

Niveles de resistencia al tizón tardío en clones de papa del Centro Internacional de la Papa (CIP) evaluados en Bolivia

J. Gabriel¹; S. Fernández¹; G. Plata¹; M. Siles²

Resumen

Este estudio fue realizado en el Centro Toralapa, Cochabamba, Bolivia durante el periodo 2001-2002 y 2002-2003, con el objetivo de evaluar la resistencia a *Phytophthora infestans* y verificar la ausencia de genes R en la población LBr3 del Centro Internacional de la Papa (CIP). El estudio se llevo a cabo en base a tres componentes: (i) resistencia medida por el tamaño de la lesión (TL). (ii), Rango de crecimiento de la lesión (RCL) y (iii) intensidad de esporulación (IE) a diferentes edades de plantas. Se utilizaron 25 clones de papa, aparentemente libres de genes R. Para el estudio de los componentes de resistencia se utilizó un aislamiento complejo y se determinó la presencia de genes R usando una raza simple. La evaluación del TL, RCL e IE, identificó a 5 clones: 391696.96, 392637.10, 392661.18, 393280.64 y 393280.82 con buenos niveles de resistencia parcial y libres de genes R. Se observó que en plantas jóvenes y susceptibles, *Phytophthora infestans* se desarrollo más rápidamente que en clones resistentes e hipersensibles. Las correlaciones encontradas entre las plantas provenientes de cultivo *in vitro* y tubérculos para los componentes de resistencia estudiados, fueron positivas y altamente significativas.

Palabras claves adicionales:

Resistencia parcial, componentes de resistencia, in vitro, plantas adultas, genes R, genes menores.

Aceptado para publicación: Junio 15, 2011.

¹ Investigadores de la Fundación PROINPA, C.P. 4285, Cochabamba, Bolivia, e-mail: j.gabriel@proinpa.org

² Investigador de la Fundación PAIRUMANI, C.P. 128, Cochabamba, Bolivia

Levels of Resistance to Late Blight in a Population of Potato Clones from the International Potato Center (CIP) Tested in Bolivia

Summary

During 2001- 2002 and 2002-2003 a study was carried out at the Toralapa Center, Cochabamba, Bolivia, with the aim of testing for resistance to *Phytophthora infestans* and to verify the absence of R-genes in the LBr3 population of CIP. The study was implemented based on three resistance components: (i) Injury size (IS), (ii) Injury Growth Range (IGR), and (iii) Sporulation intensity (SI) in different plant sizes and to verify the absence of R-genes. Twenty-five potato clones were used from *in vitro* culture and from tubers, apparently free of R-genes. The isolation complex was used to study the resistance components, and the presence of R-genes was determined using a simple race of *P. infestans*. The test of IS, IGR and SI, identified five clones: 391696.96, 392637.10, 392661.18, 393280.64 and 393280.82 with good partial resistance levels and free of R-genes. It is convenient to use leaflets coming from tuber plants for the determination of minor genes or R-genes. In young and susceptible plants, *Phytophthora infestans* grows faster than in resistant and hypersensitive clones. The correlations between *in vitro*-plants and tuber-plants to study resistance components were positive and highly significant.

Additional key words:

Partial resistance, components of resistance, in vitro, adult plant, R-genes, minor genes.

Introducción

En Bolivia, la papa es un cultivo básico y de seguridad alimentaría muy importante. Se produce en distintas zonas del país, principalmente en altitudes entre 2,300 a 3,000 msnm

(Fernández – Northcote *et al.*, 1999). Ocupa uno de los primeros lugares en la producción económica y como base alimenticia de la población boliviana. A él se dedican unas 400 mil familias, lo que equivale al 50% de las unidades agrícolas del país (Estrada *et al.*, 1994; Gabriel *et al.*, 2001). El rendimiento de papa en Bolivia es de 5.9 t/ha, es el quinto en América Latina y uno de los más bajos en el mundo. Los bajos rendimientos se deben a varios factores abióticos y bióticos. Entre los factores bióticos más importantes que afectan severamente la producción del cultivo de papa, está el causado por el oomycete *Phytophthora infestans*, agente causal del Tizón Tardío, que puede llegar a ocasionar pérdidas entre 25 a 30 millones de Dólares por año (Fernández-Northcote y Navia, 1999; Zeballos, 1997).

