

Artículo de Revisión

Bases para la mejora genética en *Gerbera hybrida*

Ayerin Carrodegua Gonzalez¹, Andrés Zúñiga Orozco²

1. Investigadora. Instituto de Investigaciones Hortícolas Liliana Dimitrova. Mayabeque. Cuba, genetica2@lilliana.co.cu
2. Docente e Investigador. Carrera Ingeniería Agronómica. Universidad Estatal a Distancia (UNED). San José, Costa Rica, azunigao@uned.ac.cr

Recibido: 18 de junio de 2020

Aceptado: 22 de octubre de 2020

Resumen

Gerbera hybrida, conocida popularmente como Margarita de Japón, es una planta ornamental por excelencia que se cultiva en casi todas las regiones del planeta, tanto como planta en maceta, como para ser utilizada como flor de corte. Sus inflorescencias presentan una larga duración poscosecha, siendo muy adecuadas para la confección de arreglos florales. La gerbera moderna es el resultado de la hibridación entre *Gerbera jamesonii*, *Gerbera viridifolia* y posiblemente otras especies, por lo que puede ser llamada de diferentes formas tales como: *Gerbera jamesonii hybrida*, híbridos de *Gerbera jamesonii* o *Gerbera hybrida*. Por ser una planta ampliamente cultivada, se han desarrollado en diferentes países diversos programas de mejoramiento genético, pero la mayoría basados en genética clásica sin aplicar el uso de herramientas moleculares. En Cuba, aun no se ha trabajado en el mejoramiento de este cultivo, lo cual sería sumamente importante teniendo en cuenta los problemas que hoy se presentan, como la baja germinación de las semillas. El objetivo de este trabajo es realizar una descripción de la biología floral de esta especie para apoyar el inicio de un programa de mejora. Además, se realizó un estudio de los antecedentes en la mejora genética a nivel internacional, como son: el cariotipado de la especie, estudios de diversidad genética, heredabilidad, mapeo genético, estudio de genes reguladores, y otros aspectos de la biología reproductiva como los modos de reproducción y los sistemas de autoincompatibilidad.

Palabras clave: margarita de Japón, *Gerbera hybrida*, mejora genética, biología floral

Abstract

Gerbera hybrida, popularly known as Daisy of Japan, is an ornamental plant that is grown in almost all regions of the planet, both as a potted plant and to be used as a cut flower. Its inflorescences has a long post-harvest duration, being very suitable for making flower arrangements. The modern gerbera is the result of the hybridization between *Gerbera jamesonii*, *Gerbera viridifolia* and possibly other species, so it can be called tales such as: *Gerbera jamesonii hybrida*, *Gerbera jamesonii* hybrids or *Gerbera hybrida*. As it is a cultivated plant, various genetic improvement programs have been developed in different countries, but most of the data in classical genetics without applying the use of molecular tools. In Cuba, work has not yet been done on the improvement of this species, which would be very important considering the problems that arise today, such as the low germination of seeds. The objective of this work is to make a description of the floral biology of this species in order to support the start of an improvement program. In addition, a study of the antecedents in genetic improvement at an international level was carried out, such as: the karyotyping of the species, studies of genetic diversity, heritability, genetic mapping, study of regulatory genes, and other aspects of reproductive biology such as playback modes and self-incompatibility systems.

Keywords: daisy of Japan, *Gerbera hybrida*, plant breeding, floral biology

Características generales de *Gerbera hybrida*

Gerbera es un género de plantas de la familia Asteraceae comprendido aproximadamente por 40 especies botánicas, conocidas como margaritas de Japón (Manning *et al.* 2016). Son nativas de Sudáfrica y Asia, pero actualmente son cultivadas en todo el mundo debido a que toleran un amplio rango de condiciones ambientales (Danaee *et al.* 2001, Lisiecka 1990, Deng y Bhattarai 2018).

La gerbera moderna es el resultado de la hibridación entre *G. jamesonii*, *G. viridifolia* y posiblemente otras especies, por tanto, puede ser encontrada en la literatura con diferentes nombres tales como: *Gerbera jamesonii hybrida*, híbridos de *Gerbera jamesonii* o *Gerbera hybrida* (Singh 2004). Esta confusión se produjo como resultado de un programa de mejoramiento comenzado por Lynch en 1905 que consistía en extender el rango de coloración en *G. jamesonii* mediante la hibridación con *G. viridifolia*, aunque finalmente también utilizó plantas que obtuvo de semillas de especies desconocidas (Lynch 1905).

G. hybrida es muy popular debido a su cultivo como planta decorativa en jardines o como flor de corte y se encuentra entre las 5 plantas más cultivada en todo el mundo con ese fin (Stephen *et al.* 2011, Aparna 2020). Las inflorescencias presentan una larga duración postcosecha, por lo que son muy adecuadas para la confección de arreglos florales (Singh 2004).

A pesar de la popularidad de esta planta en Cuba, existen muchos problemas asociados a su cultivo, como la baja viabilidad de las semillas y la poca disponibilidad de variedades, pues solo abundan las de flor sencilla. Otro gran inconveniente consiste en que la mayoría de las variedades cultivadas provienen de semillas importadas que no han sido caracterizadas ni evaluadas. Por tales razones, comenzar un programa de mejora en este cultivo implica un extenso trabajo en la caracterización de germoplasma. A pesar de dichas dificultades, es necesario llevar a cabo estrategias para el mejoramiento en especies ornamentales en Cuba con el fin de diversificar los genotipos que se comercializan. Una de las especies que más lo amerita es *Gerbera hybrida* por ser una de las preferidas entre los productores de flores de corte debido a su alta demanda.

