

SELECCION DE HIBRIDOS DE ESPECIES DE PAPA POR RESISTENCIA A *Phytophthora infestans* (Mont) De Bary, FERTILIDAD MASCULINA Y POTENCIAL PRODUCTIVO¹

CARLOS EDUARDO ÑUSTEZ L.², NELSON ESTRADA RAMOS³ y RICARDO MARTINEZ BECERRA³

Resumen. En la Universidad Nacional de Colombia en Mosquera durante los años 1988 y 1989 se realizó una investigación, donde se evaluó bajo condiciones de invernadero la resistencia a *P. infestans* de las progenies de 51 cruzamientos (F1 y avanzados), que incluían en su pedigree especies silvestres, primitivas y/o cultivadas de papa. Luego de un primer ciclo de selección los genotipos escogidos se evaluaron en campo por resistencia a la enfermedad, fertilidad masculina y potencial productivo (kg/planta).

En invernadero se encontró buena resistencia a razas no específicas de *P. infestans* en las progenies de los cruzamientos simples con *phureja*, que incluían las especies silvestres *polyadenium*, *stoloniferum*, *iopetalum*, *avilesii* y *okadae* y susceptibilidad en los que tenían las silvestres *dodsii*, *abancayense*, *ambosinum*, *canasense*, *gandarillasii*, *pampasense*, *marinasense* y *alandiae*.

Al final del segundo ciclo de evaluación en campo se seleccionaron 27 genotipos: 5 de cruzamientos simples, 9 de cruzamientos triples y 2 de cruzamientos múltiples que incluyen especies silvestres en su pedigree (*avilesii*, *brachycarpum*, *stoloniferum*, *iopetalum*, *hougasii*, *acaule*) y los 11 restantes incluyen genotipos primitivos y/o avanzados.

Un excelente potencial productivo se encontró en genotipos del cruzamiento interespecífico *avilesii* x *phureja*, y en genotipos de cruzamientos triples que incluyen las espe-

cies *hougasii* o *acaule*. La fertilidad masculina de los genotipos evaluados osciló desde esterilidad hasta alta fertilidad.

HYBRID SELECTION OF POTATOE SPECIES FOR RESISTANCE TO *Phytophthora infestans* (Mont) De Bary, MALE FERTILITY AND PRODUCTIVE POTENTIAL

Summary. An experiment was carried out in one of the greenhouses of the National University of Colombia located in Bogotá, between 1988 and 1989. The objective was to evaluate the resistance to *P. infestans* of the progenies of 51 crosses (F1 and advanced) that included in their pedigree wild, primitive species and/or cultivated potatoes. Then after a first cycle of selection the chosen genotypes were evaluated in the field for resistance to the disease, for male fertility and productive potential (Kg/plant).

Under greenhouse conditions was found a good resistance to no specific races of *P. infestans* in the progenies of the simple cross with *phureja*, that included the wild species *polyadenium*, *stoloniferum*, *iopetalum*, *avilesii*, *okadae*, and susceptibility in those that had *dodsii*, *abancayense*, *ambosinum*, *canasense*, *gandarillasii*, *pampasense*, *marinasense* and *alandiae* wilds.

At the end of the second cycle of evaluation in the field there were selected 27 genotypes: 5 of simple crosses, 9 of triple crosses, 2 of multiple crosses that included wild species in their pedigree (*avilesii*, *brachycarpum*, *stoloniferum*, *iopetalum*, *hougasii*, *acaule*) and the other 11 included primitive or advanced genotypes.

An excellent productive potential was found in genotypes of interespecific cross of *avilesii* x *phureja*, and genotypes of triple

¹ Basado en la tesis de C.E.Ñ.L. para optar al título de M.Sc. Facultad de Agronomía. Univ. Nac. de Colombia, Bogotá.

² Estudiante de Postgrado en Genética y Fito-mejoramiento. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, A.A. 2569 Ibagué, Tolima, Colombia.

³ Profesores Asociados Facultad de Agronomía Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. A.A. 14490, Bogotá.

cross that included the *hougasii* or *acaule* species. The male fertility of the evaluated genotypes oscillated from sterility to high fertility.

INTRODUCCION

La papa es una especie de reconocida importancia en el mundo. Ocupa el cuarto lugar como producto alimenticio agrícola después del arroz, el trigo y el maíz. En Colombia la importancia como alimento básico de la población es indiscutible y ocupa el tercer lugar como producto económico agrícola, después del café y el arroz, con un área aproximada de cultivo de 160.000 hectáreas por año.

Los trabajos de mejoramiento de papa en Colombia se iniciaron en 1948 y hacia 1980 se había entregado a los agricultores de las diferentes regiones 26 variedades mejoradas, lo cual acompañado de adecuadas técnicas de producción ha permitido que el rendimiento promedio por hectárea aumente de 4,8 en 1948 a 18 Ton/Ha. 40 años después. La base de este proceso de mejoramiento han sido los híbridos entre las subespecies *tuberosum* y *ardigena*, dejando de lado el valioso recurso genético que constituyen las especies silvestres.

La "gota" causada por *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary 1876; es la enfermedad más universal de la papa, afecta las hojas, los tallos y los tubérculos y puede devastar un cultivo en pocos días. En varias oportunidades la enfermedad ha alcanzado proporciones desastrosas siendo la más notable la hambruna de Irlanda en los años 1845-1850.

En Colombia la enfermedad se presenta todos los años en el cultivo con mayor o menor intensidad de acuerdo con las condiciones de mayores o menores lluvias. Su control es fundamentalmente químico y requiere en promedio 10 aplicaciones de fungicida/Ha, lo cual equivale a un costo anual en el área total de cultivo de cinco mil millones de pesos (\$5.000'000.000), cifra bastante significativa y que conlleva a pérdida de divisas para el país. Por esta razón resulta muy importante explorar diversas fuentes de resistencia dando énfasis a la resistencia general o de genes menores, la cual de acuerdo con múltiples trabajos realizados en el mundo evidencian las ventajas que presenta con res-

pecto a la resistencia específica, y constituye una solución potencialmente promisorio al problema en el país.

Las especies silvestres de papa constituyen un recurso genético valioso que hasta el presente ha sido poco evaluado por los programas de mejoramiento del mundo, tanto en forma "per se" como en cruzamiento con especies primitivas o cultivadas. Los cruzamientos interespecíficos que se evalúan en el presente estudio de acuerdo con observaciones personales de Estrada (1989), son probablemente la primera vez que se realizan y se evalúan por resistencia a *Phytophthora infestans* lo que resalta la importancia del mismo.

Los objetivos de la presente investigación fueron: Evaluar la fertilidad y resistencia a la "gota" en las progenies de cruzamientos simples (F1) y avanzados de papa que incluyen en su pedigree especies silvestres, primitivas y/o cultivadas, además seleccionar clones promisorios fértiles de estos cruzamientos con buena resistencia a la "gota" y potencial productivo, para que sirvan como base de posteriores cruzamientos y evaluaciones, buscándose con esto ampliar significativamente la base genética de la resistencia a la "gota".

