

COLEGIO DE POSTGRADUADOS

**INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN
EN CIENCIAS AGRÍCOLAS**

CAMPUS MONTECILLO

**RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
GENÉTICA**

**RESISTENCIA DE CLONES DE PAPA AL TIZÓN TARDÍO
(*Phytophthora infestans*) Y SU CARACTERIZACIÓN
MORFOLÓGICA EN EL VALLE DE TOLUCA**

JORGE ESTEBAN RIVADENEIRA RUALES

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO

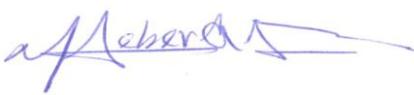
2011

La presente tesis titulada: **Resistencia de clones de papa al tizón tardío (*Phytophthora infestans*) y su caracterización morfológica en el valle de Toluca**, realizada por el alumno: **Jorge Esteban Rivadeneira Ruales**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

GENETICA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO 

DR. VÍCTOR HEBER AGUILAR RINCÓN

ASESOR 

DR. ANTONIO RIVERA PEÑA

ASESOR 

DR. FERNANDO CASTILLO GONZÁLEZ

ASESOR 

DR. TARSICIO CORONA TORRES

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Septiembre de 2011

RESISTENCIA DE CLONES DE PAPA AL TIZÓN TARDÍO (*Phytophthora infestans*) Y SU CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA EN EL VALLE DE TOLUCA

Jorge Esteban Rivadeneira Ruales, M.C.

Colegio de Postgraduados, 2011

El rendimiento, la resistencia a enfermedades y la calidad del tubérculo son las características más importantes en el mejoramiento genético de la papa (*Solanum tuberosum*); por ello, el objetivo de la presente investigación fue estudiar los componentes de varianza y heredabilidad en sentido estrecho (h^2) de la respuesta a *Phytophthora infestans*, así como la caracterización morfológica de clones resistentes, así como seleccionar los clones con resistencia y buenas características agronómicas. Se evaluaron 198 clones en primera generación clonal de 20 cruzas, y 13 de los 20 progenitores en el campo experimental del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), en el valle de Toluca, Estado de México. Más del 30% de clones y siete progenitores mostraron alta resistencia a *P. infestans*. La heredabilidad de la resistencia a *P. infestans* fue 0.2 para el Área Bajo la Curva de Progreso de la Enfermedad (ABCPE) y 0.4 para Severidad Final. La varianza de dominancia fue mayor a la varianza aditiva ($\sigma_D^2 > \sigma_A^2$). Estos resultados indicarían que la estrategia de mejoramiento genético recomendable sería la hibridación y selección clonal en el corto plazo, y la selección recurrente a largo plazo. Se caracterizaron morfológicamente los 53 clones de 16 cruzas que presentaron resistencia a *P. infestans*, del total de 198 clones en 20 cruzas iniciales; se registraron 51 características morfológicas de flor, hoja, tallo, tubérculo y yema. Para su estudio se utilizó un Análisis de Correspondencia Simple (ACS) y Análisis de Conglomerados. Caracteres como tamaño de la hoja compuesta, ancho de las hojas compuestas, e intensidad de antocianinas del ápice de la yema, coloración de antocianinas del pedúnculo de la inflorescencia, color predominante de la flor, intensidad de antocianinas en la base de la yema, color secundario de la flor, y color de la cara interna de la corola, fueron los más importantes en la explicación de la variabilidad. Se formaron tres grupos de clones con características únicas que los diferencian. Con respecto al tubérculo, la mayoría presentaron forma oval, ojos de profundidad media, color crema en la cutícula y en la pulpa. En esta investigación se identificaron clones con resistencia, buen rendimiento y buenas características de tubérculo.

Palabras clave: *Solanum tuberosum*, *Phytophthora infestans*, resistencia, tizón tardío, heredabilidad, diversidad genética, clones, cruzas, progenitor.

**RESISTANCE OF POTATO CLONES TO LATE BLIGHT (*Phytophthora infestans*)
AND MORPHOLOGICAL CHARACTERIZATION
IN THE TOCULA VALLEY**

Jorge Esteban Rivadeneira Ruales, M.C.

Colegio de Postgraduados, 2011

Tuber yield, disease resistance and tuber quality are the most important criteria in potato (*Solanum tuberosum*) breeding programs; therefore, the objectives were: study the variance components and narrow sense heritability (h^2) of clonal response to *Phytophthora infestans*, morphological characterization of resistant clones, and selection of clones with resistance and good agronomic attributes. 198 clones in first clonal generation of 20 crosses and 13 of the 20 parental clones were evaluated at the experimental station of the Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), in the valley of Toluca, State of Mexico. More than 30% of clones and 7 parental clones showed high resistance to *P. infestans*. Heritability of resistance was 0.2 for the area under the curve of disease progress (AUDPC) and 0.4 for final severity. Dominance variance was greater than additive variance ($\sigma_D^2 > \sigma_A^2$). These results suggest that the advisable breeding strategy may be hybridization and clonal selection in the short term, and recurrent selection for the long run. 53 clones of 16 crosses that showed resistance to *P. infestans*, out of the initial 198 clones of 20 crosses, were morphologically characterized. 51 morphological traits of flower, leaf, stem, tuber and bud were recorded. A simple correspondence analysis (ACS) and cluster analysis were applied. Attributes like compound leaf size and width, anthocyanin intensity at the apex of the bud, peduncle of the inflorescence anthocyanin coloration, predominant color of flowers, anthocyanin intensity at the base of the bud, secondary color of the flower and color at the internal part of the corolla, were the more relevant in explaining the variability among clones. Three groups of clones were differentiated by cluster analysis with unique features. With respect to tuber, in general had oval shape, eyes half-depth, cream color of cuticle and pulp. In this investigation, it was feasible the identification of clones with late blight resistance, good yield potential and tuber characteristics.

Keywords: *Solanum tuberosum*, *Phytophthora infestans*, resistance, late blight, heritability, genetic diversity, clones, crosses, parent.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Nacional Autónomo de Investigaciones Agropecuarias (INIAP) de la República del Ecuador, por brindarme el apoyo y la beca otorgada para la realización de mis estudios de Maestría.

Al Colegio de Postgraduados (CP), particularmente al Postgrado de Recursos Genéticos y Productividad (IREGEP) por permitirme realizar mis estudios.

Al Programa de Papa del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) por las facilidades brindadas en esta mi investigación.

Al Dr. Víctor Heber Aguilar Rincón por su valiosa enseñanza, consejos, amistad y dirección durante los estudios y ejecución de la presente investigación.

Al Dr. Fernando Castillo González, por su asesoría y valiosos aportes en la presente investigación.

Al Dr. Antonio Rivera Peña, por la orientación brindada en el desarrollo de la investigación.

Al Dr. Tarsicio Corona Torres por el tiempo y apoyo dedicado a esta maestría.

A Gaby, Edison y en general a todas las personas que con su colaboración y amistad permitieron el feliz término de este trabajo.

DEDICATORIA

A la memoria de mi padre

A mi madre

A mis hermanos

CONTENIDO

	Página
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
<i>PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA</i>	1
<i>OBJETIVOS</i>	3
<i>HIPÓTESIS</i>	3
<i>REVISIÓN DE LITERATURA</i>	3
Importancia social y económica	5
Problemática del cultivo de papa en México	7
Antecedentes del tizón tardío	8
Reproducción y sintomatología	8
Resistencia genética	9
Caracterización Morfológica de la papa	10
<i>LITERATURA CITADA</i>	13
CAPITULO I. RESISTENCIA DE CLONES DE PAPA AL TIZÓN TARDÍO (<i>Phytophthora infestans</i>) EN EL VALLE DE TOLUCA	16
<i>RESUMEN</i>	16
<i>SUMMARY</i>	17
<i>INTRODUCCIÓN</i>	18
<i>MATERIALES Y MÉTODOS</i>	20
<i>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</i>	24
Resistencia de progenitores y variedades testigo	24

	Página
Resistencia de cruzas	25
Resistencia de clones	28
Heredabilidad y componentes de varianza	30
<i>CONCLUSIONES</i>	34
<i>LITERATURA CITADA</i>	34
CAPITULO II. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DE CLONES CON RESISTENCIA A <i>Phytophthora infestans</i>	37
<i>RESUMEN</i>	37
<i>SUMMARY</i>	38
<i>INTRODUCCIÓN</i>	39
<i>MATERIALES Y MÉTODOS</i>	41
<i>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</i>	46
Análisis de Correspondencia Simple	47
Análisis de Conglomerados	50
Caracterización Morfológica de los clones	53
<i>CONCLUSIONES</i>	56
<i>LITERATURA CITADA</i>	57
DISCUSIÓN GENERAL	59
<i>LITERATURA CITADA</i>	64

LISTA DE CUADROS

		Página
Cuadro 1.	Producción anual del cultivo de papa en México, por año Agrícola, para riego y temporal.	6
Cuadro 2.	Producción anual de los principales estados productores del Cultivo de papa en México.	6
CAPÍTULO I		
Cuadro 1.	Progenitores, variedades testigo y número de clones de 20 cruzas simples.	21
Cuadro 2.	Valores promedio para variables indicadoras de resistencia a <i>Phytophthora infestans</i> y rendimiento de los progenitores y variedades testigo. Toluca, Edo. de México, 2010.	25
Cuadro 3.	Comportamiento promedio de cruzas de variedades de papa (<i>S. tuberosum</i>) para las variables indicadoras de resistencia a <i>P. infestans</i> , y rendimiento en kg por planta. Toluca, Edo. de México. 2010.	27
Cuadro 4.	Comportamiento de clones de la PGC papa (<i>S. tuberosum</i>) para la variable ABCPE Toluca, Edo. de México. 2010.	29
Cuadro 5.	Estimadores de los componentes de varianza genética (σ_A^2 y σ_D^2) y heredabilidad (h^2) de las variables indicadoras de resistencia a <i>P. infestans</i> Toluca, Edo. de México. 2010.	31
Cuadro 6.	Porcentaje de heterosis por craza en las variables indicadoras de resistencia a <i>P. infestans</i> y Rendimiento de tubérculos por planta en 12 cruzas de papa Toluca, Edo. de México 2010	32
Cuadro 7.	Porcentaje de heterosis por clones de familias seleccionadas en las variables indicadoras de resistencia para <i>P. infestans</i> y Rendimiento por planta en 16 cruzas de papa. Toluca, Edo. de México 2010.	33

CAPITULO II

Cuadro 1.	Nomenclatura de los clones caracterizados morfológicamente en el valle de Toluca, México 2010.	42
Cuadro 2.	Características morfológicas cualitativas registradas en 53 clones y 2 progenitores en el valle Toluca, Edo.México, 2010.	44
Cuadro 3.	Análisis de correspondencia simple de la caracterización de 53 clones experimentales y dos progenitores de papa mediante 21 características morfológicas. Toluca, Estado de México. 2010.	47
Cuadro 4.	Calidad, contribuciones absolutas y relativas de los primeros dos ejes principales (EJPAL) del análisis de correspondencia simple para características morfológicas en 53 clones y 2 progenitores de papa. Toluca, Edo. México. 2010	48
Cuadro 5.	Caracteres Morfológicos, en los grupos generados en el análisis de conglomerados en 53 clones y dos progenitores de papa Toluca, Edo. México. 2010.	53
Cuadro 6.	Características morfológicas del tubérculo en clones resistentes a <i>P. infestans</i> . Toluca, Edo. México. 2010.	55

LISTA DE FIGURAS

	Página
CAPITULO II	
Figura 1. Dispersión de 53 clones y 2 progenitores de papa (<i>S. tuberosum</i>) en función de los coordinados fila de los dos primeros ejes principales (λ) del Análisis de Correspondencia Simple de 21 características morfológicas. Toluca, Edo. de México.	50
Figura 2. Dendrograma de 53 clones y 2 progenitores de papa (<i>S. tuberosum</i>) en el valle de Toluca, Edo. de México.	51

INTRODUCCIÓN GENERAL

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El origen de la papa, *Solanum sp.*, se localiza en la parte norte del lago Titicaca al sur del Perú (Spooner y Hetterscheid, 2005). Actualmente la subespecie *S. tuberosum* se cultiva en más de 130 países en una superficie de 18'652,381 hectáreas (Niederhauser, 1993; FAO, 2011), siendo el cuarto cultivo en importancia a nivel mundial después del trigo (*Triticum aestivum* L.), maíz (*Zea mays* L.) y arroz (*Oriza sativa* L.).

En México de 229 especies cultivadas, 179 corresponden a cultivos introducidos (108 anuales y 71 perennes), con 9,694 millones de hectáreas cosechadas (48.18% del total nacional). La papa ocupa el quinto lugar de importancia con respecto a la alimentación, mientras que por superficie sembrada a nivel nacional ocupa el lugar 19, y el 6 por su valor de la producción después del maíz grano, sorgo grano, frijol, jitomate rojo y trigo grano (SIAP, 2011).

Las zonas productoras de papa se encuentran en las llanuras y valles del norte del país (Sinaloa, Sonora, Nuevo León, Chihuahua, Coahuila y Zacatecas), en el Bajío (Guanajuato y Michoacán) y en los llanos del centro (Puebla y México). La producción en las dos primeras regiones se organiza esencialmente en el marco de una agricultura de tipo empresarial, con paquetes tecnológicos intensivos y riego. Las variedades más importantes cultivadas son Alpha, Atlantic y Diamante. La zona de producción de

variedades de papa “de color” se encuentra en las sierras del centro del país, particularmente en los estados de Puebla y México, donde se cultivan bajo una agricultura tradicional en condiciones de temporal, y rendimientos más bajos que en la producción de riego (Biarnes *et al.*, 1995).

El tizón tardío de la papa, causado por el Oomycete *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, representa una de las principales enfermedades en las áreas productoras de papa en todo el mundo (Erwin y Ribeiro, 1996).

En el caso de México, la mayor parte de la superficie cultivada se siembra con variedades susceptibles a *P. infestans*, un ejemplo de ello es la variedad Alpha. Lo anterior hace que se lleguen a realizar hasta 20 aplicaciones de fungicidas para controlar el tizón tardío (Robinson, 2006), incrementando los costos de producción y causando contaminación del suelo y medio ambiente.

Para el control de las enfermedades es más recomendable el uso de variedades resistentes (Robinson, 2006). Para ello en un programa de mejoramiento genético es deseable contar con materiales genéticos previamente caracterizados con el fin de aprovechar de manera eficiente a las variantes en el germoplasma.

Entre los años 2007 y 2009, en el Programa de Papa del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) se obtuvieron 20 cruzas simples, con la participación de 20 progenitores, entre los que se encuentran variedades comerciales y clones experimentales, algunos con resistencia al tizón tardío y otros con buenos atributos

agronómicos. De cada cruce se generó la Primera Generación Clonal (PGC), compuesta por una familia de hermanos completos, obteniéndose en total 198 clones; el propósito global fue obtener nuevas variedades de papa con resistencia a *P. infestans*.

OBJETIVOS

- Caracterizar cultivares y clones de papa (*S. tuberosum*) por su respuesta a tizón tardío (*Phytophthora infestans*).
- Caracterizar morfológicamente clones que presenten resistencia a tizón tardío (*Phytophthora infestans*).

HIPOTESIS

La población de clones en estudio presenta diferencias genéticas en resistencia a *Phytophthora infestans* y variación morfológica en las características de planta y tubérculo.

REVISIÓN DE LITERATURA

La papa y los parientes silvestres de *Solanum sp.* se distribuyen a lo largo del continente americano, desde el suroeste de Estados Unidos hasta Chile y Argentina (Hijmans y Spooner, 2001). La papa se considera uno de vegetales cultivados más productivos en el mundo, y es una fuente de nutrición e ingreso para muchas sociedades (Spooner y Hettterscheid, 2005).

La papa es una planta herbácea dicotiledónea y anual que pertenece a la familia de las solanáceas. Sus hojas compuestas, consisten de un peciolo con folíolo terminal, folíolos laterales secundarios y a veces terciarios intersticiales. El tallo aéreo puede ser ramificado, generalmente hueco y triangular en sección transversal; la parte basal es redonda y sólida. Las flores constan de cinco sépalos y cinco pétalos ligados en la base formando una superficie plana de cinco lóbulos. Sus tubérculos son un engrosamiento del estolón y se puede considerar como una parte del tallo adaptada para almacenar nutrientes y como propágulo de reproducción asexual (Beukema y Van der Zaag, 1979; Huamán, 1994).

