



ESPE

UNIVERSIDAD DE LAS FUERZAS ARMADAS
INNOVACIÓN PARA LA EXCELENCIA

VICERRECTORADO DE INVESTIGACIÓN
INNOVACIÓN Y TRANSFERENCIA TECNOLÓGICA

DIRECCIÓN DE POSGRADO

TRABAJO DE TITULACIÓN, PREVIO A LA OBTENCIÓN DEL
TÍTULO DE MAGÍSTER EN AGRICULTURA SOSTENIBLE

TEMA: ESTUDIO DEL EFECTO GENOTIPO POR AMBIENTE
SOBRE LA EXPRESIÓN DE LA RESISTENCIA A TIZÓN
TARDÍO *Phytophthora infestans* (Mont) de bary Y LOS
CONTENIDOS DE Fe Y Zn EN CLONES Y VARIEDADES DE
PAPA

AUTOR: COMINA GUILCASO, PAÚL RODRIGO

DIRECTOR: FALCONÍ SAÁ, CÉSAR EDUARDO

SANGOLQUÍ

2016



VICERRECTORADO DE INVESTIGACIÓN INNOVACIÓN Y

TRANSFERENCIA TECNOLÓGICA

DIRECCIÓN DE POSGRADO

CERTIFICACIÓN

Certifico que el trabajo de titulación, “Estudio del efecto genotipo por ambiente sobre la expresión de la resistencia a tizón tardío *Phytophthora infestans* (mont) de bary y los contenidos de Fe y Zn en clones y variedades de papa”, realizado por el Sr. Ing. Agr. Comina Guilcaso Paúl Rodrigo, ha sido guiada y revisada periódicamente, el mismo cumple con los requisitos teóricos, científicos, técnicos, metodológicos y legales establecidos por la Universidad de las Fuerzas Armadas ESPE, por lo tanto me permito acreditarlo y autorizarlo al Sr. Ing. Agr. Comina Guilcaso Paúl Rodrigo para que lo sustente públicamente.

Debido a su importante aplicación recomiendo su publicación.

Sangolquí, abril de 2016

FALCONÍ SAÁ, CÉSAR EDUARDO

DIRECTOR



VICERRECTORADO DE INVESTIGACIÓN INNOVACIÓN Y

TRANSFERENCIA TECNOLÓGICA

DIRECCIÓN DE POSGRADO

AUTORÍA DE RESPONSABILIDAD

Yo, Comina Guilcaso Paúl Rodrigo, con cedula de ciudadanía número: 171680006-3 declaro que este trabajo de titulación, “Estudio del efecto genotipo por ambiente sobre la expresión de la resistencia a tizón tardío *Phytophthora infestans* (mont) de bary y los contenidos de Fe y Zn en clones y variedades de papa” ha sido desarrollado considerando los métodos de investigación existentes, así como también se ha respetado los derechos intelectuales de terceros considerándose en las citas bibliográficas.

Consecuentemente declaro que este trabajo es de mi autoría, en virtud de ello me declaro responsable del contenido, veracidad y alcance de la investigación mencionada.

Sangolquí, abril de 2016

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Comina Guilcaso Paúl Rodrigo', is written over a horizontal line.

COMINA GUILCASO, PAÚL RODRIGO



VICERRECTORADO DE INVESTIGACIÓN INNOVACIÓN Y

TRANSFERENCIA TECNOLÓGICA

DIRECCIÓN DE POSGRADO

AUTORIZACIÓN

Yo, Comina Guilcaso Paúl Rodrigo, autorizó a la Universidad de las fuerzas armadas ESPE publicar en la Biblioteca Virtual de la institución el presente trabajo de mi titulación “Estudio del efecto genotipo por ambiente sobre la expresión de la resistencia a tizón tardío *Phytophthora infestans* (mont) de bary y los contenidos de Fe y Zn en clones y variedades de papa” cuyo contenido, ideas y criterios son de mi autoría.

Sangolquí, abril de 2016

A handwritten signature in blue ink, which appears to be 'Comina Guilcaso', is written over a horizontal line. The signature is stylized and cursive.

COMINA GUILCASO, PAÚL RODRIGO

DEDICATORIA

Dedicado a mi familia, mi hijo Nicolás Comina y mi amada esposa Ing. Norma Balarezo, por el amor brindado y el apoyo incondicional durante todo el desarrollo de esta investigación.

PAÚL COMINA G

AGRADECIMIENTO

A mis padres Cristóbal y Laura por su apoyo moral y ético.

A la Universidad de las Fuerzas Armadas ESPE, en especial al personal docente, administrativo, empleados y trabajadores que han contribuido en mi formación académica.

Al Instituto Nacional Autónomo de Investigaciones Agropecuarias en especial al Programa Nacional de Raíces y Tubérculos rubro Papa, principalmente al Dr. Xavier Cuesta, Ing. Jorge Rivadeneira y Pablo Jaramillo, Ing. Elizabeth Yáñez del Departamento de Planificación del INIAP, Ing. Diana Domínguez del Programa de Leguminosas y Granos Andinos, Ing. Alexis Quimbita del Programa Nacional de Maíz, al Departamento Nacional de Protección Vegetal a la Ing. Cristina Tello, en general a todo el equipo de trabajo que aportaron con sus conocimientos para la realización de esta investigación.

Un agradecimiento imperecedero a los señores Manuel Chacua, José Miranda, Olmedo Caguano por las facilidades prestadas para realización de esta investigación en sus predios y el aporte de sus conocimientos que permitieron culminar la presente investigación en campo.

A mi director de tesis Dr. César Falconí un profundo agradecimiento por su apoyo y aporte de sus conocimientos el desarrollo de esta investigación.

Además quiero dejar constancia de mis agradecimientos a todas aquellas personas que involuntariamente fueron omitidas, pero que sin su ayuda esta investigación no hubiera culminado.

ÍNDICE DE CONTENIDO

RESUMEN	xii
ABSTRACT	xiii
CAPÍTULO I	
INTRODUCCIÓN	1
1. OBJETIVOS	3
1.1. General	3
1.2. Específicos	3
CAPÍTULO II	
REVISIÓN DE LITERATURA	4
2.1. Generalidades del cultivo de papa	4
2.2. El cultivo de la papa.....	4
2.3. Tizón tardío.....	6
2.4. Resistencia genética	11
2.5. Interacción genotipo por ambiente [GEI]	15
2.6. Evaluación de resistencia en laboratorio.....	16
2.7. Componentes de la resistencia horizontal al “Tizón tardío” [TT]	17
CAPÍTULO III	
MATERIALES Y MÉTODOS	19
3.1 Ubicación y características meteorológicas de los sitios experimentales.....	19
3.2 Factores en estudio.....	20
3.3 Tratamientos	21
3.4 Unidad experimental.....	22
3.5 Diseño experimental	23
3.6 Análisis estadístico.....	24
3.7 Análisis funcional	24
3.8 Variables	24
3.9 Manejo específico del experimento en campo.....	26
B. Segunda etapa	30
3.10 Ubicación y características agroclimáticas	30
3.11 Tratamientos	30

3.12	Unidad experimental.....	30
3.13	Diseño experimental	30
3.14	Análisis funcional	31
3.15	Variables componentes de la resistencia.....	31
3.16	Métodos específicos del manejo del experimento fase de laboratorio.....	32
3.17	Selección de genotipos.....	32
<i>CAPÍTULO IV</i>		
<i>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</i>		34
A.	Primera etapa.....	34
4.1.	Severidad del tizón tardío	34
4.2.	Rendimientos del cultivo de papa por categorías y rendimiento total	36
4.3.	Rendimiento total.....	42
4.4.	Contenido de Hierro (Fe) y Zinc (Zn).....	48
4.5.	Heredabilidad en sentido amplio [H^2].....	51
B.	Segunda etapa	52
4.6.	Tasa de crecimiento de la lesión [TCL] y área bajo la curva del progreso de la enfermedad [ABCPE]	52
4.7.	Intensidad de la esporulación (IE)	58
<i>CAPÍTULO V</i>		
<i>CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....</i>		61
5.1.	CONCLUSIONES	61
5.2.	RECOMENDACIONES	62
BIBLIOGRAFÍA		63

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1	Contenidos de Fe, Zn y reacción al tizón tardío en cuatro variedades y ocho clones de papa de las generaciones 1997,1998 y 2007, 2015	6
Tabla 2	Características de los sitios experimentales del estudio de la resistencia a <i>P. infestans</i> y contenidos de Fe y Zn en clones y variedades de papa, 2015	19
Tabla 3	Genotipos de papa que se usaron para el estudio de la resistencia a <i>P. infestans</i> y contenidos de Fe y Zn, 2015	20
Tabla 4	Tratamientos para el estudio de la resistencia a <i>P. infestans</i> y los contenidos de Fe y Zn en clones y variedades de papa, 2015.....	22
Tabla 5	Tratamientos para el estudio de la resistencia a <i>P. infestans</i> y los contenidos de Fe y Zn en clones y variedades de papa, 2015.....	24
Tabla 6	Esquema del análisis de la varianza para evaluar la resistencia a <i>P. infestans</i> en clones y variedades de papa bajo condiciones de laboratorio, 2015	31
Tabla 7	Promedio y prueba de Tukey para severidad del tizón tardío (<i>P. infestans</i>) en cuatro variedades y ocho clones de papa, en tres localidades, 2015.....	35
Tabla 8	Promedios y prueba de Tukey de rendimiento categoría segunda en cuatro variedades y ocho clones de papa, en tres localidades de estudio, 2015	38

Tabla 9 Promedio y pruebas de Tukey de rendimiento categoría tercera en cuatro variedades y ocho clones de papa, en tres localidades de estudio, 2015.....	39
Tabla 10 Promedio y pruebas Tukey del rendimiento total en variedades y clones de papa, en tres localidades de estudio, 2015	46
Tabla 11 Correlación entre ABCPER y rendimiento total en variedades de papa y ocho clones de papa, 2015.....	47
Tabla 12 Heredabilidad en sentido amplio de la resistencia a <i>P. infestans</i> y contenidos de Fe y Zn, 2015	51
Tabla 13 Medias de la prueba de Tukey de TCL y ABCPE en condicione de laboratorio, 2015	53
Tabla 14 Correlación de los componentes de la resistencia TCL 1, TCL 2, TCL 3 y ABCPE en cuatro variedades de papa y ocho clones de papa, 2015.....	54
Tabla 15 Genotipos que presentan respuesta para resistencia y susceptibilidad en el estudio de residencia a <i>P. infestans</i> en condiciones de laboratorio de cuatro variedades y ocho clones de papa, 2015.....	57
Tabla 16 Correlación de los componentes de la resistencia TCL, IE e ABCPER en el estudio de la resistencia a <i>P. infestans</i> en cuatro variedades y ocho clones papa, 2015.....	59

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 Ciclo de la enfermedad del tizón tardío (<i>P. infestans</i>)	10
Figura 2 Esquema de mejoramiento genético de papa 2015.....	14
Figura 3 Rendimiento de categorías primera de papa en variedades y clones de papa, 2015.....	38
Figura 4 Relación de ABCPER con el rendimiento total (t/ha) de la localidad Guntuz en cuatro variedades y ocho clones de papa, 2015.....	43
Figura 5 Relación de ABCPER con el rendimiento total (t/ha) de la localidad El Carmelo en cuatro variedades y ocho clones de papa, 2015.....	43
Figura 6 Relación ABCPER con el rendimiento total (t/ha) de la localidad El Chaupi en cuatro variedades y ocho clones de papa, 2015.....	44
Figura 7 Análisis de las variables de resistencia a <i>P. infestans</i> ABCPER y Rendimiento Total.	48
Figura 8 Contenidos de Zn en tres localidades de estudio, 2015.....	50
Figura 9 Análisis de componentes principales para la evaluación de la resistencia a <i>P. infestans</i> bajo condiciones de laboratorio.....	55

RESUMEN

En el cultivo de papa la resistencia al tizón tardío [TT] es un carácter de naturaleza poligénica, por ello se evaluó la Interacción Genotipo por Ambiente [GEI] y para maximizar la selección se realizó pruebas en laboratorio. En la primera etapa doce genotipos fueron evaluados en tres localidades (Carchi, Pichincha y Chimborazo), para analizar el área bajo la curva de progreso de la enfermedad relativa [ABCPER] y contenidos de Fe y Zn se realizó un análisis de varianza combinado. En la segunda etapa se utilizó pruebas de folíolos desprendidos en doce genotipos e inoculó una raza compleja de *Phytophthora infestans* [*P. infestans*], para analizar la tasa de crecimiento de la lesión [TCL] se usó un diseño completamente al azar con seis observaciones. En la primera etapa ABCPER estableció diferencias significativas para interacción en las tres localidades los genotipos presentaron grados de resistencia y susceptibilidad a *P. infestans*, INIAP-Libertad mostró resistencia a *P. infestans* frente a los controles, mientras que los clones 07-32-15, 98-38-12, 07-46-8, 07-32-1, 97-25-3 presentaron resistencia media. Para contenidos de Fe y Zn no mostraron diferencias significativas, los clones y variedades de papa tuvieron mayor influencia genética que ambiental. Uvilla obtuvo mayor contenido de Fe (87,56 ppm) y Superchola obtuvo mayor contenido de Zn (23,54 ppm). En la segunda etapa TCL estableció diferencias significativas, donde, INIAP-Libertad y el clon 98-38-12 obtuvieron una TCL menor (0,68-0,76 mm²). Por lo tanto, existe clones con resistencia a *P. infestans* que representan una fuente de materiales de mejoramiento para desarrollar nuevas variedades.

PALABRA CLAVE:

- MEJORAMIENTO GENÉTICO
- PHYTOPHTHORA INFESTANS
- COMPONENTE DE RESISTENCIA
- CALIDAD
- SOLANUM TUBEROSUM

ABSTRACT

In potato crops, the resistance to late blight [LB] is a polygenic trait. This study assessed the Genotype Environment Interaction [GEI] and laboratory tests were used to optimize process. The first stage of the research assessed twelve genotypes in three different locations (Carchi, Pichincha and Chimborazo) in order to analyze the area under the relative disease progression curve [AUDPCr] and the Fe and Zn contents; was used a combined analysis of variance. In the second stage, circular sections of leaves from the twelve different genotypes were inoculated with a complex strain of *Phytophthora infestans* in order to analyze lesion growth rates [LGR]. The first stage's AUDPCr analysis demonstrated significant differences in the interactions in the three different locations; the INIAP-Libertad genotype showed a high level/ full resistance against *P. infestans*, whereas the clones 07-32-15, 98-38-12, 07-46-8, 07-32-1 and 97-25-3 showed a medium level of resistance. In regards to Fe and Zn contents, there were no significant differences; the potato clones and varieties had a stronger genetic than environmental influence. The Uvilla variety presented higher Fe contents (87.56 ppm) and the Superchola variety presented higher Zn contents (23.54 ppm). The second stage's LGRs established significant differences, where INIAP-Libertad and clone 98-38-12 had the lowest LGR values (0.68-0.76 mm²). Under this premise, this study concludes that there are *P. infestans* resistant clones that represent a possible source for genetic improvements of new varieties.

KEYWORD:

- GENETIC IMPROVEMENT
- PHYTOPHTHORA INFESTANS
- RESISTANCE COMPONENT
- QUALITY
- SOLANUM TUBEROSUM

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

La papa (*Solanum tuberosum* L.), es un cultivo importante en la producción agrícola de las familias a nivel regional andino. El Ecuador representa el 7,4% del Producto Interno Bruto [PIB] Agrícola, se calcula alrededor de 250 mil personas vinculadas al rubro (Devaux, Ordinola, & Flores, 2010). Para el año 2012 se reportó una área cosechada aproximada de 34.317 hectáreas, con una producción de 285.100 toneladas y un rendimiento promedio de 8,31 t/ha considerado bajo comparado con países vecinos como Colombia (18,17 t/ha) o Perú (14,33 t/ha) (Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2015).

La producción del cultivo de papa, es afectado por diversos factores tanto bióticos como abióticos, dentro de los factores bióticos el tizón tardío [TT] causado por el oomicete *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary [*P. infestans*], es el factor más devastador sin un control oportuno y en condiciones favorables para el desarrollo del patógeno la enfermedad destruye la totalidad del cultivo (Nowicki, et al., 2012). Para su control generalmente se utilizan fungicidas los cuales inciden en los costos de producción, afectan el ambiente y a la salud humana, además, inducen a la aparición de nuevas razas del patógeno con tolerancia a los fungicidas (Gabriel, et al., 2007).

En la provincia del Carchi se realizan más de 20 aplicaciones de fungicidas en la variedad Superchola durante el ciclo del cultivo (Unda, et al., 2013). Salazar et al, (2009) estimaron pérdidas anuales de rendimiento asociados con el tizón en 2,75 mil millones de dólares para los países en desarrollo, por lo que es necesario considerar otras medidas de control como el empleo de variedades resistentes, que además posean altos rendimientos y calidad para el mercado y/o el consumo (Gabriel, et al., 2007; Kromann, et al., 2013).

Vleeshouwers *et al.* (1999) compararon en campo y en laboratorio métodos para evaluar la resistencia a *P. infestans* y revelaron que las evaluaciones en laboratorio son una alternativa para identificar genotipos con resistencia a la enfermedad. En estos estudios se demostraron que la tasa de crecimiento de la lesión [TCL] y el área bajo la curva de progreso de la enfermedad [ABCPE] proporcionan información valiosa sobre

la resistencia genética de los genotipos y pueden ser utilizados como parámetros de selección (Mosquera, 2006).

Por otro lado, la papa es uno de los cultivos alimenticios más importantes difundidos a nivel mundial (Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2008). La papa es fuente modesta de Hierro [Fe] y Zinc [Zn], minerales de consideración en la dieta humana (Brown, 2005). Sin embargo, debido a su elevado consumo especialmente en las áreas rurales y al hecho de que la biodisponibilidad de Fe en la papa es mayor que en los cereales y las leguminosas debido a la presencia de altos niveles de ácido ascórbico (promotor de la absorción de Fe) y a los bajos niveles de ácido fítico, [inhibidor de la absorción de Fe] (Quality & Nutrition Laboratory, 2010), este tubérculo constituye un importante componente de la dieta y podría aportar con cantidades importantes de estos minerales en las áreas urbanas y rurales, en niños menores de 5 años.

La deficiencia de Fe produce deterioro neurológico y reduce la función inmune la deficiencia de Zn aumenta la susceptibilidad a infecciones, un niño que ha sufrido desnutrición tendrá problemas en el desempeño escolar y rendimiento cognitivo (Brown, et al., 2011; Brown, et al., 2010). La desnutrición crónica en niños menores de 5 años a nivel nacional tiene una tasa de 23% y en zonas urbanas 16%, la tasa más alta se encuentra en la población rural con el 33% (Calero & Molina, 2010).

El ambiente (suelo y clima) es una de las principales variables que afectan la producción agrícola y en particular al cultivo de papa. El conocimiento de cómo influye el ambiente en el desarrollo del cultivo, el crecimiento, la resistencia a tizón tardío [TT], calidad nutricional y el rendimiento es de gran interés para los investigadores (Geremew, et al., 2007). El Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias [INIAP] ha identificado genotipos con altos niveles de resistencia a TT y altos contenidos de Fe y Zn sin embargo al ser estos caracteres de naturaleza poligénica es necesario evaluar la interacción genotipo por ambiente [GEI] sobre la expresión de estos caracteres con el objetivo de maximizar la respuesta a la selección.