Una alternativa para combatir la enfermedad es la utilización variedades mejoradas resistentes al Tizón. El Centro Internacional de la Papa (CIP) a partir de 1990 adoptó una nueva estrategia para mejorar la resistencia horizontal en ausencia de genes R (población B) obteniendo un incremento más eficiente de la frecuencia de genes y niveles más altos de resistencia horizontal (Landeo, 1998). La población LBr3 de papa es parte de esta población, del CIP y posee un gran potencial genético generado a partir de variedades nativas de *Solanum tuberosum spp andigena*.

El interés global por la resistencia al tizón tardío ha aumentado grandemente debido a los efectos secundarios desfavorables en el ambiente y la salud humana de los fungicidas (Turkensteen, 1993). Se conoce que la resistencia al tizón es de dos tipos. Una debida a genes mayores (genes R) que puede conferir a la planta un alto nivel de la resistencia y caracteriza a una típica resistencia de raza-específica. Once genes R derivados principalmente de *S. demissum*, han sido identificados (Malcolmson y Black, 1966; Colon y Budding, 1988). La virulencia de cada gene R introducido se encontró rápidamente y razas complejas con 9-11 genes de virulencia se han identificado en varias oportunidades (Shattock *et al.*, 1977; Turkensteen, 1993; Andrivon, 1994). El patógeno es tan versátil que el mejoramiento genético de papa para este tipo de

resistencia es vano puesto que puede ser vencida en poco tiempo (Russell, 1978). El segundo tipo de resistencia es cuantitativa o de resistencia de campo, que se hereda de manera poligénica (Toxopeus, 1959; Black, 1970). Esta resistencia se considera más estable en el tiempo (Turkensteen, 1993; Parlevliet, 1993, Colon *et al.*, 1995). Los componentes de resistencia de campo a la infección de *Phytophthora infestans* varían en asociación con otros, por lo que la frecuencia de infección muestra menos asociación a otros componentes (Van der Zaag, 1959; Umaerus, 1970; Umaerus y Lihnell, 1976; Birhman y Singh; 1995). Diversos estudios realizados han demostrado que los componentes de resistencia como el tamaño de lesión (TL), rango de crecimiento de la lesión (RCL) e intensidad de esporulación (IE), pueden dar información valiosa sobre la resistencia genética de los genotipos evaluados (Colon *et al.*, 1995; Parlevliet, 1997^a; Gabriel *et al.*, 2007).

El presente estudio tuvo como objetivos estudiar los componentes de resistencia: tamaño de lesión (TL), rango de crecimiento de la lesión (RCL) e intensidad de esporulación (IE), para evaluar la resistencia de esta población de clones a diferentes edades de plantas provenientes de cultivo *in vitro* y de tubérculos frente a aislamientos locales del tizón y verificar si están libres de genes R.

Materiales y Métodos

El presente estudio se realizó los periodos 2001-2002 y 2002-2003 en el Centro Toralapa de la Fundación PROINPA, en la provincia Tiraque del departamento de Cochabamba a 71 km de la ciudad, sobre la carretera antigua Cochabamba – Santa Cruz.

Material vegetal. Se utilizaron 25 clones de papa procedentes del CIP (Tabla 1), cuatro cultivares testigos: Alpha (susceptible), Waych'a (susceptible), Atzimba (hipersensible) y Yungay (Resistencia Horizontal) y dos diferenciales de raza: Chata Blanca (genes menores) y Roslin E. Buru (genes mayores).

