

Aptitud combinatoria de la resistencia al tizón tardío (*Phytophthora infestans*) en cultivares nativos de papa

J. Gabriel¹; L. Orellana¹; G. Plata¹; M. Siles²

Resumen

En el Centro Toralapa en Cochabamba, Bolivia, se realizaron cruzamientos de 10 variedades nativas de papa resistentes al tizón tardío de la papa (*Phytophthora infestans*) del banco de germoplasma de papa en diseño dialélico triangular simple. Las progenies fueron alojadas en diseño de bloques completos al azar. Los objetivos de la investigación fueron caracterizar y seleccionar genotipos de papa con resistencia a tizón tardío en invernadero, mediante la medición del Área Bajo la Curva de Progreso de *Phytophthora infestans* (ABCPPI). Los resultados mostraron 67% de plántulas susceptibles y 33% de plántulas resistentes. Se observó que las progenies de los cruzamientos Bol 2835 x Morapapa, Polonia x Bol 1164; Bol 3147 x Bol 2718 y Bol 3147 x Polonia, Bol 2835 x Morapapa ; Bol 3147 x Bol 2718 y Waych'a x Bol 3147 tuvieron altos niveles de resistencia al tizón. Los progenitores Bol 3147, Bol 2835, Morapapa y Polonia mostraron una varianza significativa de la Aptitud Combinatoria Específica (ACE) en plántula. En plantas jóvenes se observó 16% de susceptibles y 84% de resistentes. La varianza de los efectos de la Aptitud Combinatoria General (ACG), mostró diferencias significativas para los cultivares Bol 3147, Bol 2835, Morapapa y Polonia. Estos resultados confirmaron lo observado para plántula en Polonia, Bol 2835 y Bol 3738. Las familias 00-223 (Polonia x Morapapa), y 00-224 (Polonia x Bol 1164) mostraron que la ACE fue más importante.

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

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

Palabras clave adicionales: Susceptibilidad, resistencia, planta joven, planta adulta, área bajo la curva de la enfermedad.

Aceptado para publicación: Junio 15, 2011.

Combining Ability of the Resistance to Late Blight (*Phytophthora infestans*) in Potato Landraces

Summary

In the Toralapa Center (Cochabamba, Bolivia) was realized crosses of 10 landraces potato resistant to late blight of the Bolivian germplasm bank, under partial diallel design. The progenies in plantlets stage were transplanted in a Complete Random Block Design. The objectives of the research were to characterized and select genotypes of potato with the resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in the greenhouse and the field through the Area Under Disease Progress Curve (AUDPC). After the evaluation witch have been select 67% sensitive and 33% resistant. Was showed that the progenies of the crosses Bol 2835, Polonia, Bol 3147 and Morapapa, in the green house many families Bol 2835 x Morapapa; Polonia x Bol 1164; Bol 3147 x Bol 2718 had the better level to resistance to late blight. The parent Bol 3147, Bol 2835, Morapapa and Polonia show as a good specific combining ability (SCA). In young plant, were obtained 16% of susceptible genotypes and 84% resistant. The estimates variance of the GCA effect showed significant difference in the cultivars Bol 3147, Bol 2835, Morapapa y Polonia. These results confirm that showed in plantlets in Polonia, Bol 2835 and Bol 3738. The families 00-223 (Polonia x Morapapa) and 00-224 (Polonia x Bol 1164) showed that the SCA was most important.

Additional keys words: Susceptible, resistance, young plant, adult plant, area under the disease progress curve (AUDPC).

Introducción

El tizón tardío de la papa causado por *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary es una de las enfermedades más importantes que afectan mundialmente a este cultivo. En Bolivia se presenta en casi todas las zonas papeiras comprendidas entre 2,000 y 3,300 msnm causando severas pérdidas hasta un 100% (sin control) y 60% si se controla. Para su control se requiere de numerosos tratamientos con fungicidas, llegando en algunos casos a más de 10 aplicaciones durante el ciclo del cultivo. Estas medidas además de elevar los costos de producción dañan el medio ambiente y la salud de los agricultores (Carrasco *et al.*, 1997, Javier, 1997).

Por otra parte varios estudios de aptitud combinatoria general y específica han sido realizados en papa, habiéndose encontrado resultados contradictorios. Algunos autores encontraron una importancia mayor en la CGA que la ACE (Plaisted *et al.*, 1962; Tai, 1976; Killick, 1977; Gopal, 1998). Mientras que otros investigadores sugieren que la ACE es más importante (Maris, 1989; Neele *et al.*, 1991; Bradshaw *et al.*, 2000).