Según Hawkes citado por Schmiediche (1987), se distinguen 3 fases en la utilización de las especies silvestres en la historia del mejoramiento de la papa. La primera fase inicia alrededor de 1824 y se extiende hasta mediados del siglo pasado cuando ocurrió la epidemia del tizón tardío en Europa. Infortunadamente las especies que intentaron utilizar los científicos fueron muchas triploides, tales como *S. maglia* de Chile o *S. comersoni* de Brasil y Paraguay. En esta época muchos conceptos de Ploidia, no habían sido descubiertos y obviamente estos intentos particulares decayeron.

La segunda fase inicia precedida por el redescubrimiento de los trabajos de Mendel y trabajos en taxonomía de Bitter, siendo el acontecimiento más afortunado de esta fase la utilización extensiva de las especies hexaploides mexicanas *S. demissum* como fuente de resistencia al tizón (*P. infestans*).

La tercera fase comienza con la publicación del descubrimiento ruso de las series poliploides de papas cultivadas, además de un amplio y variable pool de genes silvestres de 1927 en adelante. En 1933 las especies *S.*

chacoense, *S. phureja* y *S. demissum*, se emplearon para la producción de híbridos en Alemania (Ross, citado por Estrada 1927).

En los últimos años se ha reconocido más claramente que cada especie silvestre tiene su propia variabilidad genética. No es preciso decir que una especie tiene resistencia a un determinado patógeno o plaga, lo que se puede decir es que un clon o un conjunto de genotipos con los que se desarrollan experimentos, presentan una determinada resistencia a factores bióticos o abióticos, pero no es posible afirmarlo para toda la especie (Schmieche, 1984).

Varias especies de origen centroamericano se han mencionado con alta resistencia a la "gota" entre las cuales se tiene: *S. cardiophyllum*, *S. bulbocastanum*, *S. demissum*, *S. iopetalum*, *S. pinnatisectum*, *S. polyadenium* (Niederhauser y Mills, 1953), *S. verrucosum*, *S. polytrichom* (Hermsen 1980, Tazelaar 1981) y *S. estoloniferum* (Niederhauser 1958, Umaerus 1970).

Entre las especies suramericanas se reportan: *S. veinei*, *S. microdontum*, *S. berthaultii* (Hermsen 1980, Tazelaar 1981, Zoteeva 1982), *S. chacoense*, *S. andeanum* (Hermsen 1980), *S. acaule* (Tazelaar 1981), *S. capsicibaccatum*, *S. colombianum*, *S. violaceimarmoratum* (Cárdenas 1958) y *S. chomatophilum* (Black 1970).

Se conoce información sobre cultivares obtenidos con alta resistencia de campo provenientes de cruzamientos *tuberosum* x *andigena* (Estrada et al 1969), también en varios clones de *S. andigena* y *S. phureja* de la Colección Central Colombiana de papas (Guzmán et al 1960, Thurston et al 1962). Igualmente se halló sorprendente resistencia de campo en plántulas originadas de *S. andigena* y probadas en Escocia (Simmonds y Macolmson 1967).

El Centro Internacional de la papa (CIP) actualmente utiliza 2 fuentes de resistencia al "tizón": La primera es una mezcla de resistencia de diversas especies de papa que además de resistencia horizontal también tiene genes R (*Gp. Tuberosum*, *Gp. andigena*, híbridos ABPT (*ácaule*, *bulbocastanum*, *phureja* y *tuberosum*). La segunda fuente es de naturaleza completamente horizontal y libres de genes R (especies del *Gp andigena*, *tuberosum*, y *phureja*). La primera fuente se conoce como población A y la segunda como B (Landeo 1989).

MATERIALES Y METODOS

Localización. La investigación constó de 2 etapas: La primera etapa se realizó en el invernadero de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Colombia (Bogotá) y la segunda etapa en la Estación Experimental Marengo propiedad de la Universidad y localizada en el Municipio de Mosquera (Cuninamarca) a una altura de 2547 m.s.n.m., con una temperatura media anual de 12.9°C, humedad relativa del 78% y precipitación media anual de 820 mm.

Materiales. En la primera etapa (plántula) se requirió de 50 m² de área de invernadero bandejas plásticas, suelo, desinfectante de suelo, semillas de las familias a evaluar (Cuadro 1), fertilizante, material de laboratorio para desarrollar el inóculo del hongo, un compresor y atomizador Devilbis, minibomba de dispersión, fungicida y papelería.

En la segunda etapa (campo) se utilizó: 0,5 ha de terreno, equipo y maquinaria para preparación de suelo, herramientas, estacas, fibra de nylon, bomba de espalda, equipo de riego (aspersión), insumos, costalillos, empaques y papelería.

Métodos. Etapa de plántula. Las semillas de las familias a evaluar fueron tratadas 2 semanas antes de la siembra con solución de ácido giberélico (1000 ppm). La siembra se realizó en bandejas con suelo previamente desinfectado (químico) en surco, colocando 2 familias por bandeja.

El inóculo del hongo necesario para el tamizado de las familias en invernadero, se obtuvo recolectando en campo al azar lesiones de hojas de plantas infectadas con "gota" de diferentes genotipos de papa. En laboratorio se lavaron bien y se colocaron en cámara húmeda por 36 horas, luego por lavado de las hojas en agua destilada se obtuvieron los esporangios. La suspensión se llevó a temperatura de 12-15°C por 3 horas obteniéndose así las zoosporas que constituyeron el inóculo.

La inoculación se realizó con una concentración de 30.000 zoosporas/cc de suspensión, en plántulas de 35 días de germinadas, utilizando un compresor de 10 PSI con atomizador Devilbis e incluyendo testigos susceptibles para verificar la viabilidad del inóculo. El material inoculado se colocó en cámara húmeda durante 18 horas y después.

Cuadro 1. Genealogía de las familias evaluadas.

