

**RESPUESTA DE 97 GENOTIPOS DE PAPA CRIOLLA (*Solanum tuberosum* Grupo
phureja y *andígena*) a *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary.**

PATRICIA ALEXANDRA ORDÓÑEZ ABRIGO

**UNIVERSIDAD DE NARIÑO
MAESTRÍA EN CIENCIAS AGRARIAS
ÉNFASIS EN PRODUCCIÓN DE CULTIVOS
SAN JUAN DE PASTO**

2019

RESPUESTA DE 97 GENOTIPOS DE PAPA CRIOLLA (*Solanum tuberosum* Grupo *phureja* y *andígena*) a *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary.

PATRICIA ALEXANDRA ORDÓÑEZ ABRIGO

Tesis de Grado presentada como requisito parcial para optar al título de Magíster en Ciencias Agrarias con Énfasis en Producción de Cultivos.

Presidente de Tesis

TULIO CÉSAR LAGOS BURBANO I.A., Dr.

**UNIVERSIDAD DE NARIÑO
MAESTRÍA EN CIENCIAS AGRARIAS
ÉNFASIS EN PRODUCCIÓN DE CULTIVOS
SAN JUAN DE PASTO**

2019

NOTA DE RESPONSABILIDAD

“Las ideas y conclusiones aportadas en la tesis de grado son responsabilidad exclusiva de los autores”

Artículo 1° de acuerdo n° 324 de octubre 11 de 1966 emanado por el Honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño.

NOTA DE ACEPTACIÓN

Néstor Angulo Ramos. I.A. M.Sc.
Jurado delegado

Pedro Uribe. I.A., Ph.D
Jurado

Claudia Quiroz. I.A. M.Sc.
Jurado

Tulio César Lagos Burbano. I.A. Dr.
Director

San Juan de Pasto, marzo de 2019

AGRADECIMIENTOS

Un agradecimiento profundo a las personas que contribuyeron en la realización de la tesis:

A mi director de tesis Tulio César Lagos Burbano, por compartirme sus conocimientos y guiarme en la elaboración y culminación del presente trabajo investigativo, gracias por su confianza y amistad.

Al jurado de tesis que aportaron con sus conocimientos para la elaboración de este proyecto de investigación.

LA FACULTAD DE CIENCIAS AGRICOLAS, UNIVERSIDAD DE NARIÑO. Al grupo de investigación en Producción de Frutales Andinos, por darme la oportunidad de realizar esta investigación.

A mi familia por su amor y apoyo incondicional.

A mis amigos por sus palabras de aliento.

A todas las personas que me ayudaron en el proceso de formación académica.

DEDICATORIA:

A mis padres Reinaldo Ordóñez y Lida Abrigo

A mi esposo Julio Calderón

A mi hijo Mateo Calderón

A mis hermanos Melva, María, Armando, Carlos y Vanessa.

A todas las personas que durante mi carrera profesional me supieron apoyar.

RESUMEN

El principal problema biótico que se presenta en las regiones productoras de papa de América Latina y el mundo es la enfermedad causada por *Phytophthora infestans*, conocida en la región natural andina de Suramérica como gota, lancha y tizón tardío, entre otros. Una de las estrategias para lograr un manejo integrado de esta enfermedad es el mejoramiento genético, por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue evaluar la respuesta de 97 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo *phureja* y *andígena*) a *Phytophthora infestans* bajo inóculo natural. Se realizaron dos ensayos, los cuales se llevaron en la Granja Experimental Botana de la Universidad de Nariño ubicada a 2800 m de altitud en la región natural Andina del municipio de Pasto, departamento de Nariño, Colombia. En el primer ensayo, se realizó un tamizado de 97 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo *phureja* y *andígena*) con base en un índice de selección (IS) integrado por las variables: severidad (%), área bajo la curva del progreso de la enfermedad (ABCPE), tasa de desarrollo (TD) de la enfermedad causada por *Phytophthora infestans* y rendimiento total (Rto), se eligieron 10 genotipos, siendo UdenarStCr135, UdenarStCr131, UdenarStCr130, UdenarStCr61, UdenarStCr60, UdenarStCr41, UdenarStCr19, UdenarStCr17, UdenarStCr11 y UdenarStCr01, alcanzando rendimientos que oscilaron entre 4,87 y 17,54 t.ha⁻¹, severidad final (S₁) de la enfermedad varió entre 15 hasta 40% y valores de área bajo la curva de progreso de la enfermedad (ABCPE₁) de 61,25 y 1013,50 unidades, con una Tasa de desarrollo (TD₁) de 0,09 y 0,25 unidades/día siendo seleccionados por su buen desempeño agronómico a gota.

El segundo ensayo se estableció bajo un Diseño de Parcelas Divididas; las parcelas principales fueron con y sin tratamiento químico; las subparcelas, los genotipos de papa con cuatro repeticiones, incluido el testigo comercial UdenarStCr40 (Yema huevo). Para el control a gota, se realizaron tres aplicaciones con fungicidas protectantes, con intervalo de 10 días. Según el Análisis de Varianza, se encontró que la interacción Control gota x Genotipos para las variables número de tubérculos (NTP), rendimiento (Rto) y tasa de desarrollo (TD₁) fue significativa. En parcelas con protección química se obtuvieron los rendimientos más altos para los genotipos UdenarStCr131 y UdenarStCr11 (27,69 t.ha⁻¹ y 27,67 t.ha⁻¹ respectivamente) y una baja tasa de desarrollo (0,07 unidades/día), fueron los de mejor

comportamiento ante gota (*P. infestans*), mientras que en parcelas sin protección química se destacaron UdenarStCr131, UenarStCr61, UdenarStCr11, con rendimientos comprendidos entre 19,60 y 21,96 t.ha⁻¹ y bajas tasas de desarrollo (0,06 y 0,08 unidades/día) que permite definirlos como tolerantes, y que podrían ser considerados como los parentales potenciales para un programa de mejoramiento genético enfocado a obtener cultivares mejorados con tolerancia a gota.

Palabras clave: incidencia, resistencia, tolerancia, enfermedad, ABCPE.

ABSTRACT

The main biotic problem that occurs in potato producing regions of Latin America and the world is the disease caused by *Phytophthora infestans*, known in the Andean region of South America as drop, boat, late blight, among others. One of the strategies developed to manage this disease is genetic improvement. The objective of this study was to therefore evaluate the response of 97 native potato genotypes (*Solanum tuberosum* group *phureja* and *andígena*) to *Phytophthora infestans* under natural inoculum. Two trials were carried out at the Botana Experimental Farm of the University of Nariño, located at 2800 meters above sea level in the Andean region of the municipality of Pasto, department of Nariño, Colombia. In the first trial, a screening of 97 native potato genotypes (*Solanum tuberosum* group *phureja* and *andígena*) was carried out based on a selection index (IS) composed of the following variables: severity (%), area under the progress curve of the disease (ABCPE), rate of development (TD) of the disease caused by *Phytophthora infestans* and total yield (Rto), 10 genotypes were chosen: UdenarStCr135, UdenarStCr131, UdenarStCr130, UdenarStCr61, UdenarStCr60, UdenarStCr41, UdenarStCr19, UdenarStCr17, UdenarStCr11 and UdenarStCr01, reaching yields that ranged between 4.87 and 17.54 t.ha⁻¹, final severity (S₁) of the disease ranged from 15 to 40% and area values under the disease progression curve (ABCPE₁) of 61.25 and 1013.50 units, with a Development Rate (TD₁) of 0.09 and 0.25 units/ day being selected for their good agronomic performance at drop.

The second trial was established under a Design of Divided Plots. The main plots included growth with and without chemical treatment. The subplots- the potato genotypes with four replications- included the commercial control UdenarStCr40 (egg yolk). For drop control, three applications of protective fungicides were applied, at an interval of 10 days. According to the Analysis of Variance, it was found that the interaction Control drop x Genotypes for the number of tubers (NTP), yield (Rto) and development rate (TD₁) was significant. In plots with chemical protection, the highest yields were obtained for the genotypes UdenarStCr131 and UdenarStCr11 (27.69 t.ha⁻¹ y 27.67 t.ha⁻¹ respectively) and a low development rate (0.07 units/ day) were shown in those with the best behavior against gout (*P. infestans*). In plots without

chemical protection, UdenarStCr131, UenarStCr61, and UdenarStCr11 stood out with yields between 19.60 and 21.96 t.ha⁻¹ and low development rates (0.06 and 0.08 units/ day). These traits classify the varieties as tolerant, and could therefore be considered as a potential for a breeding program focused on obtaining improved cultivars with gout tolerance to gout.

Keywords: incidence, resistance, tolerance, disease, ABCPE.

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN.....	20
1. MARCO TEÓRICO	22
1.1. Origen y evolución de la papa	22
1.2. Importancia económica de la papa en el mundo y en Colombia	23
1.3. Gota o tizón tardío (<i>Phytophthora infestans</i>)	24
1.3.1. Agente causal y origen	24
1.3.2. Clasificación taxonómica.....	24
1.3.3. Ciclo biológico	25
1.3.3.1. Ciclo asexual.....	25
1.3.3.2. Ciclo sexual	26
1.3.4. Epidemiología	28
1.3.5. Sintomatología.....	29
1.3.5.1. Síntomas en hojas.....	29
1.3.5.2. Síntomas en tallos.....	30
1.3.5.3. Síntomas en tubérculos.....	30
1.3.6. Manejo integrado de gota o tizón tardío	30
1.4. Resistencia genética a <i>Phytophthora infestans</i>	31
1.4.1. Resistencia vertical o monogénica.....	33
1.4.2. Resistencia horizontal o poligénica	35
1.5. Mejoramiento para resistencia.....	37
1.6. Tolerancia a la enfermedad	38
2. METODOLOGÍA	40
2.1. Localización	40
2.2. Material vegetal.....	41
2.3. Parcela de selección.....	45
2.4. Variables evaluadas.....	45
2.4.1. Severidad de la enfermedad (<i>Phytophthora infestans</i>).....	46
2.4.2. Área bajo la curva del progreso de la enfermedad (ABCPE)	48

2.4.3. Área relativa bajo la curva de progreso de la enfermedad (ABCPE _r)	48
2.4.4. Escala de susceptibilidad del genotipo	49
2.4.5. Tasa de desarrollo (TD).....	49
2.4.6. Incidencia de la enfermedad.....	50
2.4.7. Variables climáticas.....	50
2.4.8. Número de tubérculos por planta.....	51
2.4.9. Rendimiento total	51
2.5. Selección de introducciones.....	51
2.6. Evaluación de las introducciones seleccionadas.....	52
2.6.1. Área experimental.....	52
2.6.2. Análisis de la información.....	53
2.7. Manejo del Cultivo.....	53
2.7.1. Preparación de suelo.....	53
2.7.2. Siembra.....	54
2.7.3. Aporque y control de malezas	54
2.7.4. Fertilización química del suelo.....	54
2.7.5. Control de plagas.....	54
2.7.6. Protección de las plantas con fungicidas.....	55
3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	56
3.1. Fase de selección.....	56
3.1.1. Análisis de correlación múltiple.....	65
3.1.2. Análisis de regresión múltiple entre variables meteorológicas y enfermedad.....	68
3.1.3. Análisis de sendero primer ciclo.....	70
3.2. Segundo ciclo	71
3.2.1. Severidad (S ₁) de gota (<i>P. infestans</i>)	71
3.2.2. Área bajo la curva del desarrollo de la enfermedad (ABCPE ₁)	73
3.2.2.1. Área relativa bajo la curva de progreso de la enfermedad (ABCPE _{r1})	74
3.2.2.2. Tasa de desarrollo (TD ₁) de gota (<i>P. infestans</i>)	76
3.2.3. Número de tubérculo por planta (NTP)	77
3.2.4. Rendimiento de tubérculos (Rto)	79
3.2.5. Incidencia de gota	81

3.3. Índice de selección (IS).....	82
3.4. Análisis de correlación múltiple	84
3.5. Análisis de regresión múltiple entre variables meteorológicas y enfermedad	87
4. CONCLUSIONES	91
5. RECOMENDACIONES	92
6. BIBLIOGRAFÍA	93
7. ANEXOS	111

LISTA DE CUADROS

Pág.

Cuadro 1. Datos de pasaporte de 97 genotipos de papa criolla (<i>Solanum tuberosum</i> Grupo <i>phureja</i> y <i>andígena</i>) evaluados por su reacción a <i>Phytophthora infestans</i> , bajo condiciones de inóculo natural en la Granja Experimental Botana, Universidad de Nariño.....	42
--	----

LISTA DE TABLAS

Pág.

Tabla 1. Características edafoclimáticas de la Granja Experimental Botana, Universidad de Nariño.....	40
Tabla 2. Características químicas del suelo en que se efectuó el ensayo.....	41
Tabla 3. Escala para evaluar severidad de gota (<i>Phytophthora infestans</i>) en el cultivo la papa (Henfling, 1987).....	47
Tabla 4. Escala para calificar el grado de severidad de gota (<i>Phytophthora infestans</i>).....	49
Tabla 5. Promedios de rendimiento en t. ha ⁻¹ (Rto), severidad (%) de Henfling (S ₁) severidad (%) de Clive (S ₂), área bajo la curva de progreso de la enfermedad según escala de Henfling (ABCPE ₁) y escala de Clive (ABCPE ₂), tasa de desarrollo según escalas de Henfling (TD ₁) y Clive (TD ₂), e índice de selección (IS) evaluados en 97 genotipos de papa sometidos al inóculo natural de <i>P. infestans</i>	56
Tabla 6. Frecuencias relativas y acumuladas de clase de 97 genotipos de papa criolla en estudio según el índice de selección (IS).....	59
Tabla 7. Materiales genéticos de papa evaluados por su comportamiento ante <i>P. infestans</i> agrupados en siete clases determinadas por la tabla de distribución de frecuencias del IS (Tabla 6).....	6
Tabla 8. Análisis de Correlación de Pearson entre rendimiento (Rto), severidad en escala de Henfling (S ₁), área bajo la curva de progreso de la enfermedad según la escala de Henfling (ABCPE ₁) y tasa de desarrollo según la escala de Henfling (TD ₁) evaluadas en 97 genotipos de papa por su respuesta a <i>P. infestans</i>	66

Tabla 9. Análisis de Correlación de Pearson entre severidad (%) en escala de Henfling (S_1), temperatura media en °C (T_{med}), temperatura máxima en °C ($T_{máx}$), temperatura mínima en °C (T_{min}), precipitación en mm (PR) y humedad relativa en porcentaje (HR) registradas durante la evaluación de 97 genotipos de papa por su respuesta a *P. infestans*.....68

Tabla 10. Análisis de Sendero del rendimiento en función de la severidad (S_1), ABCPE₁ y tasa de desarrollo (TD_1) de *P. infestans* en papa criolla (en la diagonal efectos directos y por encima y debajo de la diagonal efectos directos – indirectos).....71

Tabla 11. ANDEVA para el rendimiento (R_{to}), severidad en porcentaje (S_1), área bajo la curva de progreso de la enfermedad bajo escala de Henfling (ABCPE₁), tasa de desarrollo bajo escala de Henfling (TD_1), área relativa bajo la curva de progreso de la enfermedad bajo escala de Henfling(ABCPE_{r1}), número de tubérculos por planta (NTP) y rendimiento en t.ha⁻¹ (R_{to}) evaluados con control y sin control de gota (*Phytophthora infestans*) en 11 materiales genéticos de papa criolla bajo condiciones del Altiplano de Pasto.....7 2

Tabla 12. Prueba de comparación de medias de Tukey para la severidad en porcentaje (S_1), el área bajo la curva de progreso de la enfermedad bajo escala de Henfling (ABCPE₁) y el área relativa bajo la curva de progreso de la enfermedad bajo escala de Henfling(ABCPE_{r1}) evaluados con control y sin control de gota (*Phytophthora infestans*) en 11 materiales genéticos de papa criolla bajo condiciones del Altiplano de Pasto.....73

Tabla 13. Reacción de resistencia, tolerancia o susceptibilidad de 11 materiales genéticos de papa criolla ante la gota (*Phytophthora infestans*) bajo condiciones del Altiplano de Pasto.....76

Tabla 14. Prueba de comparación de medias DMS para el rendimiento en t.ha⁻¹ (R_{to}), número de tubérculos por planta (NTP) y tasa de desarrollo de la enfermedad (TD_1) bajo condiciones de control y sin control de la gota (*P. infestans*).....79

Tabla 15. Incidencia de la gota (*P. infestans*) en 11 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo *phureja* y *indígena*) evaluados con control (CC) y sin control (SC) de la enfermedad bajo condiciones del Altiplano de Pasto.....81

Tabla 16. Índice de selección (IS) para 11 materiales genéticos de papa criolla con base en el rendimiento en $t\cdot ha^{-1}$ (Rto), la severidad en porcentaje bajo escala de Henfling (S_1), el área bajo la curva de progreso de la enfermedad bajo escala de Henfling ($ABCPE_1$) y la tasa de desarrollo de la enfermedad bajo escala de Henfling (TD_1) con control (CC) y sin control de gota (*P. infestans*).....83

Tabla 17. Análisis de correlación de Pearson entre rendimiento (Rto), severidad en porcentaje bajo escala de Henfling (S_1), área bajo la curva de progreso de la enfermedad según la escala de Henfling ($ABCPE_1$) y tasa de desarrollo según la escala de Henfling (TD_1) con control (CC) y sin control (SC) de gota (*P. infestans*) evaluadas en 11 genotipos de papa.....85

Tabla 18. Análisis de correlación de Pearson entre la severidad (%) en escala de Henfling (S_1), temperatura media en °C (Tmed), temperatura máxima en °C (Tmáx), temperatura mínima en °C (Tmin), precipitación en mm (PR) y humedad relativa en porcentaje (HR) registradas durante la evaluación de 11 genotipos de papa por su respuesta a *P. infestans*...87

LISTA DE FIGURAS

Pág.

Figura 1. Ciclo biológico de <i>Phytophthora infestans</i> (Mont.) De Bary.....	27
Figura 2. Escala modificada por Clive (1970) para evaluar la severidad de la gota (<i>Phytophthora infestans</i>) en papa, expresada en porcentaje.....	46
Figura 3. Relaciones entre factores climáticos y la severidad en porcentaje bajo escala de Henfling (S_1) a través del tiempo, en parcelas con control de la enfermedad.	89
Figura 4. Relaciones entre factores climáticos y la severidad en porcentaje bajo escala de Henfling (S_1) a través del tiempo, en parcelas sin control de la enfermedad.....	90

LISTA DE ANEXOS

	Pág.
Anexo 1. Análisis de suelo de la fase de selección.....	112
Anexo 2. Análisis de suelo del segundo ciclo.....	113
Anexo 3. Mapa de campo de la fase de selección.....	114
Anexo 4. Mapa de campo del segundo ciclo.....	115
Anexo 5. Reacción de resistencia, tolerancia o susceptibilidad de 97 materiales genéticos de papa criolla ante la gota (<i>Phytophthora infestans</i>) bajo condiciones del Altiplano de Pasto.....	116
Anexo 6. Factores climatológicos presentes durante la evaluación de la respuesta de 97 materiales genéticos de papa criolla (<i>Solanum tuberosum</i> Grupo <i>phureja</i> y <i>indígena</i>) ante el inóculo natura de <i>Phytophthora infestans</i> bajo condiciones del altiplano de Pasto.....	119
Anexo 7. Número, peso de tubérculo/planta y rendimiento total, de 11 genotipos de papa criolla (<i>Solanum tuberosum</i> Grupo <i>phureja</i> y <i>indígena</i>).....	120
Anexo 8. Factores climatológicos presentes durante la evaluación de la respuesta de 11 materiales genéticos de papa criolla (<i>Solanum tuberosum</i> Grupo <i>phureja</i> y <i>indígena</i>) ante el inóculo natura de <i>Phytophthora infestans</i> bajo condiciones del altiplano de Pasto.....	121

INTRODUCCIÓN

Dentro de la actividad agrícola nacional, el cultivo de papa tiene una participación promedio en los cultivos transitorios de un 23%. Ocupa el segundo lugar en producción e históricamente ha tenido una parte importante del gasto en la canasta básica de los hogares colombianos (FEDEPAPA, 2016).

En el año 2016 el área total sembrada de papa en Colombia fue de 149.426,32 hectáreas, correspondiendo a papa criolla 9.750,50 hectáreas, un rendimiento de 13,91 toneladas por hectáreas, concerniendo al departamento de Nariño 1.927,0 hectáreas, con una producción de 22.370,50 toneladas y un rendimiento de 11,61 toneladas por hectárea (AGRONET, 2016).

La producción de papa se ha limitado debido a las condiciones climáticas favorables para el tizón tardío o gota (*Phytophthora infestans*), el uso de variedades susceptibles y las limitaciones socioecómicas de los productores (Silva *et al.*, 2010). La gota es considerada como uno de los problemas fitosanitarios más devastadoras de la papa en el mundo (Pérez y Forbes, 2008). Se ha estimado que los costos mundiales de control de *P. infestans* son cercanos a mil millones de dólares al año (Fiorini *et al.*, 2010), con diez o menos aplicaciones foliares por ciclo de cultivo para lograr la rentabilidad, lo cual representa entre el 10 y el 15% de los costos de producción (CIP, 2010).

En Colombia, en el caso de variedades criollas, la Universidad Nacional sede Bogotá ha lanzado variedades con diferentes tipos de reacción a la enfermedad como: Betina, Criolla Guaneña, Criolla Paisa, Esmeralda, Pastusa Suprema, Criolla Galeras y Criolla Latina (Ñustez, 2010). Sin embargo, tanto el mantenimiento de los niveles de resistencia o tolerancia de estas variedades, así como la efectividad de los fungicidas que se utilizan para su control, dependen de las prácticas de manejo y de la dinámica evolutiva de *P. infestans* en cada región cultivadora (Silva *et al.*, 2010).

A pesar de que se han lanzado variedades mejoradas con resistencia moderada a gota, esta se ha ido perdiendo a través del tiempo, forzando al agricultor a utilizar como única herramienta

de control, el uso indiscriminado de fungicidas, de ahí, la necesidad de identificar fuentes de resistencia o tolerancia en variedades locales y nativas dentro de *Solanum tuberosum* Grupo *phureja* y *andígena*, que puedan ser utilizadas como parentales en futuros trabajos de mejoramiento. Por lo tanto, el objetivo principal de esta investigación fue:

Contribuir al manejo de la gota (*Phytophthora infestans*) en el cultivo de la papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo *phureja* y *andígena*), determinando la respuesta de diferentes introducciones bajo condiciones de inóculo natural en el altiplano de Pasto, departamento de Nariño.

Y como objetivos particulares se tuvo:

Evaluar la respuesta de 97 introducciones de papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo *phureja* y *andígena*) a la gota (*Phytophthora infestans*) bajo inóculo natural. Con base en su respuesta, categorizar las introducciones evaluadas de acuerdo con el grado de resistencia, tolerancia ó susceptibilidad a la enfermedad.

Seleccionar el 10% de los genotipos de mejor comportamiento y evaluar su respuesta ante la gota (*Phytophthora infestans*) bajo inóculo natural, basados en el objetivo uno.

Identificar al menos un genotipo, por su buen desempeño agronómico, respecto a rendimiento y resistencia o tolerancia a gota (*Phytophthora infestans*), que se podría involucrar en programas de mejoramiento genético, bajo las condiciones del altiplano de Pasto, departamento de Nariño.

1. MARCO TEÓRICO

1.1. Origen y evolución de la papa

Según Chávez (1995) el origen y evolución de la especie cultivada ha sido estudiada desde la expedición científica de Juzecpzuk y Bukasov en América Central y Sudamérica entre 1925 y 1932, mostrando al mundo la inmensa variabilidad genética existente entre Perú y Bolivia. Hawkes (1990) mencionó que la papa tiene su origen en estos dos centros de América del Sur y la caracterizaron como una especie de hojas pequeñas y tuberización en días cortos, haciendo referencia a *S. tuberosum* subsp. andígena, y otra denominada *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* cultivada en el sur de Chile, con hojas anchas y tuberización de día largo.

Las primeras papas cultivadas fueron seleccionadas entre 6.000 y 10.000 años atrás (Spooner y Hetterscheid, 2005) en el altiplano, entre Perú y Bolivia, alrededor del lago Titicaca a 3.800 metros de altitud. Es el lugar de la cordillera de los Andes, donde se encuentra la mayor diversidad genética de las especies afines (Engel, 1964).

Se cree que a partir de las especies silvestres *Solanum bukasovii*, *Solanum canasense* y *Solanum multisectum* pertenecientes al complejo *Solanum brevicaulis*, se originó *Solanum stenotomum*, que es considerada la primera papa domesticada (Rodríguez *et al.*, 2010).

Por lo tanto *S. phureja* Juz. y Bukasov subsp. *phureja* fueron seleccionadas a partir de *S. Stenotomum* por ausencia de periodo de dormancia en el tubérculo al momento de la cosecha, rápido desarrollo de los tubérculos y mejor crecimiento del cultivo (Hawkes, 1990; Sukhotu y Hosaka, 2006; Ghislain *et al.*, 2006; Bradshaw, 2007).

Actualmente, *S. phureja* se distribuye ampliamente en una larga y estrecha franja de los Andes, desde Venezuela hasta el centro de Bolivia, mientras que *S. stenotomum* está restringida sólo a Perú y Bolivia (Sukhotu y Hosaka, 2006). *S. phureja* se caracteriza por

presentar tubérculos pequeños, adaptación a días cortos, ausencia de dormancia (Bradshaw, 2007) y ploidía predominantemente diploide (Ghislain *et al.*, 2006).

La ausencia de dormancia en *S. phureja* es un carácter dominante y bien marcado en la generación F1, en contraste con *S. andígena*, que sí presenta dormancia. Por esta razón, la influencia de *S. phureja* en el origen de *S. andígena* se considera poco probable (Sukhotu y Hosaka, 2006).

Las papas del grupo Andígena (andigenum) (*S. tuberosum* L. subsp. andígena Hawkes) (Hawkes, 1990) proviene de *S. stenotomum* a través de repetidos procesos de poliploidización sexual ocurridos en diversos lugares, con la consiguiente hibridación interespecífica e intervarietal a través de cruces (4x×4x) y/o (2x×4x ó 4x×2x) (Sukhotu y Hosaka, 2006). La domesticación humana modificó y atenuó los tetraploides iniciales de *S. stenotomum*, presentes actualmente en el grupo andígena, lo que permitió ampliar su diversidad y adaptabilidad genética (Hosaka, 1995; Sukhotu *et al.*, 2005; Sukhotu *et al.*, 2006; Sukhotu y Hosaka, 2006).

En los Andes, se producen cuatro especies cultivadas: (i) *S. tuberosum* (Grupo Andigenum que incluye diploides, triploides y tetraploides), (ii) *S. ajanhuiri* (diploide), (iii) *S. juzepzukii* (triploide), y (iv) *S. curtilobum* (pentaploide). (Spooner *et al.*, 2007; Rodríguez *et al.*, 2010 y Ovchinnikova *et al.*, 2011).

La papa fue introducida de América del Sur a Europa a fines del siglo XVI, algunos años después del descubrimiento y conquista del Perú (Chávez, 1995), actualmente, las distintas variedades cultivadas se encuentran agrupadas dentro de la especie *Solanum tuberosum* L. (Spooner *et al.*, 2007; Andre *et al.*, 2007).

1.2. Importancia económica de la papa en el mundo y en Colombia

La papa es el tercer cultivo más importante del mundo en términos de consumo humano después del arroz y del trigo, aproximadamente 1.4 mil millones de personas consumen papa regularmente (CIP, 2017), cuyo consumo per cápita es de 34,2 kg/persona/año (FAO, 2014), y

la producción total mundial del cultivo sobrepasa los 300 millones Tm, así mismo, hay más de 4.000 variedades de papas nativas que en su mayoría se encuentran en los Andes que tienen diferentes tamaños, colores y formas (CIP, 2017).

Colombia ocupa el puesto 30 entre 183 países productores de papa en el mundo (FINAGRO, 2017), cuya producción representa el 0,7% del total mundial, con 2.75 millones de toneladas, cuyo consumo per cápita es de 41 kg/persona/año (FEDEPAPA, 2017). Actualmente, el cultivo de la papa constituye el eje fundamental de la economía del país en 283 municipios, donde se involucran más de 110.000 familias, generando más de 300.000 empleos de la zona fría andina del país (FEDEPAPA, 2017), principalmente en los departamentos de Cundinamarca, Nariño, Boyacá y Antioquia los cuales concentran más del 85% de la producción (FINAGRO, 2017).

1.3. Gota o tizón tardío (*Phytophthora infestans*)

1.3.1. Agente causal y origen

El nombre de *Phytophthora infestans* Mont. de Bary, se deriva de las palabras griegas phyto = planta, phthora = destructor (Pérez y Forbes, 2008). *P. infestans* es un oomycete que causa la gota o Tizón tardío en la papa, distribuido a nivel mundial (Kamoun, 2002). Se estima que *P. infestans* se originó en las regiones centrales de México, presentando permanentemente niveles altos de variación genética de los tipos A1 y A2, cuyos apareamientos han dado lugar a descendientes únicos, dando origen a nuevas razas (Schepers, 1998; Adler *et al.*, 2002; Shaw y Wattier, 2002).

1.3.2. Clasificación taxonómica

La Clasificación de *P. infestans* (Erwin y Ribeiro, 1996; Raven *et al.*, 1999; Evert *et al.*, 1999), se detalla a continuación:

Reino: Cromista (grupo Stramenophyle)

Phylum: Oomycota

Clase: Oomycete

Subclase: Peronosporomycetidae

Orden: Pythiales

Familia: Pythiaceae

Género: *Phytophthora*

Especie: *infestans*

Los Oomycetes tienen características propias que no comparten con los hongos verdaderos. La mayor parte del ciclo de vida de los Oomycetes es diploide, mientras que en los hongos la mayor parte del ciclo es haploide. Sus paredes celulares están constituídas por celulosa y B-glucanos y no de quitina, principal componente de las paredes de los hongos verdaderos. Además, no sintetizan esteroides pero los requieren de una fuente externa para la esporulación (Zentmeyer 1983; Erwin y Ribeiro 1996, Pérez y Forbes 2008). Análisis filogenéticos de ADN ribosómico señalan que los Oomycetes se encuentran más relacionados con las algas que con los hongos (Judelson 1996).

