

SELECCIÓN INICIAL DE CLONES DE PAPA POR RESISTENCIA A LA CANDELILLA TARDÍA Y RENDIMIENTO

Dorian Rodríguez¹, Dylcia Alcalá de Marcano² y Fernando Escalona¹

RESUMEN

La candelilla tardía, causada por *Phytophthora infestans*, continúa siendo la enfermedad más importante de la papa en el mundo. Con el objeto de seleccionar clones con resistencia horizontal de 14 familias de la Población B del Centro Internacional de la Papa (CIP) se llevó a cabo una prueba en umbráculo con 190 clones. Las plantas fueron inoculadas con una mezcla de seis aislamientos de *P. infestans*, colectados en diferentes regiones de Venezuela y que presentaban diferencias en su susceptibilidad al metalaxil. Se evaluó la severidad de la candelilla tardía en ocho oportunidades y los valores en porcentaje se utilizaron para calcular el área bajo la curva de progreso de la enfermedad (ABCPE). Adicionalmente, se evaluó la producción por planta en el ensayo. En un segundo año, una selección de clones se plantó en el campo y se evaluó su comportamiento. Se encontraron diferencias significativas ($P \leq 0,01$) entre familias y entre clones dentro de las familias. El mayor porcentaje de clones mostró baja severidad de la enfermedad, con valores de ABCPE de 0 a 10.000. Así mismo, se encontraron clones muy susceptibles con valores de ABCPE superiores a 50.000. El testigo Kennebec mostró un valor promedio superior a 100.000. Los resultados mostraron a las familias 392636, 392634, 393258 y 391048 con los mayores indicadores de resistencia a la candelilla tardía y menores niveles de variabilidad. En cuanto a producción de tubérculos por planta, clones de estas familias, además del 393194-1, demostraron ser potencialmente competitivos con las variedades locales. Aquellos clones con baja severidad de la enfermedad y alta producción continúan siendo evaluados en campo para seleccionar los más promisorios y estables en su resistencia al patógeno.

Palabras clave adicionales: *Phytophthora infestans*, resistencia horizontal, área bajo la curva

ABSTRACT

Introductory selection of potato clones for resistance to late blight and yield

Late blight, caused by *Phytophthora infestans*, is still the most important potato disease in the world. To select clones with horizontal resistance from 14 families of the Population B of International Potato Center, a test was conducted in a screen house with 190 clones. Plants were inoculated with a mixture of six isolates of *P. infestans* collected from different Venezuelan regions which had shown differences in susceptibility to metalaxil. Late blight severity was evaluated eight times and values in percentage were used to calculate the area under disease progress curve (AUDPC). In addition, tuber production per plant was evaluated, and a second trial was taken in the field with selected clones to observe their behavior. Significant differences ($P < 0.01$) were found among families and among clones within families. Most of the clones showed low disease severity, with AUDPC values from 0 to 10,000. Likewise, very susceptible clones were found within some families, with values above 50,000. Kennebec, the susceptible control, showed a mean value over 100,000. Results indicated that the potato families 392636, 392634, 393258 and 391048 had the highest levels of disease resistance and the lowest variabilities. With regard to tuber production, clones from these families, besides 393194-1, demonstrated to be potentially competitive with local varieties. Those clones with low disease severity and high productivity are still being evaluated in the field to select the most outstanding and stable ones in their resistance to the pathogen.

Additional key words: *Phytophthora infestans*, horizontal resistance, area under the curve

INTRODUCCIÓN

La candelilla tardía, causada por *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, continúa siendo la mayor limitante de la producción de papa en el mundo (Turkensteen y Flier, 2002). No obstante,

el control químico es la principal práctica utilizada por los productores, la resistencia varietal representa la herramienta más conveniente para reducir los efectos de la enfermedad (Jansky y Rouse, 2003). Esto último es especialmente importante en la actualidad, dado los cambios

Recibido: Mayo 11, 2007

Aceptado: Diciembre 17, 2007

¹ Posgrado de Fitopatología, Decanato de Agronomía, Universidad Centroccidental "Lisandro Alvarado". Apdo. 400. Barquisimeto. Venezuela. e-mail: rdorian@ucla.edu.ve; rdorian7@yahoo.com

² Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA), CIAE Lara. Apdo. 592. Barquisimeto. Venezuela

genotípicos en las poblaciones de *P. infestans* hacia formas más agresivas (Fry y Goodwin, 1995) que han obligado a revisar las estrategias de control.