1. OBJETIVOS

1.1. General

Evaluar el efecto genotipo por ambiente sobre la expresión de la resistencia a *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary y los contenidos de Fe y Zn en clones y variedades de papa.

1.2. Específicos

- Evaluar la expresión de la resistencia al tizón tardío de genotipos de papa en tres localidades de la Sierra ecuatoriana.
- Cuantificar la variación de los contenidos de Fe y Zn en genotipos de papa en tres localidades de la Sierra ecuatoriana.
- Evaluar los componentes de la resistencia a *P. infestans* bajo condiciones de laboratorio en clones y variedades de papa.
- Seleccionar genotipos de papa con resistencia a *P. infestans* y altos contenidos de Fe y Zn para su uso en mejoramiento genético.

CAPÍTULO II

REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Generalidades del cultivo de papa

El cultivo de la papa es uno de los más importantes del mundo, en el Ecuador es un cultivo tradicional de las zonas altas, en gran mayoría por productores de pequeña escala que poseen superficies de 1 a 5 hectáreas [ha] (Devaux, et al., 2010). En el 2013, se produjo 345.92 toneladas [t] de peso fresco de tubérculos en una superficie cosechada de 47.30 ha con un rendimiento nacional promedio de 7,31 toneladas por hectárea [t/ha] (Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2015) con más de 88 mil productores involucrados. El cultivo de papa produce mayor materia seca y proteína por hectárea en comparación con los cereales o leguminosas (Burton, 1974; Storey, 2007).

2.2. El cultivo de la papa

2.2.1. Taxonomía

El cultivo de papa *Solanum tuberosum* L. descrita por Lineo en 1753 pertenece a la familia Solanáceas. Comprende varios géneros como: Nicotina, Lycopersicum, Petunia, Datura, Mandrágora, Capsicum y Physalis (Cuesta, 2010).

Estudios moleculares desarrollados por Spooner et al. 2007, la clasifican en cuatro especies: 1) *S. tuberosum* con dos grupos de cultivares: *andigenum* de las tierras altas de los andes conteniendo individuos diploides, triploides y tetraploides y el grupo *chilotanum* de las tierras bajas chilenas conteniendo variedades nativas tetraploides 2) *S. ajanhuiri*, 3) *S. juzepczukii* y 4) *S. curtilobum*.

2.2.2. Descripción

La papa es una planta herbácea anual con hábitos de crecimiento rastrero o erecto. Los tallos son huecos con nódulos de color verde o rojo purpura. La planta normalmente alcanza una altura promedio de 0,80 metros [m]. Las hojas son compuestas y pigmentadas que se ordenan en forma alterna a lo largo del tallo. Las flores son pentámeras con sépalos de varios colores: blancas, purpuras, amarillas, rojas. Las flores nacen en un racimo y por lo regular son terminales (Cuesta, et al., 2002; Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2008).

El fruto de la papa es una baya pequeña y carnosa que tiene semillas sexuales de forma ovalada o redonda con dos locus (200 a 300 semillas). Los tubérculos son tallos carnosos que se originan en el extremo del estolón que posee yemas y ojos. La formación de tubérculos es consecuencia de la proliferación del tejidos de reserva que estimula el aumento de células hasta un factor de 64 veces su tamaño (Cuesta, et al., 2002; Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2008).

2.2.3. Calidad nutricional

Las papas frescas son prácticamente libre de grasa y colesterol, una papa recién cosechada de tamaño medio o 150 gramos [g] de peso, contiene un 80% de agua y 20% de materia seca; entre el 60 y el 80% de esta materia seca es almidón (Brown, et al., 2005; Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2008). La papa es un alimento versátil tiene gran contenido de hidratos de carbono, proporcionan cantidades significativas de proteína con un buen balance de aminoácidos, vitaminas C, B6, B1 y ácido fólico; minerales como potasio, fósforo, calcio, magnesio y cantidades moderadas de micronutrientes como Hierro [Fe] y Zinc [Zn]. El tubérculo tiene alta cantidad de fibra dietética, especialmente cuando se comen sin pelar, la cascara es rica en antioxidantes que contienen polifenoles, carotenoides y tocoferoles (Camiré & Donnelly, 2009; Storey, 2007).

Tabla 1

Contenidos de Fe, Zn y reacción al tizón tardío en cuatro variedades y ocho clones de papa de las generaciones 1997,1998 y 2007, 2015

Genotipos	Calidad		Reacción al tizón tardío
	Fe (ppm)	Zn (ppm)	
97-25-3	129,60	16,03	Moderadamente resistente (MR)
98-2-6	--	--	Moderadamente resistente (MR)
98-38-12	--	--	Moderadamente resistente (MR)
07-46-8	108,87	13,00	Moderadamente resistente (MR)
07-32-1	121,73	20,43	Moderadamente resistente (MR)
07-32-15	93,30	14,43	Moderadamente resistente (MR)
Rubí	--	--	Moderadamente resistente (MR)
INIAP-Libertad	53,90	18,15	Resistente (R)
Uvilla	32,14	10,73	Susceptible (S)
Superchola	111,33	14,07	Moderadamente Susceptible (MS)
INIAP-Natividad	126,63	14,90	Moderadamente Resistente (MR)
INIAP-Victoria	43,30	18,75	Resistente (R)

Fuente: Chávez, 2013; Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias, 2013; Rivadeneira & Cuesta, 2012

La papa es muy nutritiva puede contribuir a mejorar la alimentación, lo que reduce las tasas de mortalidad causadas por la desnutrición. Este tubérculo podría mejorar la seguridad alimentaria y la salud de las personas, especialmente a mujeres embarazadas y los niños y niñas de las zonas andinas (Lutaladio & Castaldi, 2009).

Investigaciones realizadas por el Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias [INIAP] determinaron que clones de las poblaciones 1997, 1998, 2007 e INIAP-Libertad son ricos en Fe y Zn (Cuadro 1).

2.3. Tizón tardío

El tizón tardío [TT] ha dado lugar a importantes pérdidas económicas en la producción de papa en todo el mundo, produjo la hambruna irlandesa entre 1845-1847 destruyendo los campos de papa en su totalidad y causó la muerte a miles de personas, en el Ecuador el tizón tardío [TT] es un limitante en la producción comercial de papa,

para su control se usa grandes cantidades de fungicidas (Crissman, et al., 1998); Pérez & Forbes, 2008).

El TT causado por *Phytophthora infestans* [*P. infestans*] es una especie heterotálica, bisexual y auto incompatible necesita la coestimulación de dos tipos de apareamiento (A1 y A2) para el desarrollo de estructuras sexuales y la formación de oosporas. Estas esporas de origen sexual, proveen al patógeno de enormes ventajas en comparación al estado asexual de propagación, tienen resistencia mecánica, son fuente de inóculo a largo plazo presentan alta variabilidad genética (Olivia, et al., 2010).

Delgado, et al. (2013) caracterizó 66 aislamientos de *Phytophthora infestans* [*P. infestans*] que fueron obtenidos de 16 zonas de tres provincias del Ecuador, se caracterizó un conjunto de genotipos diferenciales que contienen la resistencia de *P. infestans* con los genes R1 a R11, todos los aislamientos fueron de apareamiento del tipo A1. En nuestro país se ha reportado recientemente la presencia del tipo A2 en especies silvestres del grupo *Anarichomenium* (Ordoñez, et al., 2000).

En Ecuador existen 2 tipos de linajes, EC-1 y US-1 de apareamiento A1, que fueron identificados el siglo anterior (Forbes, et al., 1997). El linaje EC-1 es predominante en el cultivo de papa. En la actualidad se identificaron 2 linajes adicionales EC-2 y EC-3, lo que causa el TT en *S. betaceum*, *S. quitoense*, y *S. hispidum muricatum*. Olivia, et al. (2010), describen a los EC-2 y EC-3 como una especie distinta *Phytophthora andina*. Algunos estudios sobre poblaciones de *P. infestans* han indicado una baja diversidad genética representada por un único linaje clonal dominante, pero con alta virulencia (Forbes, et al., 1997; Guo, et al., 2009).

Hasta ahora 20 genes R funcionales para TT han sido clonados (Pel, et al., 2009; Ballvora, et al., 2002). Todos pertenecen a la clase CC-NB-LRR. Los cuales fueron derivados de *S. demissum*, *S. bulbocastanum* (van der Vossen, et al., 2003), *S. stoloniferum* y *S. papita* (Vleeshowers, et al., 2008), *S. venturii* y *S. mochiquense* (Pel, et al., 2009). Consecutivamente, los ataques de TT en el cultivo de papa es controlada mediante el uso de fungicidas simples y más tarde mediante el mejoramiento genético utilizando especies silvestres resistentes como *S. demissum* y nativas como *S. phureja* (Colón, et al., 1995; Cañizares & Forbes, 1995; Revelo, et al., 1996).

2.3.1. Agente causal

Phytophthora infestans (Mont.) de Bary.

2.3.2. Clasificación

Reino: Protista

División: Heterokontophyta

Clase: Oomicetes

Orden: Pythiales

Familia: Pythiaceae

Género: Phytophthora

Especie: *Phytophthora infestans*

Nombre: *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary (Agrios, 2005)

2.3.3. Morfología

P. infestans tiene estructuras somáticas llamadas micelio y están compuestos de filamentos sin septas. El micelio produce esporangióforos en forma de limón sus puntas son ahusadas en la base con un pedicelo menor de 3 milímetros [mm]. El tamaño varía de 36 x 22 milimicras [μm] a 29 x 19 μm . Los esporangios germinan casi en su totalidad por la liberación de 7 a 57 zoosporas a temperaturas de hasta 12 o 15°C, mientras que por encima de 15°C esporangios pueden germinar directamente produciendo un tubo germinativo (Agrios, 2005; Pérez & Forbes, et al., 2008; Oyarzún, et al., 2002).

El oomiceto requiere dos tipos de apareamiento para la reproducción hasta finales de 1980 sólo un tipo de apareamiento estaba presente en los países fuera de México. *P. infestans* tiene aislamientos de tipo bisexuales y autoincompatibles por lo que se han reportado diferentes grados de “masculinidad” y “femeneidad” dentro de este patógeno (Pérez & Forbes, 2008).

En aislamientos que son fuertemente “masculinos” formarán más anteridios que oogonios y los que son fuertemente “femeninos” formarán más oogonios que

anteridios, mientras que algunos aislamientos presentan tendencias equilibradas. Las oosporas formadas en las hojas tienen un diámetro promedio de 30 μm y las formadas en medio de cultivo, entre 24 a 56 μm de diámetro. Las oosporas pueden sobrevivir en el suelo durante 3 a 4 años (Pérez & Forbes, et al., 2008).

2.3.4. Sintomatología

Las cepas de los patógenos que prevalecieron hasta la década de 1980, pertenecían al tipo de apareamiento A1 no producen oosporas. La diseminación del tipo de apareamiento A2 compatible desde México hacia el resto del mundo ha hecho posible la reproducción sexual del patógeno, lo que resulta en la producción de oosporas infectado la parte aérea y subterránea de la planta de papa. Por lo general, lo más susceptible de la planta es el follaje (Agrios, 2005; Pérez & Forbes, et al., 2008).

Pérez & Forbes (2008), cuando la planta está enferma con *P. infestans*, en las hojas aparecen unas manchas de color marrón claro a oscuro de apariencia húmeda con una forma irregular, algunas veces rodeadas por un halo amarillento. Estos síntomas aparecen inicialmente en los bordes y puntas de las hojas. En condiciones de alta humedad en el envés de la hoja aparecen unas vellosidades blanquecinas que constituyen la estructura del patógeno. Estas lesiones se expanden rápidamente, se necrosan y causa la muerte del tejido.

En el tallo y peciolo las lesiones son necróticas alargadas de 5 a 10 centímetros [cm] de longitud de un color marrón a negro, generalmente, se ubica desde el tercer medio a la parte superior de la planta. Cuando la enfermedad alcanza todo el diámetro del tallo, estas se quiebran fácilmente y mueren (Pérez & Forbes, et al., 2008).

El oomiceto crece y esporula más abundantemente a una humedad relativa cerca de 100% y a temperaturas entre 15 y 25°C. Las temperaturas superiores a 30°C puede detener el crecimiento del oomicete en el campo, pudiendo iniciar la esporulación nuevamente cuando la temperatura llega a ser favorable siempre y cuando la humedad relativa sea alta (Agrios, 2005).

2.3.5. Ciclo de la enfermedad de tizón tardío

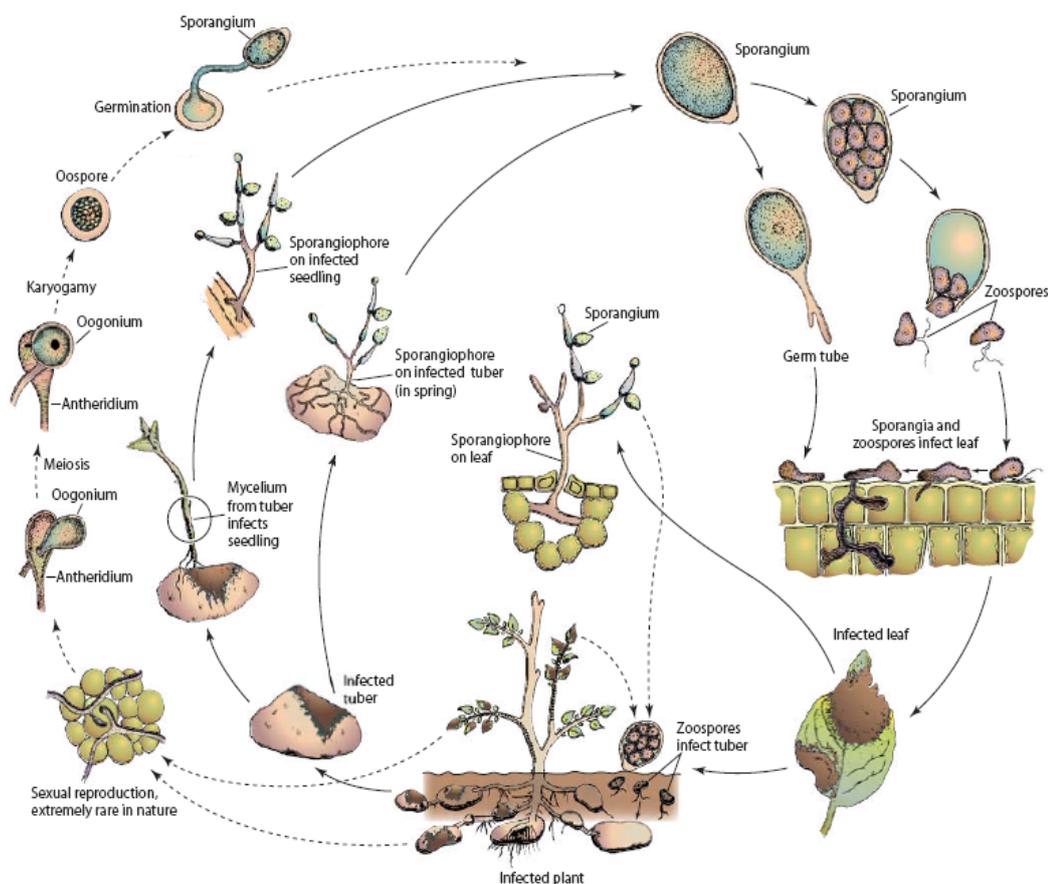


Figura 1 Ciclo de la enfermedad del tizón tardío (*P. infestans*)

Fuente: (Agrios, 2005)

2.3.6. Control

El tizón tardío de la papa puede ser controlado con éxito mediante una combinación de medidas sanitarias. Como el uso de semilla de papa sana, uso de variedades mejoradas resistentes a plagas, controles químicos bien sincronizados, labores culturales oportunas, corte de follajes al final del ciclo y eliminación plantas caídas o voluntarias (André, et al., 2007; Cabrera, 2009).

Muchas variedades poseen resistencia de campo, sin embargo, no es suficiente la resistencia varietal para controlar el TT ya que en climas favorables para el patógeno se puede afectar gravemente a todas las variedades de papa a menos que se aplique un buen fungicida para su control. El uso de fungicidas es una de las estrategias de manejo principal, porque, las variedades resistentes retrasan la aparición de la enfermedad o

reducen la tasa de crecimiento del patógeno. Varios fungicidas de amplio espectro y sistémicos son utilizados para el control del TT, pero las nuevas cepas del oomicete producidos por la recombinación de los dos tipos de apareamiento son resistentes a algunos de los fungicidas como metalaxil (Agrios, 2005; Mosquera, 2006).

2.4. Resistencia genética

La resistencia genética es la capacidad para reducir el crecimiento y/o desarrollo del parasito después que se ha iniciado o establecido el contacto. Los mecanismos de resistencia operan especialmente contra los parásitos y patógenos. La resistencia se mide comparando la cantidad de patógeno o parasito por planta o parte de una planta con la cantidad en una planta o parte de una planta susceptible (Nicks & Lindihout, 1999).

Para clasificar la resistencia a patógenos, van der Plank (1971) introdujo los términos “resistencia horizontal” y “resistencia vertical”. En el cultivo de papa se han encontrado dos tipos de resistencia a *P. infestans*. La hipersensibilidad, denominada también resistencia específica, vertical, monogénica o cualitativa y la resistencia de campo, parcial, general, horizontal, poligénica, duradera o cuantitativa (Mosquera, 2006).

La resistencia vertical o específica está determinada por un solo gen de resistencia R. Los genes R usualmente solo reconocen una sola raza del patógeno y por lo tanto actúan específicamente. Esta resistencia confiere inmunidad al huésped frente a una o unas pocas razas específicas del patógeno, sin embargo tiene la desventaja de no ser duradera pues el oomicete ha demostrado ser capaz de generar nuevas razas fisiológicas (Mosquera, 2006).

La resistencia horizontal, es controlada por Quantitative Trait Locus o Loci de un Carácter Cuantitativo [QTL] regiones del genoma que contiene varios genes involucrados en la defensa de la planta al ataque de patógenos. Esta resistencia está controlada por varios genes y comprenden reacciones diferentes que incluyen velocidad de penetración restricción a la penetración reacciones a la tasa de invasión del tejido celular y velocidad de la esporulación del patógeno en la plata. Estos genes

actúan juntos para la defensa de la planta y la actuación de un gen puede ser insuficiente ya que se expresa solo (Agrios, 2005; Mosquera, 2006).

2.4.1. Mejoramiento para resistencia

Los mejoradores genéticos del cultivo de la papa, tienen como principales criterios de selección la resistencia al TT, sensibilidad a otras enfermedades, rendimiento, precocidad y calidad nutricional. La aptitud para la conservación, cualidades culinarias y de sabor como criterios secundarios (Arce, 2002).

El mejoramiento genético en plantas cultivadas, es un arma eficaz en la necesidad de buscar e incorporar nuevas características de resistencia, adaptabilidad y rendimiento, para ello los mejoradores han empleado los cruzamientos para la obtención de nuevas variedades de papa con mejores atributos que las existentes, incrementando así la variabilidad genética del cultivo. La hibridación entre especies diferentes permite aumentar de modo significativo la productividad de diversos cultivos, sin embargo, hay cultivos donde esta estrategia no resultó exitosa a causa de esterilidad sexual o incompatibilidad genética (Levitus, et al., 2010).

El INIAP, con el apoyo del Centro Internacional de la papa [CIP], desarrolló un programa de mejoramiento genético donde se combinaron especies silvestres (*S. acroglossum*, *S. microdontum* y *S. pausissectum*) con resistencia a *P. infestans* con las variedades mejoradas y nativas de mayor demanda y calidad (Cuesta, et al., 2010).