La papa constituye un rico *pool* de genes constituido por 190 especies silvestres que forman tubérculos (Spooner y Salas, 2006). Aproximadamente el 70% de las especies silvestres son diploides ($2n=2x=24$); del resto, la mayoría son tetraploides ($2n=4x=48$), con un número reducido de triploides ($2n=3x=36$), pentaploides ($2n=5x=60$) y hexaploides ($2n=6x=72$) (Spooner *et al.*, 2005; Hijmans *et al.*, 2007; Spooner *et al.*, 2008). Esto representa una diversidad genética amplia y única, parcialmente explorada y poco usada en el mejoramiento genético, a pesar de que muchas de estas especies se pueden utilizar directamente en cruzamientos compatibles con papas cultivadas o a través del uso de gametos no reducidos $2n$ (Estrada, 2000; Spooner y Salas, 2006). Entre las especies cultivadas sobresale *S. tuberosum* ($2n=4x=48$) que cubre 98% de la superficie global sembrada de papa, con sus dos subespecies, *tuberosum* y *andigena*; la primera adaptada a fotoperiodo largo y la segunda a fotoperiodo corto (Estrada, 2000).

A pesar de que México no forma parte de la zona de origen de la papa, existe una gran diversidad de especies silvestres.

Importancia social y económica.

Ferroni (1981) distingue tres grupos de variedades de variedades comerciales en México: con origen en Holanda, E.E.U.U. y variedades mejoradas generadas por el INIFAP. El primer grupo representa alrededor del 50% del cultivo a nivel nacional, 38% el segundo y el último alrededor del 8%.

En el 2010, en México se cosecharon 55,358 hectáreas de este tubérculo con una producción de 1'536,617 toneladas y un rendimiento promedio de 27.76 t ha⁻¹ (Cuadro 1). De esa producción, el 58% (891,238 t) se canalizaron al mercado en fresco, el 25% (384,154 t) a la industria, y el 17% (261,224 t) restante a la siembra (SIAP, 2011).

Los estados de Nuevo León, Sonora y Sinaloa aportan alrededor del 50% de la producción; en los estados de Sonora y Sinaloa se concentra el 40% de la superficie sembrada; mientras que los estados de Michoacán, Nuevo León, Sonora y Jalisco sobresalen porque sus rendimientos son superiores a 30 t ha⁻¹, debido al uso de sistemas de producción tecnificados, en comparación con otros estados (Cuadro 2).

Cuadro 1. Producción anual del cultivo de papa en México, en los 10 últimos años agrícolas, englobando riego y temporal.

Año Agrícola	Sup. Sembrada (ha)	Producción (t)	Rendimiento (t ha⁻¹)
2000	69,877	1,627,217	23.94
2001	68,866	1,628,453	23.85
2002	63,762	1,482,973	23.76
2003	66,953	1,661,779	25.43
2004	67,848	1,506,509	24.24
2005	66,016	1,634,702	25.97
2006	61,900	1,522,611	24.86
2007	65,617	1,750,797	27.06
2008	61,070	1,670,148	27.72
2009	54,141	1,500,497	27.74
2010	55,358	1'536,617	27.76

Fuente: SIAP 2011.

Cuadro 2. Producción anual de los principales estados productores del Cultivo de papa en México, en 2010.

AÑO 2009 ESTADOS	Sup. Sembrada (ha)	Producción (t)	Rendimiento (t/ha)
MICHOACAN	1,822	76,350	41.90
JALISCO	1,894	73,212	38.66
NUEVO LEON	3,597	134,608	37.42
SONORA	12,212	376,723	30.85
GUANAJUATO	1,594	46,123	28.94
CHIHUAHUA	4,075	107,850	26.89
MEXICO	4,037	107,667	26.71
SINALOA	10,337	262,097	25.57
VERACRUZ	4,449	86,280	19.41
PUEBLA	4,415	66,378	15.38
CHIAPAS	1,861	26,015	13.98

Fuente: SIAP 2011.

Problemática del cultivo de papa en México

Los principales factores que limitan la producción de papa en México son: la insuficiencia de semilla certificada, factores meteorológicos adversos, las enfermedades y las plagas (Rivera, 2001). De los dos últimos aspectos, O'Brien y Rich (1976) describieron en papa 25 virus, 38 hongos, 6 bacterias, 2 micoplasmas, 1 viroide, 68 nemátodos y 128 insectos.

Las enfermedades y plagas representan para el mejoramiento de papa en México, un reto para el desarrollo de las variedades (Niederhauser y Mills, 1953). Algunos agentes causales de enfermedades son de gran importancia económica, entre los que se encuentran los patógenos endémicos en las regiones productoras de papa, al grado de reducir los rendimientos hasta en 50%. Además, determinan altos costos por el uso de plaguicidas que representan hasta 30% del costo total (Rivera, 2001).

Las enfermedades de importancia económica de la papa en México es la marchitez bacteriana causada por *Ralstonia solanacearum*, el nemátodo dorado causado por *Globodera rostochiensis* el cual se encuentra disperso en algunas partes de México. La enfermedad de punta morada causada por un fitoplasma que es un problema de especial importancia en México, para lo cual se han efectuado estudios para la identificación de material resistente o tolerante (CIP, 1996; Rivera, 2001). El tizón tardío causado por *Phytophthora infestans* sigue siendo una de las enfermedades más importantes en México y en el mundo, para lo cual, el programa de papa del INIFAP viene realizando esfuerzos para

generar variedades con resistencia a dicho patógeno y con buenas características agronómicas.

Dentro de las plagas de importancia en México se encuentra la palomilla de la papa (*Phthorimaea operculella*), la pulga saltona (*Epitrix sp*), el picudo de la papa (*Epicaerus cognatus*), pulgón (*Myzus persicae*). De estas plagas, la palomilla es la más importante desde el punto de vista económico (CIP, 1996; Rivera, 2001).

Antecedentes del tizón tardío

En la década de 1840 el Oomycete fitoparásito, *Phytophthora infestans*, fue introducido accidentalmente a Europa desde México, posiblemente vía Estados Unidos (Robinson, 2006). Este patógeno ocasionó una pandemia que asoló Europa y causó una devastadora hambruna en Irlanda. Posteriormente, los ataques de *P. infestans* en los cultivos de papa, fueron controlados mediante el uso de fungicidas simples y más tarde mediante el mejoramiento genético, utilizando especies silvestres resistentes como *Solanum demissum* (Colón *et al.*, 1995; Robertson, 1991).

Reproducción y Sintomatología

Cuando se descubrió al Oomycete del tizón en Europa, el micólogo alemán Heinrich Anton de Bary estudiaba la reproducción en hongos microscópicos. Ya había demostrado que la mayoría de los hongos similares a *Phytophthora infestans* tenían dos formas de reproducción: asexual y sexual. Niederhauser (1991) realizó aportaciones importantes para

entender la naturaleza sexual de *Phytophthora infestans* al descubrir, en el valle de México, los dos tipos sexuales del Oomycete llamados A1 y A2.

El tizón tardío de la papa se manifiesta en las hojas como manchas irregularmente circulares en cualquier parte del limbo. Al inicio presentan un color verde clorótico en la parte central, que rápidamente toman un color castaño, y terminan con la muerte de los tejidos atacados. En el borde de la mancha se forma un halo clorótico; esta mancha se extiende rápidamente por la lámina alcanzando el pecíolo de la hoja, hasta que la misma se desprende (Henfling, 1987). Bajo condiciones de alta humedad relativa o en las mañanas con abundante rocío, acompañando a las manchas se observa un moho blanquecino que constituyen los zoosporangióforos y zoosporangios. Las plantas atacadas producen un olor característico, que resulta del colapso del tejido vegetal (Henfling, 1987). Cuando las variedades son muy susceptibles, el moho blanquecino se desarrolla aún sin que sea muy visible la mancha necrótica.

Resistencia genética

Para reducir el daño provocado por los patógenos, las plantas presentan diversos mecanismos de defensa. Estos, pueden reducir las oportunidades de contacto con el enemigo natural (evasión o escape), restringir las consecuencias causadas por el parásito (tolerancia), o reducir el crecimiento o desarrollo del parásito (resistencia). En Fitomejoramiento se usan los mecanismos de resistencia para proteger genéticamente a los cultivos (Niks y Lindihout, 1998).

Para clasificar la resistencia a patógenos, Van der Plank (1971) introdujo los términos “resistencia horizontal” y “resistencia vertical”. La resistencia vertical o específica está determinada por genes mayores (genes R), es de herencia genética simple y se basa en una relación gen por gen entre el hospedero y el patógeno. Esta resistencia confiere inmunidad al huésped frente a una o unas pocas razas específicas del patógeno. Por la facilidad de manipulación, este tipo de resistencia ha sido usada intensivamente en el mejoramiento genético (Henfling, 1987; Wastie, 1991), que sin embargo tiene la desventaja de no ser duradera, pues el Oomycete ha demostrado ser capaz de generar nuevas razas fisiológicas (Umaerus, 1970; Wastie, 1991).

La segunda variante de resistencia se conoce como resistencia horizontal, parcial o de campo. Es inespecífica frente a cualquier raza del Oomycete; no está controlada por genes de herencia simple y es genéticamente independiente con la habilidad parasítica del patógeno. Sus caracteres son de variación continua y de herencia cuantitativa (Henfling, 1987; Turkensteen, 1993; Wastie, 1991). La resistencia horizontal no evita que las plantas sean infectadas, sino que retarda el desarrollo de cada uno de los sitios de infección en la planta y, por lo tanto, retrasa la propagación de la enfermedad y evita el desarrollo de epifitias en campo (Agrios, 2002).

Caracterización Morfológica de la papa

Una colección de germoplasma de la papa a nivel mundial se encuentra en el Centro Internacional de la Papa (CIP). Esta colección se ha integrado mediante recolecciones y de

muestras de, Perú, Bolivia, Colombia, Chile, Ecuador y Argentina; está constituida por cerca de 4000 muestras de cultivares y especies silvestres bien caracterizados que representan una enorme variabilidad genética, entre los cuales se puede encontrar tolerancia o resistencia para factores bióticos, abióticos y características de calidad (Estrada, 2000). Cabe indicar que de un número limitado de especies silvestres se formó gran cantidad de cultivares por evolución en las ocho especies cultivadas, *S. phureja*, *S. stenotomun*, *S. ajanjuiri*, *S. Juzepczukii*, *S. chaucha*, *S. andigena*, *S. tuberosum* y *S. curtilobum*.

Strasburger *et al.* (1986) señalan que la Morfología Botánica es la teoría general de la estructura y forma de las plantas. Hay que elegir caracteres conocidos como descriptores, codificadores o marcadores morfológicos. Los Descriptores en general son características morfológicas que se manifiestan más o menos estables bajo diferentes condiciones del medio ambiente.

Huamán *et al.* (1977) auspiciados por el entonces International Board for Plant Genetic Resources IBPGR (después IPBRI y ahora Bioversity) y en otra edición por el CIP, publicaron una lista de “descriptores morfológicos” para la papa cultivada.

En México el programa de papa del INIFAP cuenta con una Guía Técnica para la Descripción Varietal, la cual está basada en los principios de la Unión Internacional para la Protección de Obtenciones Vegetales (UPOV), directrices para la ejecución del examen de distinción homogeneidad y estabilidad y ha sido complementada con los descriptores del CIP.

La caracterización morfológica en variedades nativas, mejoradas, especies silvestres, progenitores y clones es importante puesto que permite identificar un material, diferenciar de otros materiales, para luego conservar (in vitro, in situ y ex situ), utilizar el germoplasma caracterizado como progenitor en los programas de mejoramiento genético para la generación de nuevas variedades resistentes a factores bióticos, abióticos y de calidad y por último para el registro de obtentor de variedades.

En el año 2010, y a partir de clones generados de cruzamientos de variedades comerciales y clones avanzados con resistencia al tizón tardío y otros con buenos atributos comerciales, se generó la Primera Generación Clonal (PGC), compuesta por una familia de hermanos completos, obteniendo en total 198 clones. Por ello la presente investigación consiste en identificar clones con buenos niveles de resistencia y su caracterización morfológica.

LITERATURA CITADA

- Agrios G (2002)** Fitopatología. Editorial Limusa. 2^{da} ed. México. 838 p.
- Beukema H P, D E Van der Zaag (1979)** Potato Improvement, some Factors and Facts. International Agricultural Center Wageningen, The Netherlands 224 p.
- Biarnes A, J Colin, M Santiago (1995)** Agroeconomía de la Papa en México. ORSTOM, Colegio de Postgraduados. Montecillos, Edo. México, México pp: 3-18.
- CIP (Centro Internacional de la Papa) (1996)**. Principales Enfermedades, Nemátodos e Insectos de la Papa (CIP). Lima, Perú, pp: 14-16.
- Colon L T, L J Turkenteen, W Prummel, D J Budding, J Hoogendoorn (1995)** Durable resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in old potato cultivars. European Journal of Plant Pathology 101:387-397.
- Erwin D, O Ribeiro (1996)** Phytophthora Disease Worldwide. APS Press. St. Paul, Minnesota, USA. 562 p.
- Estrada N R (2000)** La biodiversidad en el mejoramiento genético de la papa. CIP-PROINCA-COSUDECID. La Paz, Bolivia. 372 p.
- FAO (2011)** (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y Agricultura) [En línea]. Producción de cultivos. Dirección URL: <http://faostat.fao.org/site/339/default.aspx> consulta: junio 2011.]
- Ferroni M A (1981)** El potencial de la papa como recurso alimenticio y como fuente de ingreso. Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, Programa Regional Cooperativo de Papa. Toluca, Edo. de México, México. 30 p.
- Henfling J W (1987)** Late blight of potato, *Phytophthora infestans*. Boletín de Información Técnica. Centro Internacional de la Papa (CIP). Lima, Perú. pp: 4-25.
- Hijmans R, T Gavrilenko, S Stephenson, J Bamberg, A Salas, D M Spooner (2007)** Geographic and environmental range expansion through polyploidy in wild potatoes (*Solanum* section Petota). Global Ecology Biogeography 16:485-495.

- Hijmans R J, D M Spooner (2001)** Geographic distribution of wild potato species. *American Journal of Botany* 88:2101-2112.
- Huaman Z (1994)** Botánica Sistemática y Morfología de la Papa. Centro Internacional de la Papa (CIP) en Compendio de Información Técnica. Manual N° 8 – 94. Lima, Perú. pp: 5 – 23.
- Huamán, Z., J.T. Williams, W. Salhuana, L. Vincent. (1977)** Descriptors for the Cultivated Potato and for the Maintenance and Distribution of Germplasm Collections. Rome: International Board for Plant Genetic Resources IBPGR/77/32. México. 47 p.
- Niederhauser J, W R Mills (1953)** Resistance of *Solanum* species to *Phytophthora infestans* in México. *Phytopatology* 43:456-457.
- Niederhauser J (1991)** *Phytophthora infestans*: The Mexican Connection pp. 22-45. pp 22-45 In: *Phytophthora*. J A Lucas, R C Shattock y D S Shaw (eds). Cambridge University Press, London, Great Britain. 461 p.
- Niederhauser J (1993)** International cooperation and the role of the potato in feeding the world. *American Potato Journal* 70:385-404.
- Niks R E, W H Lindihout (1998)** Mejoramiento para Resistencia contra Enfermedades y Plagas. Traducción del inglés por Chicaiza O y S Sandoval. 3^{era} edición. Wageningen University. Holand. 216 p.
- O'brien M J, A E Rich (1976)** Potato diseases. Agriculture Handbook No. 474 USDA Agricultural Research Sciences. 77 pp.
- Rivera P A (2001)** Metodologías Tradicionales Usadas en el Mejoramiento Genético de Papa en México. SAGARPA – INIFAP, CIRCE. Campo Experimental Valle de Toluca. Libro Técnico No.3, Metepec, México 45 pp.
- Robertson N F (1991)** The Challenge of *Phytophthora infestans*: In: Advance in Plant Pathology, *Phytophthora infestans* the Cause of Late Blight of Potato. D S Ingram and P H Williams. London, Academic Press Ltd, pp: 1-30.
- Robinson R A (2006)** Retorno a la Resistencia. Traducción del inglés por F. Romero. Tercera edición. Colegio de Postgraduados. México. 292 pp

- SIAP (Sistema de Información Agroalimentaria y Pesquera) (2011)** [En línea]. Producción Anual de Siembras y Cosechas. Dirección URL: <http://www.siap.gob.mx/>. [consulta: julio 2011].
- Spooner D, F Rodríguez, Z Polgár, H E Ballard, S H Jansky (2008)** Genomic origins of potato polyploids: GBSSI gene sequencing data. *The plant genome. A Supplement to Crop Science* 48:27-36.
- Spooner D M, A Salas (2006)** Structure, biosystematics, and genetic resources. *In: Handbook of Potato Production, Improvement, and Postharvest Management*. J Gopal, S M P Khurana (eds.). Haworth's Press, Inc., Binghamton, NY. pp: 1-39.
- Spooner D M, W L A Hetterscheid (2005)** Origins, evolution, and group classification of cultivated potatoes: *In: Darwin's Harvest: New Approaches to the Origins, Evolution, and Conservation of Crops*. T J Motley, N Zerega, H Cross (eds). Columbia University Press, NY. pp: 285-307.
- Spooner D M, K Mclean, G Ramsay, R Waugh, G J Bryan (2005)** A Single Domestication for Potato Based on Multilocus Amplified Fragment Length Polymorphism Genotyping, *Proceeding of the National Academy of Science* 102:14694-146699.
- Strasburger E, F Noll, H Schenck, A F W Schimper (1986)** *Botanica actualizada por Denffer, Ehrendorfer, Bresinky, Ziegler*. 7a edición española; Editorial Marín, S. A. Barcelona 1116 p.
- Turkensteen L J (1993)** Durable resistance of potatoes against *Phytophthora infestans*, *In: Durability of Disease Resistance*. T Jacobs, J E Parlevliet. Dordrecht, The Netherlands, Kluwer Academic Publishers, pp: 115-124.
- Umaerus V (1970)** Studies on field resistance to *Phytophthora infestans* 5. Mechanisms of resistance and applications to potato breeding. *Z. Pflanzenzüchtg.* 63:1-23.
- Van der Plank J E (1971)** Stability of resistance to *Phytophthora infestans* in cultivars with R genes. *Potato Research* 14:263-270.
- Wastie R L (1991)** Breeding for resistance: *In: Phytophthora infestans: The Cause of Late Blight of Potato*. D S Ingram, P H Williams (eds). San Diego, CA, Academic Press pp: 193-224.

