



UNIVERSIDAD  
**NACIONAL**  
DE COLOMBIA

**Análisis de QTL revela loci de resistencia  
cuantitativa a *Phytophthora infestans* y  
*Tecia solanivora* en papa tetraploide**

**Juan David Santa Sepúlveda**

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias

Bogotá, Colombia

2017



# **Análisis de QTL revela loci de resistencia cuantitativa a *Phytophthora infestans* y *Tecia solanivora* en papa tetraploide**

**Juan David Santa Sepúlveda**

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:  
**Magister en Ciencias Agrarias**

Director:

Ph.D. Carlos Hernando Galeano Mendoza

Codirectora:

Prof. Dra. Teresa Mosquera Vásquez

Línea de Investigación:

Genética y Fitomejoramiento

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias

Bogotá, Colombia

2017



*Toda la creación de Dios está esperando con impaciencia el momento en que Dios muestre al mundo quiénes son sus hijos.*

*Romanos 8:19*



## **Agradecimientos**

Mi mayor agradecimiento a Jesús, por su amor incondicional.

A mi esposa Carolina por ser mi ayuda idónea.

A mi familia por tanto sacrificio, paciencia y apoyo.

A mi director Carlos y a mi profe Teresa por creer en mí y darme la confianza para mirar cada día más alto.

A los jurados: Roxana Yockteng y Johana Carolina Soto por sus correcciones y aportes.

Al grupo de trabajo en Entomología, Fitopatología y Mejoramiento de CORPOICA, por su incansable trabajo de años en la búsqueda de resistencia cuantitativa a polilla guatemalteca y gota en La Colección Central Colombiana de Papa (CCCP).

Muchas gracias a Christine Hackett y Bram Boskamp por permitirnos el uso de la versión beta del TPM Software. Así mismo a Norma Manrique por la asesoría en el uso del software.





## Resumen

El tizón tardío o gota causado por *Phytophthora infestans* y la polilla guatemalteca *Tecia solanivora* son los principales problemas fitosanitarios en el cultivo de papa en Colombia. La papa en condición autotetraploide presenta una alta complejidad estructural en el genoma debido a su segregación tetrasómica que limita el análisis de QTL. Esta investigación tuvo como objetivo identificar QTL ligados a *T. solanivora* y *P. infestans* en la población segregante F1 “RN x 2384”. Se evaluó la severidad de *Phytophthora infestans* y la incidencia de *Tecia solanivora* en campo durante dos ciclos de cultivo. De igual forma, se determinó la severidad, incidencia y orificios de salida de la plaga en tubérculos afectados en almacenamiento. La población fue genotipada con el 12K SNP chip array y alrededor del 45% de los marcadores fueron polimórficos. Posteriormente, se construyó un mapa de ligamiento genético con una longitud de 968.4 cM con 1.287 SNP empleando el software TetraploidMap, usando como referencia el mapa físico de papa (PGSC v4.03).

En la evaluación fenotípica *Tecia solanivora* se desarrolló con mayor severidad en el año seco (2015), mientras *Phytophthora infestans* en el año húmedo (2016). El análisis de QTL reveló seis QTL relacionados a *Phytophthora infestans* en los cromosomas 1, 3, 4, 5 y 8, de los cuales dos no han sido reportados previamente. Los QTL de mayor relevancia fueron qrAUDPC-1 y qrAUDPC-3.2 que explicaron el 5.17 % y 5.55 % de la variación fenotípica, respectivamente. Para *Tecia solanivora* se mapearon 15 QTL en los cromosomas 1, 2, 3, 4, 6, 7, 9, 10 y 12. Los QTL que más explicaron la varianza fenotípica fueron qIPC-7, qIPA-2.1 y qOPA-7.1, con 11,45 %, 12,99 %, 10,37 % respectivamente.

De acuerdo con la literatura revisada, este es el primer estudio que mapea QTL para resistencia a *Tecia solanivora*, por lo tanto, estos resultados son pioneros para la elucidación de genes y regiones que pueden estar involucradas en la resistencia a estos problemas fitosanitarios. Estos resultados pueden contribuir a los programas de mejoramiento genético de papa, en especial en países en los cuales *Phytophthora infestans* y *Tecia solanivora* son limitantes en la producción.

**Palabras clave:** mapeo genético, QTL, papa, tizón tardío, polilla guatemalteca de la papa.

## Abstract

Late blight caused by *Phytophthora infestans* and Guatemalan potato tuber moth *Tecia solanivora* are the main problems in potato crop in Colombia. QTL analysis in autotetraploid potato have been limited due to ploidy and complex genomic structure. Therefore, the main goal of this research was to identify QTL for resistance to late blight and Guatemalan potato tuber moth in the F1 population "RN x 2384".

Therefore, *Phytophthora infestans* severity and *Tecia solanivora* incidence were evaluated in two crop cycles. Additionally, the severity, incidence and number of output holes in storage affected tubers was evaluated. The population was genotyped using 12K SNP chip and approximately 45% of the makers were polymorphic. A genetic linkage map with a length of 968.4 cM was constructed with 1287 SNP using TetraploidMap software, using as a reference the physical map (PGSC v4.03).

In the phenotypic evaluation, *Tecia solanivora* developed greater severity in the dry year (2015), while *Phytophthora infestans* presented higher values in the wet year (2016). The QTL analysis revealed six QTL linked to *Phytophthora infestans* on chromosomes 1, 3, 4, 5 and 8, two of them have not been previously reported. The most relevant QTL were qrAUDPC-1 y qrAUDPC-3.2 explaining 5.17 % and 5.55 % of the phenotypic variation, respectively. Fifteen QTL were identified linkage to *Tecia solanivora* and mapped on the chromosomes 1, 2, 3, 4, 6, 7, 9,10 and 12. The QTL that most explained the phenotypic variance were qIPC-7, qIPA-2.1 and qOPA-7.1 with a proportion of 11.45 %, 12.99 %, 10.37 %, respectively.

Based on the literature reviewed, this is the first study that maps QTL for resistance to *T. solanivora*. Thus, these results may contribute to potato breeding programs, especially in countries where *Phytophthora infestans* and *T. solanivora* are limitations in production.

**Keywords:** genetic linkage map, QTL, potato, late blight, guatemalan potato moth.

# Contenido

	Pág.
<b>Resumen y abstract .....</b>	<b>IX</b>
<b>Lista de figuras.....</b>	<b>XIII</b>
<b>Lista de tablas .....</b>	<b>XV</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>1</b>
<b>1. Evaluación de la resistencia a <i>Phytophthora infestans</i> y <i>Tecia solanivora</i>.....</b>	<b>7</b>
1.1 Materiales y métodos .....	7
1.1.1 Material Vegetal.....	7
1.1.2 Evaluación Fenotípica .....	7
1.2 Resultados y Discusión.....	9
1.2.1 Evaluación Fenotípica .....	9
<b>2. Mapa de ligamiento genético en papa tetraploide .....</b>	<b>177</b>
2.1 Materiales y métodos .....	17
2.1.1 Genotipado .....	17
2.1.2 Construcción del mapa de ligamiento genético.....	18
2.2 Resultados y discusión.....	18
2.2.1 Filtrado de marcadores.....	18
2.2.2 Mapa de ligamiento genético para la población RN X 2384 .....	19
<b>3. Mapeo de QTL para resistencia a <i>Phytophthora infestans</i> y <i>Tecia solanivora</i>..</b>	<b>23</b>
3.1 Materiales y métodos .....	23
3.1.1 Materiales .....	23
3.1.2 Métodos.....	23
3.1.2.1 Caracterización fenotípica .....	23
3.1.2.2 Mapeo de QTL para resistencia a <i>Phytophthora infestans</i> y <i>Tecia solanivora</i> .....	24
3.2 Resultados y discusión.....	25
3.2.1 Identificación de QTL para resistencia a <i>Phytophthora infestans</i> .....	25
3.2.2 Identificación de QTL para resistencia a <i>Tecia solanivora</i> .....	30
<b>4. Conclusiones y recomendaciones.....</b>	<b>39</b>
4.1 Conclusiones.....	39
4.2 Recomendaciones.....	39

<b>A. Anexo 1: Precipitación semanal y total en dos ciclos de cultivo en campo: 2015 Y 2016 .....</b>	<b>41</b>
<b>B. Anexo 2: Valores fenotípicos de la progenie F1 .....</b>	<b>43</b>
<b>C. Anexo 3: Analisis de varianza de variables fenotípicas evaluadas.....</b>	<b>48</b>
<b>Bibliografía .....</b>	<b>479</b>

## Lista de figuras

	Pág.
<p><b>Figura 1-1.</b> Histograma de severidad de <i>P. infestans</i>. En el eje X se presenta el área bajo la curva relativa de progreso de la enfermedad (rAUDPC) y en el eje Y el número de genotipos encontrados. Se muestra el número de genotipos por clase en dos años de evaluación visual en campo: 2015 y 2016 en Mosquera, Cundinamarca, Colombia. Las barras negras indican el número de genotipos en 2015 y las barras grises indican el número de genotipos en 2016, las líneas indican la tendencia de media móvil para cada año. El triángulo oscuro indica el valor fenotípico de Roja Nariño y el claro de BGVCOL 15062384</p>	11
<p><b>Figura 1-2.</b> Población semanal de capturas de machos adultos de <i>Tecia solanivora</i>. La evaluación se realizó con trampas de feromona sexual durante dos ciclos de cultivo en años consecutivos: 2015 (línea continua) y 2016 (línea punteada).</p>	12
<p><b>Figura 1-3.</b> Histograma de porcentaje de incidencia de <i>Tecia solanivora</i> en condiciones experimentales de campo durante dos años consecutivos. Las barras negras indican las frecuencias para 2015 y las barras grises indican las frecuencias para 2016. El triángulo negro indica el valor fenotípico de Roja Nariño y el gris de BGVCOL 15062384</p>	12
<p><b>Figura 1-4.</b> Histograma de porcentaje de incidencia y severidad de <i>Tecia solanivora</i> en almacenamiento (IPA y SPA). Las barras grises oscuras indican las frecuencias para severidad de polilla en almacenamiento(SPA) y las barras grises claras indican las frecuencias para incidencia de polilla en almacenamiento (IPA), la línea punteada larga y oscura indica la tendencia de media móvil para SPA, mientras la línea punteada corta</p>	

indica la tendencia de media móvil para IPA. El triángulo negro indica el valor fenotípico de Roja Nariño y el gris de BGVCOL 15062384

14

**Figura 1-5.** Histograma de número de orificios de *Tecia solanivora* por tubérculo en condiciones de almacenamiento (OPA). Se realizó la evaluación en condiciones controladas en almacenamiento en el año 2017 mediante liberación de adultos en jaula entomológica. En el eje X se presenta el número de orificios encontrado en cada tubérculo, mientras en el eje Y el número de genotipos. Las barras indican el número de genotipos encontrados en cada nivel de OPA. La línea indica la tendencia de media móvil. El triángulo oscuro indica el valor fenotípico de Roja Nariño y el claro de BGVCOL 15062384

15

**Figura 2-1.** Mapa genético construido con la población RN x 2384 Se presentaron 12 grupos de ligamiento en los cuales se mapearon 1287 marcadores SNP. Las líneas negras representan los marcadores mapeados. La distancia genética aparece en la barra izquierda y está expresada en centi-Morgans. La longitud del mapa total fue de 968,4 cM.

20

**Figura 3-1.** Análisis QTL del cromosoma 2. QTL ligado con resistencia a *Tecia solanivora*. Se observa en el eje X la posición en cM y en el eje Y el LOD score calculado en cada posición de cada marcador. Las líneas punteadas indican el umbral calculado a 90% y 95% de confiabilidad. El pico en la posición 51 cM indica el QTL: qIPA-2.1, con un LOD score de 4,49 y con un umbral al 90% de 2,99

34

**Figura 3-2.** Ubicación de QTL ligados a *Tecia solanivora* y *Phytophthora infestans* encontrados en papa tetraploide. En el eje Y se observa la posición de cada QTL y su marcador en centimorgans. Las barras negras indican la ubicación de QTL ligados a *T. solanivora*, mientras las barras blancas a *P. infestans*.

37

## Lista de tablas

	Pág.
<p><b>Tabla 1-1.</b> Evaluación de la resistencia a <i>Phytophthora infestans</i> y <i>Tecia Solanivora</i> en la población RN x 2384 de papas tetraploides.. Los valores se presentan en cuanto a valores de severidad media, desviación estándar (Desv.), valores máximos (Max) y mínimos (Min) del área bajo la curva relativa de progreso de la enfermedad (rAUDPC) de <i>P. infestans</i>; incidencia en campo de <i>T. solanivora</i> (IPC), incidencia en almacenamiento de <i>T. solanivora</i> (IPA), severidad en almacenamiento de <i>T. solanivora</i> y número de orificios de salida en almacenamiento de <i>T. solanivora</i>.</p>	10
<p><b>Tabla 2-1.</b> Resumen del mapa genético construido con la población segregante de papa RN x 2384. Se muestra el número de marcadores mapeados por grupo de ligamiento, la longitud del mapa en cada grupo de ligamiento y el total, el promedio de la distancia entre marcadores (densidad de intervalo) y el mayor intervalo por grupo de ligamiento</p>	21
<p><b>Tabla 3-1</b> QTL encontrados para <i>Phytophthora infestans</i> en la población RN X 2384. Se detalla el nombre del QTL, su cromosoma (Crom.), el año de evaluación (Año), el nombre del marcador, su ubicación en cM, su ubicación en el mapa físico (Mb) según el PGSC v4.03, LOD score, LOD score a un umbral calculado al 90% con 1000 permutaciones, % varianza explicada (R<sup>2</sup>) y la función del gen</p>	29
<p><b>Tabla 3-2.</b> QTL encontrados para <i>Tecia solanivora</i> en la población RN X 2384. Se detalla el nombre del QTL, su cromosoma (Crom.), el año de evaluación (Año), el nombre del marcador, su ubicación en cM, su ubicación en el mapa físico (Mb) según el PGSC v4.03, LOD score, LOD score a un umbral calculado al 90% con 1000 permutaciones, % varianza explicada (R<sup>2</sup>) y la función del gen</p>	36





# Introducción

La papa (*Solanum tuberosum* L.) es el tercer alimento más consumido en el mundo después del arroz, y el trigo (FAOSTAT, 2017). En Colombia, hay sembradas 149.744 hectáreas de papa para una producción de 3.034.031 toneladas al año y un rendimiento promedio de 20.26 ton/ha (CNA, 2016).

Los dos problemas fitosanitarios de mayor importancia en este cultivo son la gota o tizón tardío de la papa causada por el Oomycete: *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary de dispersión mundial (Mosquera *et al.*, 2013) y una alta variabilidad genética (Raigosa *et al.*, 2009) y la polilla guatemalteca de la papa: *Tecia solanivora* (Lepidoptera: Gelechiidae) que está dispersada en América desde México hasta Ecuador y en Islas Canarias, España (Villanueva y Saldamando, 2013). La plaga se dispersó desde Venezuela en 1985, pasando por Colombia en 1991 hasta Ecuador en 1996 (Espinel-Correal *et al.*, 2012), siendo muy difícil de controlar por el corto tiempo de exposición de las larvas al ambiente, pasando el mayor tiempo de su ciclo biológico dentro del tubérculo, protegidas del ambiente y de agentes potenciales de control, como insecticidas, enemigos naturales o microorganismos entomopatógenos (Soriano, 2000). Ambos problemas fitosanitarios pueden causar hasta el 100% de pérdidas en campo y en almacenamiento (INIAP and PNRT 1997; FEDEPAPA 1998; Fry *et al.*, 2015).