La mayoría de los trabajos publicados le han dado importancia a la ACG y ACE en la selección de plantas por rendimiento en generaciones tempranas del proceso de mejoramiento genético de papa, pero pocos han sido los trabajos para entender la ACG y ACE en progenitores y progenies respecto de la resistencia al tizón tardío de la papa. Algunos trabajos realizados por Gonzáles, 1999; Gonzáles *et al.*, 1999; Orellana, 2001, indican que la herencia de la resistencia al Tizón es compleja y en varios de los casos epistática, donde hay la interacción de genes de dominancia debido a la presencia de genes mayores y genes aditivos (genes menores).

No existen trabajos de investigación en cultivares nativos de papa del germoplasma boliviano sobre los componentes de ACG y ACE de ahí que la Fundación PROINPA viene investigando desde 1998 nuevas fuentes de resistencia genética más estables y duraderas en el tiempo, para lo cual se evaluaron en una primera etapa 36 cultivares nativos de las

especies *Solanum tuberosum* ssp. *andigena*, *S.x ajanhuiri*, *S. stenotomum* y *S.x juzepczukii* del Banco de Germoplasma de Tubérculos y Raíces Andinas de Bolivia. En este periodo se estudio los principales componentes de resistencia, como Tamaño de lesión (TL), Rango de crecimiento de la lesión (RC), Intensidad de esporulación (IE), Periodo de incubación (PI) y Periodo de latencia (PL) (Gabriel y Carrasco, 1998; Coca, 2001; Gabriel *et al.*, 2007). De este proceso de investigación fueron seleccionados 10 cultivares resistentes al Tizón y con buenas características agronómicas.

El objetivo de la presente investigación fue determinar la ACG y ACE para resistencia al tizón de la papa (*P. infestans*) bajo condiciones de invernadero en plantas jóvenes y plantas adultas en progenitores y progenies segregantes F1 obtenidos de la cruce de cultivares nativos.

Materiales y Métodos

Experimentos de invernadero

La investigación fue realizada en el Centro Toralapa, ubicado en la Provincia Tiraque del departamento de Cochabamba a 71 km sobre la antigua carretera Cochabamba – Santa Cruz, geográficamente situada a 17° de latitud Sur y 65° de longitud Oeste, con una altitud de 3,430 msnm con temperatura media anual de 9.11°C y una precipitación pluvial de 507.4 mm año⁻¹.

Diez cultivares nativos del Banco de Germoplasma de Raíces y Tubérculos Andinos de Bolivia: Bol 1164 (Isla), Bol 2718 (Puca Imilla), Bol 2835 (Noelia), Bol 2931 (Imilla), Bol 3147 (Piñaza), Bol 3372 (Ajanhuiri wayku), Bol 3738 (s/n), Polonia, Morapapa (testigo resistente) y Waych'a (testigo susceptible), fueron cruzados en diseño dialélico triangular simple (Martinez-Garza, 1988).

La semilla sexual obtenida fue sembrada en Diseño de Bloques Completos al Azar (BCA) con cuatro repeticiones; en cada surco se sembró 50 semillas haciendo un total de 200 semillas sexuales/cruza. La siembra para la evaluación en planta joven

se realizó utilizando las mismas poblaciones en jiffis (comprimidos de materia orgánica) remojados en agua, en la que se sembró una semilla/jiffi. Cuando las plantas tenían unos 10 cm de alto se transplantó a macetas de ½ kg.

Aislamiento local. Para la multiplicación del aislamiento se utilizó la metodología sugerida por Plata (1998) y Coca (2001).

Inoculación y evaluación en plantas jóvenes (plántulas) y plantas adultas

La inoculación en plántula se realizó cuando estas alcanzaron 5 a 6 cm de altura, inoculándose con una raza compleja del aislamiento Chullchunqani (8h) con genes de virulencia (1, 2, 3, 5, 6, 7 y 11) para *P. infestans*. El interior de la cámara húmeda se colocó las bandejas de almácigo con las plántulas, se nebulizó con una película fina de agua y luego se inoculó con nebulizador bandeja por bandeja.