2.4.2. Programa de mejoramiento

En el Ecuador se estima que existen aproximadamente 550 variedades de papa entre nativas, mejoradas y silvestres, además de algunas variedades foráneas del CIP. Las cuales han sido caracterizadas y conservadas por el INIAP en la denominada Colección Ecuatoriana de Papa [CEP] (Cuesta, et al., 2015).

Cuesta (2013), resume el proceso de obtención de nuevas variedades de papa que desarrolla el INIAP (Figura 3). El método de mejoramiento genético tradicionalmente usado es el de “cruzamiento entre progenitores con características complementarias” que consiste en seleccionar y desarrollar cruza con los mejores

genotipos de la CEP con altos niveles de resistencia a factores abióticos, bióticos, calidad, precocidad y altos rendimientos, el objetivo es acumular las mejores características en la descendencia de plantas, los mejores clones seleccionados son evaluados por calidad de tubérculo y características de procesamiento, contenido de materia seca, azúcares reductores, glicoalcaloides, decoloración enzimática y antioxidantes.

Los clones seleccionados son comparados frente a clones superiores y/o variedades comerciales en ensayos de rendimiento en varias localidades con réplicas durante al menos tres años para medir la adaptación y estabilidad bajo diferentes ambientes. Cada año algunos clones son descartados cuando no muestren ventajas frente a variedades o clones recomendados de acuerdo a las características de calidad externa e interna.

Los clones pueden ser seleccionados para procesamiento o mercado en fresco o estándares para la industria. Para el mercado en fresco los procesos de selección participativa se incluyen agricultores, comerciantes y consumidores. Mientras que para el mercado de procesamiento, los clones con las características requeridas por la industria, serán evaluados por adaptación y calidad para procesamiento en forma de hojuelas y papa tipo bastón. Al final basado en el rendimiento de los clones en los diferentes ensayos y la preferencia de los diferentes actores de la cadena de la papa, las nuevas variedades son liberadas.

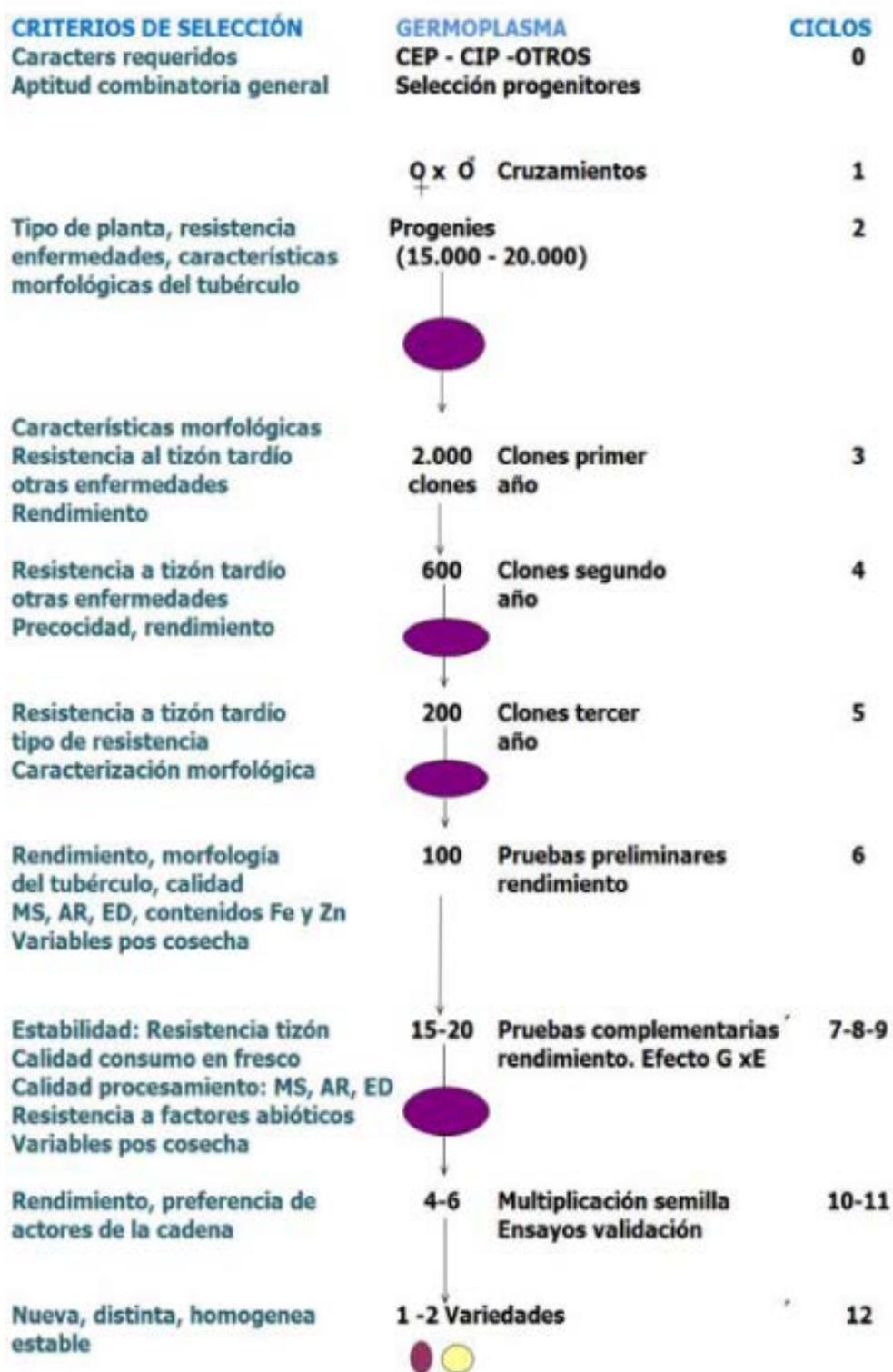


Figura 2 Esquema de mejoramiento genético de papa; MS: Materia seca; AR: Azúcares reductores; ED: Decoloración enzimática

Fuente: Cuesta, et al., 2015.

2.5. Interacción genotipo por ambiente [GEI]

El fenotipo son las características propias que pueden distinguirse en un individuo, comprende por lo tanto todos los genes localizados en los cromosomas de herencia citoplasmática mientras que el ambiente es la suma total de todas las condiciones externas que afectan el crecimiento y desarrollo de un organismo (Urbina, 2007).

La GEI es un problema universal que está relacionado con todos los organismos vivos, siendo el comportamiento relativo diferencial que presentan los genotipos cuando se les somete a diferentes ambientales (Márquez, 1976). La identificación de cultivares ampliamente adaptados se hace difícil cuando existe interacción genotipo por ambiente. La GEI ha mostrado que reduce el progreso en la selección y complica la identificación de cultivares superiores en ensayos regionales (Kang & Miller, 1984).

La estabilidad de un individuo es el atributo que le permite a los genotipos ajustar su capacidad productiva con más amplia variación del estímulo ambiental cuando se les ubican en ambientes diferentes (Quemé, et al., 2007). El conocimiento de los parámetros de estabilidad es una herramienta útil para distinguir diferencias genéticas o ambientales entre variedades y clones. Debido a que solo el valor de la media del carácter como único dato resulta insuficiente para definir el comportamiento del material en estudio (Basford & Cooper, 1998).

El análisis e interpretación permite identificar un sin número de ambientes, al identificar genotipos estables en un grupo de ambientes diferentes, se proponen estrategias de mejoramiento genético y genera de tecnologías que permitan a los productores elegir la mejor variedad en una región o para sus condiciones ambientales y de manejo agronómico (Yan & Kang, 2003). La presencia de esta interacción coloca al fitomejorador en dos disyuntivas: decidir si desarrolla variedades que se adapten y rindan bien en un amplio rango de ambientes o materiales con adaptación restringida a un ambiente (Palomo, et al., 1999).

El cálculo de la heredabilidad en sentido amplio permite identificar el grado que influye el ambiente y la genética de una especie en la expresión de uno o varios caracteres. Varía de 0 a 1, el valor de 0 indica que las diferencias en el genotipo no contribuyen a la varianza fenotípica y que todas las diferencias fenotípicas provienen

de la variación ambiental, mientras que el valor 1 indica que la varianza fenotípica se debe a diferencias genotípicas (Pierce, 2009).

2.6. Evaluación de resistencia en laboratorio

Para evaluar la resistencia a *P. infestans*, existen metodologías desarrolladas en laboratorio y se han separado dificultades que se presentan en las pruebas de campo: 1) Gran cantidad de material vegetal, usualmente no disponible al inicio del programa de mejoramiento. 2) Una gran extensión de terreno. 3) Desconocimiento de los complejos de razas que se presentan en el campo y condiciones de clima no controladas. 4) Repeticiones a través de años y propensión a otros problemas referidos a experimentación en campo (Singh & Birhman, 1994).

Vleeshouwers et al. (1999) compararon pruebas en campo y en laboratorio para evaluar resistencia a *P. infestans* en papa manifestaron que las pruebas en laboratorio son una alternativa para seleccionar un individuo con resistencia, se debería a que estas evaluaciones se hacen sobre folíolos y no en plantas completas. Para desarrollar una técnica valedera en laboratorio, estudiaron diferentes técnicas referidos al método de inoculación que deben ser considerados al llevar a cabo las pruebas de laboratorio, preparación y mantenimiento del inóculo, condiciones de inoculación, estimación y análisis de la tasa de crecimiento de la lesión.

Vleeshouwers et al. (1999), También adelantaron ensayos sobre diferentes técnicas de medición de la resistencia a TT tomando toda la planta, hojas, folíolos y discos de las hojas, midiendo área bajo la curva de progreso de la enfermedad [ABCPE], tamaño de la lesión [LS], tasa de crecimiento de la lesión [TCL], eficiencia de la infección [IE], periodo de latencia [LP] y densidad de esporas [SD] concluyeron que el ABCPE y TCL representaban las mejores variables para evaluar resistencia.

Porter et al. (2004) y Visker et al. (2003) encontraron que la posición de la hoja es el factor más significativo para reflejar resistencia a TT en el cultivo de papa. Las hojas apicales mostraron ser más resistentes que las basales. Otros factores que han sido reportados que afectan la expresión de la resistencia parcial incluyen longitud del día y nutrición de la planta.

Umaerus (1970), considera a la resistencia de campo como un complejo de diferentes factores, la suma de los cuales determina el nivel actual de resistencia a un patógeno, sostiene además que las evaluaciones en campo o laboratorio, proporcionan una estimación más precisa del nivel verdadero de resistencia. Por otra parte, los métodos de selección serán más efectivos si se basan en el componente de resistencia definido como el mejor en este análisis.

2.7. Componentes de la resistencia horizontal al “Tizón tardío” [TT]

La resistencia es una habilidad que posee la planta para reducir el crecimiento o el desarrollo del patógeno. Sin embargo, el patógeno mismo y la reducción en su crecimiento no siempre son visibles por ello la evaluación, generalmente se realiza a través de los efectos del patógeno sobre el hospedero (Parlevliet, et al., 1997; Parlevliet, et al., 1996).

Los componentes de la resistencia horizontal al TT están determinados por características inherentes del hospedero, características fenológicas o factores patogénicos o climatológicos dentro de las características del hospedero, juegan un papel muy importante la naturaleza del tejido de la hoja, el hábitat de crecimiento de la planta, el follaje del cultivo o de la humedad en la superficie de las hojas (Umaerus, 1970; van Oijen, 1991).

En la resistencia horizontal a *P. infestans* los principales componentes son los siguientes:

2.7.1. Tasa de crecimiento de la lesión [TCL]

Colón et al. (1995), menciona que es la medida del incremento de la lesión durante un periodo determinado de tiempo. En el desarrollo de una lesión influyen factores fisiológicos y bioquímicos, se puede decir que las mediciones de la tasa de desarrollo o tamaño de zonas holonecroticas (tejido completamente necrosado) del TT reflejan la competencia entre la tasa de desarrollo del micelio y el necrosamiento del hospedero (Umaerus, 1970).

2.7.2. Intensidad de esporulación [IE]

Parlevliet (1997), define a este componente como la cantidad de esporas y esporangios que produce el hongo. La medición exacta de la IE es difícil, porque al coleccionar las esporas inevitablemente se interfiere con la planta de una forma u otra no hay la necesidad de entrar en estos detalles para entender la IE.

La IE ha sido expresada de varias formas: IE por unidad de área foliar, IE por lesión, por unidad de área de lesión, o por unidad de superficie esporulando. Estas unidades de áreas pueden ser medidas en unidad de tiempo o acumulada durante el periodo infeccioso. Las diversas formas de expresar la IE refleja su dependencia con algunos factores (Parlevliet, 1997).

CAPÍTULO III

MATERIALES Y MÉTODOS

A. Primera etapa

- Evaluación del efecto genotipo por ambiente en la expresión de la resistencia al tizón tardío y los contenidos de Fe y Zn en clones y variedades de papa.

3.1 Ubicación y características meteorológicas de los sitios experimentales

La primera etapa de la investigación se realizó en tres localidades representativas de las principales zonas productoras de papa en el Ecuador (Cuadro 2).

Tabla 2

Características de los sitios experimentales del estudio de la resistencia a *P. infestans* y contenidos de Fe y Zn en clones y variedades de papa, 2015

Ubicación	Localidad 1	Localidad 2	Localidad 3
Provincia	Carchi	Pichincha	Chimborazo
Cantón	Tulcán	Mejía	Riobamba
Parroquia	El Carmelo	El Chaupi	Quimiag
Altitud [m.s.n.m]	3.000 ¹	3.163 ¹	3.120 ¹
Longitud	77°36' O ¹	78°31' O ¹	78°33' O ¹
Latitud	00°39' N ¹	01°13' S ¹	01°40' S ¹
Clasificación taxonómica de suelo	Entisol ²	Inceptisol ²	Mollisol ²
Temperatura promedio anual [°C]	12,63 ³	12,1 ³	12,5 ³
Temperatura máxima [°C]	18,1 ³	18,5 ³	18,6 ³
Temperatura mínima [°C]	6,8 ³	6,6 ³	5,6 ³
Precipitación promedio anual [mm]	1 144,5 ³	1 774,4 ³	989 ³
Humedad relativa promedio anual [%]	80 ³	85 ³	75 ³

Fuente: Datos obtenidos con ¹GPS; ²MAGAP; ³Registadores climáticos

3.1.1. Material biológico (Cuadro 3)

Semilla de papa:

- Clones [8].
- Variedades mejoradas [4].

3.2 Factores en estudio

a) Genotipos de papa

Se detallan en el Cuadro 3.

Tabla 3

Genotipos de papa que se usaron para el estudio de la resistencia a *P. infestans* y contenidos de Fe y Zn, 2015

Nº	Genotipo	Reacción a tizón tardío ¹
1	97-25-3 ²	Moderadamente Resistente (MR)
2	98-2-6 ²	Moderadamente Resistente (MR)
3	98-38-12 ²	Moderadamente Resistente (MR)
4	07-46-8 ²	Moderadamente Resistente (MR)
5	07-32-1 ²	Moderadamente Resistente (MR)
6	07-32-15 ²	Moderadamente Resistente (MR)
7	Rubí	Moderadamente Susceptible (MS)
8	INIAP-Libertad ³	Resistente (R)
9	Uvilla	Susceptible (S)
10	Superchola	Moderadamente Susceptible (MS)
11	INIAP-Natividad	Moderadamente Resistente (MR)
12	INIAP-Victoria	Resistente (R)

¹ Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias, 2013

² Clones generados por el PNRT-papa del INIAP

³ Clon generado por el CIP

Los clones elegidos para esta investigación se definieron por poseer altos contenidos de Fe (de 71,77 hasta $\geq 105,49$ partes por millón [ppm] y Zn (de 16,21 hasta $\geq 29,76$ ppm), buenas características agronómicas [rendimientos mayor a 1,5 kg/planta, ciclo del cultivo menor a 150 días, forma redonda-alargada y pulpa amarilla] (Ortega, 2014; Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias, 2013; Rivadeneira & Cuesta, 2012; Silva, 2012).

b) Localidades

Se evaluó en 3 localidades (Cuadro 1).

3.3 Tratamientos

Fueron 36 los tratamientos resultado de la combinación de los factores en estudio (Cuadro 4).

Tabla 4

Tratamientos para el estudio de la resistencia a *P. infestans* y los contenidos de Fe y Zn en clones y variedades de papa, 2015

Nº	Tratamientos
1	97-25-3 x Carchi
2	98-2-6 x Carchi
3	98-38-12 x Carchi
4	07-46-8 x Carchi
5	07-32-1 x Carchi
6	07-32-15 x Carchi
7	Rubí x Carchi
8	386209.10 x Carchi
9	Uvilla x Carchi
10	Superchola x Carchi
11	INIAP-Natividad x Carchi
12	INIAP-Victoria x Carchi
13	97-25-3 x Pichincha
14	98-2-6 x Pichincha
15	98-38-12 x Pichincha
16	07-46-8 x Pichincha
17	07-32-1 x Pichincha
18	07-32-15 x Pichincha
19	Rubí x Pichincha
20	386209.10 x Pichincha
21	Uvilla x Pichincha
22	Superchola x Pichincha
23	INIAP-Natividad x Pichincha
24	INIAP-Victoria x Pichincha
25	97-25-3 x Chimborazo
26	98-2-6 x Chimborazo
27	98-38-12 x Chimborazo
28	07-46-8 x Chimborazo
29	07-32-1 x Chimborazo
30	07-32-15 x Chimborazo
31	Rubí x Chimborazo
32	386209.10 x Chimborazo
33	Uvilla x Chimborazo
34	Superchola x Chimborazo
35	INIAP-Natividad x Chimborazo
36	INIAP-Victoria x Chimborazo

3.4 Unidad experimental

3.4.1 Características de las parcelas experimentales por localidad (Anexo 4)

Número de tratamientos:	12
Número de repeticiones:	3
Número de unidades experimentales:	36
Longitud del surco [m]:	3,6
Número de surcos por parcela:	4
Distancia entre surcos [m]:	1,1
Distancia entre plantas [m]:	0,3
Número de tubérculos por surco:	12
Número de tubérculos por parcela:	48
Área de la parcela experimental [m ²]:	5,84
Número de tubérculos total por genotipo:	144
Área total del experimento [m ²]:	998,14
Área neta de la parcela experimental neta [m ²]:	6,6
Número de tubérculos por parcela neta:	16

3.5 Diseño experimental

Se utilizó un diseño de bloques completos al azar [DBCA] con tres repeticiones por localidad y para evaluar la interacción del efecto genotipo por ambiente se realizó un análisis combinado (Cuadro 5).

3.6 Análisis estadístico

Tabla 5

Tratamientos para el estudio de la resistencia a *P. infestans* y los contenidos de Fe y Zn en clones y variedades de papa, 2015

Fuente de variación	Grados de libertad
Total	107
Repeticiones/Localidad	2
Localidades [L]	2
Genotipos [G]	11
L x G	22
Error	70

3.7 Análisis funcional

Se realizó la prueba de Tukey al 5% de probabilidad localidad, genotipo y su interacción que fueron significativas.

3.8 Variables

3.8.1 Severidad del tizón tardío

La severidad del tizón tardío, se evaluó tomando lecturas semanales del porcentaje de infección del patógeno del área foliar afectada, se evaluó desde cuando se observaron los primeros síntomas de la enfermedad hasta cuando las plantas presentaron los primeros signos de senescencia. Se utilizó una escala arbitraria donde 0% es planta sana y 100% planta muerta como indica el Anexo 1 (Cuesta, et al., 2015).