CODIGO GENOTIPO	GENEALOGIA
UN-88-1	blb PI-230510.245 x phu ccc 81
-2	tbr I-1058 x 85407-n (hou PI-161174.1 x phu ccc-81)
-3	hou PI-161174.5 x phu masal (30 clones)
-4	dds PI-473350.4 x phu ccc 81
-5	abn PI-458403.4 x phu ccc 81
-6	avl PI-498091.1 x phu ccc 81
-8	amb PI-498202.5 x phu ccc 81
-9	bcp PI-498249.1 x phu ccc 81
-10	pld PI-230463.5 x phu ccc 81
-12	sto PI-230477.2 x phu ccc 81
-13	sto PI-161172.3 x phu ratona
-14	can PI-230511.1 x phu ccc 81
-15	can PI-246533.1 x phu ccc 81
-16	amb PI-498242.1 x phu ccc 81
-18	oka PI-458367.1 x phu ccc 81
-19	hou PI-161174.1 x phu mambra
-20	gnd PI-285866.3 x phu ccc 81
-21	iop PI-275181.1 x phu masal (30 clones)
-22	pam PI-275274 x phu ccc 81
-23	mrn PI-310946.2 x phu ccc 81
-24	aln PI-498085.1 x phu ccc 81
-25	blv PI-310974.5 x phu ratona
-27	pnt (OP)
-28	(blb PI-243511.8 x phu ccc 81) x phu mambra
-29	(blb PI-243509.5 x phu ccc 81) x phu masal (30 clones)
-30	(blb PI-243509.5 x phu ccc 81) x 8435-1*
-31	(blb PI-243509.5 x phu ccc 81
-32A	[(tbr x adg) x tbr] x (acl PI-498196 x adr 800035 L. López).
-32B	tbr (atzimba) x Monserrate (tbr x adg)
-33	tbr (atzimba) x phu ccc 81
-34	tbr (atzimba) x chaucha (huayro)
-35	tbr x (acl PI-472660.2 x phu ccc-81)
-36	tbr (atzimba) x adg (tuquerreña)
-37	tbr (atzimba) x masal clones "La Selva" resist. gota
-38	tbr (atzimba) x adg (pana blanca)
-39	tbr (atzimba) x [(tbr x adg) x (phu ccc 81 x phu amarilla Perú)]
-40	tbr (atzimba) x [(phu ccc 5082 x phu ccc 1.7) x (acl PI-175395.3 x phu ccc 81)]
-41	(tbr x adg) x [(tbr x adg) x (phu ccc 81 x phu amarilla Perú)]
-42	(tbr x adg) x (sto PI-161172.0 x phu ccc 81)
-44	tbr I-1058 x Pana blanca
-45	(adg x chaucha) x Monserrate
-46	[(tbr x adg) x (sto PI-275246.3 x phu ccc 81)] x adg (tuquerreña)
-47	[(tbr x adg) x (sto PI-275246.3 x phu ccc 81)] x (tbr x adg)
-48	[(tbr x adg) x (sto PI-275246.3 x phu ccc 81)] x phu ccc 81
-49	tbr I-1058 x [(tbr x adg) x (phu amarilla Perú x phu ccc 81)]
-50	tbr I-1058 x chaucha (huayro)
-51	(adg x adg) = pastusa (OP)
-53	mcđ PI-473172.1 x phu ccc 81
-54	CIP 384722 (OP) = (tbr x adg) x tbr
-55	[(tbr x adg) x (acl PI-175395.3 x phu ccc 81)] x (blb PI-243509.5 x phu ccc 81
-56	CFK 69-1 (tbr México) x (blb PI-243509.5 x phu ccc 81)

* [(tbr x adg) x (acl PI-175395.3 x phu ccc 81)] x tbr I-1058

Abreviaturas:

abn: *abancayense*
 aln: *alandiae*
 adr: *andeanum*
 adg: *andigena*
 blb: *bulbocastanum*
 can: *canasense*
 gnd: *gandarillasii*
 iop: *iopetalum*

mrn: *marinasense*
 oka: *okadae*
 phu: *phureja*
 pld: *polyadenium*
 tbr: *tuberosum*
 acl: *acaule*
 amb: *ambosinum*
 avl: *avilesii*

bcp: *brachycarpum*
 blv: *boliviense*
 dds: *dodsii*
 hou: *hougasii*
 lgl: *lignicaule*
 mcđ: *microdontum*
 pam: *pampasense*
 pnt: *pinnatisectum*
 sto: *stoloniferum*

se dejó en invernadero a temperatura entre 15-20°C.

La lectura de resultados se realizó 6 días después de la inoculación y se utilizó como criterio de selección el tipo de lesión, el área foliar afectada y la esporulación del hongo. Las plántulas eliminadas y seleccionadas se cuantificaron para caracterizar cada familia evaluada por reacción a la "gota" (*P. infestans*) de acuerdo con 4 categorías establecidas: mala, regular, buena y muy buena.

Etapas de campo. Se realizaron 2 ciclos, el primero con el material seleccionado en invernadero el cual se transplantó a campo utilizando una distancia de 0.40 m entre plantas y 1.20 m entre surcos. Se efectuaron todas las labores necesarias para el cultivo y al momento de la cosecha se seleccionó dentro de cada progenie de cruzamientos avanzados por tipo de tubérculo (forma, tamaño, tipo de ojos) y potencial productivo. En los cruzamientos simples (F1) que incluían especies silvestres y/o primitivas, se hizo selección visual interfamiliar por vigor y arquitectura de planta.

En el segundo ciclo se evaluaron 154 genotipos seleccionados en el primer ciclo, 6 testigos (variedades Parda pastusa, Guantiva, San Jorge, Diacol capiro, Monserrate y Chitagá) y 9 materiales de relleno que se dispusieron en un diseño látice simple 13 x 13 en una localidad. La unidad experimental estuvo constituido por 4 plantas sembradas a una distancia de 0.40 m entre sí y de 1.0 m entre parcelas. El ensayo fue rodeado e intercalado con material de papa susceptible a la "gota" (varios genotipos). Se efectuaron todas las labores necesarias para el cultivo a excepción de control de enfermedades.

La "gota" (*P. infestans*) se evaluó bajo condiciones de infección natural en la Estación Experimental Marengo, utilizando la metodología propuesta por el Centro Internacional de la Papa (CIP) y adoptando su escala de evaluación (Cuadro 2). Las lecturas se realizaron con una frecuencia semanal a partir del inicio del período de lluvias, efectuándose de 6-11 lecturas.

A cada genotipo evaluado se le estimó la tasa de infección aparente (r) y el área bajo la curva de infección (A) para interpretar el comportamiento de la enfermedad. La (r) corresponde al coeficiente de regresión lineal de tiempo versus valores escala CIP y el (A) se calculó graficando tiempo vs los porcenta-

jes promedios del área foliar afectada de acuerdo con la escala CIP y usando la siguiente fórmula:

$$A = \sum \frac{[Y_{(i+1)} + Y_i] \cdot [X_{(i+1)} - X_i]}{2}$$

La fertilidad masculina se determinó por el método de tinción con azul de lactofenol, utilizando polen de flores frescas recolectadas en campo. Al microscopio se cuantificaron los granos de polen hinchados y teñidos y los vacíos sin teñir por cada campo observado. Se observaron 10 campos por placa.

A la cosecha de los materiales en evaluación se estableció el potencial productivo en kg de tubérculo por planta. Se realizó análisis de varianza de acuerdo con el diseño planeado (látice simple 13 x 13) y las comparaciones múltiples se efectuaron utilizando contrastes ortogonales.