Los cultivares existentes en Colombia no poseen conjuntamente resistencia a estos dos problemas fitosanitarios y el control se realiza de manera química causando un impacto negativo en el ambiente y al consumidor (García *et al.*, 2008; Macleod, 2005; Benavides, 2000), por lo que la resistencia genética a estos problemas sanitarios es una alternativa eficaz de manejo integrado.

Se considera una importante fuente de genes de resistencia a factores bióticos y abióticos el grupo Andigenum (adg) de papa (Rodríguez, 2010), que comprende genotipos diploides, triploides y tetraploides provenientes de las regiones alto-andinas

(Spooner *et al.*, 2016), con una amplia base genética que permite inducir heterosis positiva en la mejora genética de la especie (Sukhotu y Hosaka, 2006). Específicamente, los materiales autotetraploides, presentan herencia tetrasómica ( $2n=4x=48$ ), alta heterocigocidad ( $>0.8$ ), autoincompatibilidad (Gebhardt, 2016) y con una alta diversidad genética (Berdugo *et al.*, 2017). Estas características generan una complejidad estructural en el genoma que limita el análisis de loci de rasgos cuantitativos (QTL) (Luo *et al.*, 2000; Hackett *et al.*, 1998) y el potencial uso de la selección asistida por marcadores moleculares (Massa *et al.*, 2015). Del mismo modo, La Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (CORPOICA) conserva en campo la Colección Central Colombiana de Papa (CCCP), que contiene 675 accesiones tetraploides del grupo *Andigenum*, dividida en cinco subpoblaciones y es considerada una de las colecciones de papa más diversas del mundo, después de la colección del CIP, además de tener la ventaja estar totalmente genotipada mediante un 8K SNP array (Berdugo-Cely *et al.*, 2017).

Para identificar las regiones del genoma y/o genes involucrados en un rasgo de interés agronómico, se han desarrollado mapas genéticos de ligamiento en múltiples especies, construidos con poblaciones biparentales. Según Bradeen y Kole (2016) los primeros mapas genéticos en papa para búsqueda de QTL a *P. infestans* se basaron en marcadores moleculares tipo *Polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción* (RFLP) (Bonierbale *et al.*, 1988; Gebhardt, 1991, Brouwer *et al.*, 2004), y *Polimorfismos en la longitud de fragmentos amplificados* (AFLPs) (Meyer *et al.*, 1998). Por su parte, Mosquera *et al.* (2013) resume los cerca de 50 diferentes QTL a lo largo del genoma de la papa, reportados en diferentes estudios, e implicados de una u otra forma en la resistencia genética a gota. Finalmente, Ramakrishnan *et al.* (2015) compila la gran mayoría de la información generada en mejoramiento molecular en papa y reporta 24 marcadores ligados a los diferentes genes mayores de resistencia, identificados principalmente en poblaciones diploides. Por ejemplo, los once genes *R* introgresados de *Solanum demissum*, *CosA*, *R11300*, *GP94*, *Rpi-phu1*, *BA47f2*, *R11800*, *45/X1* entre otros; donde la mayoría de estos expresan dominios ricos en Leucina (LRR) y sitios con nucleótidos ligados (NB) que conducen a la muerte celular programada a través de la respuesta hipersensible (HR) (Jupe *et al.*, 2012). Especialmente los marcadores encontrados en el *hot spot* del cromosoma 4, han sido usados en Selección Asistida por Marcadores Moleculares (MAS). Sin embargo, este tipo de resistencia monogénica es

poco durable por la aparición de nuevas razas del patógeno (Tan *et al.*, 2008). Por otro lado, la resistencia cuantitativa a plagas y enfermedades es controlada por múltiples genes o QTL. Específicamente para gota en papa, el mapeo de poblaciones segregantes biparentales ha permitido identificar QTL relacionados con la resistencia cuantitativa a lo largo del genoma de la papa (Mosquera *et al.*, 2015; Simko, 2002). Por tanto, se han desarrollado alrededor de 29 mapas genéticos identificando más de 211 QTL ligados a *P. infestans*, que explicaron entre el 4% al 63% de la varianza fenotípica (Danan *et al.*, 2011). Adicionalmente, se han encontrado algunos QTL para resistencia a gota, altamente asociados con madurez fisiológica tardía (Kloosterman *et al.*, 2013).

En poblaciones autotetraploides el uso de marcadores tipo *Polimorfismo de nucleótido único* (SNP) ha facilitado el análisis de la herencia tetrasómica en autotetraploides, donde se esperan cinco tipos diferentes de dosis alélica desde nulliplex (AAAA) a cuádruplex (BBBB) y 13 tipos de segregación esperada (Hackett *et al.*, 2013; Hackett *et al.*, 2014). Los avances en plataformas de genotipificación como el Infinium Potato Array (Hamilton *et al.*, 2011; Vos *et al.*, 2015) y la obtención del genoma de referencia de papa del SolCAP (Sharma *et al.* 2013) han permitido el mapeo genético de alta densidad de genotipos tetraploides y han facilitado el análisis de QTL en diversos rasgos de interés agronómico en poblaciones biparentales (Douches *et al.*, 2014; Felcher *et al.*, 2012; Bryan, 2011; Barone, 2004) como la resistencia a *P. infestans* (Massa *et al.*, 2015; Mosquera *et al.*, 2016). Además, el desarrollo de software y diversos modelos estadísticos han permitido incorporar información de dosis alélica, incrementado la probabilidad de detectar frecuencias de recombinación entre loci para mapear QTL en especies autoploiploides (Hackett *et al.*, 2017; Preedy y Hackett, 2016; Bourke *et al.*, 2015; Xu *et al.*, 2014; Hackett *et al.*, 2014; Hackett *et al.*, 2013; Voorrips *et al.*, 2011).

Debido a las limitaciones que tiene la selección asistida por marcadores para características complejas y de importancia agronómica (rendimiento, la tolerancia a estreses abióticos y la resistencia poligénica a plagas y enfermedades), recientemente el fitomejoramiento ha incluido estrategias de predicción comúnmente usadas en la genética animal. Específicamente, la selección genómica busca incrementar la ganancia genética prediciendo rasgos cuantitativos de baja heredabilidad para la selección de genotipos superiores. Los modelos utilizados en selección genómica se basan en la estimación de los efectos de los marcadores en una población de referencia o de

entrenamiento (TP) que ha sido fenotipada y genotipada; para predecir el valor genético (GEBVs) de la población de mejoramiento (BP) con solo la información genotípica (Bhat *et al.*, 2016). Algunos ejemplos de especies donde se ha utilizado exitosamente la selección genómica ha sido maíz (Shikha *et al.*, 2017), cebada (Thorwarth *et al.*, 2017) y trigo (Guzmán *et al.*, 2014). En el caso de papa autotetraploide se han realizado simulaciones (Slater *et al.*, 2016) y estudios de selección genómica en calidad de fritura con el uso de GBS y análisis de asociación (Sverrisdóttir *et al.*, 2016), mientras en otras especies se ha usado genotipado mediante SNP arrays para realizar selección genómica en rasgos complejos (Muranty *et al.*, 2015).

A pesar de los avances en el conocimiento de la genética y genómica de la papa diploide, que ha permitido la hibridación y la generación de variedades clonales (Watanabe, 2015), donde se han avanzado en la piramidización de genes/QTL para desarrollar poblaciones diploides resistentes a *P. infestans* (Rietman *et al.*, 2012), la investigación en la genética de la papa en el estado tetraploide y específicamente en la resistencia a *T. solanivora* ha sido escasa. Se conoce que la resistencia genética poligénica a *T. solanivora* pretende manipular algunos factores de mortalidad en la plaga usando materiales genéticos que tengan mecanismos de antibiosis y/o antixenosis, para hacer una resistencia duradera en campo, reduciendo la tasa de crecimiento del insecto (Torres, 1998). Esta resistencia está fundamentada en la señalización de moléculas asociadas a rutas metabólicas de defensa basal de la planta como metabolitos primarios (ácido cítrico, cisteína y aminoácidos aromáticos) y secundarios como el ácido jasmónico, ácido salicílico, ácido abscísico, etileno, citoquininas y glicoalcaloides (Poveda *et al.*, 2012; Erb *et al.*, 2009; Strauss *et al.*, 2003; Fowden y Jennings, 1984).

Algunos esfuerzos se han dirigido al desarrollo de líneas transgénicas transformadas con el gen *cry1Ac* de *Bacillus thuringiensis* (Villanueva *et al.*, 2014; Torres *et al.*, 2012; Valderrama *et al.*, 2007) y al estudio de la biología de la plaga en ensayos entomológicos (Bejarano *et al.*, 1997; Cadena *et al.*, 2005). Cely *et al.*, (Datos no publicados) han adelantado trabajos en búsqueda de fuentes de resistencia a *T. solanivora* en la CCCP del grupo Andigenum, y seleccionaron como parentales cinco genotipos con posible resistencia parcial en ensayos controlados, los cuales se cruzaron con cultivares comerciales y se generaron 34 familias de medios hermanos F1, para la evaluación de

los mecanismos de resistencia a la plaga (antibiosis y antixenosis), una de estas familias es la población segregante biparental “RN x 2384”, la cual tiene el parental Roja Nariño (RN), el cual es un cultivar comercial con resistencia cuantitativa a *P. infestans*, y susceptible a *T. solanivora* (Ñustez, 2011), mientras BGVCOL 15062384 es una variedad nativa Andígena perteneciente a la CCCP seleccionada por presentar posibles características de resistencia a *T. solanivora* en condiciones controladas, y susceptible a *P. infestans* (Cely *et al.*, Datos no publicados). Por tanto, esta investigación usó la metodología de mapeo por ligamiento, teniendo como objetivo identificar QTL ligados a *T. solanivora* y *P. infestans* para lo cual se construyó inicialmente un mapa de ligamiento de la población segregante biparental (BP) “RN x 2384”. Adicionalmente, se realizó la evaluación fenotípica para ambos rasgos y posteriormente se realizó el mapeo de QTL, para una posible aplicación de la información de la BP, e históricos de la TP (CCCP) en un proceso de selección genómica de genotipos superiores con características de resistencia conjunta a *T. solanivora* y *P. infestans*.



# 1. Evaluación de la resistencia a *Phytophthora infestans* y *Tecia solanivora*

## 1.1 Materiales y métodos

### 1.1.1 Material Vegetal

Se empleó la familia F1, proveniente del cruzamiento del cultivar Roja Nariño (RN) por la variedad nativa BGVCOL 15062384, (RN×2384). Esta población está constituida por 94 genotipos. Roja Nariño es un cultivar comercial con resistencia cuantitativa a *P. infestans*, y susceptible a *T. solanivora* (Ñustez, 2011), mientras BGVCOL 15062384 es una variedad nativa Andígena perteneciente a la CCCP seleccionada por presentar posibles características de resistencia a *T. solanivora* en condiciones controladas, y susceptible a *P. infestans* (Cely *et al.*, Datos no publicados).

### 1.1.2 Evaluación Fenotípica

Se evaluaron 94 genotipos de la población (RN×2384) y sus parentales, en dos ciclos de cultivo durante los años 2015 y 2016 en el Centro de Investigación Tibaitatá CORPOICA, (Mosquera, Cundinamarca), ubicado a 4° 42' N y 74° 12' W, altura de 2.550 msnm, temperatura promedio de 12,55°C (CAR, 2008), la precipitación acumulada para el ciclo en campo de 24 semanas de 2015 fue de 178 mm y para 2016, de 425 mm (Anexo 1).

Para los ensayos de campo la unidad experimental de cada genotipo estuvo constituida por 12 plantas por unidad experimental sembradas a una distancia entre plantas de 0,40 m y 1 m entre surcos, donde se evaluó la severidad de *P. infestans* (inoculo natural) y la incidencia de *T. solanivora* (infestación natural).

El ensayo de 2015 se sembró en julio y se desarrolló bajo un diseño de bloques aumentados, con seis clones testigos (Diacol Capiro, Arbolona Rosada, Argentina, Colombiana, CORPOICA Mary y Perla Negra) para el cálculo de la varianza fenotípica en seis bloques, debido a la baja disponibilidad de semilla. Para el ensayo de 2016, se sembró en junio y se empleó un diseño de bloques completos no generalizados al azar con tres repeticiones. Se aplicaron fungicidas e insecticidas hasta 20 días después de emergencia (dde), luego de este periodo se suspendieron las aplicaciones.

### 1.1.2.1 Evaluación de la resistencia a *Phytophthora infestans*

Para la evaluación de la severidad de *P. infestans* en campo se realizaron cinco evaluaciones cada 15 días para evaluar el avance de la enfermedad desde 30 días después de la emergencia (dde). Esto se estableció con base al desarrollo de la enfermedad. Se estimó visualmente el porcentaje del área foliar infectada por la enfermedad con respecto al total de la parte aérea de la planta en cuatro plantas por unidad experimental de manera independiente, es decir sin tener conocimiento del valor dado en la lectura previa (Forbes *et al.*, 2014). Los porcentajes del área foliar enferma promedio se usaron para calcular el área bajo la curva de progreso de la enfermedad (AUDPC) (Ver ecuación (1.1):

$$AUDPC = \sum_{i=1}^n \left( \frac{X_{i+1} + X_i}{2} \right) (t_{i+1} - t_i) \quad \text{Ecuación 1.1}$$

Donde,  $X_i$  es el porcentaje de tejido afectado en la observación  $i$ ;  $t_i$  es el tiempo en días en la observación e  $i$  es el número de observaciones. Posteriormente, se calculó el área bajo la curva relativa de progreso de la enfermedad (rAUDPC) en los dos años de evaluación, este dato permite estandarizar el dato respecto a otros estudios en otras condiciones climáticas (Fry, 1978).

### 1.1.2.2 Evaluación de la resistencia a *Tecia solanivora*

La densidad de la población de adultos de *T. solanivora* se evaluó semanalmente en campo mediante una trampa de feromona sexual (Bosa *et al.*, 2005). Se evaluó la



incidencia del daño de la plaga en cosecha (IPC), examinando cada tubérculo, y determinando si existían o no galerías causadas por *T. solanivora*, la incidencia se cuantificó en laboratorio dividiendo el número de tubérculos con daño sobre el número total de tubérculos por genotipo.

Así mismo, se evaluó en condiciones de almacenamiento ( $15 \pm 5^\circ\text{C}$ ,  $74 \pm 20\%$  humedad relativa, HR), la incidencia en almacenamiento (IPA), la severidad de polilla (SPA) y el número de orificios de salida de larvas de polilla (OPA) en jaulas entomológicas de 6,25 m<sup>2</sup>, en un diseño en bloques completos no generalizados al azar, con tres repeticiones. La unidad experimental estuvo constituida por 60 tubérculos por genotipo. Mediante infestaciones artificiales se liberaron 50 parejas de adultos de polilla guatemalteca por semana y por bloque durante cinco semanas. Cuatro semanas después de la última infestación se evaluó la IPA como el porcentaje de tubérculos afectados con respecto al total, y la SPA de acuerdo con la escala de daño empleada por Arias *et al.* (1997); para esto se cortó el tubérculo afectado en cuartos y se evaluó visualmente cada cuarto. Además, se evaluó el desarrollo biológico de la plaga mediante la evaluación de OPA en cada tubérculo afectado por la plaga. Los datos fenotípicos fueron analizados estadísticamente con el software R Versión 3.4.1 (Development Core Team, 2016), las medias de cada variable fueron ajustada según diferencias entre bloques.