Al 5to día después de la inoculación (ddi) aparecieron los primeros síntomas y se procedió con la evaluación al 7mo, 9no, 11avo, 13avo y 15avo días obteniéndose un total de cinco evaluaciones de severidad, donde 1= 0% de severidad y 9 = 100% de severidad. Luego se calculó el Area Bajo la Curva de Progreso de *P. infestans* (ABCPPI) como una medida del avance de la enfermedad en el tiempo.

Al cabo de 15 días de la inoculación, se descartaron las plantas susceptibles y las hipersensibles y se transplantaron las inmunes y resistentes aplicando a todas ellas 2.5 g^l⁻¹ de un fungicida (Mancozeb), para detener el avance de la enfermedad.

La inoculación en planta adulta se realizó en invernadero a una humedad relativa de 90% y una temperatura de 13 a 15 °C a las 8:30 pm. Los primeros síntomas se observaron al 7mo día después de la inoculación; se realizaron cinco evaluaciones de severidad con la misma escala descrita. Posteriormente las plantas inmunes y resistentes se trasplantaron y se trataron con Mancozeb para evitar el avance de la enfermedad.

El análisis de las varianzas de la ACG y ACE para plántula y planta adulta, fueron realizados en el Proc GLM de SAS (SAS Users Guide, 2000).

Resultados y Discusión

Se lograron obtener 18 cruzamientos. La cruza 00-226 (Bol 3738 x Bol 2718), fue la que mejor se comportó, pese a tener una floración moderada a escasa, se obtuvo 11 bayas (1500 TPS) con un porcentaje de germinación de 92%. En nueve familias se obtuvieron de 90 a 100 % de germinación, cuatro familias presentaron de 72 a 84% de germinación y las otras cinco tuvieron una germinación de 46 a 64%

De un total de 1,193 plántulas de 18 cruzas, fueron seleccionados 33% plántulas resistentes. La familia 00-210 (Waych'a x Bol 3147) fue la más susceptible, obteniéndose de 68 plántulas un resistente, en la familia 00-225 (Bol 3738 x Bol 1164) de 68 plántulas se obtuvo tres resistentes. En la familia 00-226 (Bol 3738 x Bol 2718) se observó mayor número de genotipos resistentes (52) y en la familia 00-227 (Morapapa x Bol 2718) se tuvo 51 resistentes.

Análisis de varianza para ACG y ACE en plántula

El análisis de varianza mostró diferencias altamente significativas ($P < 0,001$) entre cruzas, así como para la ACG y ACE, indicando esto que tanto efectos aditivos y no aditivos se encuentran involucrados en la resistencia (Tabla 1). Los cultivares Bol 2835, Bol 3738 y Polonia mostraron diferencias altamente significativas ($P < 0,001$), en plántulas, indicando esto una mejor ACG (Tablas 2 y 3).

En las cruzas para plántula se observó que las familias 00-220, 00-222, 00-223, 00-224 y 00-227 fueron altamente significativas para resistencia a tizón ($P < 0,001$), mostrando una buena ACE posiblemente por la presencia de efectos de dominancia para estas cruzas. Las familias 00-225, 00-213, 00-226 y 00-221 no tuvieron buena ACE (Tabla 4).

Tabla 1. Análisis de varianza para ACG y ACE en plántula

| FV | GL | CM | F |
|--------|----|---------|--------------------|
| Bloque | 3 | 90.35 | 0.42 ^{NS} |
| Cruza | 17 | 1190.42 | 5.52 ^{**} |
| ACG | 8 | 1349.95 | 6.26 ^{**} |
| ACE | 9 | 1048.62 | 1.29 ^{**} |
| Error | 51 | 215.69 | |
| Total | 71 | | |

* Significativo al $Pr < 0,05$ de probabilidad, ** Significativo al $Pr < 0,01$ de probabilidad

Tabla 2. Análisis de varianza para ACG de progenitores en plántula

| Progenitor | Parámetro | Estimación | Tpara Ho=0 | Pr>T |
|------------|-----------|------------|---------------|----------------------|
| Waych'a | g^1 | 1.40 | 0.43 | 0.6664 ^{NS} |
| Bol 3372 | g^2 | 1.99 | 0.62 | 0.5407 ^{NS} |
| Bol 3147 | g^3 | -3.49 | -1.08 | 0.2863 ^{NS} |
| Bol 2835 | g^4 | -13.67 | -4.22 | 0.0001 ^{**} |
| Polonia | g^5 | -6.75 | -2.09 | 0.0042 [*] |
| Bol 3738 | g^6 | 9.69 | 2.99 | 0.0042 [*] |
| Morapapa | g^7 | 1.96 | 0.61 | 0.5477 ^{NS} |
| Bol 1164 | g^8 | 2.67 | 0.82 | 0.4135 ^{NS} |
| Bol 2718 | g^9 | 6.19 | 1.91 | 0.0615 ^{NS} |

