

**GENETIC EVALUATION OF 14 CHRYSANTHEMUM CULTIVARS (*Chrysanthemum x morifolium* Ramat.) AND ESTIMATION OF THE EXPECTED GENETIC VALUE FOR 6 TRAITS OF AGRONOMIC AND ECONOMIC IMPORTANCE**

**EVALUACIÓN GENÉTICA DE 14 VARIEDADES DE CRISANTEMO (*Chrysanthemum x morifolium* Ramat.) Y ESTIMACIÓN DEL VALOR GENÉTICO ESPERADO PARA 6 RASGOS DE IMPORTANCIA AGRONÓMICA Y ECONÓMICA**

---

**Mateo Múnera Manco; Samir Julián Calvo Cardona**  
**Maestría en Sanidad Vegetal**  
**Facultad de Ciencias Agropecuarias**

**ABSTRACT**

Several papers have reported the quantitative nature of the inheritance of tolerance to nematodes of the genus *Meloidogyne* in plants and, despite, it is an important pest in chrysanthemum production there are no research on the estimation of genetic parameters for the trait and its genetic correlation with other agronomic or economic traits.

The objective of this work was to carry out a genetic evaluation of 14 varieties of chrysanthemum in order to estimate the genetic parameters and the expected genetic values of 6 traits of agronomic and commercial importance. Fourteen varieties of chrysanthemum were planted under greenhouse conditions with 5 individuals per variety in a plot with high populations (between 400-600 individuals in 100 grams of soil) of nematodes from the *Meloidogyne*'s genus during two seasons of production between 2018-2019; height was measured at harvest point, weight of the stem was measured at 70cm length; number of flowers per stem, number of nodes per gram of root, response time and vase life were, also, measured. Genetic parameters (heritability and genetic correlation), expected genetic values and phenotypic correlations for all traits were estimated using Bayesian inference. Mean heritability values were found for all the traits ( $h^2 = 0.21-0.48$ ) and a high and negative genetic correlation was found between the vase life and the severity of the infection (-0.63). These results show the possibility of indirect selection of traits in *Chrysanthemum* breeding programs.

**KEYWORDS**

Genetic parameters, heritability, genetic correlation, phenotypic correlation, *Chrysanthemum*

**RESUMEN**

Varios trabajos han reportado la naturaleza cuantitativa de la herencia de la resistencia a nematodos del género *Meloidogyne* en plantas y, a pesar de que es una enfermedad de importancia en la producción de Crisantemo, no hay trabajos que reporten la estimación de parámetros genéticos para el rasgo y su correlación genética con otros rasgos de importancia agronómica o económica.

Este trabajo tuvo como objetivo realizar una evaluación genética de 14 variedades de crisantemo, con el fin de estimar los parámetros genéticos y los valores genéticos esperados para 6 rasgos de importancia agronómica y comercial. Para este estudio se sembraron 14 variedades de crisantemo con 5 individuos por variedad, bajo condiciones de invernadero, en una parcela con altas poblaciones de nematodos del género *Meloidogyne* (entre 400-600 individuos en 100 gramos de suelo), durante dos temporadas de producción, entre 2018-2019. Allí se midió la altura en punto de corte, el peso del tallo a

70 cm de longitud, el número de flores por tallo, el número de nudos por gramo de raíz, el tiempo de respuesta y la vida en florero. También, se estimaron los parámetros genéticos (heredabilidad y correlación genética), los valores genéticos esperados y las correlaciones fenotípicas para todos los rasgos, usando inferencia bayesiana. Como resultado de la investigación se encontraron valores de heredabilidad entre  $h^2=0.21$  y  $h^2=0.48$  para todos los rasgos. Además, se encontró una correlación genética alta y negativa entre el rasgo vida en florero y severidad de la infección (-0.63). Estos resultados demuestran la posibilidad de realizar selección indirecta de rasgos en los programas de mejoramiento genético en Crisantemo.

## **PALABRAS CLAVES**

Parámetros genéticos, heredabilidad, correlación genética, correlación fenotípica, selección indirecta, Crisantemo

## **INTRODUCCIÓN**

Colombia exporta el 15.9% de la producción mundial de flor cortada; de las cuales, el crisantemo (*Chrysanthemum x morifolium* Ramat) significó ventas superiores a los 100 millones de dólares en 2017 (TradeMap, 2018). Las fincas productoras de crisantemo se localizan principalmente en Cundinamarca y Antioquia (ASOCOLFLORES, 2018) y debido a las condiciones agroecológicas de las zonas, se han presentado limitaciones productivas asociadas a las plagas y enfermedades que afectan este cultivo; su manejo y control se constituye como uno de los mayores retos para el aumento de la productividad en aras de afrontar el crecimiento actual en la demanda de flor en los mercados norteamericano, europeo y asiático.

Entre las enfermedades más importantes se destacan los nematodos pertenecientes a los géneros *Meloidogyne*, *Pratylenchus* y *Paratylenchus* que causan pérdidas económicas que pueden llegar a ser del 100% del cultivo según reporta Ortuño y Oro (2002). Estas pérdidas están relacionadas con la disminución de la calidad de follaje, peso del tallo y disminución del número de puntos florales; además, el estrés causado por la infección puede afectar directamente la vida media en florero, característica fundamental a la hora de decidir si una variedad debe o no producirse comercialmente (Viyachaia *et al.*, 2015; Solano *et al.*, 2015).

Debido a su ciclo de vida, a la distribución global que presentan y la alta capacidad que tienen de generar daño, los nematodos pertenecientes al género *Meloidogyne* requieren de una mayor atención en la producción de Crisantemo. Estos nematodos son parásitos obligados sésiles; no obstante, sus larvas, son capaces de migrar por el suelo hasta encontrar un nuevo hospedero y parasitarlo (Favery *et al.*, 2016). Los mecanismos por los cuales logran infectar la planta aún son tema de debate (Abad y Williamson, 2010), sin embargo, está claro que una infección exitosa dependerá de la capacidad que tenga el nematodo de sobrepasar los mecanismos de defensa del hospedero y la eficiencia de inducir la formación de células gigantes, estructuras necesarias para la alimentación y supervivencia al interior del hospedero (Goto *et al.*, 2013). La formación de estas células gigantes induce en la planta un engrosamiento específico de ciertas zonas radiculares donde se lleva a cabo la infección, dando lugar a las agallas o nudos con las que comúnmente se asocia a los nematodos del género *Meloidogyne* (Caillaud *et al.*, 2008; Mantelin *et al.*, 2015).

Varias son las especies de importancia económica en el género *Meloidogyne* que han sido reportadas en Colombia afectando cultivos de crisantemo y ornamentales por lo que se hace necesario la implementación de estrategias para su control (Davila *et al.*, 2005; Favery *et al.*, 2016; Ortuño y Oros, 2002). Los programas de manejo técnico del nematodo en los cultivos ornamentales se ha diversificado significativamente durante los últimos años como una respuesta a los requisitos de sanidad y cuidado del ambiente exigidos por los países importadores (ASOCOLFLORES, 2019; Quevedo y Bernaola, 2014; Su *et al.*, 2017). Es así como junto a los programas de manejo químico tradicionales con capacidad biocida de amplio espectro, tales como los derivados del bromuro (CIP, 2007; Yamamoto *et al.*, 2008), a los cuales se han venido uniendo nuevas estrategias más amigables y sostenibles, como el uso de plantas trampa (Vaingankar *et al.*, 2018), el uso de biofumigantes similares al tiocianato pero obtenidos a partir de la descomposición de material vegetal de plantas de la familia Brassicacea en el suelo (Daneel *et al.*, 2017) y la inoculación de hongos y bacterias con efecto biológico sobre los nematodos; empero, el uso de estos métodos aún no son una garantía de éxito en el control del patógeno, de ahí que la evaluación y caracterización genética de variedades tolerantes y su uso en programas de hibridación comercial se convierte en una alternativa para el manejo y control del nematodo (Davila *et al.*, 2005; Colagiero *et al.*, 2017; Luambano *et al.*, 2015).

La resistencia a nematodos se ha definido como la habilidad que tienen las plantas de reducir la capacidad infecciosa y reproductiva del nematodo (Williamson, 1999). Las investigaciones realizadas en *Arabidopsis thaliana* y la secuenciación de algunas especies de nematodos del género *Meloidogyne* han permitido comenzar a entender cómo se dan los procesos infectivos y cómo las plantas se defienden ante ellos (Bellafiore y Briggs, 2010). Es así como se lograron detectar genes asociados a resistencia a *Meloidogyne sp* (genes R) en plantas de tomate, papa, soya, entre otros. Dichos genes detectan elicitores, moléculas producidas por el nematodo asociadas a la inducción de células gigantes, la inhibición del sistema defensivo de la planta y otros procesos celulares relacionados con la infección induciendo una respuesta hipersensitiva que se traduce en la muerte celular focalizada y rápida de las células adyacentes; esta respuesta impide la alimentación eficiente del nematodo y, por lo tanto, su supervivencia (Goto *et al.*, 2013; Haegeman *et al.* 2012; Oliveira *et al.*, 2012).