Con la información obtenida se calculó el área bajo la curva de progreso de la enfermedad [ABCPE] con la siguiente ecuación.

$$\text{ABCPE} = [\text{L1} + 2(\text{L2} + \text{L3} + \dots + \text{Ln-1}) + \text{Ln}] \times t/2$$

Donde:

L = Lectura (expresada en porcentaje).

Ln = Última lectura.

Ln-1 = Penúltima lectura.

t = Tiempo entre lecturas.

Una vez que se obtuvo el ABCPE para comparar la severidad del tizón tardío entre localidades, se calculó el área bajo la curva de progreso de la enfermedad relativa [ABCPER]. Para obtener el ABCPER se dividió el ABCPE entre el número total de días comprendido entre la primera y última evaluación del área foliar enferma y esto multiplicado por 100 (Pérez & Forbes, 2008).

Para realizar el análisis de varianza combinado de la variable ABCPER, se consideraron ocho lecturas del porcentaje de infección del patógeno en cuatro variedades y ocho clones de papa en tres localidades, mostrando que estos datos están dentro de una distribución normal.

3.8.2 Rendimiento total

Se expresó en toneladas por hectárea, se realizó la cosecha de cada genotipo por repetición, los tubérculos cosechados se dividieron en tres categorías: papa comercial tubérculos con el peso mayor a 60 gramos, papa semilla tubérculos con el peso de 30 a 59 gramos y papa desecho tubérculos con el peso menores a 30 gramos (Cuesta, et al., 2015).

3.8.3 Contenido de Fe y Zn

Al momento de la cosecha se tomó una muestra de tubérculos de 1,0 kilogramo de cada tratamiento por repetición y por localidades las muestras estaban libres de patógenos. Las muestras se lavaron, secaron y se enviaron al laboratorio del Departamento de Manejo de Suelos y Aguas [DMSA] del INIAP para su análisis, se utilizó la metodología descrita en el Anexo 2.

Debido a que los datos de los contenidos de Fe y Zn no tuvieron una distribución normal se transformaron con logaritmo natural.

3.8.4 Heredabilidad en sentido amplio

Se determinó la heredabilidad de resistencia a *P. infestans* y contenidos de Fe y Zn a partir del cálculo de la relación entre la varianza genética y la varianza fenotípica (Holland, et al., 2010), se utilizó la siguiente fórmula:

$$H = \{ \sigma^2_G / [(\sigma^2_{error}/re) + (\sigma^2_{GXA}/e) + \sigma^2_G] \}$$

Donde:

σ^2_G = Cuadrado medio de la varianza genotípica.

σ^2_{GXA} = Cuadrado medio de la interacción de la varianza (genotipo x localidad).

σ^2_{error} = Cuadrado medio del error.

r = Número de repeticiones

e = Número de ambientes (localidades)

3.9 Manejo específico del experimento en campo

3.9.1 Preparación del terreno

Previo al establecimiento del ensayo se realizó las siguientes labores:

Con la ayuda del tractor se realizó la labor de arado en toda la superficie que se estableció el ensayo se tomó una muestra de suelo para realizar el análisis físico-químico del mismo.

Al transcurrir 15 días se realizó el arado, con la ayuda del tractor se realizó la labor de rastra para asegurar la descomposición de residuos vegetales. Transcurrido 10 días se realizó la labor de rastra se trazó los surcos tomando en cuenta la densidad de siembra establecida de 1,10 m entre surcos por 0,30 m entre plantas.

3.9.2 Fertilización química del suelo

La aplicación de la fertilización química, se realizó de acuerdo a los niveles establecidos por el DMSA del INIAP más el 50% (Anexo 3). Se aplicó el fertilizante en dos fraccionamientos a la siembra en el fondo del surco todo el fósforo y azufre, más la mitad de potasio y nitrógeno. La otra mitad del nitrógeno y potasio se aplicó a los 45 días después de la siembra en banda lateral a 0,10 m de las plantas (Valverde, et al., 2006).

3.9.3 Manejo de malezas

Para el control de las malezas, en el lote se aplicó herbicidas post-emergentes a los 8 días después de la siembra, metribuzina en dosis de 5,0 centímetros cúbicos por litro del agua [cc/litro de agua].

3.9.4 Controles Fitosanitarios

Una vez emergido el 80% de las plantas y prevenir las infecciones primarias de *P. infestans* y dar oportunidad a todas las plantas tengan un normal desarrollo inicial, se realizó una aplicación al follaje de dimetomorf en dosis de 3,7 gramos por litro de agua [g/litro de agua].

3.9.5 Control de plagas

Para el control del complejo de polilla (*Symetriscema tangolias* y *Tecia solanivora*), se realizó una desinfección de la semilla por inmersión con profenofos en dosis de 2,0 cc/litro de agua, adicionalmente se realizó aporques altos y cruzados (Gallegos, 2015).

Para el control de gusano blanco de la papa (*Premnotripes vorax* H.), a los 55 días después de la siembra se realizó aplicaciones con acefato en dosis de 2,0 g/litro de agua en la base del tallo de la planta, a los 90 días se aplicó triflumuron en dosis de 1,50 cc/litro de agua (Gallegos, et al., 2010).

Para el control de pulguilla (*Epitrix sp*) se realizó aplicaciones en el follaje con acefato en dosis de 2,50 g/litro de agua a los 30 y 45 días después de la siembra. Para el control de trips (*Frankliniella tuberosi*) se aplicó acefato en dosis de 2,50 g/litro de agua (Gallegos, 2015).

3.9.6 Medio aporque y aporque

Esta labor trata de arrimar tierra a las plantas dejando los surcos bien formados, se lo realizó en forma manual. El medio aporque se efectuó a los 45 días aproximadamente después de la siembra y al aporque a los 90 días después de la siembra.

3.9.7 Cosecha

La cosecha se realizó manualmente, se clasificó los tubérculos en las tres categorías, papa comercial tubérculos con el peso mayor a 60 gramos [g], papa semilla tubérculos con el peso de 30 a 59 g y papa desecho o tubérculos con el peso menores a 29 g.

B. Segunda etapa

- Evaluación de los componentes de la resistencia a *P. infestans* bajo condiciones de laboratorio en 4 variedades y ocho clones de papa.

3.10 Ubicación y características agroclimáticas

La segunda etapa de la investigación se desarrolló en un invernadero y laboratorio del INIAP en la Estación Experimental Santa Catalina.

3.11 Tratamientos

Serán los 12 genotipos (Cuadro 2).

3.12 Unidad experimental

Estaba conformado por un foliolo de cada genotipo de papa. Los foliolos cortados se colocaron en cajas petri de aproximadamente 60 cm² en el fondo contendrá agar-agua al 10%. Para cada observación se empleó 1 caja petri con 3 foliolos en su interior en el cual se colocó una gota de inóculo a un lado de la nervadura principal (Anexo 4).

3.13 Diseño experimental

Se realizó un diseño completamente al azar [DCA] con 6 observaciones (Cuadro 6).

Tabla 6

Esquema del análisis de la varianza para evaluar la resistencia a *P. infestans* en clones y variedades de papa bajo condiciones de laboratorio, 2015

Fuentes de variación	Grados de libertad
Total	71
Observaciones	5
Genotipos [G]	11
Error	55

3.14 Análisis funcional

Se realizó la prueba de Tukey al 5% de probabilidad para genotipos. Para medir el grado de relación que existe entre los componentes de resistencia se realizó una correlación de Pearson.

3.15 Variables componentes de la resistencia

3.15.1 Tasa de crecimiento de la lesión [TCL]

En cada lesión, se tomó medidas de la longitud más largo y ancho a la nervadura central. Para medir el tamaño de la lesión se usó una regla numerada. Se realizó tres mediciones, la primera medición se realizó a 72 horas de la inoculación, la segunda lectura se realizó 24 horas después de la primera lectura y la tercera lectura se realizó después de 24 horas después de la segunda lectura (Vleeshouwers, et al., 1999).

La lesión holonecroticas poseen una forma elíptica, por lo tanto, se debe obtener el área de la elipse y se calculó con la siguiente fórmula: $A = (\frac{1}{4} \times \pi \times \text{largo} \times \text{ancho})$.

Las lesiones se dividieron en dos grupos:

- No hay infección o lesión detenida = no hay lesión dentro del tamaño de la gota del inoculo, es decir a una $\text{Área} \leq 16 \text{ mm}^2$. Las lesiones detenidas se consideró como infecciones fallidas. Estas lesiones no serán incluidas en la estimación de TCL.

b) Lesión creciente = tiene una Área > a 16 mm². Esta área se usará para calcular la media de la mitad del diámetro de la lesión con la siguiente formula: $r = \sqrt{(A \pi - 1)}$. La TCL se estimó mediante una regresión lineal de los tres días sucesivos de mediciones repetidas sobre el área afectada de la lesión (Vleeshouwers, et al., 1999).

Debido a que los datos de TCL y ABCPE no tuvieron una distribución normal se transformaron con raíz cuadrada y logaritmo natural respectivamente.

3.15.2 Intensidad de la esporulación [IE]

Se expresó en porcentaje, se calculó el número de inoculaciones con éxito. Es decir, el porcentaje de lesiones con áreas mayores a 16 mm² en relación con el número total de inoculaciones por hoja (Vleeshouwers, et al., 1999).

3.16 Métodos específicos del manejo del experimento fase de laboratorio

3.16.1 Siembra de genotipos en invernadero

Los genotipos se sembraron en macetas de 25 cm de diámetro, donde las plantas se desarrollaron por un periodo de 60 días o alcanzaron una altura de 20 cm. Se tomó folíolos de la parte media de la planta y se evaluó la resistencia a *P. infestans* de acuerdo al protocolo que se describe en el Anexo 4.

3.17 Selección de genotipos

La selección de genotipos se realizó de acuerdo a los siguientes criterios, genotipos más estables en los diferentes ambientes en relación a la resistencia al TT y al contenido de Fe y Zn. Posteriormente en base al análisis de los componentes de la resistencia al tizón tardío se seleccionó aquellos que tengan menor TCL y menor porcentaje IE.

CAPÍTULO IV

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A. Primera etapa

- Evaluación del efecto genotipo por ambiente en la expresión de la resistencia al tizón tardío y los contenidos de Fe y Zn en clones y variedades de papa.

4.1. Severidad del tizón tardío

4.1.1. Área bajo la curva de progreso de la enfermedad relativa (ABCPER)

El análisis de varianza combinado (Anexo 5), determinó diferencias altamente significativas al 1% de probabilidad para los factores localidad, genotipo y su interacción. El promedio general de ABCPER en el estudio fue de 0,235 con un coeficiente de variación de 11,39%.

Para la interacción se estableció doce rangos de significación estadística al 5% de probabilidad (Cuadro 7), En la localidad de El Chaupi los genotipos 07-32-15, INIAP-Libertad, 07-46-8, 98-38-12, 97-25-3, 07-32-1 y 98-2-6 mostraron poseer resistencia a *P. infestans* (ABCPER de 0,0086-0,0256) inclusive con un valor menor que el control INIAP-Victoria. Por otro lado, en las localidades de El Carmelo y Guntuz los clones y los controles de papa presentaron mayor severidad de 83,97 hasta 88,33% respectivamente de ataque de *P. infestans*. INIAP-Libertad presentó resistencia al patógeno (ABCPER de 0,116-0,124). Mientras que Rubí presentó susceptibilidad a TT (ABCPER de 0,577-0,738) inclusive con un valor más alto que la variedad Uvilla con un ABCPER de 0,386 a 0,503 respectivamente.

El factor localidades (Anexo 5), presentó una variación del 53,66%; mientras que los genotipos y la interacción a pesar de tener alta significancia estadística presentaron un valor de 40,24 y 4,57% respectivamente. En esta investigación los

materiales evaluados presentaron una expresión diferencial en la resistencia al *P. infestans* en las localidades de estudio.

Tabla 7

Promedio y prueba de Tukey para severidad del tizón tardío (*P. infestans*) en cuatro variedades y ocho clones de papa, en tres localidades, 2015

Genotipos	ABCPER								
	El Carmelo ⁽¹⁾			El Chaupi ⁽¹⁾			Guntuz ⁽¹⁾		
INIAP-Libertad	0,124	±0,02	a	0,011	±0,002	a	0,116	±0,020	a
INIAP-Natividad	0,218	±0,02	b	0,021	±0,005	a	0,259	±0,004	b
INIAP-Victoria	0,235	±0,02	b	0,026	±0,017	a	0,295	±0,030	b-d
07-32-15	0,243	±0,04	b	0,008	±0,002	a	0,352	±0,050	b-e
98-38-12	0,245	±0,04	b	0,018	±0,008	a	0,389	±0,040	c-e
07-46-8	0,251	±0,01	b	0,019	±0,004	a	0,280	±0,030	bc
07-32-1	0,257	±0,03	b	0,025	±0,002	a	0,331	±0,060	b-e
Superchola	0,258	±0,03	b	0,036	±0,009	a	0,394	±0,070	d-f
97-25-3	0,275	±0,02	bc	0,022	±0,005	a	0,266	±0,020	b
98-2-6	0,332	±0,01	cd	0,028	±0,005	a	0,436	±0,010	ef
Uvilla	0,386	±0,03	d	0,214	±0,014	b	0,503	±0,030	f
Rubí	0,577	±0,02	e	0,293	±0,028	c	0,738	±0,020	g
Promedio	0,283			0,061			0,366		

⁽¹⁾Valores medios ± desviación estándar (n=3); Letras diferentes indican diferencias significativas de genotipos en las, según la prueba de Tukey; ABCPER: Área bajo la curva del progreso de la enfermedad relativa

El ambiente (Anexo 7), que presentaron las tres localidades de estudio fue notable en el grado de progreso de la enfermedad, los primeros síntomas de TT fueron visibles a los 75 días después de la siembra [dds]. Donde, INIAP-Libertad mostró el 41,67% de severidad, menor que el control INIAP-Natividad (55,33%). Los materiales 07-32-15, 07-46-8, 97-25-3, Superchola, INIAP-Victoria, 98-38-12, 07-32-1 y 98-2-6 presentaron una severidad de 58,11 hasta 73,44%. Mientras que los materiales más susceptibles Uvilla y Rubí presentaron una severidad de TT de 94,89 hasta el 100%.

Investigaciones de resistencia a TT en genotipos similares a esta investigación, como la de Tello (2008), donde evaluó cinco genotipos de papa en tres localidades de la sierra ecuatoriana, Silva (2012) estudio de dieciséis genotipos en dos localidades en la provincia de Chimborazo y Gabriel et al. (2008), evaluó trece clones promisorios y dos testigos en cuatro comunidades paperas de Cochabamba, Bolivia; reportaron alta

significancia estadística en la interacción, estos estudios corroboran que los clones de papa que se evaluaron en esta investigación no tienen el mismo comportamiento en las tres localidades, sino que reaccionan de diferente manera respecto a los ambientes.

En El Chaupi la severidad al TT fue de 38,28% mientras que en El Carmelo y Guntuz presentaron una severidad de 83,97 a 88,31% respectivamente, a pesar de poseer una alta significancia estadística en la interacción, el cuadro del ADEVA (Anexo 5) muestra un alto porcentaje de variación en las localidades (53,66%). Forbes & Tolstrup (1999), en el estudio mundial en forma cooperativa de la resistencia a TT en el cultivo de papa, indica que a pesar de poseer cierta significancia estadística en la interacción no es tan importante que la variación que presenta localidades y/o los genotipos.

La expresión diferencial de los genotipos en cada una de las localidades se debe asumir a la variabilidad genética del patógeno que existe en cada localidad de estudio. Pérez & Forbes (2008) mencionan que la genética poblacional del oomicete hace inferencia al proceso evolutivo del patógeno y afectan las posibles fuentes de variación de *P. infestans*, puede desarrollar mutación, recombinación mitótica, parasexualidad, migración. El oomicete pueden poseer diferentes espectros de resistencia por origen geográfico o tasa de evolución (Vleeshouwer, et al., 2011).

El grupo de clones evaluados mostraron resistencia en cada ambiente específico, INIAP-Libertad y el clon 07-32-15 se deben considerar en otros estudios por ser resistentes al patógeno. Mientras que Rubí al mostrar mayor susceptibilidad que el control Uvilla no se recomienda sembrar en las localidades de estudio o se debería diseñar estrategias para el manejo para TT para poder obtener mejores rendimientos.

4.2. Rendimientos del cultivo de papa por categorías y rendimiento total

El análisis de varianza combinado (Anexo 5), para papa categoría primera estableció diferencias altamente significativas al 1% de probabilidad para los factores

localidad, genotipo y no estableció diferencias significativas para la interacción. El promedio general del ensayo fue de 13,06 t/ha, con un coeficiente de variación de 42,24%.

El análisis de varianza para papa categoría segunda estableció diferencias altamente significativas al 1% de probabilidad para los factores localidad, genotipo y la interacción. El promedio general del ensayo fue de 11,35 t/ha y el coeficiente de variación fue de 38,60%.

Para papa categoría tercera (Anexo 5) estableció diferencias altamente significativas al 1% de probabilidad para los factores localidad y genotipo. Estableció diferencias significativas al 5% de probabilidad para la interacción, el promedio general del ensayo fue de 7,95 t/ha con un coeficiente de variación de 42,90%.

4.2.1. Papa categoría primera

Las pruebas de separación de Tukey al 5% (Figura 3), identificaron tres rangos de significancia estadística para genotipo, en donde INIAP-Natividad obtuvo el mayor rendimiento de 18,71 t/ha, con un valor significativamente mayor que los materiales de interés evaluados. Por otra parte, los genotipos 07-32-15 y Uvilla obtuvieron un rendimiento de 8,26 a 8,08 toneladas respectivamente.

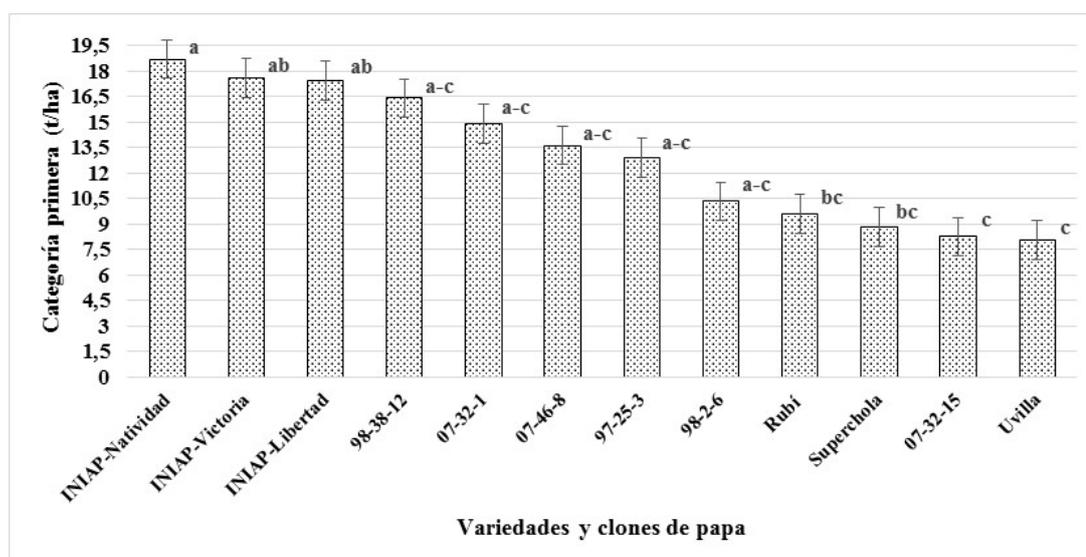


Figura 3 Rendimiento de categorías primera de papa en variedades y clones de papa, 2015. Letras diferentes indican diferencias significativas entre genotipos, según la prueba de Tukey

4.2.2. Papa categoría segunda

Para la interacción la prueba de separación de medias de Tukey al 5% (Cuadro 8), establece siete rangos de significancia estadística para la interacción, en la localidad El Chaupi los clones 07-32-15 ocuparon el primer rango (27,24 t/ha), mientras que en el último rango fue ocupado por Rubí y Uvilla en las localidades de El Chaupi y El Carmelo respectivamente (1,60-1,37 t/ha).