* Significativo al $Pr < 0,05$ de probabilidad, ** Significativo al $Pr < 0,01$ de probabilidad

ACG y ACE de la resistencia para planta joven

El análisis de varianza del ABCPPI para ACG y ACE (Tabla 5), mostró que entre las cruzas existen diferencias altamente significativas ($P < 0,001$), lo que indicó que las familias presentan un comportamiento diferente.

La estimación de los efectos de la ACG mostró que los mejores progenitores por su ACG son los cultivares Bol 3147, Bol 2835, Morapapa y Polonia (Tabla 5).

Tabla 3. Análisis de varianza de ACE en progenies F1 en plántula

| Familia | Genealogía | Parámetro | Estimación | T para Ho=0 | Pr>T |
|---------|---------------------|-----------------|------------|-------------|----------------------|
| 00-210 | Waych'a x Bol 3147 | S ¹³ | 14.69 | 2.65 | 0.0106 ^{NS} |
| 00-211 | Waych'a x Bol 2835 | S ¹⁴ | 3.72 | 0.67 | 0.5053 ^{NS} |
| 00-212 | Waych'a x Morapapa | S ¹⁷ | -7.50 | -1.35 | 0.1816 ^{NS} |
| 00-213 | Waych'a x Bol 1164 | S ¹⁸ | 1.62 | 0.29 | 0.7709 ^{NS} |
| 00-214 | Bol 3372 x Bol 2835 | S ²⁴ | 3.69 | 0.67 | 0.5089 ^{NS} |
| 00-215 | Bol 3372 x Polonia | S ²⁵ | 4.87 | 0.88 | 0.3835 ^{NS} |
| 00-216 | Bol 3372 x Bol 3738 | S ²⁸ | 10.69 | 1.93 | 0.0593 ^{NS} |
| 00-217 | Bol 3372 x Bol 2718 | S ²⁹ | -7.68 | -1.39 | 0.1717 ^{NS} |
| 00-218 | Bol 3147 x Polonia | S ³⁵ | -10.71 | -1.93 | 0.0589 ^{NS} |
| 00-219 | Bol 3147 x Bol 3738 | S ³⁶ | 7.62 | 1.37 | 0.0589 ^{NS} |
| 00-220 | Bol 3147 x Bol 2718 | S ³⁹ | -22.15 | -4.00 | 0.1752 ^{NS} |
| 00-221 | Bol 2835 x Bol 3738 | S ⁴⁶ | 1.82 | 0.33 | 0.0002 ^{**} |
| 00-222 | Bol 3835 x Morapapa | S ⁴⁷ | -24.28 | -4.38 | 0.7437 ^{NS} |
| 00-223 | Polonia x Morapapa | S ⁵⁷ | 22.58 | 4.07 | 0.0001 ^{**} |
| 00-224 | Polonia x Bol 1164 | S ⁵⁸ | -19.88 | -3.59 | 0.0002 ^{**} |
| 00-225 | Bol 3738 x Bol 1164 | S ⁶⁸ | 1.23 | 0.22 | 0.8255 ^{NS} |
| 00-226 | Bol 3738 x Bol 2718 | S ⁶⁹ | -2.37 | -0.43 | 0.6711 ^{NS} |
| 00-227 | Morapapa x Bol 2718 | S ⁷⁹ | 22.03 | 3.98 | 0.0002 ^{**} |

* Significativo al Pr<0,05 de probabilidad, ** Significativo al Pr<0,01 de probabilidad

Tabla 4. Análisis de varianza ACG y ACE para planta joven

| FV | gl | CM | F |
|--------|----|--------|--------------------|
| Bloque | 2 | 77.97 | 0.88 ^{NS} |
| Cruza | 17 | 473.14 | 5.34 ^{**} |
| ACG | 8 | 558.25 | 6.30 ^{**} |
| ACE | 9 | 397.47 | 4.49 ^{**} |
| Error | 34 | 88.58 | |
| Total | 53 | | |