CAPITULO I. RESISTENCIA DE CLONES DE PAPA AL TIZÓN TARDÍO
(*Phytophthora infestans*) EN EL VALLE DE TOLUCA*
RESISTANCE TO LATE BLIGHT (*Phytophthora infestans*) OF POTATO CLONES
IN THE TOLUCA VALLEY

Jorge Esteban Rivadeneira Ruales¹, Antonio Rivera Peña², Víctor Heber Aguilar Rincón¹,
Fernando Castillo González¹, Tarsicio Corona Torres¹

RESUMEN

El uso de variedades mejoradas con resistencia a *Phytophthora infestans* es una alternativa de los agricultores/as, para disminuir el uso de plaguicidas con las ventajas que ello representa. Bajo condiciones de campo en el valle de Toluca, Edo. de México, en el ciclo agrícola del 2010, se estudió la respuesta a *P. infestans* en papa (*Solanum tuberosum*) en 20 cruza simples y 198 clones generados a partir de 20 progenitores y 3 variedades testigo (Adela, Diamante y Fiana). Las variables evaluadas fueron: a) severidad final (%), b) área bajo la curva de progreso de la enfermedad (ABCPE), c) rendimiento de tubérculos por planta (kg). Se realizaron 10 lecturas de severidad de la enfermedad cada 7 días, desde el 29 de julio hasta el fin de la floración. El rendimiento fue evaluado bajo las condiciones de infección natural. Siete de los 13 progenitores evaluados presentaron de alta a moderada resistencia a la enfermedad, al igual que los testigos Adela y Diamante. Alrededor del 30% de los clones experimentales presentaron alta resistencia al tizón tardío. Para el propósito de valorar la relación progenie-progenitor, se consideró la información de 12 cruza con la de sus respectivos progenitores; la heredabilidad en sentido estrecho fue de 0.4 y 0.2 para severidad final y ABCPE, respectivamente. Además tanto para las variables de resistencia como para rendimiento, la varianza de dominancia fue mayor a la varianza de aditividad ($\sigma_D^2 > \sigma_A^2$). Estos parámetros parecen indicar que la estrategia de mejoramiento genético puede ser aconsejable la hibridación y selección clonal en el corto plazo, y la selección recurrente para el largo plazo.

Palabras clave: *Solanum tuberosum*, *Phytophthora infestans*, resistencia, tizón tardío, heredabilidad.

* Enviado para publicación como artículo científico en la Revista Fitotecnia Mexicana.

¹ Colegio de Postgraduados, Programa de Recursos Genéticos y Productividad., km 36.5 Carretera México-Texcoco. C.P. 56230, Montecillo, Texcoco, Edo. de México. Tel. 01(595) 952-0200, Fax. 01(595) 952-0262 (aheber@colpos.mx).

² Programa de papa Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agrícolas y pecuarias (INIFAP). Sitio Experimental Metepec. Toluca, Edo. México CP 51350 Tel.01 (722) 2320089.

SUMMARY

The use of genetically improved varieties with resistance to *Phytophthora infestans* is a desirable alternative for potato farmers; use of pesticides is reduced, besides other advantages. In the valley of Toluca, State of Mexico, in the 2010 growing season, response to *P. infestans* was studied on 198 potato (*Solanum tuberosum*) clones from 20 single crosses obtained by combinations of 20 progenitors, plus 3 check varieties (Adela, Diamante and Fiana). Information on three variables was recorded: a) final severity (%), b) area under the disease progress curve (AUDPC), and c) tuber yield per plant (kg). Disease damage was assessed 10 times, one each seven days period, from July 29 until the end of flowering. Tuber yield was evaluated under natural disease infection conditions. Seven out of 13 progenitors were found to be moderate to highly resistant to the disease, likewise Adela and Diamante control varieties. About 30% of experimental clones were resistant to the disease. With the aim of assessing the progenitor-offspring relationship, information on 12 crosses with their progenitors was considered. Disease response narrow sense heritability was of 0.4 and 0.2 for final severity and AUDPC, respectively. Besides, dominance genetic variance was greater than additive variance ($\sigma_D^2 > \sigma_A^2$) for both disease response variables, as well as for tuber yield. These parameters may indicate that hybridization and clonal selection is a good way to obtain genetic gains in the short run, as well as recurrent selection for the long run.

Keyword: *Solanum tuberosum*, *Phytophthora infestans*, resistance, late blight, heritability.

INTRODUCCIÓN

La papa, *Solanum tuberosum*, se cultiva en 130 países y constituye uno de los cuatro cultivos más importantes del mundo después de arroz, trigo y maíz (Niederhauser, 1993; Spooner y Bamberg, 1994, FAO, 2011).

Este cultivo es originario de América Andina, entre los límites de Perú y Bolivia, por lo que la mayor diversidad genética de la papa se encuentra en las tierras altas de los Andes Sudamericanos (Brown, 1993). Es una de las especies domesticadas más antiguas y ha sido seleccionada durante ocho mil años con base a las preferencias y a las necesidades locales. A la llegada de los españoles, en América se cultivaba en toda la cordillera de los Andes, Colombia, Perú y Chile.

El tizón tardío de la papa, causado por el oomicete *Phytophthora infestans*, es una de las principales enfermedades en todas las áreas productoras de papa en el mundo (Erwin y Ribeiro, 1996) y es importante también en sistemas silvestres de la región central de México, donde las condiciones que prevalecen favorecen el desarrollo del patógeno y su recombinación sexual, con la consecuente formación de oosporas cuando los dos tipos de compatibilidad A1 y A2 se presentan (Niederhauser, 1956; Grünwald *et al.*, 2001; Niederhauser y Cobb, 1959).

Con respecto al manejo de *P. infestans* el control químico es la principal estrategia de control, sin embargo tiene la desventaja de incrementar los costos de producción, debido al

número de aplicaciones de plaguicidas, y de ocasionar además, contaminación de los agroecosistemas. Una de las alternativas de control de la enfermedad más recomendada es el uso de variedades resistentes, por ello los programas de mejoramiento se orientan hacia la búsqueda de variedades con resistencia a *P. infestans* y buenas características agronómicas (Vanderplank, 1984; Robinson 1976).

En el pasado, el mejoramiento genético de la papa para resistencia a enfermedades estuvo orientado hacia la incorporación de genes de resistencia vertical, la mayoría de los genes mayores conocidos a la fecha provienen principalmente de *Solanum demissum* (Niederhauser, 1956). Esta resistencia es del tipo raza específica del patógeno, es de herencia cualitativa y ha sido de corta duración debido a la capacidad del patógeno para generar nuevas razas. Otro tipo de resistencia encontrada, está determinada por muchos loci, cada uno con efectos pequeños y aditivos, teóricamente contra todas las razas del patógeno (Turkensteen, 1993).

El programa de papa del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) ha trabajado entre otros aspectos, en la generación de variedades con resistencia genética a *P. infestans*. En el año 2007, y con el fin, de generar materiales resistentes y comerciales, se cruzaron clones con resistencia al patógeno con variedades de excelentes características agronómicas, generando de esta forma una serie amplia de clones.

De acuerdo a lo antes mencionado, los objetivos de la presente investigación fueron: Estudiar cultivares y clones de papa (*S. tuberosum*) por su resistencia a tizón tardío (*Phytophthora infestans*) y determinar la heredabilidad del carácter de resistencia a *Phytophthora infestans*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Entre los años 2007 y 2009, en el Programa de Papa del INIFAP se realizaron 20 cruzas simples, con la participación de 20 progenitores, entre los que se encuentran variedades comerciales y clones; algunos con resistencia al tizón tardío y otros con buenos atributos agronómicos. De cada crusa se generó la Primera Generación Clonal (PGC), compuesta por una familia de hermanos completos. Todos estos materiales fueron utilizados para la presente investigación. En el Cuadro 1 se pueden apreciar tanto los progenitores, las cruzas entre ellos, el número de clones de la primera generación clonal generados; y las tres variedades testigo.

La evaluación en campo se realizó en las instalaciones del Programa de Papa del INIFAP, en el Sitio Experimental Metepec del Estado de México en el 2010.

Cuadro 1. Progenitores, variedades testigo y número de clones de 20 cruzas simples.

Prog	Nombre Prog	Cruza	Progenitor		Total Clones	Clones por Cruza
			F	M		
1	T 90-1-63††	1†	6	7	18	Clon 1 a clon 18
2	Tollocan††	2†	4	6	10	Clon 19 a clon 28
3	T 01-7-69††	3†	5	6	23	Clon 29 a clon 51
4	Milagros††	4†	10	3	5	Clon 52 a clon 56
5	77-64-22††	5†	1	3	4	Clon 57 a clon 60
6	T 01-7-45††	6†	6	12	4	Clon 61 a clon 64
7	Bajío 143††	7	21	3	11	clon 65 a clon 75
8	Criolla blanca††	8	20	3	11	clon 76 a clon 86
9	Perote††	9	20	4	9	clon 87 a clon 95
10	676071††	10†	9	4	4	clon 96 a clon 99
11	T01-7-46††	11	4	18	12	clon 100a clon 111
12	E 01-2-42††	12	19	4	13	clon 112 a clon 124
13	T99-35-37††	13	5	18	2	clon 125 a clon 126
14	San José	14	16	17	7	clon 127 a clon 133
16	Felsina	15†	4	13	2	clon 134 a clon 135
17	Unknown	16	4	14	32	clon 136 a clon 167
18	Alpha	17†	13	11	3	clon 168 a clon 170
19	Modesta	18†	13	2	15	clon 171 a clon 185
20	750660	19†	4	8	8	clon 186 a clon 193
21	676174	20†	13	6	5	clon 194 a clon 198
22	Diamante ϕ					
24	Adela ϕ					
25	Fiana ϕ					

Prog = Progenitores, F = Progenitor Femenino, M = Progenitor Masculino, †† Progenitores Evaluados, † Cruzas evaluadas para componentes de varianza, heredabilidad y heterosis. ϕ Variedades testigo

Se evaluaron 198 clones, 13 progenitores y las variedades Adela, Diamante y Fiana como testigos para determinar la resistencia a *P. infestans*. Los materiales fueron sembrados el 1 de julio del 2010. Bajo un diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. Cada parcela experimental estuvo constituida por una semilla-tubérculo de cada clon, las que estuvieron expuestas a infección natural.

La evaluación de la resistencia al patógeno se realizó siguiendo la escala visual 1 a 9 de la severidad de la enfermedad propuesta por el Centro Internacional de la Papa (Henfling, 1987) donde: 1 es planta sin ninguna lesión y 9 es planta con 100% de daño. A partir del 29 de julio, se tomaron 10 lecturas de severidad a intervalos de 7 días, coincidiendo la última con el final de la floración, cuando alcanzó el mayor nivel de severidad. La cosecha se realizó el 26 de octubre del 2010.

La resistencia a la enfermedad de cada material se valoró de dos formas, la primera a través de la variable cuantitativa Área Bajo la Curva de Progreso de la Enfermedad (ABCPE), que es una medida de la velocidad e intensidad de la enfermedad desarrollada en la planta, para esto se usó la fórmula propuesta por Shaner y Finney (1977).

$$ABCPE = \sum_{i=1}^n \left[\frac{x_{i+1} + x_i}{2} \right] (t_{i+1} - t_i)$$

Dónde:

X_i = proporción de tejido foliar afectado en la lectura i

t_i = número de días desde la aparición de síntomas de la enfermedad a la fecha de la lectura i .

n = número total de observaciones.

La segunda forma fue considerando únicamente la última lectura o severidad final de la enfermedad. Con el fin de determinar la capacidad de producción de cada clon bajo

condiciones de enfermedad, también se evaluó el rendimiento (kg) de tubérculos por planta (RP).

Con la información de rendimiento por planta (kg), severidad final y ABCPE de progenitores y progenie se calculó la heredabilidad en sentido estrecho (h^2), mediante la regresión progenie progenitor medio (b_{pPM}), así como los componentes de varianza y heterosis, cabe indicar que no se contó con todos los progenitores por la falta de semilla-tubérculo y solo se evaluaron 12 cruzas con sus respectivos progenitores. Los componentes de varianza fueron estimados a partir de los cuadrados medios esperados, y se estimaron los componentes de varianza aditiva $\sigma_A^2 = b_{pPM} \times \sigma_F^2$, y la de dominancia $\sigma_D^2 = 4 \left(\sigma_f^2 - \frac{1}{2} \sigma_A^2 \right)$, donde la varianza fenotípica es $\sigma_F^2 = 2 \times \sigma_{PM}^2$ y la varianza de familias (σ_f^2) es de hermanos completos (Falconer y Mackay, 1996). Los errores estándar de las varianzas aditiva y de dominancia se estimaron como una función lineal de las varianzas involucradas en su cálculo, suponiendo que estas son independientes (Holland *et al.*, 2003 y Olofsson, 2005). Además con la relación de promedios entre la progenie (F_1) y el progenitor medio (PM) para severidad final, ABCPE y rendimiento se calculó la heterosis en porcentaje, utilizando la siguiente fórmula (Kumar *et al.*, 2007 y Biswas *et al.*, 2005):

$$\text{Heterosis (\%)} = \left(\frac{F_1 - \text{PM}}{\text{PM}} \right) \times 100$$

Dónde:

F_1 = media de la progenie

PM = valor promedio de los dos progenitores

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Resistencia de progenitores y variedades testigo

Tal como se esperaba, dado que los distintos progenitores utilizados tienen origen diverso, existieron diferencias entre ellos en cuanto a respuesta a *P. infestans* y en rendimiento. En el Cuadro 2 se puede apreciar que los progenitores Bajío 143, Milagros, E01-2-42, 676071 y Tollocan, junto con el testigo Adela fueron los más resistentes cuando se considera la variable severidad final. Los progenitores Tollocan y Milagros fueron reportados como resistente por Frías *et al.* (2001) y Aguilar, *et al.* (2006), respectivamente. Con la variable ABCPE, además de los cinco progenitores y el testigo antes mencionado también se consideraría como resistentes a los progenitores Criolla y T99-35-37. En general se puede considerar que dentro de los progenitores resistentes, los que sobresalieron numéricamente tanto por severidad como por ABCPE fueron: Bajío 143, Milagros, E01-2-42 y la variedad testigo Adela, con valores menores de 65% y de 800 respectivamente. La mayoría de los otros progenitores y los testigos Fiana y Diamante presentaron valores de severidad mayores a 95%. Los progenitores Milagros, Bajío 143 y la variedad testigo Adela presentaron los mejores rendimientos sin que hubiera diferencias significativas entre ellos (Cuadro 2), sobresaliendo los rendimientos de Milagros y Adela con 1.22 y 1.09 kg de tubérculos por planta, respectivamente.