Tabla 8
Promedios y prueba de Tukey de rendimiento categoría segunda en cuatro variedades y ocho clones de papa, en tres localidades de estudio, 2015

Genotipo	Categoría segunda (t/ha)								
	El Carmelo ⁽¹⁾			El Chaupi ⁽¹⁾			Guntuz ⁽¹⁾		
INIAP-Victoria	12,02	±3,04	a	17,11	±0,61	a-c	20,64	±8,44	ab
98-38-12	11,21	±1,11	ab	13,87	±6,49	b-d	9,70	±7,90	ab
07-32-15	9,16	±2,41	a-c	27,42	±3,14	a	14,33	±2,23	ab
Superchola	9,11	±3,07	a-c	16,60	±3,23	a-c	14,75	±2,30	ab
INIAP-Natividad	8,67	±1,56	a-c	22,71	±9,12	ab	18,52	±3,29	ab
97-25-3	8,56	±6,90	a-c	9,32	±5,34	cd	13,57	±6,35	ab
07-46-8	6,21	±0,77	a-c	6,40	±1,96	cd	11,01	±4,95	ab
07-32-1	6,04	±0,74	a-c	8,78	±3,37	cd	17,11	±1,39	ab
INIAP-Libertad	5,89	±2,14	a-c	11,68	±6,08	b-d	24,41	±9,56	a
98-2-6	5,41	±2,53	a-c	13,15	±1,76	b-d	13,63	±5,90	ab
Rubí	3,67	±0,95	bc	1,60	±0,16	d	5,71	±1,81	b

Uvilla	1,37 ±0,53	c	4,27 ±0,46	cd	4,84 ±1,83	b
Promedio	7,28		12,74		14,02	

⁽¹⁾Valores medios ± desviación estándar (n=3); Letras diferentes indican diferencias significativas de los genotipos en las localidades, según la prueba de Tukey

4.2.3. Papa categoría tercera

En el Cuadro 9, la prueba de separación de Tukey al 5%, establece siete rangos de significancia estadística para la interacción donde, El Carmelo y el genotipo INIAP-Libertad se ubicó en el primer rango con un rendimiento de 18,12 t/ha.

Tabla 9

Promedio y pruebas de Tukey de rendimiento categoría tercera en cuatro variedades y ocho clones de papa, en tres localidades de estudio, 2015

Genotipo	Categoría tercera (t/ha)								
	El Carmelo ⁽¹⁾			El Chaupi ⁽¹⁾			Guntuz ⁽¹⁾		
INIAP-Libertad	18,12	±5,42	a	16,46	±4,06	a	5,45	±1,81	ab
INIAP-Victoria	16,92	±4,80	a	10,16	±2,56	a-c	4,75	±0,98	ab
INIAP-Natividad	13,55	±5,39	ab	9,76	±5,15	a-c	6,42	±2,34	ab
98-2-6	12,61	±5,12	a-c	9,41	±1,60	a-c	6,21	±2,04	ab
Superchola	10,73	±2,08	a-c	13,80	±5,21	ab	5,05	±1,04	ab
07-32-1	9,11	±6,77	a-c	9,85	±0,85	a-c	3,37	±1,04	ab
07-32-15	8,54	±1,33	a-c	13,22	±2,67	a-c	7,62	±7,62	a
98-38-12	7,81	±1,89	a-c	11,17	±9,93	a-c	4,35	±2,56	ab
07-46-8	7,81	±1,61	a-c	7,22	±2,61	a-c	3,60	±3,60	ab
97-25-3	4,31	±0,73	bc	13,62	±4,25	ab	4,19	±2,20	ab
Rubí	1,83	±0,38	c	1,49	±0,20	c	2,13	±0,87	b
Uvilla	1,52	±0,52	c	1,92	±0,25	bc	3,01	±1,53	ab
Promedio	9,32			9,84			4,68		

¹⁾Valores medios \pm desviación estándar (n=3); Letras diferentes indican diferencias significativas de los genotipos en las localidades, según la prueba de Tukey

En el último rango se ubicaron los genotipos Rubí y Uvilla en las localidades de El Chaupi y El Carmelo (1,92-1,62 t/ha). En esta investigación los materiales evaluados presentaron una expresión diferencial en rendimientos por categorías. Para papa categoría primera los materiales que mejor se comportaron en esta categoría fue INIAP-Libertad con 18,71 t/ha inclusive con un mayor rendimiento de INIAP-Victoria e INIAP-Natividad (17,58-17,45 t/ha), mientras que el clon 07-32-15 y Uvilla el estudio fueron los que obtuvieron menor rendimiento (8,26-8,08 t/ha).

En papa categoría segunda, los materiales que mejor se comportaron fueron 07-32-15, INIAP-Natividad e INIAP-Libertad (16,97-16,63- 16,59 t/ha), mientras que la variedad Uvilla presento el valor de rendimiento más bajo 3,49 toneladas. Mientras que para la categoría de papa tercera, INIAP-Libertad obtuvo la mayor cantidad de papa de descarte con 13,34 t/ha superado a los testigos, mientras que Rubí registro un rendimiento de 1,82 toneladas de papa de descarte.

Egúsqiza (2000), en su estudio de fisiología de la papa, menciona para que una planta de papa presente condiciones de buena tuberización e incremento del peso debe desarrollar la cantidad de follaje suficiente para producir excedentes de azúcares y no debe sufrir limitaciones por factores bióticos o abiótico. Al desarrollarse este estudio a libre infección de *P. infestans* la severidad de la enfermedad se mostró a los 75 dds. INIAP-Libertad mostró una severidad del 41,67% y Rubí hasta un 100%.

En estudios similares desarrollados por Silva (2012), donde evaluó la resistencia a tizón tardío en dieciséis genotipos de papa en la provincia de Chimborazo. Quimbita 2010), evaluó cinco genotipos de papa en dos localidades de Tungurahua obteniendo diferencias significativas en categorías, estos estudios corroboran que plantas con severidades de TT de 90 al 100% durante el periodo vegetativo denominado como mediados, disminuye el número de tubérculos y/o el incremento del peso en los tubérculos.

Montes et al. (2007), en sus estudios de características fenotípicas en el cultivo de la papa, expresa que el porcentaje de severidad de *P. infestans* detendrá en un 75% el desarrollo y crecimiento de tubérculos, es decir, el grado de susceptibilidad o

resistencia de una planta incidirá directamente en el rendimiento y el número de tubérculos (Castro & Contreras, 2011).

Los genotipos que mostraron resistencia a *P. infestans* lograron incrementar el peso en cada categorías mencionadas anteriormente. Los materiales que obtuvieron mayor peso en las categorías primera y segunda fueron INIAP-Natividad, INIAP-Victoria, 07-32-15 e INIAP-Libertad materiales que muestran resistencia a TT, mientras que los genotipos susceptibles a *P. infestans* obtuvieron mayor rendimiento en la categoría tercera. Rubí, Uvilla son materiales con altos rendimientos en papa categoría tercera, para estos materiales que se evaluaron se debería desarrollar un manejo integrado de plagas [MIP] para disminuir el rendimiento en esta categoría.

4.3. Rendimiento total

El análisis de varianza combinado (Anexo 5), determinó diferencias significativas al 1% de probabilidad para los factores localidades, genotipo y su interacción. El promedio general del ensayo fue de 32,36 t/ha con un coeficiente de variación de 22,19%.

4.3.1. Rendimiento por localidades

Guntuz (Figura 4), presentó un ambiente favorable para el desarrollo y multiplicación de *P. infestans* (Anexo 7). El grupo de clones evaluados mostraron un decaimiento evidente del rendimiento, es decir a medida que se incrementa la severidad de TT en los clones disminuye el rendimiento, esta relación se muestra en la correlación de Spearman (Cuadro 11). En este sentido únicamente aquellos materiales que obtuvieron un ABCPER de menor valor presentaron características de resistencia.

INIAP-Libertad obtuvo un ABCPER de 0,1160 y un rendimiento promedio de 38,35 t/ha. Las variedades que se usaron como controles Uvilla, Superchola, INIAP-Natividad e INIAP-Victoria obtuvieron un ABCPER mayor (0,5027 hasta 0,2951) que INIAP-Libertad. Por otro lado, el clon más susceptible fue Rubí con un ABCPER de 0,55 y un rendimiento de 7,65 t/ha.

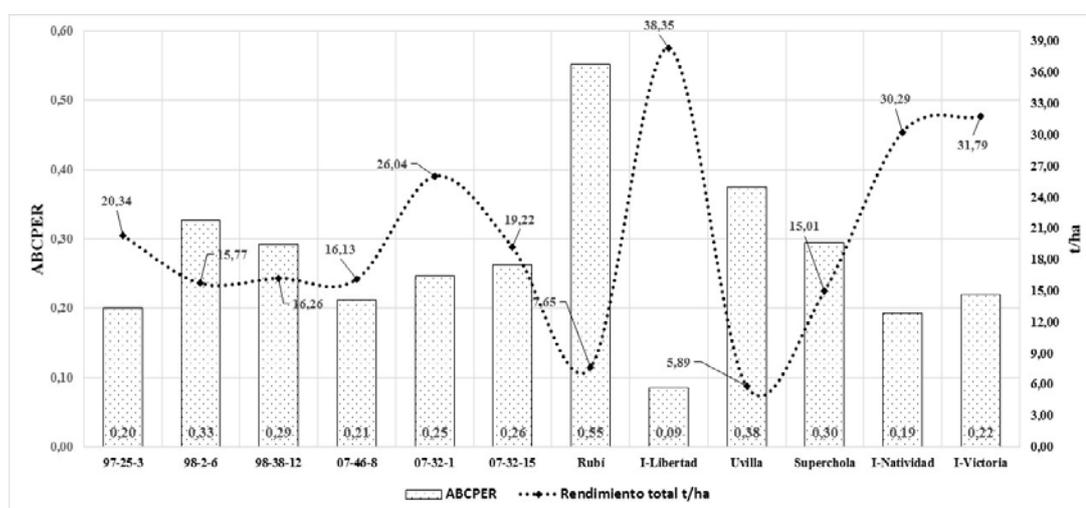


Figura 4 Relación de ABCPER con el rendimiento total (t/ha) de la localidad Guntuz en cuatro variedades y ocho clones de papa, 2015

El Carmelo (Figura 5), presentó condiciones climáticas de igual forma propicias para el desarrollo y multiplicación de TT (Figura 5), se registró en el todo el ciclo del cultivo la cantidad de 489,60 mm de lluvia con una humedad relativa promedio de 80,97% (Anexo 7), donde, se evidencia una reducción del rendimiento de los genotipos por la presencia de TT, como se muestra en el Cuadro 11, en este sentido únicamente aquellos materiales que tuvieron un ABCPER de menor valor presentaron características de resistencia.

INIAP-Natividad e INIAP-Victoria obtuvieron un ABCPER de 0,2177 y 0,2347 respectivamente con un rendimiento de 43,29 y 41,29 t/ha. Por otro lado, el clon 98-38-12 obtuvo un rendimiento de 37,69 y un ABCPER de 0,2446 e INIAP-Libertad con un ABCPER de 0,1243 obtuvo un rendimiento de 35,90 t/ha. Rubí por ser un material susceptible a *P. infestans* (ABCPER de 0,5766) obtuvo el menor rendimiento con 8,96 t/ha.

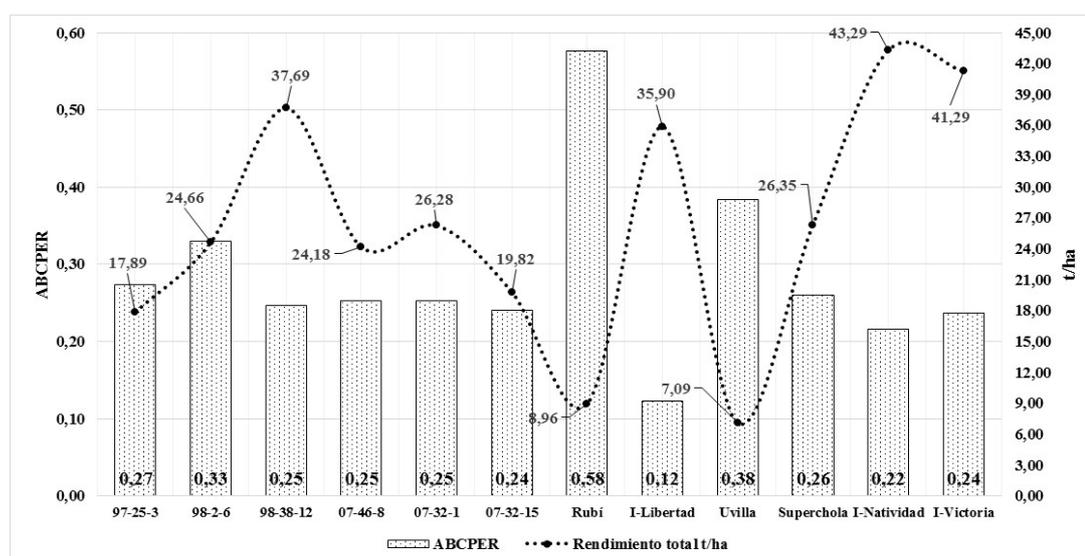


Figura 5 Relación de ABCPER con el rendimiento total (t/ha) de la localidad El Carmelo en cuatro variedades y ocho clones de papa, 2015

En la localidad de El Chaupi (Figura 6), presentó condiciones climáticas similares a las localidades de El Carmelo y Guntuz. Registró una precipitación de 431,30 mm de lluvia y una humedad relativa promedio de 75,17%, durante la fase vegetativa denominada mediados, pero los genotipos de papa no presentaron porcentaje de severidad muy alta frente El Carmelo o Guntuz. Sin embargo, en algunas variedades como Rubí y Uvilla obtuvieron un ABCPE de 0,2930 y 0,2142 con un rendimiento de 26,07 y 26,22 t/ha respectivamente. El clon 07-32-15 obtuvo un rendimiento de 59,62 t/ha y un ABCPE de 0,0086.

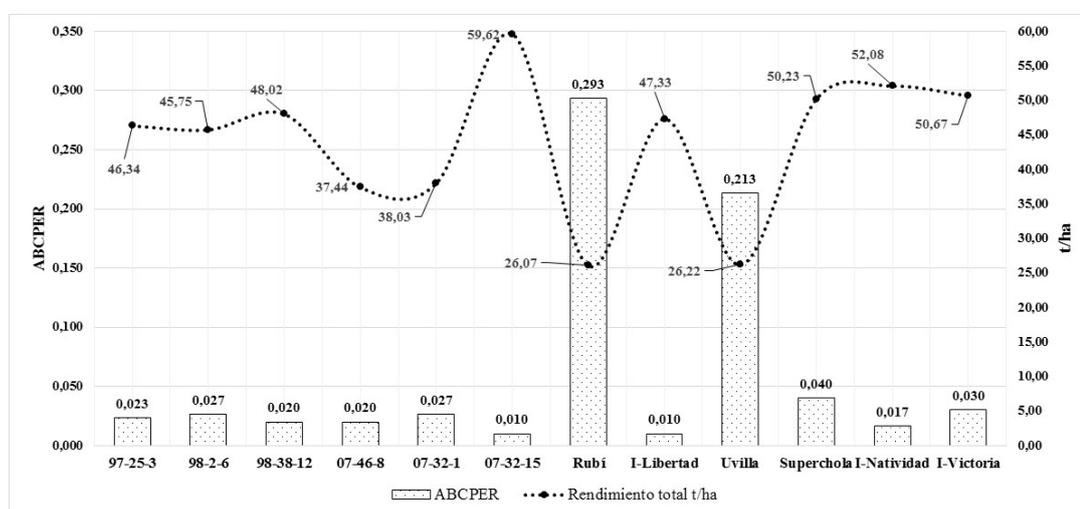


Figura 6 Relación ABCPER con el rendimiento total (t/ha) de la localidad El Chaupi en cuatro variedades y ocho clones de papa, 2015

Barona (2009) en su estudio de impacto ambiental de tecnologías para producción de papa, dice que la agresividad de una raza específica de *P. infestans* actúa de acuerdo a una zona donde se cultive papa de una manera masiva o de monocultivo, o estar presente una raza con resistencia a los agroquímicos.

La prueba de separación de medias de Tukey al 5% (Cuadro 10), identificó ocho rangos de significancia estadística para la interacción. En la localidad del El Chaupi (severidad de 38,28%) en donde, el clon 07-32-15, INIAP-Natividad, INIAP-Libertad, INIAP-Victoria, Superchola, 98-38-12, INIAP-Libertad, 97-25-3 y 98-2-6 obtuvieron altos rendimientos 59,62 a 45,75 t/ha. En las localidades de El Carmelo y

Guntuz donde el porcentaje de severidad fue mayor (83,97 a 88,31%) sobresalieron INIAP-Libertad, INIAP-Natividad e INIAP-Victoria con rendimientos de 51,14 a 35,90 t/ha. Rubí y Uvilla obtuvieron los rendimientos más bajos de 10,21 hasta 7,09 t/ha.

Tabla 10

Promedio y pruebas Tukey del rendimiento total en variedades y clones de papa, en tres localidades de estudio, 2015

Genotipos	Rendimiento total (t/ha)								
	El Carmelo ⁽¹⁾			El Chaupi ⁽¹⁾			Guntuz ⁽¹⁾		
INIAP-Natividad	43,29	±10,25	A	52,09	±13,55	ab	40,40	±2,97	ab
INIAP-Victoria	41,29	±4,75	Ab	50,67	±9,52	ab	42,40	±7,26	ab
98-38-12	37,69	±9,20	a-c	48,03	±6,89	ab	21,70	±8,49	c-e
INIAP-Libertad	35,90	±11,63	a-c	47,33	±9,19	ab	51,10	±9,06	a
Superchola	26,34	±3,05	a-d	50,23	±7,70	ab	20,00	±2,25	c-e
07-32-1	26,28	±5,54	a-d	38,03	±10,08	bc	34,70	±1,35	a-c
98-2-6	24,66	±3,86	a-d	45,75	±9,26	ab	21,00	±5,32	c-e
07-46-8	24,18	±3,58	a-d	37,44	±5,92	bc	21,50	±5,40	c-e
07-32-15	19,83	±2,75	b-d	59,62	±5,56	a	25,60	±4,37	b-d
97-25-3	17,89	±15,13	Cd	46,34	±6,31	ab	27,10	±8,10	bc
Rubi	8,96	±1,47	D	26,07	±6,71	c	10,20	±2,98	de
Uvilla	7,09	±2,79	D	26,22	±7,44	c	7,90	±0,74	e
Promedio	26,97			43,98			26,12		

⁽¹⁾Valores medios ± desviación estándar (n=3); Letras diferentes indican diferencias significativas de los genotipos en las localidades, según la prueba de Tukey

El cuadro del ADEVA (Anexo 6) muestra un alto porcentaje de variación en el factor genotipos con una variación de 42,70%; mientras que las localidades y la interacción a pesar de tener alta significancia estadística presentaran porcentaje de variación 29,70 y 12,30 respectivamente.