* Significativo al Pr<0,05 de probabilidad, ** Significativo al Pr<0,01 de probabilidad

Tabla 5. Análisis de la ACG y ACE de la progenie en planta joven

| Progenitor | Parámetro | Estimación | T para Ho=0 | Pr>T |
|------------|----------------|------------|-------------|----------------------|
| Waych'a | g ¹ | -7.44 | -3.11 | 0.2916 ^{NS} |
| Bol 3372 | g ² | 5.66 | 2.36 | 0.1340 ^{NS} |
| Bol 3147 | g ³ | -3.68 | -1.53 | 0.0038 ^{**} |
| Bol 2835 | g ⁴ | -3.89 | -1.62 | 0.0046 ^{**} |
| Polonia | g ⁵ | 4.22 | 1.76 | 0.0026 ^{**} |
| Bol 3738 | g ⁶ | 7.79 | 3.25 | 0.0241 ^{NS} |
| Morapapa | g ⁷ | -2.57 | -1.07 | 0.0042 ^{**} |
| Bol 1164 | g ⁸ | 7.27 | 3.03 | 0.1138 ^{NS} |
| Bol 2718 | g ⁹ | -7.35 | -3.07 | 0.0876 ^{NS} |

* Significativo al Pr<0,05 de probabilidad, ** Significativo al Pr<0,01 de probabilidad

La estimación de la ACE mostró que los cruzamientos realizados con Polonia fueron de mejor comportamiento como se observa en las familias 00-223 (Polonia x Morapapa) y 00-224 (Polonia x Bol 1164) de la Tabla 6.

Las familias 00-223, 00-224 evaluadas en planta joven mostraron ser los mejores en cuanto ACE, también lo fueron a nivel de plántulas. Sin embargo hubieron algunas discrepancias como por ejemplo la familia 00-215 que no mostró buena ACE en plántulas pero si en planta adulta (Tabla 6).

Resistencia en planta joven

El análisis de resistencia en planta joven mostró que las familias 00-227 y 00-225 son altamente significativas indicando ser más resistentes (valores más distantes a cero), en cambio las familias 00-210, 00-214, 00-217 y 00-222 fueron las más susceptibles.

El daño por Tizón es menor en comparación a la evaluación en plántulas, donde la familia 00-216 (Bol 3372 x Bol 3738) fue la más susceptible, de un total de 18 plantas solo seis resultaron resistentes. En la familia 00-217 (Bol 3372 x Bol 2718) todas resultaron ser resistentes.

Tabla 6. Análisis de la ACE en las progenies en planta joven

| Familia | Genealogía | Parámetro | Estimación | T para Ho=0 | Pr>T |
|---------|---------------------|-----------------|------------|-------------|----------------------|
| 00-210 | Waych'a x Bol 3147 | S ¹³ | -3.04 | -0.74 | 0.4630 ^{NS} |
| 00-211 | Waych'a x Bol 2835 | S ¹⁴ | 1.17 | 0.28 | 0.7777 ^{NS} |
| 00-212 | Waych'a x Morapapa | S ¹⁷ | 5.73 | 1.40 | 0.1711 ^{NS} |
| 00-213 | Waych'a x Bol 1164 | S ¹⁸ | -0.99 | -0.24 | 0.8109 ^{NS} |
| 00-214 | Bol 3372 x Bol 2835 | S ²⁴ | 2.17 | 0.53 | 0.5995 ^{NS} |
| 00-215 | Bol 3372 x Polonia | S ²⁵ | -11.24 | -2.74 | 0.0097 ^{NS} |
| 00-216 | Bol 3372 x Bol 3738 | S ²⁸ | 5.96 | 1.45 | 0.1551 ^{NS} |
| 00-217 | Bol 3372 x Bol 2718 | S ²⁹ | 2.85 | 0.70 | 0.4911 ^{NS} |
| 00-218 | Bol 3147 x Polonia | S ³⁵ | 10.39 | 2.54 | 0.0160 ^{NS} |
| 00-219 | Bol 3147 x Bol 3738 | S ³⁶ | 0.37 | 0.09 | 0.9287 ^{NS} |
| 00-220 | Bol 3147 x Bol 2718 | S ³⁹ | -4.93 | -1.20 | 0.2375 ^{NS} |
| 00-221 | Bol 2835 x Bol 3738 | S ⁴⁶ | 2.49 | 0.61 | 0.5474 ^{NS} |
| 00-222 | Bol 3835 x Morapapa | S ⁴⁷ | -9.27 | -2.26 | 0.0304 [*] |
| 00-223 | Polonia x Morapapa | S ⁵⁷ | 18.63 | 4.54 | 0.0001 ^{**} |
| 00-224 | Polonia x Bol 1164 | S ⁵⁸ | -24.47 | -5.97 | 0.0001 ^{**} |
| 00-225 | Bol 3738 x Bol 1164 | S ⁶⁸ | 9.28 | 2.26 | 0.0301 ^{NS} |
| 00-226 | Bol 3738 x Bol 2718 | S ⁶⁹ | -4.49 | -1.10 | 0.2808 ^{NS} |
| 00-227 | Morapapa x Bol 2718 | S ⁷⁹ | -0.63 | -0.15 | 0.8780 ^{NS} |