Los tubérculos de cada genotipo fueron caracterizados en su color de piel, color de carne, forma de tubérculo y tipo de ojos de acuerdo con la codificación propuesta por el CIP (1983).

RESULTADOS Y DISCUSION

Respuesta de las familias al tamizado por *P. infestans*. En las familias evaluadas se observó variación en la resistencia a *P. infestans*, presentándose respuestas que oscilan de 0-100% en plántulas tolerantes (Cuadro 3). En el grupo de cruzamientos F1 (interespecíficos) se presentó buena resistencia en las familias UN-88-(6,10,12,18 y 21) que incluyen las especies silvestres *avilesii* PI-498091.1, *polyadenium* PI-230463.5, *stoloniferum* PI-230477.2, *okadae* PI-458367.1 e *iopetalum* PI-275181.1 respectivamente, cruzadas con *phureja* CCC 81.

En condiciones locales *phureja* CCC 81 es susceptible a la "gota" por lo tanto es de suponer que las especies silvestres anotadas poseen importantes genes de resistencia a la enfermedad. Reportes de resistencia a la "gota" en las especies silvestres *polyadenium*, *stoloniferum*, e *iopetalum* son presentados por Black 1970, Hermesen 1980, Niederhauser y Mills 1953, Niederhauser 1958, Tazelaar 1981 y Umaerus 1970, lo que se corrobora en el presente trabajo.

En este mismo grupo de cruzamientos se

Cuadro 2. Escala usada por el CIP para la evaluación de la "gota" de la papa (*P. infestans*) en el campo.

Valores escala del CIP	GOTA %		DESCRIPCION DE DAÑOS
	MEDIA	LIMITES	
1	0		No se observa ninguna lesión.
2	1.55	0.1 - 3.0	Muy pocas plantas con una lesión dentro de una parcela. Hasta 10 lesiones pequeñas por planta.
3	6.55	3.1 - 10	Hasta 30 lesiones pequeñas por planta o hasta una lesión pro cada 20 folíolos.
4	17.55	10.1 - 25	La mayoría de las plantas están visiblemente afectadas y uno de tres folíolos está infectado. Pocas lesiones por folíolo.
5	37.55	25.1 - 50	Casi todos los folíolos con lesiones. Es común varias lesiones por hoja. El campo o parcela verde pero todas las plantas en el lugar están lesionadas.
6	62.55	50.1 - 75	Todas las plantas afectadas y la mitad del área foliar está destruida por la gota. La parcela se observa con parches verdes y café.
7	82.55	75.1 - 90	Aproximadamente tres cuartos de cada planta están lesionados. Las ramas inferiores pueden morir, las únicas hojas verdes están en la parte superior de la planta. La forma de la planta puede ser flecosa. El campo no se observa ni café ni verde.
8	93.55	90.1 - 97	Algunas y la mayor parte de los tallos están verdes. La parcela se ve café con parches verdes.
9	98.50	97.1 - 99.0	Pocas hojas permanecen verdes, casi todas con lesiones. La parcela se ve café. Todas las hojas y tallos muertos.

encontró resistencia regular en las progenies de las familias UN-88-(9 y 53) y mala en las familias UN-88-(4,5,8,14,16,20,22,23 y 24), siendo consideradas las especies silvestres incluidas en estas últimas como de poco valor para resistencia a *P. infestans* (genealogía en Cuadro 1).

En los cruzamientos avanzados se encontró muy buena resistencia a la enfermedad en las familias UN-88-(28, 29, 44, 46, 47, 48, 49, 50, 55 y 56) y bueno en las familias UN-88-(2, 32B, 33, 34, 35, 37, 38, 39 y 40). El 44,6% de las plántulas inoculadas en invernadero fueron seleccionadas como promisorias por resistencia a la "gota".

Primer ciclo de campo. En este ciclo se seleccionaron 154 genotipos de diferentes cruzamientos. Los genotipos de las familias UN-88-(18, 28 y 29) que presentaron buena resistencia a "gota" en invernadero, no fueron seleccionados por presentar una mala archi-

tectura de planta, ausencia de floración y tubérculo muy pequeño (0,5 - 1,5 cm).

Segundo ciclo de campo. *Evaluación de la reacción a P. infestans.* En la metodología CIP se encontró que la interpretación propuesta de la (r), es decir que entre más alto su valor mayor susceptibilidad del genotipo no era posible adoptarla. La razón es que la lectura inicial afecta considerablemente su estimativo numérico y hace que no tenga valor de interpretación con respecto a la "gota" lo cual coincide con lo afirmado por Hernández *et al* (1987).

Para hacer una interpretación de esta información se propone una Tabla que considera la lectura inicial y el número de lecturas realizadas (semanales), para establecer un límite superior teórico de la (r). Estos límites permiten calificar los genotipos evaluados dentro de 4 categorías: BR = Buena resistencia MR = Moderada resistencia, MS = Modera-

Cuadro 3. Resultados expresados en porcentaje de plántulas tolerantes a *P. infestans* luego de inoculación artificial en invernadero.

Código Familia	No. Plantas Inoculadas	No. Plantas Susceptibles	No. Plantas Tolerantes	% Plantas Tolerantes	Reacción a "Gota"
UN-88-1	4			NI.*	
-2	96	32	64	66.7	B
-3	8			NI	
-4	251	236	15	6.4	M
-5	200	169	31	15.5	M
-6	102	37	65	63.7	B
-8	93	93	0	0.0	M
-9	82	43	39	47.6	R
-10	53	0	53	100.0	MB
-12	38	0	38	100.0	MB
-13	7			NI	
-14	150	141	9	6.0	M
-15	107			NI	
-16	170	149	21	12.4	M
-18	48	16	32	66.7	B
-19	5			NI	
-20	70	65	5	7.1	M
-21	115	1	114	99.1	MB
-22	101	99	2	2.0	M
-23	67	65	2	3.0	M
-24	54	49	5	9.3	M
-25	2	1	1	50.0	R
-27	10	0	10	100.0	MB
-28	61	0	61	100.0	MB
-29	69	8	61	88.4	MB
-30	40			NI	
-31	15	14	1	6.7	M
-32A	83	79	4	4.8	M
-32B	79	28	51	64.6	B
-33	68	25	43	63.2	B
-34	46	18	28	60.9	B
-35	66	21	45	68.2	B
-36	35	16	19	54.3	R
-37	63	13	50	79.4	B
-38	150	57	93	62.0	B
-39	104	43	61	58.6	B
-40	78	31	47	60.2	B
-41	73	42	31	42.5	R
-42	133	92	41	30.8	R
-44	103	14	89	86.4	MB
-45	183	156	27	14.8	M
-46	36	5	31	86.1	MB
-47	131	15	116	88.6	MB
-48	89	10	79	88.8	MB
-49	111	16	95	85.6	MB
-50	97	12	85	87.6	MB
-51	160	160	0	0.0	M
-53	73	53	20	27.4	R
-54	129	63	66	51.2	R
-55	6	1	5	83.3	MB
-56	8	6	8	100.0	MB

3951 + 147

1763 + 147

* NI: No Inoculadas

da susceptibilidad y S = Susceptible. Se considera como límites en la escala CIP las lecturas 3, 4, 6 y mayor a 6 respectivamente. La Tabla propuesta se presenta en el Cuadro 4.