1.3.3. Ciclo biológico

1.3.3.1. Ciclo asexual

En Colombia no ha sido reportada la reproducción sexual del oomycete (Correa y Monsalve, 2005; Silva *et al.*, 2009). La reproducción asexual se produce a través de esporangios, zoosporas e hifas (Figura 1). Las zoosporas se forman dentro del esporangio y son liberadas cuando se rompe la pared esporangial a nivel de su papila, lo cual permite a las zoosporas nadar libremente. Los esporangios son ovoides, elipsoidales a limoniformes, ahusados en la base, caducos, con un pedicelo menor de 3 mm y semipapilados. Su tamaño varía de 36 x 22 µm a 29 x 19 µm. Las zoosporas tienen dos flagelos diferentes: uno de los flagelos es largo y en forma de látigo, en tanto que el otro es más corto y ornamentado, con dos filas laterales de pelos en el extremo (Pérez y Forbes, 2008).

En presencia de agua libre, las zoosporas, nadan libremente en busca de superficies sólidas dónde enquistarse. Posteriormente, éstas pueden desarrollar un tubo germinativo y penetrar en la hoja por las estomas, o pueden formar apresorios, en cuyo caso la hifa de penetración ingresa a través de la cutícula (Alor, 2015). Una vez dentro de la planta, el micelio se desarrolla intercelularmente formando haustorios dentro de las células. Ocasionalmente se forman haustorios en forma extracelular (Pérez y Forbes, 2008).

Cuando la temperatura es mayor a 15° C, los esporangios pueden germinar directamente, formando un tubo germinativo que penetra la epidermis de la hoja e infecta al hospedante (Pérez y Forbes, 2008).

1.3.3.2. Ciclo sexual

El patógeno *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, es un oomycete heterotálico que necesita la presencia de dos tipos de apareamiento (A1 y A2) para el desarrollo de estructuras sexuales y la formación de Oosporas (Goodwin, 1997). A pesar de ello, la diferencia entre ambos grupos no radica en un dimorfismo sexual, puesto que ambos tipos presentan órganos reproductores masculinos o anteridios y femeninos u oogonios en el mismo individuo, sino en la autoincompatibilidad de éstos y la necesidad de una estimulación hormonal del tipo de apareamiento opuesto para que se desencadene este tipo de reproducción (Pérez y Forbes, 2008).

El oogonio fertilizado se convierte en una oospora diploide uninucleada de paredes gruesas que le permite resistir condiciones desfavorables, como la sequía o las bajas temperaturas (Jaramillo, 2004). Las oosporas desarrolladas en las hojas tienen un diámetro medio de 30 µm (24 - 35 µm) frente a 24 a 56 µm, de las originadas en medio de cultivo (Alor, 2015)

Bajo condiciones favorables, la oospora produce un tubo germinativo que forma un esporangio apical, el cual puede liberar zoosporas o formar nuevamente un tubo germinativo, los cuales sirven como inóculo primario (Pérez y Forbes, 2008) (Figura 1).

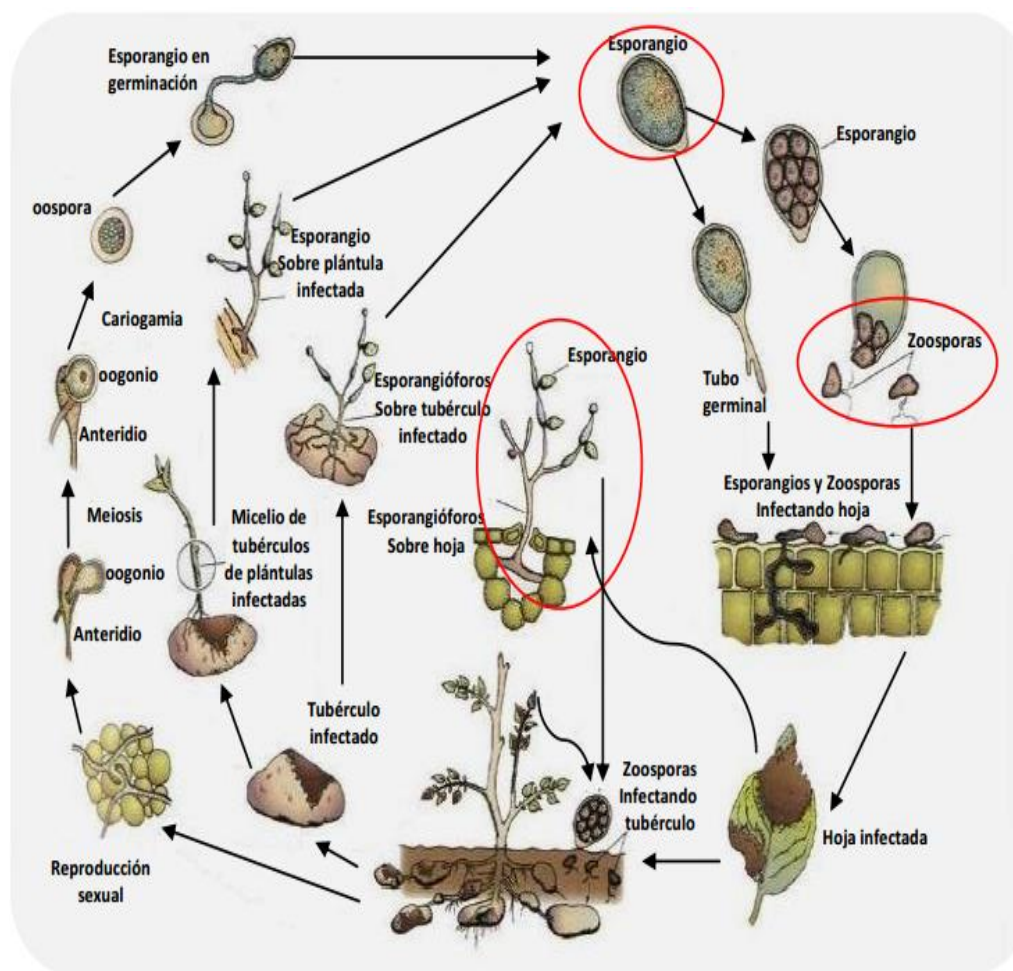


Figura 1. Ciclo de *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary (Agrios, 2005).

En los estudios de caracterización de *Phytophthora infestans* en Colombia, se ha encontrado que todos los aislamientos analizados pertenecen al tipo de apareamiento A1, lo cual posiblemente indica la ausencia de reproducción sexual del patógeno en el país (Jaramillo, 2004).

Silva *et al.*, (2010) mediante los resultados del análisis de haplotipos mitocondriales y tipo de apareamiento indican que las poblaciones del patógeno (*P. infestans*) que afecta los cultivos de papa en los departamentos analizados de Antioquia, Boyacá, Cundinamarca y Norte de Santander, presentan un único haplotipo mitocondrial (IIa) y corresponden al tipo de apareamiento A1, lo que conduce a inferir su asociación con el linaje genético EC-1. Lo que

permiten inferir un comportamiento clonal y que no existe evidencia de su reproducción sexual.

Sin embargo, Vargas *et al.* (2009) realizaron un estudio de caracterización de aislamientos de *P. infestans* de diferentes solanáceas del departamento de Cundinamarca y minoritariamente de Antioquia, encontrando un aislamiento con tipo de apareamiento A2 procedente de uchuva (*Physalis peruviana*), además de un muy bajo nivel de variación en la población analizada, la cual fue primordialmente asociada al linaje EC-1, aunque se encontraron tres variantes (COL-1, COL-2 y EC-1.1) con diferencias menores con respecto a este linaje.

1.3.4. Epidemiología

Este patógeno puede mantenerse de una estación a otra como micelio o esporas (esporangios u oosporas). Las fuentes iniciales que contienen inóculo son normalmente residuos vegetales o tubérculos semilla. En el caso de haberse producido reproducción sexual, las esporas presentes en el suelo serían la fuente de infección. En condiciones asexuales, los esporangios que se encuentran en hojas y tallos de plantas infectadas pueden ser dispersados por lluvia y el viento, posibilitando la infección de tubérculos existentes en el suelo o de otros hospedadores próximos (Pérez y Forbes, 2008).

En las épocas lluviosas, cuando la temperatura y la luminosidad son bajas, el ciclo de la enfermedad es más corto (de 4 a 6 días), mientras que, en condiciones climáticas regulares, con menor precipitación y humedad relativa más baja, el ciclo de la enfermedad es un poco más largo (8 a 9 días) y la cantidad de estructuras infecciosas (inóculo) es menor. Por eso, la gota es una enfermedad que responde al incremento de las lluvias, época en la cual aumenta su severidad en el campo (ICA, 2011).

Con una temperatura entre 12° a 15°C y una humedad relativa del 95 a 100% (CIP, 2011), se producen de 8 a 10 zoosporas en el interior de los esporangios, son liberadas cuando se rompe la pared esporangial a nivel de su papila, lo cual permite a las zoosporas nadar libremente, posteriormente se enquistan y pueden formar un tubo germinativo que ingresa a la hoja a

través de las estomas o por la cutícula de la hoja (Smart *et al.*, 2000). Si la humedad relativa del medio ambiente se mantiene alta, pero la temperatura fluctúa entre 20° y 24°C (óptima 24°C) los esporangios emiten un tubo germinativo que ingresa a los tejidos en forma similar al tubo germinativo producido por las zoosporas. Cuando este tipo de infección ocurre, el desarrollo de la enfermedad es más limitado con relación a la infección que se realiza por medio de zoospora (Torres *et al.*, 2011).

Existen sistemas de pronóstico meteorológico que alertan el riesgo de extensión de la enfermedad. Se conoce como período Smith el intervalo de tiempo de al menos dos días consecutivos en los cuales la temperatura mínima es superior o igual a 10 °C, y cada día, durante al menos 11 horas, la humedad relativa es superior al 90% (Cooke *et al.*, 2011).

La enfermedad también se desarrolla en el período post-cosecha, a partir de tubérculos infectados, o durante el período vegetativo por lavado de esporangios hacia el suelo y en contacto con partes aéreas de plantas infectadas. Durante su almacenamiento, estos tubérculos enfermos pueden formar brotes que se convierten en fuentes primarias de infección de tubérculos sanos o de un nuevo cultivo si se utilizan como material de propagación vegetativa (Heinfling, 1987).

1.3.5 Sintomatología

Bajo condiciones favorables y en variedades susceptibles, aproximadamente tres días después de la infección, aparecen los primeros síntomas de la enfermedad (Smart *et al.*, 2000).

1.3.5.1. Síntomas en hojas. En el campo, los primeros síntomas de infección de la planta suelen aparecer en las hojas inferiores, normalmente en las puntas y los bordes de los folíolos, donde una aureola verde clara o amarilla suele separar el tejido muerto del sano. Posteriormente, las lesiones progresan hacia el resto de la superficie del folíolo y pueden visualizarse en forma de manchas de color verde oscuro, pardas o negras (Pérez y Forbes, 2008). Otra característica del tizón tardío es la formación de una felpa de color blanquecino en el envés de la lesión de la hoja. Aunque en algunos casos, en dependencia de la virulencia del

patógeno, esta felpa puede formarse en el haz y en el borde la mancha foliar. Esta felpa blanquecina es el signo de la enfermedad que está formada por las esporas, esporangios y esporangióforos (Coca, 2012).

1.3.5.2. Síntomas en tallos. Las lesiones son necróticas, alargadas de 5 – 10 cm de longitud, de color marrón a negro, generalmente ubicadas desde el tercio medio a la parte superior de la planta, presentan consistencia vítrea (Pérez y Forbes, 2008). Los tallos afectados se tornan frágiles y quebradizos (INIA, 2004). En condiciones de alta humedad también hay esporulación sobre estas lesiones pero no muy profusa como se presenta en las hojas (Pérez y Forbes, 2008).

1.3.5.3. Síntomas en tubérculos. En el caso de los tubérculos, cuando existe infección, presentan una decoloración superficial de aspecto pardo rojizo, con depresiones necróticas irregulares que se extienden en profundidad hacia la médula del mismo. Se produce así la pudrición granular seca del tejido interno, que en estados avanzados puede dar lugar a la entrada de otros patógenos secundarios, como bacterias y hongos (Henfling, 1987).

1.3.6. Manejo integrado de gota o tizón tardío

Consiste en el empleo de varios métodos de control que permiten disminuir o evitar las pérdidas que ocasiona la enfermedad, al implementar el manejo integrado se logra una mayor rentabilidad del cultivo además de evitar daños a la salud de los agricultores y al medio ambiente (Pérez y Forbes, 2008). Es necesario tener en consideración que los distintos métodos de control no se excluyen entre sí. Los principales componentes del manejo integrado de la gota o tizón tardío comprenden controles genéticos, químico, cultural y biológico (Pérez y Forbes, 2008).

El control cultural es la utilización de prácticas agrícolas con el propósito de contribuir a prevenir la aparición de enfermedades, haciendo el ambiente menos favorable para su ataque, disminuyendo la presión del patógeno y favoreciendo el desarrollo de las plantas,

considerando la selección de campos, eliminación de plantas voluntarias y malezas, programación de siembra, selección de semilla, evitar sembrar con lluvia, distancias de siembras, nutrición balanceada, sanitización, manejo del riego, aporques, corte del follaje, cosecha oportuna, eliminación de tubérculos descartados y almacenamiento adecuado (Pérez y Forbes, 2008; Rivera *et al.*, 2014).

La obtención de cultivares resistentes a *P. infestans* ha sido acogida como una de las principales estrategias para combatir el ataque de esta enfermedad principalmente en los lugares donde las condiciones son favorables para el desarrollo de la enfermedad. Sin embargo, no significa dejar de usar los otros métodos de control, incluyendo el control químico. Las variedades resistentes deben ser protegidos con un número menor de aplicaciones para mantener los campos sanos y evitar la aparición y la presencia de otras razas fisiológicas del oomycete (Torres, 1997). Sin embargo, varios fungicidas de amplio espectro y sistémicos son utilizados para el control de gota o tizón tardío 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)

El manejo de esta enfermedad se ha basado principalmente en la utilización de fungicidas de acción protectante y/o sistémica, sin embargo, la efectividad de algunos de estos productos en diversas regiones del mundo se ha venido reduciendo gradualmente como resultado de la aparición de resistencia en las poblaciones del patógeno, debido a la alta presión de selección ejercida por el uso continuo de dichas moléculas. Se ha demostrado que la presencia de mutaciones puntuales en los genes que codifican para las proteínas blanco de la acción fungicida y de ciertas secuencias de nucleótidos ubicadas en las regiones promotoras de dichos genes se encuentran asociadas con la ocurrencia de varios fitopatógenos con genotipos resistentes a diversas moléculas químicas. La frecuencia de aparición de dichos cambios genéticos está directamente asociada con la tasa de recombinación en los ciclos sexuales y parasexuales que presentan los hongos y Oomycetes (Damicone, 2004; FRAC, 2006).

1.4. Resistencia genética a *Phytophthora infestans*

La resistencia genética consiste en los mecanismos que la planta ejerce frente al patógeno para reducir o evitar su desarrollo. Una variedad será resistente si la enfermedad no se desarrolla o tolerante si se desarrolla muy lentamente, mientras que una variedad será susceptible (menos tolerante) si la enfermedad se desarrolla muy rápido matando la planta en poco tiempo (CIP, 2014).

Un criterio para la evaluación de la resistencia es la cantidad de infección mediante la estimación visual del porcentaje de tejido afectado por lesiones. Cuando estas observaciones son repetidas varias veces en el tiempo, se obtiene un estimado del incremento de la infección en el cultivo. Según el gráfico de la cantidad de la infección en el tiempo, se puede calcular el área bajo la curva de progreso de la enfermedad (ABCPE), que constituye un buen indicador de la cantidad de infección durante el ciclo de cultivo (Niks y Lindhout, 1999).

En papa, la resistencia a *P. infestans* es de dos tipos, la primera conocida como resistencia de hipersensibilidad o llamada también, vertical, cualitativa o monogénica, y la segunda, es la resistencia de campo, denominada parcial, cuantitativa, general, horizontal o poligénica (Gebhardt y Valkonen, 2001).

La búsqueda de la resistencia genética al tizón tardío o gota se ha intensificado ya que es un método práctico y económico para combatir la enfermedad. Inicialmente, la búsqueda enfatizó en la resistencia específica (genes mayores o resistencia vertical), con la cual se obtuvo buenos resultados (Flier *et al.*, 2003; Forbes *et al.*, 2005). Sin embargo, las variedades de papa liberadas con este tipo de resistencia resultaron susceptibles al ataque de *P. infestans* luego de algunos años, posteriormente se hace énfasis en la resistencia no específica (genes menores o resistencia horizontal), por ser considerada como una opción de mayor durabilidad contra las diversas variantes o razas de este patógeno (Barquero *et al.*, 2005).

Actualmente los genes R están involucrados en todos los tipos de resistencia por lo que se está tratando de generar variedades con una combinación de varios genes mayores y menores, a lo cual se le ha llamado construir pirámides de genes (Adillah *et al.*, 2010; Kim *et al.*, 2012; Zhu *et al.*, 2013). Demostrando mediante el estudio de Rubio *et al.*, (2016), bajo

condiciones naturales de infección en el Valle de Toluca, donde existe la mayor biodiversidad de razas de *P. infestans*, los materiales genéticos de papa de la población A con resistencia vertical (la combinación de genes mayores R y menores) exhiben mayor resistencia que los de la población B con resistencia horizontal (sin genes R), además indica que la durabilidad de la resistencia, solamente puede ser evaluada cuando una variedad es sembrada por varios años en un lugar donde exista una gran biodiversidad de razas de *P. infestans*.

Tinjacá, (2010) utilizó foliolos de progenies de siete familias de *S. phureja* introducidas del Banco de Germoplasma de Estados Unidos (Wisconsin), junto con 15 genotipos de la colección de la Universidad Nacional de Colombia, para evaluar en laboratorio la respuesta de resistencia a *P. infestans* empleando la raza cero (R0) y una raza compleja (H1N) del patógeno. Las variedades Diacol Monserrate y Algodona conocidas por su resistencia de tipo horizontal, y Diacol Capiro con reporte de genes mayores, fueron utilizadas como testigos. La población de *S. phureja* evaluada evidenció ausencia de genes R y por su respuesta a la raza compleja se seleccionaron 9 clones como progenitores (PI 275110-3, PI 225669-7, PI 225674-29, PI 225672-12, PI 225684-7, Col 138, Col 99 y Col 121 y Criolla Colombia). Se construyó un dialélico (F1 y recíprocos) cuya progenie fue evaluada en campo bajo condiciones de alta presión de inóculo (Santa Elena -Antioquia). Las variables evaluadas fueron área bajo la curva del progreso de la enfermedad relativa (ABCP_{Er}) y potencial de rendimiento. Se presentaron efectos altamente significativos para la Habilidad Combinatoria (HC) General y específica. Adicionalmente, se encontró efecto significativo para la HC de recíprocos en la variable potencial de rendimiento. El valor de la heredabilidad para resistencia a *P. infestans* fue de 40,78 en sentido amplio y 13,70 en sentido estrecho, mientras que para el potencial de rendimiento fue de 27,69 y 6,21 respectivamente. La correlación genética aditiva entre el ABCP_{Er} y el potencial de rendimiento fue alta (0,60). En la población en estudio se encontró ganancia genética negativa en ambos caracteres, lo que indica que no es adecuada como población de selección.

1.4.1. Resistencia vertical o monogénica

Las variedades de papa con resistencia vertical son aquellas que sólo resisten a ciertas razas del patógeno, controlada por genes dominantes *R*, provenientes de *Solanum demissum* (Malcomson y Black, 1966).

La sintomatología de este tipo de resistencia consiste en una reacción de hipersensibilidad temprana y rápida, que produce una superficie necrótica alrededor del punto de infección como respuesta específica a la infección. El micelio fungoso invasor muere antes de que el patógeno sea capaz de reproducirse; de esta manera, evita el crecimiento y desarrollo del patógeno (Niks y Lindhout, 1999). Se basa en el reconocimiento de los genes de avirulencia (*Avr*) del patógeno por los principales genes de resistencia de las plantas (genes *R*) (Flor, 1971).

La resistencia monogénica involucra dos procesos básicos: percepción del ataque del patógeno y una respuesta para limitar la enfermedad. La percepción implica receptores específicos para cepas patogénicas, que son decodificadas por genes de resistencia. En una planta se encuentra un gran repertorio de genes de resistencia ubicados en diferentes sitios del genoma (Gebhard y Valkonen, 2001). A la fecha se han clonado varios genes *R*. Estos genes expresan diferentes proteínas que pueden ser agrupadas en varias familias. La mayoría de las proteínas *R* contiene repeticiones en grupos, ricas en leucina (LRR), las cuales pueden tener un papel importante en el reconocimiento específico. La familia más grande de proteínas *R* (NB-LRR) posee adicionalmente al LRR un sitio de unión a nucleótido (NB) (Mosquera *et al.*, 2008).

Se identificó 11 genes de resistencia vertical que provienen de especies silvestres, *Solanum demissum*, que inducen respuesta hipersensible a la infección con razas específicas de *P. infestans*, también se identificó QTLs (Quantitative Trait Locus) de resistencia en los doce cromosomas de la papa que confieren un tipo de resistencia horizontal (Mosquera *et al.* 2008). La especie silvestre diploide *Solanum bulbocastanum*, reveló una resistencia contra todas las razas conocidas de tizón tardío gracias al gen RB localizado en el cromosoma VIII (Colton *et al.*, 2006). En la especie *Solanum phureja*, se identificó el gen *Rpi-phu1*, que confiere una amplia resistencia al tizón tardío y se identificó en el cromosoma IX, próximo al marcador GP94 (Sliwka *et al.*, 2010).

Baldelomar *et al.*, (2015) observaron que el alelo para el marcador GP94 se co-localizó con el gen de resistencia *Rpi-phu1* a tizón a una distancia de 350 pb, observándose el alelo de resistencia en todas las variedades con excepción del control susceptible (variedad Waych'a), las especies cultivadas utilizadas en los cruzamientos involucraron a *Solanum andigena* (4x), *S. tuberosum* (4x), *S. goniocalyx* (2x), *S. phureja* (2x) y *S. ajanhuiri* (2x), y a las especies silvestres *S. stoloniferum* (4x), *S. iopetalum* (6x), *S. palustre* (2x), *S. fendleri* (2x).

Ballesteros *et al.* (2010) evaluaron la posible presencia de un gen R1 en germoplasma de *S. tuberosum* grupo *phureja*. La identificación de genes de resistencia a *P. infestans* (Rpi) es fundamental para apoyar los programas de mejoramiento. La introgresión de Rpi desde especies silvestres o nativas hacia los materiales genéticos cultivados, es una vía para desarrollar cultivares con resistencia. *S. phureja* tiene notables características culinarias y nutricionales, e igualmente ha sido identificada como una fuente de resistencia a la gota, lo cual la sitúa en una posición de interés desde el punto de vista de recurso genético con fines de mejoramiento. Se caracterizaron genotípicamente 88 accesiones de *S. phureja* con marcadores moleculares tipo SCAR, el gen R1 de resistencia a *P. infestans*, el gen candidato StAOS2 y un marcador tipo CAPS ligados a loci para resistencia a *P. infestans* en *S. tuberosum*. Se presentó polimorfismo en los marcadores Prp1 y R1. La amplificación del marcador R1 mostró el alelo de 1.400 pb, característico del gen R1 en 17 accesiones de la colección de *S. phureja*, lo cual sugiere que estas accesiones podrían tener un gen homólogo al gen R1 identificado en *S. demissum*.

Sharma *et al.* (2013) determinaron la resistencia de veinticinco genotipos de la papa contra *Phytophthora infestans* en Nepal, usando cuatro ensayos: tres para follaje (campo, planta completa y hoja desprendida) y una para resistencia de tubérculo (corte de tubérculo). Un aislado de *P. infestans* recogido de Lalitpur (LPR-1) se usó para la inoculación a una concentración de 3×10^3 esporangios ml^{-1} en todos los ensayos. El área de follaje infectado en el campo y ensayos de plantas completas, tamaño de la lesión en hojas desprendidas y crecimiento de colonias en la porción del tubérculo se convirtió individualmente a escala de intervalo 0-9 para la susceptibilidad. Dieciséis de los genotipos tenían muy poca enfermedad

en el campo (valor de escala <1) que indicaba que probablemente estaban expresando resistencia específica de la raza, que históricamente ha sido de corta duración.

1.4.2. Resistencia horizontal o poligénica

La resistencia horizontal está bajo el control de muchos genes, de ahí, el nombre de resistencia poligénica o de genes múltiples. Su herencia es de tipo cuantitativo y al ser gobernada por muchos genes es más estable y efectiva, teóricamente, contra todas las razas del patógeno (Pérez & Forbes, 2008). Este tipo de resistencia le confiere estabilidad a la papa a través del tiempo y el espacio respecto a su respuesta al daño causado por gota ó tizón tardío. Las respuestas al daño están relacionadas con un aparente control realizado por cuatro o más pares de genes encontrados en *S. tuberosum*, *S. andígena* y *S. phureja* (Ñústez *et al.*, 2000).

Esta resistencia, es controlada por *loci* de rasgos cuantitativos (QTL) o por varios genes (Agrios, 2005; Collard *et al.*, 2005) y comprende reacciones diferentes que incluyen: velocidad de penetración, restricciones a la penetración, restricciones a la tasa de invasión del tejido celular y velocidad de esporulación del patógeno en la planta. Estos genes actúan juntos para la defensa de la planta y la actuación de un gen puede ser insuficiente si se expresa solo. Cada planta tiene un cierto nivel de resistencia cuantitativa que responde a diferentes patógenos (no específicos). Este tipo de resistencia no es absoluta, sino que atenúa o detiene el progreso de la enfermedad y puede ser afectada por cambios en el ambiente (Agrios, 2005). Gebhardt y Valkonen (2001) sugirieron que genes similares a los *R* pueden contribuir a la resistencia cuantitativa. En papa se ha encontrado que 18 QTL contribuyen a resistencia cuantitativa, aunque en cada caso sólo actúan entre uno y cuatro QTL.

Para Mora *et al.* (2006), los mecanismos de resistencia al tizón tardío en *S. andígena* y *S. phureja* son de resistencia no hipersensible, altos niveles de resistencia en todos los estados de crecimiento de la planta y resistencia sin genes mayores.

Escallón *et al.*, (2005) encontró que el rendimiento de 25 materiales genéticos de papa redonda amarilla de *Solanum phureja* varió desde 2,6 t.ha⁻¹ hasta 21,6 t.ha⁻¹, mostrando que la

resistencia frente al patógeno *P. infestans*, a través de la inoculación sobre folíolos en cámara húmeda de las razas cero y complejo H1N, permitió concluir que no existen genes mayores R debido a que toda la colección evaluada presentaron infección, y en consecuencia son fuente de resistencia horizontal.

Evers *et al.* (2005) establecieron que existe una familia de genes en *S. phureja* llamado PR-1, que codifica proteínas tóxicas patógenas y, por lo tanto, está implicada en la resistencia horizontal de la especie.

Andrade *et al.* (2016) menciona que controlar efectivamente a *Phytophthora infestans*, deviene de seleccionar genotipos con capacidad de transmitir resistencia, mencionando la utilidad de emplear a los parámetros de la Aptitud Combinatoria como herramientas para caracterizar e identificar progenitores. En el material genético evaluado, los alelos implicados en resistencia a *P. infestans* manifestaron acción génica aditiva; por lo tanto se trata de una resistencia cuantitativa. Por su parte, los altos valores de Aptitud Combinatoria General (ACG) y Aptitud Combinatoria Específica (ACE) señalan a Robusta como mejor progenitor y al cruzamiento Robusta x Chotañawi como mejor combinación para la resistencia a *P. infestans*. Finalmente, la magnitud de la heredabilidad de AUDPC indica que la selección por este carácter puede ser efectiva.

Yogendra *et al.* (2015) mencionan que la resistencia a gota ó tizón tardío en la papa es de naturaleza cualitativa o cuantitativa. En este caso, la resistencia al tizón tardío se asoció principalmente a los engrosamientos de la pared celular debido a la deposición de amidas de ácido hidroxicinámico (HCAA), flavonoides y alcaloides.

Álvarez *et al.* (2017) identificaron dos genes asociados a resistencia cuantitativa a tizón tardío en *Solanum tuberosum* grupo phureja, uno en StGP28 (glicoproteína del tallo 28 kDa) y el otro en StTL15A (Tilacoide luminal 15 kDa de proteína 1), ambos localizados en el cromosoma VI. El efecto de estos genes en la resistencia, puede variar entre diferentes grupos de germoplasma de papa, dependiendo de la importancia relativa del gen en la respuesta de

resistencia, la distribución y frecuencia de los alelos de resistencia y susceptibilidad y por la interacción genotipo $\times$ ambiente.

1.5. Mejoramiento para resistencia

La continua aparición de nuevas razas de *Phytophthora infestans* que han superado la resistencia de las variedades usadas en el país y la creciente demanda de este cultivo, así como los cambios en los hábitos de consumo, exigen la búsqueda de nuevas variedades a través del mejoramiento genético (Cuesta *et al.*, 2002).

El grupo de Mejoramiento Genético de papa criolla de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Colombia liberó tres clones superiores de papa criolla registrados como cultivares en el año 2005, siendo Criolla Latina (98-68.5) con un rendimiento entre 18 y 20 t.ha⁻¹ con una resistencia moderada a *P. infestans* y buena aptitud para enlatado o encurtido, mientras que Criolla Paisa (98-70-12) presentó un rendimiento de 22 a 25 t.ha⁻¹ con resistencia moderada a *P. infestans* y buena aptitud para consumo en fresco y Criolla Colombia (Clon 1) un rendimiento entre 13 y 15 t.ha⁻¹, sensible a *P. infestans* y adecuada para consumo en fresco y elaboración de papa precocida congelada, convirtiéndose en los cultivares más comúnmente distribuidos en Antioquia y Nariño, (Rodríguez *et al.*, 2009).