## 1.2 Resultados y Discusión

### 1.2.1 Evaluación Fenotípica

Los resultados de la evaluación en campo estuvieron directamente relacionados con el régimen de lluvias. Por tanto, la severidad de *P. infestans* presentó valores hasta de 0,72 con un promedio de 0,43 en el año 2016, debido a precipitaciones de 425 mm ocurridas en la etapa de floración. En contraste, con el año 2015, solo se alcanzaron valores de severidad de 0,26 con un promedio de 0,16 debido a la baja precipitación (178 mm) (Tabla 1-1; Anexo 2).

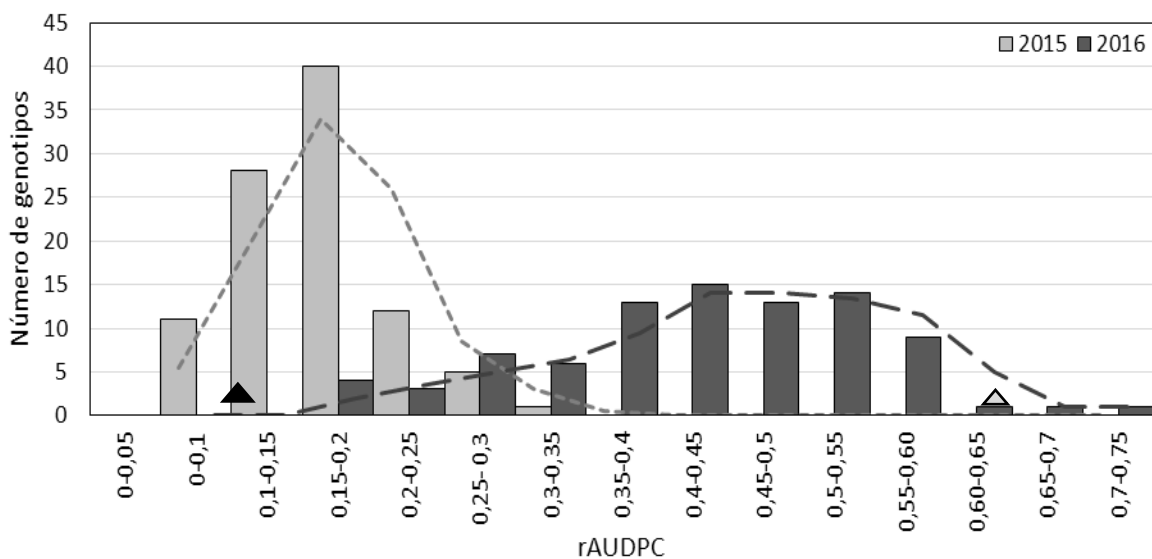
**Tabla 1-1.** Evaluación de la resistencia a *Phytophthora infestans* y *Tecia Solanivora* en la población RN x 2384 de papas tetraploides.

Variables	Parentales			Progenie F1			
	Año	Roja Nariño	BGVCOL 15062384	Media	Desv.	Mín.	Máx.
rAUDPC	2015	-	-	0.16	0.04	0.08	0.26
rAUDPC	2016	0.11	0.60	0.43	0.12	0.16	0.72
IPC	2015	-	-	27.38	17.03	0.70	73.20
IPC	2016	20.98	2.41	5.07	4.88	0.00	33.33
IPA	2017	34.54	15.78	29.93	13.88	5.07	66.72
SPA	2017	52.08	24.71	51.58	5.07	24.38	81.84
OPA	2017	2.0	0.97	1.92	66.72	0.89	4.64

Los valores se presentan en cuanto a valores de severidad media, desviación estándar (Desv.), valores máximos (Max) y mínimos (Min) del área bajo la curva relativa de progreso de la enfermedad (rAUDPC) de *P. infestans*; incidencia en campo de *T. solanivora* (IPC), incidencia en almacenamiento de *T. solanivora* (IPA), severidad en almacenamiento de *T. solanivora* y número de orificios de salida en almacenamiento de *T. solanivora*.

A pesar de efectos climáticos diferentes en cada año (Figura 1-1), se presentó distribución normal de la progenie para los rasgos rAUDPC en 2016, IPC en 2015, IPA y SPA mostrando efectos poligénicos relacionados con la resistencia a gota (Anexo 3), esto puede notarse en la dispersión de los datos, donde los genotipos recesivos puros, que en general estarán en sobredominancia por la característica heterocigota de los parentales y estarán en una muy baja frecuencia, esperando encontrarlos en los extremos de la curva de distribución de la segregación del carácter (Estrada, 2000). Específicamente, en el año 2016 no se presentó segregación transgresiva negativa al no encontrar progenies con menor grado de severidad que el parental resistente, pero se encontró segregación transgresiva positiva al encontrar un total de cuatro genotipos con valores de susceptibilidad mayores al parental susceptible (BGVCOL 15062384). Estos resultados contrastan con los encontrados por Costanzo *et al.* (2004), quienes evaluaron una población biparental diploide de *S. phureja* x *S. stenotomum* con 230 individuos F1, y encontraron 13 genotipos con un menor AUDPC que el parental BD172-1 (*S. stenotomum*) que aportó la resistencia a *P. infestans* debido posiblemente a que se presentó una interacción aditiva entre los alelos que permitió la heterosis, la cual permite tener sobredominancia, situación en la cual los valores fenotípicos de algunos individuos híbridos de la progenie pueden superar al valor de alguno de los parentales, tanto del resistente como del susceptible (Crow, 2001).

En 2016 se presentó una alta precipitación en el ciclo de cultivo (Anexo 1), esta característica generó alta humedad relativa, la cual jugó un importante papel en el desarrollo de una epidemia de *P. infestans* en campo, debido a que los esporangios son formados a una humedad del 90% al 100%, siendo favorecida la esporulación en la noche e inhibida en las horas del día debido al agua libre en la superficie foliar que permite la producción, liberación y dispersión de zoosporas (Fry *et al.*, 2015), mientras la dispersión de los esporangios depende de la velocidad del viento (Arora *et al.*, 2014).

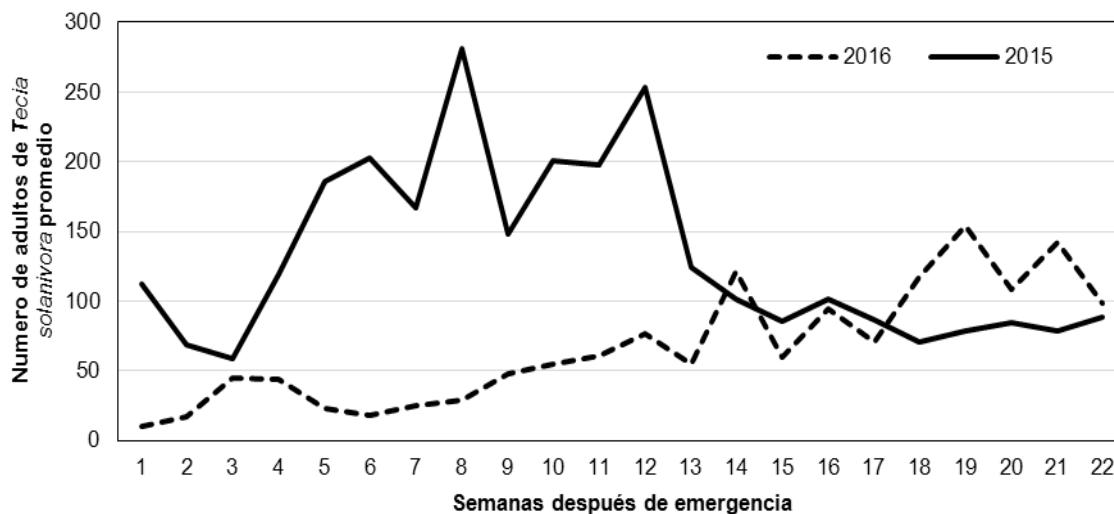


**Figura 1-1.** Histograma de severidad de *Phytophthora infestans*. En el eje X se presenta el área bajo la curva relativa de progreso de la enfermedad (rAUDPC) y en el eje Y el número de genotipos encontrados. Se muestra el número de genotipos por clase en dos años de evaluación visual en campo: 2015 y 2016. Las barras negras indican el número de genotipos en 2015 y las barras grises indican el número de genotipos en 2016, las líneas indican la tendencia de media móvil para cada año. El triángulo oscuro indica el valor fenotípico de Roja Nariño y el claro de BGVCOL 15062384.

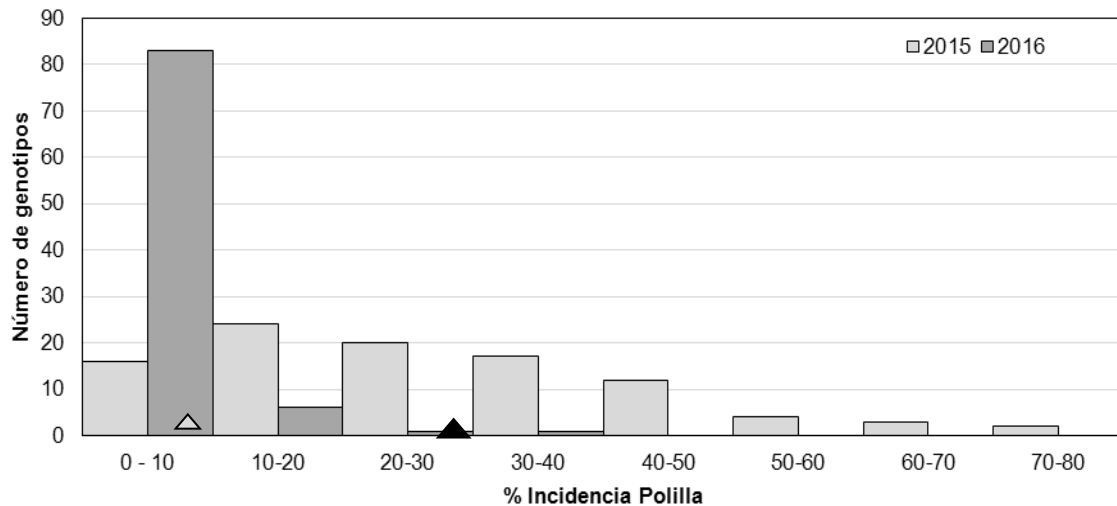
La incidencia de *T. solanivora* se comportó de manera diferencial entre los años de evaluación, alcanzando una incidencia en campo de 73% en 2015 debido a la baja precipitación (Anexo 1) en los meses donde la planta estaba en final de floración y senescencia permitiendo a la plaga desarrollarse óptimamente según las capturas obtenidas en la trampa de feromona sexual (Figura 1-2); en contraste, en 2016 la progenie tuvo una media de incidencia de 5,07% (Figura 1-3). El parental susceptible Roja Nariño presentó 20,98 % de incidencia y su parental con características de resistencia BGVCOL 15062384 presentó 2,41% (Tabla 1-1). La distribución de la

población en el año de mayor daño del insecto (2015) tuvo una tendencia sesgada y unimodal, indicando que probablemente pocos genes de efecto mayor están relacionados con la resistencia al insecto plaga (Figura 1-3) (Broman y Sen, 2009). El desarrollo de *T. solanivora* se favorece en periodos de baja precipitación y es afectado por la temperatura y la humedad relativa, observándose una relación inversa entre la duración del desarrollo y la temperatura (Villanueva y Saldamando, 2013).

Específicamente, en el año 2016 se presentó segregación transgresiva negativa. Se presentaron 20 progenies con menor grado de severidad que el parental resistente, y además se encontró segregación transgresiva positiva al encontrar dos genotipos con valores mayores al parental susceptible, posiblemente por sobredominancia en algunos loci.



**Figura 1-2.** Población semanal de capturas de machos adultos de *Tecia solanivora*. La evaluación se realizó con trampas de feromona sexual durante dos ciclos de cultivo en años consecutivos: 2015 (línea continua) y 2016 (línea punteada).

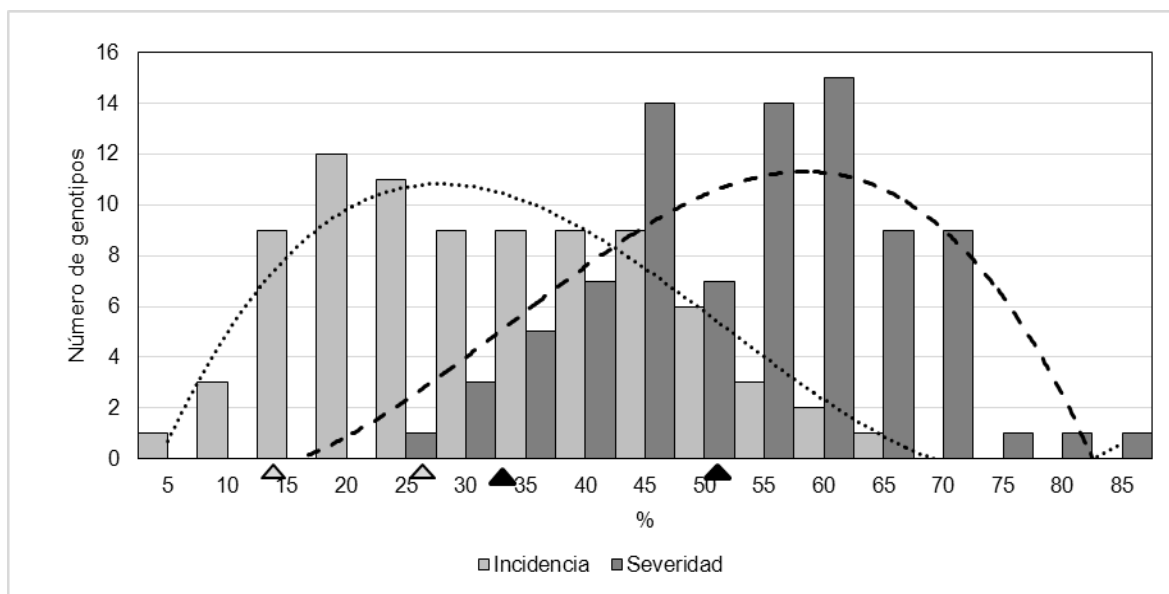


**Figura 1-3.** Histograma de porcentaje de incidencia de *Tecia solanivora* en condiciones experimentales de campo durante dos años consecutivos. Las barras negras indican las frecuencias para 2015 y las barras grises indican las frecuencias para 2016. El triángulo negro indica el valor fenotípico de Roja Nariño y el gris de BGVCOL 15062384.

