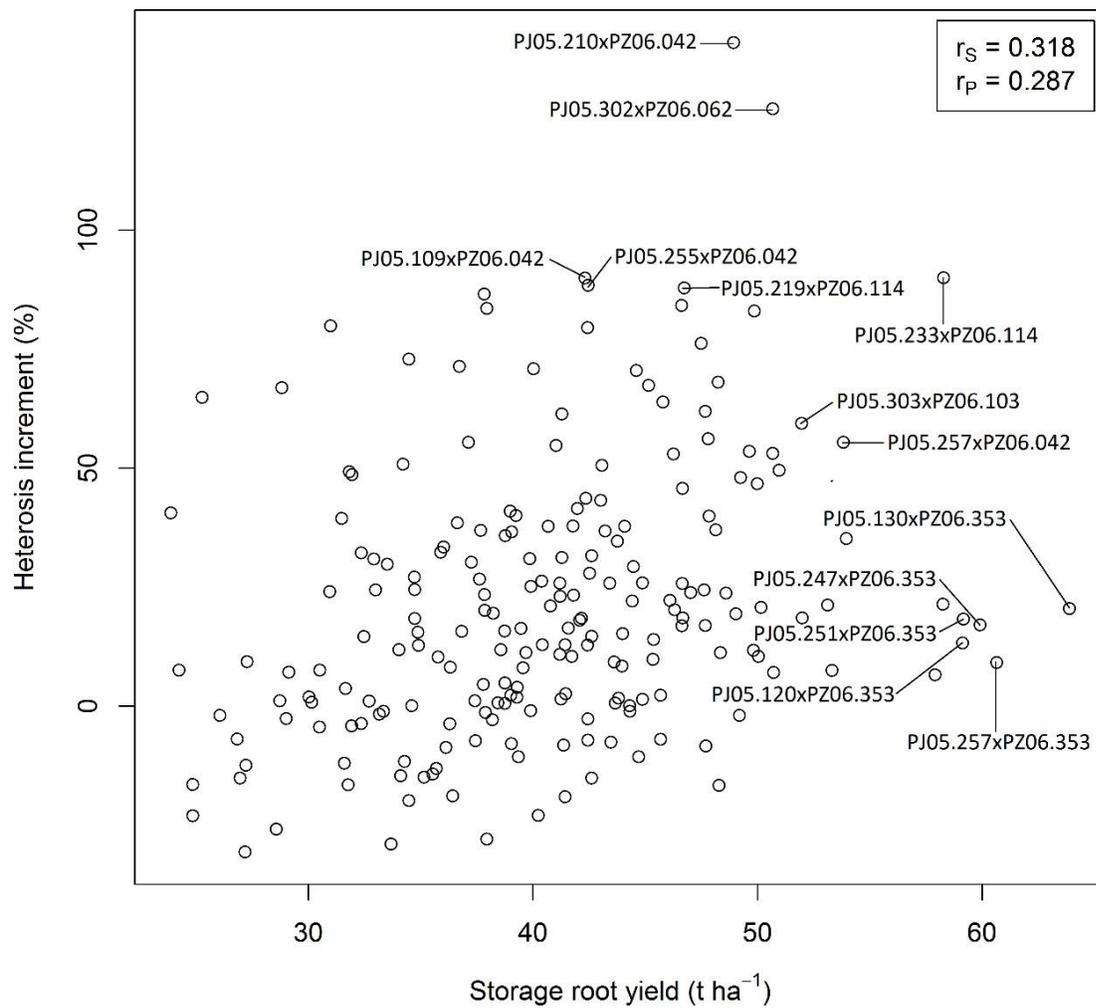
**Figura 1.** Análisis de componentes principales con 13 rasgos observados en 101 genotipos de camote evaluados en dos ambientes en Perú (La Molina y San Ramón); 49 PJ y 31 PZ utilizados como padres en el CIP-Perú, 21 Megaclones de germoplasma (MC) mantenidos en Genbank de CIP; PC1 y PC2 son el primer y segundo componentes principales, respectivamente; Los clones PJ y PZ con códigos de mejoramiento exhibieron materia seca de la raíz  $\geq 29\%$  y contenido de  $\beta$ -caroteno de la raíz  $\geq 25 \text{ mg } 100\text{g}^{-1} \text{ DM}$ ; PC1 principalmente asociado con rasgos de calidad (por ejemplo,  $r = -0,768$  para PC1 y materia seca de la raíz;  $r = 0,796$  para PC1 y contenido de  $\beta$ -caroteno de la raíz); PC2 principalmente asociado con características de rendimiento (por ejemplo,  $r = 0,922$  para PC2 y rendimiento de raíces reservantes;  $r = 0,935$  para PC2 y número de raíces comerciales por planta).



**Figura 2.** Análisis de coordenadas principales basado en las distancias de similitud genética de Jaccard para 66 marcadores SSR de 101 genotipos de camote; 49 PJ y 31 PZ utilizados como padres en el CIP en Perú, 21 megaclones de germoplasma (MC) mantenidos en Genbank de CIP; PC1 y PC2 son la primera y la segunda coordenada principales, respectivamente.



**Figura 3.** Dendrograma UPGMA basado en las distancias de similitud genética de Jaccard derivadas de 66 marcadores SSR para 101 clones que comprenden 80 clones de mejoramiento (PJ y PZ) y 21 MC de germoplasma conservados en Genbank de CIP.



**Figura 4.** Rendimientos de raíces de almacenamiento e incremento de heterosis en 210 combinaciones de cruza híbridas PJ x PZ evaluadas en dos ambientes en Perú (Huaral y San Ramón);  $r_s$ , correlación de rango de Spearman;  $r_p$ , correlación de Pearson.

## VIII. ANEXOS

**Tabla complementaria S1.** Descripción de clones de mejoramiento (PJ y PZ) y Megaclones (MC) por país de origen, tipo de cultivar (CT), pedigrí, color de carne de raíz reservante (RFC), color de piel de raíz (RSC), forma de raíz (RS), y tipo de planta(PT); BI, Burundi; CN, República popular de China; CU, Cuba; KE, Kenya; PE, Perú; BR, Brasil; PN, Papua Nueva Guinea; UG, Uganda; US, Estados Unidos; ZA, Sudáfrica; FV, Variedad de agricultores; BL, línea de mejoramiento; MV, Variedad moderna; PC, crema pálido; C, crema; DO, anaranjado intenso; O, anaranjado; PY, amarillo pálido; W, blanco; PI, rosado; R, rojo; P, morado; PR, rojo morado; B, marrón; E, elíptico; LE, elíptico alargado; R, ro; O, obovate; RE, elíptico redondeado; E, erecto; SE, semi-erecto; SP, rastrero; ES, extremadamente rastrero.

Nombre/ Codigo	Población	Codigo CIP	Origen	CT	Progenitor femenino	Progenitor masculino	RFC	RSC	RS	PT
Beauregard	MC	440132	US	MV	L8-21	PC	DO	O	LE	SP
Blesbok	MC	440429	ZA	MV	81-27-1204	OP	PY	P	LE	SP
Brondal	MC	442107	ZA	FV	NN	NN	PY	P	LO	SP
Cemsa-74-228	MC	400004	CU	BL	NN	NN	PC	C	O	ES
Huambachero	MC	422656	PE	FV	NN	NN	PO	PR	LE	SE
INA-100	MC	192033.5	PE	MV	NCSU 240	PC92_5 NACIONAL	DO	O	LE	SE
Jewel	MC	440031	US	MV	CENTENNIAL	NUGGET	DO	O	LE	SP
Jonathan	MC	420014	PE	MV	Nemañete (Sd16-80)	DC 79	O	O	LE	SP
Kemb-27	MC	440170	KE	FV	NN	NN	W	P	R	ES
Mohc	MC	440034	BI	FV	NN	NN	PY	W	LE	SP
Naveto	MC	440131	PN	FV	NN	NN	W	P	LE	ES
Necsu156	MC	440093	US	BL	NN	NN	DO	O	LE	SP
Ningshu1	MC	440027	CN	BL	HENJIN	LIZIXIANG	PY	P	LE	SP
Resisto	MC	440001	US	MV	W-72	OP	DO	B	R	SP
SPK004	MC	441768	KE	FV	NN	NN	W	P	LE	ES
Santo Amaro	MC	400011	BR	FV	NN	NN	C	B	LE	ES
Tanzania	MC	440166	UG	FV	NN	NN	PC	W	LE	SP
Wagabolige	MC	440167	UG	FV	NN	NN	W	C	O	SP
Xushu18	MC	440025	CN	MV	NN	NN	PC	P	LE	SP
Yanshu1	MC	440024	CN	MV	NANCY HALL	OKINAWA 100	W	P	LE	ES

**Continúa Tabla complementaria S1**

<b>Nombre/ Codigo</b>	<b>Población</b>	<b>Codigo CIP</b>	<b>Origen</b>	<b>CT</b>	<b>Hembra</b>	<b>Macho</b>	<b>FC</b>	<b>SC</b>	<b>RS</b>	<b>PT</b>
Yurimaguas	MC	490065.3	US	BL	NN	NN	DO	O	E	SE
Zapallo	MC	420027	PE	FV	NN	NN	PO	O	O	SP
PJ05.012	PJ05	189129.1	PE	BL	YM89.087	OP	DO	O	E	SE
PJ05.018	PJ05	189148.2	PE	BL	YM89.133	OP	O	B	E	SE
PJ05.039	PJ05	194515.2	PE	BL	SR93.048	OP	O	O	E	SE
PJ05.043	PJ05	194539.4	PE	BL	SR93.103	OP	O	O	E	SE
PJ05.052	PJ05	194540.5	PE	BL	SR93.120	OP	DO	PI	RE	SE
PJ05.064	PJ05	189151.3	PE	BL	YM89.150	OP	O	B	E	SE
PJ05.091	PJ05	189148.2	PE	BL	YM89.133	OP	DO	R	E	SE
PJ05.108	PJ05	189165.3	PE	BL	YM89.239	OP	PO	O	RE	SE
PJ05.109	PJ05	189168.3	PE	BL	YM89.252	OP	O	O	E	SE
PJ05.114	PJ05	190089.6	PE	BL	SR90.302	OP	PO	Y	RE	SE
PJ05.120	PJ05	190094.3	PE	BL	SR90.322	OP	PO	O	E	SE
PJ05.124	PJ05	190094.9	PE	BL	SR90.322	OP	DO	B	E	SE
PJ05.130	PJ05	194513.2	PE	BL	SR93.028	OP	DO	PI	RE	SE
PJ05.171	PJ05	194581.4	PE	BL	SR93.529	OP	O	PI	E	SE
PJ05.172	PJ05	194583.2	PE	BL	SR93.540	OP	DO	Y	LE	SE
PJ05.180	PJ05	189157.6	PE	BL	YM89.166	OP	PO	Y	E	SE
PJ05.202	PJ05	189127.1	PE	BL	YM89.081	OP	DO	R	E	SE
PJ05.210	PJ05	194568.1	PE	BL	SR93.292	OP	PO	R	LE	SE
PJ05.212	PJ05	189151.8	PE	BL	YM89.150	OP	DO	O	E	SE
PJ05.213	PJ05	194575.8	PE	BL	SR93.453	OP	DO	O	E	SE
PJ05.214	PJ05	194579.1	PE	BL	SR93.521	OP	PO	B	E	SE
PJ05.216	PJ05	189153.8	PE	BL	YM89.158	OP	DO	O	E	SE
PJ05.217	PJ05	189153.1	PE	BL	YM89.158	OP	O	O	E	SE
PJ05.219	PJ05	189151.3	PE	BL	YM89.150	OP	DO	Y	E	SE
PJ05.220	PJ05	189151.5	PE	BL	YM89.150	OP	PO	PI	E	SE
PJ05.224	PJ05	189206.1	PE	BL	YM89.170	OP	PO	PI	E	SE
PJ05.227	PJ05	189164.7	PE	BL	YM89.236	OP	O	O	RE	SE
PJ05.233	PJ05	189165.9	PE	BL	YM89.239	OP	DO	B	E	SE
PJ05.235	PJ05	189153.7	PE	BL	YM89.158	OP	PO	W	E	SE
PJ05.236	PJ05	189153.2	PE	BL	YM89.158	OP	DO	PR	E	SE
PJ05.238	PJ05	189123.3	PE	BL	YM89.074	OP	O	PI	E	SE
PJ05.239	PJ05	189125.2	PE	BL	YM89.078	OP	DO	O	E	SE
PJ05.240	PJ05	189125.9	PE	BL	YM89.078	OP	DO	O	E	SE
PJ05.243	PJ05	189165.4	PE	BL	YM89.239	OP	DO	PI	E	SE
PJ05.245	PJ05	194506.8	PE	BL	SR93.005	OP	DO	R	E	SE

**Continúa Tabla complementaria S1**

<b>Nombre/ Codigo</b>	<b>Población</b>	<b>Codigo CIP</b>	<b>Origen</b>	<b>CT</b>	<b>Hembra</b>	<b>Macho</b>	<b>FC</b>	<b>SC</b>	<b>RS</b>	<b>PT</b>
PJ05.247	PJ05	194531.4	PE	BL	SR93.082	OP	DO	R	E	SE
PJ05.248	PJ05	194544.2	PE	BL	SR93.214	OP	O	O	R	SE
PJ05.251	PJ05	194533.4	PE	BL	SR93.087	OP	PO	Y	E	SE
PJ05.253	PJ05	194541.6	PE	BL	SR93.161	OP	PO	PI	E	SE
PJ05.254	PJ05	194557.1	PE	BL	SR93.271	OP	O	B	E	SE
PJ05.255	PJ05	189134.1	PE	BL	YM89.104	OP	PO	B	E	E
PJ05.257	PJ05	190094.4	PE	BL	SR90.322	OP	PO	R	RE	SE
PJ05.258	PJ05	194519.3	PE	BL	SR93.059	OP	O	O	E	SE
PJ05.302	PJ05	194519.5	PE	BL	SR93.059	OP	O	C	E	SE
PJ05.303	PJ05	189145.2	PE	BL	YM89.125	OP	O	PI	E	SE
PJ05.304	PJ05	189153.3	PE	BL	YM89.158	OP	DO	O	LE	SE
PJ05.306	PJ05	189152.3	PE	BL	YM89.152	OP	O	O	E	SE
PJ05.324	PJ05	194556.6	PE	BL	SR93.268	OP	O	O	E	SE
PJ05.347	PJ05	194529.6	PE	BL	SR93.077	OP	O	PI	E	SE
PZ06.011	PZ06	105152.4	PE	BL	SR01.020	420027	DO	O	RE	SE
PZ06.016	PZ06	105154.1	PE	BL	SR01.021	420027	O	PI	E	SE
PZ06.023	PZ06	105072.3	PE	BL	SR01.023	192035.5	DO	O	E	SE
PZ06.024	PZ06	105157.1	PE	BL	SR01.023	420027	DO	O	E	SE
PZ06.026	PZ06	105066.1	PE	BL	SR01.024	192035.5	DO	O	E	SE
PZ06.027	PZ06	105066.2	PE	BL	SR01.024	192035.5	DO	O	RE	SE
PZ06.042	PZ06	105083.1	PE	BL	SR02.164	192035.5	PO	PI	E	SE
PZ06.048	PZ06	105080.1	PE	BL	SR02.174	192035.5	DO	R	E	SE
PZ06.053	PZ06	105080.6	PE	BL	SR02.174	192035.5	O	PI	E	SE
PZ06.062	PZ06	105167.2	PE	BL	SR02.175	420027	O	O	E	SE
PZ06.070	PZ06	105126.3	PE	BL	SR02.175	420014	DO	O	E	SE
PZ06.072	PZ06	105229.1	PE	BL	SR02.177	440166	PO	PI	E	SE
PZ06.091	PZ06	105373.1	PE	BL	440132	440167	DO	O	LE	SE
PZ06.099	PZ06	105458.1	PE	BL	LM02.082	440166	PO	PI	E	SE
PZ06.103	PZ06	105460.1	PE	BL	LM02.082	420027	PO	R	E	SE
PZ06.109	PZ06	105103.1	PE	BL	LM03.076	192035.5	O	PR	E	SE
PZ06.114	PZ06	105100.1	PE	BL	LM03.088	192035.5	DO	B	E	SE
PZ06.115	PZ06	105100.2	PE	BL	LM03.088	192035.5	DO	O	E	SE
PZ06.120	PZ06	105058.2	PE	BL	SR01.030	192035.5	DO	P	E	SE
PZ06.124	PZ06	105030.1	PE	BL	SR02.105	187003.1	DO	PI	E	SE
PZ06.196	PZ06	105212.1	PE	BL	SR01.020	440166	PO	C	E	SE
PZ06.235	PZ06	105269.1	PE	BL	440132	440166	PO	W	E	SE
PZ06.304	PZ06	105495.1	PE	BL	SR01.009	192035.5	O	R	E	SE

**Continúa Tabla complementaria S1.**

<b>Nombre/ Codigo</b>	<b>Población</b>	<b>Codigo CIP</b>	<b>Origen</b>	<b>CT</b>	<b>Hembra</b>	<b>Macho</b>	<b>FC</b>	<b>SC</b>	<b>RS</b>	<b>PT</b>
PZ06.307	PZ06	105071.1	PE	BL	SR01.022	192035.5	DO	PI	E	SE
PZ06.348	PZ06	105096.1	PE	BL	LM03.065	192035.5	O	PI	E	SE
PZ06.349	PZ06	105097.1	PE	BL	LM03.083	192035.5	DO	Y	E	SE
PZ06.353	PZ06	105511.1	PE	BL	SR02.030	192035.5	DO	PI	E	SE
PZ06.359	PZ06	105008.1	PE	BL	SR01.014	187003.1	O	B	E	SE
PZ06.360	PZ06	105213.1	PE	BL	SR01.016	440166	O	O	LE	SE
PZ06.385	PZ06	105160.1	PE	BL	SR02.153	420027	DO	O	RE	SE
PZ06.441	PZ06	105175.1	PE	BL	SR02.142	420027	O	P	RE	SE

**Tabla complementaria S2a.** Genotipos híbridos H<sub>0</sub> generados de 49 PJ x PZ (en paréntesis las cruzas recíprocas).