En Colombia la Universidad Nacional, sede Bogotá, lanzó variedades resistentes a la enfermedad, como Parda Suprema, Roja Nariño y Betina, los cuales con el paso del tiempo han ido perdiendo su resistencia demostrando en su investigación Betancourth *et al.*, (2008) la pérdida de resistencia de Betina y Roja Nariño, a *Phytophthora infestans*, probablemente por la variabilidad genética de las interacciones hospedante-patógeno, es decir por la presión de selección a la que está expuesto el patógeno, de donde surgen nuevos genes de virulencia llamadas "razas fisiológicas", capaces de vencer los genes de resistencia del hospedante. Dentro de las posibles explicaciones se tiene una mutación de pérdida en el locus de avirulencia por parte del patógeno (Vallejo y Estrada, 2002).

1.6. Tolerancia a la enfermedad

La tolerancia es la capacidad de las plantas para producir una buena cosecha aun cuando sean infectadas por un patógeno; Siendo el resultado de las características hereditarias específicas de la planta hospedante que permiten que el patógeno se desarrolle y propague en ella, mientras que la planta, ya sea por la falta de sitios receptores de las excreciones irritantes del patógeno o al inactivarlas o compensarlas, sobrevive para dar una buena cosecha. Evidentemente, las plantas tolerantes son susceptibles al patógeno, pero no son destruidas por él y, en general, muestran pocos daños causados por organismos patógenos (Agrios, 2008).

Betancourth *et al.* (2008) evaluaron la reacción de nueve genotipos de papa (*Solanum tuberosum* subsp. *andigena*) al ataque de *Phytophthora infestans*. Los mejores rendimientos se presentaron en los genotipos Blanca, Roja Loca, Betina, Parda Suprema y Pintada, con promedios entre 24,66 y 29,61 t·ha⁻¹. Los rendimientos más bajos se observaron en Roja Redonda (17,88 t·ha⁻¹) y Roja Guata (15,47 t·ha⁻¹). Los materiales genéticos que demostraron el mejor rendimiento fueron menos afectados por la enfermedad, y por lo tanto, expusieron un mayor grado de tolerancia. En este caso, el hospedante que muestra tolerancia, restringe las consecuencias dañinas de la infección por el parásito, más no evita que éste se desarrolle en la planta (Sañudo y Betancourth, 2005).

2. METODOLOGÍA

2.1. Localización

El presente trabajo se realizó bajo las condiciones de la Granja Experimental Botana, de la Universidad de Nariño, localizada en municipio de Pasto, sur de Colombia a 2.820 msnm, 01°09'12"LN y 77°18'31"LO (Ordóñez, 2017). En la Tabla 1, se muestran las características edafoclimáticas registradas por la Estación Meteorológica de Botana.

Tabla 1. Características edafoclimáticas de la Granja Experimental Botana, Universidad de Nariño.

Características	Descripción
Temperatura	12°C
Precipitación	800 mm
Humedad relativa	82%
Zona Climática	Bosque húmedo Montano Bajo (bh-MB)
Textura del suelo	Arcillo arenosos
Clasificación taxonómica	Andisol

Fuente: IDEAM, 2018; IGAC, 2018.

El análisis de suelos es una herramienta fundamental para evaluar la fertilidad del suelo, su capacidad productiva y la dosis de nutrientes a aplicar, en la Tabla 2 se muestra el análisis químico de suelo para los dos sitios de producción de papa, donde se realizó la investigación (Anexo 1 y 2).

Tabla 2. Características químicas del suelo en que se efectuó el ensayo.

Elementos	Unidad de Medida	Primer ciclo		Segundo ciclo	
		Valor	Nivel	Valor	Nivel
Materia Orgánica	%	3,49	Bajo	3,81	Bajo
Nitrógeno total	%	0,13	Bajo	0,15	Bajo
Fósforo disponible	mg/kg	159	Alto	18,9	Bajo
Potasio de cambio	cmol ⁺ /Kg	1,25	Alto	0,33	Medio
Calcio de cambio	cmol ⁺ /Kg	8,77	Alto	18,4	Alto
Ph		5,92	Mod. Ácido	5,32	Extremadament e. Ácido

Fuente: Reporte análisis de suelos agrícolas. Universidad de Nariño. 2017 – 2018.

2.2. Material vegetal

Para la fase inicial de la investigación, se utilizaron 97 clones de papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo *phureja* y *andígena*), de los cuales 38 provienen de la Colección Central Colombiana y 59 de la colección de trabajo de la Universidad de Nariño (Cuadro 1). El testigo susceptible a *P. infestans* fue la variedad Yema de Huevo. Para el segundo ciclo de cultivo, con base en la información de la fase inicial, se seleccionaron los materiales genéticos de mejor comportamiento ante el inóculo natural de la enfermedad.

Cuadro 1. Datos de pasaporte de 97 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo *phureja* y *andígena*) evaluados por su reacción a *Phytophthora infestans*, bajo condiciones de inóculo natural en la Granja Experimental Botana, Universidad de Nariño.

No.	Material genético	Grupo	País	D	M	Altitud
1	UdenarStCr01	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3089
2	UdenarStCr03	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2710
3	UdenarStCr04	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2712
4	UdenarStCr05	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2713
5	UdenarStCr06	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2714
6	UdenarStCr08	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2716
7	UdenarStCr010	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2718
8	UdenarStCr011	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2719
9	UdenarStCr111	<i>andígena</i>	Bolivia	La Paz	SD	3600
10	UdenarStCr113	<i>andígena</i>	Bolivia	Potosí	SD	3500
11	UdenarStCr114	<i>andígena</i>	Bolivia	Potosí	Saavedra	3500
12	UdenarStCr117	<i>andígena</i>	Perú	Cajamarca	SD	3000
13	UdenarStCr118	<i>andígena</i>	Perú	La Libertad	Santiago de Chuco	3500
14	UdenarStCr012	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2720
15	UdenarStCr122	<i>andígena</i>	Perú	Huancavelica	SD	3350
16	UdenarStCr124	<i>andígena</i>	Perú	Huancavelica	Paucara	3940
17	UdenarStCr125	<i>andígena</i>	Perú	Huancavelica	Paucara	3940
18	UdenarStCr126	<i>andígena</i>	Perú	Huancavelica	SD	4100
19	UdenarStCr127	<i>andígena</i>	Perú	Pasco	Daniel Alcides Carrión	3400
20	UdenarStCr013	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2721
21	UdenarStCr130	<i>andígena</i>	Colombia	Quindío	Calarcá	1619
22	UdenarStCr131	<i>andígena</i>	Colombia	Quindío	Calarcá (procede de Nariño)	1619
23	UdenarStCr132	<i>andígena</i>	Colombia	Boyacá	Sogamoso	3380
24	UdenarStCr133	<i>andígena</i>	Colombia	Boyacá	Aquitani a	3085

No.	Material genético	Grupo	País	D	M	Altitud
25	UdenarStCr135	<i>andígena</i>	Colombia	Boyacá	Boavita	2220
26	UdenarStCr136	<i>andígena</i>	Colombia	Boyacá	El Cocuy	3150
27	UdenarStCr137	<i>andígena</i>	Colombia	Boyacá	Chiscas	3000
28	UdenarStCr138	<i>andígena</i>	Colombia	N. de Santander	Silos	2450
29	UdenarStCr139	<i>andígena</i>	Colombia	Santander	Guaca	2420
30	UdenarStCr014	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2722
31	UdenarStCr141	<i>andígena</i>	Colombia	Nariño	Ipiales	3200
32	UdenarStCr142	<i>andígena</i>	Colombia	Nariño	Ipiales	3200
33	UdenarStCr147	<i>andígena</i>	Colombia	Cauca	Popayán	1760
34	UdenarStCr148	<i>andígena</i>	Colombia	Cauca	Popayán	1760
35	UdenarStCr015	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2723
36	UdenarStCr150	<i>andígena</i>	Colombia	Cauca	Totoró	3220
37	UdenarStCr155	<i>andígena</i>	Colombia	Cundinama rca	Tausa	3380
38	UdenarStCr157	<i>andígena</i>	Colombia	Boyacá	Vetaque mada	2880
39	UdenarStCr159	<i>andígena</i>	Colombia	Cundinama rca	Usme	3350
40	UdenarStCr016	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2724
41	UdenarStCr160	<i>andígena</i>	Colombia	Cundinama rca	Cáqueza	1840
42	UdenarStCr161	<i>andígena</i>	Colombia	Cundinama rca	Fosca	1840
43	UdenarStCr162	<i>andígena</i>	Colombia	Caldas	Manizale s	2180
44	UdenarStCr164	<i>andígena</i>	Colombia	Nariño	El encano	2820
45	UdenarStCr165	<i>andígena</i>	Colombia	Nariño	Túquerre s	3000
46	UdenarStCr168	<i>andígena</i>	Colombia	Valle del Cauca	Palmira	2900
47	UdenarStCr017	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2727
48	UdenarStCr170	<i>andígena</i>	Colombia	Antioquia	La unión	2475
49	UdenarStCr172	<i>phureja</i>	Colombia	Antioquia	La Ceja	2110
50	UdenarStCr018	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2728
51	UdenarStCr019	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2730
52	UdenarStCr020	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2732
No.	Material	Grupo	País	D	M	Altitud

	genético					
53	UdenarStCr021	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2733
54	UdenarStCr022	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3090
55	UdenarStCr023	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3091
56	UdenarStCr024	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3109
57	UdenarStCr025	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3109
58	UdenarStCr026	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2712
59	UdenarStCr027	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3109
60	UdenarStCr029	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3094
61	UdenarStCr030	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3095
62	UdenarStCr031	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3096
63	UdenarStCr032	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3097
64	UdenarStCr033	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3098
65	UdenarStCr034	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3090
66	UdenarStCr035	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3090
67	UdenarStCr036	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3090
68	UdenarStCr037	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2711
69	UdenarStCr038	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3090
70	UdenarStCr039	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3090
71	UdenarStCr040	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3090
72	UdenarStCr041	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2840
73	UdenarStCr042	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2806
74	UdenarStCr043	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2723
75	UdenarStCr044	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Guachuc al	3103
76	UdenarStCr045	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Córdoba	2897
77	UdenarStCr046	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3094
78	UdenarStCr047	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Córdoba	2890
79	UdenarStCr048	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3109
80	UdenarStCr049	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Córdoba	2897
81	UdenarStCr051	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Guachuc al	3103
82	UdenarStCr052	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Guachuc al	3103
83	UdenarStCr053	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2840
84	UdenarStCr054	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2840
85	UdenarStCr055	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2894
86	UdenarStCr056	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2840
87	UdenarStCr057	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Córdoba	2905
88	UdenarStCr058	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2806
No.	Material	Grupo	País	D	M	Altitud

	genético					
89	UdenarStCr059	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3090
90	UdenarStCr060	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2806
91	UdenarStCr061	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Córdoba	2897
92	UdenarStCr062	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2894
93	UdenarStCr063	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Córdoba	2905
94	UdenarStCr065	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2710
95	UdenarStCr066	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Cumbal	3109
96	UdenarStCr067	<i>phureja</i>	Colombia	Nariño	Pasto	2721
97	UdenarStCr073	<i>andígena</i>	Ecuador	SD	Chuina	2200

Fuente: Mejoramiento Tecnológico y productivo del sistema Papa en el Departamento de Nariño código BPIN 20140001022, 2017. **SD** = sin datos, **D** = departamento, **M** = municipio, Altitud en msnm

2.3. Parcela de selección

La parcela de selección se dispuso en un lote de la Granja Experimental Botana, donde se había reportado la presencia de gota o tizón tardío (*P. infestans*). La distancia de siembra entre plantas fue de 0,40 m y entre surcos de 1,2 m. Por cada introducción se sembró un surco de 2,4 m de largo, con seis plantas. Para garantizar el inóculo natural de la enfermedad, en todos los bordes del lote y cada cuatro surcos, se sembró de forma intercalada la variedad susceptible Yema de Huevo (Anexo 3).

2.4. Variables evaluadas

En las dos fases de la investigación se evaluó la severidad de infección de la gota o tizón tardío (*Phytophthora infestans*) y se calculó el área bajo la curva del progreso de la enfermedad (ABCPE₁), la susceptibilidad del genotipo y la tasa de desarrollo (TD₁), relacionando con las variables climáticas, además la incidencia, el número de tubérculos y el rendimiento total por genotipo. Estas variables se describen a continuación:

2.4.1. Severidad de la enfermedad (*Phytophthora infestans*)

Se evaluó la severidad de la enfermedad, con intervalos de siete días entre lectura, desde cuándo

se observaron los primeros síntomas de la enfermedad hasta cuando las plantas alcanzaron el pico más alto de severidad (100%) en los materiales genéticos más susceptibles (CIP, 2014). En el primer ciclo se realizaron ocho lecturas y en el segundo ciclo 11 lecturas a partir de los 43 y 47 días después de la siembra, en su orden.

En la parcela de selección, por cada genotipo sembrado, se escogieron dos plantas al azar y se marcó una hoja, la cual fue referencia para las evaluaciones. En el segundo ciclo, se realizó el mismo procedimiento, con la diferencia que se seleccionaron cuatro plantas por material genético. Para evaluar el grado de severidad se utilizaron las escalas modificada de Clive (1970) (Figura 2) y la de Henfling (1987) (Tabla 3) en la fase de selección y para el segundo ciclo de cultivo se utilizó la escala de Henfling (1987).

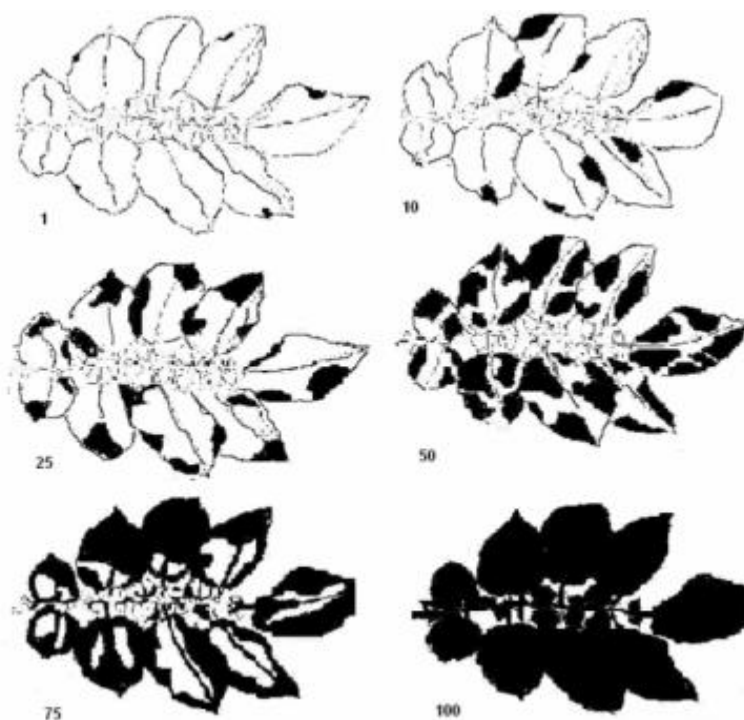


Figura 2. Escala modificada por Clive (1970) para evaluar la severidad (%) de gota (*Phytophthora infestans*) en hojas de papa.

Tabla 3. Escala para evaluar la severidad (%) de gota (*Phytophthora infestans*) en plantas de papa (Henfling, 1987).

Escala	Media	Límites (%)	Síntomas
1	0	0	No se observan lesiones de la gota
2	2,5	Trazas a < 5	Máximo 10 lesiones/planta por gota
3	10	5 a < 15	Las plantas parecen sanas, pero las lesiones son fácilmente vistas al observar de cerca. La máxima área foliar afectada por lesiones o destruida corresponde a no más de 20 foliolos.
4	25	15 a < 35	El tizón fácilmente visto en la mayoría plantas. Alrededor del 25% del follaje está cubierto de lesiones o destruido.
5	50	35 a < 65	La parcela luce verde, pero todas las plantas están afectadas; las hojas inferiores, muertas. Alrededor del 50% del área foliar está destruido.
6	75	65 a < 85	La parcela luce verde con manchas pardas. Alrededor del 75% de cada planta está afectada. Las hojas de la mitad inferior de las plantas están destruidas.
7	90	85 a < 95	La parcela no está predominantemente verde ni parda. Solo hojas superiores están verdes. Muchos tallos tienen lesiones extensas.
8	97,5	95 a <100	La parcela se ve parda. Unas cuantas hojas superiores aún presentan algunas áreas verdes. La mayoría de los tallos están lesionados o muertos.
9	100		Todas las hojas y tallos están muertos.

2.4.2 Área bajo la curva del progreso de la enfermedad (ABCPE)

Los porcentajes de severidad registrados en diferentes momentos durante la epidemia, se usaron para calcular el área bajo la curva del progreso de la enfermedad ó ABCPE (en inglés area under disease progress curve: acrónimo AUDPC), mediante la aplicación de la siguiente fórmula (Fry, 1978):

$$ABCPE = \sum_{i=1}^{n-1} \left(\frac{Y_i + Y_{i+1}}{2} \right) (t_{i+1} - t_i)$$

Donde:

t = Tiempo de cada lectura

Y= Porcentaje de follaje afectado en cada lectura

n = Número de lecturas

2.4.3. Área bajo la curva de progreso de la enfermedad relativa (ABCPEr)

Los valores del área bajo la curva del progreso de la enfermedad (ABCPE) de epidemias con diferentes tiempos de duración pueden ser comparados usando el área bajo la curva de progreso de la enfermedad relativa (ABCPEr), la cual se obtiene a través de la relación entre ABCPE y la duración total de la epidemia. Se lo puede interpretar como el porcentaje (o proporción) del máximo ABCPE potencial y se calcula mediante la ecuación sugerida por Fry (1978):

$$ABCPEr = \frac{ABCPE}{Ln - L1} \times 100$$

Donde:

ABCPEr = Área bajo la curva de progreso de la enfermedad relativa

ABCPE = Área bajo la curva de progreso de la enfermedad

Ln = Día de última lectura

L1 = Día de primera lectura

2.4.4. Escala de susceptibilidad del genotipo

Se estructuró una escala de valoración de resistencia, tolerancia y susceptibilidad (VEGn) a gota o tizón tardío (Tabla 4) basada en la propuesta de Yuen y Forbes (2009), teniendo un cultivar susceptible como referencia en todos los experimentos que van a ser comparados y tomando como referencia la escala simple (0 a 9) propuesta por Henfling (1987).

$$VEGn = \frac{ABCP_{ErGn}}{ABCP_{ErGs}} \times 9$$

Donde:

VEGn = Valor de escala del genotipo de papa

ABCP_{ErGn} = Área bajo la curva de progreso de la enfermedad relativa del genotipo de papa (Gn)

ABCP_{ErGs} = Área bajo la curva de progreso de la enfermedad relativa del genotipo de papa con mayor susceptibilidad (Gs)

9 = Valor asignado al Gs

Tabla 4. Escala de valoración del tipo de reacción a *Phytophthora infestans* en genotipos de papa criolla.

Severidad	Calificación
< 0,5	Resistente
0,5 – 5	Tolerante
> 5	Susceptible

Fuente: Lagos (2017).

2.4.5. Tasa de desarrollo (TD)

Para el cálculo de la tasa de desarrollo (TD) de cada genotipo, se tienen como referencia los datos de la lectura inicial y la lectura final de la severidad, los cuales se procesan con la fórmula propuesta por Van der Plank (1963):

$$TD = \frac{1}{t} \left(\text{Log}_e \frac{X_f}{1 - X_f} - \text{Log}_e \frac{X_i}{1 - X_i} \right)$$

Donde:

TD = Tasa de desarrollo de la enfermedad

Log_e = Logaritmo natural

X_f = Enfermedad final

X_i = Enfermedad inicial

t = Tiempo transcurrido durante las lecturas inicial y final

2.4.6. Incidencia a la enfermedad

La incidencia en porcentaje se determinó con base en la relación entre el número de plantas con síntomas de la enfermedad en la parcela y el total de plantas en la parcela (Gastelo, 2014).

$$I = \frac{NPE}{TP} \times 100$$

Donde:

I = Incidencia en Porcentaje

NPE = Número de plantas enfermas en la parcela

TP = Total de plantas en la parcela

2.4.7. Variables climáticas

Se tomaron los datos climáticos diarios de la Estación Meteorológica que se encuentra en la Granja Experimental Botana de la Universidad de Nariño, como la precipitación, humedad relativa y temperatura máxima, media y mínima. Estos se correlacionaron con la severidad del tizón tardío o gota según la escala de Henfling (1987).

2.4.8. Número de tubérculos por planta

Para evaluar el número de tubérculos se realizó el conteo por planta, en la fase de selección se tomaron dos plantas al azar por genotipo y en el segundo ciclo se seleccionaron del surco central de cada unidad experimental, luego se tomó el promedio de los datos obtenidos.

2.4.9. Rendimiento total

Al final de la cosecha se determinó el rendimiento promedio por planta en kilogramos, expresándose el rendimiento total en $t\ ha^{-1}$ (Sánchez y Mezas, 2015)

2.5. Selección de introducciones

A partir de los 97 genotipos evaluados en la parcela de selección, se escogieron los mejores genotipos para el segundo ciclo, con base en un índice de selección (IS) compuesto por variables de mayor importancia para diferenciar introducciones sobresalientes en cuanto al rendimiento por planta (Rto) y a la respuesta ante *P. infestans* (Lagos, 2017).

Acorde con la metodología de Lagos (2012) para aplicar el IS, el primer paso es estandarizar (E) los valores de cada una de las variables que lo componen, mediante la ecuación:

$$E = \frac{X_{ij} - \bar{X}}{S}$$

Donde:

X_{ij} = Observación de la variable j-ésima en la introducción i-ésima

$\bar{X}$ = Promedio general de la variable j-ésima en las i-ésimas introducciones

S = Desviación estándar de la variable j-ésima en las i-ésimas introducciones

Una vez estandarizadas las variables, para cada introducción se obtuvo el IS, multiplicando el valor estandarizado de cada variable por su ponderación, cuyo interés de selección es la respuesta ante *P. infestans*, mediante la ecuación:

$$IS = (Rto \times 0,5) - \{[(S_1 \times 0,15) + (S_2 \times 0,15)] + [(ABCPE_1 \times 0,025) + (ABCPE_2 \times 0,025)] + [(TD_1 \times 0,075) + (TD_2 \times 0,075)]\}$$

Donde:

IS = Índice de selección

Rto = Rendimiento en t.ha⁻¹ para cada tratamiento

S = Severidad promedio de la última lectura acorde con Henfling (S₁) y Clive (S₂)

ABCPE= Área bajo la curva del progreso de la enfermedad en cuanto a la escala de Henfling (ABCPE₁) y Clive (ABCPE₂).

TD = Tasa de desarrollo en cuanto a la escala de Henfling (TD₁) y Clive (TD₂).

Con base en el índice de selección (IS) se escogió el 10% de las introducciones que obtuvieron los mejores valores, estableciéndose en un segundo ciclo de cultivo.

2.6. Evaluación de las introducciones seleccionadas

Los genotipos seleccionados se evaluaron en un segundo ciclo de cultivo, bajo un Diseño de Parcelas Divididas con cuatro repeticiones, como se detalla a continuación:

A. En la parcela principal se ubicó el tipo de control con dos modalidades:

1. Aplicación de fungicidas protectantes hasta los 35 días después de la siembra.
2. Sin aplicación de fungicidas protectantes.

B. En las sub parcelas se ubicaron los 11 materiales genéticos (10 seleccionados y el testigo Yema de Huevo).

2.6.1. Área experimental

El área experimental de este ensayo fue de 1,136.64 m², se estableció la siembra a 0,40 m de distancia entre plantas y 1,2 m entre surcos. Cada sub parcela de 63,36 m² conformada por 11

tratamientos, cada tratamiento constó de dos surcos con 6 plantas cada uno, con un área de 5.76 m^2 , eliminando una planta en cada uno de los extremos del surco para evitar el efecto de bordes. En los bordes laterales se sembró la variedad Yema de Huevo, variedad susceptible a gota y cebada como barrera viva entre sub parcelas (Anexo 4). Las variables que se evaluaron fueron las mismas que se describen en el capítulo 2.4.

2.6.2. Análisis de la información

En el primer ciclo se aplicó la formula del Índice de Selección (IS) a los 97 genotipos en estudio y distribución de frecuencias de clase del IS. En el segundo ciclo de cultivo también se aplicó el IS, a los 11 genotipos en estudio.

Para el segundo ciclo de cultivo, los datos de las variables evaluadas se sometieron al Análisis de Varianza (ANDEVA) bajo el modelo del Diseño de Parcelas Divididas, utilizando SAS versión 9.2. Para las variables que presentaron significancia estadística, se realizó la prueba de comparación de medias de Tukey y Prueba de comparación de medias DMS.

Se realizó el Análisis de Correlación de Pearson para medir el grado de asociación de las variables estudiadas y el Análisis de Regresión de la severidad de infección de gota en función de las variables climáticas (Fase de selección y segundo ciclo). Además, los componentes de rendimiento se interpretaron mediante un análisis de sendero, para determinar cuál de los componentes o variable aportan más (Fase de selección).

2.7. Manejo del Cultivo

2.7.1. Preparación de suelo

Se ejecutó el arado del terreno dos meses antes de la siembra mediante labranza mecanizada. Para la siembra se realizó una arada, una rastrillada y posteriormente una surcada del terreno (FAO, 2008) con ayuda de la maquinaria. Se tomó una muestra de suelo para realizar su análisis físico – químico (Anexo 1 y 2).

2.7.2. Siembra

En el fondo del surco se colocó un tubérculo por sitio, a una distancia de 0,4 m entre plantas y 1,2 m entre surcos colocándose a una profundidad de 5 a 10 cm. Al momento de la siembra se depositaron 250 g de abono orgánico de forma localizada, y se adicionaron 5 g de cal, cubriéndose con una ligera cantidad de suelo, para evitar contacto directo con la semilla (FAO, 2008).

2.7.3. Aporque y control de malezas

El primer aporque y deshierbe se lo realizó a los 15 días después de la siembra. A los 45 días se realizó el segundo aporque y deshierba.

2.7.4. Fertilización química del suelo

En la primera fase de investigación, se aplicó 30 g del fertilizante 15-15-15, en corona alrededor de la planta a los 15 días después de la siembra y 30 g del fertilizante 10-20-30 a los 45 días después de la siembra de acuerdo con el análisis de suelo (Anexo 1).

En el segundo ciclo de cultivo, se aplicaron 24 g y 9,6 g del fertilizante 10-30-10 en corona alrededor de la planta a los 15 y 45 días después de la siembra, respectivamente, basados en el análisis de suelo (Anexo 2).

2.7.5 Control de plagas

Para el control del gusano blanco de la papa (*Premnotypes vorax.*), la pulgilla (*Epitrix sp.*), trips (*Franklinella tuberosi*), polilla guatemalteca (*Tecia solanivora*) se realizaron aplicaciones con tiametoxan + lambdacialotrina en dosis de 0,6 cc.l⁻¹ de agua, realizándose rotaciones con metomil en dosis de 0,75 cc.l⁻¹ de agua y cipermetrina en dosis de 0,75 cc.l⁻¹ de agua.

Para el control de polilla (*Tecia solanivora*), se realizó desinfección de la semilla (clorpirifos) y aporques altos. Para el control de babosas se aplicó $1,0 \text{ g.m}^{-2}$ de metaldehído en toda la superficie del cultivo de papa.

2.7.6 Protección de las plantas con fungicidas

Cuando el 80% de las plantas emergieron (Barquero *et al.*, 2005), se realizó una aplicación de fungicida a base de clorotalonil en una dosis de 6 cc.l^{-1} , repitiéndose la misma dosis, con intervalo de 10 días, posterior se aplicó cymoxanily + mancozeb en una dosis de 5 g.l^{-1} del producto comercial. Esto con el fin de proteger las plantas emergidas del ataque de *P. infestans*, si la infección aparece cuando la planta es aún muy pequeña, puede ser difícil apreciar la diferencia entre genotipos resistentes y susceptibles (Forbes *et al.*, 2014) y en espera de uniformar el tamaño de estas. En la primera fase de investigación, se protegió el cultivo mediante fungicidas contra *P. infestans*, en el segundo ciclo se trabajó con protección y sin protección de fungicidas para gota.

Para el combate de patógenos como Botrytis y Alternaria se aplicó carbendazim + tebuconazole en dosis de $1,2 \text{ cc.l}^{-1}$ del producto comercial con intervalos de 15 días.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1. Fase de selección

En la fase de selección, se encontró que los diez primeros genotipos (UdenarStCr01, UdenarStCr11, UdenarStCr17, UdenarStCr19, UdenarStCr45, UdenarStCr60, UdenarStCr61, UdenarStCr130, UdenarStCr131 y UdenarStCr135) alcanzaron valores altos correspondiendo al Índice de selección (2,09 y 0,91) presentando buenos rendimientos y tolerancia al patógeno (*Phytophthora infestans*) a excepción del genotipo UdenarStCr130 con rendimiento de 4,87 t.ha⁻¹ y severidad final de 15% descrita por Henfling (1987) y 17,5% para la escala de Clive (1970) como parámetro epidemiológico que permitió analizar el desarrollo lento de la gota o tizón tardío, siendo esta la razón para ingrese en el grupo de selección (Tabla 5).

En este estudio, los materiales genéticos seleccionados fueron tolerantes debido a la aparición tardía de la enfermedad, con porcentajes bajos de severidad (> 3%) al inicio de la afección. Por otro lado, el 37% de la población evaluada fue susceptible a *P. infestans*. En un estudio similar, Fonnegra *et al.* (2012) menciona que la variedad Pastusa Suprema no es inmune a *P. infestans*, presentando retraso en la aparición de los síntomas y la formación de las estructuras reproductores del oomiceto, comportamiento que se ajusta a la definición de tolerancia (Elliott, 1996).

Tabla 5. Promedios de rendimiento en t. ha⁻¹ (Rto), severidad (%) de Henfling (S₁) severidad (%) de Clive) (S₂), área bajo la curva de progreso de la enfermedad según escala de Henfling (ABCPE₁) y escala de Clive (ABCPE₂), tasa de desarrollo según escalas de Henfling (TD₁) y Clive (TD₂), e índice de selección (IS) evaluados en 97 genotipos de papa sometidos al inóculo natural de *P. infestans*.