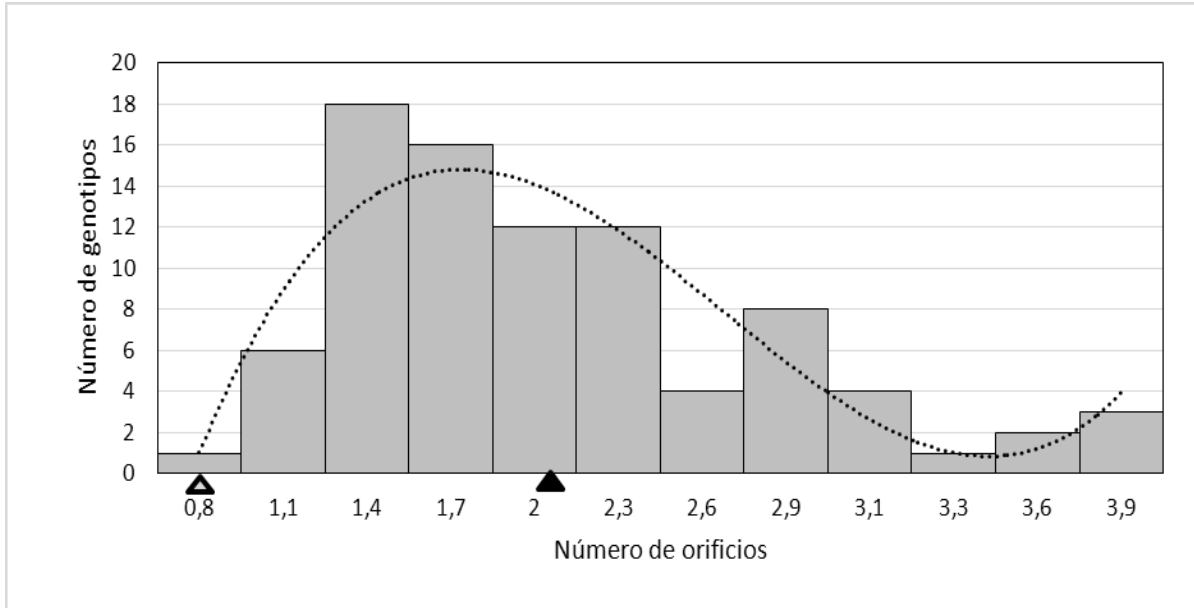
Para la evaluación en condiciones de almacenamiento se encontró que la incidencia, severidad y número de orificios de salida por tubérculo afectado de la progenie tuvo una distribución normal (Figura 1-4 y 1-5), se encontraron genotipos transgresivos tanto para resistencia como para susceptibilidad, y se corroboró lo encontrado en los resultados de campo. Se evidenció en el parental BGVCOL 15062384 una incidencia de la plaga de 15,78 % en almacenamiento, una severidad de 24,71% y 0,97 orificios por tubérculo afectado, valores menores al parental Roja Nariño con una incidencia de la plaga de 34,54 % en almacenamiento, una severidad de 52,08% y 1,6 orificios por tubérculo afectado.

En la progenie se encontraron valores medios de incidencia de la plaga de 29,93% en almacenamiento, una severidad de 51,58% y 1,92 orificios por tubérculo afectado (Tabla 1-1) estos resultados son similares a los encontrados por Cadena *et al.* (2005), donde encontraron una severidad promedio de 45,1% por el mismo método de evaluación en cuartos de tubérculo de Arias *et al.* (1997) y un rango de severidad de 3% al 90%, y un umbral de selección de 25% de severidad.

En contraste a la herencia poligénica reportada en este estudio, Ortiz *et al.* (1990) reportaron una herencia simple derivada del parental *S. sparsipilum* para la resistencia a la polilla del tubérculo de la papa (*Phthorimaea operculella*) cuando evaluaron 62 familias de hermanos completos. Esta diferencia es importante debido a las estrategias de mejoramiento (tamaño de población, presión de selección y ciclos de selección) que se deben emplear en ambos casos, siendo más complicado en términos de avance genético el rasgo poligénico (Falconer y Mackay,1996).



**Figura 1-4.** Histograma de porcentaje de incidencia y severidad de *Tecia solanivora* en almacenamiento (IPA y SPA). Las barras grises oscuras indican las frecuencias para severidad de polilla en almacenamiento(SPA) y las barras grises claras indican las frecuencias para incidencia de polilla en almacenamiento (IPA), la línea punteada larga y oscura indica la tendencia de media móvil para SPA, mientras la línea punteada corta indica la tendencia de media móvil para IPA. El triángulo negro indica el valor fenotípico de Roja Nariño y el gris de BGVCOL 15062384.



**Figura 1-5.** Histograma de número de orificios de *Tecia solanivora* por tubérculo en condiciones de almacenamiento (OPA). Se realizó la evaluación en condiciones controladas en almacenamiento en el año 2017 mediante infestación artificial con adultos del insecto plaga jaulas entomológicas. En el eje X se presenta el número de orificios encontrado en cada tubérculo, mientras en el eje Y el número de genotipos. Las barras indican el número de genotipos encontrados en cada nivel de OPA. La línea indica la tendencia de media móvil. El triángulo oscuro indica el valor fenotípico de Roja Nariño y el claro de BGVCOL 15062384.





## 2. Mapa de ligamiento genético en papa tetraploide

### 2.1 Materiales y métodos

#### 2.1.1 Genotipado

Para la extracción de ADN se tomaron muestras foliares jóvenes de ocho semanas después de emergencia de las plantas, ubicadas cerca de las yemas apicales. La extracción de ADN se realizó con el Kit *DNeasy Plant Mini* de QIAGEN (Qiagen, Germantown, MD), con base en las recomendaciones del fabricante más un lavado adicional con etanol al 70% previo a la elución. Las muestras se maceraron en el equipo *Geno/Grinder* (SPEX CertiPrep, NJ) y se conservaron dos alícuotas por cada genotipo en tubo eppendorf. Luego, se cuantificó el ADN por espectrofotometría en el equipo *Nanodrop* (Nanodrop Technologies, Montchanin, DE) y se visualizó el ADN en cámara de electroforesis horizontal y gel de agarosa al 1%, usando el equipo *Biorad* (Bio-Rad Laboratories, Hercules, CA), y su software *Image Lab*. Las muestras se llevaron a una concentración final de 50 ng/μL.

El genotipado se realizó través de la plataforma *Infinium* (Illumina ®), para esto se usó el *SolCAP potato 12808 SNP genotyping array* (GeneSeek, San Diego, CA), el cual fue leído en el sistema Illumina HiScan SQ (Illumina, San Diego, CA). Los datos obtenidos a partir del proceso de genotipado se analizaron usando el software *GenomeStudioPolyploid cluster* versión 1.0 (Illumina, San Diego, CA). En cada muestra se transformaron las intensidades de fluorescencia de los alelos de cada SNP en genotipos.

Posteriormente, se generaron *clusters file* para la población, asignando a las tetraploides cinco posibles genotipos (AAAA, AAAB, AABB, ABBB, BBBB) mediante el paquete

*fitTetra* del software R (Voorrips *et al.*, 2011). Los SNP monomórficos y datos atípicos fueron filtrados según metodología de Hackett *et al.* (2013). Adicionalmente, los marcadores con datos de valor theta perdidos fueron removidos.

### **2.1.2 Construcción del mapa de ligamiento genético**

Para la construcción del mapa de ligamiento se usó el software TetraploidSNPMap sección SNP (TPM, BioSS) (Hackett *et al.*, 2017). Se aplicó el test  $\chi^2$  de segregación distorsionada y se determinaron los SNP como distorsionados si el valor  $P$  de significancia en la prueba chi-cuadrado era menor a 0,001 para SNP simplex y 0,01 para SNP dúplex y demás tipos de segregación. Se mapearon los SNP en los grupos de ligamiento mediante un análisis de cluster (Müllner, 2013) y se reordenó según el cromosoma en el mapa físico (PGSC v4.03) (Sharma *et al.*, 2013). Se estimó la fase de ligamiento de cada marcador y se realizó un análisis entre pares de marcadores (TPA).

Se realizó un análisis de escalamiento multidimensional (MDS) siguiendo la metodología de Preedy y Hackett (2016) y se eliminaron los marcadores que estuvieron por fuera de la curva calculada. Se calculó el mejor orden de los marcadores dentro del grupo de ligamiento. Se calcularon las frecuencias de recombinación (FR) y se mapearon con una  $FR < 0,5$ , las cuales fueron transformadas a distancias relativas en centi-Morgans (cM) mediante la función Kosambi (Kosambi 1943).

Se obtuvieron los valores LOD de cada fenotipo y se ordenaron los SNP, eliminando los marcadores duplicados o muy cercanos que no presentaron diferencias entre loci. La fase de los parentales se infirió a partir de la dosis de los marcadores simplex de la población en cada cromosoma homólogo. Se usó el software MapChart 2.3 (Voorrips, 2002) para la representación gráfica del mapa de ligamiento.

## **2.2 Resultados y discusión**

### **2.2.1 Filtrado de marcadores**

Del total de marcadores analizados del SolCAP potato 12.808 SNP genotyping array (GeneSeek, San Diego, CA), 8.303 pertenecen al 8K SolCAP potato array (Hamilton *et al.*, 2011) y los SNP adicionales fueron desarrollados a partir de genes candidatos relacionados con características agronómicas y resistencia (Joseph Coombs, comunicación personal). Subsecuentemente, 878 marcadores fueron descartados por

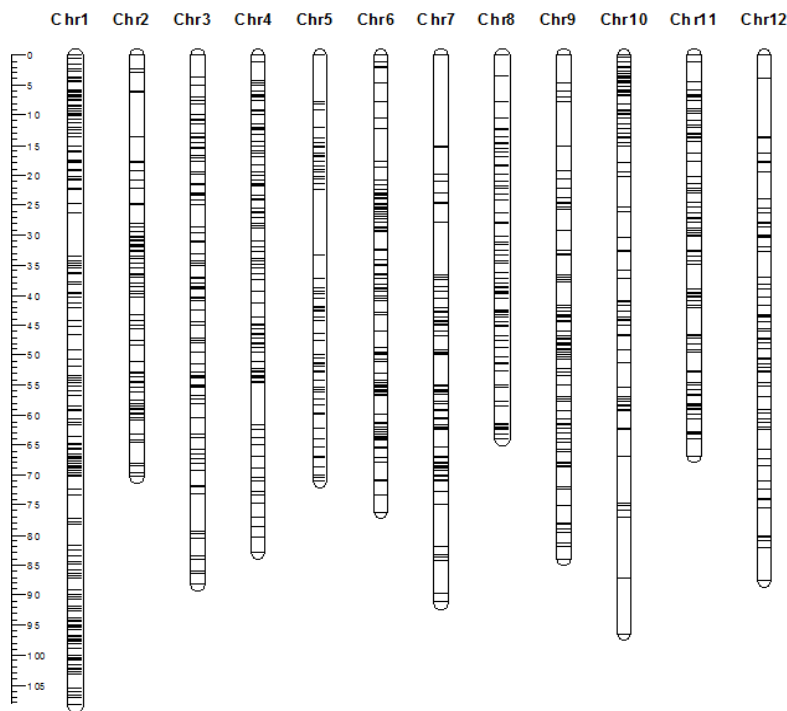
baja calidad de dosis alélica. De un total de 11.930 marcadores, 5.460 (45,8 %) fueron polimórficos, 55 fueron incompatibles con la dosis alélica de los parentales, 967 presentaron doble reducción, la cual en términos de herencia tetrasómica es una de las causas biológicas que generan más distorsión en la segregación (Luo *et al.*, 2004) y 1.954 presentaron dosis alélica 0 para ambos padres (AAAA x BBBB). Finalmente, 1.606 (13 %) marcadores fueron seleccionados para asignar a un grupo de ligamiento. De estos fueron descartados 291 y 28 marcadores mediante TPA y MDS, respectivamente.

### **2.2.2 Mapa de ligamiento genético para la población RN X 2384**

Un total de 1,287 marcadores fueron mapeados en 12 grupos de ligamiento constituidos según la posición en el mapa físico (PGSC v4.03) (Sharma *et al.*, 2013).

Más de la mitad de los marcadores (791 marcadores) segregaron de la forma 1:1 ó simplex (AAAB x AAAA, BBBB x BBBB) los demás marcadores informativos segregaron de forma doble-simplex (AAAB x AAAB, BBBB x BBBB) y dúplex (AABB x AAAA, AABB x BBBB); estas configuraciones en la segregación permiten detectar ligamiento entre pares de loci y estimar frecuencias de recombinación de forma efectiva (Hackett *et al.*, 2013). En general los marcadores presentan distribución uniforme en cada grupo de ligamiento (Figura 2-1) con un promedio de 107 marcadores en cada uno, con un mínimo de 74 marcadores en el cromosoma 12 y un máximo de 197 en el cromosoma 1 (Tabla 2-1).

La densidad de intervalo promedio entre marcadores es de 0,77 cM, con un mínimo de 0,55 cM en el cromosoma 1 y un máximo de 1,19 cM en el cromosoma 12. La longitud total del mapa es de 968,4 cM, con un promedio de 82,2 cM por grupo de ligamiento, un mínimo de distancia de 63,9 cM para el cromosoma 8 y un máximo de 108,3 cM del cromosoma 1. Se presentaron en el mapa genético algunos intervalos mayores a 10 cM los cromosomas 5 y 7 de 10,7 cM y 15,04 cM, respectivamente.



**Figura 2-1.** Mapa genético construido con la población RN x 2384. Se presentaron 12 grupos de ligamiento en los cuales se mapearon 1287 marcadores SNP. Las líneas negras representan los marcadores mapeados. La distancia genética aparece en la barra izquierda y está expresada en centi-Morgans. La longitud del mapa total fue de 968,4 cM.

La densidad del mapa se asemeja a mapas reportados en los últimos años por Hackett *et al.* (2013) donde se mapearon 1.301 SNP con 190 individuos F1 con una longitud de mapa de 1.087 cM para una densidad de 0,83 cM. Igualmente, con el mapa reportado Massa *et al.* (2015) donde se mapearon 1.972 SNP con 156 individuos F1, con una longitud de mapa de 1.072 cM para una densidad de 0,54 cM y muy similar al mapa reportado por da Silva *et al.* (2017), quienes mapearon 2.426 SNP con 236 individuos F1 con un tamaño de mapa de 1.052,6 cM para una densidad de 0,98 cM. Por tanto, a pesar del número de individuos, en el presente estudio es menor que en los estudios mencionados, la longitud total del mapa, la densidad de marcadores y el promedio de intervalo que se presentan es similar a estos mapas (Figura 2-2) (Tabla 2-1). Sin embargo, hay que tener precaución en los posteriores análisis de QTL, debido al efecto *Beavis* donde el número de genotipos en la progenie determina si puede existir una sobrestimación de la varianza explicada. Cuando el número de genotipos de la progenie

se acerca a 100, las varianzas son altamente sobreestimadas, lo que se puede reducir si se aumenta el número de genotipos (Xu, 2003).