Los genotipos evaluados se calificaron por reacción a *P. infestans* teniendo en cuenta la (r) y usando la Tabla propuesta en el Cuadro 4. De acuerdo con ello serían seleccionables por resistencia a "gota" los genotipos que en sus 2 réplicas presentaran respuesta de BR y/o MR en sus diversas combinaciones. Con este criterio 43 genotipos son seleccionables (23.5%), 7 de los cruzamientos simples (F1) y 36 de los cruzamientos avanzados. En estos genotipos el área bajo la curva de infección (A) oscila de 1.73 a 8.83%.

Al comparar este criterio de calificación de la reacción a "gota" con el utilizado por el CIP en Colombia (última lectura escala CIP) se observó coincidencia en 40 de los 43 genotipos seleccionables, encontrándose 3 discrepancias en genotipos seleccionables en cada metodología, por lo tanto la metodología propuesta es útil y confiable en su aplicación.

En 39 genotipos (30%) se presentó una respuesta de BR o MR en una réplica y MS o S en la otra. Este resultado se explica muy seguramente por el hecho de evaluar el material en condiciones de infección natural.

Se realizó análisis de regresión y correlación simple entre las variables última lectura

escala CIP (X_i), tasa de infección aparente (Y_1) y área bajo la curva de infección (Y_2). Se encontró que las variables Y_1 y Y_2 dependen linealmente en forma altamente significativa ($P < 0.01$) de X_i . Además se encontraron coeficientes de correlación de 0.878 y 0.819 para las variables X_i Vs Y_1 y X_i vs Y_2 respectivamente, siendo en ambos casos altamente significativa. Este resultado permite concluir que la selección de genotipos utilizando el criterio de última lectura escala CIP es práctica y confiable.

Los cruzamientos UN-88-(1, 15 y 19) que no fueron inoculados en invernadero, mostraron en campo ser muy susceptibles a la "gota". Por consiguiente *bulbocastanum* PI-230510.245 incluida en el primer cruzamiento, contrario a lo que se esperaba resultó ser una fuente muy pobre de resistencia a *P. infestans*. Este resultado evidencia la existencia de variabilidad genética en las especies silvestres como lo afirma Schmediche (1984). *canasense* PI-246533.1 incluida en el segundo cruzamiento y *hongasii* PI-161174.1 en el tercero, tampoco mostraron ser una fuente de resistencia a la "gota".

Fertilidad masculina. Los resultados de fertilidad se presentan en el Cuadro 5. Tres genotipos del cruzamiento UN-88-6 identificados como 6-1, 6-2 y 6-7 presentaron esterilidad masculina, con la característica común de presentar anteras malformadas de

Cuadro 4. Calificación de reacción a "gota", utilizando el parámetro de tasa de infección aparente (r), estimado por el modelo CIP.

Lectura Inicial	Calificación	NUMERO DE LECTURAS SEMANALES REALIZADAS									
		4	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	BR	0.095	0.071	0.057	0.048	0.041	0.036	0.032	0.029	0.026	0.024
	MR	0.143	0.107	0.086	0.071	0.061	0.054	0.048	0.043	0.039	0.036
	MS	0.238	0.179	0.143	0.119	0.102	0.089	0.079	0.071	0.065	0.060
	S	>	>	>	>	>	>	>	>	>	>
2	BR	0.048	0.036	0.029	0.024	0.020	0.018	0.016	0.014	0.013	0.012
	MR	0.095	0.071	0.057	0.048	0.041	0.036	0.032	0.029	0.026	0.024
	MS	0.190	0.143	0.114	0.095	0.082	0.071	0.063	0.057	0.052	0.048
	S	>	>	>	>	>	>	>	>	>	>
3	BR	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	MR	0.048	0.036	0.029	0.024	0.020	0.018	0.016	0.014	0.013	0.012
	MS	0.143	0.107	0.086	0.071	0.061	0.054	0.048	0.043	0.039	0.036
	S	>	>	>	>	>	>	>	>	>	>
4	MR	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	MS	0.095	0.071	0.057	0.048	0.041	0.036	0.032	0.029	0.026	0.024
	S	>	>	>	>	>	>	>	>	>	>
	S	>	>	>	>	>	>	>	>	>	>

Cuadro 5. Fertilidad masculina (%), determinada en 160 genotipos de papa por el método de tinción con azul de lacto fenol.

GENOTIPO	FERTILIDAD %	GENOTIPO	FERTILIDAD %	GENOTIPO	FERTILIDAD %
UN-88-1-1	ND	UN-88-37-6	77.72	UN-88-47-4	79.50
2-1	78.07	37-7	60.43	47-5	9.40
2-2	62.53	38-1	88.90	47-6	19.70
2-3	86.80	38-2	75.16	47-7	13.11
2-4	85.80	38-3	74.56	47-8	41.55
2-5	73.80	38-4	80.40	47-9	47.91
2-6	42.00	38-5	73.63	47-10	9.90
2-7	86.90	38-6	74.60	47-11	42.32
3-1	79.23	38-7	58.31	47-12	1.91
6-1	E	38-8	85.64	47-13	3.51
6-2	E	39-1	80.90	47-14	38.85
6-3	3.42	39-2	80.92	47-15	10.62
6-4	45.90	39-3	81.64	47-16	11.14
6-5	29.50	39-4	79.50	47-17	2.56
6-6	9.70	40-1	81.37	48-1	14.50
6-7	E	40-2	73.34	48-2	13.40
6-8	11.54	41-1	67.53	48-3	0.15
6-9	12.82	41-2	57.71	48-4	10.78
9-1	57.60	42-1	44.36	48-5	27.94
10-1	ND	44-1	85.31	48-6	59.48
12-1	39.50	44-2	78.00	48-7	5.30
13-1	93.80	44-3	65.57	48-8	0.50
15-1	98.00	44-4	83.40	48-9	51.81
15-2	96.70	44-5	56.94	48-10	15.11
15-3	94.50	44-6	60.42	49-1	61.20
19-1	ND	44-7	72.87	49-2	73.05
21-1	60.04	44-8	78.50	49-3	74.41
22-1	73.00	44-9	34.93	49-4	80.85
32B-1	70.47	44-10	81.52	49-5	81.34
32B-2	55.15	44-11	60.70	49-6	77.51
32B-3	63.25	44-12	81.50	49-7	80.63
32B-4	68.60	44-13	59.93	49-8	77.02
33-1	88.17	44-14	67.24	49-9	69.70
33-2	60.08	44-15	66.22	49-10	88.38
33-3	72.18	44-16	64.00	49-11	54.54
33-4	80.21	44-17	70.39	50-1	76.00
34-1	37.81	44-18	34.27	50-2	75.16
35-1	77.94	44-19	61.93	50-3	74.94
35-2	64.42	44-20	62.92	50-4	81.57
35-3	65.60	45-1	3.87	50-5	80.36
35-4	78.01	46-1	15.08	50-6	81.44
35-5	71.50	46-2	0.00	50-7	72.36
35-6	79.22	46-3	14.40	50-8	79.85
35-7	76.47	46-4	41.24	50-9	58.62
35-8	52.10	46-5	77.90	50-10	72.38
36-1	89.50	46-6	28.30	50-11	87.27
36-2	56.86	46-7	34.10	53-1	64.31
37-1	35.25	46-8	35.40	54-1	84.50
37-2	63.75	47-1	65.72	54-2	76.38
37-3	71.85	47-2	19.35	54-3	61.72
37-4	73.50	47-3	86.70	56-1	78.72
37-5	67.72				