La mayoría del germoplasma de papa utilizado hasta ahora en los programas de mejoramiento presenta una resistencia monogénica (resistencia vertical), cuya utilidad es muy efímera como práctica de control en las epidemias actuales (Wastie, 1991). Es por eso que la resistencia poligénica (resistencia horizontal, cuantitativa, de campo o parcial) surge como una necesidad ya que proporciona una durabilidad mayor de ésta y ha demostrado estar presente en algunas variedades antiguas que aún se mantienen en producción (Landeo, 2002). Actualmente los mejoradores de papa tratan de seleccionar materiales por resistencia poligénica, por ser no específica y duradera (Naerstad et al., 2007).

La resistencia cuantitativa se espera que sea estable en el tiempo y en el espacio. En efecto, esta estabilidad ha sido observada en ensayos regionales (Flier et al., 2003) y en internacionales que involucraron nueve países (Forbes et al., 2005). Sin embargo, Flier et al. (2003) notaron especificidad en la respuesta de los cultivares a los aislamientos de *P. infestans* utilizados, implicando que una selección de cultivares resistentes basada sólo en un aislamiento podría conducir a la escogencia de materiales que no expresen una resistencia parcial estable; por lo tanto, sugirieron que una selección por resistencia parcial debería envolver dos fases: en una primera, los materiales serían expuestos a un aislamiento de *P. infestans* agresivo y de virulencia bien definida. En una segunda fase, los genotipos sobresalientes de la primera prueba deben ser sometidos a una población altamente variable del patógeno, la cual podría ser en forma natural o una mezcla de varios genotipos con una amplia base genética (Flier et al., 2003).

El Centro Internacional de la Papa (CIP) comenzó, a principios de la década de 1980, la generación de materiales con resistencia horizontal los cuales contenían genes mayores (resistencia vertical o genes R) introducidos a partir de *Solanum demissum*. Este grupo de cultivares fue denominado Población A y dio origen a numerosas variedades entre las cuales estaban aquellas que en Venezuela se conocen

como Andinita y Caribay (Landeo et al., 1997). Posteriormente, en la década de 1990, el CIP inició la generación de un segundo lote de clones, denominado Población B, caracterizado por presentar resistencia horizontal pero en ausencia de genes R, lo cual permitiría una selección eficiente de clones sin la interferencia de la resistencia vertical (Landeo et al., 1997).

Una muestra de 14 familias de la Población B, en forma de semilla botánica fue suministrada a Venezuela por el CIP (Dr. Juan Landeo) y se sometió a la selección natural contra la candelilla tardía en el campo. Las plántulas que sobrevivieron al inóculo de la zona, produjeron tubérculos que luego fueron seleccionados por sus características acorde con la preferencia del mercado nacional. Un número variable de clones por familia que totalizaron 190 se sometió a una prueba en umbráculo en la cual las plantas fueron inoculadas artificialmente con una mezcla de aislamientos de *P. infestans* y un año después una selección de esos clones se cultivaron en el campo para observar su comportamiento fitosanitario y productivo. En este trabajo se presentan los resultados obtenidos en dichas pruebas, el cual tuvo como objetivos evaluar la diferencia entre las 14 familias y entre los clones dentro de cada familia, en cuanto a su reacción ante la candelilla tardía; y evaluar la producción de tubérculos en umbráculo y campo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Prueba en umbráculo

Se utilizaron 190 clones de 14 familias de papa (12 a 15 clones por familia) y las variedades Kennebec y Caribay como testigos. La prueba se instaló en un umbráculo cubierto con malla anti-áfidos en el campo experimental del INIA en Las Cuibas de Cubiro, estado Lara, Venezuela. Los tubérculos se plantaron en bolsas de polietileno que contenían un sustrato preparado con tierra franco-arcillo arenosa y cáscara de arroz en proporción 1:1, se colocó un tubérculo por bolsa, se fertilizó con 20 g de la fórmula completa 15-15-15 y se regó manualmente dos a tres veces por semana. Se utilizó un diseño completamente aleatorizado con tres repeticiones por cada clon.