**Tabla 2-1.** Resumen del mapa genético construido con la población segregante de papa RN x 2384.

Grupo de ligamiento	Marcadores mapeados	Longitud de mapa (cM)	Densidad de intervalo (cM)	Mayor Intervalo (cM)
1	197	108,3	0,55	7,31
2	95	70,2	0,74	7,18
3	108	88,08	0,82	6,08
4	131	82,88	0,63	7,03
5	90	70,96	0,79	10,7
6	113	76,15	0,67	5,40
7	91	91,09	1,00	15,04
8	88	63,9	0,73	4,30
9	102	83,9	0,82	7,34
10	99	96,51	0,97	9,87
11	99	66,74	0,67	4,26
12	74	87,74	1,19	9,40
<b>Total</b>	<b>1.287</b>	<b>986,4</b>		

*Se muestra el número de marcadores mapeados por grupo de ligamiento, la longitud del mapa en cada grupo de ligamiento y el total, el promedio de la distancia entre marcadores (densidad de intervalo) y el mayor intervalo por grupo de ligamiento.*



## **3. Mapeo de QTL para resistencia a *Phytophthora infestans* y *Tecia solanivora*.**

Esta investigación empleó la metodología de mapeo por ligamiento genético para mapear QTL ligados con resistencia a *P. infestans* y *T. solanivora*. Se utilizó una población derivada de padres contrastantes para los dos rasgos de estudio y se realizó la caracterización fenotípica bajo condiciones de campo en dos años de evaluación, se evaluó el área bajo la curva relativa de progreso de la enfermedad (rAUDPC), la incidencia de polilla en campo (IPC); y además fue evaluada la incidencia, severidad y orificios de salida de polilla en condiciones de almacenamiento (IPA, SPA, OPA respectivamente). Para el genotipaje se emplearon marcadores SNP, con el cual se construyó un mapa de ligamiento genético.

### **3.1 Materiales y métodos**

#### **3.1.1 Materiales**

El material vegetal estuvo constituido por una población F1, derivada del cruzamiento del progenitor femenino Roja Nariño y el progenitor masculino BGVCOL 15062384 (RN×2384), el primero con resistencia parcial a *P. infestans* y el segundo con posible resistencia parcial a *T. solanivora*. Esta población está constituida por 94 genotipos. El mapa genético empleado (descrito en el capítulo anterior) tuvo una longitud de mapa de 968,4 cM, en el cual mapearon 1.287 marcadores SNP, con un tamaño de intervalo promedio de 0,77 cM.

#### **3.1.2 Métodos**

##### **3.1.2.1 Caracterización fenotípica**

Se evaluaron 94 genotipos de la población (RN×2384) y sus parentales, en dos ciclos de cultivo durante los años 2015 y 2016 en el Centro de Investigación Tibaitatá CORPOICA,

(Mosquera, Cundinamarca). Se evaluó la severidad de *P. infestans* en campo mediante estimación visual del porcentaje del área foliar infectada por la enfermedad con respecto al total de la parte aérea de la planta (Forbes *et al.*, 2014). Los porcentajes del área foliar enferma promedio se usaron para calcular el área bajo la curva relativa de progreso de la enfermedad (rAUDPC). En el caso de *T. solanivora*, se evaluó la incidencia del daño de la plaga en cosecha (IPC); así mismo se evaluó en condiciones de almacenamiento ( $15 \pm 5^\circ\text{C}$ ,  $74 \pm 20\%$  humedad relativa, HR), la incidencia (IPA), la severidad de polilla (SPA) y el número de orificios de salida de larvas de polilla (OPA).

### **3.1.2.2 Mapeo de QTL para resistencia a *Phytophthora infestans* y *Tecia solanivora***

Para el mapeo de QTL se empleó un modelo de efectos aditivos para cada cromosoma homólogo. Se ajustaron las medias de cada variable según el diseño experimental y se introdujo la matriz de datos fenotípicos en el software TetraploidSNPMap sección SNP-QTL (TPM, BioSS) (Hackett *et al.*, 2017). Para establecer la significancia estadística de los QTL se usaron 1000 permutaciones con un intervalo de confianza del 95%.

Se calculó el porcentaje de varianza que explica cada QTL encontrado y el coeficiente de determinación  $R^2$ . Se realizó este análisis para cada variable fenotípica: severidad de gota en campo para cada año (rAUDPC), incidencia de polilla en campo para cada año (IPC), incidencia de polilla en almacenamiento (IPA), severidad de polilla en almacenamiento y número de orificios de salida en almacenamiento (OPA).

Se estimó la posición más probable de QTL mediante modelos simples de acuerdo con las medias de los valores fenotípicos según el Schwarz Information Criterion (SIC) calculado (Schwarz, 1978). Los modelos a probar fueron: modelo simplex, dúplex como variante codominante, dúplex como factor codominante, alelo duplex dominante, doble-simplex como variante codominante, doble-simplex como factor codominante, dominante doble-simplex, siguiendo las indicaciones del software (Hackett *et al.*, 2017).

Se seleccionó el modelo con los valores más bajos de SIC y un mayor  $R^2$  (Hackett *et al.*, 2014). El marcador SNP y su ubicación en el genoma de referencia (PGSC v4.03) además del gen anotado y su función fueron identificados en cada QTL.



## 3.2 Resultados y discusión

### 3.2.1 Identificación de QTL para resistencia a *Phytophthora infestans*

Un total de seis QTL fueron identificados para resistencia a *P. infestans*. Dos QTL se identificaron en la evaluación fenotípica realizada en 2015 y cuatro para el 2016. Los resultados de la evaluación en campo estuvieron directamente relacionados con el régimen de lluvias. Por tanto, la severidad de *P. infestans* fue mayor en 2016 debido a la precipitación ocurrida en este periodo de tiempo, mientras en 2015 la precipitación fue más baja (Anexo 1), esto afectó el desarrollo biológico de la plaga y la enfermedad, *T. solanivora* se ve favorecida en condiciones de baja humedad relativa, como en condiciones de sequía en campo y normalmente en almacenamiento (INIAP and PNRT 1997; FEDEPAPA 1998). En contraste, el desarrollo de *P. infestans* se ve favorecido por una alta humedad relativa, la cual jugó un importante papel en el desarrollo de la epidemia en campo, debido a que los esporangios son formados a una humedad del 90% al 100%, debido al agua libre en la superficie foliar que permite la producción, liberación y dispersión de zoosporas las cuales dispersan rápidamente la enfermedad (Fry *et al.*, 2015). De estos loci se encontraron cuatro QTL para resistencia (qRAUDPC-1, qRAUDPC-3.2, qRAUDPC-5 y qRAUDPC-8) y dos para susceptibilidad (qRAUDPC-3.1 y qRAUDPC-4) (Tabla 3-1; Figura 3-2).

El porcentaje de varianza fenotípica explicada estuvo entre 3,93 % y 7,17 % con un LOD de 2,86 a 3,43 en los cromosomas 3 y 1 respectivamente. Los LOD encontrados sugieren QTL de efecto menor, que explican menos del 10 % de la varianza fenotípica. Esto pudo deberse a que la población RN x 2384 solo tuvo 94 genotipos, lo que puede reducir el LOD score en el mapeo de QTL de mayor efecto y no detecta los QTL de menor efecto, reduciendo así el número de QTL detectados, de acuerdo al fenómeno conocido como *Beavis Effect* (Xu *et al.*, 2003). La sobre estimación de las varianzas pudo ocurrir en este estudio, ya que se contó con 94 genotipos en la progenie. No obstante, al contar con una población contrastante para dos rasgos de interés, como son, resistencia a *P. infestans* y a *T. solanivora*, se realizó el estudio, que permite orientar posteriores investigaciones para la búsqueda de loci ligados con resistencia a ambos patógenos, pero con especial interés en *T. solanivora*. Específicamente, este efecto ha sido estudiado en la roya del trigo donde QTL de efecto mayor pueden ser identificados en poblaciones relativamente

pequeñas, a diferencia de los QTL de efectos menores (Vales *et al.*, 2005). También se sabe que, aunque se han identificados QTL para resistencia a *P. infestans* en todos los cromosomas de papa (Gebhardt and Valkonen, 2002; Danan *et al.*, 2011), los QTL para resistencia a este patógeno son de efecto menor si se comparan por ejemplo con QTL identificados para resistencia a *Globodera pallida*, la cual es controlada por pocos genes de mayor efecto y amplio espectro (Gebhardt and Valkonen, 2002; Bryan *et al.*, 2002).

De los QTL relacionados con resistencia a gota, cuatro son cercanos a otros reportados previamente. El QTL qrAUDPC-1 encontrado en el cromosoma 1 cuyo SNP referencia c2\_9878 se encuentra en la posición 81,5 Mb se distancia 0,46 Mb del QTL *dd1b* reportado en tomate (Brouwer *et al.*, 2004), según el análisis de sintenia realizado por Mosquera *et al.* (2016). Los genotipos con este alelo presentan un rAUDPC de -0,050 con respecto a los genotipos que no lo tienen. La región reportada presenta el dominio: *Zinc finger domain* que codifica para una proteína de dedo de zinc que tienen múltiples funciones en la regulación de varios mecanismos de resistencia a factores bióticos y abióticos. Específicamente, los dominios de dedo de zinc están presentes en las proteínas de resistencia (*R*) acompañados de dominios ricos en Leucina (LRR) y sitios con nucleótidos ligados (NB) NBS-LRR (Gupta *et al.*, 2012), los cuales se ha demostrado que conducen a la muerte celular programada a través de la respuesta hipersensible (HR) (Jupe *et al.*, 2012). Adicionalmente, el locus encontrado está involucrado en funciones relacionadas con proteínas Nodulinas, las cuales presentan dominios presentes en un tipo de transportadores de azúcares denominados Sweets descritos por Cheng *et al.* (2010), quienes sugieren que estas proteínas podrían estar implicadas en la resistencia a patógenos, senescencia, y en la absorción de glucosa en raíces de *Arabidopsis*.

El QTL qrAUDPC-3.2 encontrado en el cromosoma 3 con el SNP referencia c2\_17559 en la posición 44,1 Mb se distancia 1,3 Mb del QTL (GP25) reportado por Leonards-Schippers *et al.* (1994), Collins *et al.* (1999); Oberhagemann *et al.* (1999), Bormann *et al.* (2004) y Sliwka *et al.* (2007). Se encontró además que los genotipos con este alelo del padre resistente presentan una menor severidad (-0,061 rAUDPC). EL gen reportado se localiza en un locus con función desconocida en el mapa físico, mientras el marcador mapeado se localiza en un gen relacionado con un componente de la membrana tipo transportador ABC, los cuales están involucrados en la resistencia a bacterias, hongos e

insectos (Kretzschmar *et al.*, 2011; Hwang *et al.*, 2016). Un tipo de transportador ABC es el NtABCG5/NtPDR5, específicamente se demostró que en la interacción del esfíngido *Manduca sexta* y tabaco (*Nicotiana tabacum*), cuando este transportador de la membrana está ausente, la resistencia de la planta al herbívoro baja. Interesantemente la expresión de este transportador está mediada por el compuesto metil jasmonato (Bienert *et al.*, 2012).

El QTL qrAUDPC-5 encontrado con SNP referencia c2\_11822 en la posición 4,05 Mb se distancia 0,02 Mb del QTL (GP21) reportado por Leonards-Schippers *et al.* (1994), Collins *et al.* (1999), Ballvora *et al.* (2002) y Visker *et al.* (2003). Los genotipos con este alelo del padre resistente presentan una menor severidad (-0,058 rAUDPC). Así mismo, este QTL además de su relación con la respuesta a gota, también ha sido asociado con madurez (Mosquera *et al.*, 2016; Kloosterman *et al.*, 2013; Danan *et al.*, 2011). Massa *et al.* (2015) encontró este mismo QTL en la zona distal del brazo corto del cromosoma 5 en la posición 4,28 Mb, en el gen ATP-dependiente helicasa (PGSC0003DMG402030493) asociado al SNP c2\_22986 que está a una distancia de 0,25 Mb del gen *StCDF1* (PGSC0003DMG400018408) el cual es un gen candidato de madurez en planta en papa (Kloosterman *et al.*, 2013).

El QTL qrAUDPC-4 está relacionado con la susceptibilidad y proviene del parental BGVCOL 15062384. Este QTL, fue localizado en la posición 65,9 Mb, y se distancia 1,8 Mb del QTL (TG345) reportado por Brouwer *et al.* (2004) en tomate. Además, se encontró que los individuos con este alelo del padre susceptible en el *locus* c1\_16191 tiene en promedio una mayor severidad de la enfermedad (0,071 rAUDPC). Este locus mapeado está relacionado con las proteínas kinasas receptoras de la membrana citoplasmática CLAVATA 1, las cuales tienen un dominio extracelular rico en leucina (LRRs) y un dominio funcional de kinasas ricas en serina-treonina, el cual actúa en la transducción de señales (DeYoung y Clark, 2001). Este tipo de dominio se ha demostrado que tiene como función el reconocimiento de patógenos mediante cascadas de señalización, y la subsecuente activación de mecanismos de defensa en plantas (Goff y Ramonell, 2007; Afzal *et al.*, 2008).

Por otro lado, los QTL rAUDPC-3.1 y qRAUDPC-8 no han sido reportados anteriormente. El primero fue localizado en la posición 57,97 Mb, y se encontró que los individuos con

este alelo del padre susceptible en el *locus* c2\_229 tiene en promedio una mayor severidad de la enfermedad (0,015 rAUDPC) y está en un gen que es un factor de transcripción de respuesta a auxinas *Arf2*, el cual se ha demostrado en *Arabidopsis* que está involucrado en la senescencia de hojas, mediada por estrés oxidativo (Lim *et al.*, 2010), y está relacionado con la señalización de las vías de giberelinas y brasinoesteroides en la interacción planta-patógeno (Vert *et al.*, 2008; Richter *et al.*, 2013). Específicamente plantas de trigo con este gen silenciado mostraron una moderada pero significativa reducción de la severidad de los síntomas del tizón de la espiga del trigo (FHB) causado por *Fusarium culmorum* (Chen *et al.*, 2016), soportando la idea que este patógeno se ve beneficiado por la señalización de auxinas, lo que ayuda a su colonización como se ha visto en otros patógenos (Llorente *et al.*, 2008; Fu *et al.*, 2011; Cui *et al.*, 2013).

El QTL qRAUDPC-8 fue localizado en la posición 54,8 Mb, y se encontró que los individuos con este alelo del padre susceptible en el *locus* c2\_16993 tiene en promedio una menor severidad de la enfermedad (-0.018 rAUDPC). Este marcador está relacionado con un gen que codifica para un factor de transcripción Hélice-bucle-hélice (bHLH) JAF13 (Quattrocchio *et al.*, 2006), el cual se demostró que en plantas de *Petunia hybrida* está involucrado junto con otros factores de su tipo en la ruta de biosíntesis de flavonoides como lo son las antocianinas.

Estos resultados deben validarse en otros ambientes y dentro de otros backgrounds genéticos para corroborar el efecto de los QTL en la resistencia. Principalmente, debido a que componentes ambientales y genéticos no aditivos son importantes en la respuesta de resistencia a *P. infestans* (Birhman y Singh 1995).