Los estudios desarrollados por Quimbita (2010), donde se evaluó a cinco notipos de papa en dos localidades de Tungurahua; Silva (2012) estudió dieciséis genotipos en dos localidades en la provincia de Chimborazo y Gabriel et al. (2008), evaluó trece clones promisorios y dos testigos en cuatro comunidades paperas de Cochabamba-Bolivia, reportaron alta significancia estadística en rendimiento total, corroborando los análisis que se desarrollan en esta investigación, los clones poseen un comportamiento diferencial respecto a los ambientes.

El materiales que mayor rendimiento presentaron en esta investigación fueron INIAP-Natividad, INIAP-Libertad e INIAP-Victoria (45,25 a 44,78 t/ha) la información desarrollada por (Cuesta, et al., 2007; Cuesta, et al., 2015; Cuesta, et al., 2012), indican que son materiales que se evaluaron durante varias campañas en diferentes zonas del Ecuador y muestran resistencia a *P. infestans* con mayor

estabilidad en el rendimiento, estos materiales evaluados deberían usarse para el desarrollo de nuevas investigaciones o como progenitores para la generación de nuevos materiales en el programa de mejoramiento de papa.

Los materiales que más bajos rendimientos obtuvieron fueron Rubí y Uvilla (15,08 a 13,71 t/ha) materiales que se restringen para la multiplicación en las zonas de estudio o se debería diseñar un plan de manejo de *P. infestans* para obtener rendimientos más altos que los obtenidos en este estudio.

4.3.2. Coeficiente de correlación y regresión lineal de ABCPER y Rendimiento Total

La correlación entre ABCPER y Rendimiento Total (Cuadro 11), determinada según la escala de Hernández, et al., (2006), muestra que la relación entre las variables analizadas mantiene una relación negativa alta con 5% de probabilidad (Anexo 9). La relación negativa alta en este estudio, representa que a medida que se incrementa los valores de severidad de TT (ABCPER) disminuye rendimiento Total (t/ha) en cada genotipo de papa.

Tabla 11

Correlación entre ABCPER y rendimiento total en variedades de papa y ocho clones de papa, 2015

Correlación	ABCPER	Rendimiento total (t/ha)
ABCPER	1,00	.
Rendimiento total (t/ha)	-0,84*	1,00

**Significativo al 5%; ABCPE: Área bajo la curva del progreso de la enfermedad relativa

En la Figura 7, se encuentra graficado el modelo lineal de la relación entre el ABCPER y Rendimiento Total. Este modelo lineal está representado por la ecuación lineal ($y = -74,90x + 49,97$) y el coeficiente de terminación (R^2).

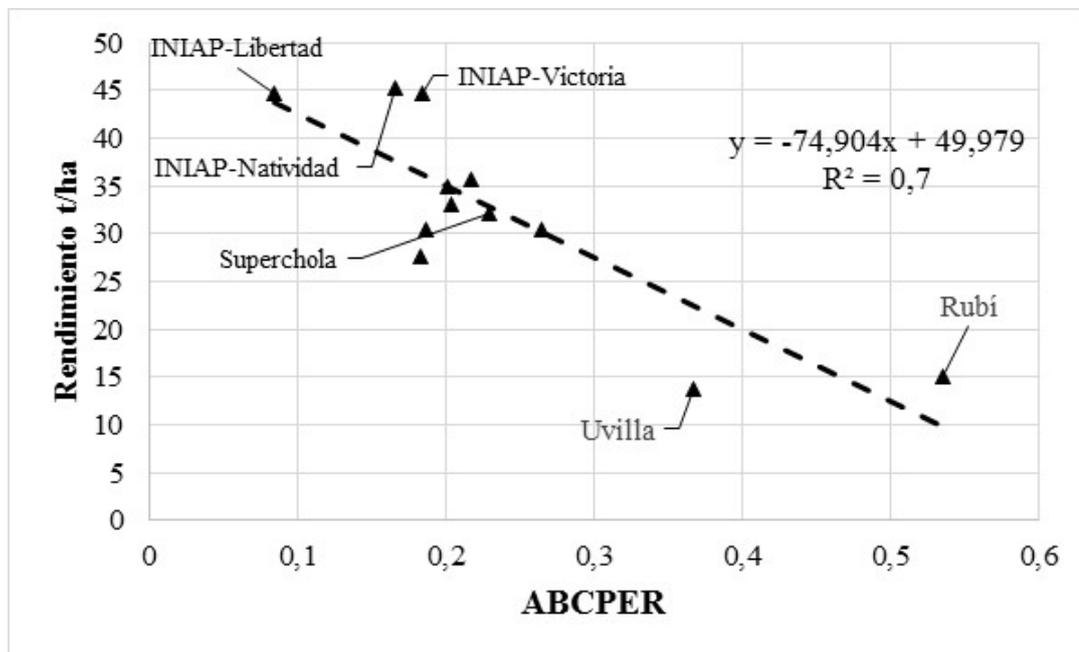


Figura 7 Análisis de las variables de resistencia a *P. infestans* ABCPER y Rendimiento Total; ABCPER: Área bajo la curva del progreso de la enfermedad relativa; ---Línea de tendencia

La ecuación de la pendiente $y = -74,90x + 49,97$; muestra un crecimiento lineal negativo. $-74,90x$, cada valor de ABCPER ubicado en la abscisa disminuye 74,90 el rendimiento en t/ha en las ordenadas de cada genotipo. $49,97$ es un modelo que muestra cuando no hay presencia de síntomas de TT o posee un ABCPER de valor de 0 los genotipos presentarían un rendimiento de 49,97 t/ha o su máximo potencial. El coeficiente de determinación R^2 muestra que el 70% de la variación de los rendimientos de cada genotipo se debe al ABCPER.

4.4. Contenido de Hierro (Fe) y Zinc (Zn)

El análisis de varianza combinado para el contenido de Fe (Anexo 6), no determinó diferencias significativas para factores localidad, genotipo y la interacción, con un coeficiente de variación de 9,79% y un promedio de concentraciones de Fe en el estudio de 53,01 ppm con base de peso fresco. El contenido de Fe no presentó diferencias significativas en los factores de estudio, pero existe un porcentaje de

variación en la interacción de 18,42 y porcentaje menor en la variación en localidad (1,76) y genotipo (16,19). En esta investigación los materiales evaluados presentaron una expresión diferencial en el contenido de Fe en las localidades de estudio.

INIAP-Victoria obtuvo un valor de 76,87 ppm de Fe, mientras que el clon 07-46-8, Superchola, INIAP-Natividad, Rubí, 07-32-1, 07-46-8, INIAP-Libertad, 07-32-15, 98-38-12 y 97-25-3 obtuvieron una concentraciones de Fe de 58,77 hasta 36,87 ppm. Concentraciones de Fe superiores a los obtenidos en las investigaciones de Morales (2015), donde evaluó a catorce materiales y obtuvo rangos de 25,47 hasta 16,67 ppm, pero contrastantes a los obtenidos por Ortega (2014) donde evaluó a quince genotipos y obtuvo concentraciones de Fe de 76,15 hasta 58,70 ppm; tienen una relación más estrecha con los estudios desarrollados de Andrade et al. (2007), donde evaluaron setenta y cuatro variedades de papas nativas con un promedio de 55,90 ppm.

Tekaling & Hammes (2005), señalan que en cuatro variedades de *S. tuberosum* obtuvieron un promedio de 56,20 ppm de Fe mientras que Burgos et al. (2007) reportaron un rango de 6,10 a 36,70 ppm. Brown et al. (2010) reportaron un rango entre 17,00 a 62,00 ppm de Fe, los valores mencionados anteriormente fueron reportados con base en peso fresco.

Los análisis de suelo (Anexo 4), reportaron concentraciones altas de Fe, El Carmelo presentó 43,00 ppm, El Chaupi 305,00 ppm y Guntuz 258,00 ppm, probablemente la disponibilidad de Fe en el suelo en cada localidades de estudio influyó en la concentraciones en los tubérculos, como menciona Thompsom & Troeh (2002), en los estudios de suelo y fertilidad, que la absorción de nutrientes de una planta va de acuerdo a la disponibilidad a la que se encuentra en el suelo o se proporciona, por este análisis el contenido de Fe en los tubérculos tendría una relación alta con respecto al contenido de Fe en el suelo.

El análisis de varianza combinado (Anexo 6), para el contenido de Zn estableció diferencias altamente significativas 1% de probabilidad para localidades y no estableció diferencias significativas para genotipo y la interacción. Con un coeficiente de variación de 22,29 % y un promedio general de 13,76 ppm, es contrastante con lo reportado por Tekaling & Hammes (2005) y Ereifej et al. (1998) que obtuvieron valores promedios con un rango de 16,60 a 20,40 ppm.

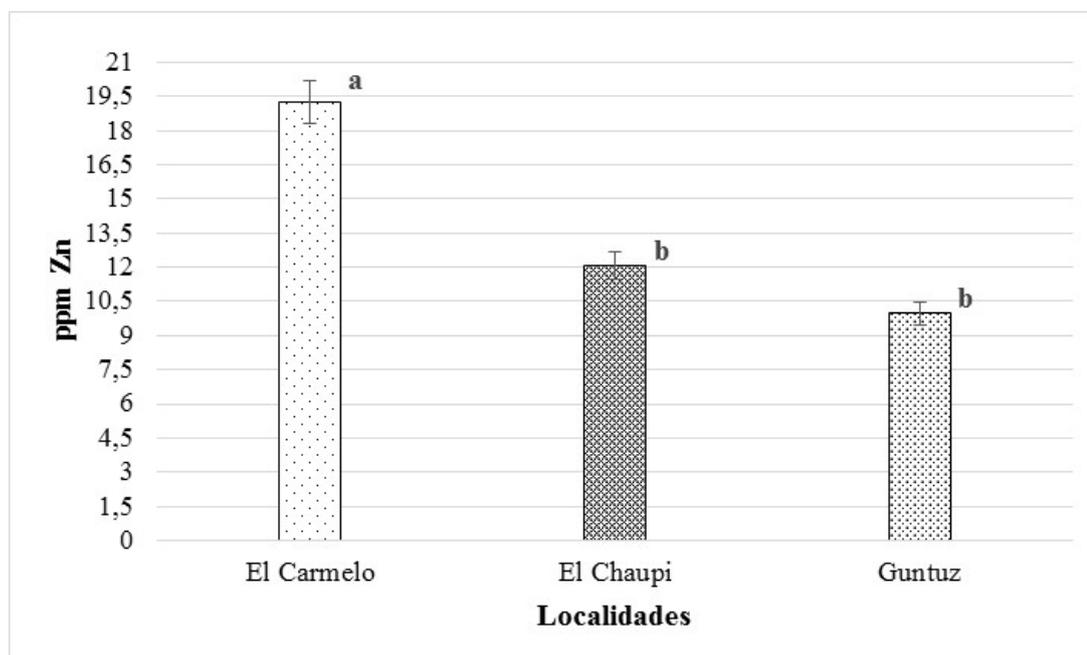


Figura 8 Contenidos de Zn en tres localidades de estudio, 2015. Letras diferentes indican diferencias significativas entre genotipos, según la prueba de Tukey

El prueba de separación de Tukey al 5% (Figura 8), establece dos rangos de significancia estadística para localidades. El Carmelo fue el lugar donde los genotipos obtuvieron el mayor contenido de Zn (19,24 ppm) mientras que las localidades El Chaupi y Guntuz (12,05-9,98 ppm) fue donde se obtuvo menor contenido de Zn en los genotipos.

En el Anexo 6, en el ADEVA del contenido de Zn presentó diferencia significativa en localidades, pero hay un mayor porcentaje de variación en genotipos (17,34), mientras que el porcentaje de variación en localidad y la interacción fue de 12,78 y 15,82 respectivamente. En esta investigación los materiales evaluados no presentaron una expresión diferencial en el contenido de Zn en las localidades.

En esta variable de contenido de Zn, Superchola obtuvo el valor más alto con un valor de 23,54 ppm, mientras que Uvilla, 98-2-6, 07-32-1, Rubí, INIAP-Natividad, 07-32-15, INIAP-Victoria, 98-38-12, 07-46-8, INIAP-Libertad y 97-25-3 obtuvieron concentraciones de Zn de 18,63 hasta 7,87 ppm, valores semejantes a los estudios de Ortega (2014), donde evaluó quince genotipos de papa, obtuvo concentraciones de 30,28 a 14,12 ppm.

Morales (2015), donde, evaluó a catorce genotipos de papa obtuvo un rango de 15,3 a 10,58 ppm de Zn. Brown et al. (2011) obtuvo un rango de 12,00 a 18,00 ppm, mientras que Burgos et al. (2007) reportó valores entre 8,00 a 20,00 ppm André et al. (2007) obtuvo un promedio de 11,30 ppm de Zn en 49 variedades nativas de papa.

Los análisis de suelo (Anexo 4) reportaron concentraciones de Zn, en El Carmelo 2,10 ppm, en El Chaupi 3,60 ppm y en Guntuz 1,60 ppm, los cuales se consideran como bajo y medio de concentraciones de Zn respectivamente, es probable que la disponibilidad de Zn que se encontraba en el suelo estaban disponibles e influyeron en la concentraciones en los tubérculos de cada genotipo, como menciona Thompsom & Troeh (2002), en los estudios de suelo y fertilidad, la absorción de nutrientes de una planta va de acuerdo a la disponibilidad a la que se encuentra en el suelo, altas concentraciones de Zn presente en el suelo tienen una relación directa al contenido de Zn en los tubérculos.

4.5. Heredabilidad en sentido amplio [H^2]

Los valores de heredabilidad que se representa en el Cuadro 12, muestra que para resistencia a *P. infestans* es un valor de H^2 fue de 0,66. H^2 para resistencia a *P. infestans* son aproximados a los valores de heredabilidad obtenidos por Costanzo et al. (2004) en el estudio de familias de papa hermanos completos diploides presentan una H^2 de 0,67; Haynes & Christ (1999), en el estudio de heredabilidad de la resistencia foliar al TT en una población de papa diploide e obtuvo una H^2 de 0,79 y en el estudio de Silva (2012) que estudió dieciséis genotipos en dos localidades en la provincia de Chimborazo se obtuvo un H^2 de 0,56, esta información permite establecer que existe respuesta en los genotipos evaluados al progreso de la enfermedad y está afectada en mayor medida por las características genéticas de cada uno de los materiales evaluados.

Tabla 12

Heredabilidad en sentido amplio de la resistencia a *P. infestans* y contenidos de Fe y Zn, 2015

Variable	Heredabilidad
Resistencia a <i>P. infestans</i>	0,66
Contenido de Fe	0,42
Contenido de Zn	0,35

El valor de H^2 para Fe fue de 0,42 el valor obtenido en este estudio es contrastante a la investigación de Brown et al. (2010) con un valor de H^2 de 0,76 o datos obtenidos en el estudio desarrollado por Bonierbale et al. (2008) con un valor de H^2 de 0,96; pero con el estudio desarrollado por Ortega (2014) se obtuvo un valor 0,33 H^2 semejante a esta investigación.

El valor de H^2 para Zn fue de 0,35 valor contrastante a los estudios de Bonierbale et al. (2008), Brown et al. (2010) y Morales (2015) con valores de 0,54; 0,61 y 0,56 respectivamente. En el estudio desarrollado por (Ortega, 2014) tiene una relación más directa con un H^2 de 0,23.

La heredabilidad es la relación que existe entre fenotipos de los parentales y las progenies. Hanson (1963), la define como una medida de cuan fuertemente es influenciado un carácter de herencia y cuanto por el ambiente. La heredabilidad es útil en el mejoramiento genético para predecir la respuesta a la selección de un carácter.

En esta investigación la H^2 para resistencia a *P. infestans*, tiene un valor de 0,66, por lo tanto, la respuesta a la selección para el desarrollo de nuevas variedades papa con resistencia al oomicete será mayor. Sin embargo las características como contenidos de Fe y Zn en tubérculos, mostraron un H^2 de 0,42 y 0,35 respectivamente, esto indica que tiene un efecto más ambiental que genético.

B. Segunda etapa

Evaluación de los componentes de la resistencia a *P. infestans* bajo condiciones de laboratorio en cuatro variedades y ocho clones de papa.

4.6. Tasa de crecimiento de la lesión [TCL] y área bajo la curva del progreso de la enfermedad [ABCPE]

El análisis de varianza para TCL y ABCPE (Anexo 6), estableció diferencias altamente significativas al 1% de probabilidad para genotipo. El promedio general de TCL fue de 3,17 mm con un coeficiente de variación de 18,47% y el promedio general para ABCPE fue de 94,53 con un coeficiente de variación de 18,58%.

La prueba de separación de medias de Tukey al 5% (Cuadro 13), identificó siete rangos de significancia estadística para TCL INIAP-Libertad y el clon 07-32-15 obtuvieron una menor TCL (0,68 - 0,76 mm²). Los clones 07-32-15, 07-32-1, 98-38-12 98-2-6, 07-46-8 y 97-25-3 obtuvieron un TCL de (1,81-3,72 mm²) inclusive los controles INIAP-Natividad e INIAP-Victoria están entre los rangos mencionados (2,57; 3,06 mm²). Por otro lado, los controles Uvilla y Superchola poseen un TCL menor (4,56; 5,51 mm²) que el genotipo Rubí (8,21 mm²).

Las pruebas de separación de medias de Tukey al 5% (Cuadro 13), determinó cinco rangos de significancia estadística para ABCPE. INIAP-Libertad y el clon 07-32-15 poseen resistencia a *P. infestans* (ABCPE 5,96 – 11,00). Los clones 98-2-6, 98-38-12, 07-32-1, 07-46-8 y 97-25-3 poseen una resistencia media a *P. infestans* (ABCPE 42,94-112,71) inclusive los controles INIAP-Natividad e INIAP-Victoria están entre los rangos mencionados (55,84; 58,84 de ABCPE). Por otro lado, los controles Uvilla y Superchola obtuvieron un ABCPE de 179,40 y 233,40 respectivamente, el genotipo Rubí fue el material más susceptible en el estudio con un ABCPE de 269,33.

Tabla 13

Medias de la prueba de Tukey de TCL y ABCPE en condicione de laboratorio, 2015

Genotipos	TCL mm ² (1)			ABCPE		
INIAP-Libertad	0,68	±0,57	a	5,96	±5,10	a
07-32-15	0,76	±0,42	a	11,00	±7,11	a
98-2-6	2,23	±0,96	ab	42,94	±17,60	ab
98-38-12	1,81	±1,47	ab	44,18	±61,18	ab
07-32-1	1,90	±0,75	ab	46,28	±18,04	ab
INIAP-Victoria	3,06	±0,51	bc	55,70	±8,43	ab
INIAP-Natividad	2,57	±0,90	ab	58,84	±24,37	ab
07-46-8	3,08	±0,63	bc	75,14	±25,29	ab

97-25-3	3,72	±1,07	b-d	112,17	±63,79	bc
Uvilla	4,56	±1,90	cd	179,40	±33,77	cd
Superchola	5,51	±1,35	d	233,40	±96,66	d
Rubí	8,21	±1,10	e	269,33	±64,27	d
Promedio	3,17			94,53		

⁽¹⁾Valores medios ± desviación estándar (n=6). Letras diferentes indican diferencias significativas entre genotipos, según la prueba de Tukey; TCL: Tasa de crecimiento de la lesión; ABCPE: Área bajo la curva del progreso de la enfermedad bajo condiciones de laboratorio

En el análisis de los componentes de resistencia al TT bajo condiciones de laboratorio fueron tasa de crecimiento de la lesión a las 72 horas después de la inoculación (TCL1), tasa de crecimiento de la lesión 24 horas después de la primera lectura (TCL2), tasa de crecimiento de la lesión 24 horas después de la segunda lectura (TCL3) y área bajo la curva del progreso de la enfermedad bajo condiciones de laboratorio (ABCPE). En el Cuadro 14, se observa una correlación entre los componentes TCL2- TCL3 y TCL3-ABCPE se describe con correlación positiva muy alta con 1% de probabilidad (Anexo 9). Entre los componentes TCL1-TCL2 y TCL2-ABCPE poseen una correlación positiva alta con 1% de probabilidad. Por otro lado TCL1-TCL3 y TCL1-ABCPE mantiene una correlación positiva moderada con 5% de probabilidad.