La inoculación se realizó 42 días después de la siembra con una mezcla de seis aislamientos de

Phytophthora infestans colectados de varias regiones del país, caracterizados por ser del tipo de compatibilidad A1 y con diferentes niveles de susceptibilidad al metalaxil (Rodríguez, 2001). La concentración final del inóculo fue de 3×10^4 esporangios·mL⁻¹ y se aplicaron aproximadamente 4 mL·planta⁻¹, utilizando una asperjadora de jardín. Antes y después de la inoculación, se humedecieron las plantas con un nebulizador eléctrico portátil (Fogmaster). La severidad de la candelilla tardía se evaluó en todas las plantas cada 3 ó 4 días durante ocho oportunidades utilizando la escala creciente de 1 a 9 de Henfling (1987). Los valores se expresaron como porcentajes y permitieron calcular el área bajo la curva de progreso de la enfermedad (ABCPE) (Shaner y Finney, 1977). Posteriormente fueron transformados a \sqrt{x} y utilizados para los análisis de varianzas y la comparación de medias mediante la prueba de rangos múltiples de Duncan. Se utilizó el paquete estadístico Statistix versión 8.0.

Prueba de campo

El ensayo se llevó a cabo en el sector Versalles de la localidad de Sanare, estado Lara, Venezuela, situada a 1400 msnm, con temperatura promedio de 20 °C, precipitación de 1680 mm y evaporación potencial de 1300 a 2400 mm. Con base al estado de brotación se seleccionaron 28 clones y dos variedades testigos de papa Kennebec (*Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*) y Andinita (Población A del CIP, Landeo et al., 1995). Se plantaron, por cada clon y repetición, cinco tubérculos enteros con peso promedio de 20 a 100 g a una distancia de 0,5 m en la hilera y 0,8 m entre hileras. Se utilizó un diseño de bloques al azar con tres repeticiones. Al momento de la siembra, se fertilizó con la fórmula completa 12-24-12, a razón de 420 kg·ha⁻¹. El aporque se realizó a los 30 días y el control de malezas fue manual. Se realizó una aplicación del fungicida Mancozeb a los 35 días y del insecticida Cartap a los 55 días.

Se cuantificó el número de días desde la siembra hasta la maduración del follaje y se denominó como días hasta la maduración. Al momento de la cosecha se evaluó la producción de tubérculos por planta y se analizó por el método no paramétrico de Friedman, por no cumplirse con los principios de distribución normal.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Prueba en umbráculo

Los resultados mostraron diferencias significativas ($P \leq 0,01$) entre las familias y entre clones dentro de cada familia, en cuanto a su respuesta a la candelilla tardía (Cuadro 1). Los valores de ABCPE oscilaron entre 262,1 y 56.314 con el menor valor mostrado por la 392636 y el mayor por 393073. Las variedades testigos tuvieron los valores de 98,7 para Caribay (resistente) y 107.775 en Kennebec (susceptible). Los cuadrados medios también indican las varianzas entre los clones de cada familia (Cuadro 1). Así, la 392636 no sólo muestra la menor severidad de la enfermedad, sino también, el menor nivel de variabilidad de respuesta ante la misma entre los clones. Esta familia fue seguida por 392634, 393258 y 391048 las cuales mostraron valores de ABCPE de 1832; 6314 y 7523, respectivamente; todos estadísticamente similares a la 392636.

Cuadro 1. Variabilidad del área bajo la curva de progreso de la candelilla tardía (ABCPE) entre y dentro de familias de papa determinada bajo condiciones controladas

Material genético	Cuadrado medio	P>F	ABCPE
Caribay ¹			98,7
392636	425,2	<0,001	262,1 a
392634	2633,8	0,040	1832 ab
393258	15915,0	<0,001	6314 ab
391048	20116,6	<0,001	7523 ab
392629	20134,1	<0,001	10286 abc
392639	25270,0	<0,001	11183 abc
393180	29922,1	<0,001	12904 abc
393134	31049,9	<0,001	15081 bcd
393193	37077,1	<0,001	18563 bcd
393194	39851,5	<0,001	23673 bcd
393160	44969,8	<0,001	26477 bcd
393071	43925,5	<0,001	29341 de
393465	47070,1	<0,001	32136 de
393073	68888,2	<0,001	56314 e
Kennebec ²			107775

¹Testigo resistente; ²Testigo susceptible. Promedios con igual letra no son significativamente diferentes según la prueba de Duncan ($P \leq 0,05$)

La discriminación de clones en rangos de ABCPE de 10.000 hasta más de 100.000 (basado en el testigo susceptible) muestra como 13 de las

14 familias poseían al menos un clon sin infección por *P. infestans* (Cuadro 2). Todas las familias produjeron la mayor cantidad (57,8 %) de clones en la clase 1-10.000, seguido de clones sin infección (16 %). Nuevamente se observa que en 392636 se encontraron 11 de 14 clones (78,6 %) con valores de 1-10.000 y los tres restantes no

mostraron lesiones. Así mismo, 10 de 14 clones (71 %) de 391048 se ubicaron en el rango más bajo de ABCPE, tres sin infección y sólo uno en 90.001-100.000. De igual forma, 393258 mostró 12 de 14 clones (85,7 %) con valores de 1-10.000, uno sin infección y otro con un alto valor de ABCPE.