Genotipo	Rto	S ₁	S ₂	ABCPE ₁	ABCPE ₂	TD ₁	TD ₂	IS
	50%	30%		5%		15%		
UdenarStCr131	14,15	40,00	35,00	418,25	133,00	0,18	0,51	2,09
UdenarStCr45	17,54	45,00	40,00	210,00	178,50	0,25	0,35	1,90
UdenarStCr11	10,42	25,00	50,00	225,75	315,00	0,15	0,20	1,55
UdenarStCr01	8,14	12,50	15,00	61,25	87,50	0,25	0,17	1,45
UdenarStCr17	11,46	40,00	85,00	315,00	374,50	0,18	0,45	1,43

Genotipo	Rto	S ₁	S ₂	ABCPE ₁	ABCPE ₂	TD ₁	TD ₂	IS
	50%	30%		5%		15%		
UdenarStCr135	7,91	25,00	5,00	192,50	24,50	0,09	0,24	1,41
UdenarStCr60	13,84	35,00	65,00	372,75	528,50	0,13	0,42	1,40
UdenarStCr19	11,51	65,00	100,00	1013,50	1710,00	0,12	1,73	1,22
UdenarStCr61	9,80	52,50	100,00	853,75	1205,00	0,11	2,47	1,02
UdenarStCr130	4,87	15,00	17,50	96,25	68,25	0,17	0,43	0,91
UdenarStCr66	8,73	57,50	100,00	1212,25	1925,00	0,11	1,34	0,90
UdenarStCr46	6,62	25,00	30,00	122,50	210,00	0,26	0,13	0,88
UdenarStCr173	3,81	12,50	8,50	82,25	40,25	0,16	0,21	0,82
UdenarStCr16	4,18	25,00	10,00	192,50	42,00	0,09	0,34	0,80
UdenarStCr62	5,69	27,50	27,50	364,00	113,75	0,11	0,31	0,78
UdenarStCr37	5,00	75,00	85,00	890,50	1212,50	0,20	0,13	0,71
UdenarStCr65	9,91	90,00	100,00	1718,50	1666,00	0,14	1,34	0,69
UdenarStCr155	6,25	50,00	27,50	402,50	222,25	0,17	0,13	0,69
UdenarStCr32	4,79	35,00	40,00	192,50	280,00	0,23	0,14	0,65
UdenarStCr79	4,28	35,00	30,00	273,00	126,00	0,14	0,38	0,63
UdenarStCr59	7,54	65,00	100,00	1100,50	1764,50	0,14	1,40	0,63
UdenarStCr150	5,81	47,50	65,00	374,50	262,50	0,19	0,51	0,59
UdenarStCr157	6,68	70,00	70,00	558,25	346,50	0,24	0,44	0,54
UdenarStCr44	4,81	35,00	60,00	231,00	213,50	0,20	0,81	0,53
UdenarStCr24	4,58	45,00	50,00	302,75	210,00	0,19	0,42	0,50
UdenarStCr51	7,52	65,00	75,00	465,50	577,50	0,15	0,18	0,46
UdenarStCr54	7,36	80,00	100,00	1506,00	2054,50	0,12	1,14	0,44
UdenarStCr10	5,22	45,00	57,50	423,50	271,25	0,16	0,36	0,43
UdenarStCr22	5,65	40,00	75,00	313,25	406,00	0,13	0,46	0,41
UdenarStCr122	1,70	25,00	17,50	273,00	85,75	0,11	0,27	0,36
UdenarStCr30	6,25	50,00	100,00	428,75	700,00	0,17	2,62	0,31
UdenarStCr39	0,73	25,00	5,00	192,50	24,50	0,09	0,24	0,29
UdenarStCr170	4,59	30,00	85,00	215,25	308,00	0,16	0,85	0,28
UdenarStCr49	6,24	75,00	100,00	1553,50	1928,50	0,11	1,42	0,28
UdenarStCr14	0,83	25,00	10,00	227,50	42,00	0,13	0,34	0,26
UdenarStCr6	0,26	27,50	10,00	159,25	42,00	0,19	0,34	0,15
UdenarStCr58	5,43	85,00	100,00	1526,00	2121,00	0,12	0,95	0,10
UdenarStCr31	0,78	30,00	50,00	245,00	385,00	0,08	0,06	0,02
UdenarStCr52	2,92	50,00	87,50	325,50	428,75	0,17	0,35	0,02
UdenarStCr29	5,67	90,00	100,00	1363,00	1794,50	0,18	1,40	0,02
UdenarStCr12	0,00	15,00	45,00	127,75	192,50	0,12	0,39	0,02
UdenarStCr165	0,95	32,50	52,50	201,25	236,25	0,17	0,37	0,01
UdenarStCr125	2,31	65,00	50,00	549,50	388,50	0,21	0,20	-0,01
UdenarStCr36	0,00	25,00	40,00	192,50	210,00	0,09	0,26	-0,01
UdenarStCr109	0,57	30,00	45,00	196,00	161,00	0,19	0,73	-0,02

Genotipo	Rto	S ₁	S ₂	ABCPE ₁	ABCPE ₂	TD ₁	TD ₂	IS
	50%	30%		5%		15%		
UdenarStCr13	0,26	90,00	75,00	1695,00	1677,50	0,21	0,12	-0,03
UdenarStCr42	5,82	97,00	100,00	2052,50	2191,00	0,17	0,95	-0,03
UdenarStCr3	0,00	35,00	30,00	227,50	175,00	0,16	0,19	-0,03
UdenarStCr23	4,58	65,00	100,00	735,00	630,00	0,11	2,62	-0,05
UdenarStCr142	0,17	30,00	45,00	208,25	164,50	0,16	0,36	-0,06
UdenarStCr8	1,77	60,00	55,00	441,00	472,50	0,28	0,22	-0,10
UdenarStCr35	3,37	65,00	97,50	407,75	698,25	0,23	0,59	-0,11
UdenarStCr56	4,15	87,50	100,00	1614,75	1859,50	0,15	0,95	-0,13
UdenarStCr137	2,70	85,00	65,00	775,25	336,00	0,28	0,42	-0,18
UdenarStCr141	1,20	67,50	62,50	381,50	253,75	0,23	0,49	-0,24
UdenarStCr48	3,16	85,00	100,00	1728,50	972,50	0,12	1,31	-0,25
UdenarStCr118	1,25	75,00	62,50	505,75	246,75	0,25	0,53	-0,29
UdenarStCr148*	3,54	90,00	100,00	1056,00	883,50	0,16	1,90	-0,31
UdenarStCr18	0,10	57,50	55,00	411,25	507,50	0,16	0,19	-0,32
UdenarStCr15	1,04	65,00	75,00	297,50	297,50	0,40	0,58	-0,34
UdenarStCr133	0,43	55,00	75,00	448,00	311,50	0,18	0,41	-0,35
UdenarStCr126	2,88	80,00	100,00	570,50	444,50	0,23	2,80	-0,39
UdenarStCr40	3,81	80,00	100,00	642,25	752,50	0,35	2,62	-0,41
UdenarStCr122	0,00	55,00	77,50	465,50	309,75	0,18	0,58	-0,44
UdenarStCr5	0,00	57,50	92,50	309,75	1006,25	0,21	0,34	-0,47
UdenarStCr21	1,28	75,00	100,00	1392,50	1682,00	0,14	1,40	-0,48
UdenarStCr114	2,01	90,00	97,50	507,50	558,25	0,37	0,59	-0,49
UdenarStCr162	0,18	60,00	90,00	355,25	476,00	0,22	0,36	-0,50
UdenarStCr26	3,19	97,00	100,00	1965,00	2292,50	0,17	1,31	-0,50
UdenarStCr132	0,69	82,50	75,00	757,75	542,50	0,23	0,21	-0,52
UdenarStCr53	1,76	85,00	100,00	1917,50	1962,00	0,13	1,40	-0,56
UdenarStCr67	2,52	95,00	100,00	1903,50	2191,00	0,15	1,34	-0,57
UdenarStCr27	1,86	80,00	100,00	567,00	686,00	0,19	2,60	-0,58
UdenarStCr38	2,30	85,00	100,00	542,50	416,50	0,33	2,85	-0,58
UdenarStCr34	2,54	97,50	100,00	1476,75	1960,00	0,22	1,32	-0,58
UdenarStCr168	0,74	85,00	85,00	756,00	374,50	0,37	0,45	-0,60
UdenarStCr63	1,64	90,00	100,00	1755,50	2047,50	0,15	1,30	-0,63
UdenarStCr41	1,10	75,00	100,00	997,50	546,00	0,14	2,67	-0,65
UdenarStCr4	2,23	97,50	100,00	806,75	1036,00	0,25	1,90	-0,66
UdenarStCr43	1,95	97,00	100,00	2036,75	1906,00	0,16	1,30	-0,67
UdenarStCr139	0,63	90,00	95,00	815,50	717,50	0,27	0,39	-0,71
UdenarStCr136	0,90	75,00	100,00	658,00	703,50	0,22	2,85	-0,72
UdenarStCr57	1,18	85,00	100,00	686,00	707,00	0,25	2,80	-0,72
UdenarStCr111	0,29	90,00	95,00	546,00	546,00	0,41	0,59	-0,75
UdenarStCr172	0,60	60,00	100,00	386,75	392,00	0,27	5,33	-0,76

Genotipo	Rto	S ₁	S ₂	ABCPE ₁	ABCPE ₂	TD ₁	TD ₂	IS
	50%	30%		5%		15%		
UdenarStCr25	0,42	80,00	100,00	775,25	689,50	0,20	2,80	-0,77
UdenarStCr124	5,00	100,00	100,00	1260,00	1435,00	1,78	2,45	-0,78
UdenarStCr47	0,59	85,00	100,00	813,75	931,00	0,15	2,67	-0,78
UdenarStCr20	0,89	92,50	100,00	1046,50	735,00	0,24	2,61	-0,81
UdenarStCr138	0,89	80,00	100,00	500,50	406,00	0,23	5,28	-0,83
UdenarStCr159	0,49	90,00	100,00	815,50	707,00	0,27	2,80	-0,89
UdenarStCr161	0,00	90,00	100,00	490,00	476,00	0,37	2,85	-0,93
UdenarStCr127	1,46	100,00	100,00	722,75	647,50	1,84	2,61	-1,08
UdenarStCr33	0,00	92,50	100,00	481,25	840,00	0,54	4,81	-1,12
UdenarStCr164	0,57	100,00	100,00	798,00	647,50	1,81	2,68	-1,22
UdenarStCr55	0,58	100,00	100,00	1823,50	2240,00	0,91	1,29	-1,27
UdenarStCr113	0,00	100,00	100,00	586,25	441,00	1,82	2,85	-1,27

Con base en los valores del índice de selección (IS) de los 97 genotipos (Tabla 5) se construyó la Tabla 6, donde se muestra la distribución de frecuencias en siete clases, la clase uno representa el 9,27% con nueve genotipos, la clase dos representa el 31,96% con 31 genotipos, la clase tres representa el 22,68% con 22 genotipos, la clase cuatro representa el 17,53% con 17 genotipos, la clase cinco representa el 10,31% con 10 genotipos, la clase seis representa el 6,19% con 6 genotipos y la clase siete representa el 2,06% con 2 genotipos. Esto nos permite indicar que los diez genotipos seleccionados están en la clase siete, seis y parte de la cinco.

Tabla 6. Frecuencias relativas y acumuladas de clase de 97 genotipos de papa criolla en estudio según el índice de selección (IS).

CLASE	LI	LS	MC	FA	FR	FMeQ	FMaQ
1	-1,27	-0,79	-1,03	9	0,09	9	97
2	-0,79	-0,31	-0,55	31	0,32	40	88
3	-0,31	0,17	-0,07	22	0,23	62	57
4	0,17	0,65	0,41	17	0,18	79	35
5	0,65	1,13	0,89	10	0,10	89	18
6	1,13	1,61	1,37	6	0,06	95	8
7	1,61	2,09	1,85	2	0,02	97	2

LI= límite inferior, LS= límite superior, MC= marca de clase, FA= Frecuencia absoluta, FR= frecuencia relativa, FMeQ= frecuencia acumulativa menor que, FMaQ = frecuencia acumulativa mayor que.

La distribución de las 97 introducciones de papa en cada una de las siete clases, determinada por la tabla de distribución de frecuencias del IS (Tabla 6). Los genotipos UdenarStCr20, UdenarStCr138, UdenarStCr159, UdenarStCr161, UdenarStCr127, UdenarStCr33, UdenarStCr164, UdenarStCr55 y UdenarStCr113 se ubicaron en la primera clase (Tabla 7), que corresponden al 9,28% de la población evaluada, con valores bajos de índices de selección (-1,27 a -0,79) y rendimientos nulos o muy bajos (0 a 1,46 t.ha⁻¹), con severidades finales entre 90 y 100% para la escala descrita por Henfling (1987) y 100% para la escala de Clive (1970) (Tabla 5).

En esta primera clase los genotipos presentaron tasas de desarrollo (para la escala descrita por Henfling, 1987) que fluctúan entre 0,23 y 1,81 unidades/día, con alta susceptibilidad a *P. infestans*, teniendo cierto similitud con el estudio realizado por Fry (1978), quien evaluó diferentes variedades de papa, aplicando diferentes dosis de mancozeb contra *P. infestans*, obteniendo en la variedad Hudson, muy susceptible al tizón tardío, una severidad final de 98% y una tasa de desarrollo de 0,28 unidades por día, sin aplicación del fungicida, y con aplicación de fungicida alcanza una severidad final de 35% y una tasa de desarrollo de 0,18 unidades por día.

Acorde con los resultados obtenidos, los materiales genéticos de la clase uno son susceptibles, por lo tanto, se corrobora lo que manifiestan Rodríguez *et al.* (2004) en torno a que el patógeno dirige su ataque principalmente al follaje, destruyendo los tejidos de las hojas, disminuyendo la fotosíntesis debido a la reducción de la superficie fotosintética de la planta, afectando la cantidad de radiación fotosintéticamente activa interceptada por el follaje y la capacidad de ser traslocada a los tubérculos. Es importante anotar que el periodo de mayor impacto en el rendimiento total y en la calidad de los tubérculos es cuando el inicio de la epidemia ocurre en el período previo al inicio de tuberización (Romero *et al.*, 2012).

Tabla 7. Materiales genéticos de papa criolla evaluados por su comportamiento ante *P. infestans* agrupados acorde con la tabla de distribución de frecuencias del IS (Tabla 6).

Clase	Genotipo
1	UdenarStCr113, UdenarStCr55, UdenarStCr164, UdenarStCr33, UdenarStCr127, UdenarStCr161, UdenarStCr159, UdenarStCr138, UdenarStCr20
2	UdenarStCr47, UdenarStCr124, UdenarStCr25, UdenarStCr172, UdenarStCr111, UdenarStCr57, UdenarStCr136, UdenarStCr139, UdenarStCr43, UdenarStCr4, UdenarStCr41, UdenarStCr63, UdenarStCr168, UdenarStCr34, UdenarStCr38, UdenarStCr27, UdenarStCr67, UdenarStCr53, UdenarStCr132, UdenarStCr26, UdenarStCr162, UdenarStCr114, UdenarStCr21, UdenarStCr5, UdenarStCr122, UdenarStCr40, UdenarStCr126, UdenarStCr133, UdenarStCr15, UdenarStCr18, UdenarStCr148
3	UdenarStCr118, UdenarStCr48, UdenarStCr141, UdenarStCr137, UdenarStCr56, UdenarStCr35, UdenarStCr8, UdenarStCr142, UdenarStCr23, UdenarStCr3, UdenarStCr42, UdenarStCr13, UdenarStCr109, UdenarStCr36, UdenarStCr125, UdenarStCr165, UdenarStCr12, UdenarStCr29, UdenarStCr52, UdenarStCr31, UdenarStCr58, UdenarStCr6.
4	UdenarStCr14, UdenarStCr49, UdenarStCr170, UdenarStCr39, UdenarStCr30, UdenarStCr122, UdenarStCr22, UdenarStCr10, UdenarStCr54, UdenarStCr51, UdenarStCr24, UdenarStCr44, UdenarStCr157, UdenarStCr150, UdenarStCr59, UdenarStCr79, UdenarStCr32
5	UdenarStCr155, UdenarStCr65, UdenarStCr37, UdenarStCr62, UdenarStCr16, UdenarStCr173, UdenarStCr46, UdenarStCr66, UdenarStCr130, UdenarStCr61
6	UdenarStCr19, UdenarStCr60, UdenarStCr135, UdenarStCr17, UdenarStCr01, UdenarStCr11
7	UdenarStCr45, UdenarStCr131

En cuanto a la segunda clase estuvo representada por 31 genotipos, basados en la distribución de frecuencias del índice de Selección (IS) (Tabla 6), como UdenarStCr148 UdenarStCr18, UdenarStCr15, UdenarStCr133, UdenarStCr126, UdenarStCr40, UdenarStCr122, UdenarStCr5, UdenarStCr21, UdenarStCr114, UdenarStCr162, UdenarStCr26, UdenarStCr132, UdenarStCr53, UdenarStCr67, UdenarStCr27, UdenarStCr38, UdenarStCr34, UdenarStCr168, UdenarStCr63, UdenarStCr41, UdenarStCr4, UdenarStCr43, UdenarStCr139, UdenarStCr136, UdenarStCr57, UdenarStCr111, UdenarStCr172, UdenarStCr25, UdenarStCr124 y UdenarStCr47, corresponden al 31,96% de la población evaluada. Los índices de selección (-0,79 a -0,31) y rendimientos (0,0 a 5,00 t.ha⁻¹) de ésta clase son bajos,

con severidades finales entre 55 y 100% para la escala descrita por Henfling (1987) y para la escala de Clive (1970) (Tabla 5), no considerados para una segunda fase de evaluación.

En la tercera clase basados en la distribución de frecuencias del IS (Tabla 6 y 7), se encuentran 22 introducciones como UdenarStCr6, UdenarStCr58, UdenarStCr31, UdenarStCr52, UdenarStCr29, UdenarStCr12, UdenarStCr165, UdenarStCr125, UdenarStCr36, UdenarStCr109, UdenarStCr13, UdenarStCr42, UdenarStCr3, UdenarStCr23, UdenarStCr142, UdenarStCr8, UdenarStCr35, UdenarStCr56, UdenarStCr137, UdenarStCr141, UdenarStCr48, UdenarStCr118, que corresponden el 22,68% de la población evaluada. Los índices de selección (-0,31 a 0,17) y rendimientos (0,00 a 5,82 t.ha⁻¹) de ésta clase son bajos, con severidades finales entre 15 y 90% para la escala descrita por Henfling (1987) y de 10 y 100% para la escala de Clive (1970) (Tabla 5), siendo descartados para su selección.

En la cuarta clase se encuentran 17 genotipos, basados en la distribución de frecuencias del IS (Tabla 6 y 7), siendo UdenarStCr32, UdenarStCr79, UdenarStCr59, UdenarStCr150, UdenarStCr157, UdenarStCr44, UdenarStCr24, UdenarStCr51, UdenarStCr54, UdenarStCr10, UdenarStCr22, UdenarStCr122, UdenarStCr30, UdenarStCr39, UdenarStCr170, UdenarStCr49 y UdenarStCr14, que corresponden el 17,53% de la población evaluada. Los índices de selección (0,17 a 0,65) y rendimientos (0,73 a 7,54 t.ha⁻¹) de ésta clase son bajos, con severidades finales entre 25 y 80% para la escala descrita por Henfling (1987) y de 5 y 100% para la escala de Clive (1970) (Tabla 5), considerados no aptos para su selección.

Son diez los genotipos pertenecientes a la quinta clase, siendo UdenarStCr61, UdenarStCr130, UdenarStCr66, UdenarStCr46, UdenarStCr173, UdenarStCr16, UdenarStCr62, UdenarStCr37, UdenarStCr65 y UdenarStCr155, con la particularidad que los dos primeros genotipos se los seleccionó para un segundo ciclo de cultivo, debido a los valores del índices de selección (1,02 y 0,91), siendo resultado del rendimiento 9,08 y 4,87 t.ha⁻¹, severidades finales de 52,50 y 15% con tasas de desarrollo de 0,11 y 0,17 unidades/día, para la escala descrita por Henfling (1987) y severidad del 100 y 17,50% con tasas de desarrollo de 2,47 y 0,43 unidades/día, para la escala de Clive (1970). Hay que recalcar que los diez genotipos pertenecientes a esta clase representan el 10,31% de la población (Tablas 5, 6, 7 y Anexo 5).

Se destacaron los genotipos UdenarStCr11, UdenarStCr01, UdenarStCr17, UdenarStCr135, UdenarStCr60 y UdenarStCr19 ubicándose en la sexta clase con valores altos de IS (1,22 a 1,55), representando el 6,19 % de la población, como resultado del rendimiento que va desde 7,91 hasta 13,84 t.ha⁻¹, con severidades finales del 12,50 a 65% cuya tasa de desarrollo oscilaron entre 0,09 a 0,25 unidades/día y ABCPE con valores de 61,25 a 1.013,50 para la escala descrita por Henfling (1987) y una severidad final del 5 a 100%, con una tasa de desarrollo de 0,17 a 1,73 unidades/día y ABCPE con valores de 24,50 a 1.710 para la escala de Clive (1970), catalogados como tolerantes a *P. infestans* (Tablas 5, 6 y 7 y Anexo 5), incluyéndose en el grupo de los genotipos seleccionados que se evaluarán en una segunda fase de investigación.

En cuanto a esta clase existen valores altos para el ABCPE (1.013,50) como es el caso del genotipo UdenarStCr19, teniendo cierta similitud con el estudio de Gutiérrez *et al.* (2016), que mostraron en la evaluación a gota o tizón tardío (*Phytophthora infestans*), en el cultivar Unica obtuvieron valores de 964 de ABCPE siendo el ataque moderado (Control resistente: 750 / Control susceptible: 1.230) y 2.901 de AUDPC en ataque severo (Control resistente: 1387 / Control susceptible: 2835). Al respecto este genotipo estaría considerado dentro del ataque moderado, catalogado como tolerante a gota o tizón tardío (*Phytophthora infestans*).

El 2,06% de los materiales genéticos evaluados se ubican en la clase siete. A ésta pertenecen UdenarStCr131 y UdenarStCr45, obteniendo los mayores valores de IS (2,09 y 1,90) siendo catalogados como tolerantes, como resultado del rendimientos de 14,15 y 17,54 t.ha⁻¹, severidad final de 40 y 45 %, para escala descrita por Henfling (1987) y de 35 a 40% para la escala de Clive (1970) con un ABCPE de 418, 25 y 210 unidades, para la escala descrita por Henfling (1987) y de 133,00 y 178,50 unidades para la escala de Clive (1970), cuya tasa de desarrollo de 0,18 y 0,25 unidades/día para la escala descrita por Henfling (1987) y 0,51 y 0,35 unidades/día para la escala de Clive (1970) (Tablas 5, 6 y 7 y Anexo 5), seleccionados para un segundo ciclo de cultivo.

Acorde con los resultados obtenidos, se seleccionaron 10 genotipos de papa criolla que se encuentran en la clase siete, seis y cinco (dos genotipos seleccionados en esta clase) que

obtuvieron los mejores valores, sobresalientes en cuanto al rendimiento de tubérculos (t.ha^{-1}) y a la respuesta ante *P. infestans*. catalogados como tolerantes, siendo UdenarStCr131, UdenarStCr45, UdenarStCr11, UdenarStCr01, UdenarStCr17, UdenarStCr135, UdenarStCr60, UdenarStCr19, UdenarStCr61 y UdenarStCr130 (Tablas 5, 6 y 7 y Anexo 5), presentando rendimientos que oscilan entre 4,87 y 17,54 t.ha^{-1} correspondiendo al 9,7% de los genotipos en estudio, presentando diferencias significativas, con el resto de genotipos evaluados, se puede inferir la posible existencia de resistencia horizontal en la colección evaluada, coincidiendo con lo planteado por Niks y Lindhout (2004), quienes establecen que la diferencia en la reacción de cada genotipo se debe a la capacidad de la planta para servir como hospedante y su reacción con el patógeno. Esta respuesta depende de su constitución genética y las combinaciones previas de los factores ambientales que darán respuestas diferentes a las interacciones de células y tejidos de la planta en determinado momento.

Los genotipos seleccionados presentaron tasas de desarrollo (para la escala descrita por Henfling, 1987) que fluctúan entre 0,09 a 0,25 unidades/día, sin ser inmunes a *P. infestans*, existiendo cierta similitud con el estudio de Escalante y Farrera, (2004), cuyas tasas de infección, del primer, segundo y tercer ciclo, resultaron elevados, variando entre 0,14 y 0,40 unidades/día, evidenciándose un patógeno altamente agresivo, siendo considerada como un parámetro cuantitativo que permite diferenciar genotipos resistentes y susceptibles (Castaño *et al.*, 1996). Por lo que, en esta investigación, se pudo diferenciar la reacción de cada uno de los genotipos, con relación a la evolución de la enfermedad en el tiempo.

Se destaca a los genotipos seleccionados, por presentar severidades finales (para la escala descrita por Henfling, 1987) que fluctúan entre 12,5 a 65% , permitiendo comparar con el estudio de Betancourth *et al* (2008) al evaluar la respuesta de nueve genotipos de papa frente a la infección con *P. infestans* encontrando que los genotipos Pintada, Parda Suprema, Betina y Roja Loca presentaron un mayor grado de tolerancia a la enfermedad, con severidades de 22,0 a 41,22 % y rendimientos totales de 20,11 a 23,36 t.ha^{-1} demostrando que la severidad de la enfermedad sobre el rendimiento del cultivo fue determinante.

Al ser considerados como genotipos tolerantes se ajustó a la definición de Elliott (1996), “La tolerancia a la enfermedad es la capacidad de las plantas para producir una buena cosecha aun cuando sean infectadas por un patógeno. Además, la tolerancia es el resultado de las características hereditarias específicas de la planta hospedante que permite que el patógeno se desarrolle y propague en ella, mientras que la planta sobrevive para dar una buena cosecha”.

3.1.1. Análisis de Correlación Múltiple

Se presenta el Análisis de Correlación de Pearson entre las variables Rendimiento (Rto), severidad en escala de Henfling (S_1), área bajo la curva de progreso de la enfermedad según la escala de Henfling ($ABCPE_1$) y tasa de desarrollo según la escala de Henfling (TD_1) (Tabla 8).

El Rto y S_1 muestran un coeficiente de correlación significativo de -0,258 (Tabla 8). En este caso, la correlación es baja de signo negativo, lo cual podría indicar que existe una tendencia leve, a medida que se incrementan los valores de severidad de gota (*P. infestans*) existen pérdidas en rendimiento de papa, corroborándose estos resultados por medio del hallazgo de Romero *et al.* (2012) en la que menciona que existe correlación significativa entre el rendimiento de cada categoría comercial de papa y cada una de las severidades acumuladas registradas a lo largo de la epifitía, en el caso del cultivar 'Alpha' ($r > 0.7$) explicando su mayor correlación con el rendimiento, debido a que coincidió con el inicio de tuberización, existiendo reducción en el rendimiento.

Analizando las variables $ABCPE_1$ y S_1 (Tabla 8) manifestaron un coeficiente de correlación positivo ($r=0,730^{**}$). Por lo tanto, a medida que se incrementa la severidad se incrementa el $ABCPE_1$, corroborándose con el trabajo de investigación de Zúñiga *et al.* (2000) al estimar el grado de resistencia a gota o tizón tardío (*P. infestans*) de cruzamientos de cultivares y clones de papa (*S. tuberosum* L.), basados en las variables consideradas como indicadoras de resistencia como tiempo de aparición de síntomas (TAS), área bajo la curva de progreso de la enfermedad ($ABCPE$) y tasa de desarrollo de la enfermedad (TD), cuya relación entre las variables $ABCPE_1$ y S_1 , resultaron positivamente correlacionadas ($r=0,471^{**}$).

La correlación entre S_1 y TD_1 fue de 0,39** (Tabla 8), valor considerado bajo, a medida que se incrementa levemente la severidad (S_1) existe un leve incremento de la tasa de desarrollo (TD), comparándose este resultado con el estudio de Zúñiga *et al.* (2000) al estimar el grado de resistencia a gota o tizón tardío (*P. infestans*) de cruzamientos de cultivares y clones de papa (*S. tuberosum* L.), mostrando entre las variables S_1 y TD_1 correlación positiva (0,587**) lo que se infiere que dichas variables efectivamente son indicadoras de la resistencia.

Una cierta desventaja podría ser el hecho de que $ABCPE_1$ no puede describir directamente el impacto de la enfermedad en el rendimiento total, posiblemente a la influencia que ejercen los factores ambientales y genéticos que determinan la resistencia en las plantas de papa (Malcomson y Black 1966), determinando su capacidad de producción, siendo posiblemente las causas directas de la nula correlación.

Tabla 8. Análisis de Correlación de Pearson entre rendimiento (Rto), severidad en escala de Henfling (S_1), área bajo la curva de progreso de la enfermedad según la escala de Henfling ($ABCPE_1$) y tasa de desarrollo según la escala de Henfling (TD_1) evaluadas en 97 genotipos de papa por su respuesta a *P. infestans*.

Variables	Rto	S_1 (%)	$ABCPE_1$	TD_1
Rto	1	-0,258*	-0,0003ns	-0,18ns
S_1 (%)		1	0,73**	0,39**
$ABCPE_1$			1	0,06ns
TD_1				1

ns = no significativo, * = significativo al 5%, ** = significativo al 1%.

Bajo condiciones ambientales favorables existe un mayor desarrollo del patógeno, lo que conlleva a que los materiales de mayor resistencia genética poligénica soporten la invasión de la enfermedad en los tejidos de la planta. El presente hallazgo se corrobora con el trabajo de Jha *et al.* (2017), quienes manifiestan que las condiciones climáticas como la alta humedad relativa, la alta precipitación y la temperatura mínima se correlacionan positivamente con la

severidad, formando un microclima del dosel, favorable en la producción de esporas asexuales y una rápida dispersión del inóculo secundario.

Las variables S_1 con respecto a los parámetros T_{med} y T_{min} manifestaron un coeficiente de correlación negativa ($r = -0,70^{**}$ y $-0,33^{**}$), existiendo un incremento del porcentaje del área foliar afectada por *P. infestans* a través del tiempo, por lo que se deduce en este estudio que la temperatura media ($13,8^{\circ}\text{C}$) tuvo mayor efecto que la temperatura mínima ($8,9^{\circ}\text{C}$) que favoreció al desarrollo del patógeno (*P. infestans*). Teniendo relación con la investigación de Hurtado *et al.* (2013) menciona que la expresión de la enfermedad (severidad), estuvo determinada por las condiciones agroclimáticas favorables para *P. infestans* y la aparición de esporangios sobre los tejidos requiere de una humedad relativa de 80% y una temperatura de 8 a 14°C .