* Significativo al Pr<0,05 de probabilidad, ** Significativo al Pr<0,01 de probabilidad

Kai-yun y Wang (2001) observaron que los clones provenientes del CIP 393075.54, 393077.51 y 393085.5 mostraron buenos niveles de ACG para rendimiento, en cambio los clones 393085.5 y 393046.7 fueron las mejores con ACG para ABCPPI. Solamente uno de los clones evaluados coincidió en buena ACG, lo que indica que la herencia de ambos caracteres es independiente. Estos resultados concuerdan con los encontrados en la presente investigación donde se ha observado buenos niveles de ACG para algunos progenitores como Bol 3147, Bol 2835, Morapapa y Polonia.

Stewart *et al.*, 1992; Wastie *et al.*, (1993); Bradshaw *et al.*, 1995, mencionan que en cruzamientos realizados en los 1990s, las variedades Stirling, 7683a12, Cramond, Torridon y 8204a4 tuvieron una alta ACG para resistencia en follaje y tubérculo al Tizón. En cambio otras variedades como Shelagh y Teena mostraron ACE para resistencia al tizón en follaje y tubérculo.

Estos resultados sugieren que hay una amplia variabilidad de la herencia de la resistencia al Tizón. Caso parecido se observó en la estimación de los efectos de la ACG, donde que los mejores progenitores por su ACG fueron los cultivares Bol 3147, Bol 2835, Morapapa y Polonia. La estimación de la ACE mostró que los cruzamientos realizados con Polonia fueron en las familias 00-223 (Polonia x Morapapa) y 00-224 (Polonia x Bol 1164).

Tai y Hodgson, 1975, estudiaron la ACG de 34 cruzamientos provenientes de 20 parentales, de los cuales la F51043, Dorita y RU-18 mostraron una excepcional capacidad de transferir resistencia al Tizón. La correlación entre los valores de resistencia observada y calculada en las 34 cruza fue de $r=0.88$. En el caso del presente estudio si bien no se logró determinar una correlación de la resistencia, se observó que las cruza 00-220, 00-222, 00-223, 00-224 y 00-227 mostraron efectos de ACE, posiblemente por la presencia de efectos de dominancia para estas cruza, en cambio otro grupo de familias (00-225, 00-213 ,00-226 y 00-221) no mostraron ACE.

Referencias Bibliográficas

Bradshaw, J.E.; Stewart, H.E.; Wastie, R.L; Dale, M.F.B; Phillips, M.S. 1995b. *Theor. Appl. Genet.* 90:899-905.

Bradshaw, J.E.; Todd, D.; Wilson, R. N. 2000. Use of tuber progeny test for genetical studies as part of a potato (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*) breeding programme. *Theor. Appl. Genet.* 100 772-781.

Carrasco, E.; Estrada, N.; Gabriel, J.; Alfaro, G.; Larondelle, Y.; García, W.; Quiroga, O. 1997. Seis cultivares potenciales de papa con resistencia al tizón (*Phytophthora infestans*) en Bolivia. *Revista Latinoamericana de la Papa* (9/10): 106-122.

Coca, A. 2001 Componentes de resistencia a *Phytophthora infestans* y resistencia A *Nacobbus Aberrans* en cultivos Nativos de papa del banco de germoplasma boliviano Tesis Ing. Agr. Facultad De Ciencias Agrícolas Pecuarias Veterinarias Y Forestales “ Martín Cárdenas”, Universidad Mayor De San Simón, Cochabamba – Bolivia.