Tabla 1. Códigos y genealogía de cada clon evaluado (CIP Nr. PS-019-01)

Nº	Codigo - clon	Genealogía
1	385556.4	380473.6 x Bk (AEH 69-1, CGN69-1,
2	389746.2	CFL69-1, CFK69-1, DIA-71)
3	391002.6	381379.9 x XY.16
4	391011.17	386209.1 x 386206.4
5	391580.30	387041.12 x 386206.4
6	391696.96	387002.2 x 387214.9
7	392617.54	385021.12 x XY.16
8	392633.54	387002.11 x 387170.9
9	392637.10	387132.2 x 387334.5
10	392657.8	387143.22 x 387170.9
11	392661.18	387341.1 x 387170.9
12	393077.159	389743.1 x 390357.4
13	393077.54	387348.20 x 389746.2
14	393085.5	387348.20 x 389746.2
15	393242.50	387348.20 x 390357.4
16	393280.57	387002.11 x 381400.22
17	393280.64	387015.3 x XY.4
18	393280.82	387015.3 x XY.4
19	393339.242	387015.3 x XY.4
20	393349.68	387164.4 x S. Imilla
21	393371.159	387170.6 x 387338.3
22	393371.58	387170.16 x 387170.9
23	393382.44	387170.16 x 387170.9
24	393385.39	387205.5 x 387338.3
25	393385.47	387231.7 x 387170.9

Diseño experimental. Los experimentos fueron distribuidos bajo un diseño completamente al azar, con cuatro unidades experimentales. Cada unidad experimental estuvo constituida por un folíolo. Las inoculaciones se hicieron en plantas provenientes de cultivo *in vitro* a los 64 y 130 días después del trasplante y en plantas proveniente de tubérculos a los 128 y 142 días después del trasplante. Las evaluaciones de los componentes de resistencia se realizaron al 4to, 5to, 6to y 7mo día después de la inoculación. Para evaluar la resistencia en plantas provenientes de cultivo *in vitro* y tubérculos, se inoculó el aislamiento complejo P3 (1,2,3,4,5,6,7,8,10,11) a una concentración de 20,000 esporangios ml^{-1} y para determinar los genes R se inoculó con 40,000 esporangios ml^{-1} de una raza simple (raza 0), siguiendo el método recomendado por Vleeshouwers *et al.*, 1999.

Variables de respuesta

Tamaño de lesión (TL). Se midió la longitud de la lesión en milímetros, paralelo a la nervadura secundaria y el ancho en el eje perpendicular de la primera medición y se calculó el área de una elipse (Gabriel *et al.*, 2007).

Rango de crecimiento de la lesión (RCL). El Rango es la diferencia de la sumatoria del tamaño de la lesión actual menos el tamaño de la lesión anterior dividido entre $n-1$, donde: n es el número de lecturas $\text{RCL} = \frac{\sum(T_{in}-TL_{n-1})}{n-1}$ (Hidalgo *et al.*, 2000; Gabriel *et al.*, 2007).

Intensidad de esporulación (IE). Se considero al folíolo como 100%, estimando el área esporulada de forma visual con la ayuda de una lupa con relación al área total del folíolo.

Presencia de genes R. De acuerdo al grado de reacción en los folíolos después de la inoculación, se determinó la presencia de genes R en base a la escala de reacciones de compatibilidad e incompatibilidad de genes de virulencia.

Los análisis de varianza y la comparación de medias, fueron realizadas utilizando el Proc GLM de SAS para cada una de las

variables evaluadas, previa la verificación de normalidad y homogeneidad de varianzas (SAS Users Guide, 2000).

Resultados y Discusión

Tamaño de Lesión (TL)

El análisis de varianza para plantas provenientes de cultivos *in vitro* y tubérculos (Tablas 2 y 3) mostró que el TL es significativamente diferente ($Pr < 0.01$) entre clones. Los clones 385556.4, 393382.44 y la variedad Atzimba mostraron los TL más pequeños (1.00 mm^2) respecto de Alpha. Los clones 393280.64, 391696.96 y 393280.82 mostraron valores de TL de 8.09, 9.45 y 10.53 mm^2 respectivamente, mostrando resistencia moderada. La variedad Yungay (RH), mostró mayor susceptibilidad que Alpha y Waych'a.

El TL fue significativamente diferente ($Pr < 0.01$) a distintas edades de inoculación. El TL a los 64 días de inoculación, fue altamente significativo ($Pr < 0.01$) de los 130 días. Se observó que las plantas más jóvenes fueron más susceptibles que las plantas adultas, esta observación coincide con lo reportado por Parlevliet (1997b), quien indica que la resistencia parcial se expresa al comienzo del estadio adulto.