Las variables severidad con respecto a T_{max} manifestaron un coeficiente de correlación positiva ($r = 0,35^{**}$), existiendo un leve incremento de infección por *P. infestans*, pudiéndose explicar mediante el estudio de Iglesias *et al.* (2010) la concentración en la atmósfera de *Phytophthora infestans*, en el cultivo de papa, con niveles máximos diarios que van desde 82 a 145 esporas / m^3 , como resultado de la media de temperatura máxima, alrededor de 16 - 23°C . Estos intervalos son adecuados para la producción de conidios.

Las variables S_1 con respecto a PR y HR manifestaron un coeficiente de correlación negativo ($r = -0,11^*$ y $-0,10^*$) valor considerado bajo, lo cual podría indicar que existe una tendencia de incremento del porcentaje del área foliar afectada por *P. infestans* a través del tiempo, con precipitación acumulada durante del ciclo de cultivo de 413,4 mm con humedad relativa de 93,6%, corroborándose con lo que menciona Santa *et al.* (2018) mediante la evaluación de 94 genotipos de papa, estuvieron directamente relacionados con la precipitación acumulada para el ciclo en campo de 24 semanas de 425 mm, generando alta humedad relativa (90 – 100%), temperatura promedio de $12,55^{\circ}\text{C}$ la cual jugó un importante papel en el desarrollo de una epidemia de *P. infestans* en campo.

Tabla 9. Análisis de Correlación de Pearson entre severidad (%) en escala de Henfling (S_1), temperatura media en °C (Tmed), temperatura máxima en °C (Tmáx), temperatura mínima en °C (Tmin), precipitación en mm (PR) y humedad relativa en porcentaje (HR) registradas durante la evaluación de 97 genotipos de papa por su respuesta a *P. infestans*.

Variables	S_1	Tmed	Tmáx	Tmin	PR	HR
S_1	1	-0,70**	0,35**	-0,33**	-0,11*	-0,10*
Tmed		1	-0,03ns	0,26**	0,32**	0,45**
Tmax			1	-0,113*	-0,27**	0,12**
Tmin				1	-0,55**	-0,49**
PR					1	0,72**
HR						1

ns = no significativo, * = significativo al 5%, ** = significativo al 1%.

3.1.2. Análisis de regresión múltiple entre variables meteorológicas y enfermedad

Las condiciones climáticas fueron favorables para el desarrollo de gota (*P. infestans*) en el ensayo (Anexo 6), debido a que existieron lluvias regulares, una temperatura media de 13,8°C, temperatura media máxima de 17,9°C y temperatura media mínima 8,9°C. La humedad relativa fue alta (93,6%) durante todo el período de crecimiento, favoreciendo la epidemia de gota en el estudio. La precipitación acumulada durante el ciclo de cultivo de 413,4 mm, en épocas de sequí se realizaron riegos al cultivo. Relacionándose el presente estudio con lo que menciona la CIP, (2011) con temperatura entre 12° a 15°C y una humedad relativa del 95 a 100%, se estimula la producción y liberación de 8 a 10 zoosporas en el interior de los esporangios, los cuales se enquistan y pueden formar un tubo germinativo que ingresa a la hoja a través de las estomas o por la cutícula de la hoja (Smart *et al.*, 2000).

En la presente investigación la expresión de la enfermedad estuvo determinada por las condiciones climáticas favorables para *P. infestans* como la variación de temperatura,

humedad relativa y surgimiento de precipitaciones en la zona de estudio, condiciones que favorecen la aparición y desarrollo de gota de la papa. Si las condiciones climáticas son favorables para el desarrollo de la enfermedad, y las variedades empleadas son susceptibles, las pérdidas pueden alcanzar el 100% si no se realiza ningún tipo de protección (Miranda *et al.*, 2005).

Castillo *et al.*, 2010. Mediante los registros del macro y microclima foliar, en la variedad Desirée y su relación con la incidencia de gota se destaca que la humedad relativa se presentó con 5 periodos nocturnos de 12, 10, 12, 12 y 12 horas $\geq 90\%$, es decir, un total de temperatura que osciló entre 14,1 y 27,2 °C. Estos resultados se relacionan con los obtenidos por Smith, (1956), cuando la temperatura mínima es superior a 10 ° C y la humedad relativa es mayor que 90% durante 11 h, durante dos días consecutivos, favorecen el desarrollo de *P. infestans* en la papa.

El Análisis de Regresión de la severidad (S_1) en función de la precipitación (PP), humedad relativa (HR), temperatura media (Tmed), temperatura máxima (Tmax) y temperatura mínima (Tmin) permitió establecer que el modelo que mejor explicó la influencia del clima sobre la enfermedad ($R^2 = 0,64$), fue el siguiente:

$$S_1 = -127,61 - 25,14T_{med} + 27,33T_{max} + 0,54PR$$

La temperatura máxima y precipitación tuvo un efecto de incremento de la severidad, pero el que más contribuyó para su desarrollo fue la temperatura media con efecto negativo. La enfermedad presentó un rápido crecimiento exponencial, cumpliendo con los componentes del triángulo de la enfermedad, es decir, un ambiente favorable, un patógeno virulento y la diferencia en respuesta, dada por la constitución genética de las introducciones evaluadas.

Bajo la modalidad con control de la gota, exclusivo para este ciclo de cultivo, el genotipo UdenarStCr43, fue uno de los primeros en manifestar los síntomas de la enfermedad a los 43 días después de la siembra (13 días después de la última aspersión de fungicida protectante

para *P. infestans*) y a los 71 días después de la siembra todos los genotipos estuvieron afectados (Anexo 1).

Hernández *et al.* (2017) mencionan que las mejores condiciones para la expresión de los síntomas de *P. infestans* en un cultivo papa a los 67 días después de la siembra se dieron cuando la temperatura media osciló entre 14 y 15°C, la humedad relativa entre 76 y 82% y precipitaciones de 13,6 mm (periodo de 24 horas).

Así mismo, se pronostica el brote de gota o tizón tardío de la papa de 7 a 14 días después de la ocurrencia de diez días favorables consecutivos. Considerando los días favorables a gota cuando la temperatura promedio de 5 días, está por debajo de 22°C y la precipitación total de los últimos 10 días, es de 30 mm o más, por otra parte, se consideran días desfavorables, cuando las temperaturas mínimas están debajo de 7.2°C (Hyre, 1954 y García *et al.*, 2008).

3.1.3. Análisis de sendero primer ciclo

Se presenta el Análisis de Sendero del rendimiento con relación a las variables severidad (S_1), $ABCPE_1$ y tasa de desarrollo (TD_1) de *P. infestans* evaluados en papa criolla (Tabla 10).

La correlación entre la severidad (S_1) de *P. infestans* y el rendimiento fue de -0,258. El efecto directo de la severidad sobre el rendimiento fue de -0,564, con efectos indirectos de la S vía $ABCPE_1$ de 0,299 y TD_1 de 0,006 los cuales representan un total -0,306. El efecto que tuvo la severidad con el rendimiento fue influyente, determinándose que los genotipos UdenarStCr124, UdenarStCr127, UdenarStCr164, UdenarStCr55 y UdenarStCr113 alcanzaron la más alta severidad del 100% y rendimientos que varían de 0 a 5 t.ha⁻¹ (Tabla 5). Al respecto Betancourth *et al.* (2008) explica mediante análisis de sendero el efecto total de la severidad de *P. infestans* sobre el rendimiento fue negativo (-0,64) y de forma determinante, en los genotipos Roja Redonda, Rosada tipo Capiro y Roja Guata los cuales presentaron un alto porcentaje de severidad y al mismo tiempo mostraron los rendimientos más bajos.

La asociación entre $ABCPE_1$ de *P. infestans*, sobre el rendimiento fue de -0,0003, la cual está definida por el efecto directo de $ABCPE_1$ con un valor de -0,411. Los efectos indirectos de $ABCPE_1$ vía S_1 y TD_1 con valores de -0,412 y 0,001. Por ejemplo los genotipos UdenarStCr55, UdenarStCr43, UdenarStCr67, UdenarStCr53, UdenarStCr26 y UdenarStCr42 con valores altos de $ABCPE_1$ (1823,50 a 2052,50) con rendimientos muy bajos (0,58 a 5,82 t.ha⁻¹), presentando mayores afectaciones por *P. infestans* (Tabla 5). Al respecto Coca y Tolín (2013) informaron valores altos de $ABCPE$ y bajos rendimientos mostrados por Chojllu Phureja y Phureja Amarilla, causada por *Phytophthora infestans*. Lo que permite concluir que esta variable, no explica totalmente el efecto directo e indirecto que ejercen sobre el rendimiento en los 97 genotipos de papa criolla.

El efecto total de la TD_1 de *P. infestans*, sobre el rendimiento fue de -0,18 con un efecto directo de 0,016. Los efectos indirectos totales de TD_1 vía S y $ABCPE_1$ fueron de -0,22 y 0,024 (Tabla 9), explicando levemente el efecto directo e indirecto que ejercen sobre el rendimiento en los 97 genotipos de papa criolla.

Tabla 10. Análisis de Sendero del rendimiento en función de la severidad (S_1), $ABCPE_1$ y tasa de desarrollo (TD_1) de *P. infestans* en papa criolla (en la diagonal efectos directos y por encima y debajo de la diagonal efectos directos – indirectos).

Variables	S_1	$ABCPE_1$	TD_1	r_{Rto-x}
S_1	- 0,564	0,299	0,006	-0,258
$ABCPE_1$	- 0,412	0,411	0,001	-0,0003
TD_1	- 0,22	0,024	0,016	-0,18

3.2. Segundo ciclo

3.2.1. Severidad (S_1) de gota (*P. infestans*).

En el análisis de varianza (ANDEVA) para severidad, la interacción control gota x genotipo (C x G) no es significativa. Sin embargo, existen diferencias estadísticas significativas para el

factor Genotipos, debido a las características genéticas que gobierna a cada introducción (Tabla 11).

Según la prueba de comparación de promedios de Tukey (Tabla 12), UdenarStCr01, UdenarStCr11, UdenarStCr60, UdenarStCr61, UdenarStCr130, UdenarStCr131 y UdenarStCr135 no muestran diferencias significativas entre ellos por tener un comportamiento similar en la infección de la enfermedad. Estas introducciones exhiben los menores porcentajes de afección por gota que oscilan entre 28,75 y 36,25%, siendo diferentes estadísticamente a UdenarStCr40 y UdenarStCr17 que tienen los mayores porcentajes de infección con 77,5 y 78,13% respectivamente.

El genotipo UdenarSrCr17 además de presentar una alta susceptibilidad a la enfermedad, presentó un rendimiento bajo, contradictorio al primer ciclo donde su reacción al patógeno fue aceptable con buen rendimiento, lo que permitió seleccionarlo para el siguiente ciclo. Este es un claro caso de escape a la enfermedad, lo cual ocurre siempre que las plantas genéticamente susceptibles no sean infectadas, dado que los factores necesarios como hospedantes susceptibles, patógenos virulentos y ambiente favorable no coinciden o no interactúan en el momento oportuno o no tienen una duración suficiente, además en muchos casos, las plantas escapan de las enfermedades debido a que están entremezcladas con otro tipo de plantas que no son susceptibles al patógeno, por lo que la cantidad de inóculo que llega a ellas es mucho menor que si tuvieran plantas como único genotipo (Niks y Lindhout, 2004).

Tabla 11. ANDEVA para severidad en porcentaje (S_1), área bajo la curva de progreso de la enfermedad bajo escala de Henfling ($ABCPE_1$), área relativa bajo la curva de progreso de la enfermedad bajo escala de Henfling ($ABCPE_{r1}$), tasa de desarrollo bajo escala de Henfling (TD_1), número de tubérculos por planta (NTP) y rendimiento en $t.ha^{-1}$ (Rto) evaluados con control y sin control de gota (*Phytophthora infestans*) en 11 materiales genéticos de papa criolla bajo condiciones del Altiplano de Pasto.

FV	GL	S_1	$ABCPE_1$	$ABCPE_{r1}$	TD_1	NTP	Rto
Bloque	3	113,98	122392,44	0,004	0,002	61,70*	36,45*
Control (C)	1	560,05ns	1489410,82*	0,005ns	0,003ns	834,56*	507,02*
Error a	3	60,05	104899,84	0,003	0,002	21,31	37,02

Genotipo(G)	10	2844,50**	1650320,33**	0,048**	0,008*	212,96**	427,18**
C x G	10	82,55ns	117755,79ns	0,003ns	0,007*	61,46*	23,95*
Error b	60	54,27	135462,36	0,003	0,002	15,46	12,02
CV (%)		16,46	37,51	32,74	46,18	20,84	20,10
R²		0,90	0,71	0,75	0,58	0,80	0,88
Media		44,75	981,13	0,17	0,094	18,86	17,25

ns = no hay diferencias significativas; *= diferencia significativa; ** = Diferencia altamente significativa; CV = coeficiente de variación; R² = coeficiente de determinación.

Tabla 12. Prueba de comparación de medias de Tukey para la severidad en porcentaje bajo escala de Henfling (S₁), el área bajo la curva de progreso de la enfermedad bajo escala de Henfling (ABCPE₁) y el área relativa bajo la curva de progreso de la enfermedad bajo escala de Henfling (ABCPE_{r1}) evaluados con control y sin control de gota (*Phytophthora infestans*) en 11 materiales genéticos de papa criolla bajo condiciones del Altiplano de Pasto.

Material genético	S₁ (%)	ABCPE₁	ABCPE_{r1}
UdenarStCr01	28,75 a	568,31 a	0,10 a
UdenarStCr130	29,13 a	634,05 a	0,11 a
UdenarStCr131	30,00 a	631,97 a	0,11 a
UdenarStCr11	33,13 a	753,49 a	0,13 ab
UdenarStCr60	33,75 a	874,24 a	0,15 ab
UdenarStCr135	35,00 a	732,16 a	0,12 ab
UdenarStCr61	36,25 a	851,92 a	0,14 ab
UdenarStCr19	53,75 b	1131,60 a	0,20 b
UdenarStCr45	56,88 b	931,11 a	0,17 ab
UdenarStCr40 (T)	77,50 c	1814,86 b	0,31 c
UdenarStCr17	78,13 c	1868,79 b	0,31 c

Medias con misma letra no difieren estadísticamente, T = testigo.

Estos resultados demuestran que la gota o tizón tardío afecta el rendimiento del tubérculo a través de la destrucción del follaje y la consiguiente reducción del área fotosintética, por lo tanto, es necesario utilizar la estrategia de resistencia de la planta huésped a la enfermedad para controlar la gota (*P. infestans*) sin causar daño al medio ambiente por el uso excesivo de fungicidas (Namugga *et al.*, 2018).

3.2.2. Área bajo la curva del desarrollo de la enfermedad (ABCPE₁)

Mediante el análisis de varianza (ANDEVA), de la variable de área bajo la curva del desarrollo de la enfermedad ($ABCPE_1$), no se obtuvo significancia en la interacción control gota x genotipo, pero, existen diferencias estadísticas significativas para los factores control de gota y genotipos (Tabla 11), lo que permitió identificar diferentes respuestas de estos factores a la “gota” (*P. infestans*). La prueba de comparación de medias de Tukey (Tabla 12) indica que UdenarStCr01, UdenarStCr11, UdenarStCr19, UdenarStCr45, UdenarStCr60, UdenarStCr61, UdenarStCr130, UdenarStCr131 y UdenarStCr135 no ostentan diferencias estadísticas con valores de $ABCPE_1$ que van desde 568,31 hasta 1131,60. Estos nueve materiales genéticos superan estadísticamente a los genotipos UdenarStCr40 (Testigo comercial) y a UdenarStCr17, cuyos valores de $ABCPE_1$ de 1814,86 y 1868,79, respectivamente, los cuales registran rendimientos bajos (Tabla 14). Cuanto más alto es el ABCPE, más susceptible es el genotipo al patógeno (Arellano *et al.*, 2013).

Los genotipos con tolerancia a gota (*P. infestans*) fueron UdenarStCr01, UdenarStCr11, UdenarStCr45, UdenarStCr60, UdenarStCr61, UdenarStCr130, UdenarStCr131 y UdenarStCr135, obteniendo valores bajos de ABCPE ($< 931,11$) con porcentaje de severidad final promedio de 35,36. Los genotipos UdenarStCr19, UdenarStCr40, UdenarStCr17 se consideran susceptibles, con valores mayores de ABCPE ($> 1,131,60$) y con 69,790 % de severidad final promedio. Este comportamiento de los genotipos de papa ante el patógeno puede tratarse de poblaciones con resistencia no específica, de campo o resistencia horizontal. En general, la resistencia horizontal no evita que las plantas sean infectadas, sino que retarda el desarrollo de cada uno de los loci de infección en la planta, por lo tanto, retrasa la propagación de la enfermedad y el desarrollo de epifitias en el campo (Lemus, 2009)

En cuanto al factor control de gota, la prueba de Tukey indica que con fumigación se alcanza un promedio de 851,04 de $ABCPE_1$, que supera estadísticamente al lote sin fumigación con un promedio de 1111,23 de $ABCPE_1$. Esto es confirmado por los resultados de Sedláková *et al.* (2011) los cultivos sin protección fungicida mostraron valores más altos AUDPC en comparación con los cultivos tratados.

3.2.2.1. Área relativa bajo la curva de progreso de la enfermedad ($ABCPE_r$).

En el análisis de varianza (ANDEVA), no se obtuvo una interacción significativa control gota x genotipo para el ABCP_{Er1}, pero existen diferencias estadísticas significativas para el factor genotipos, debido a las características genéticas que gobierna a cada introducción en el estudio. Al hacer la comparación de promedios según la prueba de Tukey (Tabla 12), se observa que UdenarStCr01 UdenarStCr130, UdenarStCr131, UdenarStCr11, UdenarStCr60, UdenarStCr135, UdenarStCr61, y UdenarStCr45 no muestran diferencias estadísticas entre ellos, con valores que van 0,10 hasta 0,17 unidades/día. Estos ocho materiales genéticos superan estadísticamente a los genotipos UdenarStCr40 (Testigo comercial) y UdenarStCr17 con valor promedio de 0,31 unidades/día. Como se ha registrado anteriormente, éstos dos clones tienen rendimientos bajos, dado que la mayor parte de los recursos metabólicos se utilizan en la lucha contra los patógenos (Namugga *et al.*, 2018).

Es importante aclarar que los genotipos con más bajo ABCP_{Er1}, como son UdenarStCr01 (0,10 unidades) y UdenarStCr130 (0,11 unidades) no precisamente obtuvieron los mejores rendimientos, concordando con lo que menciona Namugga *et al.* (2018) que genotipos con valores inferiores de ABCP_{Er} no necesariamente tienen rendimientos altos, por ejemplo, un genotipo llamado 395,077.12 tenían el ABCP_{Er} media más baja en los sitios y las estaciones, pero no era la mejor productora, mientras que el genotipo de mayor producción conocido como 395,112.32 tenía valor alto de ABCP_{Er} con 0,22 unidades/día.

La escala de valoración permitió una determinación cuantitativa de la resistencia, tolerancia o susceptibilidad a *P. infestans* (Tabla 13), utilizando como variedad de referencia a UdenarStCr40 (Yema de huevo). Yuen y Forbes (2009) sugirieron que el valor 9 se debe asignar a los genotipos control altamente susceptibles. En la escala, se utilizaron los valores ascendentes para indicar aumento de la susceptibilidad.

De los 11 cultivares de papa evaluados, ocho tuvieron un valor de puntuación entre dos y cinco, por lo tanto, se catalogaron como tolerantes. Estos materiales genéticos corresponden a UdenarStCr01, UdenarStCr11, UdenarStCr45, UdenarStCr60, UdenarStCr61, UdenarStCr130, UdenarStCr131 y UdenarStCr135, mientras que los genotipos UdenarStCr19, UdenarStCr40

(Testigo comercial) y UdenarStCr17 con puntuación de seis a nueve son susceptibles (Tabla 12).

UdenarStCr01, UdenarStCr131 y UdenarStCr130 exhiben los valores más bajos de la escala (tres) y son considerados como tolerantes. Probablemente, se trata de una resistencia de tipo horizontal, donde los materiales genéticos exhiben síntomas, pero no reducen su rendimiento. Algunos investigadores han recomendado la selección de aquellos fenotipos que muestran resistencia, aunque estén infectados (Forbes y Landeo, 2006). Por otro lado, existen pocos casos en que la resistencia parcial se ha asociado claramente con genes R de vida corta (Sharma *et al.*, 2013).

Tabla 13. Reacción de resistencia, tolerancia o susceptibilidad de 11 materiales genéticos de papa criolla ante la gota (*Phytophthora infestans*) bajo condiciones del Altiplano de Pasto.

Material genético	Pedigrí	ABCP _{Er1}	*Escala	Reacción
UdenarStCr01	Andina	0,10	3	T
UdenarStCr131	Chaucha-15061281	0,11	3	T
UdenarStCr130	Rubi- 15061280	0,11	3	T
UdenarStCr135	Visinia- 15061323	0,12	4	T
UdenarStCr11	C.I.O 26,7 (Leona)	0,13	4	T
UdenarStCr61	Tornilla blanca M1	0,14	4	T
UdenarStCr60	Tornilla amarilla	0,15	4	T
UdenarStCr45	Kurikinga M1	0,17	5	T
UdenarStCr19	C.I.O 37,18 (Manzana)	0,20	6	S
UdenarStCr40	Yema de huevo	0,31	9	S
UdenarStCr17	C.I.O 34,15 (Tornilla Roja)	0,31	9	S

*Escala = valor numérico redondeado al número entero más próximo de susceptibilidad, ABCP_{Er1} = área relativa bajo la curva del progreso de la enfermedad. <0,5 = resistente (R); 0,5 – 5 = tolerante (T); >5 = susceptible (S).

3.2.2.2. Tasa de desarrollo (TD₁) de gota (*P. infestans*)

En el análisis de varianza (ANDEVA), indica que para tasa de desarrollo (TD₁) la interacción control gota x genotipo es significativa (Tabla 11), de ahí que se considera que el comportamiento de los materiales genéticos de papa criolla fue diferente en cuanto a las modalidades de control de *P. infestans* con fumigación y sin fumigación.

La prueba de comparación de medias indica que en general, la mayoría de las medias dentro de cada modalidad de control son similares (Tabla 14). Los valores de TD₁ en la modalidad con control fluctúan entre 0,07 unidades/día obtenido por UdenarStCr131 hasta 0,11 unidades/día adquirido por UdenarStCr45, introducción que fue estadísticamente superior a las demás introducciones. Dentro de la modalidad sin control, las TD₁ van desde 0,06 unidades/día registrado por UdenarStCr131 hasta 0,26 unidades/día obtenido por UdenarStCr17 considerado susceptible por la más alta tasa de infección, la cual supero estadísticamente a los demás materiales genéticos dentro de la modalidad antes mencionada.

La TD₁ con fungicida presentó un valor promedio de 0,09 unidades/día y sin fumigación fue de 0,10 unidades/día. Esto explica claramente que la aplicación de fungicidas protectantes disminuye la tasa de infección, aunque patógenos como *P. infestans* liberan zoosporas en el agua presente sobre las superficies foliares que facilitan su dispersión y el incremento de la enfermedad (Castaño, 2002).

Hay que destacar que el genotipo UdenarStCr19 alcanzó la tasa de desarrollo de 0,08 CC y 0,07 SC unidades/día siendo susceptible a la enfermedad. Coincidiendo esta información con lo que manifiesta Mendoza *et al.* (2006), la posibilidad de obtener tasas de infección bajas en materiales susceptibles cuando las evaluaciones de la enfermedad se hacen en la parte superior de la curva de desarrollo de la enfermedad, porque la cantidad de tejido susceptible disponible para la infección ya es limitada.

En el primer ciclo de cultivo los genotipos UdenarStCr19 y UdenarStCr17 se los catalogó como tolerantes, pero en el segundo ciclo de cultivo resultó susceptibles a *P. infestans*, posiblemente a las condiciones del hospedante y crecimiento del patógeno cambiaron. En términos epidemiológicos, cuando la resistencia de una variedad a una enfermedad se expresa uniformemente contra todas las razas del patógeno, se dice que es resistencia “horizontal” y, no implica interacción diferencial entre patógeno y hospedante. Su estabilidad es atribuible a su naturaleza poligénica, actúa reduciendo la efectividad de uno o más de los componentes del

parasitismo del patógeno a través de la acumulación de genes menores que actúan cuantitativamente en el hospedante (Van der Plank, 1984).

3.2.3. Número de tubérculo por planta (NTP)

En el análisis de varianza (ANDEVA) existe una interacción control gota x genotipo siendo significativa (Tabla 11), lo cual indica que un comportamiento diferencial de los materiales genéticos de papa criolla en cuanto a su reacción a *P. infestans* bajo cada una de las modalidades de control como son con fumigación y sin fumigación.

Según la prueba de comparación de promedios (Tabla 14) se observa que, dentro de la modalidad con control, UdenarStCr45 con 29,81 NTP, UdenarStCr17 con 31,06 NTP y UdenarStCr60 con 32,06 NTP obtuvieron los más altos promedios y fueron superiores estadísticamente respecto a los demás materiales genéticos, incluido el testigo UdenarStCr40 con 19,56 NTP. En la modalidad sin control, UdenarStCr45 con 19,69 NTP y UdenarStCr60 con 23,9 NTP fueron los de mejor NTP con diferencias significativas respecto al resto de introducciones evaluadas. En este caso, el testigo UdenarStCr40 con 12,63 NTP también fue superado por los dos materiales genéticos antes citados.

La modalidad con control mostró un promedio de 21,94 NTP mientras que sin control se registraron 15,06 NTP, lo cual indica que el potencial de producción de tubérculos se ve afectado por la presencia de la enfermedad y denota el efecto de la interacción del genotipo y el medio ambiente sobre las variables de crecimiento y los componentes de rendimiento (Muhinyuza *et al.*, 2014).

Por otro lado, se pudo observar que los genotipos con mayor número de tubérculos no fueron necesariamente los que tuvieron los más altos rendimientos, dado que en la mayoría de los casos el rendimiento de tubérculos es predominantemente influenciado por el peso del tubérculo, tal como lo corroboran Mehdi *et al.* (2008), quienes expresan que el rendimiento total de tubérculos se atribuye principalmente a un mayor número de tubérculos por planta y tamaño de tubérculo (Anexo 7).

Tabla 14. Prueba de comparación de medias DMS para el rendimiento en t.ha⁻¹ (Rto), número de tubérculos por planta (NTP) y tasa de desarrollo de la enfermedad (TD₁) bajo condiciones de control y sin control de la gota (*P. infestans*).

Material genético	Con control			Sin control		
	TD ₁	NTP	Rto	TD ₁	NTP	Rto
UdenarStCr131	0,07	27,44	27,69*	0,06	18,19	21,96*
UdenarStCr11	0,07	21,06	27,67*	0,08	16,06	19,6
UdenarStCr45	0,11*	29,81*	26,43	0,09	19,69*	19,08
UdenarStCr135	0,10	18,44	25,10	0,07	10,23	18,46
UdenarStCr60	0,09	32,06*	24,13	0,08	23,94*	21,94
UdenarStCr61	0,09	13,69	22,88	0,09	15,00	20,54
UdenarStCr01	0,08	12,88	20,12	0,08	11,88	16,82
UdenarStCr17	0,09	31,06*	16,51	0,26*	14,94	5,29
UdenarStCr19	0,08	23,75	10,52	0,07	12,75	6,06
UdenarStCr130	0,09	11,63	8,14	0,06	13,38	9,51
UdenarStCr40 (T)	0,10	19,56	6,92	0,14	12,63	4,04
M	0,09	21,94	19,65	0,1	15,34	14,85
DE	0,01	7,46	7,89	0,06	3,97	7,1
M+DE	0,1	29,4	27,54	0,16	19,31	21,95

* = diferencias significativas T = testigo, M = promedio, DE = desviación estándar

3.2.4. Rendimiento de tubérculos (Rto)

En el análisis de varianza (ANDEVA), en el Rto se observó una interacción control gota x genotipo significativa. Al igual que en TD₁ y NTP, se presentó un comportamiento diferencial de los materiales genéticos de papa criolla dentro de las modalidades con control y sin control de *P. infestans*. En el primera modalidad con control reveló un promedio de 19,64 t.ha⁻¹ y la modalidad sin control 14,85 t.ha⁻¹.

En la modalidad con control, los materiales genéticos UdenarStCr131 (27,69 t.ha⁻¹) y UdenarStCr11 (27,67 t.ha⁻¹) presentaron diferencias significativas en comparación con las demás introducciones evaluadas. Estas introducciones superan al testigo en un 75% y al

promedio general del experimento en un 29%. En la modalidad sin control, UdenarStCr131 ($21,96 \text{ t.ha}^{-1}$) fue el de mejor Rto con relación a los demás materiales genéticos. Este genotipo superó al testigo en un 81,60% y al promedio general del experimento en un 32,38% (Tabla 14).

En el caso con control, los genotipos UdenarStCr131 y UdenarStCr11 mostraron características de resistencia ($TD_1 = 0,07$) y altos rendimientos, catalogados como genotipos tolerantes. El genotipo UdenarStCr45 con rendimiento de $26,43 \text{ t.ha}^{-1}$ tuvo una infección foliar de 57,50%, que sería inaceptable en un programa de mejoramiento genético enfocado a resistencia. El rendimiento más bajo de UdenarSt40 (Testigo comercial) con $6,92 \text{ t.ha}^{-1}$ indica que la efectividad de los fungicidas para limitar la infección es independiente del grado de resistencia del hospedante (Romero *et al.*, 2003). Sin embargo, el 91% de las variedades se evidenció un efecto positivo del tratamiento con fungicida sobre los rendimientos.

Bajo condiciones sin control, los mejores genotipos UdenarStCr131 y UdenarStCr60, además de presentar altos rendimientos, su tasa de infección de 0,06 y 0,08, en su orden, permite catalogarlos como tolerantes.

El genotipo UdenarStCr131 fue el que presentó un mayor rendimiento en ambas modalidades y fue tolerante a la enfermedad de la gota, por lo tanto, podría considerarse como un buen parental en estrategias futuras de mejoramiento genético.