Tabla 14

Correlación de los componentes de la resistencia TCL 1, TCL 2, TCL 3 y ABCPE en cuatro variedades de papa y ocho clones de papa, 2015

Correlación	TCL 1	TCL 2	TCL 3	ABCPE
TCL 1	1,00	.	.	.
TCL 2	0,80**	1,00	.	.
TCL 3	0,69*	0,94**	1,00	.
ABCPE	0,56*	0,89**	0,97**	1,00

**Significativo al 1%; *Significativo al 5%; TCL 1: Tasa de crecimiento de la lesión a las 72 horas después de la inoculación; TCL 2: Tasa de crecimiento de la lesión 24 horas de la primera lectura; TCL 3: Tasa de crecimiento de la lesión 24 horas después de la segunda lectura; ABCPE: Área bajo la curva del progreso de la enfermedad bajo condiciones de laboratorio

El coeficiente de correlación entre TCL3-ABCPE, presentes en Cuadro 14, se determinó según la escala de Hernández et al. (2006), como correlación positiva moderada, esto significa que a medida que incrementa el TCL 3 en mm² de igual forma incrementa los valores de ABCPE bajo condiciones de laboratorio.

En la Figura 9, se encuentra graficado el modelo lineal de la relación entre los componentes ABCPE bajo condiciones de laboratorio y TCL 3. Este modelo lineal está representado por la ecuación lineal ($y = 23,64x - 84,2$) y el coeficiente de determinación (R^2).

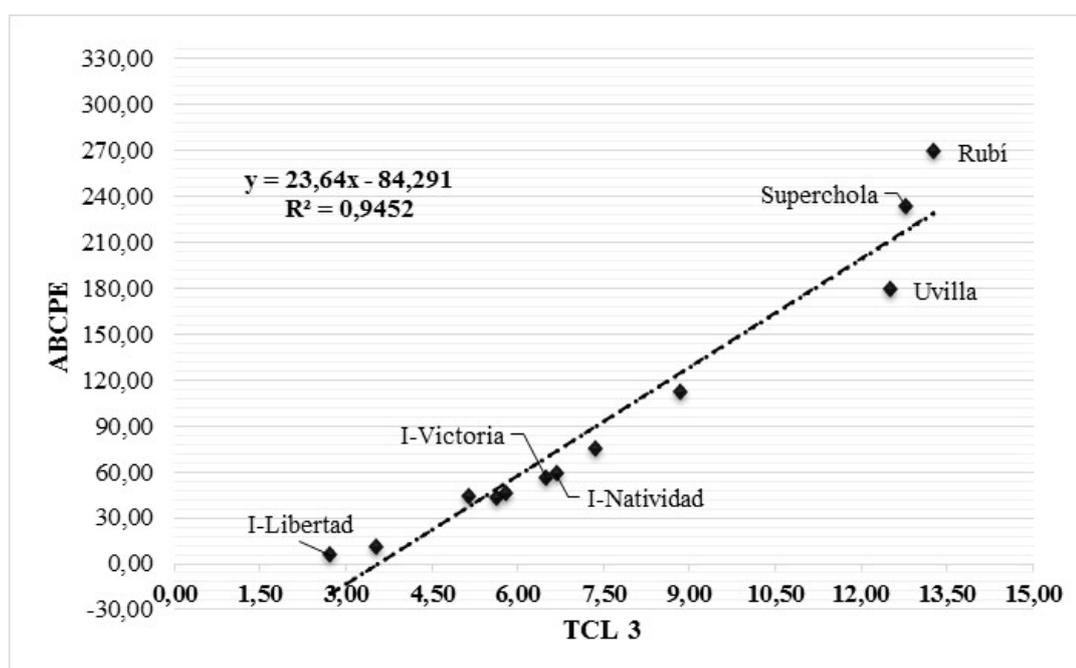


Figura 9 Análisis de componentes principales para la evaluación de la resistencia a *P. infestans* bajo condiciones de laboratorio: tasa de crecimiento de la lesión 3 (TCL 3); área bajo la curva del progreso de la enfermedad en condiciones de laboratorio (ABCPE); ---Línea de tendencia

La ecuación de la pendiente $y = 23,64x - 84,2$ muestra un crecimiento lineal positivo de las lesiones. $23,64x$ indica que por cada mm² de crecimiento de TCL 3 ubicado en la abscisa incrementará 23,63 de ABCPE en las ordenadas. Por otro lado

84,29 se mostraría cuando no hay presencia de lesiones en los folíolos o posee un ABCPE de valor 0, indica que incrementaría un valor de 84,29 en cada genotipo. El coeficiente de determinación R^2 muestra que el 90% de la variación de TCL 3 de cada genotipo se debe al ABCPER.

En el Cuadro 15, se registran cada uno de los individuos como se agrupan en la gráfica, los controles INIAP-Victoria, INIAP-Natividad se ubican en el extremo de resistencia a *P. infestans*, superados por los genotipos INIAP-Libertad, 98-38-12, 98-2-6, 07-32-1 y 07-32-15. Por otro lado, los controles Superchola y Uvilla se ubican en el extremo de los susceptibles inclusive el material Rubí esta junto a estos materiales.

Tabla 15

Genotipos que presentan respuesta para resistencia y susceptibilidad en el estudio de residencia a *P. infestans* en condiciones de laboratorio de cuatro variedades y ocho clones de papa, 2015

Extremos resistentes		Extremos susceptibles	
Genotipos	ABCPE	Genotipos	ABCPE
INIAP-Victoria	55,70	Superchola	233,40
INIAP-Natividad	58,84	Uvilla	179,40
INIAP-Libertad	5,96	97-25-3	112,71
07-32-15	11,00	Rubí	269,33
98-2-6	42,94	.	.
07-32-1	46,28	.	.
98-38-12	44,18	.	.
07-46-8	75,14	.	.

ABCPE: Área bajo la curva del progreso de la enfermedad bajo condiciones de laboratorio

En este estudio se puede identificar individuos con resistencia y susceptibilidad a *P. infestans* (Cuadro 13), existen materiales que muestran valores de TCL y ABCPE menores que los controles resistentes. INIAP-Libertad y el clon 07-32-15 obtuvieron un TCL de 0,68 hasta 0,76 mm² y un ABCPE de 5,96 a 11,00 respectivamente. Por otro lado, Rubí resultó ser el material más susceptible (TCL de 8,21 mm² y ABCPE de 269,33) frente a Uvilla y Superchola.

Las respuestas de los controles resistentes y susceptibles a *P. infestans*, se puede afirmar que son contrastantes para los rangos de resistencia en esta investigación, coincide con lo observado en campo en las tres localidades de estudio (Cuadro 7) en las evaluaciones fenotípicas realizados con los mismos grupo de clones.

Los controles susceptibles Uvilla y Superchola, de acuerdo a la clasificación desarrollada en este estudio implican que tras el ataque del patógeno estos materiales presentan lesión holonecroticas y consecutivamente mueren. En esta clasificación de daño está de acuerdo con los resultados obtenidos en condiciones de laboratorio, los controles susceptibles se ubican en el décimo y onceavo lugar, denominándolo como

clase extrema de susceptibilidad (ABCPE 179,40 a 233,40). En el caso de los controles resistentes INIAP-Natividad e INIAP-Victoria, de acuerdo a la clasificación en este estudio muestran, tras el ataque del patógeno estos materiales presentan lesión holonecroticas pero no muerte de la planta. En esta clasificación de daño está de acuerdo con los resultados obtenidos en condiciones de laboratorio, los controles resistentes se ubicaron en sexto y séptimo lugar denominándose como inicio del extremo de resistencia.

El tamaño de la población evaluada, fue contrastante a las investigaciones desarrolladas por Mosquera (2006), Bonierbale *et al.* (1998) y Brugmans *et al.* (2002) donde evaluaron un mayor número de individuos de *Solanum spp* frente a la resistencia de *P. infestan* en condiciones controladas, sin embargo en este estudio se pudo identificar materiales resistentes y susceptibles a TT.

La evaluación fenotípica en condiciones de laboratorio, empleando la metodología de foliolo desprendido, permitió estimar la resistencia a TT. El grupo de clones evaluados presentaron diferencias en las respuestas del mismo individuo a la infección aun en condiciones controladas en laboratorio pueden afectar el desarrollo de la infección y por ende la respuesta de cada genotipo, Vleeshouwers *et al.* (1999) mencionan que las condiciones de microambiente en cada caja Petri usadas para la incubación tienen una influencia sobre el efecto de la resistencia en los materiales de evaluación. También tendría la influencia de la edad de las plantas o posición de del foliolo que se toma como muestra para las evaluaciones como lo mencionan Vleeshouwers *et al.* (1999) y Visker *et al.* (2003).

El análisis de los componentes de la resistencia a TT, van en el mismo sentido del trabajo desarrollado por Mosquera (2006), ya que el ABCPE explica la mejor forma el comportamiento de los genotipos frente al TT en laboratorio.

4.7. Intensidad de la esporulación (IE)

Los promedios obtenidos para los genotipos (Anexo 6), según la escala visual de la IE (Anexo 8), estableció que los genotipos 98-38-12, 07-32-1, INIAP-Libertad, 98-2-6, 07-32-15 presentaron una escala promedio de esporulación baja menor a 1 (0,56-0,78), los controles INIAP-Victoria, INIAP-Natividad presentaron una escala de esporulación baja con 0,67; 0,94 respectivamente, la variedad Uvilla y Rubí mostraron una escala de esporulación media (2.00-2,17). El promedio general de esporulación en la evaluación fue de 0,96.

4.8. Correlación de los componentes de la resistencia TCL, ABCPE, IE y ABCPER

Los coeficientes de relación entre los componente genéticos de la resistencia (Cuadro 16), según la escala de Hernández et al. (2006) muestra que la correlación entre TCL-ABCPER y IE-ABCPE mantienen una relación positiva alta a 1% de probabilidad. Por otro lado, la correlación TCL-IE, TCL-ABCPER y ABCPE-ABCPER presentaron una relación positiva con 1% de probabilidad.

Tabla 16

Correlación de los componentes de la resistencia TCL, IE e ABCPER en el estudio de la resistencia a *P. infestans* en cuatro variedades y ocho clones papa, 2015

Correlación	TCL	ABCPE	IE	ABCPER
TCL	1,00	.	.	.
ABCPE	0,96**	1,00	.	.
IE	0,87**	0,93**	1,00	.
ABCPER	0,81**	0,76**	0,71**	1,00

**significativo al 1%; ABCPER: Área bajo la curva del progreso de la enfermedad relativa en campo; ABCPE: Área bajo la curva del progreso de la enfermedad bajo condiciones de laboratorio TCL: Promedio de la tasa de crecimiento de la lesión; IE: Intensidad de esporulación

El coeficiente de correlación entre TCL3-ABCPE, presentes en Cuadro 16, determinada según la escala de Hernández et al. (2006), presentó una correlación positiva alta, significa que a medida que incrementa el TCL en mm² de igual forma incrementa los valores de ABCPE bajo condiciones de laboratorio.

La relación TCL-ABCPER se muestra como una relación positiva alta, esto indica que a medida que incrementa el valor de TCL en mm² en condiciones de laboratorio de igual forma incrementa los valores de ABCPER en campo.

Los componentes genéticos de la resistencia van afectando a los diferentes ciclos del patógeno, son de gran utilidad para determinar los niveles de resistencia a *P. infestans* en germoplasma de papa. Siendo la TCL el componente genético más representativo y de mayor importancia (Vleeshouwers, et al., 1999;Visker, et al., 2003), donde determina que la TCL es el componente más representativo para evaluar la resistencia a *P. infestans*. Las diferencias estadísticas encontradas en esta investigación en la correlación, sugiere utilizar a las variables TCL, ABCPE y ABCPER por su nivel alto de confiabilidad y facilidad de evaluación, de esta manera determinar niveles de resistencia a *P. infestans*. Hidalgo et al. (1998) menciona que, los componentes genéticos de la resistencia horizontal tienen una correlación significativa entre TCL y ABCPE se recomienda utilizar estos componentes de resistencia en condiciones de laboratorio como parámetros de selección en clones previamente seleccionados.

CAPÍTULO V

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

5.1. CONCLUSIONES

- En el análisis de la interacción genotipo por ambiente de la evaluación fenotípica de la resistencia a tizón tardío [TT] se identificaron materiales con grados de resistencia y susceptibilidad en los tres localidades de estudio, donde, INIAP-Libertad fue el material más resistente frente a *P. infestans* con una área bajo la curva del progreso de la enfermedad relativa [ABCPER] de 0,084.
- La correlación de las variables ABCPER y rendimiento total presentaron una relación negativa alta, a medida que incrementa los valores de ABCPER disminuye el rendimiento en los genotipos.
- Se cuantificó el contenido de Fe y Zn en base al peso fresco en ocho clones y cuatro variedades de papa, donde, Uvilla obtuvo mayor contenido de Fe (87,56 ppm) y Superchola obtuvo mayor contenido de Zn (23,54 ppm).
- En el grupo de genotipos evaluados basados en los componentes genéticos de la resistencia como tasa de crecimiento de lesión [TCL] y área bajo de progreso de la enfermedad en condiciones de laboratorio [ABCPE], permitió identificar individuos que presentaron variabilidad para la resistencia cuantitativa a *P. infestans*. INIAP-Libertad y el clon 07-32-15 (0,68-0,76 mm²) fueron los más resistentes en la evaluación en condiciones controladas.
- INIAP-Libertad por poseer resistencia a tizón tardío y las variedades Uvilla y Superchola por sus contenidos de Fe y Zn se deberían usar en el programa de mejoramiento de papa del INIAP como testigos para otras investigaciones o como progenitores.

5.2. RECOMENDACIONES

- En el programa de mejoramiento de papa del INIAP de debe incluir a INIAP-Libertad que posee resistencia a tizón tardío; Superchola se debe considerar en programa de mejoramiento genético por poseer altos contenido de Zn y la variedad Uvilla por poseer alto contenido de Fe, para ser usada como progenitores o testigos para nuevas investigaciones.
- Para la inoculación en folíolos desprendidos es recomendable utilizar una raza compleja de *P. infestans* que no sea almacenada durante mucho tiempo existe la posibilidad de que pierda la virulencia el patógeno.
- Se debería identificar los genes de avirulencia que posee la raza de *P. infestans* que se utilizó en la investigación.
- Se debe promover el uso y consumo de variedades con resistencia a TT y contenidos de Fe, Zn.

BIBLIOGRAFÍA

- Agrios, G. (2005). *Plant pathology*. Fifth edition ed. Florida: Elsevier Academic Press.
- André, C., Ghislain, M., Bertin, P., Oufir, M., Herrera, M., Hoffman, L., Evers, D. (2007). Andean potato cultivars (*Solanum tuberosum* L.) as a source of antioxidant and mineral micronutrients. *J. Agr. Food Chem.* 55, 366-378.
- Arce, A. (2002). *El cultivo de la papa*. Madrid: Mundi-Prensa.
- Association of Official Analytical Chemists. (1984). *Official Methods of Analysis*. Williams.
- Ballvora, A., Ercolano, M., Weib, J., Merkssem, K., Bormann, C., Orberhagemann, P., Gerbhardt, C. (2002). The R1 gene for potato resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) belongs to the leucine zipper/NBS/LRR class of plant resistance genes. *Blackwell Science Ltd*, 361-371.
- Barona, D. (2009). Evaluación del impacto ambiental de tecnologías para producción de papa (*Solanum tuberosum*) con alternativas al uso de plaguicidas peligrosos. Cutuglahua, Pichincha. 105. (F. d. Ecuador, Ed.) Cutuglahua, Pichincha, Ecuador.
- Basford, K., & Cooper, M. (1998). Genotype x environment interactions and some considerations of their implications for wheat breeding in Australia. *Aust. J. Agric*, 153-174.
- Bonierbale, M., Grüneberg, W., Amoros, W., Burgos, G., Salas, E., Porras, E., & Felde, T. (2008). Total and individual carotenoid profiles in the Phureja group of cultivated potatoes: II. Development and application of Near-Infrared Reflectance Spectroscopy (NIRS) calibrations for germoplasm characterization. *Journal of Food Composition and Analysis*, 509-516.
- Bonierbale, M., Plaisted, R., & Tanksley, S. (1998). RFLP maps based on a common set of clones reveal modes of chromosomal evolution in potato and tomato. *Genetics*, 1095-1103.
- Brown, C. (2005). Antioxidants in potato. *American Journal of Potato Research*, 163-172.

- Brown, C., Haynes, K., Moore, M., Pavek, M., Hane, D., Love, S., Miller, C. (2011). Stability and broad-sense heritability of mineral content in potato: Zinc. *American Journal of Potato Research*, 238-244.
- Brown, C., Kathleen, G., Moore, M., Pavek, M., Hane, D., Love, S., Miller, C. (2010). Stability and broad-sense heritability of mineral content in potato: Zinc. *Am. J. Pot Res*, 390-396.
- Brugmans, B., Fernandez del Carmen, A., Bachem, C., van Os, H., van Eck, H., & Visser, R. (2002). A novel method for the construction of genome wide transcriptome maps. *Plant J.* 31, 211-222.
- Burgos, G., Amoros, W., Morote, M., Stangoulis, J., & Bonierbale, M. (2007). Iron and zinc concentration of native Andean potato varieties from a human nutrition perspective. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 87, 668-675.
- Burton, W. (1974). Requirement of the user of ware potatoes. *Potato Research. Food Research Institute, Colney Lane, Norwich, England* 17, 374-409.
- Cabrera, H. (2009). Manual técnico de producción de semilla básica de papa. *Centro Instituto Nacional de Innovación Agraria.*, 75.
- Calero, C., & Molina, A. (2010). Mapa de desnutrición crónica del Ecuador. *Programa Mundial de Alimentos*, 12.
- Camiré, M., & Donnelly, D. (2009). Potatoes and Human Health. *Critical reviews in food Science and Nutrition*, 48, 823-840. .
- Cañizares, A., & Forbes, G. (1995). Foliage resistance to *Phytophthora infestans* Mont de Bary in the Ecuadorian national collection of *Solanum phureja* ssp. *Phureja Juz. & Buk. Potato Research* 38, 3-10.
- Castro, I., & Contreras, A. (2011). *Manejo de plagas y enfermedades en el cultivo de la papa*. Valdivia-Chile: 72.
- Chávez, C. (2013). Evaluación del comportamiento agronómico, calidad nutricional y poscosecha de nueve cultivares nativos y mejorados de papa (*Solanum tuberosum*) en dos localidades de la Sierra Ecuatoriana. 85. Quito, Pichincha, Ecuador: Tesis Ing. Agr. Quito: Universidad Central del Ecuador, Facultad de Ciencias Agrícolas.