Hembra	Macho							
	PZ06.027	PZ06.042	PZ06.120	PZ06.304	PZ06.307	PZ06.348	PZ06.349	PZ06.353
PJ05.012		39		39			19	20
PJ05.018		34						
PJ05.039		37		27				
PJ05.043		36						
PJ05.052		39		21			24	
PJ05.064		40		43			38	21
PJ05.091							19	
PJ05.108		30		42				
PJ05.109		40		42				
PJ05.114		22						
PJ05.120		32		20			38	27
PJ05.124		37 (39)		38				28
PJ05.130							19	28
PJ05.171		35		41				
PJ05.172		39	18	41			41	33
PJ05.180		28						
PJ05.202		39					32	
PJ05.210		40		42	20		44	42
PJ05.212		40	42	35		40	40	38
PJ05.213		45	16	40		20	28	19
PJ05.214		35					38	
PJ05.216		41 (42)	31	37 (35)			21 (13)	38 (20)
PJ05.217		40		34			34	27
PJ05.219		21 (38)		17 (41)				14
PJ05.220		42		35			22	
PJ05.224		41					10	
PJ05.227		39 (42)					39 (15)	
PJ05.233		38 (39)	34	32 (39)			35 (10)	
PJ05.235				28				
PJ05.236		20						
PJ05.238		41		25			20	18
PJ05.239		23						
PJ05.240		33		25				
PJ05.243		25						
PJ05.245		25		13				
PJ05.247		35		20				29
PJ05.248		30		25				20
PJ05.251	18	35		34			37	34
PJ05.253		37					28	
PJ05.254		34		26			21	19
PJ05.255		16						
PJ05.257		26					24	24
PJ05.258		20						
PJ05.302		35 (41)		34			28 (10)	24

**Continúa Tabla complementaria S2a.**

Female Parents	Male parents							
	PZ06.027	PZ06.042	PZ06.120	PZ06.304	PZ06.307	PZ06.348	PZ06.349	PZ06.353
PJ05.303		40 (39)	19	40 (27)	16		39 (29)	42
PJ05.304		41 (38)	21 (20)	40 (37)				20 (24)
PJ05.306		42	21	37			27	28
PJ05.324		31		18				33
PJ05.347		48	38				20	

**Tabla complementaria S2b. Genotipos híbridos H<sub>0</sub> generados de 27 PZ x 8 PJ.**

Female Parents	Male parents							
	PJ05.124	PJ05.216	PJ05.219	PJ05.227	PJ05.233	PJ05.302	PJ05.303	PJ05.304
PZ06.011	21	14			19		39	30
PZ06.016		30	27				29	15
PZ06.023			40				27	23
PZ06.024						18		23
PZ06.026		18	23				27	
PZ06.048								28
PZ06.053							31	
PZ06.062						24	22	
PZ06.070						20		
PZ06.072			29	36		35	39	40
PZ06.091							29	35
PZ06.099		23		26				39
PZ06.103	20		20			27	42	29
PZ06.109								11
PZ06.114	44	43	41	42	44	42	44	43
PZ06.115	18	50		24		24		
PZ06.120						17		
PZ06.124								20
PZ06.196			18	22				
PZ06.235			33					
PZ06.307		20						
PZ06.348		19						
PZ06.349	25		12					10
PZ06.359		41		42		39	17	15
PZ06.360				18				
PZ06.385	22							
PZ06.441		20				21		

**Tabla complementaria S3.** Descripción de 66 marcadores SSR usados con sus nombres, motivos, secuencias, temperatura de alineamiento y estudios previos.

	Nombre	Forward Primers	Reverse Primers	Motif	Temp. °C	Referencia	Usados en estudios previos
1	lb-242	gcggaacggacgagaaaa	atggcagagtgaaaatggaaca	(ct)3ca(ct)11	58	Buteler et al, 1999	David et al, 2018; Tumwegamire et al, 2011b;
2	lb-286	agccactccaacagcacata	ggttccaatcagcaattc	(ct)12	57	Buteler et al, 1999	David et al, 2018
3	lb-297	gcaatttcacacaaacacg	cccttctccaccacttca	(ct)13	58	Buteler et al, 1999	David et al, 2018; Tumwegamire et al, 2011b
4	lb-324	ttggcatggcctgtatt	gttctctgcactgcctgattc	*	56	Buteler et al, 1999	Tumwegamire et al, 2011b
5	lbC11	gccttgcgacaagagtattga	actcggaaactggcaattgtgt	(tta)6+(tta)3	55	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	
6	lbC12	tctgagcttctcaaacatgaaa	tgagaattcctggcaaccat	(ttc)6	55	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	David et al, 2018; Tumwegamire et al, 2011b
7	lbC3	caagaaaaagaagtgaacaag	ctgctgctgttgctgtcatt	(agaag)5	56	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	
8	lbC5	ccacaaaaatcccagcaaca	agtggctcgcacgtaggtt	(aag)8	62	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	David et al, 2018; Tumwegamire et al, 2011b
9	lbC6	ctttatacacacatctctc	ggaactgaaaattgacatcat	(tc)12	51	Solis <i>et al.</i> (unp.)	
10	IBCIP-1	cccacccttcattccattact	gaacaacaacaaaaggtagagcag	(acc)7	63	Yañez, 2002	David et al, 2018; Tumwegamire et al, 2011b
11	lbE2	cagccccaagtttctaca	aggcggaggctgataatga	(tct)13	62	Solis <i>et al.</i> (unp.)	David et al, 2018
12	lbE29	gacaaacctaaaataaggggagact	ttcttagaggctgtttgttagg	(gat)5g	58	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	
13	lbE32	Ttcttccgctgtatactgttctg	atttgaatctcggatccttgg	(agc)5	50	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	
14	lbE33	gaatgaagaggatgacaaaagaagc	ttataggttagtggggagcattgt	(ata)5	57	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	
15	lbE5	gctcttgactcactcattctctc	atcgttgtgctgttctc	(ta)5tc(ta)3tt(ta) 5ca(ta)2t(ta)10	60	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	
16	lbJ10A	tcaaccacttcattcactcc	gtaattccacctgcgaagc	(aag)6	59	Huamani <i>et al.</i> (unp.);	Tumwegamire et al, 2011b
17	lbJ116A	tctttgcatcaagaaatcca	cctcagcttctggaaacag	(gaa)8	58	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	David et al, 2018; Tumwegamire et al, 2011b
18	lbJ130	ccagttgtgctggagaaaag	ggattctgtgagggaacaaca	(ccg)5	61	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	
19	lbJ1809	cttcttctgctgcctgttc	gatagtcggagcattctcca	(cct)6(ccg)6	61	Solis <i>et al.</i> (unp.)	Tumwegamire et al, 2011b
20	lbJ206A	atcaggagagaggacagtaa	taggcaaacataaacagaga	(gat)6	59	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	
21	lbJ263	ctctgcttctcctgctctt	gtcggcactgtcttggata	(aac)5	55	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	David et al, 2018
22	lbJ27	tctagagggaaagtgtctct	agtgcaaaacaagcccaagg	(ctac)5	50	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	
23	lbJ385	tcaaggacaagatccacgg	taaacaaggcaacaatacacac	(aag)8-10	55	Solis <i>et al.</i> (unp.)	
24	lbJ522a	acccgcatagacactcacct	tgaccgaagtgtatctagtgg	(cac)6-7	57	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	David et al, 2018; Tumwegamire et al, 2011b

25	lbJ544b	agcagttgaggaaagcaagg	caggattacagcccagaa	(tct)5	62	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	David et al, 2018; Tumwegamire et al, 2011b
26	lbJ559	ctcactcttctctctctctg	acagcatgatctcgccggaacc	(tc)7(ta)7	55	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	
27	lbJ664E	cacatgccatggacgctccaa	gattctctctctccagctcct	(ctt)6	55	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	David et al, 2018
28	lbJ67	cacccattgatcatctcaacc	ggctctgagcttcattgtag	(gaa)5	58	Solis <i>et al.</i> (unp.)	David et al, 2018; Tumwegamire et al, 2011b
29	lbN18	gcccttcttataggacaacaaatg	tgacaccaccgtacgtacagctt	(ct)11	57	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	
30	lbN21	aaccctcatcttctcatctctc	acctgaactccgtctcctctt	(ct)9c	60	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	David et al, 2018
31	lbN22	cagttgatcttttccgctctc	tgctctctagacccttagcatc	(tc)9t	60	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	
32	lbN24	taatgaggtgatgatgggtacta	agtgaagttgaggtcaggaaaatc	(ta)5ga(ta)3	60	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	David et al, 2018
33	lbN34	cgcactcaactctcactaatcc	atcgttgacagcgacaagctcg	(ct)8	53	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	
34	lbN35	cgggactaagacctctctctat	agagcatctgcgtagctatctgt	(ta)8	62	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	
35	lbN36	tttactctcggaaacctacc	cgggtgatagagagactgtgtt	(tc)8	62	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	
36	lbN37	gatgatggagctcataaatctcg	gtcactgtgtctccagttttc	(ta)7t	55	Huamani <i>et al.</i> (unp.)	David et al, 2018
37	IBS137	tcaacagacgtcttacttacc	tcgatagtatgatgtaatcgc	(ctt)8	60	Schafleitner et al, 2010	
38	IBS139	ctatgacactctgagaggcaa	agccttctgttagttcaagc	(ga)7	60	Schafleitner et al, 2010	
39	IBS141	gaagcagtagttgtgttcttt	ctctatctttatctctccggc	(ctt)6	60	Schafleitner et al, 2010	
40	IBS144	tcgaacgctttactactctt	ctgtgttatagctctggcga	(ttc)9	60	Schafleitner et al, 2010	David et al, 2018
41	IBS146	gcaaacctcaaaaagcgtaa	tagaggaattgtagggagtggt	(gtct)5	60	Schafleitner et al, 2010	
42	IBS147	tgtgtacatgagttgtgtgtg	gaagtgcactaggaacatga	(gca)8	55	Schafleitner et al, 2010	David et al, 2018
43	IBS149	ccacctcttaggtatcagact	actactagcgtgcaaccttat	(aga)8	60	Schafleitner et al, 2010	David et al, 2018
44	IBS150	agtccttgaatgtgtacctct	agctgcaatcatacagcaatc	(ct)13	60	Schafleitner et al, 2010	
45	IBS169	cgtactatgttccccattac	aatgatctaccctccttacac	(ttg)8	53	Schafleitner et al, 2010	David et al, 2018
46	IBS174	agagaacaaaatcgggaagaac	cgaaatagagattgtaatgggg	(aga)7	60	Schafleitner et al, 2010	
47	IBS184	cattcaattccttcttagtctg	tttagttactgcgaagagacc	(ct)6	60	Schafleitner et al, 2010	
48	IBS186	cagaaacaagcaaagatctcac	ctgttgcttctctctctctt	(aag)8	60	Schafleitner et al, 2010	
49	IBS199	taactagggtgcagtggttgt	ataggccatatacaatgccag	(aca)7	60	Schafleitner et al, 2010	David et al, 2018
50	lbY40	agtgtgggactcataaagattctg	gaatgaaatacagtgaccgagag	(gcg)7gc	60	Huamani et al, 2010	David et al, 2018
51	lbY41	gacgaggattcaaggagaaatg	gatattctcatgagattagcttc	(gaa)6ga	62	Huamani et al, 2010	
52	lbY43	tcctagtattctacaccgttcttg	cggccaccggtatctcctctgt	(gaa)6g	62	Huamani et al, 2010	
53	lbY44	caagaagagcataagcgtgagat	gcatctgagaaggtgataattg	(aga)6	52	Huamani et al, 2010	David et al, 2018
54	lbY45	gtggctatcggtttctatctcc	cgatcatcaaagggtactgaaac	(tca)6	55	Huamani et al, 2010	
55	lbY46	tagtaacaccattactattaacttg	tgtaatctcatgattgctcgtag	(atc)5at	55	Huamani et al, 2010	David et al, 2018
56	lbY47	cttacagttcagtaccgccacat	tctggtaccgctccgagagt	(cag)5ca	53	Huamani et al, 2010	

57	lbY48	caccccctatttcttctccagt	taagtcggacctttcctaataca	(ccg)5cc	60	Huamani et al, 2010	
58	lbY50	ctctcttcttatgagaaagccctgt	ttgatacattgtagcctgctgct	(aac)5a	55	Huamani et al, 2010	
59	lbY51	gatgtcgtttagcggactgag	gtatcgtcacattcagcagcag	(gcg)5g	55	Huamani et al, 2010	David et al, 2018
60	lbY52	aaacagatagcagagacgagatgag	cagatagtgtcaccaaacactgaaga	(gcg)5g	55	Huamani et al, 2010	David et al, 2018
61	lbY53	ccacgatctcgaaaccgcat	ggggcaaaggcttattcatat	(gga)5g	55	Huamani et al, 2010	David et al, 2018
62	lbY54	gtccaagagaaagaaactgaagatg	aactattctgcacaactacatgctc	(tgt)5t	57	Huamani et al, 2010	David et al, 2018
63	lbY56	caccatggattcaaacactactt	agggggagttgtctgactggt	(cct)5	52	Huamani et al, 2010	David et al, 2018
64	lbY58	acgacatggctctctcttctc	agtttccttctcgcgcttct	(gcg)5	55	Huamani et al, 2010	David et al, 2018
56	lbY59	gattaagcaggtgaaaggaagt	gaagatacccttcactcagaacag	(ggc)5	62	Huamani et al, 2010	
66	lbY60	tctctgttatgttatggatgag	gcgtttacaagattcagaaccac	(tat)5	62	Huamani et al, 2010	David et al, 2018

**Tabla complementaria S4a.** Medias ( $\bar{x}$ ), heredabilidad por localidad específica ( $h^2$  %), y coeficiente de variación (CV %) para rasgos observados estimados en PJ (N = 49), PZ (N = 31), y Megaclones (N = 21) con 2 repeticiones y 20 plantas por parcela en cada localidad (La Molina and San Ramon) durante la época de verano 2008/09.

Rasgo evaluado	La Molina Pacífico árido 240 m.a.s.l.			San Ramón Trópico húmedo 800 m.a.s.l.		
	$\bar{x}$	$h^2$ %	CV %	$\bar{x}$	$h^2$ %	CV %
Rendimiento de raíz (t ha <sup>-1</sup> )	13.7	83.2	37.9	13.4	86.2	29.7
Raíces comerciales por planta	1.2	79.6	38.8	1.3	74.3	35.3
Rendimiento de follaje (t ha <sup>-1</sup> )	35.8	84.2	29.7	23.6	63.2	30.8
Rendimiento de biomasa (t ha <sup>-1</sup> )	50.2	81.3	24.2	37.0	72.6	24.5
Índice de cosecha (%)	29.8	90.0	25.7	35.0	82.8	21.9
Materia seca (% FM <sup>†</sup> )	22.9	94.0	6.3	29.2	87.6	6.6
β-caroteno (mg 100g <sup>-1</sup> DM <sup>‡</sup> )	46.1	98.7	9.0	20.5	96.7	18.6
Contenido de proteína (% DM) <sup>‡</sup>	10.9	92.1	8.6	4.5	78.2	18.3
Contenido de almidón (% DM)	47.0	94.5	8.2	59.1	91.8	4.0
Contenido de sucrosa (% DM)	20.5	94.9	12.7	11.6	88.4	18.2
Contenido de hierro (mg kg <sup>-1</sup> DM)	25.5	89.8	10.4	18.8	83.6	9.7
Contenido de zinc (mg kg <sup>-1</sup> DM)	18.6	89.8	10.0	11.2	82.7	10.5
Contenido de calcio (mg 100g <sup>-1</sup> DM)	405.8	90.4	14.0	134.8	84.5	21.1

<sup>†</sup>FM, peso fresco

<sup>‡</sup>DM, peso seco

**Tabla complementaria S4b.** Media ( $\bar{x}$ ), heredabilidad de localidad específica ( $h^2$  %), y coeficiente de variación (CV %) para rasgos observados en PJ (N = 49) y PZ (N = 31) y PJ × PZ progenie híbrida (N = 6898) con 2 repeticiones para la progenie, 18 repeticiones para cada PJ y PZ, y 3 plantas por parcela (Huaral and San Ramón) durante la época de verano 2009/10.

Rasgo evaluado	Huaral Pacífico árido 129 m.a.s.l.			San Ramón Trópico húmedo 800 m.a.s.l.		
	$\bar{x}$	$h^2$ %	CV %	$\bar{x}$	$h^2$ %	CV %
Rendimiento de raíz (t ha <sup>-1</sup> )	40.2	65.0	50.3	39.2	60.2	40.8
Raíces comerciales por planta	3.1	50.1	53.7	2.9	24.3	40.7
Rendimiento de follaje (t ha <sup>-1</sup> )	58.5	64.0	49.5	25.9	50.9	62.5
Rendimiento de biomasa (t ha <sup>-1</sup> )	98.7	62.5	39.6	65.0	53.1	40.8
Índice de cosecha (%)	41.4	68.4	34.1	61.4	60.6	21.3
Materia seca (% FM <sup>†</sup> )	25.2	86.8	9.5	27.0	90.9	9.1
β-caroteno (mg 100g <sup>-1</sup> DM <sup>‡</sup> )	30.5	93.5	25.3	30.2	91.1	23.0
Contenido de proteína (% DM)	5.9	43.2	25.5	7.7	67.2	18.3
Contenido de almidón (% DM)	56.5	88.0	7.4	48.5	92.3	9.0
Contenido de sucrosa (% DM)	14.0	83.3	23.2	18.1	89.1	18.2
Contenido de hierro (mg kg <sup>-1</sup> DM)	21.5	68.8	15.1	25.1	80.3	12.9
Contenido de zinc (mg kg <sup>-1</sup> DM)	13.6	69.0	16.1	15.5	79.6	13.5
Contenido de calcio (mg 100g <sup>-1</sup> DM)	256.9	62.2	37.8	167.1	77.0	33.4

<sup>†</sup>FM, peso fresco

<sup>‡</sup>DM, peso seco

**Tabla complementaria S5.** Número de alelos polimórficos, rango de bp, información de contenido polimórfico (PIC), y poder de discriminación ( $D_L$ ) para 66 marcadores SSR.