Cuadro 2. Valores promedio para variables indicadoras de resistencia a *Phytophthora infestans* y rendimiento de los progenitores y variedades testigo. Toluca, Edo. de México 2010.

Código	Nombre Progenitor	Severidad	ABCPE	RP
1	T 90-1-63	95.00 ab	2077 b-c	0.14 b
2	Tollocan	60.00 b-d	1138 c-e	0.07 b
3	T 01-7-69	100.00 a	2560 ab	0.10 b
4	Milagros	47.50 cd	588 de	1.22 a
5	77-64-22	100.00 a	3416 a	0.05 b
6	T 01-7-45	100.00 a	2129 bc	0.10 b
7	Bajío 143	30.00 d	404 e	0.61 ab
8	Criolla blanca	76.67 a-c	1185 c-e	0.07 b
9	Perote	100.00 a	2338 ab	0.11 b
10	676071	65.00 a-d	1126 c-e	0.13 b
11	T01-7-46	100.00 a	2156 bc	0.11 b
12	E 01-2-42	47.50 cd	769 de	0.05 b
13	T99-35-37	72.50 a-c	1072 c-e	0.12 b
16	Fiana†	100.00 a	2770 ab	0.38 b
22	Diamante†	97.50 a	1687 b-d	0.08 b
24	Adela†	52.50 cd	662 de	1.09 a
DSH		36.72	1130.8	0.70

ABCPE= Área Bajo la Curva de Progreso de la Enfermedad, RP = Rendimiento de tubérculos por planta. † Variedades testigo. Medias con letras iguales en cada columna no son estadísticamente diferentes (Tukey, $P \leq 0.05$). DSH= diferencia significativa honesta.

Resistencia de cruzas

Considerando la respuesta a *P. infestans* de las cruzas simples como el promedio de la primera generación clonal de cada una de ellas, en el Cuadro 3 se observan 5 y 9 cruzas con resistencia para las variables severidad y ABCPE respectivamente. Por otro lado

analizando severidad, 10 cruzas susceptibles con valores de 75 a 100% no presentaron diferencias entre sí, en tanto que para ABCPE, sólo las cruzas 13 y 14 fueron las más susceptibles con valores arriba de 3000 (Cuadro 3).

En general se podría esperar que la descendencia de progenitores resistentes hereden dichas características. En el caso de las cruzas 2, 9, 12, 15 y 18 presentaron los valores más bajos tanto para severidad final como para ABCPE (Cuadro 3), cuatro de estas cruzas tuvieron como progenitor a Milagros, que resultó ser de los progenitores más resistentes (Cuadro 2).

Otros dos progenitores sobresalientes por su resistencia fueron Bajío 143 y E 01-2-42, sin embargo al cruzarlos con el progenitor susceptible T01-7-45, resultó una descendencia susceptible para las cruzas 1 y 6; sólo cuando se considera la variable ABCPE se ubicaría como resistente a la cruz 6 (Cuadro 3).

Con respecto a la variable rendimiento en kg de tubérculos por planta, se ubicaron 14 cruzas en el mismo grupo de significación, sobresaliendo la cruz 15 con el mayor rendimiento, seguida de las cruzas 2, 9, 12 15 y 18, todas ellas resistentes, mientras que la cruz 20 presentó el menor rendimiento (Cuadro 3). La variedad milagros (progenitor 4) es un material con el mejor promedio de rendimiento (Cuadro 2), el cual hereda a sus descendencias el carácter de rendimiento mostrado en las cruzas 2, 9, 12, y 15, como las más rendidoras (Cuadro 3). Por ello se puede suponer que el buen rendimiento de esas cruzas fue otorgado por dicho progenitor.

Cuadro 3. Comportamiento promedio de cruza de variedades de papa (*S. tuberosum*) para las variables indicadoras de resistencia a *P. infestans*, y rendimiento en kg por planta. Toluca, Edo. de México 2010.

Cruza	Severidad		ABCPE		RP	
1	77	a-f	1972	bc	0.61	a-c
2	58	e-g	942	d-f	0.69	ab
3	72	c-f	1402	c-f	0.50	a-c
4	81	a-e	1572	c-e	0.50	a-c
5	76	a-f	1654	b-d	0.34	a-c
6	76	a-f	1369	c-f	0.47	a-c
7	71	c-f	1483	c-f	0.44	a-c
8	72	c-f	1654	b-d	0.35	a-c
9	60	d-g	966	d-f	0.65	ab
10	96	ab	2368	b	0.30	bc
11	88	a-c	1907	bc	0.40	a-c
12	59	d-g	876	e-f	0.71	ab
13	100	a	3662	a		
14	97	ab	3232	a	0.30	bc
15	41	g	744	f	0.80	a
16	75	c-f	1514	c-e	0.30	bc
17	85	a-d	1896	bc	0.26	bc
18	55	f-g	1106	d-f	0.66	ab
19	69	c-f	1253	c-f	0.33	a-c
20	80	a-e	1929	bc	0.15	c
DSH	25		766		0.49	

ABCPE = Área Bajo la Curva de Progreso de la Enfermedad, RP = Rendimiento de tubérculos por planta (kg), Medias con letras iguales en cada columna no son estadísticamente diferentes (Tukey, $P \leq 0.05$), DSH= diferencia significativa honesta.

Resistencia de Clones.

En el Cuadro 4 se aprecian 126 clones, 7 progenitores y 2 variedades testigo sin diferencia entre ellas con respecto a su resistencia a *P. infestans*, que van desde el clon 171 de la cruz 18 al clon 64 de la cruz 6. Se encontraron 27 clones, 2 progenitores y el testigo Fiana, como los más susceptibles que van desde el clon 11 de la cruz 1 al clon 1 de la misma cruz. El progenitor Bajío 143 resultó ser el más resistente numéricamente; al comparar al testigo Adela con los clones resistentes, 25 de los clones de primera generación fueron numéricamente superiores a dicho testigo (Cuadro 4). Considerando el número de clones resistentes con respecto al total de cada cruz (Cuadro 4 y 1, respectivamente), se puede apreciar que todos los clones de las cruces 9 y 15 se comportaron como resistentes a *P. infestans*, mientras que en las cruces 2, 3, 12, 6, 16, 18 y 19, presentaron sobre el 60% de clones resistentes. En general, la mayoría de las cruces presentaron descendientes resistentes con respecto ABCPE, a excepción de las cruces 10 y 13 en las que participó al menos un progenitor susceptible (Cuadro 4).

Cuadro 4. Comportamiento de clones de la PGC papa (*S. tuberosum*) para la variable ABCPE Toluca, Edo. de México 2010.

Clon	CZ	ABCPE	Clon	CZ	ABCPE	clon	CZ	ABCPE	Clon	CZ	ABCPE	clon	CZ	ABCPE
171	18	96	20	2	792	676071†		1126	167	16	1602	195	20	2253
135	15	145	156	16	793	52	4	1134	169	17	1605	112	12	2257
182	18	213	91	9	812	Tollocant†		1138	136	16	1644	35	3	2259
172	18	225	114	12	812	60	5	1169	197	20	1676	7	1	2272
183	18	284	61	6	836	8	1	1174	Diamantet††		1687	157	16	2276
177	18	355	92	9	837	Criolla†		1185	64	6	1691	59	5	2280
5	1	367	2	1	860	163	16	1189	38	3	1706	101	11	2290
Bajío143†		404	118	12	865	40	3	1196	30	3	1708	Perote†		2338
120	12	407	62	6	883	187	19	1222	70	7	1725	142	16	2357
116	12	444	22	2	886	151	16	1224	37	3	1748	98	10	2432
10	1	452	119	12	892	75	7	1226	107	11	1748	99	10	2433
24	2	457	46	3	898	56	4	1227	67	7	1771	165	16	2475
173	18	475	148	16	898	103	11	1234	13	1	1776	191	19	2486
51	3	478	95	9	901	84	8	1237	63	6	1799	11	1	2499
16	1	485	48	3	923	108	11	1255	147	16	1820	97	10	2513
176	18	488	137	16	924	105	11	1261	79	8	1829	T01-7-69†		2560
25	2	503	150	16	947	213		1262	178	18	1831	175	18	2591
26	2	516	78	8	951	72	7	1270	179	18	1833	184	18	2634
23	2	564	193	19	963	83	8	1291	29	3	1892	66	7	2635
65	7	570	57	5	984	144	16	1296	28	2	1896	133	14	2739
90	9	575	73	7	994	42	3	1316	168	17	1906	Fianat††		2769
82	8	577	109	11	995	71	7	1317	77	8	1935	12	1	2780
45	3	583	89	9	998	39	3	1318	58	5	1942	111	11	2841
Milagrost†		588	143	16	1004	86	8	1335	154	16	1952	6	1	2854
174	18	600	50	3	1011	141	16	1335	185	18	1978	106	11	2887
121	12	603	14	1	1011	68	7	1343	170	17	1984	4	1	2943
123	12	612	138	16	1013	134	15	1343	54	4	2007	80	8	2994
Adelat††		661	88	9	1028	180	18	1365	9	1	2048	15	1	3012
189	19	666	3	1	1036	53	4	1384	31	3	2067	81	8	3063
139	16	678	94	9	1036	198	20	1387	158	16	2072	18	1	3098
162	16	679	19	2	1061	33	3	1399	T90-1-63†		2077	104	11	3148
21	2	710	115	12	1062	100	11	1414	36	3	2095	127	14	3227
93	9	713	164	16	1063	153	16	1415	149	16	2101	34	3	3279
122	12	713	99-35-37†		1072	69	7	1419	194	20	2105	129	14	3351
117	12	718	44	3	1083	181	18	1450	96	10	2108	17	1	3361
49	3	720	159	16	1087	102	11	1452	55	4	2111	128	14	3391
43	3	728	146	16	1090	32	3	1470	74	7	2116	77-64-22†		3416
140	16	741	190	19	1095	131	14	1484	110	11	2129	126	13	3483
124	12	749	192	19	1098	160	16	1515	T01-7-45†		2129	132	14	3797
47	3	752	155	16	1103	161	16	1520	T01-7-46†		2156	145	16	3823
E01-2-42†		769	87	9	1104	27	2	1542	76	8	2182	130	14	3837
113	12	786	188	19	1110	186	19	1565	196	20	2213	125	13	3840
41	3	788	85	8	1121	166	16	1575	152	16	2216	1	1	4089
DHS		1598												

ABCPE = Área Bajo la Curva de Progreso de la Enfermedad, CZ = cruza, † Progenitores, †† Variedades testigo, DSH = Diferencia Significativa Honesta

Heredabilidad y componentes de varianza

Para 12 de las 20 de cruzas se tuvo información de sus progenitores; con lo que se procedió a estimar parámetros de variación genética. Las estimaciones son aproximadas puesto que no se cumplen algunos de los supuestos para los esquemas de apareamiento. En el análisis de los componentes de varianza genética de las variables ABCPE y severidad final, relacionadas con la resistencia a *Phytophthora infestans* (Cuadro 5), se determinó que la varianza de dominancia fue mayor a la varianza de aditividad ($\sigma_D^2 > \sigma_A^2$); este resultado nos permite inferir en este caso, que una buena alternativa en el mejoramiento para resistencia en papa a *P. infestans* es la hibridación. Las cruzas fueron generadas usando progenitores resistentes y variedades con buenas características agronómicas. La h^2 en sentido estrecho (Cuadro 5), presentó valores 0.4 y 0.2 para severidad final y ABCPE respectivamente. En otras investigaciones para resistencia a *P. infestans*, se han señalado heredabilidades de 0.3 (Zuñiga *et al.*, 2000) y 0.40 (Landeo *et al.*, 1999). En la variable Rendimiento de tubérculos por planta (kg) la σ_D^2 resultó mayor que σ_A^2 y la heredabilidad (h^2) presentó un valor de 0.2 (Cuadro 5). Zuñiga *et al.* (2000) reporto valores parecidos de heredabilidad (h^2) para rendimiento por planta. Los valores de heredabilidad en este estudio, respaldan también la posibilidad de obtener ganancia por selección recurrente.

Cuadro 5. Estimadores de los componentes de varianza genética (σ_A^2 y σ_D^2) y heredabilidad (h^2) de las variables indicadoras de resistencia a *P. infestans* Toluca, Edo. de México 2010.

Variables	σ_A^2	σ_D^2	h^2
ABCPE	185552.949	8732272.840	0.2
Severidad	401.887	3077.705	0.4
RP	0.045	0.532	0.2

Componentes de varianza (σ^2) aditiva (A), dominancia (D), heredabilidad en sentido estrecho (h^2).
 ABCPE= área bajo la curva de progreso de la enfermedad, RP= rendimiento de tubérculos por planta.

En general el porcentaje mayor de heterosis de signo positivo es el deseado para rendimiento y con signo negativo para severidad final y ABCPE. En el Cuadro 6 se obtuvo que las cruzas 2, 3, 5 y 15 presentaron un mayor porcentaje de heterosis lo que indica una ganancia en resistencia a *P. infestans* y en rendimiento al compararlo con el progenitor medio. Las cruzas 1, 10 y 19 se mostraron muy inferiores al progenitor medio.

Cuadro 6. Porcentaje de heterosis por craza en las variables indicadoras de resistencia a *P. infestans* y Rendimiento de tubérculos por planta en 12 cruzas de papa Toluca, Edo. de México 2010.

craza	F	M	%HE Severidad	%HE ABCPE	%HE RP
1	6	7	18.46	55.70	71.83
2	4	6	-21.36	-30.66	4.55
3	6	5	-30.00	-51.67	586.67
4	10	3	-1.82	-14.70	334.78
5	1	3	-22.05	-28.66	183.33
6	6	12	3.05	-5.52	526.67
10	9	4	30.17	61.86	-54.89
15	4	13	-31.67	-10.36	19.40
17	13	11	-3.19	17.63	126.09
18	13	2	-10.19	13.67	521.05
19	4	8	20.77	78.17	-62.79
20	13	6	-7.25	20.52	36.36

F = Progenitor Femenino, M = progenitor Masculino, ABCPE = área bajo la curva de progreso de la enfermedad, RP = rendimiento de tubérculos por planta, %HE = porcentaje de heterosis. Valores negativos para severidad y ABCPE son los deseables pues significan sanidad de la planta.

Al evaluar el porcentaje de heterosis en los clones de las mejores Cruzas (2, 3, 5 y 15) con el progenitor medio, se observó una ganancia genética en la resistencia a tizón tardío (Cuadro 7). Valores similares de heterosis fueron presentados por Kumar *et al.* (2007). Veilleux y Lauer (1981) en cruzamientos entre clones de *S. tuberosum*.

Cuadro 7. Porcentaje de heterosis por clones de familias seleccionadas en las variables indicadoras de resistencia para *P. infestans* y Rendimiento por planta en 16 cruzas de papa Toluca, Edo. de México 2010.