**Tabla 3-1.** QTL encontrados para *Phytophthora infestans* en la población RN X 2384.

Nombre QTL	Crom.	Año	Marcador	Posición cM	Posición Mb	LOD	Umbral LOD 90%	R <sup>2</sup>	Gen y función
qrAUDPC-3.1	3	2015	c2_229	68	57.97	2.86	2.73	3.93	PGSC0003DMT400036765 Auxin response factor 2
qrAUDPC-8	8	2015	c2_16993	58	54.8	3.46	2.56	5.16	PGSC0003DMT400032139 bHLH transcription factor JAF13
qrAUDPC-5	5	2016	c2_11822	7	4.05	2.88	2.48	4.16	PGSC0003DMT400078473 E3 ubiquitin ligase PUB14
qrAUDPC-4	4	2016	c1_16191	67	65.9	2.48	2.47	5.37	PGSC0003DMT400012744 CLAVATA1
qrAUDPC-3.2	3	2016	c2_17559	40	44.14	3.14	2.64	5.55	PGSC0003DMT400024565 ABC-type Co2+ transport system
qrAUDPC-1	1	2016	c2_9878	98	81.5	3.43	3.08	7.17	PGSC0003DMT400076568 Conserved gene of unknown function

Se detalla el nombre del QTL, su cromosoma (Crom.), el año de evaluación (Año), el nombre del marcador, su ubicación en cM, su ubicación en el mapa físico (Mb) según el PGSC v4.03, LOD score, LOD score a un umbral calculado al 90% con 1000 permutaciones, % varianza explicada (R<sup>2</sup>) y la función del gen.

### 3.2.2 Identificación de QTL para resistencia a *Tecia solanivora*

Para resistencia a polilla guatemalteca se mapearon cinco QTL para la evaluación fenotípica realizada en campo (IPC), tres para 2015 y dos para 2016, mientras que para la evaluación fenotípica realizada bajo condiciones de almacenamiento se encontraron diez QTL, cuatro para la variable incidencia de polilla en almacenamiento (IPA), tres para la variable severidad de polilla en almacenamiento (SPA) y tres para la variable orificios de salida de polilla en almacenamiento (OPC). Los genes encontrados presentan en la Tabla 3-2 y en la Figura 3-2.

De estos loci se encontraron ocho QTL para resistencia y siete para susceptibilidad. El porcentaje de varianza fenotípica explicada total para los QTL encontrados fue mayor en los ensayos de almacenamiento, encontrando valores de 12,2 % para IPC en 2015, 17,2% para IPC en 2016, 29,96 % para IPA, 19,79% para SPA y 19,53% para OPA. Esta varianza tuvo valores máximos de 11,45 % con un LOD de 4,49 para el QTL qIPA-2.1 (Tabla 3-2).

Los QTL ligados a resistencia o susceptibilidad a *T. solanivora* encontrados en este estudio son los primeros reportados en la literatura. Estos QTL son diferentes a los identificados para *P. infestans* en este estudio. De los cuatro QTL encontrados para resistencia en campo (qIPC-10, qIPC-6, qIPC-7 y qIPC-2), el QTL qIPC-2 encontrado en el cromosoma 2, a una distancia de 67 cM, contribuye con un porcentaje de incidencia de daño de -13,05% en el efecto aditivo a la resistencia parcial, siendo este el efecto más alto encontrado. Por tanto, en esta población los individuos con el alelo del papa resistente en el *locus* c1\_7874 presentaron en promedio menor incidencia de la plaga. En el mismo cromosoma a una distancia de 52 cM se encontró el QTL qIPA-2.1 de susceptibilidad donde se obtuvo el más alto LOD score (12,99) y la varianza explicada más alta (4,49%). Por tanto, los genotipos con el alelo del parental susceptible en el *locus* c2\_32381 presentaron 5,82 % más incidencia. Este mismo *locus* fue encontrado en análisis de asociación en la ubicación 22,08 Mb del cromosoma 2 por Manrique-Carpintero *et al.* (2014) en el superscaffold PGSC0003DMB000000085 (*sterol-C5(6)-desaturase homolog*) asociado a Leptinas tipo II, un tipo de hormona presente en la ruta

de los glicoalcaloides, y que se ha encontrado en altas concentraciones en *S. chacoense*, que es conocido por su resistencia al escarabajo de la papa de Colorado (*Leptinotarsa decemlineata*) (Sinden *et al.*, 1986).

Se encontraron dos QTL en el cromosoma 7. El qIPC-7 está a 29 cM, con un efecto aditivo en la incidencia de -4,49 %, y este locus está relacionado con un gen que codifica para un factor de respuesta de auxinas *Arf19*, el cual funciona como un represor ó activador transcripcional de ácido 3 indolacético (Okushima *et al.*, 2005). Se ha demostrado que esta familia de factores de respuesta de auxinas juega un rol muy importante en la señalización ante eventos de estrés abiótico y de desarrollo vegetal en plantas de té (*Camellia sinensis*) (Xu *et al.*, 2016). El segundo QTL encontrado en el cromosoma 7, también de resistencia (qOPA-7.1), se encuentra a 24 cM del primero con un efecto aditivo de -1,05 orificios de salida de la plaga, este locus está relacionado con una subunidad del complejo multiprotéico proteasoma: RPN1, el cual tiene actividad endoproteasa, y se ha demostrado en plantas de *Arabidopsis* que la acumulación de RPN1 es afectada positivamente por ácido salicílico (AS), el cual está relacionada a su vez con la respuesta basal de inmunidad a diversos patógenos y cuando esta subunidad es mutada el nivel de AS disminuye, facilitando la infección del mildew polvoso causado por *Golovinomyces cichoracearum* (Yao *et al.*, 2012).

En el cromosoma 10 se encontró un QTL de resistencia a *T. solanivora* que fue estable en los dos años de evaluación (2015 y 2016): qIPC-10 y qIPC-10.1, ubicados en la posición 55,89 y 58,4 Mb del mapa físico respectivamente. Los genotipos con este alelo del parental resistente presentan un porcentaje de incidencia de daño de -6,53% y -8,94% con respecto a los genotipos que no lo tienen. El primer locus se relaciona con el factor de transcripción TFIID, el cual proporciona el reconocimiento del promotor y tiene una función catalítica para la síntesis de ARNm en organismos eucariotas (Pan *et al.*, 2000). Otro gen reportado en esta región codifica para la enzima glucosiltransferasa, la cual cataliza la transferencia de residuos de glucosa para la síntesis de polisacáridos y está relacionado en la ruta de síntesis de ácido abscísico (ABA), además se demostró en plantas mutantes de *Arabidopsis* una relación de este gen con la tolerancia al estrés hídrico (Liu *et al.*, 2015). Así mismo el QTL qIPC-10.1 se relaciona con un tipo de proteína F-box; la cual contribuye con la resistencia a bacterias fitopatógenas, debido a que esta proteína está involucrada en la regulación de hormonas como el ABA, el cual es

mediador central de las respuestas de señalización a diferentes estreses y defensa de las plantas por otras fitohormonas (Piisilä *et al.*, 2015).

Similarmente, se encontraron dos QTL de susceptibilidad en el cromosoma 6. El QTL qIPC-6 para incidencia en campo ubicado en la misma posición que qOPA-6.1 encontrado bajo condiciones de almacenamiento. Este *locus* está a 1,8 cM al superscaffold PGSC0003DMB000000578 (*cytochrome P450 71D7*) encontrado en el estudio de Manrique- Carpintero *et al.* (2014), y que está relacionado a genes putativos en la ruta de síntesis de glicoalcaloides esteroideos (SGAs), el cual se ha encontrado con características catalíticas similares a los genes *GAME7* y *Game 8* en tomate, los cuales están involucrados en la transformación del colesterol a tomatidenol en la síntesis de  $\alpha$ -tomatine (Itkin *et al.*, 2013)

Además, en la evaluación bajo condiciones de almacenamiento se encontraron dos QTL de susceptibilidad en la misma posición en un rango de 37 a 47 cM del cromosoma 12 (qIPA-12 y qIPA-12.1); y otros tres de susceptibilidad de efecto menor: qIPA-9, qSPA-1 y qSPA-3, sobresaliendo este último porque explica el 8.63% de la varianza y está relacionado con el gen *Argonaute: AGO1*, el cual en plantas con el gen mutado en *Arabidopsis* son susceptibles al virus del mosaico de las cucurbitáceas (CMV) (Morel *et al.*, 2002), además esta familia de genes están relacionadas con las vías de silenciamiento transcripcional de genes mediante RNA de interferencia (RNAi) en insectos, el cual se ha demostrado que para el lepidóptero *Bombyx mori* vía ingestión provoca la muerte o inviabilidad del mismo (Kolliopoulou y Swevers, 2014), y es una reciente propuesta para el manejo integrado de plagas en diversas especies (Kola *et al.*, 2015; Rodríguez y Figueira, 2016). El marcador encontrado en el QTL qSPA-1, está en un gen relacionado con glutaredoxinas, las cuales en plantas de *Arabidopsis*, en particular la glutaredoxina ATGRXS13 se ha relacionado que es requerida para facilitar la infección de *Botrytis cinérea*, debido a que influye en la expresión del ácido jasmónico, hormona relacionada con la resistencia basal de la planta (Camera *et al.*, 2011).

Finalmente, se encontró en el cromosoma 4 los QTL qIPA-4 y qSPA-4.1, ubicados en la posición 58 y 10 cM, respectivamente. El QTL qIPA-4 presenta un efecto aditivo en la resistencia de -6,76 % de incidencia, mientras qSPA-4.1 un efecto de -8,94 % en la severidad. El QTL qSPA-4.1 (c2\_21934, chr04:4606550) colocaliza con el QTL mayor de



resistencia a *Globodera pallida*: *PCN\_res*, el cual se encuentra entre los marcadores c1\_16358 (chr04:3240076) y c2\_21847 (chr04:5030164), según Hackett *et al.* (2013) (LOD score 16,6 y una varianza explicada del 29.8 %) los cuales confirmaron el mismo QTL reportado anteriormente por Bryan *et al.* (2004) mapeado con marcadores AFLP.

Los QTL encontrados tanto de resistencia como de susceptibilidad pueden servir para validación de genes mediante silenciamiento génico, y definir la funcionalidad de los mismos, como fue planteado en solanáceas por Brigneti *et al.* (2004), usando la técnica *Virus Induced Gene Silencing* (VIGS) que ha sido extensamente empleada en plantas modelo.

La resistencia a *T. solanivora* podría estar fundamentada en la señalización de moléculas asociadas a rutas metabólicas de defensa basal de la planta como metabolitos primarios (ácido cítrico, cisteína y aminoácidos aromáticos) y secundarios como el ácido jasmónico, ácido salicílico, ácido abscísico, etileno, citoquininas y glicoalcaloides, entre otras (Poveda *et al.*, 2012; Erb *et al.*, 2009; Strauss *et al.*, 2003; Fowden y Jennings, 1984), esta última ruta se relaciona con los QTL encontrados en los cromosomas 2 y 6 (qIPA2.1, qIPC-6, qOPA-6.1), aunque se debe tener en cuenta que estas sustancias son tóxicas para el hombre en un umbral máximo de 200 mg por peso fresco consumido en estudios realizados con cultivares comerciales (Valkonen *et al.* 1996), por lo que se debe cuantificar estas sustancias en los genotipos avanzados para liberación comercial.

Se ha demostrado además que el ataque de *T. solanivora* activa mecanismos de defensa sistémica en la planta, e incrementa la transcripción en hojas del gen de *Lipoxygenase 3* (*Lox 3*), que contribuye a la síntesis de moléculas de señalización asociadas con defensa en plantas en la ruta del ácido jasmónico y etileno; y de los genes *hydroxycinnamoyl-CoA quinate hydroxycinnamoyl transferase* (*HQT*) y *3-hydroxy-3-methylglutaryl CoA reductase 1* (*HMGR1*), que están involucrados en la biosíntesis de ácido clorogénico y glicoalcaloides esteroidales (SGAs), respectivamente (Kumar *et al.*, 2016); genes implicados a estos últimos SGAs fueron encontrados en los cromosomas 2 y 6 en este estudio (qIPA2.1, qIPC-6, qOPA-6.1), en los superscaffolds PGSC0003DMB0000000085 (Sterol-C5(6)-desaturase homolog) y PGSC0003DMB0000000215, respectivamente. Por otro lado, se ha comprobado que otros compuestos volátiles como el 6-methyl-5hepten-2-one (sulcatone), encontrado en tubérculos, reduce la atracción hacia *T. solanivora*, mientras que otros como el methyl phenylacetate (MPA) emitido por flores en altas

concentraciones y en tubérculos en bajas concentraciones aumenta la atracción de adultos de *T. solanivora* (Bosa *et al.*, 2011), permitiendo una ovoposición eficaz en la base de los tubérculos (Karlsson *et al.*, 2017).

Se ha demostrado que el ataque de insectos lepidópteros que atacan las hojas como *Spodoptera exigua* y *Spodoptera frugiperda* no tienen un efecto de resistencia sistémica contra el ataque de *T. solanivora* (Kumar *et al.*, 2016). Esto nos permite inferir que la resistencia encontrada en los genotipos de este estudio no es una resistencia sistémica adquirida por el ataque de otro insecto, sino es un efecto de la resistencia parcial genética del genotipo, heredada por su parental con características de resistencia.

Los QTL encontrados pueden estar ligados a estas características, aunque faltan muchos estudios para dilucidar los procesos bioquímicos y metabólicos detrás de esta resistencia. Así mismo los QTL menores encontrados explican una pequeña parte de la varianza de estos rasgos que como se pudo evidenciar en este estudio son altamente cuantitativos.

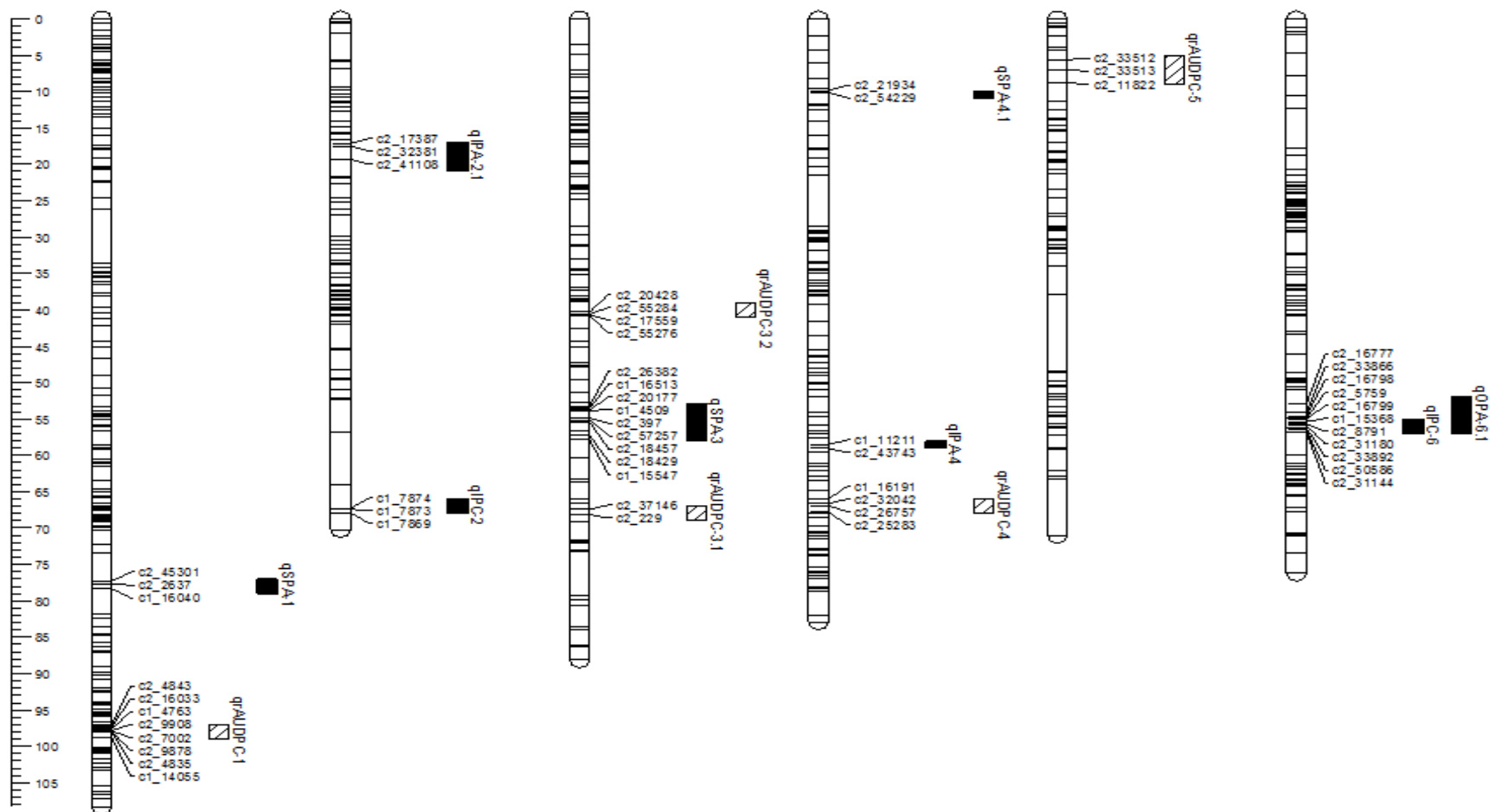
**Tabla 3-2.** QTL encontrados para *Tecia solanivora* en la población RN X 2384.