El TL fue significativo ($Pr < 0.01$) con el tiempo de la inoculación, las lesiones se manifestaron a partir del 4to día después de la inoculación alcanzando su mayor desarrollo al 7mo día. La variedad Atzimba y los clones 385556.4 y 393382.44 mostraron mayor resistencia y no hubo incremento en el TL en el tiempo después de la inoculación. Los clones resistentes 393280.82, 391696.96 y 393280.64 presentaron un incremento en TL de 2.79, 2.87 y $2.32 \text{ mm}^2/\text{día}$, respectivamente. Los clones 389746.2 y 393339.242 mostraron un mayor incremento en el TL (4.69 y $3.77 \text{ mm}^2/\text{día}$ respectivamente), respecto de Waych'a ($3.51 \text{ mm}^2/\text{día}$). Asimismo, al 7mo día después de la inoculación, la variedad Alpha y el clon 391696.96 mostraron a los 64 días, valores mayores de TL (32.31 y 15.40 mm^2 respectivamente) que a los

130 días. El clon 385556.4 no presentó cambios en el TL con la edad.

El TL en la prueba de foliolos sueltos en plantas provenientes de tubérculos (Tabla 2) y de cultivo *in vitro* (Tabla 3), confirmó que los clones 393280.64, 393280.82 y 391696.96 tuvieron resistencia moderada a *P. infestans* y los clones 385556.4 y 393382.44 fueron altamente resistentes al igual que la variedad Atzimba (genes R).

Hubo una alta correlación del TL (Tabla 8) de plantas proveniente de tubérculos y cultivos *in vitro* ($r=60$), lo cual sugiere que para identificar clones con resistencia a *P. infestans* en un menor tiempo, bastará utilizar plántulas de cultivo *in vitro*, sin esperar a obtener plantas provenientes de tubérculos.

Rango de Crecimiento de la Lesión

El análisis de varianza para el RCL tanto para plantas provenientes de tubérculos como de plantas de cultivo *in vitro* (Tablas 4 y 5), mostraron diferencias significativas entre clones ($Pr < 0.01$). La variedad Atzimba (testigo H), los clones 385556.4, 393382.44 y 391696.96 con valores de RCL 1.00, 1.00, 1.00 y 6.50 mm respectivamente, fueron los más resistentes, mientras que los clones 389746.2, 393371.58 y 393280.57 con valores de RCL de 15.37, 15.26 y 15.16 mm² respectivamente, fueron más susceptibles que Alpha (testigo S) con 14.73 mm².

El RCL es significativamente diferente con la edad ($Pr < 0.01$), sin embargo, este efecto no fue el mismo en los distintos clones ($Pr < 0.01$). El TL ($r=81$) a los 130 días tiene menor desarrollo que a los 64 días. La alta correlación entre los componentes TL y RCL ya fue mencionado por Ramírez (2002).

Los clones 393280.57, 391696.96 y la variedad Alpha fueron susceptibles y mostraron comportamientos diferentes en el RCL a la edad de 64 y 130 días. Los clones 385556.4, 393382.44 y Atzimba no presentaron diferencias con la edad de planta.

Tabla 2. Análisis de varianza para el TL en folíolos de plántulas *in vitro*

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	Prob > F
Clon	28	1704.1619	0.0001
Edades	1	2981.3957	0.0001
Clon x Edades	28	103.8468	0.0001
TDI	3	3769.6280	0.0001
Clon x TDI	84	26.6505	0.0001
Edad x TDI	3	43.7931	0.0001
Clon x Edades x TDI	84	12.3535	0.0001
Error	696	4.0427	
C.V.(%)		11.2997	

Edads = Edad de la planta después de la siembra (64 y 130 días) TDI = Tiempo de evaluación después de la inoculación

Tabla 3. Análisis de varianza para el TL en folíolos de plantas proveniente de tubérculos