ND: No determinado, E: Estéril

poco espesor y de color verde amarilloso, lo cual coincide con apreciaciones presentadas por Brown *et al* (1984). Los genotipos 6-3 y 6-9 presentaron poco polen viable, predominando polen de forma irregular y citoplasma granular el cual de acuerdo con Rodríguez (1982) resulta no viable. Las diferencias observadas en fertilidad en este cruzamiento muy probablemente tienen origen genético.

En varios de los genotipos descendientes de los cruzamientos UN-88-(46, 47 y 48) se presentó baja fertilidad masculina, asociada con la característica común de polen de forma irregular y citoplasma granular. Los 3 cruzamientos tiene la misma madre además de que posee citoplasma *tuberosum*, característica que de acuerdo con Hanneman *et al* (1981) y Brown *et al* (1984) determinan frecuentemente baja fertilidad masculina, por lo tanto esta es la explicación más probable al resultado encontrado.

Los porcentajes de fertilidad oscilaron entre 0-98%, correspondiente a los genotipos 46-2 y 15-1 respectivamente. El 69.5% de los genotipos evaluados presentó fertilidad superior al 50%, los restantes por debajo de este valor. Entre estos últimos el 16.2% presentó fertilidad inferior al 20%.

Potencial productivo. Al hacer el análisis de varianza (látice simple 13 x 13) se encontró que el cuadrado medio (CM) del error para bloques ajustados (Eb) fue mayor que el CM del error intrabloque (Ee) (Cuadro 6). Se requirió hacer ajuste para total de genotipos y realizar un nuevo análisis de varianza para genotipos ajustados (Cuadro 7). La prueba de significancia para genotipos ajustados fue altamente significativa y para interpretarla se plantearon contraste ortogonales.

Los cruzamientos evaluados se agruparon principalmente por su pedigree y se realizaron las comparaciones de interés en el presente estudio (Cuadro 8).

Grupos constituidos para realizar las comparaciones ortogonales:

G-1: Cruzamientos simples (F1) que involucran especies silvestres; UN-88-(1, 3, 6, 9, 10, 12, 13, 15, 19, 21, 22 y 53).

G-2: Cruzamientos triples entre genotipos avanzado x F1 con silvestre UN-88-(2, 35 y 42 y 56).

G-3: Cruzamientos simples y triples entre genotipos avanzados; UN-88-(32B, 33, 34, 36, 37, 38, 44, 45, 50 y 54).

G-4: Cruzamientos múltiples con genotipos avanzados y primitivos; UN-88-(39, 41 y 49).

G-5: Cruzamientos múltiples que incluyen genotipos silvestres, primitivos y avanzados; UN-88-(40, 46, 47 y 48).

G-6: Testigos; variedades Parda pastusa, Guantiva, San Jorge, Diacol capiro, Monserrate y Chitagá.

Se encontró que las variedades testigo resistentes (Monserrate y Chitagá) superaron a un nivel altamente significativo ($P < 0.01$) a las variedades susceptibles, no existiendo diferencia significativa entre las variedades resistentes.

Los cruzamientos del G-3 superaron a un nivel altamente significativo los cruzamientos de los G-1 y G-2, a su vez el potencial productivo de los cruzamientos del G-2 fue superior a un nivel altamente significativo a los del G-1, lo cual no discrepa de lo esperado.

Dentro de los cruzamientos del G-1 se encontró que los que tenían en su pedigree

Cuadro 6: Análisis de varianza para el potencial productivo sin ajustar (kg/planta) de 160 genotipos de papa evaluados en un diseño látice simple 13 x 13, en la Estación Experimental Marenango Mosquera 1989.

Fuentes de Variación	G. L.	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios
Repeticiones	1	28.94329	
Genotipos (Sin Ajuste)	168	177.24846	
Bloques dentro de repeticiones (Ajustadas)	24	12.01420	0.50059 (Eb)
Error intrabloque	143*	26.95958	0.18853 (Ee)
Total	336	245.16553	
CV			27.97%

* Menos un grado de libertad por estimación de una parcela perdida.

Cuadro 7: Análisis de varianza para el potencial productivo ajustado (kg/planta) de 160 genotipos de papa evaluados en un diseño látice simple 13 x 13, en la Estación Experimental Marenco Mosquera 1989.

Fuentes de Variación	G.L.	Suma de Cuadrados	Cuadrados Medios
Repeticiones	1	28,94329	
Genotipos (Ajustado)	168	164,30086	0,97798 **
Bloques dentro de repeticiones (Ajustado)	24	12,01420	0,50059 **
Error intrabloque	143*	26,95958	0,18853
Total	336	245,16553	

** Nivel de significancia al 1% ($P < 0,01$).

ER= 113,7%

ER: Eficiencia relativa

Cuadro 8. Contrastes ortogonales planteados para realizar las comparaciones entre genotipos, para la variable potencial productivo (Kg/planta). (Se realizaron con totales ajustados).