Clon	Cruza	F x M	%HE ABCPE	%HE	
				SEVERIDAD	RP
19	2	4 x 6	-21.90	-22.03	-24.24
20	2	4 x 6	-41.71	-22.03	-33.71
21	2	4 x 6	-47.77	-23.16	11.11
22	2	4 x 6	-34.81	-11.86	29.74
23	2	4 x 6	-58.47	-32.20	44.89
24	2	4 x 6	-66.37	-61.02	10.80
25	2	4 x 6	-63.01	-45.76	85.61
26	2	4 x 6	-62.00	-49.15	36.36
27	2	4 x 6	13.52	8.47	-24.24
28	2	4 x 6	39.60	22.03	-58.33
29	3	5 x 6	-31.89	-11.67	266.67
30	3	5 x 6	-38.50	-17.50	400.00
31	3	5 x 6	-25.58	-10.00	841.73
32	3	5 x 6	-47.07	-17.50	391.73
33	3	5 x 6	-49.64	-13.33	300.00
34	3	5 x 6	18.06	0.00	150.00
35	3	5 x 6	-18.67	-7.50	150.00
36	3	5 x 6	-24.58	-3.75	750.00
37	3	5 x 6	-37.06	-10.00	941.73
38	3	5 x 6	-38.59	-27.50	641.73
39	3	5 x 6	-52.53	-22.50	391.73
40	3	5 x 6	-56.95	-35.00	400.00
41	3	5 x 6	-71.63	-56.67	1016.67
42	3	5 x 6	-52.61	-53.33	-
43	3	5 x 6	-73.81	-47.50	558.40
44	3	5 x 6	-61.00	-42.50	788.93
45	3	5 x 6	-79.00	-42.50	377.73
46	3	5 x 6	-67.69	-42.50	800.00
47	3	5 x 6	-72.93	-40.00	944.40
48	3	5 x 6	-66.79	-35.00	288.93
49	3	5 x 6	-74.09	-35.00	733.33
50	3	5 x 6	-63.59	-33.33	811.07
51	3	5 x 6	-82.78	-62.00	566.67
57	5	1 x 3	-57.54	-37.18	368.75
58	5	1 x 3	-16.24	-12.82	82.33
59	5	1 x 3	-1.68	1.28	45.83
60	5	1 x 3	-49.59	-53.85	-
134	15	4 x 13	61.85	21.21	31.54
135	15	4 x 13	-82.50	-86.23	310.45

F = progenitor femenino, M = progenitor masculino, ABCPE = área bajo la curva de progreso de la enfermedad, RP = rendimiento de tubérculos por planta, %HE = porcentaje de heterosis. Valores negativos para severidad y ABCPE son los deseables pues significan sanidad de la planta.

CONCLUSIONES

Los progenitores Bajío 143, Milagros, E01-2-42, Tollocan y 676071 fueron los más resistentes a *P. infestans*. Las cruzas 2, 9, 12, 15 y 18 sobresalieron por presentar mayor resistencia a *P. infestans* y se determinaron 126 clones con resistencia a dicha enfermedad, provenientes de 20 cruzas simples. En cuanto a los componentes de varianza se determinó que la varianza de dominancia fue mayor a la varianza aditiva ($\sigma_D^2 > \sigma_A^2$), tanto para severidad como ABCPE, y la heredabilidad en sentido estrecho fue media, estos parámetros parecen indicar que la estrategia de mejoramiento genético puede ser la hibridación y la selección clonal a corto plazo, y la selección recurrente a largo plazo.

LITERATURA CITADA

- Aguilar L M G, J A Carrillo, A Rivera P, V A Gonzalez (2006)** Analisis de crecimiento y de relaciones fuente – demanda en dos variedades de papa (*Solanum tuberosum*). Revista Fitotecnia Mexicana 29:145-146.
- Biswas M K, M A Mondal, M G Ahmed, A Hoque, M M Hossain, R Islam (2005)** Study on genetic variability and heterosis in potato. Pakistan Journal of Biological Sciences 8:6-9.
- Brown C R (1993)** Origin and history of the potato. American Potato Journal 70:363-373.
- Erwin D C, O K Ribeiro (1996)** Phytophthora Disease Worldwide. APS Press. St. Paul, Minnesota pp: 346-353.

Falconer D S, T F S Mackay (1996) Introduction to Quantitative Genetics, Fourth Edition. Ed. Longman, England 464 p.

FAO [en línea]. Roma (Italia): Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, FAO. (Fecha de consulta: 21 mayo 2011). Disponible en <http://faostat.fao.org>.

Frías G A, J A Muñiz, U M Parga, A Flores (2001) Reacción de 18 genotipos de papa (*Solanum tuberosum*) a los tizones tardío y temprano y evaluación de la diversidad de razas de *Phytophthora infestans* en Coahuila y Nuevo Leon. Revista Mexicana de Fitopatología 19:19-22.

Grünwald N J, W G Flier, A K Sturbaum, E Garay-Serrano, T B M van den Bosch, C D Smart, J M Matuszak, H Lozoya-Saldaña, L J Turkensteen, W E Gry (2001) Population structure of *Phytophthora infestans* in the Toluca valley region of central México. Phytopathology 91:882-890.

Henfling J W (1987) Late Blight of potato *Phytophthora infestans* Technical Information Bulletin 4. International Potato Center CIP. Lima, Peru. 25 p.

Holland J B, W E Nyquist, C T Cervantes-Martinez (2003) Estimating and interpreting heritability for plant breeding: an update. *In: Plant Breeding Reviews* 22:9-111.

Kumar R, G S Kang, S K Pandey (2007) Inheritance of resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in potato. Euphytica 155:183-191.

Landeo J A, M Gastelo, G Beltran, L Diaz (1999) Quantifying Genetic Variance for Horizontal Resistance to Late Blight in Potato Breeding Population B3C1. CIP Program Report 1999 – 2000. pp: 63-68.

Niederhauser J S and W C Cobb (1959) The late blight of potatoes, Scientific American 200:100-112.

Niederhauser J S (1956) The blight, the blighter, and the blighted. Transactions of the New York Academy of Sciences 19:55-63.

Niederhauser J S (1993) International Cooperation and the Role of the Potato in Feeding the World. American Potato Journal 70:385-404.

Olsofsson P (2005) Probability Statistics and Stochastic Processes. John Wiley and Sons, Inc., Hoboken, New Jersey. pp: 180-182.

Robinson R A (1976) Plant Pathosystems. Advanced Series in Agricultural Science Springer-Verlag. Berlin 184 pp.

Shaner G, R E Finney (1977) The effect of nitrogen fertilization on the expression of nitrogen fertilization on the expression of slow mildewing resistance in knot wheat. *Phytopathology*, 67:1051-1056.

Spooner D, J Bamberg (1994) Potato genetic resources: sources of stance and systematics. *American Potato Journal* 71:325-337.

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

Vanderplank J E (1984) Disease Resistance in Plants. 2nd Edition. Academic Press. New York, USA. 194 p.

Veilleux, R E, F J Lauer (1981) Breeding behaviour of yield components and hollow heart in tetraploid-diploid vs. conventionally derived potato hybrids. *Euphytica* 30:547-561.

Zuñiga L N, J D Molina, M A Cadena, A Rivera P (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*, 18:1-9.

**CAPITULO II. CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DE CLONES
CON RESISTENCIA A *Phytophthora infestans**
MORPHOLOGICAL CHARACTERIZATION OF CLONES
WITH RESISTANCE TO *Phytophthora infestans***

Jorge Esteban Rivadeneira Ruales¹, Antonio Rivera Peña², Víctor Heber Aguilar Rincón¹, Fernando Castillo González¹, Tarsicio Corona Torres¹

RESUMEN

Se caracterizaron morfológicamente 53 clones de 16 cruzas, en primera generación clonal, más dos progenitores de papa. Esos 53 clones fueron, de 198 iniciales, los que mostraron resistencia a *P. infestans* bajo condiciones de libre infección, en el Valle de Toluca, Estado de México. Se registraron 51 características morfológicas de flor, hoja, tallo, tubérculo y yema; para la interpretación de la información se practicó un Análisis de Correspondencia Simple (ACS) y Análisis de Conglomerados. Caracteres como tamaño de la hoja compuesta, ancho de las hojas compuestas, e intensidad de coloración de antocianinas del ápice de la yema, coloración de antocianinas del pedúnculo de la inflorescencia, color predominante de la flor, intensidad de coloración de antocianinas de la base de la yema, color secundario de la flor, y color de la cara interna de la corola de la flor fueron los más apropiados para explicar la variación entre clones. En cuanto a características del tubérculo, la mayoría presentaron forma oval, ojos de profundidad media, color crema de la cutícula y pulpa de color crema. Los clones en que Milagros fue uno de los progenitores presentan la tendencia a ser agrupados por yemas de coloración débil, pubescentes y ápice pequeño; hojas de tamaño pequeño; sin antocianinas en el pedúnculo; de 6 a 9 flores blancas; tallo verde y tubérculo de color claro.

Palabras clave: *Solanum tuberosum*, diversidad genética, clones, cruzas, progenitor.

*Enviado a su publicación como artículo científico a la Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas.

¹ Colegio de Postgraduados, Programa de Recursos Genéticos y Productividad., km 36.5 Carretera México-Texcoco. C.P. 56230, Montecillo, Texcoco, Edo. de México. Tel. 01(595) 952-0200, Fax. 01(595) 952-0262 (ahber@colpos.mx).

² Programa de papa Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agrícolas y pecuarias (INIFAP). Sitio Experimental Metepec. Toluca, Edo. México CP 51350 Tel.01 (722) 2320089

SUMMARY

53 clones of 16 crosses, of first clonal generation, and two of the parental clones, were morphologically characterized; those 53 clones, out of 198 initial clones, showed resistance to *P. infestans* under field infection in the Toluca Valley, State of Mexico. 51 morphological traits were registered, on flower, leaf, stem, tuber and bud. For data interpretation, a simple correspondence analysis (ACS) and cluster analysis were applied. Characters like compound leaf size, compound leaf width, and presence of anthocyanin at the apex of the bud and stem, flower and peduncle color, anthocyanins at the base of the bud, secondary color of the flower and color of the internal part of the corolla, were more appropriate in explaining the variability. The important characteristics of tubers were oval shape, bud average depth, skin and flesh cream colored. Clones where Milagros was one of the parents, tended to be grouped by bud with clear color, pubescence and small apex; small leaves; no anthocyanins in peduncles; 6 to 9 white flowers; green stem and white tubers.

Keywords: *Solanum tuberosum*, *Phytophthora infestans*, resistance, late blight, heritability, genetic diversity, clones, crosses, parent.

INTRODUCCIÓN

La papa (*Solanum tuberosum* L.) con su amplia adaptabilidad, desde el trópico hasta las zonas templadas, en altitudes de 0 hasta 4 000 m (Milton y Allen, 1995), es importante a nivel mundial, debido a que proporciona requerimientos energéticos y nutricionales a más de dos mil millones de personas en los países en desarrollo (Scout *et al.*, 2000); es el cuarto cultivo en importancia, después de trigo (*Triticum aestivum* L.), maíz (*Zea mays* L.) y arroz (*Oriza sativa* L.) (FAO, 2011).

Esta especie y sus parientes silvestres *Solanum* L. sect. *Petota* Dumort. se distribuyen a lo largo del continente americano, desde el suroeste de Estados Unidos hasta Chile y Argentina (Hijmans y Spooner, 2001), con una concentración de mayor diversidad en la zona andina (Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia). En México, aun cuando no se considera centro de origen de la papa, existe gran diversidad de especies silvestres (Hijmans y Spooner 2001). Las especies tuberosas del género *Solanum* y otros grupos de especies relacionados, se distribuyen en 21 series taxonómicas con 235 especies, de las cuales 228 son silvestres y siete cultivadas. La especie *S. tuberosum* L., que es tetraploide ($2n= 4x= 48$), es la más cultivada y posee dos subespecies: *tuberosum* y *andigena* (Hawkes, 1990).

Ferroni (1981) distingue tres grupos de variedades comerciales: con origen en Holanda (Alpha y Gigant), Estados Unidos de América (Atlantic) y las variedades generadas por el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) (Malinche, Zafiro, Monserrat, Norteña, Lupita, IRERI, Michoacán,

Tollocan, Puebla, San José, Atzimba, Rosita, Milagros y Adela). Las variedades introducidas ocupan el 64% de la superficie sembrada, entre las que se destacan: Alpha, Atlantic y Gigant con el 40%, 7% y 5% de la superficie nacional, respectivamente. Las variedades mexicanas se siembran en el 36% de la superficie y entre ellas sobresalen: Rosita (15%), Marciana (6%), Tollocan (6%) y San José con 5% (Rubio *et al.*, 2000). Los principales estados productores de papa en México por superficie sembrada son: Sinaloa, México, Chihuahua, Puebla, Michoacán, Veracruz, Guanajuato, Sonora, Nuevo León, Tlaxcala y Coahuila.

En cuanto a las papas silvestres, estas crecen en todos los estados con excepción de Baja California Norte, Campeche, Tabasco, Quintana Roo y Yucatán (Spooner *et al.*, 2004). *Solanum cardiophyllum* y *S. ehrenbergii* son las dos especies silvestres más frecuentes en el centro, centro occidente y sur de México (Rodríguez y Villa, 2010).

El Programa de papa del INIFAP ha venido generando clones buscando fijar características deseables, como es el caso de resistencia a *Phytophthora infestans*, así como buen rendimiento. Ejemplo de lo anterior son los materiales que provienen de las cruces realizadas con variedades comerciales Milagros, Perote, Alpha, etc. y clones avanzados con resistencia a tizón tardío.

En cuanto a los estudios de caracterización morfológica, éstos son importantes para conocer la diversidad de una especie y determinar las características que

puedan diferenciar un material de otros. La importancia de tener materiales con buenas características de resistencia ya sea a factores bióticos, abióticos o de calidad y, caracterizados morfológicamente, permite a los programas de mejoramiento un uso más eficiente de su germoplasma, para la generación de segregantes con las características deseadas; también puede usarse este germoplasma como clones avanzados con potencial como variedad comercial. Por lo anterior, se desarrolló la presente investigación con el objetivo de caracterizar morfológicamente clones que fueron identificados previamente como resistentes a *Phytophthora infestans* en el valle de Toluca del Estado de México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Entre los años 2007 y 2009, en el Programa de Papa del INIFAP se realizaron 20 cruza simples, con la participación de 20 progenitores, entre éstos se encuentran variedades comerciales y clones experimentales, algunos con resistencia al tizón tardío y otros con buenos atributos agronómicos. De cada crusa se generó la Primera Generación Clonal (PGC), compuesta por una familia de hermanos completos, obteniéndose en total 198 clones.

Los materiales fueron sembrados el 1 de julio del 2010 en campo, en las instalaciones del Programa de Papa del INIFAP, en el Sitio Experimental Metepec del Estado de México, bajo un diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. Cada parcela experimental estuvo constituida por una semilla-tubérculo

de cada clon. Los 198 clones se expusieron a infección natural del sitio, y por los efectos de *P. infestans*, se caracterizaron morfológicamente únicamente los 53 que presentaron resistencia a *P. infestans*, perteneciendo estos, a 16 de las 20 cruzas originales. Además de los clones, también se caracteriza a los progenitores Milagros y Bajío143 (Cuadro 1).

Cuadro 1. Nomenclatura de los clones caracterizados morfológicamente en el valle de Toluca, México 2010.

Prog	Nombre Prog	Cruza	PROGENITOR		Total Clones	Clones por Cruza
			F	M		
1	T 90-1-63	1	6	7	4	2, 5, 10, 16
2	Tollocan	2	4	6	7	19, 20, 22, 23, 24, 25, 26
3	T 01-7-69	3	5	6	7	37, 38, 41, 43, 45, 46, 49
4	Milagros(202)†	4	10	3	1	54
5	77-64-22	5	1	3	1	57
6	T 01-7-45	7	21	3	1	69
7	Bajío 143(207)†	8	20	3	3	82, 83, 86
8	Criolla blanca	9	20	4	4	91, 92, 93, 94
10	676071	11	4	18	3	102, 103, 109
11	T01-7-46	12	19	4	11	114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 124
13	T99-35-37	14	16	17	1	131
14	San José	15	4	13	1	134
16	Felsina	16	4	14	3	140, 144, 146
17	Unknown	17	13	11	1	170
18	Alpha	18	13	2	3	171, 172, 181
19	Modesta	19	4	8	2	186, 189
20	750660					
21	676174					

Prog = Progenitores, F = Progenitor Femenino, M = Progenitor Masculino, † Progenitores Evaluados.

Durante el desarrollo del cultivo, se registraron 51 características morfológicas de flor, hoja, tallo, tubérculo y yema (Cuadro 2), con base a los descriptores de la Guía Técnica de la Descripción Varietal de Papa del Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas (SNICS, 2000) y por los descriptores del Centro Internacional de la Papa (Huamán y Gómez, 1994).

Los datos obtenidos (Cuadro 2) se analizaron a través de un Análisis de Correspondencia Simple (ACS). Posteriormente, con un Análisis de Conglomerados Jerárquicos (ACJ) mediante UPGMA (Unweighted Pair-Group Method, Arithmetic Average) se determinó el agrupamiento de los materiales a partir de los caracteres seleccionados, usando para ello el programa estadístico SAS (2002).

Cuadro 2. Características morfológicas cualitativas registradas en 53 clones y 2 progenitores en el valle de Toluca, Estado de México 2010.