G. hybrida es una planta herbácea vivaz que alcanza aproximadamente 45 cm de altura y sus hojas elongadas se disponen en roseta. Las hojas juveniles son redondeadas, mientras que las adultas se caracterizan por presentar un margen dividido. El cultivo puede durar varios años, pero solo se aprovechan los tres primeros, debido a que se observa una disminución en la productividad después de ese periodo (Pedraza-Santos 2001).

La propagación de *G. hybrida* puede ser sexual (a través de semillas) o asexual (mediante los estolones que se originan de plantas adultas o por micropropagación). La propagación vegetativa es esencial para el mantenimiento de características de interés del cultivo, especialmente en los híbridos (Souza *et al.* 2005). La micropropagación es muy utilizada para la producción a gran escala debido a la alta demanda que existe a nivel internacional (Hasbullah *et al.* 2015, Rangel *et al.* 2020).

Por las razones antes expuestas, el objetivo de esta revisión es dar a conocer los antecedentes en la mejora genética a nivel internacional de este cultivo, como son: el cariotipado de la especie, estudios de diversidad genética, heredabilidad, mapeo genético, genes reguladores, y otros aspectos de la biología reproductiva que implica una detallada descripción de la morfología floral.

Descripción morfológica de las flores de *Gerbera hybrida*. Las flores se disponen en inflorescencias llamadas capítulos, y están sostenidas por largos pedúnculos que son parcialmente leñosos en la base (Lisiecka 1990). Existen tres tipos de flores en dependencia de su morfología, son de pequeño tamaño y se disponen en espiral sobre el receptáculo. (Yu *et al.* 1991) (Figura 1).

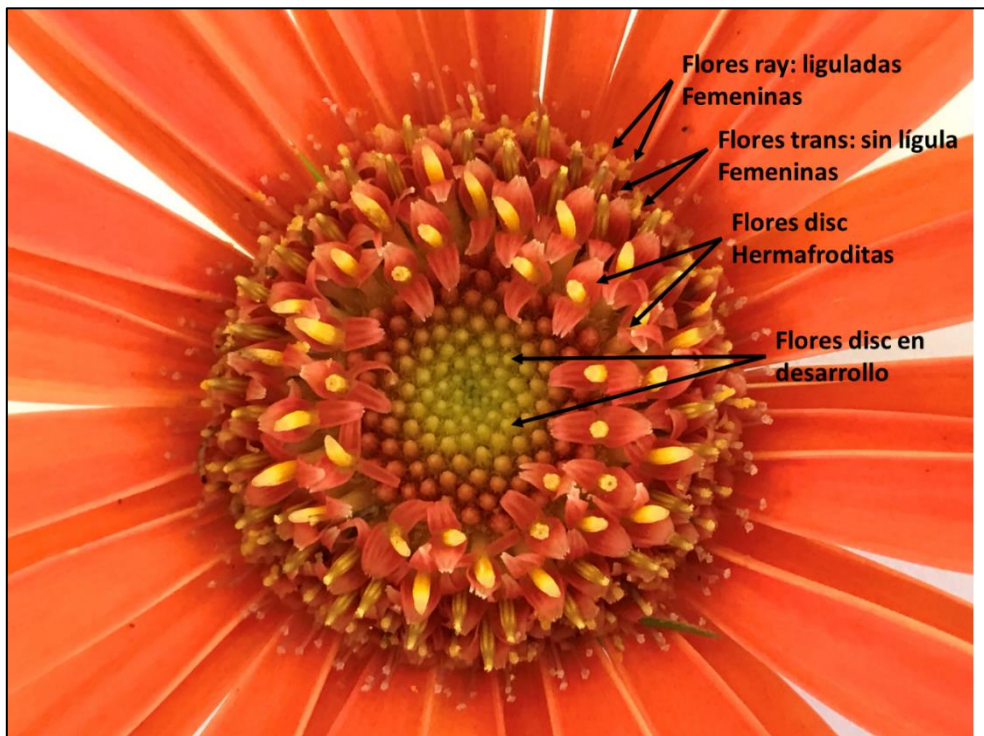


Figura 1. Disposición sobre el receptáculo de los tres tipos de flores en *Gerbera hybrida*. En el interior del receptáculo se observan las flores “disc” en desarrollo, mas al centro, las flores “trans” y en el borde se disponen las flores “ray”. Fuente: propia (2018).

Hacia el borde del receptáculo se disponen las flores conocidas como “ray”, las cuales poseen una lígula muy vistosa y altamente desarrollada que es el resultado de la fusión de 3 pétalos y además cuentan con dos pétalos libres poco desarrollados (Bremer 1994). Son femeninas debido a que los estambres abortan durante el desarrollo de la flor y solo quedan dos remanentes de estos, muy poco visibles, con la apariencia de dos delgados hilos (Figura 2).

Más al centro del receptáculo se disponen las flores “trans”, las cuales poseen igualmente una lígula que es el resultado de la fusión de tres pétalos, pero no es tan desarrollada y vistosa como el caso de las flores “ray”, también son femeninas (Figura 2).