2i Comparaciones realizadas	Qi	SC	Fc
1 Testigo Vs genotipos evaluados	492,810	0,8214	436*
2 (Monserate; Chitagá) Vs (P. Pastusa; Guantiva, San Jorge y Diacol Capiro)	22,956	5,489	29,12**
3 Monserate Vs Chitagá	0,604	0,091	0,484
4 (G-1;G-2;G-3) Vs (G-4;G-5)	- 742,680	0,332	1,76
5 (G-1; G-2) Vs G-3	1802,720	6,83	36,23**
6 G-1 Vs G-2	869,870	25,94	137,59**
Entre G-1			
7 UN-88-(1;10;15;22;6;53) Vs UN-88-(12;13;3;19;9;21)	- 164,800	6,43	34,1**
8 UN-88-(1-10) Vs UN-88-(15;22;6;53)	69,510	5,39	28,59**
9 UN-88-(15;22) Vs UN-88-(6;53)	106,710	10,17	53,94**
10 UN-8-15 Vs UN-88-22	0,242	0,002	0,01
11 UN-88-6 Vs UN-88-53	24,600	3,36	17,82**
12 UN-88-(12;13) Vs UN-88-(3;19;9;21)	1,728	0,03	0,159
13 UN-88-12 Vs UN-88-13	- 0,242	14	0,074
14 UN-88-(3;19) Vs UN-88-(9;21)	4,224	0,558	2,96
15 UN-88-9 Vs UN-88-21	1,400	0,49	2,6
Entre G-2			
16 UN-88-56 Vs UN-88-(35;42;2)	24,090	1,067	5,66*
17 UN-88-(35;42) Vs UN-88-2	22,660	0,255	1,35
18 UN-88-35 Vs UN-88-42	3,340	0,077	0,41
Entre G-3			
19 UN-88-(33;34;36;38;32B;37;44;50) Vs UN-88-(45;54)	- 47,970	0,083	0,44
20 UN-88(33;34;36;38;32B;37) Vs UN-88-44;50	421,390	1,932	10,25**
21 UN-88-(33;34;36;38) Vs UN-88-(32B;37)	219,220	5,6	29,7**
22 UN-88-(33;34) Vs UN-88-(36;38)	- 9,330	0,057	0,302
23 UN-88-33 Vs UN-88-34	- 1,000	0,025	0,133
24 UN-88-36 Vs UN-88-38	14,998	0,536	2,843
25 UN-88-32B Vs UN-88-37	- 18,850	0,577	3,06
26 UN-88-45 Vs UN-88-54	0,346	0,005	0,026
27 G-4 Vs G-5	670,650	6,621	35,12**
Entre G-4			
28 UN-88-39 Vs UN-88-(41;49)	1,405	0,001	0,005
29 UN-88-41 Vs UN-88-49	- 5,063	0,045	0,24
Entre G-5			
30 UN-88-40 Vs UN-88-(46;48;47)	- 64,280	0,8	4,24*
31 UN-88-(46;48) Vs UN-88-47	- 130,500	0,795	4,22*
32 UN-88-46 UN-88-48	2,970	0,003	0,016

* Nivel de significancia al 5% ($P < 0,05$)

** Nivel de significancia al 1% ($P < 0,01$)

especies silvestres diploides UN-88-(1, 6, 10, 15, 22 y 53) presentaron un potencial productivo inferior a un nivel altamente significativo a los que incluían especies tetra y hexaploides (contraste 7). Entre el grupo de diploides se encontró que los cruzamientos que incluían especies mejicanas (UN-88-1 y 10) fueron superados a un nivel altamente significativo por los que contenían especies de origen suramericano (contraste 8). El cruzamiento simple de mejor potencial productivo fue el UN-88-6 que incluye la especie silvestre boliviana *avilesii*.

Los cruzamientos múltiples del G-4 superaron en potencial productivo a un nivel altamente significativo a los cruzamientos múltiples del G-5. Este resultado puede estar asociado con el hecho de que en el G-5 se encontró el 63.3% de los genotipos susceptibles a virus (19), lo cual sin duda afecta el potencial productivo.

En general en los genotipos de cruzamientos simples (F1), el potencial productivo osciló entre 0,0 (15-3 y 19-1) y 2.775 kg/planta (genotipo 6-5). El potencial productivo de este último resulta excelente para un híbrido de este tipo, además de que superó a muchos de los genotipos avanzados. En los genotipos de cruzamientos avanzados el potencial productivo osciló entre 0.062 y 3.862 kg/planta, correspondiente a los genotipos 35-4 (susceptible a virus) y 37-5 respectivamente.

Genotipos seleccionados. Teniendo en cuenta las variables evaluadas para cada uno de los genotipos (resistencia a la "gota", fertilidad masculina, potencial productivo y características de tubérculo) se seleccionaron 27 genotipos (17.53%) 5 de cruzamientos simples, 9 de cruzamientos triples y 2 de cruzamientos múltiples que incluyen especies silvestres en su pedigrée. Los 11 restantes están constituidos por genotipos primitivos y/o avanzados.

CONCLUSIONES

De acuerdo con los resultados encontrados y bajo las condiciones en que se realizó la presente investigación se presentan las siguientes conclusiones:

1. Bajo condiciones de invernadero luego de inoculación con razas no específicas de *P. infestans*, se encontró buena resistencia a la

"gota" en las progenies de los cruzamientos interespecíficos (F1), en que participaban las especies silvestres: *polyadenium* PI-230463.5, *stoloniferum* PI-230477.2, *iopetalum* PI-275181.1, *avilesii* PI-498091.1, y *okadae* PI-458367.1, cruzadas con *phureja*. Estas especies silvestres constituyen un germoplasma promisorio para resistencia a la enfermedad.

2. Las progenies de los cruzamientos interespecíficos (F1), en que participaban las especies silvestres: *dodsii* PI-473350.4, *abancayense* PI-458403.4, *ambosinum* PI-498202.5 y PI-498242.1, *canasense* PI-230511.1, *gandarillasii* PI-285866.3, *pampasense* PI-275274.1, *marinasense* PI-310946.2 y *alandiae* PI-498085.1, cruzadas con *phureja* ccc 81 (susceptible a "gota"), presentaron una reacción de susceptible a *P. infestans*, por lo tanto este germoplasma resulta poco promisorio en cuanto a resistencia a la enfermedad se refiere.

3. El cruzamiento UN-88-1 (*bulbocastanum* PI-230510.245 x *phureja* ccc 81) que no fue inoculado en estado de plátula, en condiciones de campo (segundo ciclo) presentó alta susceptibilidad a la "gota", resultado contrario a lo que se esperaba. Esto demuestra variabilidad en la especie *bulbocastanum* para la resistencia a *P. infestans*.

4. Los cruzamientos UN-88-15 (*canasense* PI-246533.1 x *phureja* ccc 81) y UN-88-19 (*hougasii* PI-161174.1 x *phureja* mambra) no inoculadas en estado de plántula, en condiciones de campo (segundo ciclo) presentaron alta susceptibilidad a *P. infestans*, por lo tanto las especies silvestres incluidas no constituyen una fuente de resistencia contra el hongo.

5. La progenie de libre polinización de la especie silvestre *pinnatisectum*, presentó alta resistencia a *P. infestans* bajo condiciones de invernadero y campo. Esta especie es una fuente valiosa de resistencia a la enfermedad.

6. En el cruzamiento UN-88-6 (*avilesii* PI-498091.1 x *phureja* ccc 81), los genotipos evaluados en campo presentaron diferencias en fertilidad masculina. 3 fueron completamente estériles, los restantes presentaron desde muy baja fertilidad hasta fertilidad masculina aceptable. Este resultado muy probablemente tiene origen genético y puede ser debido a falta de compatibilidad entre los cromosomas de los padres que forman el híbrido.