CLAVE	CARACTERÍSTICA	ESCALA
PHC	Hábito de crecimiento	3 erecta a 7 extendida
YT	Tamaño de yema	3 pequeña a 7 grande
YF	Forma de yema	1 Esférica a 5 cilíndrica delgada
YCAB	Yema: coloración de antocianinas de la base	1 rojo-violeta a 3 otra
YICAB	yema: intensidad coloración de antocianinas de la base	1 muy débil a 9 muy fuerte
YPB	Yema: pubescencia de la base	1 muy débil a 9 muy fuerte
YTPA	Yema: tamaño de la punta del ápice	1 muy pequeña a 9 muy grande
YHA	Yema: hábito del ápice	3 cerrado a 7 abierto
YICAA	Yema: intensidad de la coloración de las antocianinas del ápice	1 muy débil a 9 muy fuerte
YPA	Yema: pubescencia del ápice	1 ausente o muy débil a 9 muy fuerte
YNRA	Yema: número de raíces del ápice	3 bajo a 7 alto
YRL	Yema: relieve de lenticelas	3 superficial a 7 protuberante
YLBL	Yema: longitud de brotes laterales	3 cortos a 7 largos
HT	Hoja: tamaño	1 muy pequeña a 9 muy grande
HP	Hoja. Perfil	3 cerrada a 7 abierta
HICV	Hoja: intensidad del color verde	3 claro a 7 oscuro
HCANC	Hoja: presencia de coloración de antocianinas de la nervadura central	1 ausente o muy débil a 9 muy fuerte
HCT	Hojas compuestas: tamaño	1 muy pequeña a 9 muy grande
HCA	Hojas compuestas: ancho	3 angosta a 7 ancha
HCFC	Hojas compuestas: frecuencia de coalescencia	3 baja a 7 alta
HCOM	Hojas compuestas: ondulación del margen	1 ausente o muy débil a 9 muy fuerte
HCPV	Hojas compuestas: profundidad de las venas	3 superficial a 7 profunda
HCARA	Hojas compuestas: pigmentación de antocianinas de la hoja más joven en la roseta apical	1 ausente a 9 presente
HCBH	Hojas compuestas: brillo del haz	3 opaco a 7 brillante
HNCFHCS	Hoja (nervadura central): frecuencia de hojas compuestas secundarias	1 Ausente o muy baja a 9 muy alta
HCTFHCS	Hoja compuesta terminal: frecuencia de hojas compuestas secundarias	1 Ausente o muy baja a 9 muy alta
HCLFHCS	Hoja compuesta lateral: frecuencia de hojas compuestas secundarias	1 Ausente o muy baja a 9 muy alta
HCLTHCS	Hojas compuestas laterales: tamaño de hoja compuestas secundarias	1 pequeña a 7 grande
IT	Inflorescencia: tamaño	3 pequeña a 7 grande
ICAP	Inflorescencia: coloración de antocianinas del pedúnculo	1 ausente o muy débil a 9 muy fuerte

Cuadro 2. Continuación...

CLAVE	CARACTERÍSTICA	ESCALA
PPF	Planta: presencia de flores	1 ausente o muy débil a 9 muy fuerte
FCP	Flor: Color predominante	1 blanco a 9 otro
FCS	Flor: color secundario	1 ausente a 8 púrpura
FDCS	Flor: distribución del color secundario	1 ausente a 11 otra
FCAYF	Flor: Coloración de antocianinas en yemas florales	1 ausente o muy débil a 9 muy fuerte
CFT	Corola de la flor: tamaño	1 muy pequeña a 5 muy grande
CFCCI	Corola de la flor: color de la cara interna	1 blanco a 3 azul-violeta
CFACIFC	Corola de la flor: intensidad de coloración de antocianinas de la cara interna en flores coloreadas	1 muy débil a 9 muy fuerte
CFACIFB	Corola de la flor: intensidad de coloración de antocianinas de la cara externa en flores blancas	1 ausente a 9 presente
CFTPFC	Corola de la flor: tamaño de puntas blancas en flores coloreadas	3 pequeño a 7 grande
GTP	Tallo: grosor del tallo principal	3 delgado a 7 grueso
TPA	Tallo. Presencia de antocianinas	1 ausente o muy débil a 9 muy fuerte
TF	Tubérculo: forma	1 redonda a 6 muy larga
TPO	Tubérculo: Profundidad de ojos	1 muy superficial a 9 muy profunda
TSC	Tubérculo: suavidad de la cutícula	3 tersa a 7 rugosa
TCPC	Tubérculo: color predominante de la cutícula	1 amarilla a 12 púrpura oscuro-negro
TCST	Tubérculo: color secundario del tubérculo	1 ausente a 12 púrpura oscuro-negro
TDCS	Tubérculo: distribución del color secundario	1 ausente a 8 otro
TCBO	Tubérculo: color de la base del ojo	1 amarillo a 3 azul
TCP	Tubérculo: color de la pulpa	1 blanco a 5 amarillo oscuro
TDCSP	Tubérculo: distribución del color secundario de la pulpa	1 manchas dispersas a 6 toda la pulpa excepto médula

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

De 198 clones evaluados, 53 presentaron sanidad y comportamiento agronómico aceptable para ser considerados como clones experimentales, para ser evaluados con mayor intensidad y determinar los mejores como candidatos a ser liberados como variedad comercial. Se conservaron 16 de las 25 cruzas y de las cuales de los 164 clones totales de esas 16 cruzas sobrevivieron los 53 que se valoran en este estudio.

En general los clones caracterizados morfológicamente mostraron diferencias en color de flores, forma y color de tubérculos, tallos verdes con o sin presencia de antocianinas, entre otras características.

Las variables del Cuadro 2 que fueron excluidas de los análisis debido a que no mostraron variación son: un hábito de crecimiento semi erecta de la planta (PHC), longitud corta de brotes laterales de la yema (YLBL), baja frecuencia de coalescencia de la hojas compuestas (HCFC), ausencia en la pigmentación de antocianinas de la hoja más joven en la roseta apical de las hojas compuestas (HCARA), débil intensidad de coloración de antocianinas de la cara interna en flores coloreadas de la corola de la flor (CFACIFC), ausencia en la intensidad de coloración de antocianinas de la cara interna en flores blancas de la corola (CFACIFB) y pequeño tamaño de puntas blancas en flores coloreadas de la corola de la flor (CFTPFC).

Análisis de Correspondencia Simple

Se realizó un primer análisis de correspondencia simple (ACS), con 44 variables cualitativas (cuadro 2). De acuerdo a los valores de calidad y contribución absoluta, las variables YF, YICAB, YPB, YTPA, YICAA, YPA, HCANC, HCT, HP, HCT, HCA, HCPV, ICAP, PPF, FCP, FCS, FDSC, CFCCI, TPA, TCST y TDCS, contribuyeron en mayor proporción en la explicación de la variación morfológica, por lo cual, con estas variables se realizó un segundo ACS, en el cual se observó que con los primeros cinco ejes principales se explicó el 75.49% de la variación total. El primero y segundo eje principal tuvieron valores propios de $\lambda_1=0.252$ y $\lambda_2=0.235$, explicando 22.91y 19.83% de la variación global respectivamente, aportando en suma 42.74% (Cuadro 3).

Cuadro 3. Análisis de correspondencia simple de la caracterización de 53 clones experimentales y dos progenitores de papa mediante 21 características morfológicas. Toluca, Estado de México 2010.

Eje Principal	Valor Propio	Inercia	Chi cuadrado	Porcentaje Individual	Porcentaje Acumulado
λ_1	0.252	0.064	238.160	22.910	22.910
λ_2	0.235	0.055	206.140	19.830	42.740
λ_3	0.199	0.040	148.760	14.310	57.040
λ_4	0.182	0.033	123.260	11.860	68.900
λ_5	0.136	0.018	68.710	6.610	75.510

Según los valores de calidad y contribución absoluta, las variables más importantes representadas en el primero eje principal, fueron características de tamaño de la hoja compuesta (HCT), ancho de las hojas compuestas (HCA), tamaño de la hoja (HT), intensidad de coloración de antocianinas del ápice de la yema

(YICAA) y coloración de antocianinas del pedúnculo de la inflorescencia (ICAP); en tanto que, color predominante de la flor (FCP), intensidad de coloración de antocianinas de la base de la yema (YICAB), color secundario de la flor (FCS), y color de la cara interna de la corola de la flor (CFCCI), lo fueron para el segundo eje principal (Cuadro 4). Lo anterior coincide parcialmente con Pérez *et al.* (2007), quien encontró diferencias fenotípicas en presencia de antocianinas del tallo, tamaño y ancho de hojas compuesta, color predominante y secundario de la flor, entre otras.

Cuadro 4. Calidad, contribuciones absolutas y relativas de los primeros dos ejes principales (EJPAL) del análisis de correspondencia simple para características morfológicas en 53 clones y 2 progenitores de papa. Toluca, Edo. México 2010.

Carácter [†]	Calidad	EJPAL 1		EJPAL 2	
		Absoluto	Relativo	Absoluto	Relativo
YF	0.446	0.125	0.019	0.244	0.042
YICAB	0.857	0.130	0.041	0.489	0.179
YPB	0.835	0.076	0.018	0.290	0.079
YTPA	0.552	0.017	0.003	0.354	0.070
YICAA	0.808	0.401	0.098	0.314	0.089
YPA	0.598	0.000	0.000	0.327	0.063
YRL	0.350	0.022	0.002	0.124	0.012
HT	0.566	0.506	0.074	0.022	0.004
HP	0.550	0.370	0.032	0.107	0.011
HCT	0.744	0.695	0.095	0.001	0.000
HCA	0.623	0.511	0.048	0.019	0.002
ICAP	0.834	0.409	0.119	0.064	0.022
PPF	0.716	0.273	0.050	0.229	0.048
FCP	0.898	0.340	0.144	0.434	0.212
FCS	0.542	0.020	0.001	0.408	0.014
FDCS	0.934	0.260	0.101	0.175	0.079
CFCCI	0.516	0.042	0.002	0.429	0.018
TPA	0.750	0.093	0.021	0.002	0.000
TCST	0.982	0.244	0.097	0.071	0.033
TDCS	0.972	0.204	0.036	0.038	0.008
HCANC	0.953	0.000	0.000	0.037	0.016

† Descripción de los caracteres en el Cuadro 2

Al graficar la dispersión de los 53 clones y 2 progenitores de papa en el plano determinado por los ejes principales uno y dos (Figura 1), en general se puede observar que estos se distribuyen en los cuatro cuadrantes. Sin embargo la distribución de los clones de las diferentes cruzas tendió a agruparse o a dispersarse en los distintos cuadrantes. Ejemplo del primer caso tenemos a los clones de las cruzas 19 (186, 189), 11 (102, 103, 109) y 18 (171, 172, 181), los clones de la primera craza se ubicó en el cuadrante I y IV, la segunda craza en los cuadrantes I y II y la última craza mencionada en el cuadrante III. Los clones de las cruzas 2 (19, 20, 22, 23, 24, 25, 26), 12 (114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 124) y 9 (91, 92, 93, 94), a pesar de contar con algunos clones dispersos mostraron que la mayoría de ellos se encuentran concentrados hacia un determinado cuadrante, los clones de las dos primeras cruzas se ubicaron en su mayoría en los cuadrantes II y III, los de la craza 9 se agrupó en los cuadrantes III y IV. Por último los clones de las cruzas 1 (2, 5, 10, 16), 3 (37, 38, 41, 43, 45, 46, 49), 8 (82, 83, 86), 16 (140, 144, 146) y 18 (171, 172, 181), se encuentran muy dispersos en varios cuadrantes, sobresaliendo la craza 3, distribuida en los cuatro cuadrantes.

Lo anterior se puede explicar si consideramos que, si bien los progenitores son clones, y pueden ser heterocigotos para muchos loci, de tal forma que los clones que forman la descendencia de la craza serán hermanos completos con alto grado de variabilidad entre ellos.

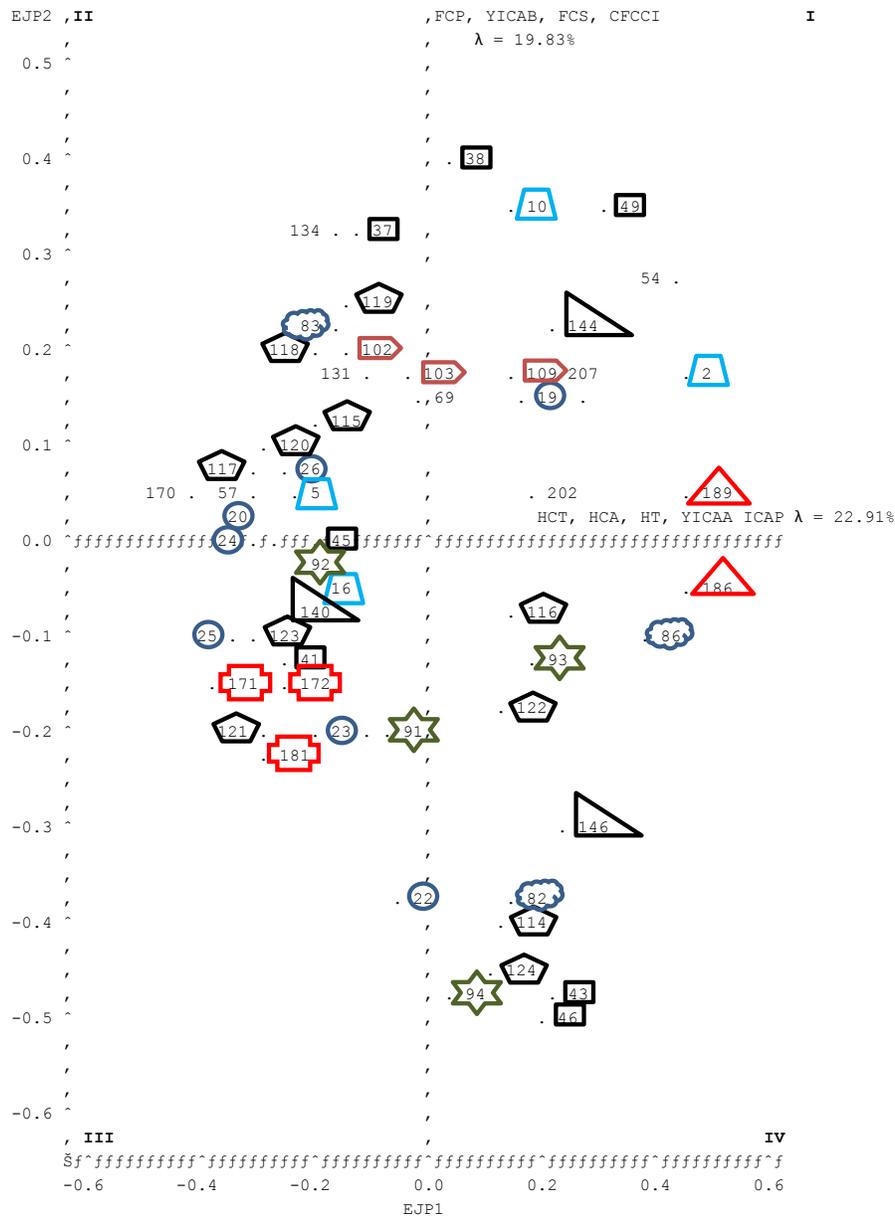


Figura 1 Dispersión de 53 clones y 2 progenitores de papa (*S. tuberosum*) en función de los coordenados fila de los dos primeros ejes principales (λ) del Análisis de Correspondencia Simple de 21 características morfológicas. Toluca, Edo. de México.

Análisis de Conglomerados

Los resultados del análisis de conglomerados, se presentan el dendrograma de la Figura 2. Se puede observar la formación de tres grupos cuando se realiza un corte a una distancia de 0.09. El primer grupo (G1) estuvo formado por 5 clones, el 186 y

189 de la cruz 19 (4x8) y los clones 2, 19 y 49, que tienen en común al progenitor 6. En el segundo grupo (G2) está integrado por 15 clones y los dos progenitores; los clones corresponden a las cruzas 1, 2, 3, 4, 8, 9, 12 y 16, donde los progenitores que participan con mayor frecuencia en las cruzas son el 4 (Milagros) y 6. En el último grupo (G3) se agruparon los 33 clones restantes, en el que se ubicaron todos los clones de las cruzas 18 (13x2) y 11 (4x18). La mayor parte de los clones en este grupo presentaron en mayor frecuencia en sus cruzas a los progenitores 4, 6, 20, 3 y 13. Los clones corresponden en su mayoría a la descendencia del progenitor 13.