Se observó una reducción en el rendimiento del tubérculo para todos los genotipos en parcelas sin control en comparación con parcelas con control, a excepción del genotipo UdenarSt130, en el cual el efecto del tratamiento fungicida no se expresó en el rendimiento, dado que es un material genético tolerante a la enfermedad, pero de un potencial de rendimiento bajo.

El genotipo UdenarStCr40 reportó el menor rendimiento con $4,04 \text{ t.ha}^{-1}$. Explicándose por medio del estudio de Romero *et al.* (2012), encontraron que la variedad de papa Alpha sin aplicación de fungicida presentó un porcentaje de severidad acumulado superior a 80% al inicio de tuberización, y el rendimiento fue sólo de tubérculos menores de 3 cm, lo que

implica que hubo formación de tubérculos pero la ausencia de follaje fisiológicamente activo posterior al inicio de tuberización no permitió su desarrollo, si en ese periodo se mantiene libre del oomicete se inducirá la formación de tantos tubérculos como la genética de la planta pueda expresar bajo condiciones específicas de manejo.

En esta investigación se pudo demostrar que entre las variables severidad y rendimiento hay un alto grado de asociación, para los dos sistemas de producción con aplicación y sin aplicación de fungicida, con una fuerte influencia de la enfermedad sobre el rendimiento de tubérculos de la planta.

3.2.5. Incidencia de gota.

En la parcela con control químico (Tabla 15), la enfermedad se detectó a los 63 días después de la siembra, 29 días después de la última aplicación de fungicida de contacto en UdenarStCr40 (Testigo comercial) y en UdenarStCr11 y UdenarStCr135 a los 70 días después de la siembra y 36 días después de la última fumigación. A los 70 días después de la siembra se observa que UdenarStCr17 alcanzó el 100% de incidencia y resto de los genotipos mostraron un 100% de afección a los 84 días después de la siembra. Se puede observar que con la aplicación de fungicida la presencia del patógeno fue evidentemente menor, aun con alta presión de inóculo por causa de los tratamientos colindantes.

Tabla 15. Incidencia de la gota (*P. infestans*) en 11 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo *phureja* y *indígena*) evaluados con control (CC) y sin control (SC) de la enfermedad bajo condiciones del Altiplano de Pasto.

Material genético	Control gota (CG)	Días después de la siembra					
		49	56	63	70	77	84
UdenarStCr01	CC	0	0	0	18,75	68,75	100
UdenarStCr11	CC	0	0	0	0	50	100
UdenarStCr17	CC	0	0	0	100	100	100
UdenarStCr19	CC	0	0	0	68,75	75	100
UdenarStCr40	CC	0	0	25	87,5	93,75	100
UdenarStCr45	CC	0	0	0	12,5	25	100

UdenarStCr60	CC	0	0	0	25	68,75	100
UdenarStCr61	CC	0	0	0	6,25	50	100
Material genético	Control	Días después de la siembra					
	gota (CG)	49	56	63	70	77	84
UdenarStCr130	CC	0	0	0	31,25	93,75	100
UdenarStCr131	CC	0	0	0	50	75	100
UdenarStCr135	CC	0	0	0	0	81,25	100
UdenarStCr01	SC	25	37,5	50	68,75	81,25	100
UdenarStCr11	SC	25	62,5	75	81,25	81,25	100
UdenarStCr17	SC	81,25	81,25	93,75	100	100	100
UdenarStCr19	SC	50	68,75	81,25	87,5	100	100
UdenarStCr40	SC	37,5	93,75	100	100	100	100
UdenarStCr45	SC	6,25	6,25	25	56,25	56,25	100
UdenarStCr60	SC	6,25	18,75	56,25	75	100	100
UdenarStCr61	SC	12,5	25	37,5	43,75	100	100
UdenarStCr130	SC	12,5	37,5	56,25	75	100	100
UdenarStCr131	SC	25	50	62,5	62,5	100	100
UdenarStCr135	SC	12,5	37,5	62,5	68,75	100	100

En la parcela sin control (Tabla 15), todos los materiales genéticos estuvieron afectados a los 49 días después de la siembra. UdenarStCr17, UdenarStCr19, UdenarStCr40, UdenarStCr60, UdenarStCr61, UdenarStCr130, UdenarStCr131 y UdenarStCr135 alcanzaron el 100% de incidencia a los 77 días después de la siembra. UdenarStCr01, UdenarStCr11 y UdenarStCr45 presentaron el 100% de afección de la enfermedad a los 84 días después de la siembra.

La enfermedad en esta evaluación coincidió con la alta humedad relativa y fuerte precipitación en la zona de estudio (Anexo 8), condiciones que favorecen el proceso de infección y diseminación de *P. infestans* en las unidades experimentales.

3.3. Índice de selección (IS)

Los genotipos UdenarStCr131 y UdenarStCr11 con aplicación de fungicida obtuvieron el mayor índice de selección con un valor de 1,09 y 1,04 con altos rendimientos (27,69 t.ha⁻¹ y 27.67 t.ha⁻¹) y mejor respuesta a la enfermedad con severidad final de 26,25 y 30%

respectivamente, $ABCPE_1$ de 537,91 y 624,75 unidades, con TD_1 de 0,08 y 0,07 unidades/día (Tabla 16). Además, los materiales genéticos que sobresalieron sin control de la gota (*P. infestans*) fueron UdenarStCr131 y UdenarStCr60 con valores de 0,62 y 0,53 respectivamente con rendimiento 21,96 y 21,94 t. ha⁻¹ (Tabla 16).

Tabla 16. Índice de selección (IS) para 11 materiales genéticos de papa criolla con base en el rendimiento en t.ha⁻¹ (Rto), la severidad en porcentaje bajo escala de Henfling (S_1), el área bajo la curva de progreso de la enfermedad bajo escala de Henfling ($ABCPE_1$) y la tasa de desarrollo de la enfermedad bajo escala de Henfling (TD_1) con control (CC) y sin control de gota (*P. infestans*).

Material genético	Modalidad	Rto (0,5)	S_1 (0,3)	$ABCPE_1$ (0,05)	TD_1 (0,15)	IS
UdenarStCr131	CC	27,69	26,25	537,91	0,08	1,09
UdenarStCr11	CC	27,67	30,00	624,75	0,07	1,04
UdenarStCr135	CC	25,10	33,75	620,81	0,10	0,69
UdenarStCr60	CC	24,13	33,75	666,97	0,09	0,68
UdenarStCr61	CC	22,88	32,50	558,03	0,09	0,63
UdenarStCr131	SC	21,96	33,75	726,03	0,06	0,62
UdenarStCr60	SC	21,94	33,75	1081,50	0,08	0,53
UdenarStCr01	CC	20,12	28,75	566,35	0,09	0,52
UdenarStCr11	SC	19,60	36,25	882,22	0,08	0,36
UdenarStCr45	CC	26,43	57,50	968,63	0,11	0,34
UdenarStCr01	SC	16,82	28,75	570,28	0,08	0,32
UdenarStCr135	SC	18,46	36,25	843,50	0,07	0,30
UdenarStCr61	SC	20,54	40,00	1145,81	0,09	0,28
UdenarStCr45	SC	19,08	56,25	893,60	0,09	-0,05
UdenarStCr130	SC	9,51	28,75	718,60	0,06	-0,11
UdenarStCr130	CC	8,14	29,50	549,50	0,09	-0,29
UdenarStCr17	CC	16,51	67,50	1492,97	0,09	-0,45
UdenarStCr19	CC	10,52	50,00	1076,25	0,08	-0,49
UdenarStCr19	SC	6,06	57,50	1186,94	0,07	-0,86
UdenarStCr40	CC	6,92	75,00	1699,25	0,10	-1,25
UdenarStCr40	SC	4,04	80,00	1930,47	0,14	-1,69
UdenarStCr17	SC	5,29	88,75	2244,60	0,26	-2,22

El genotipo UdenarStCr45 con un valor de IS de 0,34 CC y 0,05 SC, basados en la combinación de los cuatro caracteres como el rendimiento alto de 26,43 t. ha⁻¹ CC y 19,08 t. ha⁻¹ SC, severidad alcanzada del 57,50% CC y 56,25 SC, con un ABCPE₁ 968,63 CC y 893,60 SC, TD₁ de 0,11 CC y 0,09 SC unidades/día, no fueron seleccionadas, por los valores altos alcanzados en respuesta a *P. infestans*.

En el caso de los genotipos sin control de fungicidas UdenarStCr40 y UdenarStCr17 con los valores más bajos del IS (-1,69 y -2,22), basados en la combinación de los cuatro caracteres como el rendimiento de 4,04 t. ha⁻¹ y 5,29 t. ha⁻¹ respectivamente con severidades máximas alcanzada de 80% y 88,75%, con un ABCPE₁ 1930,47 y 2244,60 con una TD₁ de 0,14 y 0,26 unidades/día, catalogados susceptibles a la enfermedad.

3.4. Análisis de correlación múltiple

Se muestra la correlación entre las variables de los genotipos con control (CC) y sin control (SC) de gota (*P. infestans*) mediante la Tabla 17. Las variables Rto y S₁ tuvieron una relación inversa media significativa con coeficientes de correlación negativo de -0,41 para CC y 0,65 para SC. La correlación negativa indica que a medida que se incrementa los valores de severidad de gota (*P. infestans*) existen pérdidas en rendimiento total en cada genotipo de papa.

Tabla 17. Análisis de correlación de Pearson entre rendimiento (Rto), severidad en porcentaje bajo escala de Henfling (S₁), área bajo la curva de progreso de la enfermedad según la escala de Henfling (ABCPE₁) y tasa de desarrollo según la escala de Henfling (TD₁) con control (CC) y sin control (SC) de gota (*P. infestans*) evaluadas en 11 genotipos de papa.

Variables y modalidad	Rto	S ₁	ABCPE ₁	TD ₁
Con control (CC)				
Rto	1,00	-0,41**	-0,47**	-0,05ns
S ₁		1,00	0,95**	0,45**
ABCPE ₁			1,00	0,32*
TD ₁				1,00
Sin control (SC)				
Rto	1,00	-0,65**	-0,45**	-0,43**

S ₁	1,00	0,77**	0,72**
ABCPE ₁		1,00	0,48**
TD ₁			1,00

ns = no significativo, * = significativo al 5%, ** = significativo al 1%.

El coeficiente de correlación entre Rto y ABCPE₁ muestra una asociación negativa y significativa (-0,473 CC y -0,45 SC), Al igual que en la relación entre Rto y S₁, muestran una asociación negativa y significativa (-0,41 CC y -0,65 SC), a medida que aumentan los valores de S₁ y ABCPE₁ disminuye el Rto, resultados corroborados por Hirut *et al.* (2016), quienes establecen que la aparición temprana de la enfermedad resulta en valores de ABCPE más altos y pérdidas de rendimiento.

Lo mismo se encontró para la correlación entre Rto y la TD₁, con un valor de -0,43 en SC. Por lo tanto, los rendimientos fueron afectados a medida que aumentaron las tasas de infección, tal como se detectó en UdenarStCr17, UdenarStCr19 y UdenarStCr40 (Testigo comercial). Pero en el caso de UdenarStCr131 y UdenarStCr11 se obtuvieron bajas tasas de infección y altos rendimientos, podrían explicarse por la aparición tardía de gota ó tizón tardío.

El grado de asociación entre las variables ABCPE₁ y S₁ fue alto y significativo con valores de 0,95 para CC y 0,77 para SC (Tabla 16). Esta es una relación directa, donde a medida que se incrementa la S₁, se incrementa el ABCPE₁. La correlación entre S₁ y TD₁ fue positiva (0,45 CC y 0,72 SC) y directa. Diferente al estudio de Rodríguez *et al.* (2013), la variable severidad final, presentó un valor de alta significancia y negativa con ABCPE y TD, sin presentar asociación estrecha entre porcentaje final de daño alcanzado y desarrollo de la enfermedad, posiblemente porque el desarrollo de la enfermedad no se da a la misma velocidad en el testigo susceptible que en las poblaciones, la enfermedad avanzó rápidamente en el testigo susceptible; mientras que en las poblaciones silvestres se presentó más paulatinamente.

Mediante el análisis de correlación, entre la severidad (%) y las condiciones climáticas (Tabla 18), se puede concluir que con y sin control de gota fue afectada por las condiciones climáticas, ya que bajo condiciones favorables existe un mayor desarrollo del patógeno, lo que

con lleva a que los materiales de mayor resistencia genética poligénica soporten la invasión de la enfermedad en los tejidos de la planta (Fernández *et al.*, 2012).

Tabla 18. Análisis de correlación de Pearson entre la severidad (%) en escala de Henfling (S_1), temperatura media en °C (Tmed), temperatura máxima en °C (Tmáx), temperatura mínima en °C (Tmin), precipitación en mm (PR) y humedad relativa en porcentaje (HR) registradas durante la evaluación de 11 genotipos de papa por su respuesta a *P. infestans*.

Modalidad y variable	S_1	Tmed	Tmax	Tmin	PP	HR
Con control (CC)						
S_1	1,00	0,43**	0,17ns	0,52**	-0,35**	0,01ns
Tmed		1,00	0,84**	0,46**	-0,79**	-0,39**
Tmax			1,00	-0,09ns	-0,62**	-0,20*
Tmin				1,00	-0,44**	-0,40**
PR					1,00	0,721*
HR						1,00
Sin control (SC)						
S_1	1,00	0,41**	0,15ns	0,53**	-0,33**	0,003ns
Tmed		1,00	0,842**	0,46**	-0,79**	-0,39**
Tmax			1,00	-0,09ns	-0,62**	-0,20**
Tmin				1,00	-0,44**	-0,40**
PP					1,00	0,72*
HR						1,00

ns = no significativo, * = significativo al 5%, ** = significativo al 1%, Tmed = temperatura media, Tmax = temperatura máxima, Tmin = temperatura mínima, PP = precipitación, HR = humedad relativa.

Las variables S_1 con respecto a los parámetros Tmed manifestaron un coeficiente de correlación positiva ($r = 0,43^{**}$ CC y $0,41^{**}$ SC), existiendo un incremento del porcentaje del área foliar afectada por *P. infestans* a través del tiempo, por lo que se deduce en este estudio que la temperatura media (13,4°C) favoreció al desarrollo del patógeno (*P. infestans*). Las variables severidad con respecto a Tmin manifestaron un coeficiente de correlación positiva ($r = 0,52$ CC y $0,53$ SC), existiendo un incremento de infección por *P. infestans*. Por lo

tanto el desarrollo de la enfermedad es favorecida por el clima, especialmente cuando hay temperatura moderada durante el día y alta humedad en las noches. *Phytophthora infestans* es capaz de producir la enfermedad cuando las temperaturas están entre 5° a 30° C, pero es esencial que haya humedad mayor a 90% (Pérez y Forbes, 2017).

Las variables S_1 con respecto a PP manifestaron un coeficiente de correlación negativo ($r = -0,35$ CC y $-0,33$ SC) valor considerado bajo, lo cual indica que existe una tendencia de incremento del porcentaje del área foliar afectada por *P. infestans* a través del tiempo, con precipitación acumulada durante el ciclo de cultivo de 467,4 mm. La severidad de gota y la reducción del rendimiento resultante en el presente estudio parece estar correlacionado con la cantidad de precipitación recibida durante la estación de crecimiento. La influencia que ejercen los factores ambientales y genéticos que determinan la resistencia en las plantas de papa (Malcomson y Black 1966) son posiblemente causas directas de la poca correlación.

3.5. Análisis de regresión múltiple entre variables meteorológicas y enfermedad

Las condiciones climáticas fueron favorables para el desarrollo de gota (*P. infestans*) en el ensayo. Se presentaron lluvias regulares, con una temperatura promedio de 13,4°C, y una HR promedio de 90,9%, condiciones que favorecieron la epidemia por gota en el estudio. La temperatura mínima para el crecimiento de *P. infestans* es de 4°C, la óptima, de 20°C y la máxima de 26°C (Erwin & Ribeiro 1996). La HR favorable para el desarrollo de la enfermedad debe estar por encima del 80% (Jaramillo *et al.*, 2007). Durante el ciclo del ensayo se presentó una PP acumulada de 467,4 mm (Anexo 8).

Cardona *et al.* (2016) manifiestan que la PP desempeñó un papel de mayor importancia, ya que, en tan solo periodos acumulados de cuatro días, pasó de 6 a 114 mm acumulados, nueve días después de inoculación y 90 mm a los 13 días después de inoculación, desencadenando las epidemias del tizón tardío en cultivos de papa, reportándose en este estudio cierta similitud a los apreciados por este autor.

El Análisis de Regresión entre severidad como variable dependiente y las variables precipitación, humedad relativa, temperatura media, temperatura máxima y temperatura mínima, como variables independientes, indica que el modelo que mejor explicó la influencia del clima sobre la enfermedad, está dado por las siguientes ecuaciones:

Con control de gota:

$$S_1 = - 324,40 - 104,23T_{med} + 49,69T_{max} + 60,47T_{min} - 0,57 PP + 3,53HR \quad (R^2 = 0,54)$$

Sin control de gota:

$$S_1 = - 333,57 - 104,47T_{med} + 49,94T_{max} + 62,03T_{min} - 0,54PP + 3,50HR \quad (R^2 = 0,49)$$

La enfermedad presentó un rápido crecimiento exponencial, cumpliendo con los componentes del triángulo de la enfermedad, es decir, un ambiente favorable, un patógeno virulento y la diferencia en respuesta, dada por la constitución genética de las introducciones evaluadas.

Bajo la modalidad con control de la gota, los genotipos UdenarStCr40 (testigo comercial) fue el primero en manifestar los síntomas de la enfermedad a los 63 días después de la siembra y 29 días después de la última aspersión de fungicida protectante para *P. infestans* y a los 77 días después de la siembra todos los genotipos estuvieron afectados. Después de cada pico de lluvia hubo un incremento de la enfermedad, independientemente de las introducciones (Figura 3).

Es de resaltar que las introducciones UdenarStCr131, UdenarStCr01, UdenarStCr130 y UdenarStCr11, fueron los que mejor comportamiento mostraron frente al desarrollo de la enfermedad, con valores de S_1 finales que oscilaron entre 26,25 y 30%. UdenarStCr40 y UdenarStCr17 alcanzaron una S_1 máxima de 75 y 67,50%, en su orden, debido a la evolución que tuvo el patógeno a través del tiempo, donde se desarrollan proteínas secretoras que inhiben la actividad enzimática de las glucanasas y quitinasas, producidas por las plantas, en

respuesta al ataque de patógenos, deteniendo la producción de inductores de resistencia (Abramovitch & Martin, 2004).

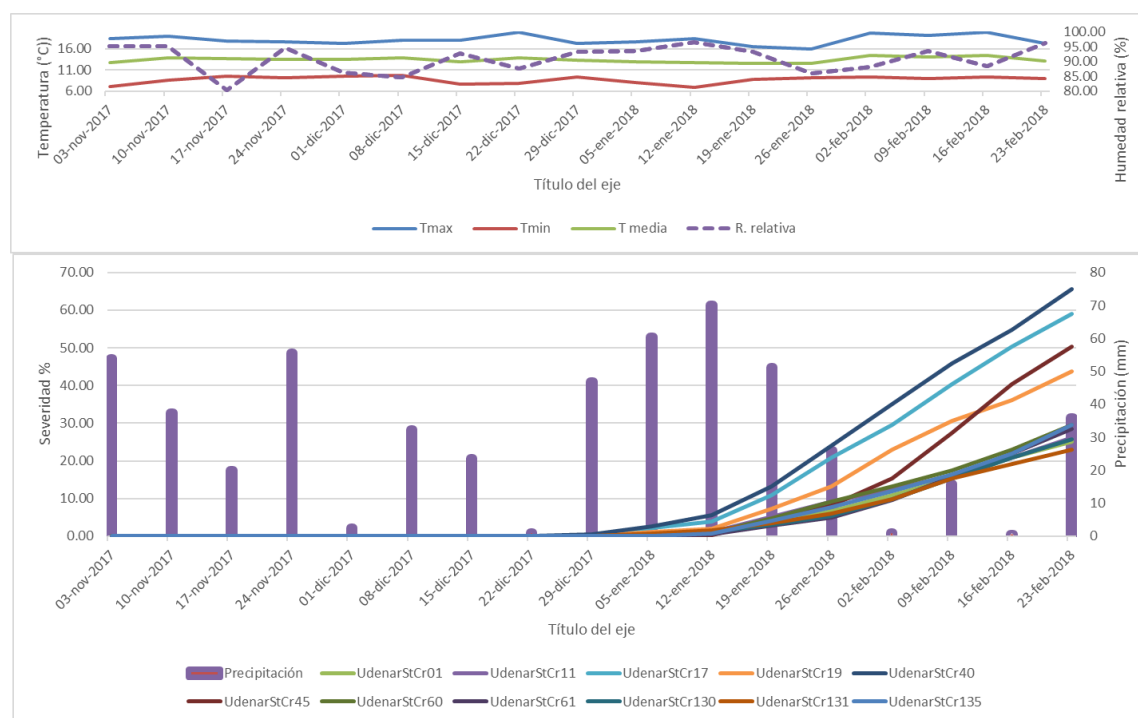


Figura 3. Relaciones entre factores climáticos y la severidad en porcentaje bajo escala de Henfling (S_1) a través del tiempo, en parcelas con control de la enfermedad.

Bajo la modalidad sin control, todos los genotipos fueron afectados a los 49 días después de la siembra. Después de cada pico de lluvia hubo un incremento de la enfermedad, independientemente de las introducciones (Figura 4). Es de resaltar que UdenarStCr01 y UdenarStCr130 con 28,75%, UdenarStCr60 y UdenarStCr131 con 33,75% y UdenarStCr11 y UdenarStCr135 con 36,25% de severidad, fueron las que mejor comportamiento mostró frente al desarrollo de la enfermedad. UdenarStCr40 y UdenarStCr17 alcanzaron una máxima severidad de 88,75 y 80%, respectivamente.

Hirut *et al.* (2016) mencionan que la localidad Injibara tenía el entorno más favorable para el desarrollo de la enfermedad del tizón tardío con una temperatura media de 16,5°C y una PP de 1613,1 mm durante el ciclo de cultivo, donde se presentó la mayor infección de la enfermedad

y las mayores probabilidades de discriminación entre los clones analizados con respecto a otras localidades como Adet y Debark.

Cardona *et al.* (2016) concluyen que es necesario continuar con estudios similares a éste, en diferentes áreas geográficas del país, de tal manera que se pueda explorar una mayor cantidad de genotipos y poblaciones del patógeno y así ampliar la posibilidad de encontrar resistencia a la enfermedad. La severidad del tizón tardío y la reducción del rendimiento parece estar correlacionado con la cantidad de precipitación recibida durante la estación de crecimiento (Namugga *et al.*, 2018).

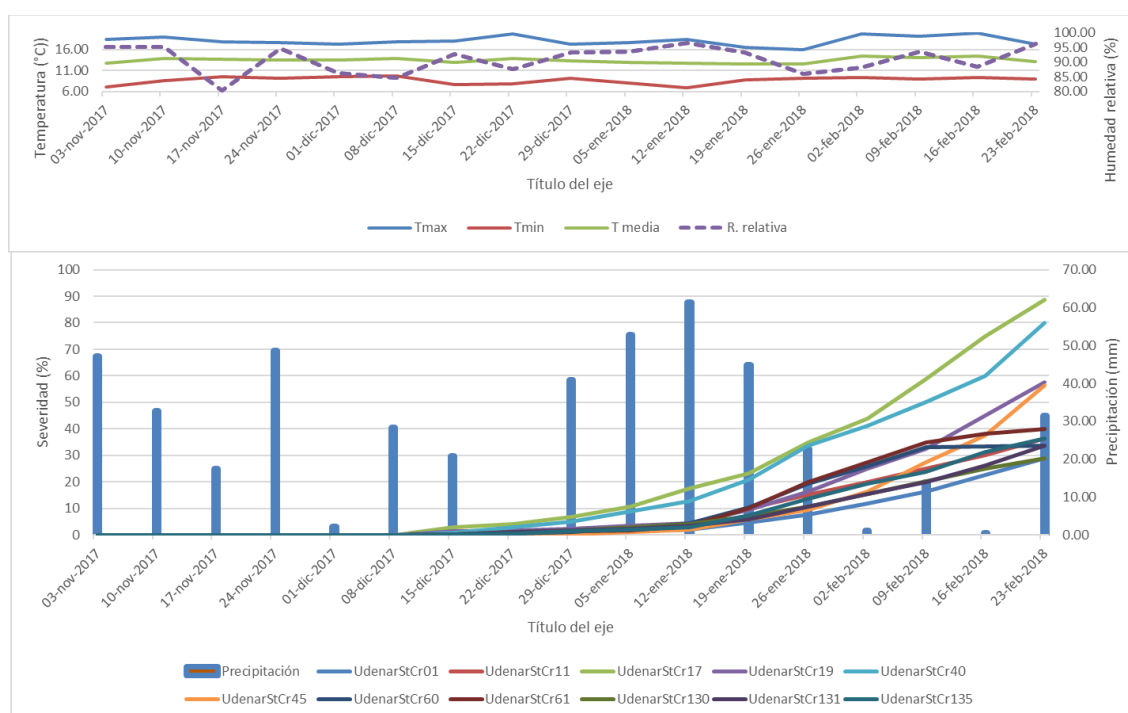


Figura 4. Relaciones entre factores climáticos y la severidad en porcentaje bajo escala de Henfling (S_1) a través del tiempo, en parcelas sin control de la enfermedad.

4. CONCLUSIONES

En la primera fase de evaluación de los 97 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo *phureja* y *andígena*) frente al ataque de *P. infestans* bajo inóculo natural, se escogieron los genotipos de mejor comportamiento agronómico, los cuales fueron UdenarStCr01, UdenarStCr131, UdenarStCr130, UdenarStCr135, UdenarStCr11, UdenarStCr61, UdenarStCr60, UdenarStCr45, UdenarStCr19 y UdenarStCr17, catalogados como tolerantes a la enfermedad.

En la modalidad con control de la enfermedad, UdenarStCr131 y UdenarStCr11 obtuvieron los mayores rendimientos con bajas tasas de desarrollo de la gota (*P. infestans*). En la modalidad sin control de la enfermedad, UdenarStCr131 y UdenarStCr60 obtuvieron el rendimiento más elevado con bajas tasas de infección.

El material genético con mejor comportamiento a gota (*P. infestans*) fue UdenarSt131, con reacción tolerante a la enfermedad y alto rendimiento para los factores en estudio con fumigación y sin fumigación.

5. RECOMENDACIONES

Continuar el estudio en diferentes zonas productoras de papa de los genotipos seleccionados en respuesta a *Phytophthora infestans* y verificar si son resistentes, tolerante o susceptibles en diferentes ambientes.

Realizar estudios con los genotipos tolerantes encontrados en esta investigación, ya que estos podrían ser utilizadas en el programa de mejoramiento genético de papa, como posibles progenitores que permitan la obtención de nuevas variedades tolerantes a gota.

6. BIBLIOGRAFIA

- Adillah, T. M., Hutten, R. C., Visser, R. G., and Van Eck, H. J. 2010. The effect of pyramiding *Phytophthora infestans* resistance genes RPi-mcd1 and RPi-ber in potato. Theor. Appl. Genet. USA. 121(1):117-125.
- Andrade, A. J., Capezio, S. B., & Huarte, M. A. 2016. Caracterización de progenitores de papa en base a aptitud combinatoria y heterosis para la búsqueda de resistencia a *Phytophthora infestans*. Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Cuyo, 48(1), 09-20.
- Andre, C. M., Ghislain, M., Bertin, P., Oufir, M., Herrera, M., Hoffmann, L., & Evers, D. (2007). Andean potato cultivars (*Solanum tuberosum* L.) as a source of antioxidant and mineral micronutrients. Journal of agricultural and food chemistry, 55(2), 366-378.
- AGRONET (Red de información y comunicación del sector Agropecuario Colombiano). 2016. Área, producción y rendimiento nacional por cultivo. Disponible en: <http://www.agronet.gov.co/estadistica/Paginas/default.aspx>. Consulta: Octubre, 2018
- Abramovitch, R.B., Martin, G.B. 2004. Strategies used by bacterial pathogens to suppress plant defenses. Current Opinion Plant Biology. (USA). 7(4):356-364.
- Álvarez, M., Angarita, M., Delgado, M., García, C., Jiménez, J., Gebhardt, C. & Mosquera, T. 2017. Identification of Novel Associations of Candidate Genes with Resistance to Late Blight in *Solanum tuberosum* Group Phureja. Frontiers in plant science, 8, 1040. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01040>
- Alor, N. 2015. Caracterización de *Phytophthora infestans* y mejora genética para la resistencia en patata. Tesis Doctoral. Universitat de Lleida.
- Agrios, G. 2005. Plant pathology. 5th edition. Elsevier Academic Press, Nueva York. 922 p.

- Agrios, G. 2008. Introducción de la Fitopatología. México: Limusa.

- Adler, N., Chacón, G., Forbes, G., & Flier, W. 2002. *Phytophthora infestans* sensu lato in South America population substructuring through host-specificity. In “International Workshop on Complementing Resistance to Late Blight (*Phytophthora infestans*) in the Andes. Lima, Perú: GILB Latin American Workshops.

- Arellano, L., Rodríguez, E., Ron, J., Martínez, J., Lozoya, H., Sánchez, J., y Lépiz, R. 2013. Evaluación de resistencia a *Phytophthora infestans* en poblaciones silvestres de *Solanum lycopersicum* var. cerasiforme. Revista mexicana de ciencias agrícolas. vol. 4, no 5, p. 753-766.

- Ballesteros, D.C., Gómez, G., Delgado, M.C., Álvarez, M.F., Juyó, D., Cuéllar, D., y Mosquera, T. 2010. Posible presencia de un gen R1 en germoplasma de *Solanum tuberosum* Grupo Phureja. Agronomía Colombiana; 28(2), 137-146.

- Barquero, M., Gómez, L., & Brenes, A. 2005. Resistencia al tizón tardío (*Phytophthora infestans*) en materiales promisorios de papa en Costa Rica. Agronomía Costarricense Vol. 29 Núm. 3.

- Bradshaw, J.E. 2007. Potato breeding strategy. pp. 157-174. En: Vreugdenhil, D. (ed.). Potato biology and biotechnology advances and perspectives. Elsevier, Amsterdam.