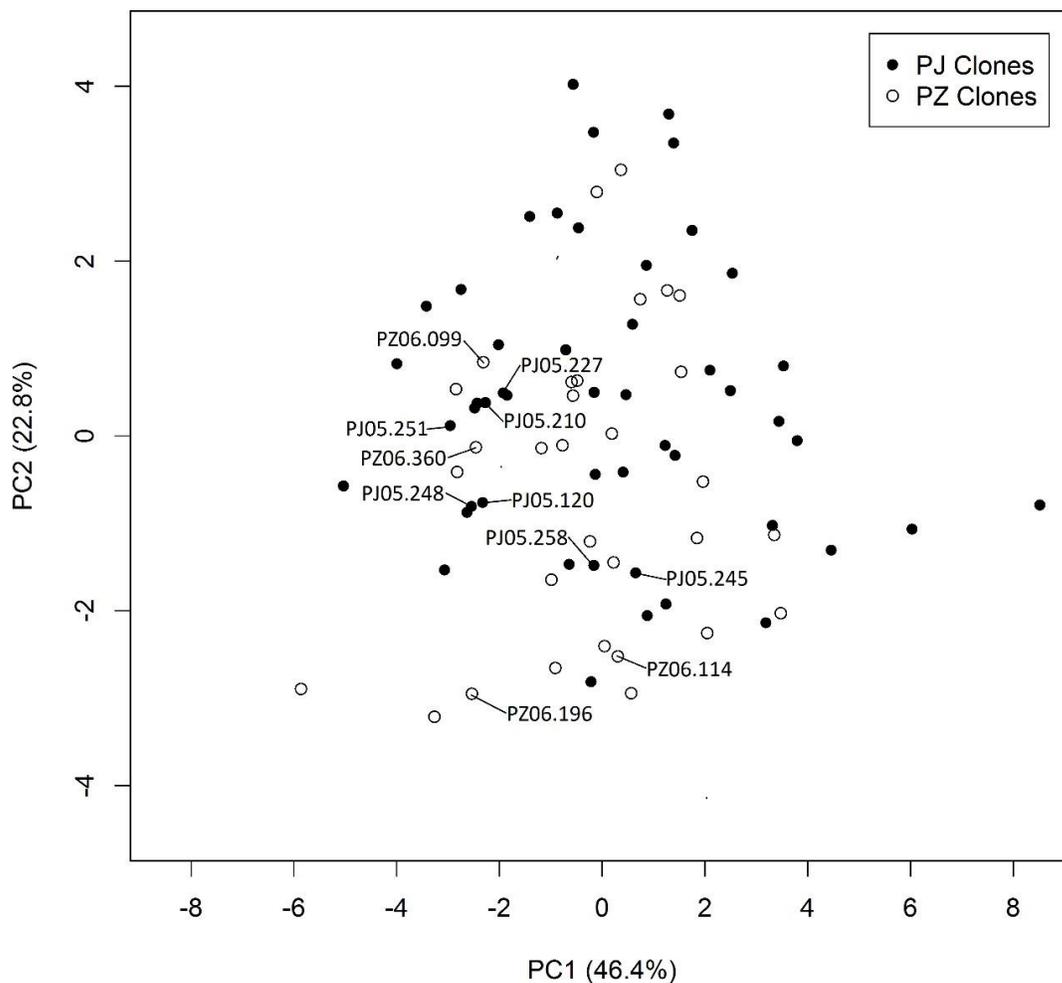
Nombre	No. alelos	bp rango	PIC	$D_L$
IB242	6	137–155	0.77	0.88
IB286	9	106–132	0.85	0.97
IB297	10	141–185	0.87	0.98
IB324	9	134–161	0.80	0.93
IBC11	3	122–128	0.67	0.55
IBC12	8	110–130	0.84	0.96
IBC3	2	145–151	0.28	0.49
IBC5	9	108–131	0.82	0.96
IBC6	13	111–143	0.90	0.99
IBCIPI	4	155–167	0.74	0.80
IBE2	14	107–150	0.87	0.98
IBE29	4	196–205	0.72	0.76
IBE32	2	118–121	0.51	0.09
IBE33	4	123–128	0.58	0.62
IBE5	11	204–228	0.82	0.95
IBJ10A	7	190–219	0.83	0.97
IBJ116A	12	203–242	0.83	0.95
IBJ130	4	165–174	0.65	0.68
IBJ1809	5	143–154	0.77	0.87
IBJ206A	6	123–138	0.70	0.72
IBJ263	5	171–183	0.74	0.82
IBJ27	5	229–263	0.69	0.74
IBJ385	9	126–149	0.79	0.90
IBJ522a	6	226–268	0.75	0.85
IBJ544b	5	192–208	0.69	0.75
IBJ559	12	242–279	0.87	0.98
IBJ664E	4	144–153	0.57	0.28
IBJ67	9	191–213	0.76	0.89
IBN18	10	178–198	0.85	0.97
IBN21	9	161–177	0.86	0.98
IBN22	5	192–212	0.73	0.74
IBN24	5	166–182	0.72	0.80
IBN34	5	303–327	0.75	0.89

**Continúa Tabla complementaria S5.**

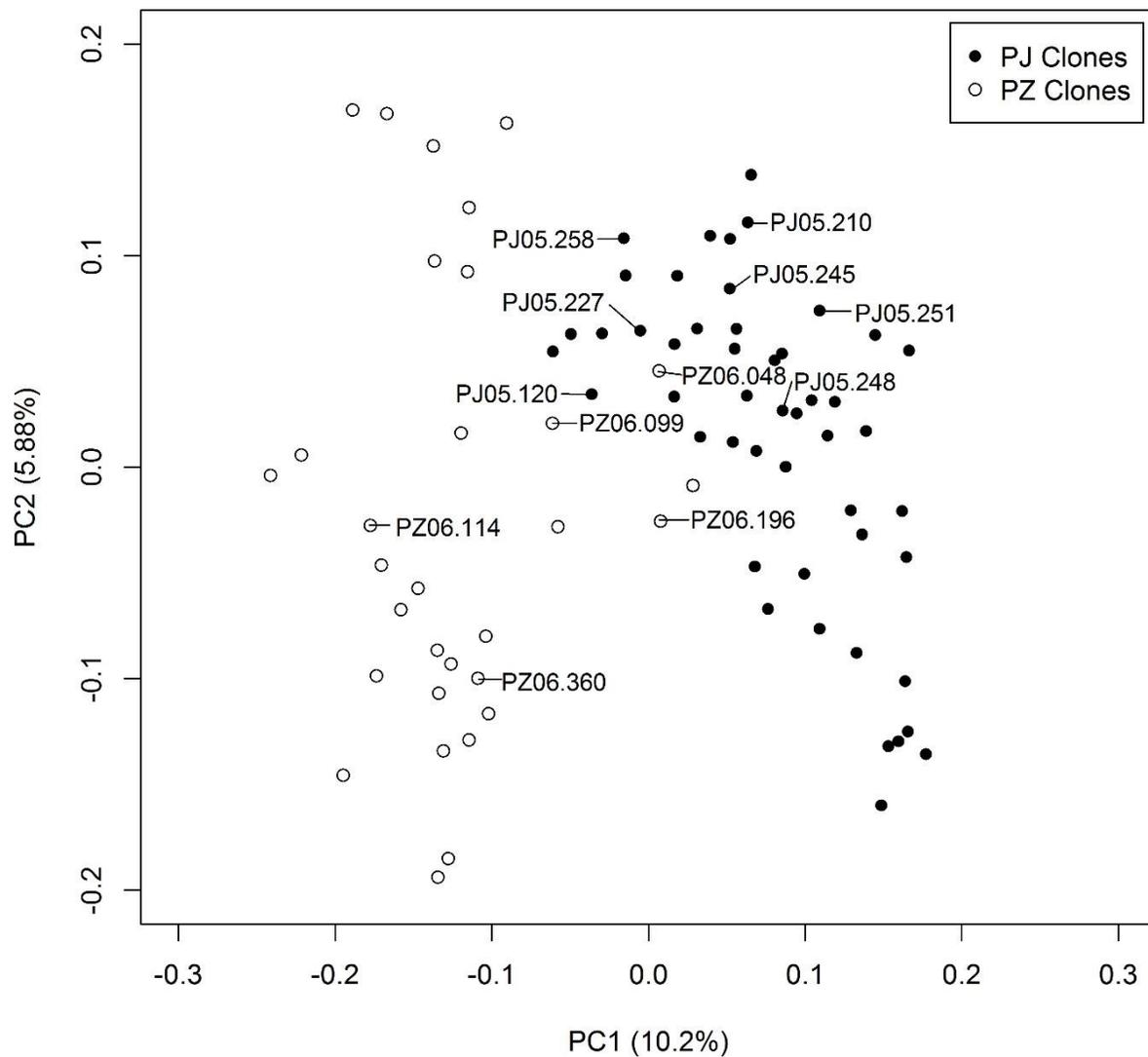
Nombre	No. alelos	bp rango	PIC	D <sub>L</sub>
IBN35	9	200–222	0.78	0.90
IBN36	4	211–217	0.65	0.62
IBN37	13	179–225	0.84	0.96
IBS137	8	142–162	0.83	0.96
IBS139	10	305–347	0.88	0.98
IBS141	12	123–155	0.86	0.98
IBS144	9	167–190	0.86	0.98
IBS146	5	200–187	0.73	0.73
IBS147	8	213–192	0.82	0.95
IBS149	12	247–201	0.85	0.98
IBS150	2	213–216	0.39	0.54
IBS169	10	121–159	0.77	0.87
IBS174	8	170–144	0.62	0.93
IBS184	8	109–172	0.84	0.97
IBS186	8	226–202	0.84	0.95
IBS199	15	167–219	0.87	0.98
IBY40	6	180–196	0.77	0.91
IBY41	5	168–180	0.71	0.82
IBY43	5	334–347	0.78	0.90
IBY44	8	183–215	0.83	0.96
IBY45	4	175–184	0.57	0.23
IBY46	8	146–164	0.85	0.97
IBY47	3	174–182	0.66	0.69
IBY48	4	201–208	0.62	0.77
IBY50	4	187–196	0.67	0.47
IBY51	6	186–204	0.79	0.86
IBY52	5	204–216	0.78	0.84
IBY53	4	274–310	0.71	0.84
IBY54	7	151–167	0.77	0.92
IBY56	2	190–212	0.21	0.20
IBY58	6	169–182	0.72	0.85
IBY59	9	134–213	0.79	0.90
IBY60	10	187–221	0.78	0.90
Average	7.09	-	0.74	0.82

**Tabla complementaria S6.** SSR primers (N = 16) con 6 alelos en genotipos individuales en 49 PJ, 31 PZ, y 21 Megaclones (MC).

<b>Población</b>	<b>Primer</b>	<b>Clones</b>
Mega-clones (MC)	IBN37	Huambachero
	IBS44	Blesbok, Yurimaguas
	IBS184	Yurimaguas, Jonathan
	IBC6	SPK004, Kemb-27
	IBJ559	Yurimaguas
	IBN21	Jewel, Cemsa-74-228, Yurimaguas
Población Jewel (PJ05)	IBN37	PJ05.245
	IBS137	PJ05.064, PJ05.216, PJ05.258
	IBS139	PJ05.018, PJ05.064, PJ05.212, PJ05.236
	IBS47	PJ05.213
	IBS199	PJ05.213, PJ05.216, PJ05.220
	YB242	PJ05.130
	IB286	PJ05.220
	INJ116	PJ05.202
	IBJ559	PJ05.220
	IBN21	PJ05.109, PJ05.255
Población Zapallo (PZ06)	IBN37	PZ06.026, PZ06.062, PZ06.109
	IBS141	PZ06.023
	IBS184	PZ06.072
	IBC12	PZ06.196, PZ06.091
	INJ116	PZ06.042
	IBN18	PZ06.091
	IBN21	PZ06.070, PZ06.304, PZ06.359, PZ06.441



**Figura complementaria S1.** Análisis de componentes principales con 13 rasgos observados en (N = 49) y PZ (N = 31) progenitores evaluados en 2 localidades de Perú (La Molina y San Ramon); PC1 y PC2 son el primer y segundo componentes principales, respectivamente; los clone PJ y PZ con códigos de breeder muestran materia seca  $\geq 28\%$  y contenido de  $\beta$ -caroteno  $\geq 20 \text{ mg } 100\text{g}^{-1} \text{ dwb}$ ; el PC1 principalmente asociado con rasgos de calidad (e.g.  $r = -0.745$  para PC1 y contenido de materia seca,  $r = 0.716$  para PC1 y contenido de  $\beta$ -caroteno); PC2 estuvo principalmente asociado rasgos de rendimiento ( $r = 0.928$  para PC2 y rendimiento de raíz,  $r = 0.913$  para PC2 y número de raíces comerciales por planta).



**Figura complementaria S2.** Análisis de coordenadas principales basado en Análisis Jaccard para 66 marcadores SSR de 80 clones; 49 PJ y 31 PZ usados como progenitores; PC1 y PC2 son el primer y segundo coordenadas principales respectivamente.

## CAPITULO II

### **Optimización de selección en etapas avanzadas de mejoramiento de camote (*Ipomoea batatas* L.) de pulpa anaranjada y alto contenido de materia seca en condiciones de trópico húmedo de Perú**

#### I. RESUMEN

El mejoramiento del camote de pulpa anaranjada a menudo carece de un alto contenido de materia seca (MS) en el material élite. Los objetivos de este capítulo fueron examinar el potencial para combinar rendimiento con alto contenido de MS de raíces y alto contenido de  $\beta$ -caroteno (BC) de raíces mediante análisis de varianza-covarianza y optimización de escenarios de mejoramiento para "OFSP seco y almidonado", para los trópicos húmedos del Perú. La serie de ensayos a lo largo de las temporadas sugiere cambios razonables para combinar rendimiento y calidad (alta MS y alto BC). Los datos únicos se utilizaron para estimar los componentes de la varianza y las correlaciones entre cuatro rasgos de rendimiento y cuatro rasgos de calidad. Para la optimización de nuestro programa de mejoramiento, utilizamos las respuestas a la selección determinadas por el enfoque de Cochran y desarrollamos un pequeño script R. Las respuestas a la selección se predijeron para RYTHA y un índice de Elston modificado agregando ocho rasgos. Las diferencias entre los escenarios de selección de dos y tres etapas fueron pequeñas. Para RYTHA, la selección de dos etapas optimizada recomendada aumentó la respuesta relativa al Estándar (selección de una etapa 100%) al 141,6% para 2268 parcelas y al 189,1% para 540 parcelas; la correspondiente selección optimizada de tres etapas aumentó la respuesta al 144,3% para 2268 parcelas y al 190,5% para 540 parcelas. Se recomendó una selección de dos etapas con 2-3 ubicaciones en la primera etapa y 6-12 ubicaciones en la segunda etapa, dependiendo de la capacidad de prueba baja o alta,

respectivamente. La optimización de los esquemas de mejoramiento es mucho más importante para los programas de mejoramiento más pequeños que para aquellos con mayor capacidad de prueba, y permite probar un número aún mayor de genotipos en un programa de mejoramiento pequeño.

**Abreviaciones:** BIOM, Biomasa; CC, combinación de cruzas; CIP, Centro Internacional de la Papa; CV, coeficiente de variación; FE, contenido de hierro en raíz reservante; FYTHA, rendimiento de follaje en toneladas por hectáreas; H<sub>0</sub>, población híbrida cero; HEBS, esquema de mejoramiento mediante explotación de heterosis; HEI, incremento de heterosis; HI, índice de cosecha; METs, ensayos en múltiples ambientes; MC, Megaclones; NCRPL, número de raíces comerciales por planta; OFSP, camote de pulpa anaranjada; PCA, Análisis de componentes principales; PCoA, Análisis de coordenadas principales; PJ población Jewel; PZ, población Zapallo; OFSP, camote de pulpa anaranjada; PRO, contenido de proteína; RBC, contenido de  $\beta$ -caroteno en raíz reservante; RCA, contenido de calcio en raíz reservante; RDM, contenido de materia seca en raíz reservante; RRS, selección recíproca recurrente; RYTHA, rendimiento de raíz en toneladas por hectárea; STA, contenido de almidón en raíz reservante; SUC, contenido de sucrosa en raíz reservante; VarComp, componente de variancia; ZN, contenido de zinc en raíz reservante; MS, contenido de materia seca de raíz reservante.

## II. INTRODUCCIÓN

El camote (*Ipomoea batatas* L.) con alto contenido de provitamina A es considerado un vehículo para aumentar la seguridad alimentaria y la salud humana (Bouis e Islam, 2012), pero el potencial del camote de pulpa anaranjada (OFSP) se ve reducido por la falta de materia seca (MS) en material de élite de OFSP. Tradicionalmente OFSP con alto contenido de provitamina A se cultiva en las zonas árida de la costa del Pacífico de Perú desde los albores de la agricultura (Grüneberg et al., 2015), pero en los trópicos húmedos de la región amazónica el camote es poco cultivado. Hoy, en América del Sur, el camote es un cultivo menor, excepto en la costa árida del Pacífico, donde también se utilizan el follaje como alimento para animales. El cultivo ofrece muchas opciones en el procesamiento de alimentos (Woolfe, 1992; Bovel-Benjamin, 2007), pero el OFSP húmedo y dulce tiene bajas tasas de conversión en el procesamiento de alimentos. El OFSP de la costa peruana no está bien adaptada a la región amazónica y generalmente tiene un bajo contenido de materia seca (MS) para satisfacer las preferencias de los consumidores en los trópicos húmedos. Las variedades OFSP con MS elevada, designadas como “OFSP seca y almidonada” (Tumwegamire et al., 2011a, 2011b) o “sabor simple” es una opción para diversificar la producción de alimentos en América del Sur. El contenido de MS de media a alta y una textura seca en estas nuevas variedades de OFSP también son rasgos clave en los perfiles de productos para el África subsahariana (Andrade et al., 2016; Mwangi et al., 2016; Tumwegamire et al., 2016), donde el camote se encuentra localmente como un alimento básico con ingestas diarias de hasta 240 g per cápita en Uganda, y un aumento en el área cosechada de 1,2 a 3,2 millones de hectáreas durante las últimas dos décadas (FAOSTAT, 2015).