Gabriel, J.; Carrasco, E. 1998. Evaluación preliminar de la resistencia durable al tizón *Phytophthora infestans* en cultivos nativos de papa del banco de germoplasma boliviano p 153-158 en : Daniel I. Danial (ed) Segundo taller de resistencia duradera en cultivos altos en la zona andina “PREDUZA” septiembre 22-24 Cochabamba Bolivia.

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

González, D. 1999. Aptitud combinatoria general y específica para la resistencia al tizón [*P. infestans* (Mont.) De Bary] en progenitores elite de papa. Tesis Ing. Agr. Facultad De Ciencias Agrícolas Pecuarias Veterinarias Y Forestales “Martín Cárdenas”, Universidad Mayor De San Simón, Cochabamba – Bolivia.

González, D.; Gabriel, J.; Carrasco, E. 1999. Aptitud combinatoria general y específica para la resistencia al tizón [*Phytophthora infestans* (mont.) de Bary] en progenitores elite de papa p. 130-139. In Daniel Danial (ed.). Tercer Taller de PREDUZA en Resistencia Duradera en cultivos Altoandinos. 27-29 sept., Cochabamba, Bolivia.

Gopal, J. 1998. General combining ability and its repeatability in early generations of potato breeding programmes. *Potato Res* 41: 21-28.

Javier, G. 1997. Estudio cuantitativo del potencial del genotipo del rendimiento de cultivares de papas nativas *andigena*. *Revista Latinoamericana de la Papa* (9/10): 49-50.

Killick, R..J. 1977. Genetic analysis of several traits in potatoes of field resistance to late blight (*Phytophthora infestans*). *Physiol Plant Pathol* 3: 1221 – 1231.

Maris, B. 1989. Analysis of an incomplete diallel cross among three ssp. *tuberosum* varieties and seven long-day adapted ssp. *andigena* clones of the potato (*Solanum tuberosum* L.). *Euphytica* 41: 163 -182.

Martinez-Garza, A. 1988. Análisis de los experimentos dialélicos a través del procedimiento matrix de SAS. Colegio de Posgraduados, *Com Est Comp* 1 (7): 1-32

Neele, A.E.F.; Nab, H.J.; Louwes, K.M.1991. Identification of superior parents in a potato breeding programme. *Theor Appl Genet* 82: 264 – 272.

Orellana, L. 2001. Caracterización de la resistencia al tizón [*Phytophthora Infestans* (Mont.) De Bary] En Progenitores y progenies de primera generación filial (F1) obtenidas por recombinación de cultivares nativos de papa boliviana. Tesis Ing. Agr. Facultad de Ciencias Agrícolas Pecuarias Veterinarias Y Forestales “Martín Cárdenas”, Universidad Mayor de San Simón, Cochabamba – Bolivia.

Plaisted, R.L.L.; Sanford, W. T.; Federer, W.T.; Kehr, A.E.; Peterson, L.C. 1962, Specific and general combining ability for field in potatoes. *Am Potato J* 39: 185-197.

Plata, G. 1998. Fenotipos de virulencia de *Phytophthora Infestans* que afectan al cultivo de la papa en la zona de Morochata y determinación del tipo sexual de apareamiento de *Phytophthora Infestans* en Tesis Ing. Agr. Facultad de Ciencias Agrícolas Pecuarías Veterinarias Y Forestales “Martín Cárdenas”, Universidad Mayor de San Simón, Cochabamba – Bolivia.

SAS Institute Inc. 1996. SAS/STAT Users Guide, Version 6, Fourth Edition, Vol. 2, SAS Institute Inc., Cary, N.C.

Stewart, H.E.; Wastie, R.L.; Bradshaw, J.E.; Brown, J. 1992. *Potato Res* 35:313-319.

Tai, G.C.C.; Hodgson, W.A. 1975. Estimating general combining ability of potato parents for field resistance to late blight. *Euphytica* 1 (24): 285 - 289

Tai, G.C.G. 1976. Estimation of general and specific combining abilities in potato. *Can J Genet Cytol* 18: 463 – 470.

Wastie, R.L.; Bradshaw, J.E.; Stewart, H.E. 1993. *Potato Res* 36: 353-357.

Xie Kai-Yun, X.; Wang Y. 2001. CIP potato late blight research in China. *J Agr Univ Hebei*: 1-7