La naturaleza de la resistencia a nematodos en plantas también ha ganado importancia dentro de la discusión científica. Debido a los hallazgos hechos con el estudio de los genes R se planteó la hipótesis de que fuesen herencia de tipo monogénica, no obstante, la dificultad para realizar transformaciones exitosas con genes de una especie a otra y el descubrimiento de nuevas rutas metabólicas involucradas en la defensa del hospedero ante la presencia del patógeno permitió plantear la hipótesis de la resistencia a nematodos desde un punto de vista poligénico (Favery *et al.*, 2016). En este sentido, algunos trabajos han reportado la presencia de genes que potencian el efecto de los genes R (Bhattarai *et al.*, 2007), además, se ha demostrado la importancia de hormonas como el ácido jasmónico, el etileno, el ácido salicílico y la producción de especies reactivas de oxígeno (*ROS Reactive oxygen species*) dentro de los mecanismos de defensa de la planta ante la infección (Molinari y Loffredo, 2006; Ye *et al.*, 2017). Con estos hallazgos que soportan la hipótesis de una herencia de tipo poligénica, se dificulta la obtención de especies mejoradas mediante técnicas de ingeniería genética debido a que la resistencia estará dada por el efecto aditivo en mayor o menor medida de muchos genes involucrados (Williamson, 1999), por lo tanto, una estrategia eficiente para la obtención de variedades tolerantes es la evaluación genética a través de ensayos agronómicos y el uso de los registros genealógicos

La evaluación genética permite estimar los parámetros genéticos de un rasgo a partir de los componentes de varianza: la varianza aditiva, componente que abarca el efecto de los genes

involucrados en la expresión del fenotipo, la varianza no aditiva, en la cual se incluyen efectos genéticos de dominancia o epistasia, la varianza ambiental en la que se encuentran los factores externos no asociados a la planta que afectan la expresión del fenotipo y la varianza de la interacción genotipo-ambiente que es el efecto de diferentes ambientes sobre la expresión del genotipo (Cotes *et al.*, 2012; Orozco *et al.*, 2013; Zambrano, 2010).

Los parámetros genéticos son la heredabilidad, es decir, la proporción de un carácter que es debida al efecto aditivo de los genes y que se encuentra en función de la varianza aditiva ( $h^2$  = heredabilidad en sentido estricto) o la varianza genética que es la suma de las varianzas aditiva y no aditiva ( $H^2$  = heredabilidad en sentido amplio) y la correlación genética, que es la relación entre dos rasgos debido a genes que co-segregan o están involucrados en la expresión de las dos características. La estimación de este parámetro para dos rasgos de interés permite diseñar sistemas de selección indirecta, debido a que es posible predecir el comportamiento de un rasgo midiendo el valor del otro (Falconer y MacKay, 1995; Hartl y Jones, 2014). Además, a partir de los parámetros genéticos es posible estimar el valor genético esperado, que es la desviación entre el fenotipo observado de un individuo respecto a la media total de la población evaluada; su valor indica cuánto aumenta o disminuye en un individuo un rasgo estudiado, así mismo, define cuánto potencial tiene un individuo de transmitir genes favorables para un carácter específico (Mrode, 2015).

Existen varios métodos para inferir los parámetros genéticos, su estimación puede realizarse a través de análisis de varianza (ANOVA), mínimos cuadrados (LS), máxima verosimilitud (ML), máxima verosimilitud restringida (REML restricted maximum likelihood) e inferencia bayesiana (Cotes *et al.*, 2012). El propósito de estos métodos consiste en estimar los componentes de varianza, es decir, estimar la fracción del componente ambiental, el componente de la interacción genotipo-ambiente y el componente genético tanto aditivo como no aditivo que explican el fenotipo observado (Falconer y MacKay, 1995). La elección del método dependerá del grado de información y los registros con que se cuenta de la población y el rasgo estudiado. Esto último porque a medida que aumenta la interacción genotipo-ambiente también se afecta los estimadores de los parámetros genéticos; es así como, por ejemplo, la heredabilidad puede sobre estimarse usando ANOVA debido a que no es un método eficiente separando el componente genético aditivo y no aditivo cuando no se cuenta con suficientes registros o están desbalanceados (Abbott y Pistorale, 2010; Pastrana *et al.*, 2012). Los modelos que usan inferencia bayesiana o REML, por su parte, permiten superar estos obstáculos mediante la estimación de los componentes de varianza usando las ecuaciones de los modelos mixtos e infiriendo los efectos fijos a través de BLUE (*Best linear unbiased estimator*) y los efectos aleatorios a través de BLUP (*Best linear unbiased predictor*) (Henderson, 1975). El uso de esta metodología no difiere significativamente del uso de REML cuando se cuenta con un alto número de registros, pero cuando la información de registros es escasa, la inferencia bayesiana permite obtener estimadores de los parámetros genéticos con una mayor confiabilidad, valores genéticos con mayor exactitud y por ende mejor toma de decisiones en la selección genética de los individuos potenciales (Mora y Perret, 2007; Mrode, 2015).

En crisantemo se han realizado trabajos de evaluación genética en rasgos como la vida media en florero (Van Geest, 2017), la resistencia a áfidos (Wang *et al.*, 2014a) y al viroide del enanismo del crisantemo, *CSVd* (Matsushita *et al.*, 2012); sin embargo, no hay reportes de evaluación genética que involucren parámetros como severidad de la infección a nematodos del género *Meloidogyne* y su posible correlación genética o fenotípica con otros rasgos de importancia agronómica, tales como la vida media en florero, el peso de tallo, la altura a punto de corte, los puntos florales y el tiempo de

respuesta, además, tampoco se encontraron trabajos que estimen los valores genéticos para estos rasgos. Por lo tanto, este trabajo tuvo como objetivo estimar los parámetros genéticos y los valores genéticos esperados para los rasgos de altura de tallo, el peso de tallo, la vida en florero, el tiempo de respuesta, los puntos florales y la severidad de la infección asociada a nematodos del género *Meloidogyne* en 14 variedades de crisantemo.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### ***Ubicación***

El estudio se realizó en la finca Flores el Trigo sede Caribe ubicada en el corregimiento de San Antonio de Pereira en el municipio Rionegro, Antioquia. La finca se encuentra a una altitud de 2132 msnm y presenta una temperatura promedio de 17.4°C y una precipitación anual de 2272 mm (WIGA, 2019).

### ***Condiciones de cultivo***

La finca cuenta con un área de 35 ha de las cuales 30 ha se encuentran bajo cubierta de invernadero; tiene un 70% de su área sembrada en crisantemo (135 variedades) que se producen durante todo el año y el 30% restante sembrada en otros productos como *Antirrhinum sp* (Snapdragon, 5 variedades), *Aster sp.* (5 variedades) y *Solidago sp.* (2 variedades).

El manejo fitosanitario se realiza principalmente mediante control químico principalmente; control físico y en menor medida mediante control biológico. Para el caso de los nematodos, la finca usa métodos de control físico mediante la aplicación de vapor con la ayuda de caldera y en menor frecuencia la aplicación de químicos biocidas de amplio espectro.

### ***Evaluación en campo***

La evaluación se realizó en dos temporadas distintas, la primera siembra en el período Octubre-Diciembre de 2018 y la segunda en el período Enero-Marzo de 2019.

Se seleccionaron para el estudio 14 variedades de crisantemo pertenecientes a la empresa ICON Selections S.A.S, quienes aportaron los datos genealógicos de las variedades, además, se usó una variedad fuera del estudio para sembrarse en los extremos de la parcela seleccionada con el fin de disminuir el efecto de borde (Jaramillo, 2010). Los esquejes de crisantemo seleccionados midieron 4.5cm ± 0.5cm , se enraizaron en un sustrato previamente esterilizado; compuesto por suelo, compost y cascarilla de arroz quemado, en proporciones 30:20:50; respectivamente, y se dejaron durante 14 días en condiciones de humedad entre el 90%-100% para enraizarlos. Para asegurar una humedad superior al 95% durante el enraizamiento, se utilizó un sistema de riego con nebulizadores automatizados modificando la frecuencia y descargas de riego según el requerimiento hídrico y el estado fenológico del esqueje.