- Baldelomar, M., Gabriel, J., Veramendi, S., Terán, A., & Plata, G. 2015. Correlación fenotípica y genotípica-molecular de la resistencia a enfermedades en variedades mejoradas de papa (*Solanum tuberosum* L.). Journal of the Selva Andina Research Society, 6(2), 36-50.

- Betancourth, G., Portilla, E., y Salas, H. 2008. Evaluación de la reacción de nueve genotipos de papa (*Solanum tuberosum* subsp. andígena) al ataque de *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary. Agronomía Colombiana; 26(3): 411-416.

- Cardona, L. F., Castaño, J., & Ceballos, N. 2016. Epidemiology of late blight (*Phytophthora infestans* (mont.) de bary) in fifteen introductios of wild tomato. Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica, 19(1), 45-54.

- Castaño, J., Villegas, B.C., Márquez, M.E., Pérez, J.C., y Gaviria, J. 1996. Manejo del tizón tardío de la papa: estado actual. pp. 253-263. En: UNIPAPA-ICA-CORPOICA. Papas colombianas, con el mejor entorno ambiental. Comunicaciones y Asociados Ltda, Bogotá. 272 p.

- Castillo, O., Pérez, L., Fernández, L. 2010. Sistema de pronóstico climático del tizón tardío (*Phytophthora infestans*) en el cultivo de la papa en la provincia de Villa Clara. REDVET. Revista electrónica de Veterinaria, 1695, 7504.

- Castaño, J. 2002. Principios básicos de fitoepidemiología. Centro Editorial Universidad de Caldas. Manizales, Colombia. 396 p.

- CIP (Centro Internacional de la Papa). 2010. Procedimientos para pruebas de evaluación estándar de clones avanzados de papa. Guía para colaboradores internacionales. Lima, Perú. 151p.

- CIP (Centro Internacional de la Papa). 2011. Manejo de la Lancha. Disponible en: http://cipotato.org/es/cip-quito/informacion/inventario-de-tecnologias/manejo-de_lancha/. Consulta: Abril, 2017.

- CIP (Centro Internacional de la Papa). 2014. Evaluación de la resistencia en genotipos de papa a *Phytophthora infestans* bajo condiciones de campo. Disponible en: <http://cipotato.org/wp-content/uploads/2014/09/006182.pdf>. Consulta: Enero, 2017.

- CIP (Centro Internacional de la Papa). 2017. Datos y cifras de la papa. Disponible en: <http://cipotato.org/es/potato/>. Consulta: Marzo, 2017.

- Correa, J. y Monsalve, Z. 2005. Patrón de expresión genética durante la interacción de *Solanum tuberosum* var. Parda, pastusa y var. Tuquerreña con *Phytophthora infestans*. Trabajo de Grado. Facultad de Ciencias Exactas, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellin, Colombia.

- Coca, M. 2012. Boletín técnico tizón tardío de la papa causado por *Phytophthora infestans*, en Bolivia. Volumen 5. Disponible en: [http://cebem.org/cmsfiles/publicaciones/boletin_tecnico\(6-5\).pdf](http://cebem.org/cmsfiles/publicaciones/boletin_tecnico(6-5).pdf). Consulta: Octubre, 2018.

- Coca, M., & Tolín, I. (2013). The Potato late blight caused by *Phytophthora infestans* Mont de Bary as selection factor of phurejas potatoes (*Solanum phureja* Juz et Buk) in endemic areas of the bolivian Andes. American Journal of Plant Sciences, 4(01), 53.

- Cooke, L. R., Schepers, H. T., Hermansen, A., Bain, R. A., Bradshaw, N. J., Ritchie, F., Shaw, D. S., Evenhuis, A., Kessel, G. J., Wander, J. G., Andersson, B., Hansen, J. G., Hannukkala, A., Naerstad, R., and Nielsen, B. J. 2011. Epidemiology and integrated control of potato late blight in Europe. Potato Res. 54: 183-222.

- Collard, B.C., Jahufer, M.Z., Brouwer, J.B., & Pang., E.C. 2005. An introduction to markers, quantitative trait *loci*(QTL) mapping and marker assisted selection for crop improvement: The basic concepts. Euphytica 142, 169-196.

- Colton, L., Groza, H., Wielgus, S., Jiang, J. 2006. Marker-Assisted Selection for the Broad-Spectrum Potato Late Blight Resistance Conferred by Gene RB Derived from a Wild Potato Species. Crop Sci. 46:589-594.

- Cuesta, X., Andrade, H., Bastidas, O., Quevedo, R., y Sherwood, S., 2002. Botánica y Mejoramiento Genético. En el cultivo de la papa en Ecuador. Pumisacho y Sherwood ed. INIAP-CIP. Quito-Ecuador. pp. 37-40.

- Clive J. A manual of diseases assessment keys for plant diseases.1970. Canadian Department of Agriculture. 50 p.

- Chávez, R. 1995. Por los caminos evolutivos de la papa silvestre y cultivada. Revista Ciencia & Desarrollo- Universidad Nacional Jorge Basadre Grohmann. Tacna-Perú. 35: 86-91.

- Damicone, J. 2004. Fungicide resistance management. Disponible en: <http://pearl.agcomm.okstate.edu/plantdiseases/f-766.htm>. Consulta: Junio, 2017.

- Evert, R.F., Eichhorn, S.E., Raven, P.H. 1999. Biology of plants. Macmillan. ISBN: 1-57259-041-6. New York. W.H Freeman and Company. 944 p.

- Evers, D., Schweitzer, C., Nicot, N., Gigliotti, S., Herrera, M. R., Hausman, J. F. & Ghislain, M. (2005). Two PR-1 loci detected in the native cultivated potato *Solanum phureja* appear differentially expressed upon challenge by late blight. Physiological and Molecular Plant Pathology, 67(3-5), 155-163.

- Erwin, D.C., and Ribeiro, O.K. 1996. Phytophthora Diseases Worldwide. Minnesota. The American Phytopathological Society. 562 p.

- Engel, K. H.1964. Methoden der Kartoffelzüchtung unter besonderer Berücksichtigung der Selektionsverfahren auf Leistung. Züchter. 34: 235-242.

- Escallón, R., Ramírez, M., & Núñez, C. E. 2005. Evaluación del potencial de rendimiento y de la resistencia a *Phytophthora infestans* (Mont. de Bary) en la colección de papas redondas amarillas de la especie *Solanum phureja* (Juz. et Buk.). Agronomía Colombiana, 23(1), 35-41.

- Escalante Ortiz, M., & Farrera Pino, R. 2004. Epidemiología del tizón tardío (*Phytophthora infestans* mont de Bary) de la papa en zonas productoras del estado Táchira Venezuela. Bioagro, 16(1), 47-54.

- Elliott, F. 1996. Mejoramiento de plantas citogenéticas. Continental, México. 450 p.

- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2014. Consejo Nacional de la Papa, Agronet - Cálculos Sistemas de información FNFP-Fedepapa. Disponible en: <http://fedepapa.com/wp-content/uploads/2017/01/INFORME-DE-GESTIO%CC%81N-FNFP-ANUAL-2016.pdf>. Consulta: Octubre, 2018.

- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2008. Año internacional de la papa. El cultivo. Disponible en: <http://www.fao.org/potato-2008/es/lapapa/cultivo.html>. Consulta: Julio, 2017.

- FEDEPAPA (Federación Colombiana de Productores de Papa). 2016. Revista papa. Disponible en: <http://www.fedepapa.com/recursos/revista/REVISTA%20FINAL%2039.pdf>. Consulta: Enero. 2017.

- FEDEPAPA (Federación Colombiana de Productores de Papa). 2017. Informe de Gestión Anual. Disponible en: <http://fedepapa.com/wp-content/uploads/2017/01/INFORME-DE-GESTION-FNFP-ANUAL-2017.pdf>. Consulta: Octubre, 2017.

- Fernández, R., Oyervides, A., López, A., Velázquez, J., y Rodríguez, S. (2012). Respuesta de cuatro genotipos de maíz tropical al achaparramiento ocasionado por *Spiroplasma kunkelli*. Comité Editorial, 9(3), 81.

- Fiorini, C., Silva, D., Mizubuti, E., Barros, J., Silva, L., Milagres, C., & Zapparoli, M. 2010. Caracterização de linhagens de tomateiro originadas de cruzamento interespecífico quanto à resistência à requeima. Horticultura Brasileira 28(2): 197-202.

- FINAGRO (Fondo para el Financiamiento del Sector Agropecuario). 2017. Sector papero se prepara para aumentar el consumo de papa en Colombia. Disponible en: <https://www.finagro.com.co/noticias/sector-papero-se-prepara-para-aumentar-el-consumo-de-papa-en-Colombia>. Consulta: Febrero, 2017.

- Fry, W.E. 1978. Quantification of general resistance of potato cultivars and fungicide effects for integrated control of potato late blight. *Phytopathology*. (USA). 68:1650-1655.

- Forbes, G.A., Pérez, W., y Andrade, J. 2014. Evaluación de la resistencia en genotipos de papa a *Phytophthora infestans* bajo condiciones de campo. Guía para colaboradores internacionales. Lima (Perú). Centro Internacional de la Papa (CIP); 14p.

- Forbes, G. A., & Landeo, J. A. 2006. Late Blight. In J. Gopal, & P. KSM (Eds.), *Handbook of Potato Production, Improvement, and Postharvest Management*. Binghamton, NY: Haworth Press Inc. 279 – 314 pp.

- Forbes G, Chacón M, Kirk H, Huarte M, Van Damme M, Distel S, Mackay G, Stewart H, Lowe R, Duncan J, Mayton H, Fry W, Andrivon D, Ellisséche D, Pellé R, Platt H, Mackenzie G, Tarn T, Colon L, Budding D, Lozoya-Saldaña H, Hernandez-Vilchis A, Capezio S (2005) Stability of resistance to *Phytophthora infestans* in potato: an international evaluation. *Plant Pathology* 54:364-372

- Fonnegra, Z. I. M., Restrepo, M. I. M., Trujillo, A. I. U., & Zapata, J. L. 2012. Expresión diferencial durante la interacción *Solanum tuberosum* - *Phytophthora infestans*. *Revista Colombiana de Biotecnología*, 14(1), 77-92.

- FRAC (Fungicide Resistance Action Committee). 2006. QoI working group. Disponible en: <http://www.frac.info>. Consulta: Junio, 2017.

- Flier W, van den Bosch G, Turkensteen L (2003) Stability of partial resistance in potato cultivars exposed to aggressive strain of *Phytophthora infestans*. *Plant Pathology* 52:326-337.

- Flor H (1971) Current status of the gene-for-gene concept. *Annual Review of Phytopathology* 9:275-296.

- Gastelo, M. 2014. Escala de Susceptibilidad a *Phytophthora infestans* en clones de Papa. Centro Internacional de la Papa (CIP).
- García, H. G., Marín, M., Jaramillo, S., & Cotes, J. M. 2008. Sensibilidad de aislamientos colombianos de *Phytophthora infestans* a cuatro fungicidas sistémicos. *Agronomía Colombiana*, 26(1), 47-57.
- Garcia, B. I. L., Sentelhas, P. C., Tapia, L. R., & Sparovek, G. 2008. Climatic risk for potato late blight in the Andes region of Venezuela. *Scientia Agricola*, 65(SPE), 32-39.
- Gebhardt, C., y Valkonen, J.P. 2001. Organization of genes controlling disease resistance in the potato genome. *Annu. Rev. Phytopathol.* 39, 79-102.
- Goodwin, S.B. 1997. The population genetics of *Phytophthora*. *Phytopathology*, 87: 462-473.
- Gutiérrez, R. O., Espinoza, J. A., & Bonierbale, M. 2016. UNICA: variedad Peruana para mercado fresco y papa frita con tolerancia y resistencia para condiciones climáticas adversas. *Revista Latinoamericana de la Papa*, 14(1), 41-50.
- Ghislain, M., Andrade, D., Rodríguez, F., Hijmans, R.J., & Spooner, D.M. 2006. Genetic analysis of the cultivated potato *Solanum tuberosum* L. Phureja Group using RAPDs and nuclear SSRs. *Teor. Appl. Genet.* 113, 1515-1527
- Hawkes, J. (1990). *The potato evolution, biodiversity a genetics resources*. London, England: Belhaven Press.
- Henfling, J.W. 1987. El Tizón Tardío de la papa: *Phytophthora infestans*. *Boletín de Información Técnica Centro Internacional de la Papa CIP*; 4:25.

- Hernández, D. G., Rodríguez, A. M., & Concepción, O. M. 2017. Evaluación de tolerancia a *Phytophthora infestans* en 30 cultivares de papa (*Solanum tuberosum* L.). Agricultura Tropical, 2(2).
- Hosaka, K. 1995. Successive domestication and evolution of the Andean potatoes as revealed by chloroplast DNA restriction endonuclease analysis. tAG 90, 356-363.
- Hirut, B. G., Shimelis, H. A., Melis, R., Fentahun, M., & De Jong, W. 2016. Yield, Yield-related Traits and Response of Potato Clones to Late Blight Disease, in North- Western Highlands of Ethiopia. Journal of Phytopathology, 165(1), 1-14. doi: 10.1111/jph.12514.
- Hyre, R.A. 1954. Progress in forecasting late blight of potato and tomato. Plant Disease Reporter, v.38. 245-253 pp.
- Hurtado, A., Alvarez, D. E., Salazar, C. E., Arango, O., & Acosta, J. M. 2013. Evaluación del bioinsumo de fique (*Furcraea gigantea*) en el control del tizón tardío de la papa. Biotecnología en el Sector Agropecuario y Agroindustrial: BSAA, 11(2), 29-36.
- INIA (Instituto de Investigaciones Agropecuarias). 2004. Como reconocer los tizones de la papa. Disponible en: <http://www.inia.cl/wp-content/uploads/2015/07/2-25-REMEHUE-Manejo integrado-tiz%C3%B3n-papa.pdf>. Consulta: Febrero, 2017.
- ICA (Instituto Colombiano Agropecuario. 2011. Manejo fitosanitario del cultivo de la papa (*Solanum tuberosum* subsp. Andigena y *S. phureja*). Disponible en: <http://www.ica.gov.co/getattachment/b2645c33-d4b4-4d9d-84ac197c55e7d3d0/Manejo-fitosanitario-del-cultivo-de-la-papa-nbsp;-as>. Consulta: Abril, 2017.
- IDEAM (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales). 2018. Reporte técnico Estación Meteorológica Botana, Pasto. Nariño. 148 p.

- IGAC (Instituto Geográfico Agustín Codazzi). 2018. Estudio general de los suelos y zonificación de tierras del departamento de Nariño. Bogotá. 733 p.
- Iglesias, I., Escuredo, O., Seijo, C., & Méndez, J. 2010. *Phytophthora infestans* prediction for a potato crop. American journal of potato research, 87(1), 32-40.
- Jaramillo, S. 2004. Monografía sobre *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Universidad Nacional de Colombia. Medellín. 141 -137 pp.
- Jaramillo, J., Rodríguez, V.P., Guzmán, M., Zapata, M., & Rengifo, T. 2007. Manual Técnico de Buenas Prácticas Agrícolas - BPA en la producción de tomate bajo condiciones protegidas. CORPOICA - MANA - Gobernación de Antioquia - Centro de Investigación La Selva. FAO. Colombia. 179-180; 199-106; 219-224 pp.
- Jha, S., Khalko, S., Ashajyothi, M., Bandyopadhyay, S., & Roy, A. 2017. Efficacy of Combined Formulations of Fungicides in Managing Late Blight Disease of Potato Caused by *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci, 6(12), 765-771. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2017.612.081>
- Judelson, H.S. 1996. Recent advances in the genetics of Oomycetes plant pathogens. Molecular Plant-Microbe Interactions 9: 443-449.
- Kamoun, S. 2002. Studies of the Pathogen. Lima, Perú: CIP.
- Kim, H.J., Lee, H.L., Jo, K.R., Mortazavian, S. M., Huigen, D. J., Evenhuis, B., Kessel, G., Visser, R.G., Jacobsen, E. and Vossen, J. H. 2012. Presence of the potato late blight resistance gene *RB* does not promote adaptive parasitism of *Phytophthora infestans*. Theor. Appl. Genet. 124:923-935.

- Lagos, L. 2012. Evaluación del potencial genético de algunos parentales de tomate de árbol *Cyphomandra betacea* Cav. Sendt. A partir de un dialélico parcial circulante. Tesis Maestría. Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira. Palmira. 75 p.

- Lagos, T. 2017. Escala para calificar el grado de severidad de *Phytophthora infestans*. Universidad de Nariño.

- Lagos, T. 2017. Metodología para Índice de Selección. Universidad de Nariño.

- Lemus, I. Y. 2009. Genética de la resistencia a las enfermedades en plantas hortícolas. Temas de Ciencia y Tecnología. 39(13):41-44

- Malcomson, J.F., and Black, W. 1996. New *R* Genes in *Solanum demissum* Lindl and their Complementary Races of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Euphytica; 15: 199-203.

- Mendoza Elos, M., Andrio Enríquez, E., López Benítez, A., Rodríguez Guerra, R., Latournerie Moreno, L., & Rodríguez Herrera, S. A. 2006. Tasa de infección de la pudrición del tallo en maíz causada por *Fusarium moniliforme*. Agronomía mesoamericana, 17(1).

- Mejoramiento Tecnológico y productivo del sistema Papa en el Departamento de Nariño. 2016. código BPIN 20140001022, 2017.

- Mehdi, M., Saleem, T., Rai, H. K., Mir, M. S., & Rai, G. 2008. Effect of nitrogen and FYM interaction on yield and yield traits of potato genotypes under Ladakh condition. Potato Journal, 35(3-4).

- Miranda, M. B., Gómez, L., & Brenes, A. 2005. Resistencia al tizón tardío (*Phytophthora infestans*) en materiales promisorios de papa en Costa Rica. Agronomía costarricense: Revista de ciencias agrícolas, 29(3), 31-45.

- Mora, A. R., Vazquez, V.H., y Lozoya, S.H. 2006. Resistencia a *Phytophthora infestans* Mont De Bary en familias segregantes de *Solanum andigena* L. Congreso Internacional de Papa John S. Niederhauser. Memorias. México. C-13 p.

- Mosquera, T., Fernández, C., Martínez, L., Acuña, A., & Cuéllar, D. 2008. Genética de la resistencia de la papa (*Solanum tuberosum*) a patógenos. Estado de arte. Agronomía Colombiana, 26(1), 7-15.

- Mosquera, T. 2006. Análisis genético y molecular de la resistencia cuantitativa a tizón tardío (*Phytophthora infestans*) en *Solanum phureja*. In T. Mosquera, Evaluación fenotípica de la resistencia cuantitativa a tizón tardío (*Phytophthora infestans*) en una población de *Solanum phureja*. Bogotá, Colombia: Universidad de Colombia.

- Muhinyuza, J.B., Shimelis, H., Melis, R., Sibiya, J., Gahakwa, D., and Zaramba, M.N. 2014. Yield response and late blight reaction of potato genotypes in Rwanda. American Journal of Potato Research 92: 10–22.

- Namugga, P., Sibiya, J., Melis, R., & Barekye, A. 2018. Yield Response of Potato (*Solanum tuberosum* L.) Genotypes to Late Blight Caused by *Phytophthora infestans* in Uganda. American Journal of Potato Research, 1-12.

- Niks, R.E., y Lindhout, W.1999. Mejoramiento para resistencia contra enfermedades y plagas. Quito, Ecuador: Preduza. pp. 35-120.

- Niks, R.E., y Lindhout, W.H. 2004. Curso sobre mejoramiento para la resistencia durable a patógenos especializados. 3.ed. Netherland, Holanda. Wageningen Agricultural University.150 p.

- Ñustez, C.E. 2010. Variedades colombianas de papa. Universidad Nacional de Colombia - Sede Bogotá. Disponible en: <http://www.papaunc.com/catalogos.shtm>. Consulta: Diciembre, 2017.

- Núñez, C.E., Estrada, N., García, C., Tinjacá, S., Medina, J.P., y Schilde, L. 2000. Evaluación de la resistencia a *P. infestans*, cruzabilidad y potencial de rendimiento de 15 clones de la hibridación somática *Solanum bulbocastanum* + *Solanum phureja* en Colombia. pp. 427–434. En: Libro de Actas del Congreso Iberoamericano de Investigación y Desarrollo en Patata, Vitoria-Gasteiz, España.

- Ordóñez, P. 2017. Registro directo de coordenadas mediante GPS. Universidad de Nariño.

- Ovchinnikova, A., Krylova, E., Gavrilenko, T., Smekalova, T., Zhuk, M., Knapp, S., & Spooner, D.M. 2011. Taxonomy of cultivated potatoes (*Solanum* section *Petota*: *Solanaceae*). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 165,107-155.

- Pérez, W., y Forbes, G. 2008. Manual técnico. El tizón tardío de la papa. Centro internacional de la Papa. Departamento de Comunicación y Difusión del CIP. Lima, Perú. pp. 39 - 41.

- Pérez, W., & Forbes, G. 2017. ¿Qué es el tizón tardío? Hoja Divulgativa 1. Disponible en:https://cgspace.cgiar.org/bitstream/handle/10568/96073/HD1_Que%20es%20el%20Tizon%20Tardio_FIDA.pdf?sequence=1. Consulta: Agosto, 2017.

- Rodríguez, F., Ghislain, M., Clausen, A.M., Jansky S.H., & Spooner D.M. 2010. Hybrid origins of cultivated potatoes. *Theor Appl Genet*. 121,187-1198. Disponible en: <http://revistas.unal.edu.co/index.php/agrocol/article/view/17588>>.Consulta: Enero, 2017.

- Rodríguez, L., Nustez, C., y Estrada, N. 2009. Criolla Latina, Criolla Paisa y Criolla Colombia, nuevos cultivares de papa criolla para el departamento de Antioquia (Colombia). *Agronomía Colombiana*, 27(3), 289-303.

- Rodríguez, L., Corchuelo, G. y Núñez, C. 2004. Densidad de población y su efecto sobre rendimiento de papa (*Solanum tuberosum* L. cv. Parda pastusa). *Agron. Colomb.*, 22 (1). pp. 23 - 31.

- Rodríguez, L., Rodríguez, E., Ron, J., Martínez, J., Lozoya, H., Sánchez, J., & Lépiz, R. 2013. Evaluación de resistencia a *Phytophthora infestans* en poblaciones silvestres de *Solanum lycopersicum* var. cerasiforme. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 4(5), 753-766.
- Romero, G., Lozoya, H., & Hernández, A. 2003. Adaptación por resistencia al tizón tardío (*Phytophthora infestans* Mont. De By) de genotipos de papa (*Solanum tuberosum* L.) en Toluca, México. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 9(2), 193-208.
- Romero, G., Lozoya, H., Mora, G., Fernández, S., & Grünwald, N. J. 2012. Rendimiento de papa en función de epidemia por tizón tardío (*Phytophthora infestans* Mont. de Bary). *Revista fitotecnia mexicana*, 35(1), 69-78.
- Raven, P.H., Evert, R.F., and Eichhom, S.E.1999. *Biology of Plants*. New York. W.H Freeman and Company. 370 p.
- Rivera, J.M., Brown, J.K., Weller, S., Melgar, J.C. 2014. Consideraciones técnicas para el efectivo manejo integrado del tizón tardío en papa. Disponible en: http://www.fhia.org.hn/downloads/proteccion_veg_pdfs/consideraciones_tecnicas_para_manejo_de_tizon_tardio_en_papa.pdf. Consulta: Septiembre, 2017.
- Rubio, O., Cadena, M. A. & Flores, R., (2016). Comparación de la resistencia horizontal y vertical contra el tizón tardío de la papa en Toluca. *Revista mexicana de ciencias agrícolas*, 7(4), 755-766.
- Sañudo, B. y Betancourth, C. 2005. *Fundamentos de fitomejoramiento*. Universidad de Nariño, Pasto. pp. 98-101.
- Santa, J. D., Berdugo, J., Cely, L., Soto, M., & Mosquera, T. (2018). QTL analysis reveals quantitative resistant loci for *Phytophthora infestans* and *Tecia solanivora* in tetraploid potato (*Solanum tuberosum* L.). *PloS one*, 13(7), e0199716.

- Sánchez, M., & Meza, R. (2015). Evaluación del rendimiento del cultivo de papa bajo la aplicación del riego deficitario (PRD) utilizando cintas de riego. In *Anales Científicos* (Vol. 76, No. 1, pp. 21-28). Universidad Nacional Agraria La Molina. <http://dx.doi.org/10.21704/ac.v76i1.760>

- Sedláková, V., Dejmalová, J., Hausvater, E., Sedlák, P., Doležal, P., & Mazáková, J. (2011). Effect of *Phytophthora infestans* on potato yield in dependence on variety characteristics and fungicide control. *Plant Soil Environ*, 57(10), 486-91.

- Silva, B., Cotes, J. y Marín, M. 2010. Estructura poblacional de *Phytophthora infestans* en cultivos de papa de Antioquia, Boyacá, Cundinamarca y Norte de Santander (Colombia). *Agronomía Colombiana*; 28: 383-390.

- Silva, B., Jaramillo, S., & Marín, M. (2010). Caracterización genética de aislamientos de *Phytophthora infestans* en las zonas productoras de papa de los departamentos de Antioquia, Boyacá, Cundinamarca y Norte de Santander (Colombia). *Actualidades Biológicas*, 31(90), 5-20.

- Schepers, H. 1998. Uso de Fungicidas en Patatas: Control de *Phytophthora infestans*. S.n.t.

- Shaw, D., & Wattier, R. 2002. Evolution of *Phytophthora infestans*: a global overview. In “International Workshop on Complementing Resistance to Late Blight (*Phytophthora infestans*) in the Andes. Conf. GILB Latin American Workshops”. Lima, Perú: Centro Internacional de la Papa.

- Sliwka, J., Jakuczun, H., Kamiński, P., and Zimnoch, E. 2010. Marker-assisted selection of diploid and tetraploid potatoes carrying *Rpi-phu1*, a major gene for resistance to *Phytophthora infestans*. *J Appl Genet*.51 (2): 133–140.

- Sharma, B.P., Forbes, G.A., Manandhar, H.K., Shrestha, S.M., and Resham, B.T. 2013. Determination of Resistance to *Phytophthora infestans* on Potato Plants in Field, Laboratory and Greenhouse Conditions. Journal of Agricultural Science; Vol. 5, No. 5. 148-157. <http://dx.doi.org/10.5539/jas.v5n5p148>.

- Silva, B., Jaramillo, S., y Marín, M. 2009. Caracterización genética de aislamientos de *Phytophthora infestans* en las zonas productoras de papa de los departamentos de Antioquia, Boyacá, Cundinamarca y Norte de Santander. Actual Biol. 31 (90): 5-20.

- Smart, C.D., Sandrock, R.W., and Fry, W. 2000. Molecular Techniques and Mystery of the Potato Late Blight Pathogen. Plant-Microbe Interactions. Edited by Gary Tacey and Noel Keen. APS American Phytopathology Society. pp. 36 and 336.

- Smith, L.P. 1956. Potato blight forecasting by 90% humidity criteria. Plant Pathology, EUA; 5:83-87 pp.

- Spooner, D.M. & Hetterscheid, W.L. 2005. Origins, evolution, and group classification of cultivated potatoes. pp. 285-307. En: Motley, T.J., N. Zerega y H. Cross (eds.). Darwin's harvest: new approaches to the origins, evolution and conservation of crops. Columbia University Press, New York, N

- Spooner, D.M., 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. PNAS 104, 19398-19403.
- Sukhotu, T., Kamijima, O., & Hosaka, K. 2005. Genetic diversity of the Andean tetraploid cultivated potato (*Solanum tuberosum* L. ssp. *Andigena* Hawkes) evaluated by chloroplast and nuclear DNA markers. Genome 48, 55-66.

- Sukhotu, T., & Hosaka, K. 2006. Origin and evolution of *Andigena* potatoes revealed by chloroplast and nuclear DNA markers. Genome 49, 636-64

- Sukhotu, T., Kamijima, O., & Hosaka, K., 2006. Chloroplast DNA variation in the most primitive cultivated diploid potato species *Solanum stenotomum* Juz. et Buk. and its putative wild ancestral species using high-resolution markers. *Genet. Resour. Crop Evol.* 53, 53-63.

- Torres, L., Taipei, A., Andrade, J. 2011. Manejo de lancha. Centro internacional de la papa. Disponible en: <https://cipotato.org/es/latinoamerica/informacion/inventario-de-tecnologias/manejo-de-lancha/>. Consulta: Octubre, 2018.

- Torres, H. 1997. Principales enfermedades fungosas de la papa y su relación con la producción de semilla. Lima, Perú: Centro Internacional de la Papa.

- Tinjacá, S. 2010. Estudios de la heredabilidad de la resistencia horizontal a *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary causante de la "gota" en la especie diploide de papa *Solanum phureja* Juz. et Buk. Tesis maestría. Medellín, Universidad Nacional de Colombia.

- Van der Plank, J.E. 1963. Plant diseases: epidemics and control. New York: Academic. 349 p.

- Van der Plank, J. E. 1984. Disease resistance in plants. 2a ed. Academic Press. N. Y., London, San Francisco. 194 p.

- Vargas, A.M., Quesada, L.M., Céspedes, M.C., Carreño, N., González, A., Rojas, A., Zuluaga, A.P., Myers, K., Fry, W.E., Jiménez, P., Bernal, A.J., Restrepo, S. 2009. Characterization of *Phytophthora infestans* populations in Colombia: First report of the A2 mating type. *Phytopathology*, 99: 82-88.

- Vallejo, F.A., y Estrada, E.I. 2002. Mejoramiento genético de plantas. Universidad Nacional de Colombia, Palmira. 402 p.

- Yogendra, K.N., Kushalappa, A.C., Sarmiento, F., Rodríguez, E. & Mosquera, T. 2015. Metabolomics deciphers quantitative resistance mechanisms in diploid potato clones against late blight. *Functional Plant Biology*, 42(3), 284-298. <http://dx.doi.org/10.1071/FP14177>
- Yuen, J.E., y Forbes, G.A. 2009. Estimating the level of susceptibility to *Phytophthora infestans* in potato genotypes. *Phytopathology*; 99:783-786.
- Zentmeyer, G.A. 1983. The world of *Phytophthora*. In: *Phytophthora: Its biology, taxonomy and pathology*. D.C. Erwin, S. Bartnicki-García, and P.H. Tsao (eds.). American Phytopathological Society. St. Paul, Minnesota. pp. 1-8.
- Zúñiga, L. N., Molina, J. D., Cadena, M. A., & Rivera, A. 2000. Resistencia al tizón tardío de la papa (*Phytophthora infestans*) en cruzamientos de cultivares y clones de papa (*Solanum tuberosum* L.). *Revista Mexicana de Fitopatología*, 18(1).
- Zhu, S., Duwal, A., Su, Q., Vossen, J. H., Visser, R. G., and Jacobsen, E. 2013. Vector integration in triple R gene transformants and the clustered inheritance of resistance against potato late blight. *Transgenic Res.* 22(2):315-325.