Los eficientes sistemas de evaluación son importantes para seleccionar "OFSP seco y almidonado" (Grüneberg et al., 2015). En el mejoramiento de camote es importante tener en cuenta muchos

rasgos, especialmente en la selección "OFSP seca y almidonada". Los rasgos de rendimiento más relevantes son el rendimiento de raíces reservantes (RYTHA), el número de raíces reservantes comerciales por planta (NCRPL), el rendimiento de follaje (FYTHA) y el índice de cosecha (HI). Los rasgos de calidad más relevantes son materia seca (MS), almidón (STA),  $\beta$ -caroteno (BC), y en el caso de OFSP, también el contenido de hierro (FE) de las raíces reservantes. Se requieren series de ensayos en múltiples ambientes (METs) que comprendan localidades y estaciones para las selecciones de rendimiento. La situación de la selección en METs para cultivos propagados clonalmente y líneas homocigotas es similar (Wricke y Weber, 1986). La predicción de la respuesta a la selección requiere estimaciones del componente de varianza (VarComp) para  $\sigma_G^2$ ,  $\sigma_S^2$ , y particionado  $\sigma_{G \times E}^2$  (i.e.  $\sigma_{G \times L}^2$ ,  $\sigma_{G \times S}^2$ , y  $\sigma_{G \times L \times S}^2$ ), donde G denota genotipo, L es localidad, S es estación y  $\sigma_S^2$  es el VarComp debido al error del plot. Por lo general, la atención se centra en el rendimiento, pero esto ciertamente es insuficiente en el caso del camote. Las estimaciones de los índices permiten estudiar escenarios de mejoramiento simultáneamente a través de rasgos. Las magnitudes de  $\sigma_G^2$ ,  $\sigma_{G \times L}^2$ ,  $\sigma_{G \times S}^2$ ,  $\sigma_{G \times L \times S}^2$ , y  $\sigma_S^2$  están determinadas por el germoplasma y la región (Patterson, 1997) y Las estimaciones de VarComp a partir de germoplasma y derivados contrastantes solo tienen un valor muy limitado para optimizar escenarios de mejoramiento en etapas avanzadas de mejoramiento mediante la comparación de respuestas a la selección. Existen abundantes estimaciones de VarComp para cultivos en regiones templadas; véase, por ejemplo, Patterson (1997). Para el camote hay un número muy limitado de reportes de  $\sigma_{G \times E}^2$  particionados en rasgos de rendimiento y calidad a partir de METs en etapas avanzadas de mejoramiento. Las estimaciones de covarianza entre los rasgos de rendimiento y calidad de estos MET no están disponibles, y esta información es importante para que los mejoradores obtengan una percepción sobre las posibilidades de seleccionar por rendimiento y calidad en las etapas avanzadas de

mejoramiento para un área objetivo. Este estudio proporciona un conjunto de datos válido para estimar los componentes de la varianza y las correlaciones entre los rasgos necesarios para comparar escenarios de mejoramiento y considera la selección de múltiples etapas para "OFSP seco y almidonado" en la cuenca del Amazonas como área objetivo.

La  $\sigma_G^2$ ,  $\sigma_{G \times L}^2$ ,  $\sigma_{G \times S}^2$ ,  $\sigma_{G \times L \times S}^2$ , y  $\sigma_s^2$  para rendimiento de raíces de almacenamiento (RYTHA) en camote, en material elites de mejoramiento solamente son reportados por. (i) Ngeve (1993) utilizó ANOVA para dos series de ensayos en Camerún (África Central), (ii) Grüneberg et al. (2004) utilizaron la máxima verosimilitud restringida (REML) en una serie incompleta de ensayos en Kenia y Uganda (África Oriental), y (iii) Tumwegamire et al. (2016) utilizaron ANOVA para una serie de ensayos en Uganda. Para todos los estudios,  $\sigma_{G \times S}^2$  fue el componente más pequeño de las interacciones genotipo-ambiente. Grüneberg et al. (2004), utilizaron estimaciones VarComp adicionalmente para determinar la eficiencia de escenarios de selección de una y dos etapas. Los enfoques teóricos generalmente optimizan las etapas de mejoramiento temprana y tardía por separado debido a las diferencias en la disponibilidad de semillas, el tamaño de la parcela y otras restricciones, como la correlación intraclase debido a la segregación de generaciones (este problema no existe para los clones). Cochran (1951) y Finney (1956) desarrollaron la teoría de la selección de etapas múltiples mediante enfoques numéricos (también llamados cálculos de modelos o simulaciones continuas). El enfoque de Cochran se ha utilizado casi exclusivamente en el fitomejoramiento [por ejemplo, Hanson y Brim (1963); Utz (1969 y 1984); Grüneberg et al., 2004; Longin et al., 2014; Marulanda et al., 2016]. La razón de esto son los cálculos muy engorrosos del enfoque de Finney (Wricke y Weber 1986). Alternativamente, la respuesta de selección se puede determinar mediante aproximación estocástica en la que se generan candidatos individuales de una población (Fraser y Burnell, 1970; Longin et al., 2007; Sun et al., 2011,

Wegenast et al., 2008) seguido de la selección y determinación de la respuesta a la selección (simulaciones estocásticas o discretas). Recientemente, el paquete R "Selectiongain" estuvo disponible (Mi et al., 2014), que se basa en el enfoque de Cochran. Este paquete permite la determinación de respuestas a la selección de hasta 20 etapas en combinación con una búsqueda de cuadrícula para identificar la asignación óptima de recursos.

Los objetivos de este capítulo fueron: (i) demostrar y cuantificar las posibilidades de combinar altos rendimientos, alta MS y alta BC en un "OFSP seco y almidonado" adaptado para los trópicos húmedos del Perú, (ii) estimaciones de VarComps y correlaciones en etapas avanzadas de mejoramiento desde METs a través de localidades y estaciones que forman un conjunto de datos de camote válido para los trópicos húmedos para servir a las próximas optimizaciones del mejoramiento de camote en otras regiones objetivo, y (iii) cálculos de modelos de una, dos y tres etapas para etapas avanzadas de mejoramiento para optimizar el programa local de mejoramiento de OFSP seco y almidonado, con énfasis en las restricciones del mejoramiento aplicado y considerando una selección de un simple rasgo de rendimiento, así como una selección de múltiples etapas de múltiples rasgos mediante el uso de un índice de Elston modificado que agregue características de rendimiento y calidad.

### III. MATERIAL Y MÉTODOS

#### 3.1. Experimento de campo

Se realizó una serie METs para OFSP durante 2011 al 2013 en el trópico húmedo de la Amazonía del Perú. Los METs se llevaron a cabo para lanzar variedades "OFSP secos y almidonados". Los suelos de la región son aluviales, oxisol y "tierra preta" [bolsas de suelo antropogénicas en la región amazónica (Sombroek, 1966)]. El promedio anual de precipitaciones en la región es de aproximadamente 1500 mm (Pucallpa, Perú) con la temporada de lluvias entre noviembre y abril (alrededor del 80% de las precipitaciones anuales). La temperatura promedio anual es de 27 ° C con un rango de solo  $\pm 2$  ° C. La agricultura se lleva a cabo principalmente en las riberas de los ríos aluviales. El conjunto de datos comprendió 42 genotipos de camote (Tabla complementaria 1), nueve localidades, tres temporadas de cultivo (2011, 2012 y 2013) y dos repeticiones de parcelas en un diseño de bloques completos al azar. Se usaron cuatro clones de control (CC): Blesbok (CIP440429), Huambachero (CIP422650), Jewel (CIP44031) y Tanzania (CIP440166). Las nueve localidades fueron: Tierras bajas de Betania (11 ° 03'19"S, 73 ° 44'52"W, 245 msnm), Tierras altas de Betania (11 ° 03'16"S, 73 ° 45'56"W, 271 msnm), Marankiari (10 ° 56'16"S, 75 ° 11'43"W , 600 msnm), Oviri (11 ° 15'38"S, 73 ° 49'43"W, 296 msnm), Pichanaki (10 ° 53'11"S, 74 ° 56'03"W, 508 msnm), Pucallpa (8 ° 36'27"S, 74 ° 53'23"W, 205 msnm), Puerto Ocopa (11 ° 08'31"S, 74 ° 18'39"S, 341 msnm), San Pedro (11 ° 18'37"S, 74 ° 41'46"W, 791 msnm) y San Ramón (11 ° 07'42"S, 75 ° 21'27"W, 840 msnm). Los METs se realizaron como un diseño completo (no se descartaron clones después de la primera y segunda temporada de pruebas). Sin embargo, para varios rasgos, cinco clones tuvieron valores faltantes en ambas repeticiones de parcelas en al menos una localidad (por ejemplo, en RYTHA para Blesbok y Tanzania en Pucallpa

en 2011, para PJ05.231 en las tierras bajas de Betania en 2011, para PJ05.213 en Pichanaki en 2012, y para PZ06.360 en San Ramón en 2012), por lo que los METs (en total 27 ambientes) fueron levemente incompletos.

El tamaño de la parcela fue de 4,5 m<sup>2</sup> en todas las localidades (dos surcos con 10 plantas cada una, ancho de surco 90 cm y una distancia de plantación dentro de los surcos de 25 cm) (Grüneberg et al., 2019). La siembra de los METs se realizó en (i) las tierras bajas de Betania: mayo de 2011, febrero de 2012 y marzo de 2013; (ii) Tierras altas de Betania: mayo de 2011, febrero de 2012 y marzo de 2013; (iii) Marankiari: mayo de 2011, febrero de 2012 y abril de 2013; (iv) Oviri: mayo de 2011, febrero de 2012 y mayo de 2013; (v) Pichanaki: julio de 2011, febrero de 2012 y abril de 2013; (vi) Pucallpa: diciembre de 2011, mayo de 2012 y julio de 2013; (vii) Puerto Ocopa: julio de 2011, marzo de 2012 y mayo de 2013; (viii) San Pedro: julio de 2011, febrero de 2012 y abril de 2013; y (ix) San Ramón: junio de 2011, mayo de 2012 y abril de 2013. La cosecha en todos los ambientes se realizó 135 días después de la siembra. Cabe señalar que el camote se puede cultivar dos veces en un período de 12 meses y que el comienzo y el final de una temporada de crecimiento pueden ser en años diferentes. Por lo tanto, usamos el término temporada (S) en lugar del término año (Y) cuando consideramos los METs de camote.

### **3.2. Análisis de datos**

En cada experimento se utilizó un diseño de bloques al azar. Los rasgos de rendimiento registrados fueron: RYTHA y FYTHA en t ha<sup>-1</sup>, NCRPL dividiendo el número de raíces comerciales por parcela con el número de plantas por parcela, y HI (RYTHA / (RYTHA + FYTHA)) como porcentaje. Los rasgos de calidad y nutrientes registrados fueron: MS como porcentaje de la base de peso fresco de la raíz de almacenamiento (fwb), STA como porcentaje de la base de peso seco

de la raíz de almacenamiento (dwb), BC como  $\text{mg } 100 \text{ g}^{-1} \text{ dwb}$  y FE como  $\text{mg kg}^{-1} \text{ dwb}$ . Datos de cada localidad (L) se clasificaron en bloques (BL), temporadas (S) y genotipos (G). Los datos están disponibles como acceso abierto en SweetPotatoBase (2019) <https://sweetpotatobase.org/folder/1578>.

El índice de Elston se calculó para ocho rasgos ( $r = 8$ ): RYTHA, NOCRPL, FYTHA, HI, DM, STA, BC y FE. Para el índice de Elston ( $I_E$ ), los valores observados  $x_i$  ( $i = 1, \dots, r$ ) se estandarizaron usando  $x_i^* = \frac{(x_i - \bar{x})}{s_i}$ , donde  $\bar{x}$  es la media y  $s_i$  la desviación estándar entre genotipos para cada bloque experimental, y los valores estandarizados se agregaron en valores de índice usando la fórmula  $I_E = \prod_{i=1}^r (x_i^* - k_i)$ , donde  $k_i$  es el valor más bajo en cada bloque para el rasgo  $i$ . El  $I_E$  es un índice multiplicativo y no se distribuye normalmente, por lo que se llevó a cabo una transformación de raíz en los valores del índice usando  $\sqrt[r]{I_E}$ . Los valores de este índice de Elston modificado se consideraron como un rasgo adicional (Tablas 1 y 2, Tabla complementaria 1). El VarComp debido a los genotipos para cada rasgo y el índice (Tabla 2) se obtuvieron mediante un análisis de modelo mixto (ver detalles a continuación), y las estimaciones de las correlaciones genéticas entre los rasgos (Tabla 3) se obtuvieron mediante la correlación fenotípica promedio entre cada par de rasgos. a través de correlaciones fenotípicas utilizando SAS PROC CORR con la opción PEARSON y la declaración BY con L, BL y S (SAS Institute Inc, 2016). El promedio entre correlaciones sigue siendo correlaciones fenotípicas, pero puede considerarse como una buena aproximación para las correlaciones genotípicas (Hill et al., 1998). Además, las estimaciones de correlación genética verdadera se calcularon utilizando el paquete de programa ASREML y un modelo bivariado para cada par de rasgos (Butler, 2018) (Tabla complementaria S2).

El análisis del modelo mixto se realizó utilizando SAS9.4 (SAS Institute Inc, 2018), específicamente utilizando el procedimiento SAS PROC MIXED con la opción REML (Patterson, 1997), el enunciado Model x = / E3, y el enunciado aleatorio BL (L, S) + G + L + S + LxS + GxL + GxS + GxLxS. Los valores estimados de  $\sigma_G^2$ ,  $\sigma_{G \times L}^2$ ,  $\sigma_{G \times S}^2$ ,  $\sigma_{G \times L \times S}^2$  y  $\sigma_s^2$  y los correspondientes límites de confianza del límite inferior (CLlb) (Tabla 2) se utilizaron para calcular las relaciones VarComp relativas a  $\sigma_G^2$ . Se utilizaron las relaciones VarComp para RYTHA (relación VarComp A) y el índice (relación VarComp B) para calcular la respuesta estandarizada a la selección en una, dos y tres etapas de selección con una selección final de los tres mejores clones (Tabla 3, Tabla complementaria S3). Además, las estimaciones de VarComp se utilizaron para calcular las heredabilidades operativas ( $h^2$ ) (Tabla 2) para los METs completos por  $h^2 =$

$$\frac{\sigma_G^2}{\sigma_G^2 + \sigma_{G \times L}^2 + \sigma_{G \times S}^2 + \sigma_{G \times L \times S}^2 + \sigma_s^2}, \text{ donde } l = 9 \text{ es el número de localidades, } s = 3 \text{ es el número de}$$

temporadas, y  $r = 2$  es el número de repeticiones de parcelas (la capacidad de prueba total utilizó 2268 parcelas en MET).

Para los cálculos del modelo, se utilizó el programa 'Selectiongain' (Mi et al., 2014) y una extensión de un programa escrito por ellos mismos (Grüneberg et al., 2004) llamado 'SSG1to3' (stage-selection-gain-1to3) (SSG1to3 está disponible en 'SweetpotatoKnowledgePortal' a través del enlace <https://www.sweetpotatoknowledge.org/files/the-stage-selection-gain-1to3/>, en una versión SAS y R). Sobre la base de las relaciones VarComp para RYTHA (relación VarComp A), el índice  $r\sqrt{I_E}$  (relación VarComp B) se calculó la respuesta a la selección de varios escenarios de asignación utilizando una capacidad de prueba total de (i) 2268 parcelas (Tabla 3), (ii) 1080 parcelas (Tablas complementarias S3), y (iii) 540 parcelas (Tabla 3) para finalmente seleccionar los tres mejores clones. La búsqueda de la asignación óptima de recursos en la selección de dos y

tres etapas se realizó mediante la búsqueda de cuadrícula de 'Selectiongain' (nota que 'SSG1to3' no tiene un algoritmo de búsqueda para un óptimo) en adición de la capacidad de prueba, las siguientes restricciones se aplicaron a todos los escenarios de asignación: un máximo de 12 localidades con un máximo de tres réplicas por ubicación, el uso de localidades comunes en cada etapa y no más de 500 genotipos que ingresan desde las primeras etapas de reproducción hasta las posteriores. Además, los escenarios de optimización se estudiaron con la restricción de al menos dos o tres y no más de 12 localidades (las etapas avanzadas de mejoramiento no comienzan con una localidad), mientras que otros escenarios se estudiaron con la restricción de ninguna o dos repeticiones de parcelas. Los escenarios de selección de una etapa se denominaron "Estándar I-IV". Las respuestas a la selección ( $R$ ) se dieron junto con  $R$  en relación con el Estándar I ( $R_{rel}$ ) para facilitar las comparaciones (Tabla 3, Tabla complementaria S3).

#### IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los clones de OFSP tuvieron un contenido de BC muy alto ( $\geq 10$  mg  $100$  g<sup>-1</sup> dwb), excepto para varios CC y PZ06.349 (Tabla 1, Tabla complementaria 1). Se observó un RYTHA alto ( $\geq 18.0$  t ha<sup>-1</sup>) en combinación con un NCRPL  $\geq 1.7$  (Blesbok, PJ05.052, PJ05.212, PJ05.236, PJ05.251, PJ07.037, PJ07.057 y PZ06.077). Todos los clones con MS por encima del valor más bajo aceptable (28.0%) y alto para RYTHA, NCRPL y BC exhibieron rendimientos HI por encima y FYTHA por debajo de la media de la población (45.2% y 16.4 t ha<sup>-1</sup>, respectivamente). Los clones con contenidos elevados de BC exhibieron contenidos de FE más altos (hasta 22,7 mg kg<sup>-1</sup> dwb). Se observaron clones con MS extremadamente alta y BC alta ( $\geq 32\%$  DM y  $\geq 15$  mg BC  $100$  g<sup>-1</sup> dwb). En total, 11 clones reproductores tenían valores de índice mayores que el mejor control "Jewel" (puntuación del índice 1,78, rango 12; Tabla 1). Estos clones superiores exhibieron un RYTHA o NOCRPL más alto en comparación con 'Jewel', excepto para PJ05.130 (descartado), con  $\geq 28,1\%$  de MS,  $\geq 20,1$  mg  $100$  g<sup>-1</sup> (dwb) BC y  $\geq 56,3\%$  STA (dwb), y 17.2 mg kg<sup>-1</sup> (dwb) FE. Los 10 clones restantes se evaluaron con respecto a los informes de resistencia de esquejes para facilitar la multiplicación y los síntomas de la enfermedad del virus del camote (resultados no presentados). Finalmente se seleccionaron tres clones: PJ05.052 (CIP194540.5) llamado "Abigail"; PZ06.698 (CIP105523.1) denominado "Sumi"; y PJ05.236 (CIP189153.18) denominado "Isabel" (Tabla 1).