Posteriormente se llevaron a campo y se sembraron en una parcela de 2 m<sup>2</sup> en cama de 1.35m de ancho x 32m de largo. Según los manuales de manejo de la finca, el umbral de daño económico para el género *Meloidogyne* es 60 individuos/100 gramos de suelo por lo que para la selección de la cama y la parcela se realizó monitoreo previo de las poblaciones naturales de *Meloidogyne*, garantizando que estuvieran entre los 400-600 individuos en 100 gr de suelo al inicio de la evaluación y se monitoreó luego del final de ciclo productivo de la primera temporada para confirmar la presencia de poblaciones constantes del nematodo para la siguiente temporada de siembra.

La cama seleccionada se preparó con un motocultor para aflojar el suelo y uniformizar la distribución de los nematodos, se aplicó un herbicida pre emergente y se sembraron 5 esquejes de cada variedad de forma aleatoria en la parcela a una densidad de 100 plantas/m<sup>2</sup> para una distancia entre plantas de 10cm.

Durante las primeras 3 semanas posteriores a la siembra se realizaron refresques usando aspersores, la frecuencia y descarga dependió de las temperaturas alcanzadas dentro del invernadero y del análisis visual del estrés hídrico del cultivo. A partir de la primera semana se comenzó la fertilización usando un sistema de riego por goteo, la formulación y frecuencia de la fertilización se realizó según las políticas de fertilización de la finca, el monitoreo de la conductividad eléctrica del suelo, el estado fenológico y la necesidad de agua basado en el análisis organoléptico que tiene en cuenta el contenido hídrico en el suelo y la evapotranspiración diaria registrada. Se realizaron labores culturales según manejo de la finca para cada edad y la altura del cultivo, se realizaron 3 aplicaciones semanales de pesticidas enfocadas en el control de insectos, bacterias y hongos según la rotación de productos químicos de la finca.

A los esquejes sembrados se les dio luz complementaria para extender las horas día y varió según la época del año en donde se realizó la siembra entre 12 a 16 días; la interrupción de la noche se realizó desde las 9 pm hasta las 2 am de modo cíclico con 10 min de iluminación por 20 min de oscuridad; se utilizaron bombillos ahorradores de 20W y se garantizó una iluminancia mínima de 86 lux según lo definido por la finca

### ***Monitoreo de nematodos***

El monitoreo de nematodos se realizó al inicio y al final del ciclo. El área de la parcela de 2 m<sup>2</sup> se dividió en 10 sub-parcelas de las cuales se tomó 1 muestra por sub-parcela y se mezclaron hasta completar 100 gr de suelo. Las muestras se enviaron al laboratorio de suelos de la empresa Flores el Trigo S.A.S y al laboratorio de la empresa Bioquirama S.A.S. La detección se realizó hasta género debido a que se pretende estudiar los efectos de estos nematodos como comunidad, tal como lo han hecho trabajos anteriores en trips y como lo hacen rutinariamente los floricultores (Mejía *et al.*, 2018).

### ***Rasgos evaluados***

Se midió la altura del tallo en centímetros desde la base del tallo hasta la punta al punto de corte del tallo definido como el momento en que dos flores se han expresado; se estimó el tiempo de respuesta en días, definido como los días entre el momento en que finaliza el uso de luz complementaria durante la noche y el punto de corte de tallo. Se determinó el peso de tallo en gramos a 70cm de longitud. Se evaluó la vida en florero definida como los días transcurridos hasta que el 50% del tallo presentara alguna causa de descarte según la lista propuesta por Van Geest *et al.*, (2017). Se definió el número de flores expresadas después de 15 días en florero como el número de puntos florales. Y, finalmente, la severidad de la infección por nematodos definida como el número de nudos dividido el peso fresco de la raíz total recuperada por tallo.

### ***Evaluación genética***

Se definió el modelo lineal mixto basado en la siguiente ecuación matricial [1]

$$Y = X\beta + Za + Wpe + e \quad [1]$$

Donde  $Y$  es el vector de observaciones para cada rasgo evaluado (severidad de la infección en nudos por gramo de raíz, puntos florales como número de flores por tallo, peso de tallo en gramos, tiempo de respuesta en días, la vida en florero en días y la altura del tallo en centímetros),  $\beta$  es el vector de efectos fijos  $px1$  donde  $p$  es el número de niveles para efectos fijos. Para este trabajo se definió la temporada de siembra como el efecto fijo;  $a$  es el vector de efectos aleatorios  $qx1$  que contiene el valor genético para cada individuo en la genealogía,  $pe$  es el vector de efectos aleatorios no correlacionados debidos al ambiente permanente, se incluyó este parámetro para disminuir el sesgo en la estimación de los componentes de varianza debido a que los individuos sembrados por variedad pueden considerarse genéticamente iguales y por lo tanto, las mediciones obtenidas por individuo hacen relación a medidas repetidas en el tiempo y en el espacio;  $e$  es el vector de efectos aleatorios residuales  $nx1$ ;  $X$  es la matriz de incidencias de orden  $n \times p$  que relaciona los registros a los efectos fijos;  $Z$  y  $W$  son matrices de incidencia de orden  $n \times q$  que relacionan los registros a los efectos aleatorios del individuo y del ambiente permanente.

Se definió una distribución *a priori* de los efectos aleatorios así:

$$a \sim N(0, A \sigma_a^2); pe \sim N(0, I \sigma_{pe}^2); e \sim N(0, I \sigma_e^2)$$

Donde  $\sigma_a^2, \sigma_{pe}^2, \sigma_e^2$  son los componentes de varianza aditiva, de ambiente permanente y residual, respectivamente;  $A$  es la matriz de los registros genealógicos e  $I$  es una matriz identidad de orden  $n \times n$

Se estimaron los componentes de varianza (varianza aditiva  $\sigma_a^2$ , varianza de ambiente permanente  $\sigma_{pe}^2$ , varianza residual  $\sigma_e^2$  y varianza fenotípica  $\sigma_F^2$ ) asumiendo una distribución *a priori* chi-cuadrado invertida, escalada e independiente (Wang *et al.*, 1993), se estimó la heredabilidad en sentido estricto ( $h^2$ ).

La media de la distribución *a posteriori* de la heredabilidad para los rasgos evaluados se obtuvo por medio de inferencia bayesiana, usando la librería MCMCglmm (Hadfield, 2018) disponible en el software R-project (Core Team, 2018). Como no se contaba con información *a priori* disponible, se realizaron estimaciones previas mediante máxima verosimilitud restringida (REML) utilizando el software MTDFR-REML (Boldman *et al.*, 1995), sin embargo, debido a que las estimaciones de las varianzas no convergían se definió utilizar valores arbitrarios para  $\sigma_a^2 = \sigma_{pe}^2 = 50$  y  $\sigma_e^2 = 25$  y con grados de credibilidad  $\nu_a = \nu_{pe} = \nu_e = 5$ . Se obtuvieron 1, 000,000 de cadenas de Marcov Monte Carlo de las cuales las primeras 200,000 se consideraron como período de calentamiento (“burn in”). Se sacó una muestra cada 50 cadenas para obtener la distribución marginal *a posteriori* de la varianza aditiva ( $\sigma_a^2$ ), varianza de ambiente permanente ( $\sigma_{pe}^2$ ), varianza residual ( $\sigma_e^2$ ), varianza fenotípica ( $\sigma_F^2$ ) y la heredabilidad en sentido estricto ( $h^2$ ) Se utilizó la prueba Geweke disponible en el paquete BOA del software R (Smith, 2009) para evaluar la convergencia de las estimaciones; este método compara las estimaciones iniciales con las estimaciones tardía de las varianzas y heredabilidad obteniéndose un valor  $z$  con su respectivo valor  $p$ ; en la medida que  $p > 0.05$  se acepta evidencia de la convergencia (Geweke, 1992).

Se estimaron las correlaciones genéticas ( $r_G$ ) y fenotípicas ( $r_F$ ) como se muestra en las ecuaciones [2] y [3]

$$r_G = \frac{Cov_{Gx,y}}{\sqrt{Var_{Gx} * Var_{Gy}}} \quad [2]$$

$$r_F = \frac{Cov_{F_{x,y}}}{\sqrt{Var_{F_x} * Var_{F_y}}} \quad [3]$$

Donde  $Cov_{G_{x,y}}$  y  $Cov_{F_{x,y}}$  son las covarianzas genéticas y fenotípicas entre  $x$  e  $y$ ; y  $Var_{G_x}$ ,  $Var_{G_y}$ ,  $Var_{F_x}$ ,  $Var_{F_y}$  son las varianzas genéticas y fenotípicas de  $x$  e  $y$ , respectivamente.