7. ANEXOS

Anexo 1. Análisis de suelo de la fase de selección.

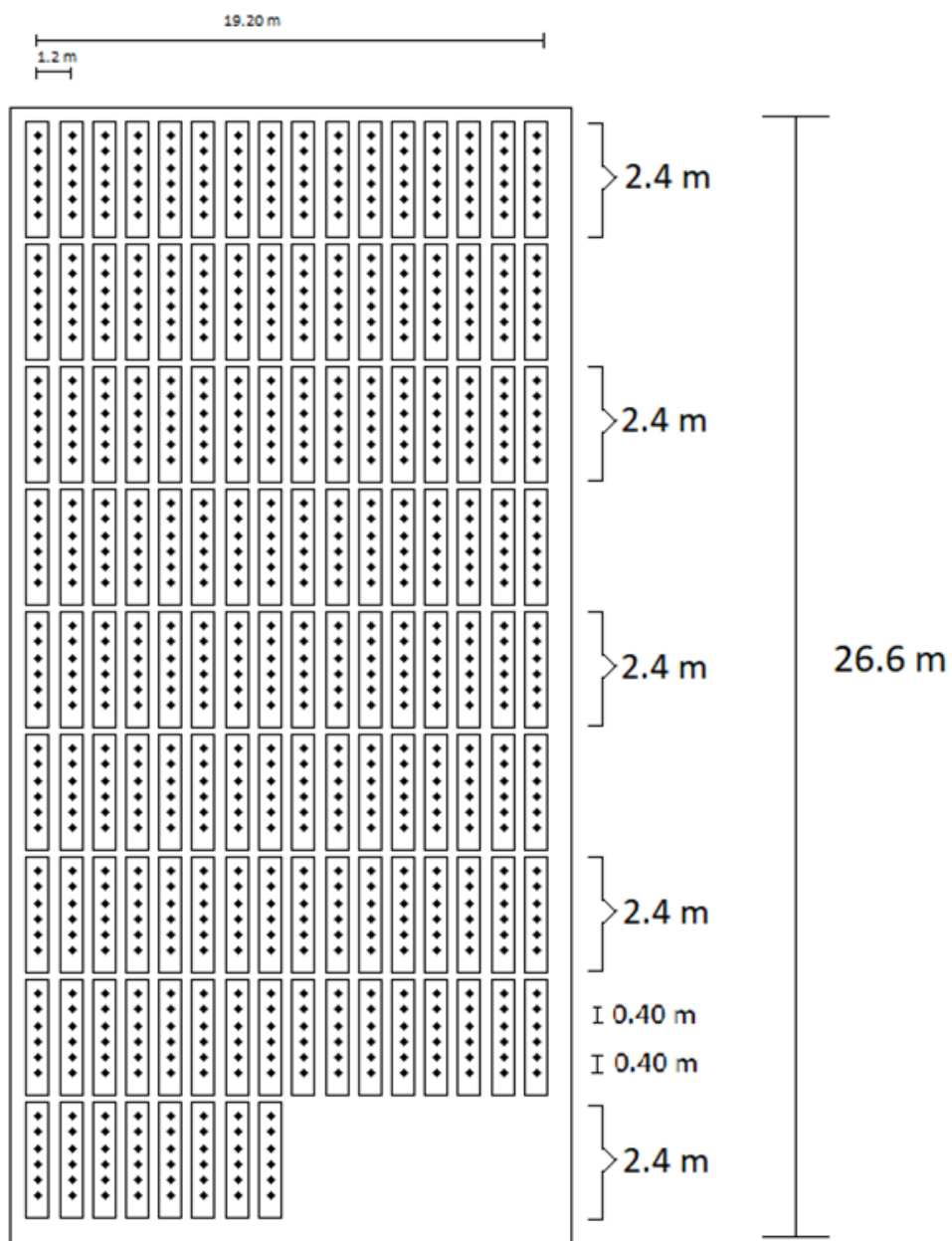
Código: LBE-PRS-FR-115
Página: 1 de 1
Versión: 2
Vigente a partir de: 2014-01-15

DATOS USUARIO		DATOS MUESTRA			REPORTE No. LSIA-R-4-17						
USUARIO DEL SERVICIO:	Vipri Proyecto " Mejoramiento tecnológico y productivo del sistema de papa en el departamento de Nariño. TulioCesarLagos Burbano	Tipo de Muestra	Suelo Agrícola		Fecha Toma Muestra AA 17 MM 02 DD 17						
CC - Nit:	800118954-1	Fecha Recepción Muestra	AA 17 MM 02 DD 17		Fecha ejecución del análisis	AA 17MM03DD06 AL AA 17 MM 03 DD 13		Fecha Emisión del Reporte	AA 17 MM 03 DD 14		
Dirección:	Universidad de Nariño	Procedencia									
Teléfono:	3156580368	Departamento: Nariño			Municipio		Pasto	Corregimiento:			
e-mail:	leonela19831@hotmail.c	Vereda: Catambuco			Finca Botana			Area del Lote:			
Propietario:	Udenar	Cultivo actual:			Cultivo Proyectado						
Análisis Solicitado:	Completo	Fertilizantes Aplicados:		Topografía:		Altitud (msnm)		Profundidad : cm			
PARAMETROS QUIMICOS						Código muestra - Identificación Lote					
ENSAYOS		MÉTODO		TÉCNICA		UNIDAD DE MEDIDA		LSIA-0028-17	LSIA-0029-17	LSIA-0030-17	LSIA-0031-17
								Lote No. 1	Lote No. 2	Lote No.3A	Lote No. 3B
pH, Potenciómetro (1:1)		NTC 5264		Potenciometrica				5,92	6,06	5,19	5,14
Relación Suelo:											
Materia Orgánica		Walkley-Black (Colorimétrico)- NTC 5403		Espectrofotometrica uv-vis		%		3,49	5,76	2,99	4,80
Fósforo disponible		Bray II y Kurtz NTC 5350		Espectrofotometrica uv-vis		mg/Kg		159	181	28,0	30,4
Aluminio de Cambio		ExtracciónKCl1NNTC5263		Volumétrica		cmol ⁺ /Kg					
Boro disponible		Agua Caliente NTC 5404		Espectrofotometrica uv-vis		mg/Kg		0,09	0,93	0,07	0,23
Nitrógeno Total		Con base en la materia		Cálculo		%		0,13	0,22	0,11	0,19
Carbono Orgánico		Walkley-Black (Colorimétrico) NTC5403		Espectrofotometrica uv-vis		%		2,02	3,34	1,73	2,79
Azufre disponible		(Ca(H ₂ PO ₄)2.H ₂ O) 0,008M NTC 5402		Espectrofotometrica uv-vis		mg/Kg		7,56	23,3	6,57	7,84
PARAMETROS FISICOS											
F=Franco -Ar=Arcilloso A=Arenoso - L=Limoso		Al Tacto			Grado Textural			Ar-A	Ar-A	Ar-A	Ar-A
Densidad Aparente		Probeta graduada		Gravimétrica	g/cc			1,10	0,84	0,89	0,97
OBSERVACIONES	LABORATORIO	LOSRESULTADOSSONVÁLIDOSUNICAMENTEPARALAMUESTRAANALIZADA.UNAVEZENTREGADOESTEINFORMEDERESULTADOSSELLABORATORIODEJADE TENER CONTROL SOBRE SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL. ND = No se determinó. Informe parcial.									
	USUARIO										
TABLA DE INTERPRETACIÓN DE RESULTADOS (ICA, Fertilización en diversos Cultivos, Quinta Aproximación)											
Bases intercambiable s	UNIDADES: cmol ⁺ /Kg			Fósforo y Elementos Menores	UNIDADES: mg/Kg			pH			
	BAJO	MEDIO	ALTO		BAJO	MEDIO	ALTO	Valor	Categoría		
Ca	< de 3	3 - 6	> de 6	P	< de 20	20 - 40	> de 40	< de 5,5	Extremadamente ácido		
Mg	< de 1,5	1,5 - 2,5	> de 2,5	Fe	< de 25	25 - 50	> de 50	5,5 - 5,9	Moderadamente ácido		
K	< de 0,2	0,2 - 0,4	> de 0,40	Mn	< de 5	5 - 10	> de 10	6,0 - 6,5	Adecuado		
Materia Orgánica Según el Clima (%)				Cu	< de 2	2 - 3	> de 3	6,6 - 7,3	Neutro		
FRIO	< de 5	5 - 10	> de 10	Zn	< de 1,5	1,5 - 3	> de 3	7,4 - 8,0	Alcalino		
MEDIO	< de 3	3 - 5	> de 5	B	< de 0,2	0,2 - 0,4	> de 0,4	> de 8	Muy alcalino		
CALIDO	< de 2	2 - 3	> de 3	S	< de 10	10 - 20	> de 20				
Conductividad electrica (Grado de Salinidad) dS/m - Decisimenes/metro											
No Salino 0 - 2		Ligera salinidad 3 - 4		Moderado 4 - 8		Fuerte 8 - 15		Muy Fuerte Mayor de 15			

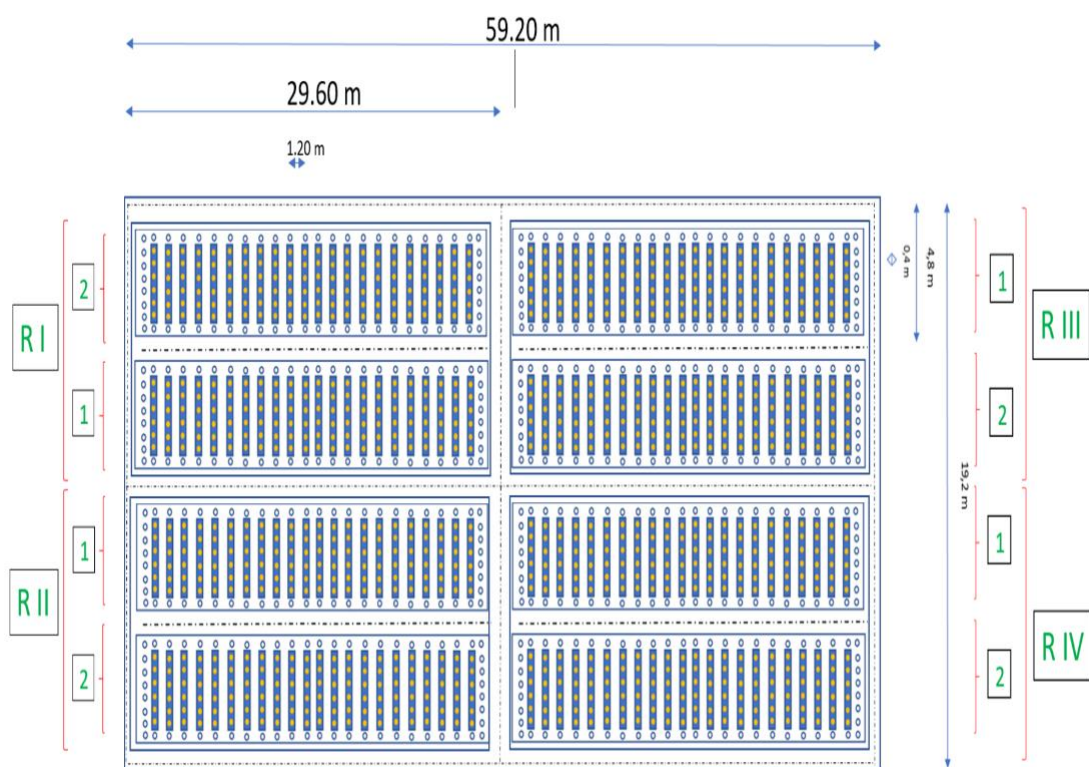
Anexo 2. Análisis de suelo del segundo ciclo.

SECCION DE LABORATORIOS		Código LBE-PRS-FR-115							
REPORTES ANALISIS DE SUELOS AGRICOLAS		Página: 1 de 1							
		Versión: 2							
		Vigente a partir de: 2014-01-15							
DATOS USUARIO		DATOS MUESTRA							
USUARIO DEL SERVICIO: Mejoramiento Tecnológico y Productivo del Sistema de Papa en el departamento de Nariño		Tipo de Muestra: Suelo Agrícola							
CC - Nit: 800118954-1		Fecha Toma Muestra: AA 17 MM 10 DD 11							
Dirección: Carrera 36# 5-121 bloe 5 Piso		Fecha Recepción Muestra: AA 17 MM 10 DD 11							
Teléfono: 3156580368		Fecha Ejecución del análisis: AA 17 MM 10 DD 31 AL AA 17 MM 11 DD 03							
e-mail: cacadena8@misena.edu.co		Fecha Emisión del Reporte: AA 17 MM 11 DD 07							
Propietario: Udenar		Procedencia:							
Análisis Solicitado: Completo		Departamento: Nariño							
		Municipio: Pasto							
		Corregimiento: Catambuco							
		Vereda: Botana							
		Finca: Granja Botana							
		Area del Lote: 200 m2							
		Cultivo actual: Pastos							
		Cultivo proyectado: Papa							
		Fertilizantes Aplicados:							
		Topografía: Inclínada							
		Altitud (msnm): 2866							
		Profundidad: 20 cm							
PARAMETROS QUIMICOS									
Código muestra - Identificación Lote									
ENSAYOS	MÉTODO	TÉCNICA	UNIDAD DE MEDIDA						
pH, Potenciómetro (1:1)	NTC 5264	Potenciométrica	LSIA-0511-17						
Relación Suelo:			Lote # 25						
Materia Orgánica	Walkley-Black (Colorimétrico)- NTC 5403	Espectrofotométrica uv-vis	%						
Fósforo disponible	Bray II y Kurtz NTC 5350	Espectrofotométrica uv-vis	mg/Kg						
Capacidad Intercambio Catiónico (CIC)	CH ₃ COONH ₄ 1NpH7 NTC 5268	Volumétrica	cmol ⁺ /Kg						
Calcio de Cambio	CH ₃ COONH ₄ 1NpH7 NTC 5349	Espectrofotometría de Absorción Atómica							
Magnesio de Cambio									
Potasio de Cambio									
Aluminio de Cambio	Extracción KCl 1N NTC 5263	Volumétrica							
Hierro disponible									
Manganeso disponible	DTPA - NTC 5526	Espectrofotometría de Absorción Atómica	mg/Kg						
Cobre disponible									
Zinc disponible									
Boro disponible	Agua Caliente NTC 5404	Espectrofotométrica uv-vis							
Nitrógeno Total	Con base en la materia orgánica	Cálculo	%						
Carbono Orgánico	Walkley-Black (Colorimétrico) NTC5403	Espectrofotométrica uv-vis	%						
Azufre disponible	(Ca(H ₂ PO ₄) ₂ ·H ₂ O) 0,008M NTC 5402	Espectrofotométrica uv-vis	mg/Kg						
PARAMETROS FISICOS									
F=Franco - Ar=Arcilloso	Al Tacto	Grado Textural	Ar-A						
A=Arenoso - L=Limoso									
Densidad Aparente	Probeta graduada	Gravimétrica	g/cc						
LOS RESULTADOS SON VÁLIDOS ÚNICAMENTE PARA LA MUESTRA ANALIZADA. UNA VEZ ENTREGADO ESTE INFORME DE RESULTADOS EL LABORATORIO DEJA DE TENER CONTROL SOBRE SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL. ND = No se determinó.									
OBSERVACIONES									
LABORATORIO									
USUARIO									
TABLA DE INTERPRETACION DE RESULTADOS (ICA, Fertilización en diversos Cultivos, Quinta Aproximación)									
Bases Intercambiables	UNIDADES: cmol ⁺ /Kg			Fósforo y Elementos Menores	UNIDADES: mg/Kg			pH	
	BAJO	MEDIO	ALTO		BAJO	MEDIO	ALTO	Valor	Categoría
Ca	< de 3	3 - 6	> de 6	P	< de 20	20 - 40	> de 40	< de 5,5	Extremadamente ácido
Mg	< de 1,5	1,5 - 2,5	> de 2,5	Fe	< de 25	25 - 50	> de 50	5,5 - 5,9	Moderadamente ácido
K	< de 0,2	0,2 - 0,4	> de 0,40	Mn	< de 5	5 - 10	> de 10	6,0 - 6,5	Adecuado
Materia Orgánica Según el Clima (%)				Cu	< de 2	2 - 3	> de 3	6,6 - 7,3	Neutro
FRIJO	< de 5	5 - 10	> de 10	Zn	< de 1,5	1,5 - 3	> de 3	7,4 - 8,0	Alcalino
MEDIO	< de 3	3 - 5	> de 5	Bi	< de 0,2	0,2 - 0,4	> de 0,4	> de 8	Muy alcalino
CALIDO	< de 2	2 - 3	> de 3	S	< de 10	10 - 20	> de 20		
Conductividad eléctrica (Grado de Salinidad) dS/m - Decisimenes/metro									
No Salino	Ligera salinidad			Moderado			Fuerte		
0 - 2	0 - 4			4 - 8			8 - 15		
						Muy Fuerte			
						Mayor de 15			
Elaboró: María del Rosario Carreño Castellanos				Aprobación del Reporte:					
2017-11-07				Laboratorio de Análisis de					
Revisó: MUP				FIN REPORTE DE RESULTADOS					

Anexo 3. Mapa de campo de la fase de selección.



Anexo 4. Mapa de campo del segundo ciclo.



Anexo 5. Reacción de resistencia, tolerancia o susceptibilidad de 97 materiales genéticos de papa criolla ante la gota (*Phytophthora infestans*) bajo condiciones del Altiplano de Pasto.

Material	Pedigrí	ABCPer ₁		Reacción
UdenarStCr131	Chaucha- 15061281	0,1992	4	T
UdenarStCr45	Kurikinga M1	0,0750	2	T
UdenarStCr11	C.I.O 26,7 (Leona)	0,1075	2	T
UdenarStCr01	Andina	0,0292	1	T
UdenarStCr17	C.I.O 34,15 (Tornilla Roja)	0,1500	3	T
UdenarStCr135	Visinia- 15061323	0,0917	2	T
UdenarStCr60	Tornilla amarilla	0,1331	3	T
UdenarStCr19	C.I.O 37,18 (Manzana)	0,2068	4	T
UdenarStCr61	Tornilla blanca M1	0,1742	4	T
UdenarStCr130	Rubi- 15061280	0,0458	1	T
UdenarStCr66	Nevada pequeña	0,2474	5	T
UdenarStCr46	Kurikinga M5	0,0438	1	T
UdenarStCr173	Chuina-15061808	0,0392	1	T
UdenarStCr16	C.I.O 31,12 (Ratona morada)	0,0917	2	T
UdenarStCr62	Tornilla La Concha Cristales	0,1300	3	T
UdenarStCr37	C.I.O 18 (Ratona morada)	0,1817	4	T
UdenarStCr65	22,3	0,3507	7	S
UdenarStCr155	Negra Andariega- 15061630	0,1438	3	T
UdenarStCr32	Huevo de Indio	0,0917	2	T
UdenarStCr79	Peruna – 15060543	0,1300	3	T
UdenarStCr59	Roscona o Cachona	0,2246	5	T
UdenarStCr150	Guata Sabanera- 15061576	0,1783	4	T
UdenarStCr157	Holandesa- 15061662	0,2658	5	S
UdenarStCr44	Dorada	0,1100	2	T
UdenarStCr24	Criolla Latina A Flor Morada	0,1442	3	T
UdenarStCr51	Nacional 1	0,1663	3	T
UdenarStCr54	Ratona blanca criolla la cocha M1	0,3073	6	S
UdenarStCr10	C.I.O 25,6 (Cachuda)	0,1513	3	T
UdenarStCr22	Cachona	0,1119	2	T
UdenarStCr122	Cuchillo Paqui- 15061226	0,1300	3	T
UdenarStCr30	Galeras	0,2042	4	T
UdenarStCr39	Tornilla negra	0,0917	2	T
UdenarStCr170	Holandesa O Papa Negra O Caiceda	0,0769	2	T
UdenarStCr49	Monteña M1	0,3170	6	S
UdenarStCr14	C.I.O 29,10 (Aguacata)	0,1083	2	T
UdenarStCr6	C.I.O 21,1 (Mambera)	0,0758	2	T
UdenarStCr58	Ratona roja	0,3114	6	S
UdenarStCr31	Guaneña	0,1167	2	T
UdenarStCr52	Nacional 2	0,1550	3	T
UdenarStCr29	Kurikinga	0,2782	6	S

Material	Pedigrí	ABCPE_{r1}		Reacción
UdenarStCr12	C.I.O 27,8 (Chaucha Piña)	0,0608	1	T
UdenarStCr165	Rosa Leña- 15062150	0,0958	2	T
UdenarStCr125	Alakay Hualas- 15061236	0,2617	5	S
UdenarStCr36	Ratona amarilla	0,0917	2	T
UdenarStCr109	Guata Parda- 15061550	0,0933	2	T
UdenarStCr13	C.I.O 28,9 (Ratona Roja)	0,3459	7	S
UdenarStCr42	America	0,4189	8	S
UdenarStCr3	C.I.O 17 (Colombia)	0,1083	2	T
UdenarStCr23	Chaucha pura	0,3500	7	S
UdenarStCr142	Pestaña Rojas- 15061952	0,0992	2	T
UdenarStCr8	C.I.O 23,4 (Malvaseña)	0,2100	4	T
UdenarStCr35	Ñoña	0,1942	4	T
UdenarStCr56	Ratona Morada La Cocha M1	0,3295	7	S
UdenarStCr137	Extranjera Colorada- 15061361	0,3692	7	S
UdenarStCr141	Bastidas- 15062114	0,1817	4	T
UdenarStCr48	Monteña chaucha	0,3528	7	S
UdenarStCr118	Pola O Lungalla- 15060570	0,2408	5	T
UdenarStCr148	Malvaceña- 15061554	0,2155	4	T
UdenarStCr18	C.I.O 35,16	0,1958	4	T
UdenarStCr15	C.I.O 30,11 (Botella Roja)	0,1417	3	T
UdenarStCr133	Criolla Fina- 15061942	0,2133	4	T
UdenarStCr126	Papa Blanca- 15061237	0,2717	5	S
UdenarStCr40	Yema de huevo	0,2294	5	T
UdenarStCr122	Plancha- 15061689	0,2217	4	T
UdenarStCr5	C.I.O 20,1 (20,1 UNAL ph	0,1106	2	T
UdenarStCr21	C.I.O 40,21 (Pacha negra)	0,2842	6	S
UdenarStCr114	Jalka Imilla- 15060420	0,2417	5	T
UdenarStCr162	Criolla Silviana- 15061705	0,1692	3	T
UdenarStCr26	Criolla Latina A Flor Blanca	0,4010	8	S
UdenarStCr132	Pana Rosada- 15061291	0,3608	7	S
UdenarStCr53	Ratona Blanca Criolla la Cocha M1	0,3913	8	S
UdenarStCr67	Ratona roja M5	0,3885	8	S
UdenarStCr27	Criolla latina B M5 Flor Blanca	0,2025	4	T
UdenarStCr38	Silvania	0,1938	4	T
UdenarStCr34	Latina	0,3014	6	S
UdenarStCr168	Patepava- 15061967	0,3600	7	S
UdenarStCr63	Uva negra phureja M4	0,3583	7	S
UdenarStCr41	Amarilla Blanca Criolla	0,3563	7	S
UdenarStCr4	C.I.O 19 (Criolla Paisa)	0,2881	6	S
UdenarStCr43	Botella roja	0,4157	8	S
UdenarStCr139	Eucalipta- 15061377	0,3883	8	S
UdenarStCr136	Lizaraza Pequeña- 15061338	0,3133	6	S
UdenarStCr57	Ratona morada M4	0,2450	5	T

Material	Pedigrí	ABCPE_{r1}		Reacción
UdenarStCr111	Pala Roja- 15062338	0,2600	5	T
UdenarStCr172	Andina- 15061799	0,1842	4	T
UdenarStCr25	Criolla latina B M5 Flor Morada	0,2769	6	S
UdenarStCr124	Mahuay- 15061235	0,4500	9	S
UdenarStCr47	Mambera M1	0,2906	6	S
UdenarStCr20	C.I.O 39,20 (Curipanga)	0,3738	8	S
UdenarStCr138	Papa Cabra- 15062347	0,2383	5	T
UdenarStCr159	Tuquerreña Carriza- 15061682	0,3883	8	S
UdenarStCr161	Lizaraza Colorada- 15061690	0,2333	5	T
UdenarStCr127	Criolla Blanca- 15061239	0,3442	7	S
UdenarStCr33	Jardinera	0,2292	5	T
UdenarStCr164	Ecuatoriana- 15061734	0,3800	8	S
UdenarStCr55	Ratona La Cocha Reserva Cristales	0,3721	7	S
UdenarStCr113	I-52-2- 15062340	0,2792	6	S

*Escala = valor numérico redondeado al número entero más próximo de susceptibilidad, ABCPE_{r1} = área relativa bajo la curva del progreso de la enfermedad. <0,5 = resistente (R); 0,5 – 5 = tolerante (T); >5 = susceptible (S).

Anexo 6. Factores climatológicos presentes durante la evaluación de la respuesta de 97 materiales genéticos de papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo *phureja* y *indígena*) ante el inóculo natura de *Phytophthora infestans* bajo condiciones del altiplano de Pasto.

Fecha	Tmax (°C)	Tmin (°C)	Tmed (°C)	HR (%)	PP (mm)
27-ene-2017	16,5	7,2	13,5	95,8	61,8
03-feb-2017	18,2	9,3	13,8	90,6	2,3
10-feb-2017	19,3	9,1	13,7	87,1	0,8
17-feb-2017	16,9	8,6	12,4	98,4	13,1
24-feb-2017	17,9	7,1	12,8	97,1	16,1
03-mar-2017	17,9	9,6	14,9	96,6	59,0
10-mar-2017	17,9	10,3	14,5	80,9	12,5
17-mar-2017	17,1	9,1	14,7	96,1	57,0
24-mar-2017	18,0	9,4	14,8	95,4	28,6
31-mar-2017	18,4	8,7	14,8	99,1	51,7
07-abr-2017	17,8	8,7	12,6	89,0	35,1
14-abr-2017	18,1	9,3	14,6	94,7	47,9
21-abr-2017	18,4	9,7	12,5	95,7	27,5
Media	17,9	8,9	13,8	93,6	
Acumulado					413,4

Tmax = temperatura máxima, Tmin = temperatura mínima, Tmed = temperatura media, PP = precipitación, HR = humedad relativa.

Anexo 7. Número, peso de tubérculo/planta y rendimiento total, de 11 genotipos de papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo *phureja* y *indígena*).

Gen	Gen	NTP	PTP (g)	Rto t.ha ⁻¹
UdenarStCr01	CF	12,88	965,61	20,12
UdenarStCr11	CF	21,06	1328,06	27,67
UdenarStCr17	CF	31,06	792,61	16,51
UdenarStCr19	CF	23,75	504,64	10,52
UdenarStCr40	CF	19,56	332,43	6,92
UdenarStCr45	CF	29,81	1268,86	26,43
UdenarStCr60	CF	32,06	1158,14	24,13
UdenarStCr61	CF	13,69	1098,15	22,88
UdenarStCr130	CF	11,63	390,63	8,14
UdenarStCr131	CF	27,44	1329,03	27,69
UdenarStCr135	CF	18,44	1204,8	25,1
UdenarStCr01	SF	11,88	807,41	16,82
UdenarStCr11	SF	16,06	940,74	19,6
UdenarStCr17	SF	14,94	253,85	5,29
UdenarStCr19	SF	12,75	290,67	6,06
UdenarStCr40	SF	12,63	193,95	4,04
UdenarStCr45	SF	19,69	915,82	19,08
UdenarStCr60	SF	23,94	1053,22	21,94
UdenarStCr61	SF	15,00	986,06	20,54
UdenarStCr130	SF	13,38	456,4	9,51
UdenarStCr131	SF	18,19	1054,01	21,96
UdenarStCr135	SF	10,23	886,02	18,46

Rto: Rendimiento; NTP: Número de tubérculos/planta; PTP: Peso total/planta (g)

Anexo 8. Factores climatológicos presentes durante la evaluación de la respuesta de 11 materiales genéticos de papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo *phureja* y *indígena*) ante el inóculo natura de *Phytophthora infestans* bajo condiciones del altiplano de Pasto.

Fecha	Tmax (°C)	Tmin (°C)	Tmed (°C)	HR (%)	PP (mm)
03-nov-2017	18,38	6,98	12,68	95,13	47,10
10-nov-2017	18,97	8,57	13,77	95,14	32,70
17-nov-2017	17,86	9,57	13,71	80,33	17,40
24-nov-2017	17,66	9,13	13,39	94,71	48,60
01-dic-2017	17,34	9,49	13,41	86,29	2,20
08-dic-2017	17,91	9,74	13,83	84,57	28,20
15-dic-2017	18,09	7,57	12,83	92,71	20,70
22-dic-2017	19,80	7,86	13,83	87,57	1,00
29-dic-2017	17,34	9,23	13,29	93,29	40,90
05-ene-2018	17,60	8,06	12,83	93,43	52,80
12-ene-2018	18,43	6,94	12,69	96,57	61,40
19-ene-2018	16,51	8,71	12,61	93,14	44,90
26-ene-2018	15,94	9,20	12,57	85,86	22,70
02-feb-2018	19,66	9,31	14,49	88,14	1,00
09-feb-2018	19,20	8,94	14,07	93,43	13,90
16-feb-2018	19,83	9,37	14,44	88,43	0,50
23-feb-2018	17,34	9,03	13,19	96,29	31,40
Media	18,1	8,7	13,4	90,90	
Acumulado					467,4

Tmax = temperatura máxima, Tmin = temperatura mínima, Tmed = temperatura media, PP = precipitación, RH = humedad relativa.