- Colón, L., Turkensteen, L., & Prummel, W. (1995). Durable resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in old potato cultivars. *Journal European journal of plant pathology. Wageningen 101*, 387-397.
- Costanzo, S., Christ, B., & Haynes, G. (2004). Late blight resistance in a diploid full-sib potato family. *Plant Breeding 123*, 380.
- Crissman, C., Espinosa, P., Ducrot, C., Cole, C., & Carpio, F. (1998). The case study site: physical, health and potato farming systems in Carchi province: Quantifying tradeoffs in the environment, health and sustainable agriculture. Pesticide use in Andes, Boston. *Kluwer Academic Press*, 85-120.
- Cuesta, X. (2010). *Recursos genéticos de la papa y fitomejoramiento*. Quito-Ecuador: INIAP-Programa Nacional de Raíces y Tubérculos Rubro papa.
- Cuesta, X., Oyarzun, P., Andrade-Piedra, J., Taípe, A., Montesdeoca, L., Montesdeoca, L., Reinoso, I. (2015). Ficha técnica de la variedad INIAP-Libertad. (17). Quito, Ecuador: Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias.
- Cuesta, X. (2013). Potato quality traits: variation and genetics in Ecuadorian potato landraces. *Ph. D Thesis(157-161)*. Wageningen, NL: Wageningen University.
- Cuesta, X., Andrade, H., Bastidas, O., Quevedo, R., & Sherwood, S. (2002). El cultivo de la papa en Ecuador. In *Botánica y mejoramiento genético* (pp. 33-36). Quito-Ecuador: INIAP-CIP.
- Cuesta, X., Rivadeneira, J., & Monteros, C. (2015). *Mejoramiento genético de papa: Conceptos, procedimientos metodologías y protocolos*. Quito-Ecuador: Micelánea 426.
- Cuesta, X., Rivadeneira, J., Monteros, C., Montesdeoca, F., Unda, J., Carrera, E., Yáñez, E. (2012). Nueva variedad de papa con resistencia lancha *Phytophthora infestans* para la sierra centro-norte. INIAP-Natividad. (*Plegable Número: 280*). Quito, Ecuador: Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias.
- Cuesta, X., Rivadeneira, J., Reinoso, I., & Monar, C. (2007). Nueva variedad de papa con resistencia lancha *Phytophthora infestans* para la sierra centro-norte. INIAP-Natividad. (*Plegable Número: 280*). Quito-Ecuador: Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias.

- Delgado, R., Monteros, A., Li, Y., Visser, G., van Der Lee, T., & Vosman, B. (2013). Large subclonal variation in *Phytophthora infestans* populations associated with ecuadorian potato landraces. *British Society for Plant Pathology* 62, 1081-1088.
- Devaux, A., Ordinola, O., & Flores, R. (2010). El sector de la papa en la región andina. In A. Devaux, O. Ordinola, & R. Flores, *Diagnostico y elementos para una visión estratégica (Bolivia, Ecuador y Perú)* (p. 385). Lima-Perú: CPAD.
- Egúsqiza, B. (2000). *La papa. Producción, transformación y comercialización*. (UNALM, Ed.) La Molina. Perú.
- Ereifej, I., Shibli, A., Ajlouni, M., & Hussein, A. (1998). Mineral contents of whole tubers and selected tissues of ten potato cultivars grown in Jordan. *Journal of food science and technology*, 35, 55-58.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2008, Junio Lunes). *La Papa. Año Internacional de la Papa. Tesoro enterrado*. Retrieved from Tesoro enterrado: <http://www.fao.org/potato-2008/es/lapapa/cultivo.html>.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2015, Junio Martes). www.fao.org/home/es/. Retrieved from www.fao.org/home/es/: http://faostat3.fao.org/faostat-gateway/go/to/download/Q/*S
- Forbes, G., & Tolstrup, K. (1999). *The Genotype x Environment Study: Crissman, L. and Lizarraga, C. (eds.), Late Blight: A threat to Global Food Security, Vol 1, Proceedings of the Global Initiative on Late Blight Conference*. Lima-Perú: International Potato Center.
- Forbes, G., Escobar, X., Ayala, C., Revelo, J., Ordoñez, M., Fry, B., Fry, W. (1997). Population genetic structure of *Phytophthora infestans* in Ecuador. *Department of Plant Pathology. Num 4*, 375-380.
- Gabriel, J., Forqueda, F., Plata, G., & Fernández-Nortcote, E. (2007). Caracterización de genotipos de la papa de Europa y Latinoamérica por resistencia a tizón y propiedades culinarias. *Revista Latinoamericana de la Papa*, 10-23.
- Gabriel, J., García, R., Magne, J., Mamani, P., Almanza, J., Hernas, V., Vallejos, J. (2008, Octubre 22). *Interacción genotipo x ambiente y selección participativa de clones promisorios de papa resistentes a tizón, en cuatro zonas paperas de Cochabamba, Bolivia*. Retrieved from

<https://research.cip.cgiarorg/confluence/download/attachments/14942259/Interracci%C3>

- Gallegos, P. (2015, Julio 23). Control de plagas del cultivo de papa. (P. Comina, Interviewer)
- Gallegos, P., Asaquibay, C., & Castillo, C. (2010). Manejo integrado del gusano blanco de la papa *Peromomyces vorax* H. en el Ecuador. *Manual técnico* 93, 14.
- Geremew, E., Steyn, M., & Annandale, G. (2007). Evaluation of growth performance and matter partitioning of four processing potato (*Solanum tuberosum*) cultivars. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* 35, 385-393.
- Guo, J., van Der Lee, Q., Gong, D., Liang, K., Ky, X., Wang, X., & Govers, F. (2009). *Phytophthora infestans* from Northern China show high virulence diversity but low genotypic Diversity. *Plant Biol* 11, 57-67.
- Hanson, W. (1963). Heritability. In W. Hanson, & H. Robinson, *Statistical genetics and plant breeding* (pp. 125-140). NAS/NCR Publ. Núm. 982.
- Haynes, K., & Christ, B. (1999). Heritability of resistance foliar late blight in a diploid hybrid potato population of *Solanum phureja* x *Solanum estenotomum*. *Blackwell Wissenschafts-Berlag-Berlin-Alemania*, 433.
- Henfling, J. (1987). Late Blight of potato. In J. Henfling, *Phytophthora infestans. Technical Information Bulletin* 4 (p. 25). Lima-Perú: Centro Internacional de Papa.
- Hernández, R., Fernández, C., & Baptista, P. (2006, Agosto 18). *Metodología de la Investigación*. Retrieved from <https://it.scribd.com/doc/38757804/Metodologia-de-La-Investigacion-Hernandez-Fernandez-Batista-4ta-Edicion>
- Hidalgo, N., Cuesta, X., Garcés, S., Revelo, J., & Oyarzún, P. (1998, Noviembre 24). *Componentes de resistencia a Phytophthora infestans en progenitores de papa en Ecuador*. Retrieved from II Taller de PREDUZA en resistencia duradera en cultivos alto andinos. Cochabamba, Bolivia: <http://www.cienciahoy.org.ar/ch/hoy35/papa03.htm>

- Holland, J., Nyquist, W., & Cervantes-Martínez, C. (2010). Estimating and interpreting heritability for plant breeding. *Plant Breeding Reviews, John Wiley & Sons, Inc*, 9-112.
- Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias. (2013). *Evaluación de clones para resistencia a tizón tardío (Phytophthora infestans) en la provincia de Chimborazo y Carchi*. Quito-Ecuador.
- Kang, M., & Miller, J. (1984). Genotype x environment interactions for cane and sugar yield and their implications in sugarcane breeding. *Crop Sci.* 24, 435-440.
- Kromann, P., Taipe, A., & Andrade-Piedra, J. (2013). *El uso de fosfitos para el control del tizón tardío*. Riobamba.
- Levitus, G., Echenique, V., Rubinstein, C., Hopp, E., & Mroginski, L. (2010). Biotecnología y Mejoramiento vegetal II. In P. Polci, & P. Friedrich, *Parte II Métodos para generar y analizar diversidad: Hibridación somática* (pp. 197-201). Argentina.
- Lutaladio, N., & Castaldi, L. (2009). Potato: The hidden treasure. *Journal of Food Composition and Analysis Vol 22*, 491-493.
- Márquez, F. (1976). El problema de la interacción genotipo-ambiental en genética vegetal. . Chapingo-MX: Universidad Autónoma Chapingo.
- Ministerio de Agricultura Ganadería Acuicultura y Pesca. (2014, Marzo 29). *Geoportal del agroecuatoriano*. Retrieved from Mapas temáticos a nivel provincial, escala 1:250.000: <http://geoportal.magap.gob.ec/>
- Montes, J., Melchienger, A., & Reif, J. (2007). Novel throughput phenotyping platforms in plant genetic studies. *Trends Plant Sci* 12, 433-436. .
- Morales, V. (2015). Estudio de la variación genética y ambiental sobre el contenido de hierro, zinc y vitamina C en catorce genotipos de papa (*Solanum tuberosum* L). *Escuela Superior Politécnica de Chimborazo.*, 99. Riobamba, Chimborazo, Ecuador.
- Mosquera, T. (2006). Análisis genético y molecular de la resistencia cuantitativa a tizón tardío (*Phytophthora infestans*) en *Solanum phureja*. In T. Mosquera, *Capítulo 1. Evaluación fenotípica de la resistencia cuantitativa a tizón tardío (Phytophthora infestans) en una población de Solanum phureja* (p. 155). Bogotá: Universidad de Colombia.

- Nations, F. a. (2015, Marzo Miércoles). *Producción de cultivos*. Retrieved from http://faostat3.fao.org/faostat-gateway/go/to/download/Q/*S.
- Nicks, H., & Lindihout, E. (1999). Mejoramiento para resistencia contra enfermedades y plagas. *Tercera edición. Wageningen University. Holand*, 216.
- Nowicki, M., Foolad, M., Nowakowska, M., & Kozik, E. (2012). Potato and tomato late blight caused by *Phytophthora infestans*: An overview of pathology and resistance breeding. *The American Phytopathological Society*, 4-16.
- Olivia, F., Kroon, M., Chacon, G., Flier, G., Ristaino, B., & Forbes, G. (2010). *Phytophthora andina* sp, a newly identified heterothallic pathogen of solanaceous host in the Andean highlands. *Plant pathology* 59, 613-625.
- Ordoñez, E., Hohl, R., Velasco, A., Ramón, M., Oyarzún, P., Fry, W., Erselius, L. (2000). A novel population of *Phytophthora*, similar to *P. infestans*, attacks wild *Solanum* species in Ecuador. *Department of Plant Pathology* 90, 197-202.
- Ortega, D. (2014). Evaluación del comportamiento agronómico de genotipos de papa (*Solanum tuberosum*) con altos contenidos de hierro y zinc en dos localidades de la sierra ecuatoriana. *Tesis Ing. Agr*, 199. Quito, Pichincha, Ecuador: Universidad Centarl del Ecuador, Facultad de Ciencias Agrícolas.
- Oyarzún, P., Gallegos, P., Asaquibay, C., Forbes, G., Ochoa, J., Paucar, B., Yumisaca, F. (2002). Manejo integrado de plagas y enfermedades. In P. Oyarzún, P. Gallegos, C. Asaquibay, G. Forbes, J. Ochoa, B. Paucar, F. Yumisaca, *El cultivo de la papa en Ecuador* (pp. 98-105). Quito-Ecuador: INIAP.
- Palomo, A., Santamaría, J., & Godoy, S. (1999). Estabilidad del rendimiento y de la calidad de la fibra de 12 genotipos de algodón. *Agricultura Técnica* 24, 142-157.
- Parlevliet, J. (1997). Selección de componentes de resistencia parcial. *Resistencia Duradera en Cultivos Altos de la zona Andina*, 238-259.
- Parlevliet, J., Nicks, H., & Lindihout, E. (1996). Breeding for resistance against diseases and pests. *Wageningen, NL. Stud Coll. International course on applied plant breeding*, 173.
- Pel, M., Foster, S., Park, T., Reitman, H., van Arkel, G., Jones, J., . . . van del Vossen, E. (2009). Mapping and Cloning of Late Blight Resistance Genes from

- Solanum venturii* using an Interspecific Candidate Gene Approach. *The American Phytopathological Society*. Vol. 22, 601-615.
- Pérez, W., & Forbes, G. (2008). El tizón tardío de la papa. In W. Pérez, & G. Forbes, *Manual técnico* (p. 41). Lima: Centro Internacional de la Papa.
- Pérez, W., Salas, A., Ray-Mindo, R., Huaman, Z., Nelson, R., & Bornierbale, M. (2001). Evaluation of wild potato species for resistance to late blight. *CIP Program report 1999-2000*, 49-62.
- Pierce, B. (2009, Marzo 28). *Genética un enfoque conceptual*. Retrieved from <http://books.google.es/books?id=ALR9bgLtFhYC&pg=PA660&dq=heredabilidad,+h2&hl=es&sa=X&ei=SjSdUeiRDJGQ0QG594DYDg&ved=0CDkQ6AEwAQ#v=onepage&q=heredabilidad%2C%20h2&f=false>
- Porter, L., Inglis, D., & Johnson, D. (2004). Identification and characterization of resistance to *Phytophthora infestans* in leaves, stems, flowers and tubers of potato clones in the Pacific Northwest. *Plant Dis* 88: 965-972, 965-972.
- Quality & Nutrition Laboratory. (2010, Septiembre 20). *Resultado del análisis químico de la papa*. Retrieved from <https://research.cip.cgiar.org/confluence/display/CIPQNLesp/Papa>
- Quemé, J., Melgar, M., & Urbina, R. (2007, Noviembre 22). *Modelos de estabilidad aplicados a la agricultura*. *Agrosalud*. Retrieved from <http://agr.unne.edu.ar/fao/Nicappt/Urbina-odelos%20de%20Estabilidad.pdf>.
- Quimbita, A. (2010). Estudio del comportamiento agronómico de genotipos de papa (*Solanum tuberosum*) para consumo en fresco e industrial. 132. Quito, Pichincha, Ecuador: Universidad Centarl del Ecuador, Facultad de Ciencias Agrícolas.
- Revelo, J., Andrade-Piedra, J., & Garcés, S. (1996). *Evaluación de la resistencia horizontal a lancha en entradas de Solanum phureja de la Colección Ecuatoriana de Papa*. Quito-Ecuador: INIAP PNRT Papa-FORTIPAPA:.
- Rivadeneira, J., & Cuesta, X. (2012). *Informe proyecto IssAndes*. Quito-Ecuador: Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias.

- Salazar, L., Winters, P., Maldonado, L., Hareau, G., & Thiele, G. (2009). *Assessing the impact of late blight resistant varieties on smallholders potato production in the Peruvian Andes*. Lima: Centro Internacional de la Papa.
- Silva, J. (2012). Evaluación de la resistencia para tizón tardío (*Phytophthora infestans*) en seis cultivares y diez clones promisorios de papa *Solanum phureja* en dos localidades de la provincia de Chimborazo. 135. Riobamba, Chimborazo, Ecuador: Escuela Superior Politécnica de Chimborazo. Facultad de Recursos Naturales.
- Singh, P., & Birhman, K. (1994). Laboratory estimation of field resistance of potato late blight. *J. Phytopathology* 140, 71-76.
- Spooner, D., Núñez, J., Trujillo, G., Herrera, M., Guzmán, F., & Ghislain, M. (2007). Extensive simple sequence repeat genotyping of potato landraces supports a major reevaluation of their gene pool structure and classification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 104, 19398-19403.
- Storey, M. (2007). The harvested crop. In *Potato biology and biotechnology, advances and perspectives* (pp. 441-470). Amsterdam. The Netherlands: Elsevier.
- Tekaling, T., & Hammes, P. (2005). Growth and productivity of potato as influenced by cultivar and reproductive growth. II: Growth analysis, tuber yield and quality. *Sci. Hort.* 105, 29-44.
- Tello, C. (2008). Identificación de aspectos epidemiológico relacionados con la expresión de resistencia de la papa (*Solanum tuberosum*) para las poblaciones de *Phytophthora infestans* predominantes en tres localidades de la Sierra Ecuatoriana. 105. (U. C. Ecuador, Ed.) Quito, Pichincha, Ecuador: Tesis Ing. Agr.
- The Netherlands Institute for the Promotion of Sales of Seed Potatoes. (2015, Marzo 14). *Catalogo holandés de variedades de papa del 20011*. Retrieved from http://www.nivaa.nl/es/sobre_patatas/cat%E1logo_de_siembra/ras?frm_variet_y=135
- Thompson, L., & Troeh, F. (2002). *Los suelos y su fertilidad*. McGraw-Hill Book Company, New York, USA. Editorial Reverté, S.A: 1-19. New York, USA: Reverté, S.A.

- Umaerus, V. (1970). Studies on Field Resistance to *Phytophthora infestans*. Wageningen, NL. *Z Pflanzenzüchtg. Plant Pathology* 19 (3), 1-23.
- Unda, J., Suquillo, J., Sevillano, C., Pumisacho, M., Ochoa, J., & Barrera, V. (2013). Diagnóstico del manejo del tizón tardío en la provincia del Carchi, Ecuador. *V Congreso ecuatoriano de la papa; IV Congreso Iberoamericano sobre investigación y desarrollo en papa*, 41-42.
- Urbina. (2007, Diciembre 5). *Mejoramiento de cultivos para valor nutricional*. Retrieved from Interacción genotipo por ambiente. Agrosalud: <http://agr.unne.edu.ar/fao/Nica-ppt/Urbina-odelos%20de%20Estabilidad.pdf>
- Valverde, F., Novoa, V., & Cartagena, J. (2006). Recomendaciones de fertilización para los principales cultivos del callejón interandino. *Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias*, 54.
- van der Plank, J. (1971). Stability of resistance to *Phytophthora infestans* in cultivars with R genes. *Potato Research* 14, 263-270.
- van der Vossen, E., Sikkema, A., Hekkert, B., Gros, J., Atevens, P., Muskens, M., Allefs, S. (2003). An ancient R gene from the wild potato species *Solanum bulbocastanum* confers broad-spectrum resistance to *Phytophthora infestans* in cultivated potato and tomato. *The Plant Journal* No 36, 867-882.
- van Oijen, M. (1991). Identification of the major characteristics of potato cultivars which affect yield loss caused by late blight. *Wageningen, NL Springer Netherlands. Agricultural University*, 116.
- Visker, W., Keizer, P., Budding, J., van Loon, C., Colon, T., & Struik, C. (2003). Leaf position prevails over plant age and leaf age in reflecting resistance to late blight in potato. *Phytopathology* 93, 666-674.
- Vleeshouwer, V., Raffaele, S., Vossen, J., Champouret, N., Oliva, R., Segretin, M., Kamoun, S. (2011). Understanding and exploiting late blight resistance in the age of effector. *Annu. Rev. Phytopatho*, 507-531.
- Vleeshouwers, V., Dooijeweert, W., Keizer, P., Siipkes, P., Govers, L., & Colon, L. (1999). A laboratory essay for *Phytophthora infestans* resistance in various *Solanum* species reflects the field situation. *European Journal of Plant Pathology*, 244.

- Vleeshowers, V., Rietman, H., Krenek, P., Champouret, N., Young, C., Oh, S., van der Vossen, E. (2008). Effector genomics Accelerates discovery and functional profiling of potato disease resistance and *Phytophthora Infestans* Avirulence genes. *Plos ONE*. Vol , 2875.
- Yan, W., & Kang, M. (2003). GGE Biplot analysis: A graphical tool for breeders, geneticists, and agronomists. *Illinois, US. CRC Press LLC*, 276.