Los valores genéticos esperados y la exactitud de su predicción para las variedades y los rasgos evaluados se realizó mediante el programa especializado MTDf-REML (Boldman *et al.* 1995) utilizando los valores medios de las distribuciones *a posteriori* de las varianzas aditiva, de ambiente permanente y residual obtenidas por inferencia bayesiana como valores de inicio en la iteración.

## RESULTADOS

La estadística descriptiva para los rasgos evaluados durante las dos temporadas se presenta en la **Tabla 1**. En general, se encontró un alto coeficiente de variación para los rasgos evaluados excepto para el rasgo tiempo de respuesta. El mayor coeficiente de variación se presentó en el rasgo severidad de la infección (86.1%). El peso, la altura y el número de flores por tallo también presentaron una alta variación, estos resultados son normales en un programa de mejora genética, debido a que la existencia de variación fenotípica garantiza la variación genética necesaria para que puedan darse procesos de selección.

**Tabla 1.** Estadística descriptiva para los rasgos altura, tiempo de respuesta, peso de tallo, severidad de la infección, puntos florales y vida en florero

Rasgo	X	± DE	CV	N	Max	Min
Altura (cm)	87.2	8.9	10.2%	123	106	65
Tiempo de respuesta (días)	54.2	4.5	8.2%	125	65	45
Peso (g)	56.8	21.8	38.5%	110	119	17
Severidad (nudos /g raíz)	1.5	1.3	86.1%	125	6,3	0
Puntos (número flores / tallo)	6.4	2.3	35.6%	124	16	3
Vida en florero (días)	24.4	5.5	22.5%	125	36	13

X= Media, DE= Desviación estándar, CV= Coeficiente de variación, Max= Máximo dato, Min= Mínimo dato

**Tabla 2.** Prueba de Geweke para evaluar la convergencia de los componentes de varianza estimados para los rasgos: altura, tiempo de respuesta, peso de tallo, puntos florales, vida en florero y severidad de la infección. Valor Z-score (p-value)

Rasgo	$S^2a$	$S^2pe$	$S^2e$	$S^2p$	$h^2$
Altura	-0.105 (0.92)	0.840 (0.40)	-1.249 (0.21)	0.451 (0.84)	-0198 (0.84)



<b>Tiempo de respuesta</b>	-0.839 (0.40)	0.695 (0.49)	0.406 (0.68)	-0.004 (0.99)	-0.716 (0.47)
<b>Peso tallo</b>	-2.077 (0.04)	1.066 (0.29)	0.141 (0.89)	-0.521 (0.60)	-1.594 (0.11)
<b>Puntos florales</b>	1.697 (0.09)	0.997 (0.32)	-0.311 (0.76)	1.587 (0.11)	1.230 (0.21)
<b>Vida florero</b>	0.199 (0.84)	0.061 (0.95)	0.605 (0.54)	0.213 (0.72)	-0.352 (0.72)
<b>Severidad</b>	1.765 (0.08)	2.177 (0.03)	1.504 (0.13)	2.752 (0.01)	-0.187 (0.85)

$S^2a$  = Varianza aditiva,  $S^2pe$  = Varianza del ambiente permanente,  $S^2e$  = varianza del ambiente o error  $S^2p$  = Varianza fenotípica,  $h^2$  = Heredabilidad en sentido estricto

En la **Tabla 2** se listan los valores Z-score y el p-value para las convergencias de estimaciones de los componentes de varianza y la heredabilidad de los rasgos obtenidos mediante la prueba Geweke. En general se obtuvieron buenas convergencias excepto para el componente de varianza aditiva del rasgo peso de tallo y los componentes de varianza de ambiente permanente y varianza fenotípico para la severidad de la infección.

La heredabilidad promedio de la distribución *a posteriori* y los componentes de varianza aditiva, ambiente permanente, error y fenotípica estimados mediante el método de muestreo de Gibbs para cada característica evaluada se presentan en la **Tabla 3** también se incluye el mayor intervalo de densidad *a posteriori* (95% HPDI) el cual define la zona de los valores más probables para los componentes de varianza y la heredabilidad. En general se obtuvieron buenas estimaciones de la heredabilidad de los 6 rasgos a pesar de los pocos datos utilizados. La estimación de la varianza residual del peso de tallo mostró un alto valor, esto asociado a que el peso se ve fuertemente afectado por el componente ambiental.

**Tabla 3.** Valores promedio estimados para la distribución *a posteriori* de los componentes de varianza y la heredabilidad para los rasgos de altura, tiempo de respuesta, peso de tallo, puntos florales, vida en florero y severidad de la infección

<b>Característica</b>	<b><math>S^2a</math></b>	<b>HPDI 95%</b>	<b><math>S^2pe</math></b>	<b>HPDI 95%</b>
<b>Altura tallo</b>	46.85	13.70-93.15	46.89	13.05-93.08
<b>Tiempo de respuesta</b>	26.51	9.43-49.07	26.52	10.15-49.57
<b>Peso tallo</b>	91.63	14.25-209.80	91.47	14.47-214.80
<b>Puntos florales</b>	26.14	9.33-47.75	26.31	9.85-47.92
<b>Vida florero</b>	28.29	10.85-52.90	28.42	10.31-52.44
<b>Severidad</b>	25.49	9.02-46.55	25.51	9.36-46.95
<b>Característica</b>	<b><math>S^2e</math></b>	<b>HPDI 95%</b>	<b><math>h^2</math></b>	<b>HPDI 95%</b>
<b>Altura tallo</b>	22.55	17.11-28.83	0.40	0.16-0.65
<b>Tiempo de respuesta</b>	5.74	4.29-7.24	0.45	0.24-0.66
<b>Peso tallo</b>	239.29	176.20-308.10	0.21	0.04-0.43
<b>Puntos florales</b>	4.32	3.283-5.52	0.46	0.25-0.67
<b>Vida florero</b>	11.90	8.97-15.06	0.41	0.22-0.62
<b>Severidad de la infección</b>	2.17	1.64-2.74	0.48	0.27-0.70

$S^2a$  = Varianza aditiva,  $S^2pe$  = Varianza del ambiente permanente,  $S^2e$  = varianza del ambiente o error,  $h^2$  = Heredabilidad HPDI95% = Mayor intervalo de densidad *a posteriori* bajo y alto de cada una de los componentes de varianza y la heredabilidad

La heredabilidad ( $h^2$ ) presenta valores medios para todos los rasgos evaluados, en general, dichos valores están asociados a la alta presión de selección que tienen estos rasgos en los programas de hibridación y así mismo, demuestran que el cultivo del crisantemo se ve altamente afectado por el componente ambiental. El Peso del tallo presentó el valor de heredabilidad más bajo ( $h^2=0,21$  HPDI 95%= 0.04-0.43) mientras que la severidad de la infección el valor mayor ( $h^2=0.48$  HDPI 95%=0.27-0.70).

**Tabla 4.** Correlaciones genéticas (Triangular superior) y correlaciones fenotípicas (Triangular inferior) entre los rasgos evaluados para 14 variedades de crisantemo

	Altura tallo	Peso tallo	Tiempo respuesta	Puntos florales	Vida florero	Severidad de la infección
Altura tallo	1.00	-0.03	0.32	-0.44	-0.29	0.17
Peso tallo	0.23	1.00	0.00	0.05	0.07	0.03
Tiempo de respuesta	0.18	0.20	1.00	-0.45	-0.45	0.44
Puntos florales	0.04	0.62	-0.03	1.00	0.08	-0.49
Vida florero	-0.28	-0.29	-0.70	-0.14	1.00	-0.63
veridad de la infección	-0.03	-0.28	-0.21	-0.39	0.27	1.00

Las correlaciones genéticas halladas se muestran en la triangular superior de la **Tabla 4**. Se encontró que existe una correlación baja entre los rasgos: Tiempo de respuesta- Peso ( $r_G$  0.0011), Peso-Altura ( $r_G$  -0.03), Severidad-Peso ( $r_G$  0.03), Puntos florales-Peso ( $r_G$  0.05), Vida en florero-Peso ( $r_G$  0.07) y Puntos florales-Vida en florero ( $r_G$  0.08). Así mismo, se encontró una correlación genética fuerte y negativa entre los rasgos Vida en florero-Severidad de la infección ( $r_G$  -0.63), lo que demuestra que usando variedades que puedan transmitir una mayor vida en florero a sus descendientes, también se logra transmitir una menor severidad a la infección por *Meloidogyne sp.* Estas relaciones permiten explicar la alta heredabilidad hallada de la característica severidad de la infección ( $h^2=0.48$  HDPI=0.27-0.70).