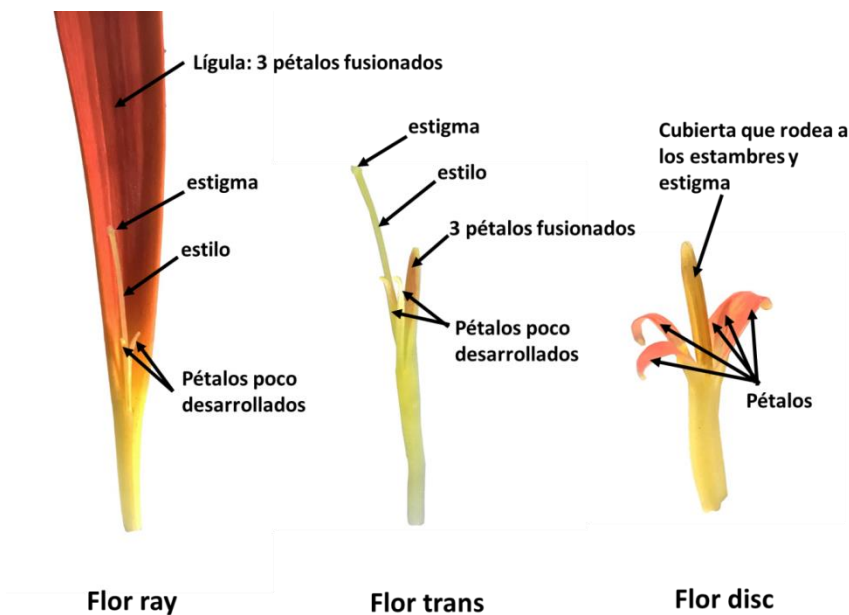


Figura 2. Estructura de los tres tipos de flores presentes en la inflorescencia de *Gerbera hybrida*. A la izquierda la flor “ray” femenina, con una lígula bien desarrollada; al centro la flor “trans” femenina, con una lígula poco desarrollada y a la derecha la flor “disc” hermafrodita, con 5 pétalos. Fuente: propia (2018).

En la parte más interna del receptáculo, se encuentran las flores “disc”, las cuales, a diferencia de los otros dos tipos, no presentan lígulas. Se pueden observar que algunas son bilabiadas con un labio formado por la unión de tres pétalos y el otro formado por la unión de dos, pero también se pueden encontrar algunas con los cinco pétalos independientes, por lo cual son menos zigomórficas (Harris 1995) (Figura 2). En general, son hermafroditas y las anteras se disponen en vainas que cubren el pistilo. Una vez que los granos de polen maduran, las vainas abren y comienza a exponerse el estigma (Figura 3).

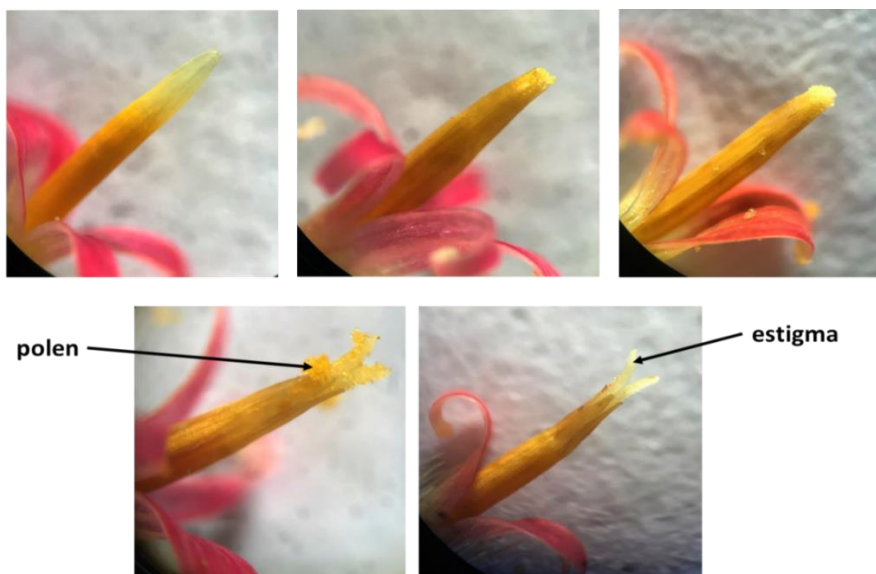


Figura 3. Desarrollo del estigma en las flores “disc” en *Gerbera hybrida*. Primeramente, las vainas que cubren el pistilo abren y dejan al cubierto los granos de polen maduros, los cuales caen y posteriormente se expone el estigma. Fuente: propia (2018)

En *G. hybrida* el ovario se encuentra debajo de los tubos de la corola como se observa en la figura 4 y es tricarpelar (Harris, 1995).