Nombre QTL	Crom.	Año	Marcador	Posición (cM)	Posición (Mb)	LOD	Umbral LOD 90%	R <sup>2</sup>	Gen y función
qIPC-2	2	2015	c1_7874	67	46.19	2.83	2.79	4.84	PGSC0003DMT400003356 Granule-bound starch synthase 2.
qIPC-6	6	2015	c2_33892	56	49.67	2.77	2.59	3.77	PGSC0003DMT400073387 Cytochrome c1-1
qIPC-10	10	2015	c1_13416	86	55.89	2.38	2.35	3.95	PGSC0003DMT400021014 Transcription initiation factor IIB-2
qIPC-7	7	2016	c2_52110	29	9.12	4.15	2.55	11.45	PGSC0003DMT400025312 Auxin response factor
qIPC-10.1	10	2016	c2_48107	82	58.4	2.77	2.36	5.75	PGSC0003DMT400072359 F-box family protein
qIPA-4	4	2017	c1_11211	58	62.25	2.86	2.77	3.80	PGSC0003DMT400070850 Conserved gene of unknown function
qIPA-2.1	2	2017	c2_32381	51	22.39	4.49	2.99	12.99	PGSC0003DMT400026978 Conserved gene of unknown function
qIPA-9	9	2017	c2_43437.	40	47.65	2.91	2.81	4.81	PGSC0003DMT400033559 Cyclin-dependent protein kinase
qIPA-12	12	2017	c1_16443	41	10.04	3.55	2.67	8.36	Función desconocida
qSPA-3	3	2017	c2_20177	54	48.94	3.68	2.64	8.63	PGSC0003DMT400079716 AGO1-2
qSPA-4.1	4	2017	c2_21934	10	4.60	2.63	2.73	5.21	PGSC0003DMT400029979 CD2 antigen cytoplasmic tail-binding
qSPA-1	1	2017	c2_2637	78	58.83	3.11	2.96	5.95	PGSC0003DMT400058374 Glutaredoxin
qOPA-7.1	7	2017	c1_10461	54	32.40	3.61	2.47	10.37	PGSC0003DMT400024306 26S proteasome regulatory subunit
qOPA-6.1	6	2017	c2_31144	57	48.87	2.46	2.17	4.82	Función desconocida
qOPA-12.1	12	2017	c1_3172	45	29.22	2.33	2.24	4.34	PGSC0003DMT400059810 Cleavage stimulation factor 50 kDa

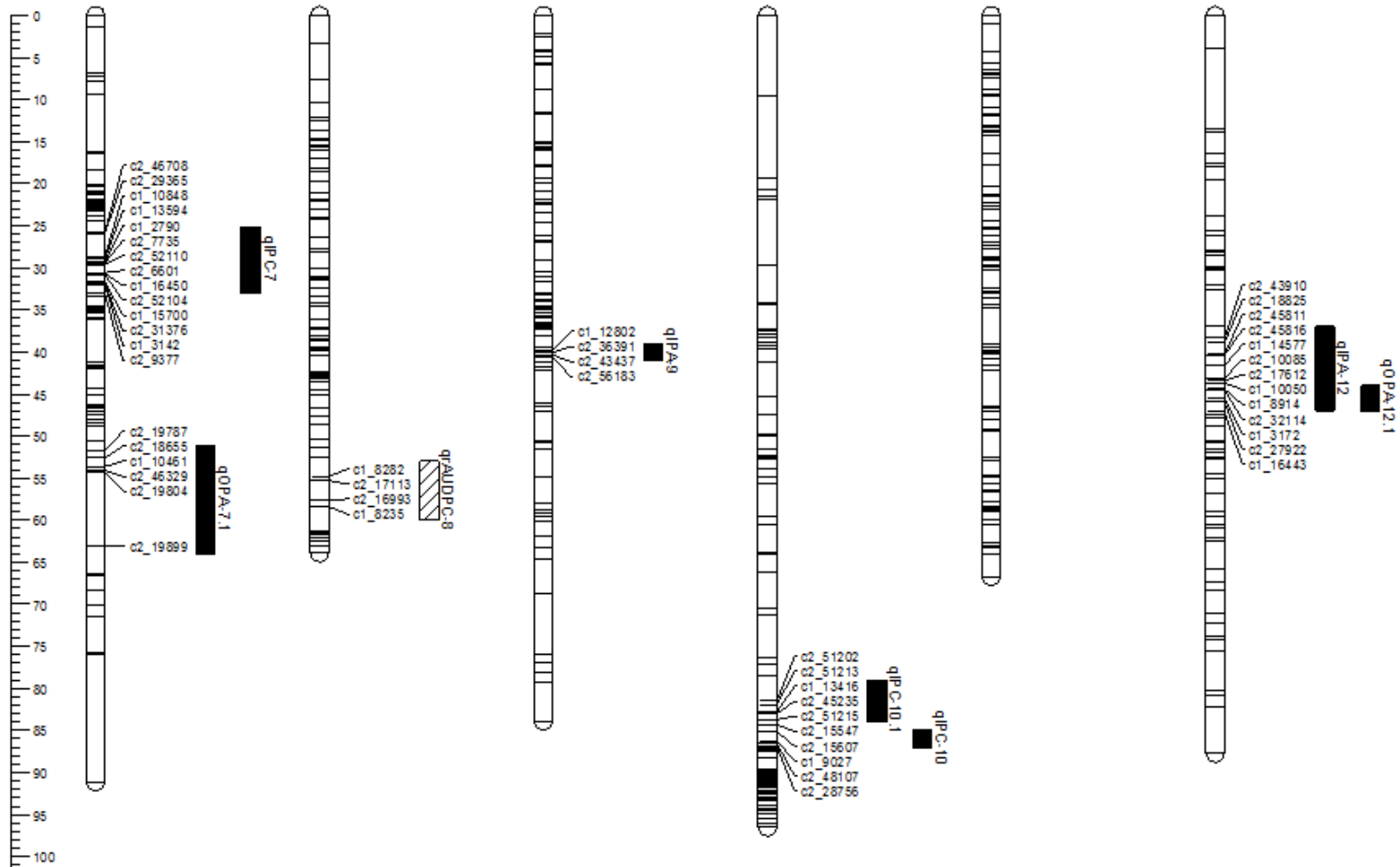
Se detalla el nombre del QTL, su cromosoma (Crom.), el año de evaluación (Año), el nombre del marcador, su ubicación en cM, su ubicación en el mapa físico (Mb) según el PGSC v4.03, LOD score, LOD score a un umbral calculado al 90% con 1000 permutaciones, % varianza explicada (R<sup>2</sup>) y la función del gen.



**Figura 3-1.** Análisis QTL del cromosoma 2. QTL ligado con resistencia a *Tecia solanivora*. Se observa en el eje X la posición en cM y en el eje Y el LOD score calculado en cada posición de cada marcador. Las líneas punteadas indican el umbral calculado a 90% y 95% de confiabilidad. El pico en la posición 51 cM indica el QTL: qIPA-2.1, con un LOD score de 4,49 y con un umbral al 90% de 2,99.



**Figura 3-2.** Ubicación de QTL ligados a *Tecia solanivora* y *Phytophthora infestans* encontrados en papa tetraploide. En el eje Y se observa la posición de cada QTL y su marcador en centimorgans. Las barras negras indican la ubicación de QTL ligados a *T. solanivora*, mientras las barras blancas a *P. infestans*.



## 4. Conclusiones y recomendaciones

### 4.1 Conclusiones

Este estudio empleó el enfoque de mapeo por ligamiento para la identificación de QTL para resistencia a *P. infestans* y *T. solanivora* en la población segregante biparental: “RN x 2384”. Se identificaron y mapearon QTL ligados a *P. infestans*, cuatro de ellos muy cercanos a QTL reportados anteriormente; mientras que se identificaron por primera vez dos QTL para *P. infestans* y quince QTL para *T. solanivora*.

Estos resultados contribuyen a la comprensión de la genética de la resistencia cuantitativa en papa tetraploide a estos dos problemas fitosanitarios y especialmente a la elucidación de los genes que estarían interviniendo en la resistencia a *T. solanivora*, para en un futuro poder ser aprovechados en programas de mejoramiento genético actuales y futuros; con el uso de nuevas herramientas como la selección genómica, que permitirá con los resultados de este estudio y el fenotipado de la CCCP a *Tecia solanivora*, alimentar con información el modelo de predicción y selección de genotipos superiores y así reducir el tiempo en el mejoramiento y liberación de nuevas variedades con resistencia a *P. infestans* y *T. solanivora*, características que conjuntamente no se encuentran en ninguna variedad comercial en la actualidad.

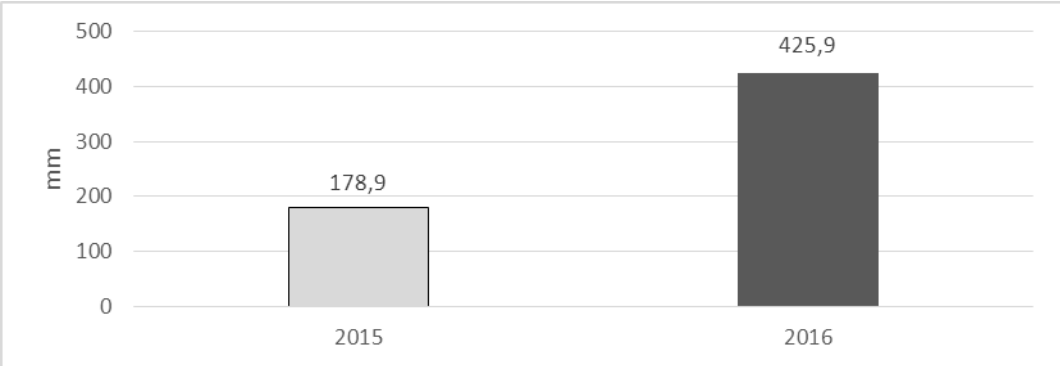
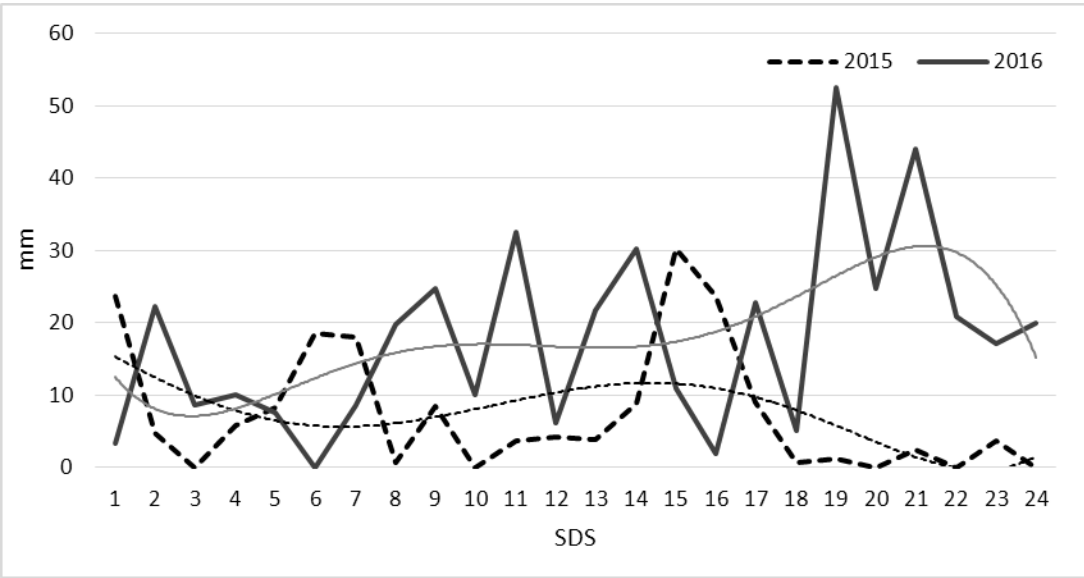
### 4.2 Recomendaciones

Se recomienda que el mapa genético se use para mapear nuevos QTL relacionados con severidad e incidencia del daño de *T. solanivora* y *P. infestans* y rendimiento en esta familia con nuevas metodologías de evaluación cuantitativa. Se recomienda que para evitar la sobreestimación de la varianza total explicada se debe usar un número mayor de genotipos y utilizar un fenotipado de mayor precisión para estos rasgos cuantitativos y

poligénicos, evaluando genotipos de la familia que están en reserva en cuarto frío en las instalaciones del banco de germoplasma vegetal de Corpoica. Se recomienda la validación de los genes encontrados en este estudio, mediante técnicas de silenciamiento génico.