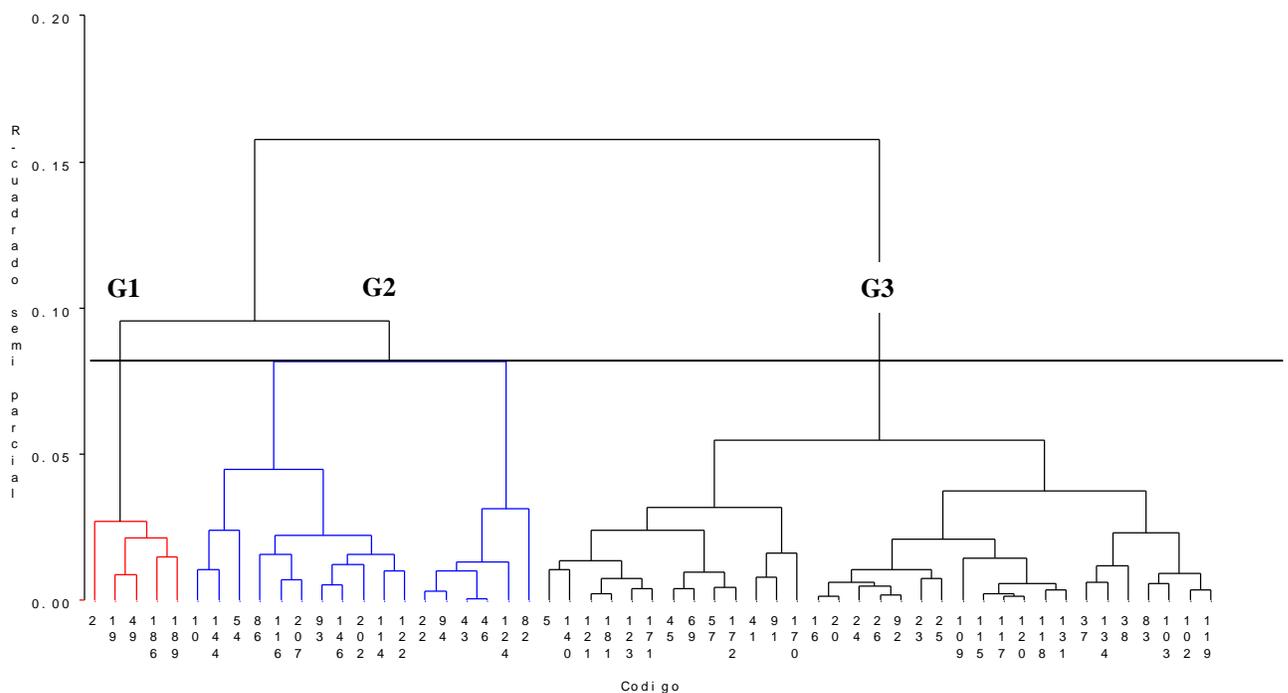


Figura 2. Dendrograma de 53 clones y 2 progenitores de papa (*S. tuberosum*) en el valle de Toluca, Edo. de México.

Si relacionamos los clones de los tres grupos del dendrograma con la dispersión de los mismos en la Figura 1, se puede apreciar que los clones de cada grupo se distribuyen a lo largo de Eje 2, quedando los clones del G1 y G2 distribuidos en el cuadrante I y IV, en tanto que los del G3 entre el cuadrante II y III.

En el Cuadro 5 se observa que el grupo G1 se distingue por tener una intensidad media de coloración de antocianinas del ápice de la yema (YICAA), un relieve protuberante de lenticelas de la yema (YRL), un tamaño grande (>20 cm) de la hoja (HT), color secundario rojo-purpura del tubérculo (TCST), una distribución dispersa del color secundario del tubérculo (TDCS) y un perfil medio de la hoja (HP). El grupo G2 se diferencia de los otros por presentar una muy débil presencia de pubescencia de la yema (YPB), hoja de tamaño mediano (15-20 cm) (HT), color secundario blanco de la flor (FCS), distribución del color blanco en ambas caras de la flor (FDCS), y baja (< 6 flores) presencia de flores (PPF). El último grupo G3 presentó una muy débil coloración de antocianinas del pedúnculo de la inflorescencia (ICAP), fuerte coloración de antocianinas del ápice de la yema (YICAA), hoja de tamaño pequeño (< 15 cm) (HT) y color blanco de la flor (FCP).

Al analizar las diferencias de los clones dentro de cada grupo, se observa que las más notorias con respecto al Segundo eje principal encontrando clones que se ubican en la parte superior y otros en la parte inferior de dicho eje principal. El grupo G1 presentó un protuberante relieve de las lenticelas de la yema (YRL), color rojo violeta de la cara interna de la corola de la flor (CFCCI), color secundario rojo purpura del tubérculo (TCST), mientras los que se ubicaron en la parte inferior presentaron un color secundario ausente de flor (FCS) y ausente en la distribución del color secundario de la flor (FDCS). Los clones del grupo G2 se diferenciaron unos por tener un color predominante Lila de la flor (FCP), una distribución del color secundario blanco en ambas caras (FDCS), mientras otros clones presentaron una

intensidad muy débil de antocianinas de la base de la yema y un color secundario blanco de la flor (FCS). Por último, el grupo G3 para los clones que se ubicaron en la parte superior presentaron una fuerte pubescencia de la yema (YPB) y un perfil abierto de hoja (HP), mientras los que se encontraron en la parte inferior mostraron un color blanco predominante (FCP), un ausente color secundario de la flor (FCS) y un ausente color de la cara interna de la corola de la flor (CFCCI).

Cuadro 5. Caracteres Morfológicos, en los grupos generados en el análisis de conglomerados en 53 clones y dos progenitores de papa. Toluca, Edo. México 2010.

Carácter[†]	G1	G2	G3
YICAB	Media	Muy débil	Muy débil
YPB	Débil	Muy débil	Fuerte
YTPA	Pequeña	Media	Pequeña
YICAA	Media	Muy débil	Muy débil
YRL	Protuberante	Superficial	Superficial
HT	Grande	Mediana	Pequeña
HP	Media	Abierta	Abierta
HCT	Medianas	Medianas	Pequeñas
HCA	Medianas	Medianas	Medianas
ICAP	Media	Media	Muy débil
PPF	Media	Baja	Media
FCP	Lila	Lila	Blanco
FCS	Ausente	Blanco	Ausente
FDCS	Ausente	Blanco en ambas caras	Ausente
CFCCI	Rojo - Violeta	Rojo-Violeta	Blanco
TPA	Débil	Débil	Ausente
TCST	Rojo púrpura	Ausente	Ausente
TDCS	Disperso	Ausente	Ausente

[†]Descripción de los caracteres en Cuadro 2.

Caracterización Morfológica de los clones

En general, las variedades más importantes comercializadas en México, tanto para la industria como para consumo en fresco, son de forma ovalada, cutícula blanca y

pulpa blanca a crema (Rubio *et al.*, 2000 y SIAP, 2011). En el cuadro 6 se pueden apreciar las características de tubérculo de los clones caracterizados. La mayor cantidad de los clones presentó tubérculos de forma oval, profundidad media de los ojos, color crema de la cutícula y la pulpa. Otras formas del tubérculo encontradas en menor proporción fueron oval corta, oval alargada, redonda y Alargada, mientras en color de la cutícula y pulpa se observaron clones blancos y amarillos de diferente intensidad. Los clones que tuvieron como descendencia al progenitor 13 presentaron la cutícula y pulpa de color crema y, los que descendieron del progenitor 20 mostraron en su mayoría una forma de tubérculo oval y una profundidad media a superficial de los ojos. Por otro lado, clones de la cruza 16 mostraron una cutícula de color rosa, esto se debe a que uno de sus descendiente el progenitor 14 (San José) presenta la cutícula de color rojo (Rubio *et al.*, 2000). Los clones que presentan al progenitor 6 en su descendencia, mostraron en su mayoría la cutícula de color crema y pulpa entre amarillo y crema. Según Pérez *et al.* (2007) y Neele *et al.* (1991), las características de color de cutícula y pulpa, tipo de yemas son importantes para seleccionar genotipos en la primera generación. Howard, (1970) manifiesta que la pigmentación rosada, roja, azul, purpura en tubérculos es debido a las antocianinas. La selección de progenitores es importante para alcanzar una aceptable uniformidad de la apariencia de los tubérculos en progenies de semilla (Golmirzaie *et al.*, 1990). La caracterización del tubérculo es importante para el mejorador ya que de esto depende en gran medida, su adopción por parte de los agricultores/as.

Cuadro 6. Características morfológicas del tubérculo en clones resistentes a *P. infestans*. Toluca Edo. México 2010.

CLON	C ¹	FxM ²	FORMA TUBÉRCULO	PROFUNDIDAD DE OJOS	COLOR DE CUTÍCULA	COLOR DE PULPA
2	1	6X7	OVAL ALARGADA	SUPERFICIAL	CREMA	CREMA
5	1	6X7	OVAL CORTA	MEDIA	CREMA	CREMA
10	1	6X7	OVAL CORTA	PROFUNDA	AMARILLA	CREMA
16	1	6X7	OVAL	SUPERFICIAL	CREMA	BLANCA
19	1	6X7	OVAL	MEDIA	CREMA	AMARILLO CLARO
20	2	4X6	OVAL	SUPERFICIAL	CREMA	AMARILLO CLARO
22	2	4X6	ALARGADA	SUPERFICIAL	CREMA	CREMA
23	2	4X6	OVAL ALARGADA	MEDIA	CREMA	AMARILLO CLARO
24	2	4X6	OVAL	MEDIA	CREMA	CREMA
25	2	4X6	OVAL	MEDIA	CREMA	AMARILLO CLARO
26	2	4X6	OVAL ALARGADA	MEDIA	CREMA	AMARILLO CLARO
37	3	5x6	REDONDA	PROFUNDA	CREMA	AMARILLO CLARO
38	3	5x6	OVAL	MEDIA	AMARILLA	AMARILLO
41	3	5X6	OVAL CORTA	MEDIA	CREMA	CREMA
43	3	5X6	OVAL	MEDIA	CREMA	BLANCA
45	3	5X6	OVAL CORTA	MEDIA	CREMA	AMARILLO CLARO
46	3	5X6	OVAL CORTA	MEDIA	CREMA	CREMA
49	3	5X6	OVAL	MEDIA	CREMA	CREMA
54	4	10X3	OVAL ALARGADA	MEDIA	PURPURA	AMARILLO
57	5	1X3	OVAL	MEDIA	CREMA	CREMA
69	7	21X3	OVAL	SUPERFICIAL	CREMA	CREMA
82	8	20X3	OVAL	MEDIA	ROJO PURPURA	CREMA
83	8	20X3	OVAL	MEDIA	CREMA	AMARILLO OSCURO
86	8	20X3	OVAL CORTA	MEDIA	CREMA	BLANCA
91	9	20x4	OVAL ALARGADA	MEDIA	CREMA	CREMA
92	9	20X4	OVAL	MEDIA	CREMA	AMARILLO CLARO
93	9	20X4	OVAL	SUPERFICIAL	CREMA	AMARILLO CLARO
94	9	20X4	OVAL	SUPERFICIAL	CREMA	AMARILLO
102	11	4x18	OVAL	SUPERFICIAL	CREMA	CREMA
103	11	4x18	OVAL	SUPERFICIAL	CREMA	AMARILLO CLARO
109	11	4x18	OVAL ALARGADA	MEDIA	CREMA	AMARILLO CLARO
114	12	19x4	ALARGADA	MEDIA	CREMA	AMARILLO CLARO
115	12	19x4	OVAL CORTA	SUPERFICIAL	CREMA	BLANCA
116	12	19x4	OVAL	SUPERFICIAL	CREMA	AMARILLO CLARO
117	12	19x4	OVAL	SUPERFICIAL	CREMA	CREMA
118	12	19x4	OVAL ALARGADA	SUPERFICIAL	CREMA	AMARILLO CLARO
119	12	19x4	OVAL ALARGADA	SUPERFICIAL	CREMA	AMARILLO CLARO
120	12	19x4	OVAL ALARGADA	MEDIA	CREMA	AMARILLO CLARO
121	12	19x4	REDONDA	PROFUNDA	CREMA	AMARILLO CLARO
122	12	19x4	OVAL ALARGADA	SUPERFICIAL	CREMA	AMARILLO
123	12	19x4	OVAL CORTA	SUPERFICIAL	CREMA	BLANCA
124	12	19x4	OVAL	SUPERFICIAL	CREMA	BLANCA
131	14	16x17	OVAL	MEDIA	CREMA	AMARILLO CLARO
134	15	4x13	OVAL	PROFUNDA	CREMA	CREMA
140	16	4x14	OVAL	MEDIA	ROSA	CREMA
144	16	4x14	OVAL	PROFUNDA	ROSA	CREMA
146	16	4x14	OVAL	SUPERFICIAL	ROSA	AMARILLO
170	17	13x11	OVAL CORTA	SUPERFICIAL	CREMA	CREMA
171	18	13X2	REDONDA	SUPERFICIAL	CREMA	CREMA
172	18	13X2	REDONDA	MUY PROFUNDA	CREMA	CREMA
181	18	13X2	OVAL	PROFUNDA	CREMA	CREMA
186	19	4X8	REDONDA	PROFUNDA	CREMA	CREMA
189	19	4X8	REDONDA	PROFUNDA	CREMA	CREMA

¹Cruza, ²Progenitores: F=femenino, M=masculino,

CONCLUSIONES

Con los 53 clones se formaron 3 grupos con caracteres propios, que se diferencian unos de otros. Los caracteres de tamaño de hoja, color de flor, presencia e intensidad de antocianinas en yema y flor expresaron la mayor variación en la formación de los grupos. Estos caracteres fueron tamaño de hojas compuestas, ancho de hojas compuestas, tamaño de hoja, intensidad de la coloración de antocianinas del ápice, color de antocianinas del pedúnculo de la inflorescencia, color predominante de la flor, intensidad en la coloración de antocianinas de la base de la yema, color secundario de la flor, color de la cara interna de la corola de la flor. Los tubérculos en su mayoría mostraron una forma oval, profundidad media de la yema y color crema de la cutícula y la pulpa. Los clones caracterizados permitirán al programa de papa aprovechar su uso más eficiente, así como su registro y conservación.

LITERATURA CITADA

- FAO (2011);** (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y Agricultura) [En línea]. Producción de cultivos. Dirección URL: <http://faostat.fao.org/site/339/default.aspx> consulta: junio 2011].
- Ferroni M A (1981)** El Potencial de la Papa como Recurso Alimenticio y como Fuente de Ingreso. Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, Programa Regional Cooperativo de Papa. Toluca, Edo. de México, México. 30 p. (Publicación Especial No. 1).
- Golmirzaie A M, R Ortiz, F Serquén (1990).** Genética y Mejoramiento de la Papa mediante Semilla (Sexual). Centro Internacional de la papa (CIP). Impresa en el CIP. Lima, Perú. pp: 3-6.
- Hawkes J G (1990)** The Potato, Evolution, Biodiversity, and Genetic Resources. Bellhaven Press, London. 259 p.
- Hijmans R J, D M Spooner (2001).** Geographic distribution of wild potato species. American Journal of Botany 88:2101-2112.
- Howard H W (1970)** Genetics of Potato *Solanum tuberosum* Springer Verla New York USA 126 p.
- Huamán Z, R Gómez (1994)** Descriptores de la Papa para Caracterización Básica de Colecciones Nacionales, Centro Internacional de la Papa (CIP), Lima, Perú 4 p.
- Rubio C O A, J A Rangel G, R Flores L, J V Magallanes G, C Díaz H, T E Zavala Q, A Rivera P, M Cadena H, R Rocha R, C Ortíz T, H López D, M Díaz V, A Paredes T (2000)** Manual para la producción de papa en las sierras y valles altos del centro de México. SAGAR-INIFAP- CIRCE. Campo Experimental Valle de Toluca. Libro Técnico Núm. 1. Zinacantepec, Estado de México.79 p.
- Milton P J, S D Allen, (1995)** Breeding field crops. Fourth Edition. Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA. 494 p.
- Neele, A E F, H J Nab, K M louwes (1991)** Identification of superior parents in a potato breeding programme. Theoretical and Applied Genetics 82:264-272.