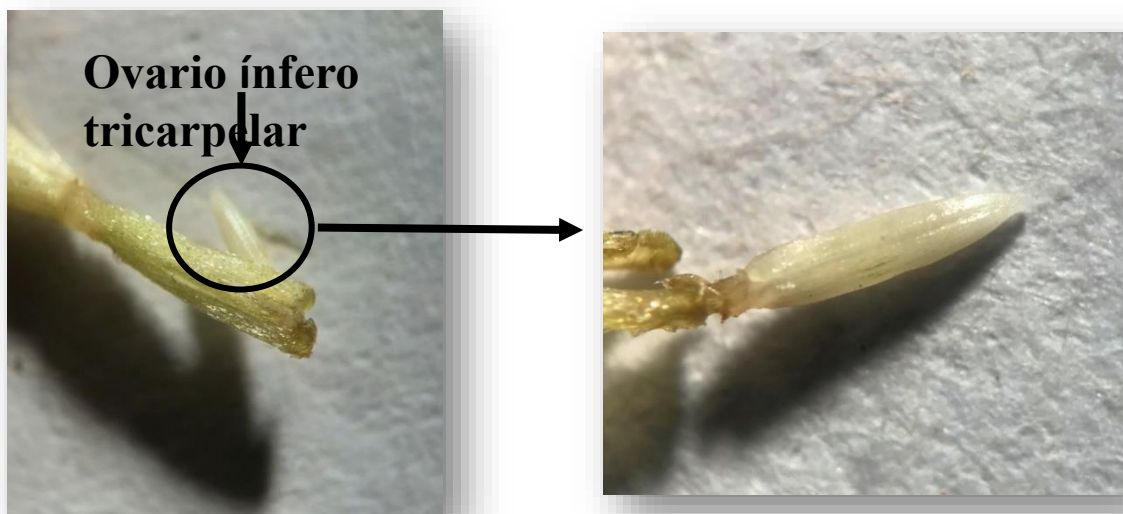


Figura 4. Ovario ínfero en *Gerbera hybrida*, situado por debajo del resto de los verticilos florales.
Fuente: propia (2018).

En las flores de *G. hybrida* el cáliz consiste en cerdas o escamas con la apariencia de pelusas denominado vilano o pappus, que participa en la dispersión de las semillas (Bremer 1994 y Harris 1995), estudios moleculares reafirmaron que estas estructuras son derivadas de dicho verticilo floral (Yu *et al.* 1999).



Figura 5. Corte del pedúnculo de la flor de *G. hybrida* donde se observa la forma escamosa del cáliz.
Fuente: propia (2018).

Autoincompatibilidad en *Gerbera hybrida*

A pesar de que las inflorescencias de *G. hybrida* portan flores femeninas y hermafroditas, las cuales pueden encontrarse abiertas al mismo tiempo, no pueden ser autopolinizadas y es necesario de individuos diferentes para la reproducción sexual. Esto se debe a un mecanismo común para todas las asteráceas conocido como incompatibilidad esporofítica (Gutierrez *et al.* 2019) descritos por Gerstel en 1950.

En el sistema esporofítico, la incompatibilidad está determinada por el núcleo diploide del esporofito, por tanto, cada grano de polen expresa los dos alelos de incompatibilidad presentes en la planta que los originó. Los mecanismos moleculares han sido muy poco estudiados y solo se conocen algunas rutas bioquímicas en la familia Brassicaceae (Friar y LaDoux 2002). Debido a que en este sistema, la incompatibilidad está determinada por un genotipo diploide, tanto el polen como el pistilo expresan los productos de la traducción de los alelos diferentes. Entre los alelos existen relaciones de dominancia que producen patrones extremadamente complejos (Schopfer 1999, García *et al.* 2013). El número de alelos S en las especies con autoincompatibilidad esporofítica ha sido poco documentado, y solo se conoce en algunas especies, no en el caso de *Gerbera hybrida*. En las asteráceas que se han estudiado se han encontrado pocos alelos en comparación con otras familias botánicas y estos varían de 6 a 17 (Hiscock y Tabah 2003; Brennan *et al.* 2003; Imrie y Knowles 1971, Friar y LaDoux 2002).

Este mecanismo de incompatibilidad trae consigo que en *G. hybrida* sean necesarios individuos diferentes para realizar cruzamientos. Los pocos alelos S existentes aumenta la probabilidad de que dos plantas en un cultivo sean incompatibles porque es posible que porten los mismos alelos S.

Mejoramiento genético en *Gerbera hybrida*

El mercado de plantas ornamentales es extremadamente dinámico y necesita de constantes cambios en la oferta. Para satisfacer la demanda, los programas de mejoramiento genético se basan en la preferencia de los consumidores y tiene como base el desarrollo de nuevos cultivares con características novedosas (Filliettaz 2007). La mejora genética convencional ha sido de mucha utilidad para la variación genética de gerbera y ha resultado en el desarrollo de genotipos con características estéticas y de rendimiento deseables (Pradhan *et al.* 2017, Mangroliya *et al.* 2018), pero el avance de la tecnología ha hecho posible el uso de técnicas no convencionales que aportan ventajas a los mejoradores.

Los programas de mejoramiento genético parten del conocimiento de la variabilidad genética de los cultivares implicados. Para hacer uso de esa diversidad genética, las accesiones deben ser correctamente caracterizadas, documentadas e identificadas ya sea por caracteres morfo-fenológicos, moleculares o agronómicos. Esta información les permite a los mejoradores identificar genotipos potenciales para su uso como progenitores (Borém y Miranda 2005).

Estudios de la diversidad genética en *Gerbera hybrida*

En el caso de *Gerbera hybrida* se han realizado muchos estudios de la diversidad genética, pero han sido en su mayoría estudios locales, enfocados en la diversidad presente en las accesiones que se cultivan en una zona determinada. Una forma de analizar variabilidad genética es mediante el análisis de características morfológicas porque es relativamente fácil y simple para realizar. Sin embargo, los estudios basados solamente en rasgos morfológicos no son muy confiables debido al limitado número de caracteres que se pueden estudiar, el efecto de las condiciones ambientales y además está influido por el estado del desarrollo de la planta (Borges *et al.* 2020, Gupta and Manjaya 2017, Chakraborty *et al.* 2018). En *G. hybrida* se han realizado numerosos estudios basados en este tipo de caracteres, tal es el caso de (Kumari *et al.* 2011, Benemann *et al.* 2013, Yuniarto *et al.* 2018).