Las estimaciones de VarComp fueron significativas para todos los rasgos (Tabla 2). El  $CL_{lb}$  de  $\sigma_G^2$  fue considerablemente mayor que cero para la mayoría de los rasgos. Para los rasgos de rendimiento,  $\sigma_g^2$  fue el VarComp más grande, excepto para HI. Para los rasgos de calidad de la raíz,  $\sigma_G^2$  fue el VarComp más grande. Las interacciones genotipo-ambiente ( $\sigma_{G \times L}^2$ ,  $\sigma_{G \times S}^2$ , and  $\sigma_{G \times L \times S}^2$ ) fueron menores que  $\sigma_G^2$  para todos los rasgos, excepto FYTHA. Con respecto a los rasgos

de rendimiento, la relación  $(\sigma^2_{G \times L} + \sigma^2_{G \times S} + \sigma^2_{G \times L \times S})/\sigma^2_G$  fue media para RYTHA (0.895) y FYTHA (1.098) y pequeño para NCRPL (0.500) y HI (0.346). La  $h^2$  de todos los rasgos de rendimiento fue alta. Para los rasgos de calidad, la relación  $(\sigma^2_{G \times L} + \sigma^2_{G \times S} + \sigma^2_{G \times L \times S})/\sigma^2_G$  fue muy pequeña ( $<0.167$ ), excepto para FE (0,269), con estimaciones de  $h^2$  muy elevadas. Para todos los rasgos,  $\sigma^2_{G \times L \times S}$  fue el más grande y  $\sigma^2_{G \times S}$  el VarComp más pequeño entre las interacciones genotipo-ambiente.

Se obtuvieron correlaciones positivas altas para RYTHA y NCRPL ( $r = 0,811$ ), correlaciones positivas medias a altas para RYTHA y HI ( $r = 0,638$ ), así como NCRPL y HI ( $r = 0,614$ ) (Tabla 3). La asociación entre RYTHA y FYTHA no fue significativa según las estimaciones de  $CL_{lb}$  y  $CL_{ub}$ . Entre los rasgos de calidad, solo se observaron altas correlaciones positivas para DM y STA ( $r = 0,763$ ). La correlación entre BC y FE fue baja ( $r = 0,318$ ). La correlación negativa entre DM y BC fue notablemente baja ( $r = -0,189$ ). Las correlaciones fenotípicas promedio (Tabla 3) fueron buenas aproximaciones de las correlaciones genéticas, pero en general las asociaciones fueron subestimadas en comparación con las correlaciones genéticas estimadas por ASREML y un modelo bivariado para cada par de rasgos (por ejemplo, DM y BC con  $r = -0.189$  (Tabla 3) y  $r = -0,332$  (Tabla complementaria S2)).

Para los cálculos del modelo, las restricciones generales en todos los escenarios fueron no más de 500 genotipos que ingresaron en etapas avanzadas de mejoramiento, no más de 12 localidades disponibles para etapas avanzadas de mejoramiento y tres capacidades de prueba diferentes (2268, 1080 y 540 parcelas) (Tabla 4, Tabla complementaria S3). El escenario "Estándar I" representa la parte experimental de este estudio realizado en tres temporadas, nueve localidades con dos repeticiones de parcelas y una selección de tres clones en una etapa (Estándar I, Tabla 4 y Tabla complementaria S3; ST1, Figura 1). Los sistemas de selección de una etapa se pueden hacer más

eficientes, solo hasta cierto punto aumentando el número de genotipos probados en combinación

con la reducción del número de estaciones o el número de localidades (Estandar II, III y IV, Tabla 4 y Tabla complementaria S3; ST2, figura 1). La selección optimizada de múltiples etapas es claramente más eficiente en comparación con la selección de una etapa después de dos o tres temporadas de pruebas. Se observó que esto era cierto para (i) RYTHA (categoría de relación VarComp "A") y el índice (agregando RYTHA, NOCRPL, FYTHA, HI, DM, STA, BC y FE; categoría de relación VarComp "B"); (ii) contrastando las capacidades totales de prueba (2268 y 540 parcelas, Tabla 4; 1080 parcelas, Tabla complementaria S3). Además, esto también se encontró al usar la razón de  $CL_{lb}$  de estimaciones de VarComp (resultados no presentados). Los aumentos en  $R$  y  $R_{rel}$  fueron más pronunciados para capacidades de prueba menores que para mayores. La selección optimizada de tres etapas (OP1, Figura 1) aumentó la respuesta de RYTHA en comparación con el Estándar I (100%) hasta un 206,2% para 540 parcelas (relación VarComp A, Tabla 4), hasta un 170,2% para 1080 parcelas (relación VarComp A, Tabla complementaria S3), y hasta 144,4% para 2268 parcelas (relación VarComp A, Tabla 4). La selección optimizada de tres etapas mostró un  $R$  y  $R_{rel}$  más altos en comparación con la selección de dos etapas, pero con más restricciones, especialmente con respecto al número de repeticiones de parcelas en la primera etapa, esto no es siempre el caso [por ejemplo, selección optimizado de tres etapas con tres o más localidades y dos repeticiones de parcelas en la primera etapa ( $LOC1 \geq 3$  y  $REP1 = 2$ ) tuvo una respuesta más baja a la selección que la selección optimizada de dos etapas con tres o más localidades y una repetición de parcelas en la primera etapa ( $LOC1 \geq 3$  y  $REP1 = 1$ )]. Esto se observó para (i) la selección de RYTHA de rasgo único, así como el índice de selección, y (ii) las tres capacidades de prueba (Tabla 4, Tabla complementaria S3).

Las diferencias entre la selección de dos y tres etapas dependieron en gran medida de las restricciones, especialmente la capacidad total de prueba (Tabla 4, Figura 1, Tabla complementaria

3). Las diferencias entre la selección optimizada de dos y tres etapas fueron muy pequeñas para una capacidad de prueba media a alta (gráficos 1080 y 2268). Por ejemplo, con una capacidad de prueba total de 2268 parcelas, la selección optimizada de tres etapas aumentó la respuesta en RYTHA en relación con el Estándar I (100%) hasta un 136,3–144,4% y la selección optimizada de dos etapas aumentó hasta un 134,7–141,6% (Tabla 4). Las asignaciones óptimas de capacidad de prueba son: (i) para la capacidad de prueba de 2268 parcelas, probar 498 a 500 genotipos en la primera etapa sin réplicas de parcelas y tres, ocho o nueve y 12 localidades en la primera, segunda y tercera etapa de selección, respectivamente; y (ii) para la capacidad de prueba de 540 parcelas, probar 304-326 genotipos en la primera etapa sin repeticiones de parcelas y una, dos y siete localidades en la primera, segunda y tercera etapa de selección, respectivamente (Tabla 4 y Tabla complementaria S3). Estas son asignaciones óptimas teóricas. En la práctica de las etapas de mejoramiento avanzadas, las asignaciones óptimas deben considerar el uso de más de un lugar en la primera etapa y que el mejorador generalmente desea pasar a la liberación de variedades rápidamente.

Con la restricción de al menos tres ubicaciones en la primera etapa y un sistema de selección de dos etapas, las asignaciones óptimas de capacidad de prueba son: (i) para capacidad de prueba de 2268 parcelas, prueba de 500 en la primera etapa sin replicación de parcela y tres y 12 ubicaciones en la primera y segunda etapa, respectivamente (Recomendado I, Tabla 4); y (ii) para la capacidad de prueba de 540 parcelas, probar 144 genotipos en la primera etapa sin replicación de parcelas y tres y seis localidades en la primera y segunda etapa, respectivamente (Recomendado I, Tabla 4). Este óptimo operativo de selección de dos etapas exhibió solo respuestas ligeramente inferiores a la selección en el caso de altas capacidades de prueba (Tabla 4; OP2, Figura 1) en comparación con el óptimo teórico de la selección de tres etapas (Tabla 4; OP1, Figura 1). Las asignaciones

recomendadas fueron robustas para la selección de RYTHA simple (relación VarComp A), la selección de índices que agrega características de rendimiento y calidad (relación VarComp B) y la razón de  $CL_{lb}$  de las estimaciones de VarComp (resultados no presentados). En el caso de que algunos mejoradores tengan la restricción de probar en la primera etapa con al menos dos repeticiones de parcelas, otro óptimo operativo (Recomendado II) es probar al menos 25, 15 y 10 genotipos en la segunda etapa para las capacidades de prueba de 2268, 1080 y 540 parcelas, respectivamente (Tabla 4, Tabla complementaria S3).

En el mejoramiento de camote es fundamental tener en cuenta muchos rasgos. Un ejemplo típico es el OFSP con escasa MS de raíces de almacenamiento y textura húmeda (generalmente aceptado en las regiones templadas), en contraste con "OFSP seco y almidonado" es necesario para satisfacer las preferencias de los consumidores en los trópicos húmedos en todas las regiones, a menudo, difícil de obtener para los programas de mejoramiento (Grüneberg et al., 2015). el mejoramiento en Perú con sus climas contrastantes tiene perfiles de producto muy contrastantes en OFSP para la costa del Pacífico se consume OFSP con bajo a medio contenido de materia seca, mientras que en los trópicos húmedos del Amazonas se prefiere OFSP con alto contenido de materia seca sin preferencia por el color de pulpa. Además, los rasgos locales relevantes pueden ser de gran importancia, como la resistencia a las enfermedades causadas por el virus del camote (en muchos países de África Oriental). El potencial de la OFSP para contribuir a la seguridad alimentaria y la salud en el marco de los programas de biofortificación (Bouis e Islam, 2012) se reduce por la falta de OFSP de alto MS en material de élite. El material investigado es el resultado de los esfuerzos de mejoramiento de 8 años para combinar un alto contenido de MS y un alto contenido de BC en material de élite en el CIP en Perú. Nuestros datos únicos de la selección de OFSP aplicada sugieren que es posible combinar el rendimiento con una alta MS, alto BC y

permite estimar parámetros (VarComps y correlaciones) para cuantificar la asociación de cuatro rasgos de rendimiento (RYTHA, NOCRPL, FYTHA y HI) y cuatro rasgos de calidad (DM, STA, BC y FE), que se utilizaron por primera vez para comparar la selección de dos etapas con la de tres etapas en las etapas avanzadas de mejoramiento del camote mediante los cálculos del modelo. Esto proporciona un punto de partida para optimizar los esquemas de mejoramiento de camote en todo el mundo. Como innovación adicional de esta investigación se lanzaron tres clones “OFSP seco y almidonado” para los trópicos húmedos del Perú: 'Abigail', 'Sumi' e 'Isabel' (Tabla 1) y se agregaron a la lista de variedades para América Latina (SweetpotatoKnowledgePortal, 2019). Estos clones pueden ser de interés para la investigación de alimentos y nutrición porque se pueden freír de manera similar a la yuca, y pueden tener altas tasas de conversión en el procesamiento de alimentos [por ejemplo, pan mixto OFSP-Trigo (Woolfe, 1992; Bovel-Benjamin, 2007) y pasta OFSP-WF (Ginting y Yulifianti, 2015)].

La significancia y la magnitud de  $\sigma_e^2$  para RYTHA, NOCRPL, FYTHA, HI, DM, STA y BC (Tabla 2) indica que se pueden lograr mejoras considerables para las combinaciones de rasgos deseadas, especialmente si el número de genotipos probados es grande. Como se esperaba, con relación a  $\sigma_e^2$  los rasgos de rendimiento tuvieron mayores  $\sigma_{G \times L}^2$ ,  $\sigma_{G \times S}^2$ , and  $\sigma_{G \times L \times S}^2$  en comparación con los rasgos de calidad, que también fue reflejado por las estimaciones de  $h^2$  (Tabla 2). Esto es consistente con estudios previos (Martin y Jones, 1986; Grüneberg et al., 2005, 2015; Afuape et al., 2015; Tumwegamire et al., 2016; Rahajeng y Rahayuningsih, 2017; Narasimhamurthy et al., 2018). Las estimaciones de  $h^2$  se determinaron como si los METs estuvieran completos; Dado que en este estudio los METs fueron solo ligeramente incompletos, asumimos que este procedimiento condujo a resultados casi similares a los de las estimaciones de  $h^2$  para diseños incompletos; Laidig y Utz (1992) describen la base para determinar  $h^2$  en diseños incompletos. La  $\sigma_{G \times S}^2$  fue menor que  $\sigma_{G \times L}^2$

y  $\sigma_{G \times E}^2$  para todos los rasgos, excepto para HI y BC. Para RYTHA, estos hallazgos para las proporciones de VarComp son consistentes con informes anteriores (Ngeve, 1993; Grüneberg et al., 2004; Tumwegamire et al., 2016). La magnitud de  $\sigma_G^2$  para FE fue baja (4.94 ppm<sup>2</sup>, Tabla 2) junto con una media poblacional baja (18.4 ppm, Tabla complementaria 1); hasta ahora, este rasgo no se ha considerado mucho para la mejora de la población de camote (Grüneberg et al., 2015). El NOCRPL exhibió (en relación con  $\sigma_G^2$ ) interacciones genotipo-ambiente considerablemente más bajas en comparación con RYTHA (Tabla 2), lo que merece más estudios para su uso en la selección indirecta del rendimiento.

Una observación sorprendente fue la correlación positiva extremadamente alta entre NOCRPL y RYTHA ( $r = 0,811$ , Tabla 3;  $r = 0,957$ , Tabla complementaria S2). Por lo tanto, NOCRPL se puede utilizar para la selección de rendimiento indirecto. Las correlaciones (Tabla 3) se calcularon como promedios de correlaciones fenotípicas como en estudios anteriores (Tumwegamire et al., 2011a, 2016; Grüneberg et al., 2015). En general, se considera que esto se acerca a las correlaciones genéticas (Hill et al., 1998), y también parece ser cierto para el camote (Tabla 3, Tabla complementaria S2). Sin embargo, las correlaciones fenotípicas promedio parecen subestimar ligeramente las correlaciones genotípicas. Se han reportado repetidamente correlaciones negativas de moderadas a fuertes entre DM y BC ( $r = -0,300$  a  $-0,780$ ) (Cervantes-Flores, 2006; Oduru, 2013; Gurmu et al., 2017; Mbusa, 2017; Gemenet et al., 2019), así como bajas correlaciones negativas ( $r = -0,127$  a  $-0,275$ ) (Tumwegamire et al., 2011a, 2016; Grüneberg et al., 2015; Somé et al., 2015). En este estudio, no se observó una correlación negativa significativa entre DM y BC (Tabla 3) o solo una correlación genotípica débil (Tabla complementaria S2). Esto muestra que es posible "romper" la asociación negativa entre DM y BC. La estructura de varianza-covarianza en nuestros datos de mejoramiento aplicados indica que en OFSP es posible combinar altos

rendimientos, buena calidad (en este estudio, alto contenido de MS, alto contenido de almidón y alto contenido de provitamina A), y como suposición también elevados contenidos de hierro de la raíz si el material de élite tiene un tamaño de población grande.

En caso de  $\sigma_c^2$  significativo en rasgos clave y correlaciones negativas no deseadas muy bajas o nulas, el índice de Elston directamente ayuda a los mejoradores a tomar decisiones de selección, porque tiene la ventaja de no requerir parámetros genéticos y pesos económicos de rasgos. Según Elston, se desarrolló para ayudar a un mejorador que no tenía información sobre los parámetros genéticos y el peso económico de los rasgos. Sin embargo, los mejoradores deben reevaluar los clones mejor clasificados para descartarlos, como demostramos (Tabla 1), entre los genotipos mejor clasificados aquellos que tienen uno o más rasgos por debajo del valor más bajo aceptable establecido por el mejorador. El índice de Elston original se utilizó en una modificación tomando  $r\sqrt{I_E}$ , con  $r$  como el número de rasgos. El índice de Elston original no se puede distribuir normalmente porque es un índice multiplicativo. Esto no fue considerado por Grüneberg et al. (2004). Con el índice de Elston modificado, VarComp puede estimarse (Tabla 2) y usarse para comparar los rasgos generales de los escenarios de asignación optimizados con los optimizados solo para RYTHA (Tabla 4). Por lo general, el enfoque se centra en la optimización solo en el rendimiento y esto no es aceptable para camote.

Los cálculos del modelo definitivamente muestran que la asignación en la parte experimental de este estudio (Estándar I con 2268 parcelas) no fue una asignación eficiente de la capacidad total de prueba de parcelas en los MET (Tabla 4). El paquete de programas "Selectiongain" (Mi et al., 2014) no considera directamente la selección en una etapa con pruebas a lo largo de las temporadas. Por esta razón, también utilizamos una herramienta bastante simple desarrollada previamente "SSG1to3" disponible en SAS-IML y R para asignaciones individuales de selección

de una a tres etapas. Ejemplos numéricos mostraron que las diferencias en la respuesta a la selección (R) determinadas por "SSG1to3" y " Selectiongain" eran pequeñas. Ambos programas utilizan el enfoque de Cochran (Cochran, 1951). Puede ser de interés para los mejoradores que los estudios de investigación adicionales introduzcan en cada etapa dos subetapas, una para un índice de características de rendimiento y la otra para un índice de características de calidad, de modo que no sea necesario determinar la calidad de todos los genotipos. Este enfoque se puede estudiar con nuestros datos (<https://sweetpotatobase.org/folder/1578> enlaces a los 27 experimentos de este estudio). Se debe enfatizar a los mejoradores que la asignación eficiente de recursos es mucho más importante para programas de mejoramiento más pequeños (capacidades de prueba totales bajas) que para programas de mejoramiento grandes (capacidades de prueba más altas) (Figura 1, Tabla 4, Tabla complementaria S3). La fuerza impulsora detrás de esta observación es que la respuesta a la selección es una función de la intensidad de la selección y con aumentos adicionales de la intensidad de la selección, la ganancia adicional de la respuesta se vuelve menor. En el mejoramiento "OFSP seco y almidonado", parece que RYTHA y el índice de selección no muestran mucha diferencia en la asignación optimizada de recursos (Tabla 4, Tabla complementaria S3). Por lo tanto, los escenarios de selección de RYTHA de rasgo único optimizados deberían servir también como escenarios de selección muy cercanos al óptimo de selección de múltiples etapas a través de rasgos (demostrado para el índice de Elston). Según la hipótesis de Grüneberg et al. (2004) las diferencias entre los escenarios de selección de dos y tres etapas fueron pequeñas, especialmente con una mayor capacidad de prueba (Figura 1, Tabla 4, Tabla complementaria S3). Esta opción de reducir el tiempo para entrar en lanzamientos de variedades (dos en lugar de tres temporadas de pruebas en las etapas posteriores de mejora)

siempre es muy atractivo para los mejoradores y a menudo, es de vital importancia para el apoyo de sus programas de mejoramiento.