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	Prob > F
Clon	28	1488.8920	0.0001
Edades	1	698.3274	0.0001
Clon x Edades	28	187.5310	0.0001
TDI	3	12253.9055	0.0001
Clon x TDI	84	91.3062	0.0001
Edad x TDI	3	90.4425	0.0001
Clon x Edades x TDI	84	33.3461	0.0001
Error	928	7.4540	
C.V. (%)		16.4419	

Edades = Edad de la planta después de la siembra (128 y 142 días) TDI = Tiempo de evaluación después de la inoculación

Tabla 4. Análisis de varianza para el RCL de folíolos de cultivo in vitro

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	Prob > F
Clon	28	135.61496	0.0001
Edades	1	352.19554	0.0001
Clon x Edades	28	18.47664	0.0001
Error	174	1.58412	
C.V. (%)		10.97341	

Edades = Edad de la planta después de la siembra (64 y 130 días)

Tabla 5. Análisis de varianza para el RCL en folíolos de plantas proveniente de tubérculos

Fuentes de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	Prob > F
Clon	28	211.00804	0.0001
Edades	1	0.53218	0.6580
Clon x Edades	28	20.89217	0.0001
Error	232	2.70956	
C.V. (%)		13.01311	

Edades = Edad de la planta después de la siembra (128 y 142 días)

Intensidad de Esporulaci3n (IE)

El an3lisis de varianza para la IE (Tablas 6 y 7), mostraron diferencias altamente significativa entre clones ($Pr < 0.01$), lo cual demuestra que los clones presentan distintos grados de IE. En general, los clones 389746.2, 393339.242 junto a las variedades Alpha, Waych'a y Yungay mostraron m3s del 100% de esporulaci3n. La variedad Atzimba y los clones 393382.44 385556.4, 393280.82, 393280.64, 391696.96 presentaron valores menores a 8% de esporulaci3n. Los clones 392661.18, 391002.6 y 392637.10, 392617.54, 393085.5 y 391011.17 mostraron valores intermedios de 11 a 54% de esporulaci3n.

La IE fue significativamente diferente a distintas edades de inoculaci3n ($Pr < 0.01$). En general, a la edad de 130 d3as, hubo menor esporulaci3n (27%) que a los 64 d3as (38%). La variedad Alpha, los clones 391696.96, 393280.64 y 393280.82 presentaron menor esporulaci3n a los 130 d3as de edad que a los 64 d3as, la variedad Atzimba, los clones 385556.4 y 393382.44 mostraron un m3nimo porcentaje de esporulaci3n el cual no aumento con la edad.

La intensidad de esporulaci3n cambi3 significativamente con el tiempo despu3s de la inoculaci3n ($Pr < 0.01$), sin embargo este avance no fue de la misma manera con cada clon ($Pr < 0.01$). En general, a partir del cuarto al s3ptimo d3a despu3s de la inoculaci3n, los clones m3s susceptibles: 389746.2, 393339.242 y la variedad Waych'a (S), registraron una tasa de incremento por d3a de 18.20, 14.14 y 12.94% de esporulaci3n respectivamente, mientras que los clones resistentes: 393280.82, 393280.64, 392661.18, 391696.96 y 392637.10, presentaron un incremento de 2.19, 2.33, 3.16, 3.54 y 6.61% de esporulaci3n/d3a, respectivamente, no hubo incremento en los clones 385556.4, 393382.44 y la variedad Atzimba (H).

Las diferencias encontradas entre clones, efecto de edad y desarrollo de la IE con el tiempo coinciden con los resultados encontrados sobre la base del TL ($r=0.84$) y RCL ($r=0.61$).