De las estrategias para evaluar variabilidad genética, la más confiable es el uso de marcadores moleculares, los cuales permiten determinar relaciones entre genotipos, desarrollar métodos para mantener la variabilidad en el germoplasma y además identificar genes relacionados a caracteres de interés biológico y agronómico (Hayden *et al.* 2010). Se han utilizado diferentes marcadores moleculares con este fin, los más empleados recientemente han sido los microsatélites, debido a que el genoma de gerbera ha sido previamente secuenciado (Benemann *et al.* 2014). El uso de marcadores moleculares no sustituye a las técnicas basadas en caracteres morfológico, sino, que ambas deben ser utilizadas a la vez para aumentar la fiabilidad de los estudios.

Variabilidad genética en *Gerbera hybrida*

En las inflorescencias de *G. hybrida* existe un amplio rango de variación, de manera que se pueden encontrar en diversos colores y con diferencias en el número de lígulas. De acuerdo al número de verticilos de lígulas, las inflorescencias de *G. hybrida* se clasifican en simples, si tienen un solo verticilo, dobles, si tienen dos, o pueden contener múltiples. Se ha observado una cierta preferencia en el mercado, por las inflorescencias simples y dobles. Otros caracteres de mucho interés son: el largo y diámetro del pedúnculo que sostiene la inflorescencia y el diámetro del capítulo. Para los mejoradores es sumamente importante saber si los caracteres son heredables para tenerlos en cuenta en los programas de mejoramiento porque la selección solo es efectiva cuando la variabilidad observada en la población es de naturaleza heredable. Se ha reportado que la varianza genética, heredabilidad y otros parámetros fluctúan con cambios ambientales (Lal *et al.* 1985).

Como la mayoría de los caracteres de interés en el mejoramiento de *G. hybrida* son poligénicos, es esencial para el mejorador estimar el tipo de variación en el banco de germoplasma. El tipo de programa de mejoramiento para desarrollar depende de la posibilidad de generar variabilidad genética en dichas especies. La estimación de la heredabilidad, da una medida de la transmisión de caracteres de una generación a la siguiente, producto a que la selección depende de la porción heredable de la variabilidad (Falconer 1981, Gebregergs y Mekbib 2020).

Se han hecho numerosos estudios para determinar la heredabilidad de ciertos caracteres de importancia comercial en *G. hybrida*. Tal es el caso del análisis de la variabilidad genética en 9 cultivares de *G. hybrida*, realizado por Ghimiray y Sarkar (2015), en el cual se comprobó que existía una amplia heredabilidad en los caracteres: número de hojas por planta, diámetro del capítulo, ancho y largo del pedúnculo y vida de la inflorescencia en florero; los cuales son rasgos de elevada importancia comercial.

Estudios de cariotipo en *Gerbera hybrida*

Para desarrollar un programa de mejoramiento genético uno de los pasos claves es la caracterización cariotípica de los cultivares que van a ser utilizados como progenitores. La caracterización cromosómica de especies o variedades de plantas se inicia con la descripción del cariotipo a través del análisis del número, el tamaño y la forma de los cromosomas que presentan.

En el caso de la especie *Gerbera jamesonii*, se conoce el número cromosómico $2n=50$ (Cardoso *et al.* 2009), sin embargo actualmente se han obtenido muchos cultivares con diferente número de cromosomas.

La caracterización se realiza durante la metafase de la mitosis o meiosis, producto a que en esta fase los cromosomas se encuentran en el mayor grado de condensación y se observan perfectamente definidos (Rubin *et al.* 2020). En *Gerbera*, la determinación del número cromosómico y la descripción de estos, se han realizado mediante citogenética clásica. Actualmente en los laboratorios bien equipados se pueden realizar técnicas mucho más factibles como citometría de flujo, Hibridación fluorescente *in situ* (FISH) e Hibridación genómica *in situ* (GISH).

Inducción de mutaciones en *Gerbera hybrida* durante el cultivo *in vitro*

El mejoramiento genético vegetal se basa en la creación de variación, selección, evaluación y multiplicación de genotipos deseados. Para incrementar la eficiencia y acortar el tiempo en cada etapa, se han combinado muchas técnicas como el cultivo *in vitro* para la rápida multiplicación, métodos moleculares para seleccionar genotipos específicos, mutagénesis para potenciar la variación, condiciones ambientales controladas para manipular el crecimiento y la floración, entre otros. (Singh 2014). Uno de los principales métodos para generar variabilidad genética consiste en la inducción de mutaciones durante el cultivo *in vitro*, a través de la exposición de los explantes a químicos como la colchicina y el etilmetasulfato o por agentes físicos como la irradiación usando rayos gamma. (Singh,

2014).

Durante el cultivo *in vitro* se puede provocar cambios en la ploidía de los individuos, la cual puede ser provocada de forma natural (Zhu *et al.* 1998, Chen *et al.* 2009) o inducida artificialmente (Han *et al.* 2009, Tang *et al.* 2010). En el mejoramiento genético la poliploidización artificial es un trabajo de mucha importancia (Kang 2003), y se realiza mediante tratamientos con colchicina *in vivo* e *in vitro* (Tang *et al.* 2010, Dhooghe *et al.* 2011, Gantait 2014).

Las técnicas de irradiación pueden provocar cambios en el fenotipo de las plantas como el tamaño, crecimiento, color y tamaño de las flores, además de los patrones de coloración de las hojas. El uso de técnicas nucleares en el fitomejoramiento ha sido dirigido principalmente a la inducción de mutaciones. Muchos mutantes de plantas ornamentales propagadas vegetativamente como *Achimenes*, *Chrysanthemum*, claveles, rosas y gerbera han sido obtenidos por irradiación de los esquejes enraizados (Broertjes 1977). Estas técnicas, como la radiación gamma podrían ser utilizadas en los cultivos de *G. hybrida* para generar patrones de coloración diferentes y otros cambios que resulten de interés comercial.