Cuadro 2. Número de clones por familia de papa en cada rango de Área Bajo la Curva de Progreso de la Candelilla Tardía (ABCPE)

Familia de papa	Rangos de área bajo la ABCPE											
	0	1-10000	10001-20000	20001-30000	30001-40000	40001-50000	50001-60000	60001-70000	70001-80000	80001-90000	90001-100000	>100000
393194	1	8	0	1	2	1	0	0	0	0	1	1
393160	1	7	0	1	1	0	1	0	2	0	0	1
392636	3	11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
393134	1	7	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1
392629	3	8	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
391048	3	10	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
392639	2	9	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
393180	5	6	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
393193	2	7	2	0	0	1	0	0	0	1	1	0
392634	4	9	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
393465	2	5	0	0	1	0	1	1	2	0	1	0
393258	1	12	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
393071	1	6	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1
393073	0	6	0	0	0	0	0	1	1	0	2	4
Total	29	111	6	5	6	3	2	3	6	2	7	10

Los resultados indican la mayor frecuencia de clones con valores bajos de severidad de la candelilla tardía, lo que demuestra el alto nivel de resistencia presente en las familias. El reducido progreso de la enfermedad a lo largo del período de cultivo sugiere que la resistencia en la mayoría de los clones pudiera ser del tipo poligénica. La mezcla de dos aislamientos de cada uno de los estados Lara, Trujillo y Mérida, con características diferenciales de susceptibilidad al metalaxil, agresividad y con un tipo de compatibilidad vegetativa (Rodríguez, 2001), aseguraban la diversidad genotípica del patógeno. La inoculación con esta mezcla de aislamientos fue exitosa, permitiendo la infección de gran número de materiales genéticos de papa, suministrando con ello mayor información para la selección.

Flier et al. (2003) indicaron que aunque este método reduce el riesgo de selección de formas no estables de resistencia, no excluye completamente la posibilidad de erosión genética que pueda ocurrir después de la introducción de los nuevos

cultivares. Selecciones sucesivas de estos materiales expuestos a diversas poblaciones naturales de *P. infestans* pueden conllevar a la estabilidad de los caracteres de resistencia tal como ha sido observado en la Población B3C1, correspondiente a las mismas familias con tres ciclos de selección (Landeo et al., 2001).

Dado que los genes R fueron eliminados de la Población B (Landeo et al., 1995) la ausencia de infección en el 16 % de los clones pudo deberse a la incompatibilidad de los aislamientos utilizados, explicado por la especificidad observada por Flier et al. (2003) en la interacción cultivar por aislamiento. Esta situación sería también solucionada con sucesivas selecciones, luego de exponer los materiales a poblaciones genotípicamente diversas de *P. infestans*. Aunque la eliminación de los genes R de las poblaciones con resistencia de campo aseguran la durabilidad de ésta, Stewart et al. (2003) opinan que la eliminación de clones que poseen genes R de la población antes de la selección por resistencia

reduciría las oportunidades de selección con los más altos niveles de resistencia. Por otra parte, en un estudio de la estabilidad de la resistencia que involucraba nueve países, Forbes et al. (2005) encontraron que a pesar de la variabilidad fenotípica y genotípica de *P. infestans* utilizado se observó consistencia en la resistencia, lo que apoyaba la idea de que la resistencia de los clones no es una consecuencia de los genes R.

En cuanto a la producción de tubérculos de las plantas de la presente prueba se encontraron diferencias significativas entre las familias y entre los clones dentro de cada familia (Cuadro 3).

Las familias 392636, 391048 y 392634 estuvieron entre las más productivas conjuntamente con 393160. Así mismo, 393073 y 393465 fueron las que mostraron las más bajas producciones por planta. Ambos testigos (Caribay y Kennebec) produjeron menos tubérculos que los clones, explicado en el segundo por la alta severidad de la enfermedad. Se observó también diferencias en los niveles de variabilidad entre los clones de cada familia; 392636 y 393071, por ejemplo, mostraron las menores varianzas y sin diferencias estadísticas entre los clones (Cuadro 3).