La selección de etapas múltiples fue claramente superior a la selección de una etapa, por ejemplo: la selección optimizada de tres etapas aumentó la respuesta de RYTHA en comparación con el Estándar I (100%) hasta 144.4 para 2268 parcelas y hasta 206.2% para 540 parcelas (Tabla 4, Figura 1). Los mejoradores de camote deberían probar en etapas posteriores de mejoramiento en diseños completos (todos los genotipos probados en todos los lugares y estaciones); ciertamente, no es un conocimiento nuevo y se menciona solo como una advertencia para la comunidad de mejoradores de camote. Sin embargo, nuestros resultados muestran que, especialmente en pequeños programas de mejoramiento, se pueden esperar grandes mejoras en las respuestas a la selección mediante la selección optimizada en múltiples etapas. Los mejoradores generalmente comienzan en etapas posteriores de reproducción con tres ubicaciones. Esto se consideró mediante la restricción de  $LOC1 \geq 3$ . Las diferentes relaciones VarComp no afectaron mucho la asignación de capacidad de prueba óptima [es decir, Relación VarComp A, B (Tabla 4, Tablas complementarias S3) y  $CL_{lb}$  de relaciones VarComp (resultados no presentes)]. El óptimo parece ser plano, según lo informado por Utz (1969). Se supone que un  $\sigma_G^2$  bajo y una topografía plana del óptimo son las razones por las que el rasgo único RYTHA y el índice de selección no muestran mucha diferencia en la asignación optimizada de recursos.

La selección optimizada de dos etapas no es muy inferior a la selección optimizada de tres etapas, especialmente a una capacidad de prueba media a alta (Figura 1, Tabla 4, Tabla complementaria S3). Por ejemplo: la selección optimizada de dos etapas con al menos tres localidades en la primera etapa (Recomendado I) aumentó la respuesta  $R_{rel}$  hasta un 146.1% para RYTHA en alta capacidad de prueba (2268 parcelas), mientras que la selección en tres etapas con al menos tres localidades

en la primera etapa aumentó el  $R_{rel}$  en 147,1% (Tabla 4). Nuestra recomendación es la selección en dos etapas en etapas avanzadas de mejoramiento del camote sin repeticiones de parcelas en la primera etapa (Recomendado I). La baja  $\sigma_{G \times S}^2$ , (también informado por Ngeve 1993; Grüneberg et al., 2004; Tumwegamire et al., 2016), es la razón principal de esta opción en el camote. Sin embargo, el valor de los ensayos de campo no repetidos en la primera etapa en las etapas avanzadas de mejoramiento aún es muy discutido entre los mejoradores de camote. En nuestro estudio, dos repeticiones para parcelas en la primera etapa en etapas avanzadas de mejoramiento redujeron la respuesta relativa al Estándar I (100%) en comparación con ninguna repetición de 146.1% a 143.3% para la capacidad de prueba 2268 parcelas y de 189.1% a 180.3% para capacidad de prueba de 540 parcelas (Tabla 4). Para los mejoradores que desean o deben usar dos repeticiones de parcelas en la primera etapa de mejoramiento en etapas avanzadas de mejoramiento, proporcionamos una optimización de la selección en dos etapas con dos repeticiones de parcelas y la restricción de  $LOC1 \geq 2$  (Recomendado II). Finalmente, queremos enfatizar el mejoramiento aplicado, que todos nuestros escenarios de selección optimizados de múltiples etapas muestran que es necesario seleccionar agresivamente, especialmente en la primera etapa. Se encontró un  $\alpha_1$  de 0.054–0.063 para la selección optimizada de dos etapas "Recomendado I", que es menor que la aproximación proporcionada por Finney (1958) para usar  $\alpha_i = \frac{1}{\alpha^s}$  o para seleccionar en cada etapa con un  $\alpha_i$  aproximadamente 0,10 (véase también Wricke y Weber 1986).

## V. CONCLUSIONES

La selección optimizada de múltiples etapas es claramente más eficiente en comparación con la selección de una etapa después de dos o tres temporadas de pruebas. Nuestra recomendación es la selección en dos etapas en etapas avanzadas de mejoramiento sin repeticiones de parcelas en la primera etapa. Así también queremos enfatizar en el mejoramiento aplicado de camote, todos nuestros escenarios de selección optimizados de múltiples etapas muestran que es necesario seleccionar agresivamente, especialmente en la primera etapa. Los resultados muestran que es posible "romper" la asociación negativa entre DM y BC, ya que posible combinar altos rendimientos, buena calidad como alto contenido de materia seca, alto contenido de almidón y alto contenido de  $\beta$ -caroteno (provitamina A) y finalmente es posible usar el número de raíces comerciales por planta para seleccionar indirectamente para rendimiento.

## VI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

33. Afuape SO, Nwankwo IIM, Omodamiro RA, Njoku JC, Ogbonna CL, Uzuegbu DC (2015) Targeted breeding for sweetpotato-based enterprises: variability, genotype-by-environment interaction, heritability and correlation studies of important sweetpotato root processing quality traits. *International Journal of Plant Breeding and Genetics* 9(4): 206–217.
34. Andrade M, Alvaro A, Menomussanga J, Makunde GS, Ricardo J, Grüneberg WJ, Eyzaguirre R, Low J, Ortiz R (2016) 'Alisha', 'Anamaria', 'Bie', 'Bita', 'Caelan', 'Ivone', 'Lawrence', 'Margarete' and 'Victoria' Sweetpotato. *Hort Sci* 51(5):597–600

35. Bouis H, Islam Y (2012) Delivering Nutrients Widely through Biofortification: Building on Orange Sweet Potato - Scaling up in Agriculture, Rural Development and Nutrition. Focus 19, Brief 11
36. Bovell-Benjamin AC (2007) Sweet potato: a review of its past, present, and future role in human nutrition. *Advances in Food and Nutrition Research* 52:1–59
37. Butler D (2018) Asreml: fits the linear mixed model. R package version 4.1.0.98. [www.vsni.co.uk](http://www.vsni.co.uk)
- Cervantes-Flores FC (2006) Development of a genetic linkage map and QTL analysis in sweetpotato. PhD thesis, North Carolina State University, Raleigh, USA
38. Cochran WG (1951) Improvement by means of selection. *Proceedings of the Second Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability*, 449-470, University of California Press, Berkeley, California
39. Dias AF, Romano L, Garagorry L (2010) Agricultural productivity in Latin America and the Caribbean and sources of growth. pp. 3713-3768. In *Handbook of agricultural economics*. Academic Press, Burlington
40. Elston RC (1963) A weight-free index for the purpose of ranking or selection with respect to several traits at a time. *Biometrics* 19:669–680
41. FAOSTAT (2015) Food balance sheets. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/FBS/report>. Accessed March 12th, 2019
42. Finney DJ (1956) The consequences of selection for a variate subject to errors of measurement. *Revue Inst. Int. Stat.* 24:1–10
43. Finney DJ (1958) Plant selection for yield improvement. *Euphytica* 7:83-106
44. Fraser A, Burnell D (1970) *Computer models in genetics*. McGraw-Hill Book Company New York, St. Louis, San Francisco, Düsseldorf, London, Mexico, Panama, Sydney, Toronto

45. Gemenet DC, Pereira GS, De Boeck B, Wood JC, Mollinari M, Olukolu BA, Diaz F, Mosquera V, Ssali RT, David M, Kitavi MN, Burgos G, Felde TZ, Ghislain M, Carey E, Swanckaert J, Coin LJM, Fei Z, Hamilton JP, Yada B, Yecho GC, Zeng ZB, Mwanga ROM, Khan A, Grüneberg WJ, Buell CR (2020) Quantitative trait loci and differential gene expression analyses reveal the genetic basis for negatively associated  $\beta$ -carotene and starch content in hexaploid sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.]. TAG 133: 23-36
46. Ginting E, Yulifianti R (2015) Characteristics of noodle prepared from orange-fleshed sweet potato and domestic wheat flour. *Procedia Food Sci.* 3:289-302
47. Grüneberg WJ, Abidin E, Ndolo P, Pereira CA, Hermann M (2004) Variance component estimations and allocation of resources for breeding sweet potato under East African conditions. *Plant Breeding* 123:311-315
48. Grüneberg WJ, Manrique K, Dapeng Z, Hermann M (2005) Genotype  $\times$  environment interactions for a diverse set of sweet potato clones evaluated across varying ecogeographic conditions in Peru. *Crop Sci* 45:2160-2171
49. Grüneberg WJ, Ma D, Mwanga ROM, Carey EE, Huamani K, Diaz F, Eyzaguirre R, Guaf E, Jusuf M, Karuniawan A, Tjintokohadi K, Song YS, Anil SR, Hossain M, Rahaman E, Attaluri SI, Somé K, Afuape SO, Adofo K, Lukonge E, Karanja L, Ndirigwe J, Ssemakula G, Agili S, Randrianaivoarivony JM, Chiona M, Chipungu F, Laurie SM, Ricardo J, Andrade M, Rausch Fernandes F, Mello AS, Khan MA, Labonte DR, Yecho GC (2015) Advances in sweetpotato breeding from 1992 to 2012. p. 3-68. In J. Low, M. Nyongesa, S. Quinn, and M. Parker (eds.) *Potato and sweetpotato in Africa-transforming the value chains for food and nutrition security*, CAB International, Boston USA

50. Grüneberg WJ, Eyzaguirre R, Diaz F, De Boeck B, Espinoza J, Mwanga ROM, Swanckaert J, Dapaah H, Andrade M, Makunde G, Tumwegamire S, Agili S, Ndingo-Chipungu FP, Attaluri S, Kapinga R, Nguyen T, Kaiyung X, Tjintokohadi K, Ssali RT, Carey T, Low L (2019) Procedures for the evaluation of sweetpotato trials. Manual. International Potato Center (CIP), Lima, Peru
51. Gurmu F, Shimelis HA, Lain MD (2017) Correlation and path-coefficient analysis of root yield and related traits among selected sweetpotato genotypes, *South African Journal of Plant and Soil* 2017: 1-8
52. Hanson WD, Brim CA (1963) Optimum allocation of test material for two-stage testing with an application to evaluation of soybean lines. *Crop Sci* 3:43-49
53. Hill J, Becker HC, Tigerstedt PMA (1998) Quantitative and ecological aspects of plant breeding. Chapman & Hall, London, UK
54. Laidig F, Utz HF (1992) Combining results from nonorthogonal trials series over years. *Biuletyn Oceny Odmian* 24–25:55–68.
55. Longin CFH, Mi X, Melchinger AE, Reif JC, Würschum T (2014) Optimum allocation of test resources and comparison of breeding strategies for hybrid wheat. *Theor App Genet* 127: 2117-2126
56. Longin CFH, Utz HF, Reif JC, Wegenast T, Schrippack W, Melchinger AE (2007) Hybrid maize breeding with double haploids: III. Efficiency of early testing prior to double haploid production in two-stage selection for testcross performance. *Theor Appl Genet* 115:519-527
57. Martin FM, Jones A (1986) Breeding sweet potatoes. *Plant Breeding Reviews* 4:313-345
58. Marulanda JJ, Mi X, Melchinger AE, Xu J-L, Würschum T, Longin CFH (2016) Optimum breeding strategies using genomic selection for hybrid breeding in wheat, maize, rye, barley,

- rice and triticale. *Theoretical Applied Genetics* 129: 1901-1913. Mbusa K, (2017) Genetic analysis of sweet potato (*Ipomoea batatas* (L) Lam) genotypes for beta carotene content and root yield in Kenya. Master Thesis, University of Nairobi, Kenya
59. Mi X, Utz HF, Technow F, Melchinger AE (2014) Optimizing resource allocation for multistage selection in plant breeding with R package Selection gain. *Crop Sci* 54:1413–1418
60. Mwanga ROM, Kyalo G, Ssemakula GN, Niringiye C, Yada B, Otema MA, Namakula J, Alajo A, Kigozi B, Makumbi RNM, Ball B-M, Grüneberg WJ, Low JW, Yencho GC (2016) Naspot 12 O and Naspot 13 O sweetpotato. *Hort Sci* 51(3):1-5
61. Narasimhamurthy PN, Patel NB, Patel AI, Koteswara RG (2018) Genetic variability, heritability and genetic advance for growth, yield and quality parameters among sweet potato [*Ipomoea batatas* (L.) lam.]. *International Journal of Chemical Studies* 6(4): 2410-2413
62. Ngeve JM (1993) Regression analysis of genotype x environment interaction in sweetpotato. *Euphytica* 71:231–38
63. Oduru V (2013) Genetic control of sugar, dry matter and beta-carotene in sweetpotato (*Ipomoea batatas* [L.] Lam). PhD thesis, University of Ghana
64. Patterson HD (1997) Analysis of series of variety trials. In: Kempton RA, Fox PN, Cerezo M. (eds) *Statistical Methods for Plant Variety Evaluation*. Plant Breeding Series 3 *Statistical Methods for Plant Variety Evaluation*. Springer, Dordrech, pp 139-160
65. Rahajeng W, Rahayuningsih SA (2017) Agronomic performance, variance component, and diversity of sixty-two sweet potato accessions. *Biodiversitas* 9(1): 95-100
66. SAS Institute Inc (2016) *Base SAS®9.4 Procedures Guide: Statistical Procedures*, Sixth Edition. Cary, NC
67. SAS Institute Inc (2018) *SAS/STAT®15.1 User’s Guide*. Cary, NC

68. Sombroek WG (1966) Amazon soils: a reconnaissance of the soils of the Brazilian Amazon region. Dissertation, university of Wageningen
69. Somé K, Ouedraogo TJ, Belem J, Asante KI, Veron G, Danquah YE (2015) Breeding sweetpotato for yield and beta-carotene content in Burkina Faso. In: Low J, Nyongesa M, Quinn S, Parker M (eds.) Potato and Sweetpotato in Africa-transforming the value chains for food and nutrition security. CAB International, Boston USA, pp???
70. Sun X, Peng T, Mumm RH (2011) The role and basics of computer simulation in support of critical decisions in plant breeding. *Mol Breed* 28:421-436
71. SweetPotatoBase (2019) LB-OFDP-PER2011 to LB-OFDP-PER2013 (Later breeding stages, orange flesh dual purpose Peru 2011 to 2013) comprising 27 files  
<https://sweetpotatobase.org/folder/1578>
72. SweetpotatoKnowledgePortal (2019) Sweetpotato Varieties LAC & USA 201904.  
<https://www.sweetpotatoknowledge.org/external-links/released-launched-sweetpotato-varieties-in-the-americas-update-march-2019>
73. Tumwegamire S, Kapinga R, Rubaihayo PR, LaBonte DR, Grüneberg WJ, G. Burgos, Zum T, Carpio R, Pawelzik E, Mwanga ROM (2011a) Evaluation of dry matter, protein, starch, sucrose,  $\beta$ -carotene, iron, zinc, calcium, and magnesium in East African sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam] germplasm. *Hort Sci* 46(3):348-357
74. Tumwegamire S, Rubaihayo PR, LaBonte DR, Diaz F, Kapinga R, Mwanga ROM, Grüneberg WJ (2011b) Genetic diversity in white- and orange-fleshed sweetpotato farmer varieties from East Africa evaluated by simple sequence repeat markers. *Crop Sci* 51:1132-1142

75. Tumwegamire S, Rubaihayo PR, Grüneberg WJ, LaBonte DR, Mwanga ROM, Kapinga R (2016) Genotype x environment interactions for East African orange-fleshed sweetpotato clones evaluated across varying eco-geographic conditions in Uganda. *Crop Sci* 56:1–17
76. Utz HF (1969). Multi-stage selection in plant breeding (in German). Works by the University of Hohenheim, Vol 49. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, Germany.
77. Utz HF (1984) Calculating and maximizing the gain from selection. *Vortr Pflanzenzüchtg* 7:30–40
78. Wegenast T, Utz HF, Longin CFH, Maurer HP, Dhillon BS, Melchinger AE (2008) Hybrid maize breeding with doubled haploids. IV. Number versus size of crosses and importance of parental selection in two-stage selection for testcross performance. *Theor Appl Genet* 117:251-260
79. Woolfe JA (1992) Sweet potato: an untapped food resource. Cambridge University Press, Cambridge, UK. Wricke G, Weber WE (1986) Quantitative genetics and selection in plant breeding. de Gruyter, Berlin.

## VII. TABLAS Y FIGURAS

**Tabla 1.** Descripción de los clones con los valores de índices mayores que los mejores clones control; los rasgos observados son rendimiento de raíz, número de raíces comerciales por planta, rendimiento de follaje, índice de cosecha, contenido de materia seca, contenido de almidón,  $\beta$ -caroteno, hierro, y el índice de Elston modificado como medias de 27 ambientes de trópico húmedo (CC = Clones control, PJ = Población Jewel, PZ = Población Zapallo, MV = Variedad moderna, FV = Variedad de agricultores, BL = Línea de mejoramiento,  $I_E$  = Índice de Elston, lista completa de clones en Tabla complementaria 1).