Pérez D J, L M Vázquez, J Sahagún, A Rivera P (2007) Variabilidad y caracterización de diez variedades de papa en tres localidades del Estado de México. Revista Chapingo. Serie Hortícola 13(1): Am. J. Potato Res 13-19.

Rodríguez A, J L Villa (2010) Catálogo de las áreas en México donde se aprovechan los tubérculos de papa silvestre (*Solanum cardiophyllum* y *Solanum ehrengeri*). Primera edición, Prometeo editores. Guadalajara, Jalisco, México. 127 p.

SAS (2002) SAS/STAT. User's Guide Version 9, SAS Publishing Cary N. C. USA.

Scout J G M, W Rosegrant, C Ringler (2000) Raíces y tubérculos para el siglo 21: tendencias, proyecciones y opciones políticas. International Food Policy Research Institute. España. Folleto. Núm. 66. 31 p.

Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas-SNICS (2000) Guía Técnica para la Descripción Varietal en Papa (*Solanum tuberosum* L.). SAGARPA. México. 22 p.

Secretaría de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP) (2011) [En línea]. Avances de Siembras y Cosechas. Dirección URL: <http://www.siap.gob.mx/> (Consulta: julio de 2011).

Spooner D M, R G van der Berg, A Rodriguez, J Bamberg, R H Hijmans, S I Lara-Cabrera (2004) Wild Potatoes (*Solanum* section *Petota*) of North and Central America. Systematic Botany Monographs 68:1-209.

DISCUSIÓN GENERAL

Una de las principales limitantes en la producción de papa en todo el mundo es el ataque del tizón tardío (*Phytophthora infestans*). En México las variedades comerciales Alpha, Gigant y Atlantic de origen extranjero, son las más importantes por la superficie cultivada y sin embargo, son susceptibles a *P. infestans* (Rubio *et al.*, 2000; Zuñiga *et al.*, 2000; Frías *et al.*, 2001), le siguen en importancia las variedades generadas por el INIFAP, entre las que se encuentran Malinche, Zafiro, Monserrat, Norteña, Lupita, Michoacán, Tollocan, Puebla, San José, Atzimba, Rosita y Milagros, las cuales presentan resistencia a *P. infestans* (Ferroni, 1981; Rubio *et al.*, 2000; SIAP, 2011).

Las poblaciones de *P. infestans* de la parte central de México son las únicas que han sido ampliamente caracterizadas, encontrándose aquí la mayor diversidad del patógeno a nivel mundial (Flier *et al.*, 2003; Grünwald *et al.*, 2001). La amplia diversidad se debe a que existen los dos tipos de compatibilidad (A1 y A2) del Oomycete en aislamientos de papa, que se han detectado en el Estado de México (valle de Toluca), Coahuila, Puebla, Sinaloa, Tlaxcala y Veracruz (Arteaga-Gallegos *et al.*, 1997; Forbes *et al.*, 1998).

En diversos estudios se ha encontrado resistencia a *P. infestans* en diferentes especies de papa, por ejemplo *S. acaule*, *S. andigena*, *S. bulbocastanum*, *S. verrucosum*, *S. tuberosum*, *S. stoloniferum*, *S. demissum*, *S. phureja*, *S. chacoense*,

S. tarijense, *S. microdontum*, *S. circaefolium*, *S. berthaultii*, entre otras (Hanneman y Bamberg, 1986; Hawkes, 1978; Estrada, 2000). Se han encontrado genes mayores y menores (QTLs) de resistencia a *Phytophthora infestans* y a otros patógenos en los cromosomas V, XI y XII de la papa (Gebhardt y Valkonen, 2001). Por otro lado, Park *et al.* (2009) encontró dos accesiones de la especie *Solanum berthaultii* con dos genes de resistencia a *P. infestans*, en el brazo largo del cromosoma 10.

El Programa de papa del INIFAP ha generado alrededor de 24 variedades resistentes a plagas, enfermedades y a condiciones abióticas adversas. La mayor parte de progenitores resistentes a *P. infestans* utilizados para este fin son de origen mexicano, que incluyen clones avanzados, variedades y algunas especies silvestres de papa como *S. demissum*, *S. stoloniferum*, *S. verrucosum*, *S. cardiophyllum*, *S. hougasii* y *S. iopetalum*, entre otras (Rivera 2001; Rubio 1997)

En el presente estudio, de los 20 progenitores que formaron las cruzas, algunos presentan resistencia a *P. infestans* y otros con buenas aptitudes agronómicas; sólo 13 se pudieron evaluar en campo y los resultados permitieron confirmar que las variedades Tollocán y Milagros mostraron resistencia alta, como lo menciona Frías *et al.* (2001), Zuñiga *et al.* (2000) y Aguilar *et al.* (2006); además, se observó que Bajío143, E01-2-42 y 676071 presentaron también alta resistencia. En general, las cruzas generadas con estos cinco progenitores, produjeron el mayor número de clones con resistencia *P. infestans*. La variedad Milagros sobresalió como progenitor, ya que las cruzas donde participó, produjeron descendencia con niveles altos de

resistencia, ejemplo de ello, es la cruza con la variedad San José (cruza 16) que produjo más de 70% de descendencia con resistencia, lo cual se debió a recombinación de la resistencia de Milagros y la de San José, ésta última señalada con resistencia moderada por Rubio *et al.* (2000). Por otro lado, los clones 171, 172, 177, 182 y 183 de la cruza 18 (T99-35-37xTollocan), el clon 135 de la cruza 15 (Milagros x T99-35-37) y el clon 5 de la cruza 1 (T 01-7-45 x Bajío 143) sobresalieron por su resistencia al patógeno al superar numéricamente al progenitor Bajío 143 y variedad testigo Adela resistente a *P. infestans*. En cuanto a rendimiento, nuevamente el progenitor Milagros fue el más destacado; de sus cruzas, la 15 tuvo el mayor rendimiento promedio. Estos clones sobresalientes con resistencia a *P. infestans* del Programa de papa del INIFAP, podrán ser evaluados en la Segunda Generación Clonal (SGC); así también, podrán ser conservados en el banco de germoplasma por su potencial para ser usados posteriormente en los programas de fitomejoramiento.

Mendoza (2008) manifiesta que la heterocigocidad en las papas y su herencia tetrasómica dificultan la investigación genética y el mejoramiento de este cultivo. Por otro lado, estimaciones de heredabilidad en sentido estrecho (h^2) en el cultivo de papa, para caracteres poligénicos, obtenidos en numerosos estudios, tienen valores de bajos a muy bajos, lo que explica también la dificultad para mejorar el rendimiento, tolerancia a heladas, resistencia horizontal a *Phytophthora infestans* y *Ralstonia solanacearum*, entre otros (Estrada, 2000).

A pesar que no se cumplen algunos supuestos en los esquemas de apareamiento para el estudio de heredabilidad en sentido estrecho (h^2), una de las aportaciones del presente estudio es la estimación de la h^2 , donde se obtuvieron valores bajos (0.4) y (0.2) para severidad final y ABCPE respectivamente. Otros autores, como Zuñiga *et al.* (2000), obtuvieron estimaciones de heredabilidad baja para ABCPE y severidad final. Landeo *et al.* (1999) empleando clones de la población B (Tetraploide) del CIP mostraron estimados con valores intermedios de heredabilidad.

El aprovechamiento de los recursos genéticos implica, además de la disponibilidad del material, su debida caracterización morfológica, evaluación agronómica y molecular (Hidalgo, 2003). Como ejemplo de ello se puede mencionar los trabajos del Centro Internacional de la Papa (CIP), que con las 4049 entradas clonales de papas que conserva en el banco de germoplasma (aportadas por 18 países) y 2140 entradas de semilla sexual de especies silvestres del género *Solanum*, ha desarrollado una colección núcleo basándose en datos morfológicos, geográficos y bioquímicos (Huamán *et al.*, 2000); esta colección núcleo se encuentra disponible para los programas de mejoramiento de las instituciones de Investigación.

En general, los programas de mejoramiento evalúan sistemáticamente sus bancos de germoplasma para resistencia a enfermedades, caracteres de tolerancia, así como por sus características agromorfológicas. Así, con la presente investigación se cuenta con la caracterización morfológica de 53 clones con resistencia a *P. infestans*, los cuales muestran buenas características agronómicas. Las variables para las que se presentó mayor variación son las relacionadas con tamaño de la

hoja, intensidad de coloración de antocianinas del ápice y base de la yema, el color de la flor y coloración de antocianinas del pedúnculo de la inflorescencia, lo que coincide con Pérez *et al.* (2007) y Estrada (2000) en la presencia de antocianinas, tamaño de hoja y color de la flor entre otros.

En cuanto a la clasificación de los clones que se caracterizaron, se encontraron tres grupos (análisis de conglomerados) que se diferenciaron en general por: la presencia de pubescencia de la yema (YPB), intensidad de coloración de antocianinas del ápice de la yema (YICAA), tamaño de la hoja (HT), y color predominante y secundario de la flor (FCP y FCS).

La caracterización del tubérculo de los clones es un aspecto muy importante para el mejorador, ya que de esto depende en gran medida su adopción por parte de los agricultores/as. Lo anterior se relaciona con lo mencionado por Santiago y García (2001), quienes indican que la papa blanca es producida por los medianos y grandes productores, para consumo tanto en fresco como procesado, siendo este ideotipo el más utilizado en la dieta mexicana; mientras que la papa rosa la producen los pequeños productores y su consumo es sólo en fresco. Los clones caracterizados en el presente trabajo, en su mayoría presentaron forma del tubérculo oval, yemas de profundidad media y color crema de cutícula y pulpa. Las particularidades de las variedades en términos del color de la cutícula y de la pulpa, forma del tubérculo y tipo de yema son caracteres cualitativos de herencia simple (De Jong y Burns, 1993), por lo que pueden usarse de manera confiable para caracterizar variedades, debido a que al ser de herencia simple el efecto ambiental asociado a las localidades y a la

interacción genotipo x ambiente es pequeño. Estas características y el rendimiento son importantes para seleccionar genotipos en la primera generación (Neele *et al.*, 1991).

Finalmente, podemos decir que los clones 119, 120 (19x4), 23, 25, 26 (4x6), 91, 94 (20x4), 2 (6x7) y 109 (4x16) presentan resistencia a *P. infestans*, rendimientos sobre 0.9 kg/planta y buenas características de tubérculo. Por lo anterior, estos clones son buenos candidatos para ser considerados como futuras variedades.

LITERATURA CITADA

Aguilar L M G, A Carrillo J, A Rivera P, V A González H (2006) Análisis de crecimiento y de relaciones fuente–demanda en dos variedades de papa (*Solanum tuberosum*). Revista Fitotecnia Mexicana 29:145-146.

Arteaga-Gallegos J H, S Romero-Cova, F Ponce-González (1997) Grupo de compatibilidad fisiológica y sensibilidad al metalaxil de aislamientos Mexicanos de *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary en 1996. Revista Mexicana de Fitopatología 16:65-72.

De Jong H, V J Burns (1993) Inheritance of tuber shape in cultivated diploid Potatoes: a critical review. American Potato Journal 68:585-593.

Estrada N R (2000) La Biodiversidad en el Mejoramiento Genético de la Papa. CIP-PROINCA-COSUDECID. La Paz, Bolivia. 372 p.

Ferroni M A (1981) El Potencial de la Papa como Recurso Alimenticio y como Fuente de Ingreso. Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, Programa Regional Cooperativo de Papa. Toluca, Edo. de México, México. 30p. (Publicación Especial No. 1).

- Flier W G, N J Grünwald, L P N M Kroon, A K Sturbaum, T B M van de Bosch, E Garay Serrano, H Lozoya-Saldaña, W E Fry, L J Turkensteen (2003)** The population structure of *Phytophthora infestans* from the Toluca valley of central Mexico suggests genetic differentiation between populations from cultivated potato and wild *Solanum* spp. *Phytopathology* 93:382-390.
- Forbes G A, S B Goodwin, A Drenth, P Oyarzun, M E Ordoñez, W E Fry (1998)** A global marker database for *Phytophthora infestans*. *Plant Disease* 82:811-818.
- Frías G A, J A Muñiz, U M Parga, A Flores (2001)** Reacción de 18 genotipos de papa (*Solanum tuberosum*) a los tizones tardío y temprano y evaluación de la diversidad de razas de *Phytophthora infestans* en Coahuila y Nuevo León. *Revista Mexicana de Fitopatología* 19:19-22.
- Gebhardt C, J P T Valkonen (2001)** Organization of genes controlling disease resistance in the potato genome. *Annual Review of Phytopathology* 39:79-102.
- Grünwald N J, W Flier, A K Sturbaum, E Garay-Serrano, T B M van de Bosch, C D Smart, J M Matuszak, H Lozoya-Saldaña, L J Turkensteen, W E Fry (2001)** Population structure of *Phytophthora infestans* in the Toluca valley region of Central Mexico. *Phytopathology* 91:882-890
- Hanneman Jr R E, J B Bamberg (1986)** Inventory of Tuber-Bearing *Solanum* species. University of Wisconsin and USDA Bull. 216 p.
- Hawkes J G (1978)** Biosystematics of the potato. *In: The Potato Crop*. P M Harris (ed.). Chapman & Hall, London. pp: 15-69.
- Hidalgo R (2003)** Variabilidad genética y caracterización de especies vegetales. pp. 2-26. *En: Análisis Estadístico de Datos de Caracterización Morfológica de Recursos Fitogenéticos*. T Franco, R Hidalgo (eds). Boletín técnico IPGRI No 8. International Plant Genetics Resources Institute (IPGRI). Cali, Colombia. 89 p.
- Huamán Z, R Ortiz, R Gomez (2000)** Selecting a *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* core collection using morphological, geographical, disease and pest descriptors. *American Journal of Potato Research*. 77(3):183-190.
- Landeo J A, M Gastelo, G Beltran, L Diaz (1999)** Quantifying genetic variance for horizontal resistance to late blight in potato breeding population B3C1. CIP Program Report 1999 – 2000. pp: 63-68.

- Mendoza H (2008)** Genética Cuantitativa y Mejoramiento de papas Autotetraploides. En Memorias de la XXII reunión de la ALAP. Mar del Plata, Argentina. pp: 53.
- Neele A E F, H J Nab, K M louwes (1991)** Identification of superior parents in a potato breeding programme. Theoretical and Applied Genetics 82:264-272.
- Park T H, E S Foster, E G Brigneti, E J Jones (2009)** Two distinct potato late blight resistance genes from *Solanum berthaultii* are located on chromosome 10. Euphytica 165:269–278.
- Pérez D J, L M Vázquez, J Sahagún, A Rivera P (2007)** Variabilidad y caracterización de diez variedades de papa en tres localidades del Estado de México. Revista Chapingo. Serie Hortícola 13(1):13-19.
- Rivera Peña A (2001)** Metodologías Tradicionales Usadas en el Mejoramiento Genético de Papa en México. SAGARPA – INIFAP, CIRCE. Campo Experimental Valle de Toluca. Libro Técnico No.3, Metepec, México 45 p.
- Rubio C O A (1997)** Aportación del programa nacional de papa del INIFAP. Memorias del I Symposium Internacional de la Papa. Metepec, México. pp: 21-23.
- Rubio C O A, J A Rangel G, R Flores L, J V Magallanes G, C Díaz H, T E Zavala Q, A Rivera P, M Cadena H, R Rocha R, C Ortíz T, H López D, M Díaz V, A Paredes T (2000)** Manual para la producción de papa en las sierras y valles altos del centro de México. SAGAR-INIFAP- CIRCE. Campo Experimental Valle de Toluca. Libro Técnico Núm. 1. Zinacantepec, Estado de México.79 p.
- Santiago M J, J García S (2001)** Economía de la agroindustrialización de la papa en México. Revista Latinoamericana de la Papa. Vol-especial: pp: 21-43.
- SIAP (Secretaría de Información Agroalimentaria y Pesquera) (2011)** [En línea]. Avances de Siembras y Cosechas. Dirección URL: <http://www.siap.gob.mx/> (Consulta: julio de 2011).
- Zuñiga L N, D Molina J, A Cadena M, A Rivera P (2000)** Resistencia al tizón tardío de la papa (*Phytophthora infestans*) en cruzamientos de cultivares y clones de papa (*Solanum tuberosum*). Revista Mexicana de Fitopatología 18:1-9.