Las correlaciones fenotípicas se muestran en la triangular inferior de la **Tabla 4**. Se encontraron correlaciones bajas, medias y altas entre los rasgos evaluados. La correlación fenotípica más débil se encontró entre los rasgos Tiempo de respuesta- Puntos florales y Altura-Severidad de la infección ( $r_F$  -0.03 y  $r_F$  -0.03, respectivamente), mientras que la correlación fenotípica más fuerte se presentó entre las variables Vida en florero-Tiempo de respuesta ( $r_F$  -0.70), estos resultados indican que las variedades precoces pueden tener un mejor comportamiento en vida en florero. La correlación fenotípica entre Vida en florero y Severidad fue media ( $r_F$  0.23), a diferencia de los resultados obtenidos en las correlaciones genéticas donde se encontró una correlación fuerte.

Los valores genéticos esperados (VGE) para las variedades evaluadas y sus progenitores, se listan en la **Tabla 5**. Las estimaciones presentaron valores de exactitud de la predicción ( $r_{TI}$ ), mayores al 50% para las variedades evaluadas (23-35), lo que se considera una buena predicción de los VGE. Las variedades 1-22 hacen referencia a los progenitores de las variedades evaluadas y su valor genético

tiene en cuenta, solamente, la relación genealógica debido a la ausencia de datos fenotípicos, por lo tanto, los VGE reportados para cada variedad presentan una precisión de la estimación menor al 50%.

El uso de la variedad 32 en programas de mejoramiento favorecería un aumento de la Vida en florero (3.335 d) y disminuiría la severidad de la infección por nematodos en la progenie (-0.34 nudos/ gramo de raíz), no obstante su uso disminuiría la altura al punto de corte 32 (-7.54cm). Para los rasgos Peso del tallo, Puntos florales y Tiempo de respuesta, las variedades que como progenitores permitirían una mejora del rasgo en su progenie son la 30 (8.6g), 26 (1.36 flores), 24 (-3,23d), respectivamente, mientras que las variedades que disminuirían el progreso genético en la progenie son la 34 (-9.15g), 34 (-0.93 flores), 34 (2,58d), respectivamente.

**Tabla 5.** Lista de los valores genéticos esperados (VGE) y la exactitud de la predicción ( $r_{TI}$ ) para cada variedad usada en la evaluación los progenitores (1-21) y las variedades evaluadas (22-35)

Variedad	Vida florero (días)		Altura (cm)		Peso tallo (g)		Puntos florales (flores/tallo)		Tiempo respuesta (días)		Severidad infección (# nudos/gramo de raíz)	
	VGE	$r_{TI}$	VGE	$r_{TI}$	VGE	$r_{TI}$	VGE	$r_{TI}$	VGE	$r_{TI}$	VGE	$r_{TI}$
1	0.685	46%	-0.51	33%	3.599	29%	0.304	35%	-0.88	47%	-0.06	33%
2	0.876	47%	-0.36	33%	3.773	30%	-0.28	35%	0.062	47%	0.014	33%
3	-0.71	47%	1.813	34%	-1.99	30%	-0.11	35%	-0.08	47%	-0.03	33%
4	0.374	56%	-1.06	45%	-0.93	42%	0.711	47%	-1.97	57%	-0.09	45%
5	-0.76	47%	-1.7	34%	-4.57	30%	-0.47	35%	1.29	47%	0.012	33%
6	-0.52	47%	0.175	34%	-1.41	31%	-0.1	35%	-0.33	47%	0.026	33%
7	0.741	46%	-0.13	33%	-3.27	27%	-0.28	34%	0.493	47%	0.073	33%
8	0.202	47%	0.345	34%	3.306	31%	0.474	35%	1.241	47%	-0.11	33%
9	1.668	47%	-3.77	33%	-1.19	22%	-0.29	35%	-0.96	47%	-0.17	33%
10	-0.63	47%	2.496	34%	4.313	30%	0.432	35%	0.174	47%	-0.04	33%
11	-1.92	54%	2.701	41%	-1.63	38%	-0.39	42%	0.947	54%	0.378	41%
12	-1.92	54%	2.701	41%	-1.63	38%	-0.39	42%	0.947	54%	0.378	41%
13	-0.71	47%	1.813	34%	-1.99	30%	-0.11	35%	-0.08	47%	-0.03	33%
14	0.374	56%	-1.06	45%	-0.93	42%	0.711	47%	-1.97	57%	-0.09	45%
15	-0.52	47%	0.175	34%	-1.41	31%	-0.1	35%	-0.33	47%	0.026	33%
16	0.741	46%	-0.13	33%	-3.27	27%	-0.28	34%	0.493	47%	0.073	33%
17	0.202	47%	0.345	34%	3.306	31%	0.474	35%	1.241	47%	-0.11	33%
18	0.876	47%	-0.36	33%	3.773	30%	-0.28	35%	0.062	47%	0.014	33%
19	-0.63	47%	2.496	34%	4.313	30%	0.432	35%	0.174	47%	-0.04	33%
20	-0.76	47%	-1.7	34%	-4.57	30%	-0.47	35%	1.29	47%	0.012	33%
21	1.668	47%	-3.77	33%	-1.19	22%	-0.29	35%	-0.96	47%	-0.17	33%
22	1.752	94%	-0.72	67%	7.547	61%	-0.56	69%	0.123	95%	0.028	67%
23	-1.04	94%	0.349	67%	-2.82	61%	-0.2	69%	-0.66	95%	0.051	67%
24	2.457	94%	-1.94	69%	-3.53	63%	0.431	71%	-3.23	95%	-0.09	69%

25	0.405	94%	0.691	67%	6.611	61%	0.948	69%	2.482	95%	-0.23	67%
26	2.551	94%	-2.65	69%	-1.59	63%	1.47	71%	-2.61	95%	-0.19	69%
27	-3.51	92%	0.355	68%	1.415	60%	0.942	71%	-2.02	94%	-0.07	69%
28	-3.03	94%	6.498	68%	-3.71	63%	-0.57	70%	0.323	95%	0.586	68%
29	-2.74	93%	1.605	68%	-1.18	62%	-0.61	70%	2.518	95%	0.547	68%
30	-1.26	94%	4.992	67%	8.626	61%	0.863	69%	0.349	95%	-0.09	67%
31	1.482	91%	-0.26	66%	-6.55	55%	-0.56	69%	0.985	94%	0.146	67%
32	3.335	94%	-7.54	67%	-2.38	45%	-0.58	69%	-1.91	95%	-0.34	67%
33	1.37	92%	-1.02	66%	7.198	58%	0.608	69%	-1.76	94%	-0.11	67%
34	-1.52	94%	-3.41	67%	-9.15	60%	-0.93	69%	2.58	95%	0.023	67%
35	-1.43	94%	3.625	67%	-3.98	61%	-0.23	69%	-0.15	95%	-0.06	67%

## DISCUSIÓN

Este trabajo reporta por primera vez el uso de métodos de inferencia bayesiana para la estimación de parámetros genéticos de 6 rasgos de importancia agronómica: altura de tallo en punto de corte, peso de tallo a 70 cm de longitud, tiempo de respuesta, número de puntos florales, vida media en florero y severidad de la infección a nematodos del género *Meloidogyne* y el valor genético esperado para 14 variedades en crisantemo en los 6 rasgos evaluados. Así mismo, reporta por primera vez la correlación genética y fenotípica entre los 6 rasgos evaluados, que servirán como base para el diseño de sistemas de mejoramiento genético que usen la selección indirecta como alternativa para la obtención de variedades con buen comportamiento, tanto en rasgos de tipo agronómico, como en rasgos de interés comercial.

Los rasgos altura y peso del tallo mostraron alto coeficiente de variación probablemente asociado al componente genético de la variedad y la interacción genotipo-ambiente la cual tiene un efecto directo en el cultivo del crisantemo (**Tabla 1**). Esto es coherente con lo reportado por Jaramillo (2010) quien plantea que el pH y la conductividad eléctrica (EC) tienen una correlación directa con la altura y el peso del tallo y existe una dependencia espacial de estos dos parámetros de al menos 3 metros. Di Benedetto y Porto (1995) hallaron correlación entre la altura y el peso de tallo con los cultivares que evaluaron; además, mencionan que la densidad de siembra y el fotoperiodo también juegan un papel fundamental en la respuesta que encontraron. Toro *et al.* (2005) mencionan que el suministro de luz complementaria en el crisantemo tiene un efecto sobre el desarrollo vegetativo por lo que incide directamente en la altura que alcanza una planta aunque también hay un efecto asociado a la variedad debido a que no todas responden de la misma manera tanto a la intensidad como a las horas de exposición a la luz complementaria.