Cuadro 3. Variabilidad entre y dentro de cada familia de papa en la producción de tubérculos por planta

Material genético	Cuadrado medio	P>F	Producción (g·planta ⁻¹)
393160	60,4	0,007	266,8 a
391048	43,3	0,003	240,0 a
392636	9,8	0,744	236,2 ab
392634	36,0	0,004	214,5 abc
392639	57,1	0,004	212,8 abc
393180	78,3	<0,001	211,8 abc
393258	35,0	<0,001	196,2 abc
393071	21,9	0,124	191,8 abcd
392629	37,1	<0,001	185,8 abcd
393194	44,5	0,017	177,0 bcd
393193	34,4	<0,001	168,6 bcd
393134	33,5	0,006	159,3 cd
393465	63,4	<0,001	158,3 d
393073	98,0	<0,001	141,2 e
Caribay ¹			130,0
Kennebec ²			49,8

¹Variedad testigo resistente; ²Variedad testigo susceptible a candelilla tardía. Promedios con igual letra son iguales significativamente según la prueba de Duncan (P≤0,05)

Prueba de campo

Durante el período del ensayo no se presentó la candelilla tardía debido a que las condiciones climáticas no favorecieron el desarrollo del patógeno. La evaluación de la producción a la cosecha mostró diferencias significativas (P≤0,05) entre los materiales genéticos (Cuadro 4).

Cuadro 4. Producción y precocidad de 28 clones de papa con resistencia a la candelilla tardía en ensayo de campo

Material genético	Producción (g·planta ⁻¹)	Días hasta maduración
Andinita ¹	1067,1 a	90-100
393180-23	979,6 a	90-100
Kennebec ²	894,3 ab	70-80
393194-1	872,1 ab	90-100
393180-39	863,9 ab	80-90
392634-21	794,2 ab	100-110
393134-10	791,1 ab	90-100
393258-44	780,4 ab	80-90
391048-54	769,7 ab	90-100
393193-16	767,2 ab	90-100
393073-15	737,4 ab	80-90
392634-8	686,9 ab	100-110
392636-9	663,3 ab	100-110
393180-32	638,9 ab	100-110
393160-11	622,2 ab	80-90
393465-38	605,6 ab	90-100
391048-55	583,8 ab	80-90
393258-18	581,7 ab	80-90
393194-27	575,3 ab	100-110
392639-41	530,6 ab	90-100
392634-5	516,1 ab	90-100
392639-17	500,0 ab	90-100
393073-29	475,0 ab	90-100
392639-1	409,7 ab	80-90
393134-24	368,0 ab	70-80
392636-4	336,2 ab	90-100
392636-50	334,2 ab	90-100
392636-42	333,3 ab	85-90
392629-1	308,8 ab	90-100
393180-40	180,6 b	80-90

¹Variedad testigo resistente; ²Variedad testigo susceptible a candelilla tardía. Promedios con igual letra son iguales significativamente según la prueba de Duncan (P≤0,05)

El clon 393180-23 mostró la mayor producción (980 g·planta⁻¹) siendo estadísticamente igual a Andinita y superior al clon 393180-40, el cual tuvo una producción de 180 g·planta⁻¹. Todos los demás clones (de distintas familias) tuvieron

una posición intermedia, con producciones que variaron de 300 a 872 g-planta⁻¹. Dos clones más de una misma familia, 393180-39 y 393180-32 tuvieron producciones intermedias. Esto demuestra la variabilidad entre los clones dentro de las familias. Igual consideración se hace con respecto a los clones 393194-1 y 393194-27, los cuales mostraron una diferencia de casi 300 g-planta⁻¹, aunque no fueron estadísticamente diferentes.

Es de destacar que tres de los cuatros clones de la familia 392636 incluidos en la prueba tuvieron producciones bajas, por el orden de los 300 g-planta⁻¹; sólo el 392636-9 duplicó esa producción. Esto concuerda con lo observado en el Cuadro 3 donde se mostró la poca variabilidad de esta familia.

A pesar de que los rendimientos son comparables a los testigos, el tiempo que tomaron los materiales para llegar a la maduración fue mayor que el de la variedad usada en la zona, Kennebec. Sin embargo, nueve de los 28 clones tuvieron un ciclo de 80 a 90 días, lo cual puede ser favorable a la hora de seleccionar por este aspecto, especialmente si se compara con Andinita, cuyo ciclo alcanzó los 100 días.