Estudios sobre genes reguladores en *Gerbera hybrida*

Algunos estudios genéticos en *G. hybrida* han sido conducidos hacia la comprensión del desarrollo floral porque las flores “ray” y “trans” sufren una feminización. Yu *et al.* (1999) decidieron estudiar los genes implicados en el desarrollo diferencial de las flores, para lo cual analizaron los patrones de expresión de los genes del sistema ABC y comprobaron que la expresión de estos se realiza de forma centripeta en la inflorescencia y se detecta primero en los primordios de las flores de los bordes externos. También demostraron que los genes de las clases B y C no están involucrados en el desarrollo de la heterogamia en el capítulo de gerbera y que el aborto de estambres en las flores “ray” y “trans” femeninas depende de la identidad del estambre y no de su posición; y que las cerdas que forman el vilano, son sépalos verdaderos.

Uno de los caracteres que persiguen los comerciantes en *G. hybrida* es la coloración negra de las flores del centro del capítulo, lo cual les provee un contraste que resulta muy llamativo (Armitage 1997, Gill *et al.* 2003). Con el objetivo de determinar que genes estaban implicados en la coloración de las flores del capítulo, Kloos *et al.* (2005) realizaron una investigación en la cual comprobaron que el color negro se debe a un gen dominante denominado Dc y las flores claras a un gen recesivo dc.

Otras de las herramientas que se utilizan en el mejoramiento genético es la transformación mediada por *Agrobacterium* para producir cambios de la coloración. Con este fin, se han realizado modificaciones de genes implicados en la ruta de la síntesis de los flavonoides, los cuales han sido identificados previamente por Laitinen *et al.* (2008). Se ha sugerido que el control coordinado de los pasos múltiples de la vía con la ayuda de genes reguladores conduciría a un control más predecible de la ruta metabólica (Broun 2005).

En conclusión, *G. hybrida* al ser una de las flores de corte más consumidas en Cuba y en el mundo, es el foco de un programa de mejora genética que permita aumentar la diversidad de cultivares para el comercio. Para trazar una estrategia factible es necesario tener en cuenta una serie de herramientas, las cuales se resumen a continuación:

- La detallada descripción de la morfología floral que se brinda en este estudio permite tener un conocimiento más concreto de los métodos de polinización para el desarrollo de un programa de mejora genética
- El tipo de autoincompatibilidad que se presenta en esta especie puede ser una desventaja a la hora de crear líneas puras para ciertos caracteres, por lo que será necesario auxiliarse con herramientas biotecnológicas para obtener altos grados de homocigosis.
- Para comenzar un programa de mejora es necesario partir de estudios de diversidad genética, la forma más recomendada de hacerlos es mediante la combinación de marcadores morfológicos y moleculares.

- Existen muchos caracteres heredables que son propicios a tener en cuenta para un programa de mejora como son: número de hojas por planta, diámetro del capítulo, ancho y largo del pedúnculo y vida de la inflorescencia en florero.
- Es importante determinar el número de cromosomas de la especie y sus variaciones para predecir la compatibilidad con otras especies silvestres en caso de que se quieran hibridar.
- Unos de los posibles métodos para crear variabilidad genética en *G. hybrida* es la inducción de mutaciones a través de la propagación in vitro, mediante la cual se han obtenido hasta cambios en la ploidía o mediante técnicas de irradiación.
- Otra herramienta para obtener variabilidad en *G. hybrida* podría ser la transformación para lo cual es necesario conocer los genes implicados en la expresión de los caracteres de interés.

Agradecimientos

Al Instituto de Investigaciones Hortícolas Liliana Dimitrova por facilitar las instalaciones y el personal para llevar a cabo la recopilación de información y material para su evidencia fotográfica.

Referencias

- Armitage A.M. (1997). Herbaceous perennial plants. A treatise on their identification, culture, and garden attributes. Illinois, USA. Stipes Publ., Champaign.
- Benemann D. P., Pacheco L. W., Barros W. S., Segeren M. I., Bianchi V. J. & Peters J. A. (2014). Estimation of genetic variability of a Gerbera Brazilian collection based on morphological traits and EST-SSR markers. *AJCS*, 8(5), pp. 722-729.
- Benemann, D. P., Machado, L. N., Arge, L. W. P., Bianchi V. J., Oliveira A. C., Maia L. C. & Peters J. A. (2013). Identification, characterization and validation of SSR markers from the gerbera EST database. *Plant Omics Journal*, 5(2), pp. 159-166.
- Borém A. & Miranda G. V. (2009). *Melhoramento de Plantas* (5th ed.). Viçosa, Brasil. Embrapa Publisher.
- Borges, A. D., de Souza, S., de Almeida, G. M., Lino, J. & Pascual, M. (2020). Use of molecular markers SSR and Scar for identification of olive accessions. *Biosci. J.*, 36(4), pp. 1137-1145.
- Bremer K. (1994). *Asteraceae. Cladistics and Classification*. Portland, USA. Timber Press.
- Brennan A. C., S. A. Harris. & S. J. Hiscock. (2003). The population genetics of sporophytic self-incompatibility in *Senecio squalidus* L. (Asteraceae). Avoidance of mating constraints imposed by low S allele number. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Biological Sciences*, 358, pp. 1047-1050.
- Broertjes, C. (1990). Mutagen treatment and handling of treated material. *Manual on Mutation breeding*. Second edition. International Atomic Agency, Tech. Rep. Ser. No 119. Austria, Vienna.
- Broun, P. (2005). Transcriptional control of flavonoid biosynthesis, a complex network of conserved regulators involved in multiple aspects of differentiation in *Arabidopsis*. *Current Opinion in Plant Biology*, 8, pp. 272-279.
- Cardoso, R. D. L., Grando, M. F., Basso, S. M. S., Segeren, M. I., Augustin, L. & Suzin, M. (2009).