En este trabajo, tanto la densidad como el número de noches con luz complementaria se mantuvieron constantes para todas las variedades aunque se ajustó entre siembras con el fin de disminuir la vegetatividad asociada a la diferencia de horas luz día entre temporadas. Esta variación entre las temporadas también pudo tener incidencia sobre los valores de altura medio y el coeficiente de variación de la característica; no obstante, al utilizar la temporada como efecto fijo en la estimación se ajusta mejor el modelo y se elimina el sesgo asociado no solo a las condiciones climáticas diferenciales en las dos temporadas (radiación solar, precipitaciones, sequía, horas luz día,), sino también a las condiciones propias asociadas con el lugar de producción: preparación del suelo, frecuencia y concentración del riego y ferti-riego, desgaste del plástico del invernadero y número de noches con luz complementaria.

El fotoperiodo también incide a su vez, en el ciclo total productivo de la variedad (Zhang *et al.*, 2013) dicho parámetro no se utilizó en este estudio con el fin de disminuir el sesgo entre las temporadas puesto que la disminución de las horas luz día afecta el ciclo productivo; en cambio, se estimó el tiempo de respuesta que es el tiempo en días transcurrido entre el momento en que finalizan las noches con luz complementaria hasta que se alcanza el punto de corte del tallo sembrado. Este carácter presenta herencia de tipo cuantitativa con algunos genes mayores aunque se encuentra fuertemente influenciado por la temperatura de producción, la fertilización y algunos factores de estrés de tipo hídrico y biológico (Zhang *et al.*, 2011). Adams *et al.* (1998) encontraron que plantas de crisantemo sembradas a 20°C alcanzaron la floración más rápido que aquellas sembradas a 10°C. De Jong (1984) encontró un efecto significativo de la temperatura sobre el tiempo de respuesta y reportó 17°C como la temperatura óptima de cultivo. Debido a las condiciones agroclimáticas constantes del neotrópico, en este trabajo la variación de la temperatura durante cada temporada no varió como lo evaluaron los autores anteriores y por lo tanto no se incluyó dentro del modelo como efecto fijo para estimar los componentes de varianza genéticos y la heredabilidad de los rasgos tiempo de respuesta o puntos florales; empero, el efecto medio durante cada siembra sí se incluyó en el efecto fijo de la temporada. Es importante tener presente este efecto cuando en una región se presente cambios durante una misma siembra con el fin de incluir el efecto fijo y disminuir el sesgo en las estimaciones de los parámetros genéticos.

La heredabilidad reportada en este trabajo para la variable tiempo de respuesta ( $h^2=0.45$  HPDI 95%= 0.24-0.66) presenta valores similares a los reportados por De Jong (1984), quien encontró la heredabilidad ( $H^2=0.44$  y 0.83) en función de las temperaturas de cultivo que evaluó. Además, los hallazgos de este trabajo presentan menor magnitud que la hallada en otras investigaciones; Zhang *et al.* (2013) reportaron valores de heredabilidad de 0.91 y Zhang *et al.* (2011) de 0.68; estos autores usaron la metodología de medios hermanos, la cual permite obtener la varianza genotípica sin separar el componente aditivo y no aditivo de modo eficiente, además, la obtención de los valores fenotípicos se realizó promediando los valores de los individuos del mismo genotipo lo que aumenta el sesgo debido a que son clones genéticamente idénticos cuya respuesta estará influenciada significativamente por el ambiente.

En el modelo mixto utilizado en este trabajo se incluyó el efecto de ambiente compartido como estrategia para estimar la heredabilidad teniendo presente cada individuo en las temporadas (medidas repetidas en el tiempo) y su ubicación dentro de la parcela (medidas repetidas en el espacio), con el fin de disminuir el sesgo asociado tanto a la presencia de individuos genéticamente iguales y a la interacción genotipo-ambiente en las mediciones independientes.

La temperatura además de tener un efecto sobre el tiempo de respuesta, también incide sobre el número de puntos florales, es decir, el número de flores por tallo. De Jong (1984) estimó la heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ) para la característica puntos florales a diferentes temperaturas y su valor varió entre 0.44 y 0.81 relacionando mediante regresión lineal la varianza fenotípica del rasgo de la F1 y los parentales; y encontró que existe variación del valor de la heredabilidad según la temperatura media de producción; estos reportes son similares al encontrado en este trabajo ( $h^2=0.46$  HPDI 95%= 0.25-0.67).

La vida en florero es una característica que depende de varios aspectos: la variedad, es decir, el componente genético relacionado con la capacidad de absorber y transportar agua, el control de la foto-respiración y el almacenamiento de carbohidratos (Mansouri, 2012; Van Geest *et al.*, 2015; Van

Geest *et al.*, 2017). En este trabajo encontramos una vida en florero promedio de  $24.4 \pm 5.5$  días (**Tabla 1**) la cual es superior a lo que reportan otros trabajos. Van Geest *et al.* (2017) reportaron una vida media en florero de  $13.1 \pm 5.3$  días, esta diferencia podría entenderse como una respuesta de las plantas sembradas en suelos con presencia de nematodos lo cual las lleva a ser más eficientes en el uso y almacenamiento de las reservas de energía. Los mismos autores estimaron la heredabilidad en sentido amplio para la característica vida en florero de  $H^2 = 0.59$ , mediante la prueba ANOVA obteniendo la varianza genética y por lo tanto, la heredabilidad en sentido amplio, en este trabajo se reportó una heredabilidad media similar  $h^2 = 0.41$ ; HPDI 95% = 0.22-0.62; así mismo, reportamos que existe una correlación genética alta (-0.63) entre este rasgo y la severidad de la infección (**Tabla 3**); es decir, aquellas variedades que transmiten una disminución en la severidad de la infección de nematodos del género *Meloidogyne* tienen la posibilidad de transmitir mayor vida en florero a sus descendientes.

Todos los trabajos consultados reportaron la heredabilidad en sentido amplio y no en sentido estricto para los rasgos tiempo de respuesta, vida en florero y puntos florales por lo que los valores acá presentados constituyen una aproximación de menor sesgo al valor de los parámetros genéticos. No se encontraron reportes de heredabilidad en sentido amplio o estricto para los rasgos peso de tallo, altura y severidad de la infección en crisantemo por lo que los valores acá presentados se consideran primer reporte (**Tabla 3**).

No se encontraron trabajos que midan el efecto de la severidad de la infección de *Meloidogyne sp* en el cultivo de crisantemo o el potencial que tengan las variedades de transmitir a su progenie una mayor o menor capacidad de tolerar sus poblaciones. La respuesta de las plantas a la infección por nematodos se ha asociado a una serie de reacciones que van desde la muerte celular focalizada hasta la proliferación celular con el fin de compensar las pérdidas radiculares asociadas a la obstrucción por el patógeno (Abad y Williamson, 2010; Caillaud *et al.*, 2008), la diversidad de respuestas que presenta una planta hace complejo la definición de unos genes mayores que estén asociados a la resistencia a nematodos en crisantemo por lo que se puede categorizar la naturaleza de la herencia del rasgo de modo cuantitativo; además, la obtención de variedades resistentes por retro-cruces no es viable por la alta incompatibilidad y tendencia a la depresión genética en crisantemo que causa la endogamia (Wang *et al.*, 2014b).

En este trabajo se reportó una heredabilidad de  $h^2 = 0.48$  HPDI 95% = 0.27-0.70 lo que soporta la hipótesis de una herencia de tipo cuantitativa. Ahora bien, este rasgo es complejo de evaluar: la distribución del patógeno en suelo es desuniforme por lo que no se pueden usar grandes extensiones de terreno lo que limita la evaluación a pequeñas parcelas, además, requiere recuperar el sistema radicular con el fin de estimar la severidad alcanzada por gramo de raíz por lo que existe el riesgo de subestimar la infección si no se obtiene una cantidad razonable de raíces. Por estos motivos es importante correlacionar el carácter con otro que sea más simple de evaluar con el fin de lograr mayor eficiencia en los procesos de selección (**Tabla 4.**); esta investigación encontró que existe una correlación genética alta entre la severidad de la infección y la vida en florero ( $r_G = -0.63$ ); esta alta correlación no se encontró en términos fenotípicos para los dos rasgos ( $r_F = 0.27$  lo que demuestra la necesidad de realizar evaluación genética en los programas de mejoramiento genético en crisantemo.