7. El potencial productivo de los cruzamientos simples y triples que incluyen genotipos avanzados en su pedigree, fue superior a un nivel altamente significativo ($P < 0.01$) al de los cruzamientos simples y triples que tienen en su pedigree especies silvestres.

8. Los cruzamientos triples (genotipo avanzado x F1 con silvestre) presentaron un potencial productivo superior a un nivel altamente significativo ($P < 0.01$) al de los cruzamientos simples (F1) que incluyen especies silvestres.

9. Los cruzamientos simples con especies silvestres diploides de origen centroamericano (*bulbocastanum* y *polyadenium*), presentaron un potencial productivo inferior a un nivel altamente significativo al de los cruzamientos simples con silvestres diploides sudamericanas (*canasense*, *avilesii*, *pampasense* y *microdontum*).

10. El mejor potencial productivo de los cruzamientos simples con especies silvestres se encontró en genotipos del cruzamiento UN-88-6 (*avilesii* PI-498091.1 x *phureja* ccc 81), observándose un máximo de 2.7750 Kg/planta en el genotipo 6-5, el cual constituye un excelente rendimiento para un genotipo de este tipo. En varios genotipos de este cruzamiento se encontró la característica indeseable de antocianinas en la carne.

11. Como última conclusión y de fundamental importancia, se anota que es primera vez que en la literatura se reportan los híbridos y el comportamiento de sus descendientes, resultantes del cruzamiento de las especies silvestres *bulbocastanum*, *avilesii*, *polyadenium*, *okadae*, *gandarillasii*, *ambosinum*, *dodsii*, *hougasii*, *abancayense*, *iopetalum*, *marinasense*, *brachycarpum*, *pampasense*, *alandiae* y la especie diploide cultivada *S. phureja*. Estas especies fueron suministradas por el mayor banco de germoplasma de especies silvestres del mundo, mantenido por la Universidad de Wisconsin USDA y la semilla híbrida inicial fue obtenida por Estrada (1989) en Tibaitatá.

Los resultados obtenidos son una valiosa contribución de esta tesis y sin duda demuestran la importancia de la utilización y evaluación del material silvestre existente en los bancos de germoplasma mundiales, cuyo mantenimiento es muy costoso y hasta el presente ha sido muy ignorado en los trabajos de mejoramiento.

LITERATURA CITADA

1. BLACK, W. 1970. The nature and inheritance of field resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in potatoes. Am. Pot. Jour. 47: 279-288.
2. BROWN, C.; M. IWANAGA y R. WISSAR. 1984. Técnicas de cruzamiento. En: Manual sobre manejo de germoplasma de papa. CIP. Lima (Perú). pp. 79-86.
3. CARDENAS, M. 1958. Importancia de las especies silvestres en el mejoramiento de la papa. En: IV. Reunión Latinoamericana de fitotecnia. Santiago de Chile. pp. 325-332.
4. CIP. 1983. Pathogen tested potato cultivars for distribution. Second edition. Lima 23 pp.
5. ESTRADA, N. y J. GUZMAN. 1969. Herencia de la resistencia de campo al "tizón" (*P. infestans*, (Mont) De Bary) en variedades cultivadas de papa (*tuberosum* y *andigena*). Rev. ICA. IV; 17-37.
6. ESTRADA, N. 1987. Utilización de las especies silvestres para el mejoramiento de la papa. En: Primer Seminario Taller "Nuevos enfoques de mejoramiento genético de papa". Fotocopia pp. 22.
7. GUZMAN, J.; H.D. THURSTON y L. HEIDRICK. 1960. Naturaleza de la resistencia parcial de 3 clones de papa al *P. infestans*. Rev. Agr. Tropical, 16(2): 89-99.
8. HANNEMAN, R.E. y S.J. PELOQUIN. 1981. Genetic cytoplasmic male sterility in progeny of 4X - 2X crosses in cultivated potatoes. Theoretical and Applied Genetic. 59 (1): 53-55.
9. HERMSEN, J.G. 1980. Recent progress and future plants for utilizing Mexican wild species for pest and disease resistance. Rep. Plann. Conf. Utilization of the genetic resources of the potato III. CIP. Lima.
10. HERNANDEZ, T. y H.R. MONTOYA. 1987. Epidemiología cuantitativa y su aplicación al análisis de algunas enfermedades de cultivos tropicales. IICA Y UNAS. Facultad de Agronomía. Lima Perú. pp. 50.
11. LANDEO, Juan. 1989. Mejoramiento para resistencia horizontal al tizón tardío. En: Curso de manejo de germoplasma de papa. CIP. Lima. Fotocopia.
12. NIEDERHAUSER, J.S. y W.R. MILLS. 1953. Resistance of *Solanum* species to *P. infestans* in México. Phytop. 44: 406-408.

13. NIEDERHAUSER, J.S. 1958. Tizón tardío (*P. infestans*). IV Reunión Latinoamericana de Fitotecnia, Santiago de Chile, pp. 177-183.
14. RODRIGUEZ G, B.L. 1982. Estudio biosistemático de especies de papa silvestre colombiana. Tesis Magister Scientiae. Univ. Javeriana, Facultad de Ciencias, Bogotá, 1982. pp. 146.
15. SCHMIEDICHE, P.E. 1984. Resistencia genética y significado de las colecciones de germoplasma para mejoramiento. En: Manual sobre manejo de germoplasma de papa, CIP - Lima. pp. 99-109.
16. SCHMIEDICHE, P.E. 1987. The utilization of wild potato species in breeding. Strategies for the conservation of potato genetic resources IV. 29th planning conference. CIP. Lima. pp. 135-149.
17. SIMMONDS, N.W. y J.F. MALCOLMSON. 1967. Resistance to late blight in andigen potatoes. Eur. Pot. Jour. 10: 161-166.
18. TAZELAAR, M.F. 1981. The screening of *Solanum* species for horizontal resistance against late blight (*P. infestans*) and its use for breeding programmes. Abstracts of Conference papers of the 8th triennial conference of the European Association for Potato Research. pp. 34-35.
19. THURSTON, H.D.; L.E. HEIDRICK y N.J. GUZMAN. 1962. Parcial resistance to *P. infestans* (Mont) De Bary within the Colección Central Colombiana. Am. Pot. Jour. 39: 63-68.
20. UMAERUS, V. 1970. Studies of field resistance to *Phytophthora infestans*. 5 mechanisms of resistance and applications to potato breeding. Z. Pflanzenzuchtg 63: 1-23.
21. ZOTEEVA, N.M. 1984. Sources of *Phytophthora* resistance among diploid potato species. Nauchno - Tckhnicheskii Byulleten vsesoyuznogo Nauchno - Issledovatel skogo Instituta Rastenievodstva imeni N.I. vavilova. (145): 31-35. En: Potato Abstracts 11 (7).