- Chromosome number, pollen viability and gerbera hybridization. *Horticultura Brasileira*. 27: 40-44.
- Chakraborty, S., Patel, D.A., Parmar, H., Dhaduk, H.L. & Sasidharan, N. (2018). Genetic diversity analysis in soybean (*Glycine max* (L.) Merrill.) using SSR markers. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 7(3), pp. 2380-2384.
- Chen W.H., Tang C.Y. & Kao, Y.L. (2009). Ploidy doubling by in vitro culture of excised protocorms or protocorms-like bodies in *Phalaenopsis* species. *Plant Cell Tiss Organ Cult.*, 98, pp. 229-238.
- Danaee, E., Mostofi, Y. & Moradi, P. (2011). Effect of GA3 and BA on postharvest quality and vase life of gerbera (*Gerbera jamesonii* cv. Good Timing) cut flowers. *Horticulture, Environment and Biotechnology*, 52(2), pp. 140-144.
- Deng, Z. & Bhattarai, K. (2018). Gerbera. In: Van Huylenbroeck, J. (Ed.) *Ornamental Crops, Handbook of Plant Breeding 11*. Dordrecht, The Netherlands: Springer, pp.407-438.
- Dhooghe E., Van Laere K., Eeckhaut T., Leus L. & Van Huylenbroeck, J. (2011). Mitotic chromosome doubling of plant tissues in vitro. *Plant Cell Tiss Organ Cult.*, 104, pp. 329–34.
- Falconer D.S. (1981). *Introduction to Genetics Statistics* (2d ed.). UK, London. Longman, Ed.
- Fillietaz A. (2007). Genetic improvement of ornamental plants, *Biologico*, São Paulo, 69(2), pp.95
- Friar, E. A. & Ladoux, L. (2002). Genetic control of self-incompatibility in *Centromadia* (*Hemizonia pungens* subsp. *laevis* (Madiinae, Asteraceae), *Aliso*, 21, pp. 1-6.
- Gantait S., Mandal, N., Bhattacharyya, S. & Das, P.K. (2011). Induction and identification of tetraploids using in vitro colchicine treatment of *Gerbera jamesonii* Bolus cv. *Sciella*. *Plant Cell, Tissue Organ Culture*, 106(3), pp. 485-493.
- García-Valencia, L. E., Bravo-Alberto, C. E. & Cruz-García F. (2013). Evitando el incesto en las plantas: control genético y bioquímico. *Revista especializada en ciencias químico-biológicas*, 16(1), pp.57-65.
- Gebregergs, G. & Mekbib, F. (2020) Estimation of genetic variability, heritability, and genetic advance in advanced lines for grain yield and yield components of sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) at Humera, Western Tigray, Ethiopia. *Cogent Food & Agriculture*, 6:1764181, DOI: <https://doi.org/10.1080/23311932.2020.1764181>
- Gerstel D. U. (1950). Self-incompatibility studies in guayule. *Genetics*, 35, pp. 482-506.
- Ghimiray T.S. & Sarkar I. (2015). Studies on Genetic Variability in Gerbera (*Gerbera jamesonii*) *International Journal of Bioresource Science*, 2(2), pp. 81-83.
- Gill S.E., Dutky R., Balge W., MacLachlan. & S. Klick. (2003). Producing annual sunflowers as cut flowers. *Univ. Md. Coop. Ext. Publ. Fact Sheet 686*, pp. 1-8.
- Gupta, S.K. & Manjaya, J.G. (2017). Genetic diversity and population Structure of indian soybean (*Glycine max* (L.) Merrill.) revealed by simple sequence repeat markers. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 10, pp. 221-222.