Finalmente, se definió un sistema de clasificación de variedades mediante el uso de los valores genéticos esperados (VGEs), según la capacidad de transmitir información genética a la progenie (**Tabla 5**). Los valores genéticos esperados expresan la diferencia entre el valor genético de un individuo respecto a la media de la población (Mrode, 2015). Se encontró que la variedad 32 es la que aumenta en mayor medida la vida en florero (3.335 días) de su progenie, a la vez que reduce en mayor medida la severidad de la infección a nematodos (-0.34 nudos/ gramo de raíz). Sin embargo, esta

variedad presentó la menor transmisión genética del rasgo altura del tallo (-7.54 cm), característica de gran importancia a la hora de cultivar crisantemos debido a las necesidades del mercado, lo que demuestra la necesidad de crear índices de selección que combinen los valores genéticos de varios rasgos, con el fin de minimizar las pérdidas en una característica mientras se busca mejorar otras en un programa de selección.

## CONCLUSIONES

La estimación de la heredabilidad en sentido estricto y los VGEs mediante modelos bayesianos, como herramientas estadísticas, facilitan la toma de decisiones dentro de un programa de mejoramiento genético, lo que evita dejar al azar la selección genética mejorando la eficiencia de los programas y disminuyendo los costos de evaluación.

Los resultados acá presentados de los VGEs para 6 rasgos de importancia agronómica y económica en 14 variedades y las correlaciones genéticas encontradas entre los rasgos de vida en florero y severidad de la infección, además de ser el primer reporte para crisantemo facilitarán la creación de índices de selección combinada y selección indirecta en mejoramiento genético de crisantemo.

Para establecer un programa de selección indirecta se hace necesario realizar evaluación genética, debido a que no hay una alta eficiencia en la evaluación fenotípica según los resultados presentados en este trabajo para características de sanidad vegetal, producción y calidad. Además, se hace necesario construir índices de selección que agrupen varios rasgos con el fin de evitar perder ganancia genética en unas características mientras se selecciona para otras.

## AGRADECIMIENTOS

A ICON Selections S.A.S por facilitar la información genealógica de las variedades utilizadas y autorizar su uso en este trabajo. A Flores el Trigo S.A.S por facilitar la parcela donde se realizó la evaluación y financiar los costos relacionados con la producción de las plantas y el monitoreo de nematodos durante toda la evaluación. A Bioquirama S.A.S. por financiar los diagnósticos confirmatorios de los monitoreos realizados a la parcela seleccionada. A los profesores Rafael Navarro, Carlos Giraldo y Bertha M. Gaviria Gutierrez por su apoyo incondicional durante la realización de este proyecto.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abad, P., y Williamson, V. M. (2010). *Plant Nematode Interaction: A Sophisticated Dialogue. Advances in Botanical Research* (Vol. 53). [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(10\)53005-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(10)53005-2)
- Abbott, L., y Pistorale, S. (2010). Determinación de componentes de la varianza y heredabilidad en cebadilla criolla ( *Bromus catharticus* Vahl ). *Agriscientia*, 27(2), 115–123.
- Adams, S. R., Pearson, S., y Hadley, P. (1998). The effect of temperature on inflorescence initiation and subsequent development in chrysanthemum cv. Snowdon (*Chrysanthemum*×*morifolium* Ramat.). *Scientia Horticulturae*, 77(1–2), 59–72. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(98\)00163-0](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(98)00163-0)
- ASOCOLFLORES. (2018). Cifras estadísticas. Retrieved from <http://asocolflores.net.co/servicios/cifras-estadisticas/36>
- ASOCOLFLORES. (2019). *Listado de plaguicidas prohibidos. Flor verde sustainable flowers*. Retrieved from <https://florverde.org/fsf-standard>

- Bellafore, S., y Briggs, S. P. (2010). Nematode effectors and plant responses to infection. *Current Opinion in Plant Biology*, 13(4), 442–448. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2010.05.006>
- Bhattacharai, K. K., Li, Q., Liu, Y., Dinesh-Kumar, S. P., y Kaloshian, I. (2007). The Mi-1-Mediated Pest Resistance Requires Hsp90 and Sgt1. *Plant Physiology*, 144(1), 312–323. <https://doi.org/10.1104/pp.107.097246>
- Boldman, K. G., Van Vleck, L. D., & Kachman, S. D. (1995). A Manual for Use of MTDFREML. A Set of Programs to Obtain Estimates of Variances and Covariances. Retrieved from <https://aipl.arsusda.gov/software/mtdfrem/>
- Caillaud, M. C., Dubreuil, G., Quentin, M., Perfus-Barbeoch, L., Lecomte, P., de Almeida Engler, J., ... Favery, B. (2008). Root-knot nematodes manipulate plant cell functions during a compatible interaction. *Journal of Plant Physiology*, 165(1), 104–113. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.05.007>
- CIP. (2007). *Alternativas al uso del bromuro de metilo*. Lima: Centro Internacional de la Papa (CIP). División de Manejo Integrado de Cultivos.
- Colagiero, M., Rosso, L. C., y Ciancio, A. (2017). Diversity and biocontrol potential of bacterial consortia associated to root-knot nematodes. *Biological Control*. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.07.010>
- Core Team. (2018). R: The R Project for Statistical Computing. R Foundation. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Cotes, J. M., González, E. P., y Cotes, A. (2012). Selección de genotipos con alta respuesta y eEstabilidad fenotípica en pruebas regionales: recuperando el concepto biológico. *Revista Facultad de Ciencias Básicas Universidad Nueva Granada*, 8(2), 226–243.
- Daneel, M., Engelbrecht, E., Fourie, H., y Ahuja, P. (2017). The host status of Brassicaceae to Meloidogyne and their effects as cover and biofumigant crops on root-knot nematode populations associated with potato and tomato under South African field conditions. *Crop Protection*. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.09.001>
- Dávila, L., y Hío, J. C. (2005). Evaluación de la actividad biocontroladora de *Arthrobotrys* sp. y *Paecilomyces* sp. sobre *Meloidogyne javanica* in vitro y bajo condiciones de invernadero en crisantemo (*Dendranthema*). *Agronomía Colombiana*, 23(1), 91–101.
- De Jong, J. (1984). Genetic analysis in *Chrysanthemum morifolium* I. flowering time and flower number at low and optimum temperature. *Euphytica*, 33, 455–463.
- Di Benedetto, A., y Porto, P. (1995). Nueva condcción y mayor densidad de plantación en crisantemo para corte (*Dendranthema grandiflora*). *Revista de La Facultad de Agronomía*, 15(2–3), 131–135. Retrieved from <http://ri.agro.uba.ar/cgi-bin/library.cgi?a=dyc=rfayd=1995dibenedetto>
- Falconer, D. S., y MacKay, T. F. . (1995). *Introduction to quantitative genetics*. (4th ed.). Edinuburgh: Longman Group Ltd.
- Favery, B., Quentin, M., Jaubert-Possamai, S., y Abad, P. (2016). Gall-forming root-knot nematodes hijack key plant cellular functions to induce multinucleate and hypertrophied feeding cells. *Journal of Insect Physiology*, 84, 60–69. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2015.07.013>
- Geweke, J. (1992). Evaluating the Accuracy of Sampling-Based Approaches to the Calculation of Posterior Moments. *Bayesian Statistics*, 4, 169--193. Retrieved from <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/summary?doi=10.1.1.27.2952>
- Goto, D. B., Miyazawa, H., Mar, J. C., y Sato, M. (2013). Not to be suppressed? Rethinking the host response at a root-parasite interface. *Plant Science*, 213, 9–17. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.08.004>
- Haegeman, A., Mantelin, S., Jones, J. T., y Gheysen, G. (2012). Functional roles of effectors of plant-parasitic nematodes. *Gene*, 492(1), 19–31. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2011.10.040>