CONCLUSIONES

Se realizó una primera selección de clones dentro de 14 familias de papa de la Población B del CIP, con un alto nivel de resistencia a *Phytophthora infestans* y una producción de tubérculos por planta competitiva con las variedades locales.

AGRADECIMIENTO

Al Centro Internacional de la Papa por el suministro del material evaluado, y al Dr. Juan Landeo por sus observaciones. Al Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico de la Universidad Centroccidental "Lisandro Alvarado" por el financiamiento parcial (proyecto 009-AG-2004), y al Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas, Lara por facilitar el campo experimental Las Cuibas de Cubiro y por el apoyo del personal técnico y obrero.

LITERATURA CITADA

1. Flier, W.G., G.B. van den Bosch y L.J.

Turkensteen. 2003. Stability of partial resistance in potato cultivars exposed to aggressive strains of *Phytophthora infestans*. *Plant Pathology* 52: 326-337.

2. Forbes, G.A., M. G. Chacón, H. G. Kirk, M. Huarte, M. Van Damme, S. Distel et al. 2005. Stability of resistance to *Phytophthora infestans* in potato: an international evaluation. *Plant Pathology* 54: 364-372.

3. Fry, W.E. y S.B. Goodwin. 1995. Recent migrations of *Phytophthora infestans*. In: L.J. Dowley, E. Bannan, L.R. Cooke, T. Keane y E. O'Sullivan (eds.). *Phytophthora infestans* 150. European Association for Potato Research. Dublin. pp. 89-95.

4. Henfling, J. 1987. Tizón Tardío de la Papa: *Phytophthora infestans*. Centro Internacional de la Papa (CIP). Lima. Boletín de Información Técnica N° 4. 25 p.

5. Jansky, S.H. y D.J. Rouse. 2003. Multiple disease resistance in interspecific hybrids of potato. *Plant Disease* 87: 266-272.

6. Landeo, J.A. 2002. Durable resistance: quantitative/qualitative resistance. Global Initiative on Late Blight Conference. Late blight: Managing the Global Threat. International Potato Center. Hamburg. Abstract pp. 123-124.

7. Landeo, J., M. Gastelo, H. Pinedo y F. Flores. 1995. Breeding for horizontal resistance to late blight in potato free of R-genes. In: L.J. Dowley, E. Bannan, L.R. Cooke, T. Keane y E. O'Sullivan 150. (eds.) *Phytophthora infestans*. European Association for Potato Research. Dublin. pp. 268-274.

8. Landeo, J., M. Gastelo, G. Forbes, J.L. Zapata y F.J. Flores. 1997. Developing horizontal resistance to late blight in potato. Program Report 1995-1996. International Potato Center. Lima. pp. 122-126.

9. Landeo, J., M. Gastelo, G. Beltrán y L. Díaz. 2001. Quantitative genetic variance for horizontal resistance to late blight in potato

- breeding Population B3C1. International Potato Center. Program Report 1999-2000. Scientist and Farmers Partners in Research for the 21th Century. Lima. pp. 63-68.
10. Naerstad, R., A. Hermansen y T. Bjor. 2007. Exploiting host resistance to reduce the use of fungicides to control potato late blight. *Plant Pathology* 56: 156-166.
11. Rodríguez, D. 2001. Compatibilidad sexual, reacción a metalaxil y agresividad de aislamientos venezolanos de *Phytophthora infestans*. *Fitopatología Venezolana* 14: 13-18.
12. Shaner, G. y R.E. Finney. 1977. The effect of nitrogen fertilization on the expression of slow-mildewing resistance in Knox wheat. *Phytopathology* 67: 1051-1056.
13. Stewart, H.E., J.E. Bradshaw y B. Pande. 2003. The effect of the presence of R-genes for resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) of potato (*Solanum tuberosum*) on the underlying level of field resistance. *Plant Pathology* 52: 193-198.
14. Turkensteen, L.J. y W.G. Flier. 2002. Late blight: its global status in 2002 and beyond. Global Initiative on Late Blight Conference. Late blight: Managing the Global Threat. Hamburg. pp. 1-9.
15. Wastie, R.L. 1991. Breeding for Resistance. *In: Advances in Plant Pathology. Phytophthora infestans, the Cause of Late Blight of Potato*. D.S. Ingram y P.H. Williams (eds.). European Association for Potato Research. Dublin. pp. 193-224.