Clon	Número CIP	Tipo de cultivar	Origen	Pob.	RYTHA (t ha <sup>-1</sup> )	NCRPL	FYHTA (t ha <sup>-1</sup> )	HI (%)	DM (%)	STA (%)	$\beta$ -carotene (mg 100 g <sup>-1</sup> )	FE (mg kg <sup>-1</sup> )	$\sqrt[8]{I_E}$
<b>Jewel</b>	440031	MV	USA	CC	16.0	1.49	23.8	37.9	29.2	59.9	28.1	15.4	1.78
Tanzania	440166	FV	Uganda	CC	9.5	0.76	27.0	27.2	36.5	68.3	3.1	14.2	0.37
Huambachero	422650	FV	Peru	CC	4.0	0.50	13.9	24.9	37.7	66.8	2.9	20.5	0.30
Blesbok	440429	MV	South Africa	CC	18.7	1.77	13.7	55.8	25.6	63.0	0.1	15.0	0.04
PJ07.037	106672.1	BL	Peru	PJ	19.6	1.72	15.1	57.0	30.4	61.1	32.9	18.6	2.17
<b>PJ05.052</b>	194540.5	BL	Peru	PJ	22.2	1.96	12.2	63.9	30.0	61.1	34.1	17.2	2.09
PZ06.349	105097.1	BL	Peru	PZ	16.7	1.83	16.4	50.1	29.9	56.7	42.0	18.1	2.04

Clon	Número CIP	Tipo de cultivar	Origen	Pob.	RYTHA (t ha <sup>-1</sup> )	NCRPL	FYHTA (t ha <sup>-1</sup> )	HI (%)	DM (%)	STA (%)	β-carotene (mg 100 g <sup>-1</sup> )	FE (mg kg <sup>-1</sup> )	$\sqrt[8]{I_E}$
<b>PZ06.698</b>	105523.1	BL	Peru	PZ	16.7	1.49	20.5	46.6	30.1	60.2	50.0	17.0	2.02
PJ05.251	194533.44	BL	Peru	PJ	19.0	1.71	14.2	56.1	32.8	64.1	20.1	16.9	2.02
PZ06.307	NA	BL	Peru	PZ	17.1	1.92	16.2	50.6	30.0	57.4	40.8	17.7	2.02
PJ07.566	107771.1	BL	Peru	PJ	15.2	1.63	13.8	52.7	28.9	58.9	41.1	22.3	1.99
PJ07.057	NA	BL	Peru	PJ	18.9	1.75	19.7	50.0	28.9	58.2	30.7	16.5	1.89
PJ05.212	NA	BL	Peru	PJ	18.3	1.88	10.1	64.4	28.4	58.8	32.5	19.0	1.88
<b>PJ05.236</b>	189153.18	BL	Peru	PJ	18.0	1.70	15.6	53.0	28.1	57.4	25.0	18.9	1.87

**Tabla 2.** Componentes de variancia y heredabilidad ( $h^2$ ) de 42 genotipos en ensayos conducidos en 9 localidades de la Amazonia de Perú durante 2011–2013 ( $\sigma_G^2$ ,  $\sigma_{G \times L}^2$ ,  $\sigma_{G \times S}^2$ ,  $\sigma_{G \times L \times S}^2$ , y  $\sigma_s^2$ , son componentes de variancia debido a los genotipos, genotipos x localidad, genotipos x año, y genotipos x localidad x año, mientras  $\sigma_s^2$  es el componente de variancia debido al error de parcela, CL<sub>lb</sub> y CL<sub>ub</sub> son el inferior y superior límite de confianza al 95% de los componentes de variancia respectivamente;  $I_E$  (el índice de Elston).

Rasgo		$\sigma^2$	$\sigma^2$	$\sigma^2$	$\sigma^2$	$\sigma^2$	$h^2$
Rendimiento de raíz (t <sup>2</sup> ha <sup>-2</sup> )	Estimado	18.97	3.58	1.95	11.44	22.04	0.910
	CL <sub>lb</sub>	12.39	2.25	1.06	9.20	20.28	
	CL <sub>ub</sub>	32.62	6.60	4.70	14.61	24.04	
Número de raíces por planta	Estimado	0.158	0.014	0.011	0.054	0.239	0.932
	CL <sub>lb</sub>	0.104	0.007	0.005	0.037	0.220	
	CL <sub>ub</sub>	0.268	0.046	0.034	0.084	0.261	
Rendimiento de follaje (t <sup>2</sup> ha <sup>-2</sup> )	Estimado	32.63	5.04	3.77	27.98	73.53	0.886
	CL <sub>lb</sub>	21.08	2.36	1.78	21.36	67.50	
	CL <sub>ub</sub>	57.17	17.30	12.60	38.25	80.41	
Índice de cosecha (% <sup>2</sup> )	Estimado	154.47	12.04	15.25	26.13	112.72	0.942
	CL <sub>lb</sub>	102.34	7.34	9.79	18.16	103.64	
	CL <sub>ub</sub>	259.87	23.33	27.03	40.85	123.05	
Contenido de materia seca (% <sup>2</sup> )	Estimado	8.48	0.34	0.12	0.80	3.11	0.981
	CL <sub>lb</sub>	5.70	0.20	0.05	0.56	2.85	
	CL <sub>ub</sub>	13.93	0.70	0.53	1.23	3.41	
Contenido de almidón (% <sup>2</sup> )	Estimado	20.03	0.58	0.20	2.21	5.90	0.984
	CL <sub>lb</sub>	13.48	0.32	0.07	1.67	5.40	
	CL <sub>ub</sub>	32.88	1.43	1.50	3.05	6.46	
Contenido de β-carotene (mg <sup>2</sup> 100 g <sup>-2</sup> )	Estimado	142.56	1.55	4.94	10.61	18.62	0.982
	CL <sub>lb</sub>	95.85	0.67	3.24	8.43	17.01	
	CL <sub>ub</sub>	234.32	6.62	8.44	13.74	20.46	
Contenido de hierro iron (mg <sup>2</sup> kg <sup>-2</sup> )	Estimado	4.94	0.37	0.15	0.82	3.50	0.964
	CL <sub>lb</sub>	3.30	0.22	0.07	0.56	3.20	
	CL <sub>ub</sub>	8.21	0.75	0.54	1.31	3.83	
${}^8\sqrt{I_E}$	Estimado	0.275	0.034	0.004	0.037	0.260	0.961
	CL <sub>lb</sub>	0.183	0.022	0.001	0.021	0.238	
	CL <sub>ub</sub>	0.459	0.060	0.898	0.080	0.286	

**Tabla 3.** Coeficiente de correlaciones fenotípicas para rendimiento de raíz, número de raíces comerciales por planta, rendimiento de follaje, índice de cosecha, contenido de materia seca, contenido de almidón,  $\beta$ -caroteno, y hierro de ensayos conducidos en 9 localidades de la Amazonia Peruana durante 2011–2013 (CL<sub>lb</sub> and CL<sub>ub</sub> son los límites de confianza inferior y superior de las correlaciones al 95%).

Rasgo	Parametro	Rendimiento de raíz	Raíces comerciales por planta	Rendimiento de follaje	Índice de cosecha	Contenido de materia seca	Contenido de almidón	$\beta$ -caroteno
Raíces comerciales por planta	Estimado	0.811						
	CL <sub>lb</sub>	0.673						
	CL <sub>ub</sub>	0.894						
Rendimiento de follaje	Estimado	0.060	-0.044					
	CL <sub>lb</sub>	-0.248	-0.343					
	CL <sub>ub</sub>	0.358	0.264					
Índice de cosecha	Estimado	0.638	0.614	-0.590				
	CL <sub>lb</sub>	0.415	0.381	-0.758				
	CL <sub>ub</sub>	0.789	0.774	-0.349				
Contenido de materia seca	Estimado	-0.220	-0.258	0.205	-0.305			
	CL <sub>lb</sub>	-0.491	-0.521	-0.106	-0.557			
	CL <sub>ub</sub>	0.090	0.050	0.479	-0.001			
Contenido de almidón	Estimado	-0.110	-0.177	0.198	-0.209	0.763		
	CL <sub>lb</sub>	-0.401	-0.456	-0.113	-0.482	0.597		
	CL <sub>ub</sub>	0.200	0.135	0.473	0.102	0.866		
$\beta$ -caroteno	Estimado	0.148	0.219	-0.140	0.212	-0.189	-0.386	
	CL <sub>lb</sub>	-0.163	-0.091	-0.425	-0.098	-0.466	-0.618	
	CL <sub>ub</sub>	0.433	0.490	0.172	0.485	0.122	-0.093	
Contenido de hierro	Estimado	-0.046	0.046	-0.245	0.124	-0.313	-0.473	0.318
	CL <sub>lb</sub>	-0.345	-0.262	-0.511	-0.187	-0.563	-0.678	0.016
	CL <sub>ub</sub>	0.262	0.345	0.064	0.413	-0.010	-0.197	0.567

**Tabla 4.** Respuesta de selección en unidades estandarizadas (R) para los tres mejores genotipos para rendimiento de raíz (RYTHA) y el índice modificado de Elston ( $r\sqrt{I_E}$ , con r números de rasgos) para dos pruebas de capacidades contrastantes con 2268 y 540 parcelas [Opti. = optimizado; sel. = selección; TG<sub>i</sub> = genotipos testeados, LOC<sub>i</sub> = localidades, y REP<sub>i</sub> = repeticiones en campanas i; R<sub>rel</sub> = respuesta de selección relativa para estandar I (one-stage selection); componentes de variancia de  $\sigma^2_G : \sigma^2_{G \times S} : \sigma^2_{G \times L \times S} : \sigma^2_S$  (A) 1:0.189:0.103:0.603:1.162 para RYTHA y (B) 1:0.124:0.012:0.133:0.947 para índice de Elston].

Rasgo	Capacidad de parcela	Var. comp. ratio <sup>1</sup>	Scenario <sup>2</sup>	TG <sub>1</sub>	TG <sub>2</sub>	TG <sub>3</sub>	LOC <sub>1</sub>	LOC <sub>2</sub>	LOC <sub>3</sub>	REP <sub>1</sub>	REP <sub>2</sub>	REP <sub>3</sub>	R	R <sub>rel.</sub>
RYTHA	2268	A	Standard I	42	42	42	9	9	9	2	2	2	1.821	100.0
			Standard II	63	63	0	9	9	0	2	2	0	1.952	107.2
			Standard III	63	63	63	6	6	6	2	2	2	1.958	107.5
			Standard IV	94	94	0	6	6	0	2	2	0	2.064	113.3
			Opti. three-stage sel., TG <sub>1</sub> ≤ 500, LOC ≤ 12, REP <sub>1</sub> = 2	499	77	8	1	7	12	2	2	2	2.607	143.2
			Opti. three-stage sel., TG <sub>1</sub> ≤ 500, LOC ≤ 12, REP <sub>1</sub> = 1	500	27	5	3	12	12	1	2	2	2.629	144.4
			Opti. three-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 2	318	15	5	3	8	12	2	2	2	2.482	136.3
			Opti. three-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 1	498	35	6	3	9	12	1	2	2	2.628	144.3
			Opti. two-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 2	326	13	0	3	12	0	2	2	0	2.452	134.7
			Recommended I: Opti. two-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 1	500	32	0	3	12	0	1	2	0	2.579	141.6
			Recommended II: Opti. two-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 2, TG <sub>2</sub> ≥ 25, REP <sub>1</sub> = 2	442	25	0	2	10	0	2	2	0	2.517	138.2
			Index		B	Standard I	42	42	42	9	9	9	2	2

Continúa Tabla 4.

Rasgo	Capacidad de parcela	Var. comp. ratio <sup>1</sup>	Scenario <sup>1</sup>	TG <sub>1</sub>	TG <sub>2</sub>	TG <sub>3</sub>	LOC <sub>1</sub>	LOC <sub>2</sub>	LOC <sub>3</sub>	REP <sub>1</sub>	REP <sub>2</sub>	REP <sub>3</sub>	R	R <sub>rel.</sub>
			Standard II	63	63	0	9	9	0	2	2	0	2.030	108.4
			Standard III	63	63	63	6	6	6	2	2	2	2.025	108.2
			Standard IV	94	94	0	6	6	0	2	2	0	2.162	115.5
			Opti. three-stage sel., TG <sub>1</sub> ≤ 500, LOC ≤ 12, REP <sub>1</sub> = 2	498	64	5	1	9	12	2	2	2	2.746	146.7
			Opti. 3 stage sel., TG <sub>1</sub> ≤ 500, LOC ≤ 12, Rep <sub>1</sub> = 1	500	36	5	3	9	12	1	2	2	2.753	1.47.1
			Opti. three-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 2	334	12	5	3	6	12	2	2	2	2.613	139.6
			Opti. three-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 1	500	36	5	3	9	12	1	2	2	2.753	147.1
			Opti. 2stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 2	338	10	0	3	12	0	2	2	0	2.606	139.2
			Recommended I: Opti. 2 stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, Rep <sub>1</sub> = 1	500	32	0	3	12	0	1	2	0	2.734	146.1
			Recommended II: Opti. two-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 2, TG <sub>2</sub> ≥ 25, REP <sub>1</sub> = 2	454	25	0	2	9	0	2	2	0	2.682	143.3
RYTHA	540	A	Standard I	10	10	10	9	9	9	2	2	2	1.106	100.0
			Standard II	15	15	0	9	9	0	2	2	0	1.312	118.6
			Standard III	15	15	15	6	6	6	2	2	2	1.316	119.0
			Standard IV	22	22	0	6	6	0	2	2	0	1.475	133.3
			Opti. three-stage sel., TG <sub>1</sub> ≤ 500, LOC ≤ 12, REP <sub>1</sub> = 2	170	20	7	1	2	6	2	2	2	2.117	191.4

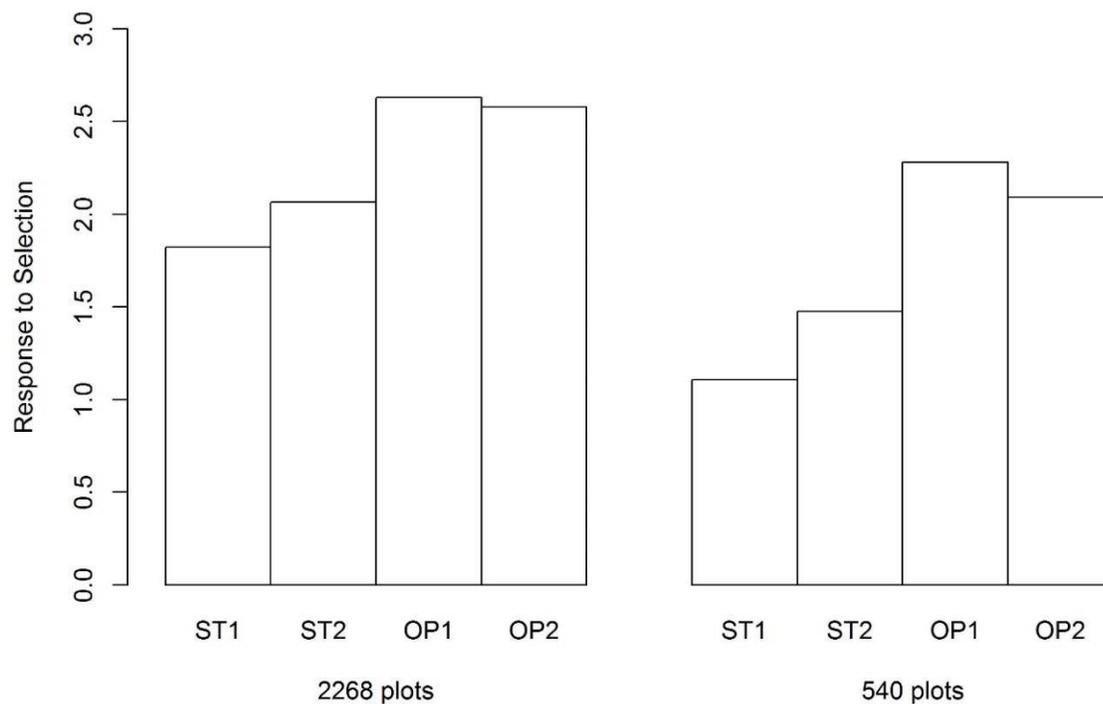
Continúa Tabla 4.

Rasgo	Capacidad de parcela	Var. comp. ratio	Scenario <sup>1</sup>	TG <sub>1</sub>	TG <sub>2</sub>	TG <sub>3</sub>	LOC <sub>1</sub>	LOC <sub>2</sub>	LOC <sub>3</sub>	REP <sub>1</sub>	REP <sub>2</sub>	REP <sub>3</sub>	R	R <sub>rel.</sub>
			Opti. three-stages sel., TG <sub>1</sub> ≤ 500, LOC ≤ 12, REP <sub>1</sub> = 1	326	29	7	1	2	7	1	2	2	2.280	206.2
			Opti. three-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 2	72	8	5	3	3	6	2	2	2	1.907	172.4
			Opti. three-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 1	138	11	5	3	3	6	1	2	2	2.107	190.5
			Opti. two-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 2	76	7	0	3	6	0	2	2	0	1.906	172.3
			Recommended I: Opti. two-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 1	144	9	0	3	6	0	1	2	0	2.092	189.1
			Recommended II: Opti. two-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 2, TG <sub>2</sub> ≥ 10, REP <sub>1</sub> = 2	105	10	0	2	6	0	2	2	0	1.994	180.3
Indice		B	Standard I	10	10	10	9	9	9	2	2	2	1.136	100.0
			Standard II	15	15	0	9	9	0	2	2	0	1.364	120.1
			Standard III	15	15	15	6	6	6	2	2	2	1.361	119.8
			Standard IV	22	22	0	6	6	0	2	2	0	1.545	136.0
			Opti. three-stage sel., TG <sub>1</sub> ≤ 500, LOC ≤ 12, REP <sub>1</sub> = 2	186	15	6	1	2	6	2	2	2	2.309	203.3
			Opti. three-stage sel., TG <sub>1</sub> ≤ 500, LOC ≤ 12, REP <sub>1</sub> = 1	352	26	7	1	2	6	1	2	2	2.485	218.8
			Opti. three-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 2	74	6	5	3	3	6	2	2	2	2.033	179.0
			Opti. three-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 1	142	9	5	3	3	6	1	2	2	2.252	198.2
			Opti. two-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 2	80	5	0	3	6	0	2	2	0	2.048	180.3

**Continúa Tabla 4.**

Rasgo	Capacidad de parcela	Var. comp. ratio	Scenario <sup>1</sup>	TG <sub>1</sub>	TG <sub>2</sub>	TG <sub>3</sub>	LOC <sub>1</sub>	LOC <sub>2</sub>	LOC <sub>3</sub>	REP <sub>1</sub>	REP <sub>2</sub>	REP <sub>3</sub>	R	R <sub>rel.</sub>
			Recommended I: Opti. two-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 1	148	8	0	3	6	0	1	2	0	2.253	198.3
			Recommended II: Opti. two-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 2, TG <sub>2</sub> ≥ 10, REP <sub>1</sub> = 2	110	10	0	2	5	0	2	2	0	2.152	189.4

<sup>1</sup>Restricción en escenarios de mejoramiento: un máximo de 500 genotipos, un máximo de 12 localidades, un máximo de repeticiones por localidad, y localidades comunes en 1- 2 estados de selección y en 1-3 estados de selección; Estándares I-IV son un-estado de selección despues de tres campañas de prueba (Standard I and III) con 2 repeticiones o un-estado de selección despues de 2 campañas de prueba (Estándar II and IV) con 2 repeticiones; tres-estados de selección optimizado con un máximo de 12 localidades y un máximo de 500 genotipos con 2 repeticiones con dos replicaciones en cada etapa o una replicación en la etapa 1 y dos replicaciones en la etapa 2 y 3, así como al menos dos o tres ubicaciones en la etapa 1 con dos replicaciones en cada etapa o una replicación en la etapa 1 y dos replicaciones en la etapa 2 y 3. Selección en dos etapas optimizada con un máximo de 12 ubicaciones y un máximo de 500 genotipos con al menos tres ubicaciones en la etapa 1 y dos repeticiones en cada etapa o al menos tres ubicaciones en la etapa 1 y una repetición en la etapa 1 (Recomendado I para la reproducción programas que utilizan diseños no replicados) o al menos dos ubicaciones en la etapa 1, dos repeticiones en la etapa 1 y 2, y al menos 25 y 10 genotipos probados en la etapa 2 para una capacidad de prueba total de 2268 y 540 parcelas, respectivamente (Recomendado II para programas no excepto los diseños no replicados).