- Hartl, D., y Jones, E. (2014). The Genetic Basis of Complex inheritance. *Essential Genetics A Genomics Perspective*, 18, 574.
- Henderson, C. R. (1975). Best Linear Unbiased Estimation and Prediction under a Selection Model. *Biometrics*, 31(2), 423. <https://doi.org/10.2307/2529430>
- Jaramillo, F. D. (2010). Dependencia espacial de algunas propiedades químicas superficiales del suelo y de algunas variables de producción en cultivos de crisantemo bajo invernadero. *UDO Agrícola*, 10(1), 60–67.
- Luambano, N. D., Narla, R. D., Wanjohi, W. J., Kimenju, J. W., y Kerry, B. R. (2015). Integrated management of root-knot nematodes in a tomato-maize crop system using the biocontrol fungus *Pochonia clamydosporea*. *Crop Protection*, 71, 45–50. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2015.01.013>
- Maintainer, J. H., y Hadfield, J. (2018). *MCMC Generalised Linear Mixed Models*. Retrieved from <https://cran.r-project.org/web/packages/MCMCglmm/MCMCglmm.pdf>
- Mansouri, H. (2012). Salicylic acid and sodium nitroprusside improve postharvest life of chrysanthemums. *Scientia Horticulturae*, 145, 29–33. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2012.07.016>
- Mantelin, S., Thorpe, P., y Jones, J. T. (2015). *Plant Nematode Interactions - A View on Compatible Interrelationships*. *Advances in Botanical Research* (Vol. 73). <https://doi.org/10.1016/bs.abr.2014.12.005>
- Matsushita, Y., Aoki, K., y Sumitomo, K. (2012). Selection and inheritance of resistance to *Chrysanthemum stunt viroid*. *Crop Protection*, 35, 1–4. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2011.12.009>
- Mejía Baena, C. M., Ospina, L., Palacio, M. M., Calvo, S. J., y Giraldo, C. E. (2018). Relación entre método directo e indirecto de monitoreo de trips (Insecta: Thysanoptera) en un cultivo comercial de crisantemo *Dendranthema* (dc.) Des Moul (Asterácea) del Oriente Antioqueño, Colombia. *Metroflor*.
- Molinari, S., y Loffredo, E. (2006). The role of salicylic acid in defense response of tomato to root-knot nematodes. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 68(1–3), 69–78. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2006.07.001>
- Mora, F., y Perret, S. (2007). Aplicación de técnicas bayesianas en el análisis genético de árboles forestales. *Bosque*, 28(3), 198–206. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002007000300003>
- Mrode, R. . (2015). *Linear models for the prediction of animal breeding values*. CABI Publishing (2nd ed.). <https://doi.org/10.1079/9781780643915.0000>
- Oliveira, J. T. A., Andrade, N. C., Martins-Miranda, A. S., Soares, A. A., Gondim, D. M. F., Arajo-Filho, J. H., ... Vasconcelos, I. M. (2012). Differential expression of antioxidant enzymes and PR-proteins in compatible and incompatible interactions of cowpea (*Vigna unguiculata*) and the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 51, 145–152. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.10.008>
- Orozco, L., Ramírez, L., y Cotes, J. (2013). Evaluation of the heritability of resistance to *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary in a population of *Solanum phureja* Juz et Buk. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 66(1), 6833–6843.
- Ortuño, N., y Oros, R. (2002). Nematodos que atacan cultivos ornamentales. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología*, (66), 76–81.
- Pastrana Vargas, I. J., Espítia Camacho, M., y Murillo Gamboa, O. (2012). Evaluación del potencial de

- mejoramiento genético en el crecimiento en altura de *Acacia mangium* Willd. *Acta Agronómica*, 61(2), 143–150. Retrieved from [http://www.revistas.unal.edu.co/index.php/acta\\_agronomica/article/view/35617/41137](http://www.revistas.unal.edu.co/index.php/acta_agronomica/article/view/35617/41137)
- Quevedo, A. L., y Bernaola, A. M. (2014). La floricultura y sus riesgos. *Seguridad y Salud En El Trabajo*, 80, 36–56. <https://doi.org/272140203>
- Smith, B. J. (2009). *Boa*
- Solano-González, S., Esquivel-Hernández, A., Molina-Bravo, R., y Morera-Brenes, B. (2015). Identificación de especies de *Meloidogyne* asociadas a plantas ornamentales de altura en Costa Rica. *Agronomía Mesoamericana*, 26(2), 247. <https://doi.org/10.15517/am.v26i2.19280>
- Su, L., Shen, Z., Ou, Y., Tao, C., Ruan, Y., Li, R., y Shen, Q. (2017). Novel soil fumigation strategy suppressed plant-parasitic nematodes associated with soil nematode community alterations in the field. *Applied Soil Ecology*, 121(August), 135–142. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.09.039>
- Toro Chica, F. de J., y Correa Londoño, G. A. (2005). Evaluación de dos tratamientos fotoperiódicos en crisantemo (*Dendranthema grandiflorum* (Ramat.) Kitam.), bajo condiciones del intertrópico andino alto. *Rev. Fac. Nal. Agr. Medellín*, 58(2), 2859–2881.
- TradeMap. (2018). Trade statistics for international business development. Retrieved from <https://www.trademap.org/Index.aspx>
- Vaingankar, J. D., Maruthadurai, R., Sellaperumal, C., Dhargalkar, S. D., Harihar, S., y Arunachalam, V. (2018). Tapping the potential of vegetable Amaranth genotype to trap the root knot nematode pest. *Scientia Horticulturae*, 230(April 2017), 18–24. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.10.037>
- Van Geest, G., Van Meeteren, U., y Arens, P. (2015). Can phenotyping for water balance improve breeding for vase life? *Acta Horticulturae*, 1087, 149–154. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2015.1087.17>
- Van Geest, G., Post, A., Arens, P., Visser, R. G. F., y van Meeteren, U. (2017). Breeding for postharvest performance in chrysanthemum by selection against storage-induced degreening of disk florets. *Postharvest Biology and Technology*, 124, 45–53. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2016.09.003>
- Viyachaia, T., Abdullaha, T. L., Hassana, S. A., Kamarulzamanb, N. H., y Yusofc, W. A. W. (2015). Development of Cut Chrysanthemum Production in Two Soilless Systems. *Agriculture and Agricultural Science Procedia*, 5, 115–121. <https://doi.org/10.1016/j.aaspro.2015.08.016>
- Wang, C, Zhang, F., Guan, Z., Chen, S., Jiang, J., Fang, W., y Chen, F. (2014a). Inheritance and molecular markers for aphid (*Macrosiphoniella sanbourni*) resistance in chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.). *Scientia Horticulturae*, 180, 220–226. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.10.038>
- Wang, C, Zhang, F., Guan, Z., Chen, S., Jiang, J., Fang, W., y Chen, F. (2014b). Inheritance and molecular markers for aphid (*Macrosiphoniella sanbourni*) resistance in chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.). *Scientia Horticulturae*, 180, 220–226. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.10.038>
- Wang, CS, Rutledge, J., y Gianola, D. (1993). Bayesian analysis of mixed linear models via Gibbs sampling with an application to litter size in Iberian pigs. *Genetics Selection Evolution*, 26(2), 91–115. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-26-2-91>
- WIGA, E. (2019). Soluciones WIGA. Retrieved from <http://solucioneswiga.com/>
- Williamson, V. M. (1999). Plant nematode resistance genes. *Curr Opin Plant Biol*, 2(4), 327–331. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(99\)80057-0](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(99)80057-0)
- Yamamoto, T., Ultra, V. U., Tanaka, S., Sakurai, K., y Iwasaki, K. (2008). Effects of methyl bromide

fumigation, chloropicrin fumigation and steam sterilization on soil nitrogen dynamics and microbial properties in a pot culture experiment. *Soil Science and Plant Nutrition*, 54(6), 886–894. <https://doi.org/10.1111/j.1747-0765.2008.00319.x>

Ye, D. Y., Qi, Y. H., Cao, S. F., Wei, B. Q., y Zhang, H. S. (2017). Histopathology combined with transcriptome analyses reveals the mechanism of resistance to *Meloidogyne incognita* in *Cucumis metuliferus*. *Journal of Plant Physiology*, 212, 115–124. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.02.002>

Zambrano Blanco, E. (2010). *Mejoramiento genético de zapallo Cucurbita moschata: Obtención de un nuevo cultivar con fines de consumo en fresco adaptado a las condiciones del Valle del Cauca*. Universidad Nacional de Colombia.

Zhang, F., Chen, S., Chen, F., Fang, W., Deng, Y., Chang, Q., y Liu, P. (2011). Genetic analysis and associated SRAP markers for flowering traits of chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium*). *Euphytica*, 177(1), 15–24. <https://doi.org/10.1007/s10681-010-0239-3>

Zhang, F., Chen, S., Jiang, J., Guan, Z., Fang, W., y Chen, F. (2013). Genetic Mapping of Quantitative Trait Loci Underlying Flowering Time in Chrysanthemum ( *Chrysanthemum morifolium* ). *PLoS ONE*, 8(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083023>