Tabla 6. Análisis de varianza para IE en folíolos provenientes de plantas *in vitro*

Fuentes de variación	Grados de libertad	X ²	Prob > X ²
Clon	28	11736.9	<.0001
Edades	1	47.77	<.0001
Clon x Edades	28	1633.63	<.0001
TDI	3	478.45	<.0001
Clon x TDI	84	649.69	<.0001
Edades x TDI	3	621.77	<.0001

Edades = Edad de la planta después de la siembra (128 y 142 días) TDI = Tiempo de evaluación después de la inoculación

Tabla 7. Análisis de varianza para IE en folíolos de plantas proveniente de tubérculos

Fuentes de variación	Grados de libertad	X ²	Prob > X ²
Clon	28	18440.9	<.0001
Edades	1	0.01	0.9430
Clon x Edades	28	2525.60	<.0001
TDI	3	5042.45	<.0001
Clon x TDI	79	42557.1	<.0001

Edades = Edad de la planta después de la siembra (128 y 42 días) TDI = Tiempo de evaluación después de la inoculación

Las diferencias encontradas en la IE entre plantas provenientes de cultivo *in vitro* y de tubérculos ($r=0.70$) en comparación con el TL ($r=0.60$) y RCL ($r=0.48$) (tabla 8), sugieren utilizar la IE por el alto grado de confiabilidad, practicidad y facilidad de evaluación.

Tabla 8. Correlación de los componentes de resistencia RCL, TL e IE en plántulas *in vitro* y plantas proveniente de tubérculos

	IV-TL	T-TL	IV- IE	T- IE	IV- RCL	T- RCL
IV-TL						
T-TL	0.60**					
IV- IE	0.84**	0.54**				
T- IE	0.62**	0.69**	0.70**			
IV- RCL	0.81**	0.52**	0.61**	0.44**		
T- RCL	0.52**	0.92**	0.50**	0.63**	0.48**	

** Altamente significativo al $Pr < 0.01$, IV = Plantas provenientes de cultivos *in vitro*, T = Plantas provenientes de tubérculos

Presencia de genes R, r o Rd

La población LBr3 y los testigos fueron inoculados con el aislamiento de una raza simple (raza 0) y una raza compleja (P3) de *P. infestans*. Las variedades Chata Blanca, Alpha, Waych'a, Yungay y los clones 391011.17, 391580.30, 392633.54, 392657.8, 392661.18, 393077.159, 393077.54, 393339.242, 393349.68, 393371.159, 393371.58, 393385.39 y 393385.47 mostraron reacciones compatibles con el aislamiento (ausencia de genes R). Estos clones poseen genes menores (r).

Las variedades Roslin E.Buru, Atzimba y los clones 385556.4 y 393382.44 mostraron reacciones incompatibles con el aislamiento (poseen genes R). En cambio, los clones 389746.2, 391002.6, 391696.96, 392617.54, 392637.10, 393085.5, 393242.50, 393280.57, 393280.64 y 393280.82 presentaron resistencia residual (Rd) ó de genes mayores vencidos.

El diferencial de raza Chata Blanca (testigo susceptible con genes menores), presentó compatibilidad con los aislamientos y el diferencial de raza Roslin E. Buru (testigo hipersensible con

genes mayores), presentó incompatibilidad, con reacciones hipersensibles.

Bibliografía Consultada

Andrison, D. 1994. Race structure and dynamics in populations of *Phytophthora infestans*. *Can J Bot* 72: 1681-1687.

Birhman; R.K.; Singh, B.P. 1995. Path-coefficient analyses and genetic parameters of the components of field resistance of potatoes to late blight. *Ann Appl Biol* 127: 353-362.

Black, W. 1970. The nature and inheritance of field resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in potatoes. *Amer Potato J* 47: 279-288.

Colon, L.T.; Budding, D.J. 1988. Resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in ten wild *Solanum* species. *Euphytica Suppl*: 77-86.

Colon, L.T.; Turkensteen, L.J.; Prummel, W.; Budding, D.J.; Hoogendoorn, J. 1995. Durable resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in old potato cultivars. *Eur J Plant Pathol* 101: 387-397.

Estrada, N.; Fernández - Northcote, E.; Carrasco, E.; Navia, O. 1994. Mejoramiento genético para resistencia a enfermedades y plagas de la papa en Bolivia. En: Memorias del primer taller sobre Resistencia Duradera en Cultivos alto andinos de Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú. Quito, Ecuador. 86-89p.

Fernández – Northcote, E.; Navia, O. 1999. Bases de las estrategias de control químico de tizón de desarrolladas por PROINPA en Bolivia. *Revista Latinoamericana de la Papa*. 82-84.