**Figura 1.** Respuesta de selección en unidades estandarizadas en rendimiento de raíz para los mejores tres genotipos seleccionados con un total de capacidad de prueba de 2268 o 540 parcelas: ST1 = un-estado de selección (Standard I) evaluando 42 o 10 clones con una capacidad de prueba de 2268 o 540 parcelas, respectivamente, en nueve localidades con dos repeticiones a través de tres campanas; ST2 = un-estado de selección (Standard IV) evaluando 94 o 22 clones con una capacidad de 2268 o 540 parcelas, respectivamente, con seis localidades y dos repeticiones en dos campanas; OP1 = tres estados de selección optimizado con la restricción de evaluar no más de 500 clones ( $TG_1 \leq 500$ ) no más de 12 localidades ( $LOC \leq 12$ ) y permitiendo una localidad en la primera etapa ( $LOC_1 \geq 1$ ) sin repeticiones en la primera etapa ( $REP_1 = 1$ ) y más de tres repeticiones en la segunda y tercera etapa; OP2 = dos etapas de selección optimizado (Recomendado I) con la restricción de prueba de no más de 500 clones ( $TG_1 \leq 500$ ) y no más de 12 localidades ( $LOC \leq 12$ ) y con al menos 3 localidades en la primera etapa ( $LOC_1 \geq 3$ ) sin repeticiones en el primer estado ( $REP_1 = 1$ ) y no más de tres repeticiones en el segundo estado.

## VIII. ANEXOS.

**Tabla complementaria S1.** Descripción de clones (N = 42) y medias para rendimiento de raíces, número de raíces comerciales por planta, rendimiento de follaje, índice de cosecha, materia seca, almidón,  $\beta$ -caroteno, hierro, y el índice de Elston modificado a través de 27 ambientes de trópico húmedo (CC = check clones, PJ = Población Jewel, PZ = población Zapallo, MV = Variedad moderna, FV = Variedad de agricultores, BL = línea de mejoramiento,  $I_E$  = Índice de Elston, cultivares, ordenado por tipo de clon y rango de valores  $^8\sqrt{I_E}$ ; mejor CC y BL selectos en negrita).

Clon	Número CIP	Tipo de cultivar	Origen	Pob.	RYTHA (t ha <sup>-1</sup> )	Raíces/pl anta	FYHTA (t ha <sup>-1</sup> )	Índice de cosecha (%)	Materia seca (%)	Almidón (%)	$\beta$ -caroteno (mg 100 g <sup>-1</sup> )	hierro (mg kg <sup>-1</sup> )	$^8\sqrt{I_E}$
<b>Jewel</b>	440031	MV	USA	CC	16.0	1.49	23.8	37.9	29.2	59.9	28.1	15.4	1.78
Tanzania	440166	FV	Uganda	CC	9.5	0.76	27.0	27.2	36.5	68.3	3.1	14.2	0.37
Huambachero	422650	FV	Peru	CC	4.0	0.50	13.9	24.9	37.7	66.8	2.9	20.5	0.30
Blesbok	440429	MV	South Africa	CC	18.7	1.77	13.7	55.8	25.6	63.0	0.1	15.0	0.04
PJ07.037	106672.1	BL	Peru	PJ	19.6	1.72	15.1	57.0	30.4	61.1	32.9	18.6	2.17
<b>PJ05.052</b>	194540.5	BL	Peru	PJ	22.2	1.96	12.2	63.9	30.0	61.1	34.1	17.2	2.09
PZ06.349	105097.1	BL	Peru	PZ	16.7	1.83	16.4	50.1	29.9	56.7	42.0	18.1	2.04
<b>PZ06.698</b>	105523.1	BL	Peru	PZ	16.7	1.49	20.5	46.6	30.1	60.2	50.0	17.0	2.02
PJ05.251	194533.44	BL	Peru	PJ	19.0	1.71	14.2	56.1	32.8	64.1	20.1	16.9	2.02
PZ06.307	NA	BL	Peru	PZ	17.1	1.92	16.2	50.6	30.0	57.4	40.8	17.7	2.02
PJ07.566	107771.1	BL	Peru	PJ	15.2	1.63	13.8	52.7	28.9	58.9	41.1	22.3	1.99
PJ07.057	NA	BL	Peru	PJ	18.9	1.75	19.7	50.0	28.9	58.2	30.7	16.5	1.89
PJ05.212	NA	BL	Peru	PJ	18.3	1.88	10.1	64.4	28.4	58.8	32.5	19.0	1.88
<b>PJ05.236</b>	189153.18	BL	Peru	PJ	18.0	1.70	15.6	53.0	28.1	57.4	25.0	18.9	1.87

**Continua Tabla complementaria S1.**

Clon	Número CIP	Tipo de cultivar	Origen	Pob.	RYTHA (t ha <sup>-1</sup> )	Raíces/planta	FYTHA (t ha <sup>-1</sup> )	Indice cosecha (%)	Materia seca (%)	Almidón (%)	β-caroteno (mg 100 g <sup>-1</sup> )	hierro (mg kg <sup>-1</sup> )	$\sqrt[8]{I_E}$
PJ05.130	NA	BL	Peru	PJ	12.8	1.40	13.3	49.5	28.7	56.3	46.4	22.7	1.85
PZ06.120	105058.2	BL	Peru	PZ	12.3	1.56	11.6	51.4	29.9	60.2	33.3	19.8	1.76
PJ05.219	NA	BL	Peru	PJ	14.3	1.54	8.3	61.8	31.0	57.4	30.5	21.7	1.75
PJ07.002	NA	BL	Peru	PJ	14.7	1.43	17.0	47.9	27.7	59.6	28.1	20.5	1.73
PZ06.348	NA	BL	Peru	PZ	14.1	1.33	16.0	46.6	32.1	62.1	25.2	15.8	1.73
PZ06.027	NA	BL	Peru	PZ	15.6	1.42	14.4	50.8	26.6	56.1	37.6	21.1	1.72
PJ05.091	NA	BL	Peru	PJ	12.5	1.25	11.8	52.3	28.5	55.4	49.2	22.6	1.70
PZ06.053	NA	BL	Peru	PZ	13.3	1.34	19.8	42.4	29.6	60.1	33.9	17.6	1.70
PZ06.115	NA	BL	Peru	PZ	12.4	1.16	22.6	37.1	29.2	58.2	30.1	17.5	1.63
PJ05.302	NA	BL	Peru	PJ	10.3	1.11	17.7	37.4	32.0	61.1	16.3	18.4	1.57
PJ05.258	NA	BL	Peru	PJ	9.9	1.04	22.4	29.4	30.5	61.1	17.9	18.8	1.56
PJ05.120	NA	BL	Peru	PJ	10.2	1.14	11.8	46.8	32.8	65.1	24.6	17.0	1.50
PJ05.043	NA	BL	Peru	PJ	14.1	1.52	7.7	64.9	28.0	59.5	29.5	17.2	1.47
PJ05.202	NA	BL	Peru	PJ	8.9	1.07	18.0	34.2	28.6	52.3	37.7	20.7	1.42
PJ05.227	NA	BL	Peru	PJ	11.0	1.31	12.2	52.7	31.2	59.4	32.3	18.2	1.42
PZ06.024	NA	BL	Peru	PZ	10.4	1.04	21.5	28.6	28.0	55.3	30.8	18.2	1.38
PZ06.085	NA	BL	Peru	PZ	14.9	1.79	9.7	59.2	25.2	50.0	41.7	21.3	1.37
PJ05.238	NA	BL	Peru	PJ	8.1	0.96	12.6	38.0	28.7	56.3	31.8	18.1	1.37
PZ06.011	NA	BL	Peru	PZ	9.7	0.75	17.2	34.4	30.1	58.9	27.2	16.9	1.36

**Continúa Tabla complementaria S1.**

Clon	Número CIP	Tipo de cultivar	Origen	Pob.	RYTHA (t ha <sup>-1</sup> )	Raíces/pl anta	FYTHA (t ha <sup>-1</sup> )	Índice de cosecha (%)	Materia seca (%)	almidón (%)	β-caroteno (mg 100 g <sup>-1</sup> )	Hierro (mg kg <sup>-1</sup> )	$\sqrt[8]{I_E}$
PJ05.213	NA	BL	Peru	PJ	7.9	0.87	15.3	33.7	30.5	60.3	21.8	18.5	1.25
PZ06.103	NA	BL	Peru	PZ	9.7	1.05	15.8	35.6	26.2	55.8	11.8	18.0	1.17
PJ05.231	NA	BL	Peru	PJ	9.5	1.00	9.5	47.5	28.5	58.4	31.1	17.6	1.16
PZ06.360	NA	BL	Peru	PZ	18.1	1.58	10.9	61.7	26.6	54.5	8.7	17.4	1.15
SR01.018	NA	BL	Peru	NA	15.5	1.25	33.0	31.5	30.5	59.1	24.1	13.4	1.00
PZ06.114	NA	BL	Peru	PZ	5.6	0.67	25.4	20.3	31.6	58.3	38.2	16.9	0.98
PZ06.196	NA	BL	Peru	PZ	6.9	0.65	34.4	19.4	35.5	67.8	19.6	16.9	0.98
PJ05.039	NA	BL	Peru	PJ	5.9	0.77	15.8	29.9	24.0	52.2	14.6	21.7	0.50
PZ06.077	NA	BL	Peru	PZ	22.5	2.20	11.0	65.6	22.7	43.5	42.8	22.0	0.23
$\bar{x}$					13.4	1.34	16.4	45.2	29.5	58.7	28.6	18.4	1.45
$\sigma_G$					4.36	0.398	5.71	12.43	2.91	4.48	11.94	2.22	0.53
$\bar{x} + \sigma_G$					17.7	1.74	22.1	57.7	32.5	63.2	40.5	20.7	1.97

**Tabla complementaria S2.** Estimaciones de correlación genética con un modelo bivariado usando ASREML para rendimiento de raíz, número de raíces comerciales por planta, rendimiento de raíz, índice de cosecha, materia seca, almidón,  $\beta$ -caroteno, y hierro de ensayos conducidos en la Amazonia Peruana durante 2011–2013 ( $CL_{lb}$  and  $CL_{ub}$  son los límites de confianza inferior y superior de las correlaciones al 95%, N = 42).

Rasgo	Parametro	RYTHA	Raíces com/planta	Rendimiento de follaje	Índice de cosecha	Materia seca	Almidón	$\beta$ -caroteno
Raíces com/planta	Estimated	0.957						
	$CL_{lb}$	0.920						
	$CL_{ub}$	0.976						
Rendimiento de follaje	Estimated	-0.261	-0.043					
	$CL_{lb}$	-0.523	-0.342					
	$CL_{ub}$	0.046	0.264					
Índice de cosecha	Estimated	0.810	0.884	-0.756				
	$CL_{lb}$	0.671	0.793	-0.861				
	$CL_{ub}$	0.893	0.936	-0.586				
Materia seca	Estimated	-0.403	-0.481	0.419	-0.454			
	$CL_{lb}$	-0.629	-0.684	0.131	-0.666			
	$CL_{ub}$	-0.112	-0.207	0.641	-0.174			
Almidón	Estimated	-0.256	-0.378	0.361	-0.332	0.841		
	$CL_{lb}$	-0.519	-0.611	0.064	-0.577	0.721		
	$CL_{ub}$	0.051	-0.083	0.599	-0.031	0.911		
$\beta$ -caroteno	Estimated	0.305	0.418	-0.195	0.352	-0.302	-0.499	
	$CL_{lb}$	0.001	0.130	-0.471	0.053	-0.554	-0.697	
	$CL_{ub}$	0.557	0.640	0.115	0.592	0.002	-0.229	
Hierro	Estimated	-0.088	0.101	-0.526	0.239	-0.361	-0.530	0.434
	$CL_{lb}$	-0.381	-0.209	-0.715	-0.070	-0.599	-0.718	0.149
	$CL_{ub}$	0.221	0.392	-0.264	0.506	-0.064	-0.269	0.651

**Tabla complementaria S3.** Respuesta de selección en unidad estandarizada (R) para los tres mejores genotipos para rendimiento de raíz (RYTHA) e Índice de Elston con un total de capacidad de prueba de 1080 parcelas [Opti. = optimizado; sel. = selección; TG<sub>i</sub>= genotipos evaluados, LOC<sub>i</sub>= localidades, y REP<sub>i</sub>= repeticiones en campañas en temporada i; R<sub>rel</sub>= respuesta de selección relativa a estandar I (un-estado de selección despues de tres campañas de prueba con 9 localidades en cada campana, y dos repeticiones por cada localidad; componentes de variancia of  $\sigma^2_G : \sigma^2_{G \times L} : \sigma^2_{G \times S} : \sigma^2_{G \times L \times S} : \sigma^2_s$  (A) 1 : 0.189 : 0.103 : 0.603 : 1.162 para rendimiento y (B) 1 : 0.124 : 0.012 : 0.133 : 0.947 para el índice de Elston].

Rasgo	Var. comp. ratio <sup>1</sup>	Scenario <sup>1</sup>	TG <sub>1</sub>	TG <sub>2</sub>	TG <sub>3</sub>	LOC <sub>1</sub>	LOC <sub>2</sub>	LOC <sub>3</sub>	REP <sub>1</sub>	REP <sub>2</sub>	REP <sub>3</sub>	R	R <sub>rel.</sub>
Rendimiento	A	Standard I	20	20	20	9	9	9	2	2	2	1.483	100.0
		Standard II	30	30	0	9	9	0	2	2	0	1.645	110.9
		Standard III	30	30	30	6	6	6	2	2	2	1.650	111.3
		Standard IV	45	45	0	6	6	0	2	2	0	1.784	120.3
		Opti. three-stage sel., TG <sub>1</sub> ≤ 500, LOC ≤ 12, REP <sub>1</sub> = 2	377	31	7	1	3	10	2	2	2	2.422	163.3
		Opti. three-stage sel., TG <sub>1</sub> ≤ 500, LOC ≤ 12, REP <sub>1</sub> = 1	498	57	10	1	3	12	1	2	2	2.524	170.2
		Opti. three-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 2	145	11	5	3	5	10	2	2	2	2.199	148.3
		Opti. three-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 1	277	16	6	3	4	10	1	2	2	2.385	160.8
		Opti. two-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 2	153	9	0	3	9	0	2	2	0	2.182	147.1
		Recommended I: Opti. two-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 1	288	12	0	3	9	0	1	2	0	2.353	158.7
Recommended II: Opti. two-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 2, TG <sub>2</sub> ≥ 15, REP <sub>1</sub> = 2	210	15	0	2	8	0	2	2	0	2.258	152.3		
Index	B	Standard I	20	20	20	9	9	9	2	2	2	1.524	100.0

**Continúa Tabla complementaria S3.**

Rasgo	Var. comp. ratio <sup>1</sup>	Scenario <sup>1</sup>	TG <sub>1</sub>	TG <sub>2</sub>	TG <sub>3</sub>	LOC <sub>1</sub>	LOC <sub>2</sub>	LOC <sub>3</sub>	REP <sub>1</sub>	REP <sub>2</sub>	REP <sub>3</sub>	R	R <sub>rel.</sub>
		Standard II	30	30	0	9	9	0	2	2	0	1.710	112.2
		Standard III	30	30	30	6	6	6	2	2	2	1.706	111.9
		Standard IV	45	45	0	6	6	0	2	2	0	1.869	122.6
		Opti. three-stage sel., TG <sub>1</sub> ≤ 500, LOC ≤ 12, REP <sub>1</sub> = 2	411	23	6	1	3	10	2	2	2	2.612	171.4
		Opti. three-stage sel., TG <sub>1</sub> ≤ 500, LOC ≤ 12, REP <sub>1</sub> = 1	500	67	13	1	2	12	1	2	2	2.701	177.2
		Opti. three-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 2	153	9	5	3	4	9	2	2	2	2.329	152.8
		Opti. three-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 1	296	14	6	3	3	9	1	2	2	2.531	166.1
		Opti. two-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 2	159	7	0	3	9	0	2	2	0	2.330	152.9
		Recommended I: Opti. two-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 3, REP <sub>1</sub> = 1	301	11	0	3	8	0	1	2	0	2.519	165.3
		Recommended II: Opti. two-stage sel., LOC <sub>1</sub> ≥ 2, TG <sub>2</sub> ≥ 15, REP <sub>1</sub> = 2	217	15	0	2	7	0	2	2	0	2.420	158.8

<sup>1</sup>Restricción en los escenarios de mejoramiento: un máximo de 500 genotipos, un máximo de 12 localidades, un máximo de tres repeticiones por localidad y localidades comunes en las etapas 1 y 2 en la selección en dos etapas y en las etapas 1 a 3 en la selección en tres etapas; Los estándares I-IV son selección de una etapa después de tres temporadas de prueba (Estándar I y III) con dos repeticiones o selección de una etapa después de dos temporadas de prueba (Estándar II y IV) con dos repeticiones; Selección en tres etapas optimizada con un máximo de 12 localidades y un máximo de 500 genotipos con dos repeticiones en cada etapa o una repetición en la etapa 1 y dos repeticiones en las etapas 2 y 3, así como al menos dos o tres ubicaciones en la etapa 1 con dos réplicas en cada etapa o una réplica en la etapa 1 y dos réplicas en las etapas 2 y 3. Selección en dos etapas optimizada con un máximo de 12 localidades y un máximo de 500 genotipos con al menos tres ubicaciones en la etapa 1 y dos réplicas en cada una etapa o al menos tres ubicaciones en la etapa 1 y una repetición en la etapa 1 (recomendado I para programas de mejoramiento que utilizan diseños sin replicación) o al menos dos ubicaciones en la etapa 1, dos repeticiones en la etapa 1 y 2, y al menos 15 genotipos probados en la etapa 2 (Recomendado II para programas sin excepción de diseños no replicados).