- Gutierrez, A., Scaccia, D. & Poverene, M. (2019) Assessment of Mating System in *Helianthus annuus* and *H. petiolaris* (Asteraceae) Populations. *Helia*, 43(72), pp. 15-32.
- Han L., Yan B., Zhang T., Jiang Y., Zhang H., Yu, L. & Li, S. (2009). Preliminary studies on polyploidy mutation of cut flower *Gerbera jamesonii* Bolus. *Acta Horticulturae Sinica*, 36, pp. 605–610.
- Harris E. M. (1995). Inflorescence and floral ontogeny in Asteraceae: a synthesis of historical and current concepts. *Botanical Review*, 61, pp. 93-278.
- Hasbullah N. A., Lassim M. M., Azis N. A., Daud N. F., Rasad F. M. & Amin M. A. M. (2005). Somatic Embryo Formation in *Gerbera jamesonii* Bolus ex. Hook f. in vitro. International Conference on Agricultural, Ecological and Medical Sciences (AEMS-2015) April 7-8. (pp. 25-28). Phuket. Thailand. DOI: <http://dx.doi.org/10.15242/IICBE.C0415036> 28
- Hayden M.J., Tabone T.L., Nguyen T.M., Coventry S., Keiper F.J., Fox R.L., Chalmers K.J., Mather D.E. & Eglinton J.A. (2010). An informative set of SNP markers for molecular characterization of Australian barley germplasm. *Crop Plant Sci.*, 61, pp.70-83.
- Hiscock, S. J. & Tabah D. A. (2003). The different mechanisms of sporophytic self-incompatibility. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Biological Sciences*, 358, pp. 1037-1045.
- Imrie, B.C. & Knowles, P. F. (1971). Genetic studies of self-incompatibility in *Carthamus flavescens* Spreng. *Crop Science.*, 11, 6-9.
- Kang X.Y. (2003). Advances in researches on polyploid breeding of forest trees. *J.Beijing.For.Univ.*, 25, 70-74.
- Kumari A., Patel, K. S. & Choudhary, M. (2011). Genetic variability studies in *Gerbera*. *Research in Plant Biology*, 1(5), pp. 1-4.
- Laitinen A. E., Ainasoja M., Broholm S. K., Teemu, Teeri H. & Elomaa P. (2008). Identification of target genes for a MYB-type anthocyanin regulator in *Gerbera* hybrid. *J.Exp.Bot.*, 59(13), pp. 3691-3703.
- Lal, S.D., Shah, A., & Seth, J.N. (1985). Phenotypic variability and its some important quantitative characters contributing towards spike weight. *Genetic variability in gladiolus Prog. Hort.*, 17(1), pp. 28-30.
- Lisiecka A. (1990). *A. Gerbera*. D.F, México. Editorial, EDAMEX.
- Lynch R.I. (1905). *Gerbera*, with a coloured plate of the new hybrids. *Flora & Sylva*, 3, pp. 206-208.
- Mangroliya, G. S., Viridia, R. R., Hirani, A. B. & Senjaliya, H. J. (2018). Varietal assessment and variability study of gerbera (*Gerbera jamesonii* Bolus.) in controlled condition. *Inter. J. Chem. Studies*. 6(1), pp. 1240-1244.
- Manning, J. C., Simka, B., Boatwright, J. S. & Magee, A. R. (2016). A revised taxonomy of *Gerbera* sect. *Gerbera* (Asteraceae: Mutisieae). *South African Journal of Botany*, 104, pp.142-157.
- Pradhan, S., Thapa, B. & Rai, P. (2017). Assessment studies on genetic variability traits in different

- genotypes of gerbera in hill zone of West Bengal. *Indian Hortic. J.*, 7(1), pp. 76-78.
- Rangel, T., de Paula, J. S., Miranda, L. & de Lima, J. P. (2020). Enraizamiento in vitro de cultivares de *Gerbera hybrida* (Asteraceae). *Revista Científica Rural*, 22(1), pp. 125-140.
- Rubin, T., Magazine, N. & Huynh, J. R. (2020). Mixing and Matching Chromosomes during Female Meiosis. *Cells* 9, 696, DOI: <https://doi.org/10.3390/cells9030696>
- Sarkar, A., Kumar, T. & Sadhukhan R. (2020). Effect of Micronutrients on Growth and Flowering of *Gerbera* (*Gerbera jamesonii*) Var. Rosaline. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci.*, 9(5), pp. 2042-2051.
- Schopfer, C. R., Nasrallah, M.E. & Nasrallah, J. B. (1999). The male determinant of self-incompatibility in *Brassica*. *Science*, 266, 1697-1700.
- Singh K.P. & Mandhar S.C. (2004). Performance of gerbera (*Gerbera jamesonii*), cultivars under fan and pad cooled greenhouse environments. *J. Appl. Hort.*, 4(1), pp. 56-59.
- Singh B. (2014). Effect of gamma rays on vegetative and flower in parameters of gerbera (*Gerbera jamesonii* Bolus Ex Hooker F.) *HortFlora Research Spectrum*, 3(3), 267-270.
- Souza J. C., Menezes A. C. P., Silva A. F., Paz C. D. & SÁ, P. G. (2005). Artificial hybridization and germination of gerbera (*Gerbera jamesonii*) seeds in the semi-arid biome. In *Brazilian Congress of Olericulture*, 45, *Brazilian Congress of floriculture and ornamental plants*, 15, *Braz. Cong. of tissue culture*, 2. Abstracts. Fortaleza: SBH (CD-ROM).
- Stephens, C. & Filippa, B. (2011). Genetic modification in floriculture. *Biotechnol. Lett.*, 33(2), pp. 207-214.
- Tang, Z.Q., Chen, D.L., Song, Z.J., He, Y.C. & Cai, D.T. (2010). In vitro induction and identification of tetraploid plants of *Paulownia tomentosa*. *Plant Cell Tiss Organ Cult.*, 102, 213-220.
- Wesley E. Kloos, Carol G., George, & Laurie K. Sorge. (2005). Dark Disk Color in the Flower of *Gerbera hybrida* is Determined by a Dominant Gene, *Dc. Hortscience*, 40(7), pp. 1992-1994.
- Yu, D., Kotilainen, M., Po, E., Mehto, M., Elomaa, P., Helariutta, Y., Albert, V.A. & Teemu, H. (1999). Identity genes and modified patterns of flower development in gerbera híbrida (Asteraceae). *Plant Journal*, 17(1), pp. 51-62
- Yuniarto, K., Kurniati, R., Suryawati, & Meilasari, R. (2018). The Phenotypic Performances of *Gerbera* Local Bali X Rubby Red Hybrids. *Journal of Agricultural Science*, 40(1), pp. 8-14.
- Zhu, Z.T., Kang, X.Y. & Zhang, Z.Y. (1998). Studies on selection of natural triploids of *Populus tomentosa*. *Sci Silvae Sinicae*, 34, pp. 22-31.