Gabriel, J.; Coca, A.; Plata, G.; Parlevliet, J.E. 2007. Characterization of the resistance to *Phytophthora infestans* in local potato cultivars in Bolivia. *Euphytica* 153 (3):321- 328

Gabriel, J.; Plata, G.; Rivadeneira, J.; Cuesta, X.; Bernardi, R. 2001. Mejoramiento genético y participativo en papa en Bolivia y Ecuador. Páginas 139- -154 *in* Daniel Danial (ed.) Futuras estrategias para implementar mejoramiento participativo en los cultivos de las zonas altas en la región andina. Septiembre 23-27, 2001, Quito, Ecuador.

Hidalgo, N.; Cuesta, X.; Oyarzún, P.; Andrade, H. 2000. Componentes de Resistencia a *Phytophthora infestans* en progenitores de papa en Ecuador. página 121 *en* XIX Congreso de la Asociación Latinoamericana de la Papa. Memorias. 28 de febrero a 3 de marzo del 2000 La Habana, Cuba.

Landeo, J. 1998. Mejoramiento para resistencia horizontal al tizón tardío de la papa en el Centro Internacional de la Papa.

Malcolmson, J.F.; W. Black. 1966. New R-genes in *Solanum demissum* Lindl. and their complementary races of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. *Euphytica* 15: 199-203.

Parlevliet, J.E. 1993. What is durable resistance, a general outline. In: Th. Jacobs & J.E. Parlevliet (Eds.), Durability of Disease Resistance, pp: 23-40. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Parlevliet, J. E. 1997a. Selección de componentes de resistencia parcial. En: Resistencia Duradera en Cultivos Altos de la zona Andina. Quito, Ecuador. 238- 259p.

Parlevliet, J. E. 1997b. Identificación y evaluación de resistencia cuantitativa. En: Resistencia Duradera en Cultivos Altos de la zona Andina. Quito, Ecuador. 201- 237p.

Ramírez, P. 2002. Componentes de resistencia a *Phytophthora infestans* Mont. De Bary en una población de progenies de papa evaluados en campo y laboratorio. Tesis Ing. Agr. Universidad Mayor de San Simón. Facultad de Ciencias Agrícolas y Pecuarias. Cochabamba, Bolivia.

Russell, G.E. 1978. Plant breeding for pest and disease resistance. Butterworth, London, Boston etc.

SAS Institute (System Analysis Statistical). 2000. Language and procedure. Usage. Versión 8, 1 ed. SAS Inst. Cary. NC.

Shattock, R.C.; Janssen, B.D.; Whitbread, R.; Shaw D.S. 1977. An interpretation of the frequencies of host specific phenotypes of *Phytophthora infestans* in North Wales. *Ann App Biol* 86: 249-260.

Toxopeus, H.J. 1959. Notes on the inheritance of field resistance of the foliage of *Solanum tuberosum* to *Phytophthora infestans*. *Euphytica* 8. 117.

Turkensteen, L.J. 1993. Durable resistance of potatoes against *Phytophthora infestans*. In: Th. Jacobs & J.E. Parlevliet (Eds.), *Durability of Disease Resistance*, pp: 115-124. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Umaerus, V.; Lihnell, D. 1976. A laboratory method for measuring the degree of attack by *Phytophthora infestans*. *Potato Res* 19: 91-107.

Umaerus, V. 1970. Studies on field resistance to *Phytophthora infestans*. 5. Mechanisms of resistance and application to potato breeding. *Z Pflanzenzücht* 63: 1-23.

Van Der Zaag, D.D. 1959. Some observations on breeding for resistance to *Phytophthora infestans*. *Eur. Potato J* 2: 278-87.

Vleeshouwers, V.G.A.A; van Dooijeweert, W.; Keizer, L.C.P.; Sijpkens, L.; Govers, F.; Colon, L.T. 1999. A laboratory assay for *Phytophthora infestans* resistance in various solanum species reflects the field situation. *Eur J Plant Pathol* 105:241-250

Zeballos, H., 1997. Aspectos económicos de la producción de papa en Bolivia. COSUDE-CIP. Lima, Perú.