# A.Anexo 1: Precipitación semanal y total en dos ciclos de cultivo en campo: 2015 Y 2016





## B.Anexo 2: Valores fenotípicos de la progenie F1

Genotipo	Rasgo						
	RAUDPC-2015	IPC-2015	RAUDPC-2016	IPC-2016	IPA	SPA	OPA
1	0,198	31,193	0,529	3,382	38,12	63,71	2,96
2	0,172	16,279	0,521	6,279	21,60	42,73	1,61
3	0,219	17,514	0,436	3,938	35,99	66,48	3,51
4	0,140	9,865	0,411	4,142	25,95	72,46	1,59
5	0,225	48,814	0,552	1,535	52,18	56,84	1,16
6	0,191	33,333	0,406	6,294	44,78	51,49	2,34
7	0,102	48,066	0,364	7,968	44,35	53,21	2,09
8	0,183	9,231	0,370	0,901	12,84	40,21	1,21
9	0,192	40,234	0,492	1,304	35,43	67,29	3,05
10	0,235	26,087	-	-			
11	0,158	12,025	0,543	1,074	38,45	53,71	1,81
12	0,127	8,871	0,299	3,389	13,31	52,65	1,97
13	0,142	37,313	0,585	4,601	18,91	39,96	1,34
14	0,168	15,736	0,548	5,655	14,22	38,24	1,23
15	0,139	30,973	0,393	6,351	22,69	34,20	1,27
16	0,148	27,559	0,369	0,533	17,10	49,81	1,54
17	0,199	17,300	0,404	15,269	42,18	69,07	2,10
18	0,184	32,000	0,461	6,700	8,52	58,00	1,82
19	0,167	11,060	0,181	2,126	20,39	44,41	1,98
20	0,157	68,807	0,554	12,637	56,14	61,15	2,62
21	0,157	20,606	-	-			
22	0,171	21,702	0,376	18,127	12,40	27,83	1,61
23	0,153	55,682	0,529	6,635	31,23	38,71	1,36
24	0,126	13,386	0,425	0,517	24,02	41,78	2,38
25	0,172	5,177	-	1,720	15,86	55,41	1,05
26	0,164	13,462	0,157	9,732	40,40	65,13	2,26
27	0,161	14,428	0,205	2,433		43,71	
28	0,116	7,483	0,487	3,249	7,06	41,63	1,99
29	0,154	9,821	0,543	0,981	5,07	40,86	0,89
30	0,091	19,545	0,527	6,412	38,87	60,15	3,79

31	0,196	26,316	0,440	10,973	29,97	49,89	1,81
32	0,165	46,753	0,447	20,528	36,23	39,70	1,66
33	0,165	28,571	0,346	2,752	15,08	32,57	1,09
34	0,228	47,343	0,460	1,432	33,44	55,25	2,66
35	0,152	46,961	0,273	5,867	33,79	50,33	2,12
36	0,115	41,192	0,586	0,000	56,88	63,00	2,25
37	0,159	19,200	0,198	0,877	16,23	56,44	1,39
38	0,123	71,221	0,258	1,790	21,43	56,21	2,08
39	0,077	32,386	0,506	10,232	15,73	52,64	1,62
40	0,177	8,017	0,503	5,289	47,81	50,86	2,93
41	0,156	3,716	0,441	1,279	24,21	24,38	1,26
42	0,172	-	0,496	3,550	35,82	38,63	1,64
43	0,119	15,909	0,288	9,774	17,88	50,44	1,35
44	0,215	8,000	0,532	3,726	43,56	55,25	2,65
45	0,256	69,828	0,430	5,570	14,59	43,71	1,50
46	0,114	42,857	-	-			
47	0,140	25,194	0,366	3,252	17,24	34,46	1,17
48	0,176	0,741	0,399	7,716	22,81	50,14	1,38
49	0,159	32,787	0,349	3,651	16,48	66,63	1,27
50	0,196	15,625	0,577	2,424	30,19	68,32	1,28
51	0,157	21,053	0,422	1,065	18,38	47,34	1,46
52	0,151	32,075	0,458	0,000	34,78	30,16	1,10
53	0,193	46,067	0,513	2,871	55,15	56,89	1,59
54	0,118	31,507	0,501	5,149	31,37	59,04	1,93
55	0,078	45,455	0,295	4,145	28,56	40,03	3,07
56	0,230	8,075	0,457	0,930	44,79	64,46	1,94
57	0,169	9,917	0,348	2,779	26,83	65,45	1,94
58	0,119	4,846	0,415	3,377	11,18	31,53	1,22
59	0,129	53,684	0,276	5,274	17,27	28,09	1,37
60	0,132	32,653	0,436	0,766	29,74	43,42	2,32
61	0,115	26,984	0,559	7,807	46,43	55,71	3,78
62	0,200	11,268	0,485	0,966	36,11	58,92	0,90
63	0,186	63,333	0,363	4,167	66,72	77,88	2,76
64	0,149	19,412	0,348	13,980	28,03	58,53	2,04
65	0,211	38,462	0,408	6,507	20,18	43,42	1,67
66	0,140	26,471	0,327	4,553	46,79	64,25	8,87
67	0,139	25,778	0,589	6,097	49,36	51,84	2,68
68	0,158	23,810	0,400	7,182	14,10	28,43	1,07
69	0,207	36,318	0,367	1,012	43,62	56,91	2,72
70	0,207	14,925	0,402	2,763	9,84	49,02	1,64
71	0,177	13,750	0,450	4,072	50,67	62,52	3,47
72	0,169	43,925	0,480	8,268	32,16	66,49	2,03

73	0,153	-	0,590	6,001	14,00	41,98	1,41
74	0,248	73,214	0,633	-			
75	0,149	15,267	0,473	2,235	25,51	43,30	2,00
76	0,174	11,881	0,722	2,001	41,54	69,94	2,08
77	0,163	12,752	0,662	2,774	48,66	49,34	2,74
78	0,223	37,143	0,526	33,333	29,79		2,44
79	0,162	4,255	-	-			
80	0,201	27,273	0,701	9,164	29,21	57,17	1,31
81	0,155	21,961	0,163	6,393	36,66	53,58	2,89
82	0,200	27,826	0,345	0,833	21,58	44,68	1,00
83	0,151	50,000	-	-			
84	0,113	31,361	0,295	7,725	12,43	37,46	1,45
85	0,244	55,026	0,470	6,073	23,07	54,34	1,06
86	0,134	15,741	0,398	9,774	27,19	61,54	2,01
87	0,210	-	0,597	6,513	46,68	56,27	1,96
88	0,143	47,351	0,515	3,851	44,75	64,77	1,37
89	0,139	26,316	0,449	5,246	34,04	46,66	1,41
90	0,126	24,675	0,356	2,136	20,74	39,84	1,71
91	0,172	16,908	0,492	3,136	34,72	50,84	1,71
92	0,141	30,909	0,378	4,916	17,97	52,01	1,65
93	0,173	36,464	0,294	2,045	59,27	81,84	4,64
94	0,114	2,609	0,218	2,365	26,85	45,71	2,15
Pastusa Suprema	-	-	0,274	9,990	11,45	29,32	2,99
Diacol Capiro	0,187	54,178	0,577	4,720	36,92	53,61	2,45
Preomedio	0,16	27,53	0,43	5,22	29,93	51,28	2,00
Desv.	0,04	17,14	0,12	4,94	13,88	12,05	1,04
Min.	0,08	0,74	0,16	0,00	5,07	24,38	0,89
Max.	0,26	73,21	0,72	33,33	66,72	81,84	8,87



## C.Anexo 3: Análisis de varianza de variables fenotípicas evaluadas

---

### IPC\_2016

Shapiro-Wilk Test (W: 0.7530 p. 0,0000)

---

F.V.	gl	SC	CM	F	p-valor
Modelo	2	22.13	12.0658		
Genotipo	89	4266.09	47.9336	2.56	0,0000
Error	152	2842.24	18.6990		
Total	243				

---



---

### RAUDPC\_2016

Shapiro-Wilk Test (W: 0,9897, p. 0,7215)

---

F.V.	gl	SC	CM	F	p-valor
Modelo	2	0,16105	0,08053		
Genotipo	90	4.00770	0,04453	3,70	0,0000
Error	179	2.15639	0,01205		
Total	271				

---



---

### IPC\_2015

Shapiro-Wilk Test (W: 0,9883, p. 0,5788)

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

---

F.V.	gl	SC	CM	F	p-valor
Modelo	5	0,03072	0,00614		
Genotipo	5	0,08501	0,017	8,58	0,0001
Error	25	0,04954	0,00198		
Total	35	0,16526			

---

**RAUDPC\_2015**

Shapiro-Wilk Test (W: 0,9458, p. 0,0009)

F.V.	gl	SC	CM	F	p-valor
Modelo	5	0,03072	0,00614		
Genotipo	5	0,08501	0,01700	8,58	0,0001
Error	25	0,04954	0,00198		
Total	35	0,16526			

**IPA**

Shapiro-Wilk Test (W: 0.9719, p. 0.0548)

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	p-valor
Modelo.	274,4	2	137.193	
Genotipo	40987,6	101	405,818	0,1698
Error	47734,4	140	340.960	
Total	219573,5	502		

**SPA**

Shapiro-Wilk Test (W: 0.9912 p.8324)

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	2.021	2	1.01064		
Genotipo	134.790	101	1.33456	3.26	0,00000
Error	57.395	140	0,40997		
Total	194.207	243			

**OPA**

Shapiro-Wilk Test (W: 0.7042, p. 0,0000)

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo.	1.541	2	0,77042		
Genotipo	286.296	101	2.83462	0.2561	
Error	359.709	139	2.51589		
Total	647.525	242			



## Bibliografía

- Afzal, A., A. Wood and D. Lightfoot. 2008. Plant receptor-like serine threonine kinases: roles in signaling and plant defense. *Mol Plant Microbe Interact.* 21(5):507-17.
- Arias R. 1997. Manejo integrado de plagas: El caso de la polilla gigante de la papa *Tecia solanivora* (Povolny) (Lepidoptera: Gelechiidae) en Antioquia. En Seminario Experiencias y Avances en el Manejo de la Polilla Guatemalteca de la Papa. Bogotá, Colombia: Sociedad Colombiana de Entomología. Comité Regional Cundinamarca.
- Arora, R., S. Sharma and B. Singh. 2014. Late blight disease of potato and its management. *Potato J.* 41 (1): 16-40.
- Ballvora, A., M. Ercolano, J. Weiss, K. Meksem, C.A. Bormann, P. Oberhagemann, F. Salamini y C. Gerbhardt. 2002. The R1 Gene for potato resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) belongs to the leucine Zipper/NBS/LRR class of plant resistance genes. *Plant J.* 30, 261-371.
- Barone, A. 2004. Molecular marker-assisted selection for potato breeding. *American Journal of Potato Research* 81: 111–117.
- Bhat, J., S. Ali, R. Salgotra, Z. Mir, S. Dutta, V. Jadon, A. Tyagi, M. Mushtaq, N. Jain, P. Singh, G. Singh, and K. Prabhu. 2016. Genomic Selection in the Era of Next Generation Sequencing for Complex Traits in Plant Breeding. *Front Genet.* 7: 221.
- Bejarano, M., Núñez, C y Luque, J.E. 1997. Reaction of 10 varieties of potato (*Solanum tuberosum* L.) and 3 interespecific hybrids to attacks of *Tecia solanivora*. Povolny, in storage. *Agronomía Colombiana*, Volumen XIV No.2 pag. 138- 143.
- Benavides, M. 2000. Protección sanitaria del cultivo de la papa para programas de manejo integrado de plagas. *Papas Colombianas* 2, 62–64.
- Berdugo-Cely, J., I. Valbuena, E. Sánchez-Betancourt, L. Barrero, R. Yockteng. Genetic diversity and association mapping in the Colombian Central Collection of *Solanum tuberosum* L. Andigenum group using SNPs markers. *PLOS ONE* 12(3): e0173039.
- Bienert, M., S. Siegmund, A. Drozak, T. Trombik, A. Bultreys, I. Baldwin and M. Boutry. 2012. A pleiotropic drug resistance transporter in *Nicotiana tabacum* is involved in defense against the herbivore *Manduca sexta*. *The Plant Journal.* 72: 745–757.
- Birhman, R. y B. Singh .1995. Path-coefficient analyses and genetic parameters of the components of field resistance of potatoes to late blight. *Annals of Applied Biology.* 27.353-362.
- Bonierbale, M., R. Plaisted y S. Tanksley. 1988. RFLP maps based on a common set of clones reveal modes of chromosomal evolution in potato and tomato. *Genetics* 120:1095–1103.
- Bormann C. Rickert A., Ruiz R. Paal J., Lübeck J., Strahwald J., 2004. Tagging quantitative trait loci for maturity-corrected late blight resistance in tetraploid potato with PCR-based candidate gene markers. *MolPlantMicrobeInteract.*;17(10):1126–38.

- Bosa C., M. Karlsson M., A. Cotes, P. Witzgall. 2011. Respuesta de *Tecia solanivora* (Lepidoptera: Gelechiidae) a compuestos volátiles de papa, *Solanum tuberosum*. Rev Colomb Entomol 37:1–7.
- Bosa, F.; A. Cotes; T. Fukumoto; M. Bengtsson; P. Witzgall. 2005. Pheromone-mediated communication disruption in Guatemalan potato moth *Tecia solanivora* Povolny (Lepidoptera: Gelechiidae). Entomologia Experimentalis et Applicata 114:137-142
- Bourke, P., R. Voorrips, R. Visser, C. Maliepaard. 2015. The double reduction landscape in tetraploid potato as revealed by a high-density linkage map. Genetics.10.1534.
- Bradeen, J. y C. Kole. 2017. Genetics, genomics and breeding of potato. CRC Press. 296 p.
- Bryan G., K. McLean, B. Pande, A. Purvis, C. Hackett, *et al.* 2004. Genetical dissection of H3-mediated polygenic PCN resistance in a heterozygous autotetraploid potato population. Mol Breed.14:105–116.
- Bryan G., K. McLean, E. Bradshaw, S. De Jong, M. Phillips, L. Castelli, R. Waugh. 2002. Mapping QTLs for resistance to the cyst nematode *Globodera pallida* derived from the wild potato species *Solanum vernei*. Theor Appl Genet.105(1):68-77.
- Brigneti, G, A. Martin-Hernandez, H. Jin, J. Chen, D. Baulcombe, *et al.* 2004. Virus-induced gene silencing in Solanum species. Plant J.;39: 264-272.
- Broman K., S. Sen. 2009. Non-normal phenotypes. In: A Guide to QTL Mapping with R/qtl. Springer New York, New York, NY, pp 135-151. doi:10.1007/978-0-387-92125-9\_5
- Brouwer D., E. Jones, D. Clair. 2004. QTL analysis of quantitative resistance to *Phytophthora infestans* (late blight) in tomato and comparisons with potato. Genome. Jun; 47(3):475-92.
- Bryan, G. 2011. Mapping complex potato traits. Genetics, genomics and breeding of potato, 113–132.
- Cadena, M., A. Naranjo y C. Ñustez. 2005. Evaluating the response of 60 *Solanum phureja* (Juz. et Buk.) genotypes to attacks by the Guatemalan moth (*Tecia solanivora* Povolny). Agronomía Colombiana. 23 (1): 112-116.
- Camera, L., F. L'haridon, J. Astier, M. Zander, E. Abou-Mansour, G. Page, C. Thurow, D. Wendehenne, C. Gatz, J. Métraux, O. Lamotte. 2011. The glutaredoxin ATGRXS13 is required to facilitate *Botrytis cinerea* infection of *Arabidopsis thaliana* plants. Plant J. 68(3):507-19.
- CAR, 2008. Estudio técnico para la propuesta de declaratoria como área protegida del predio Tibaitatá. Aspectos físicos. Ubicación Geográfica. 63 p.
- Censo Nacional Agropecuario (CNA). 2016. Boletín ENA. En [http://www.dane.gov.co/files/investigaciones/agropecuario/enda/ena/2016/boletin\\_ena\\_2016.pdf](http://www.dane.gov.co/files/investigaciones/agropecuario/enda/ena/2016/boletin_ena_2016.pdf).
- Cely, L., y Barreto, N. 2014. Comunicación personal. Un genotipo de la CCC de papa evaluado por resistencia (antibiosis y antixenosis) en condiciones de laboratorio, almacenamiento, casa de malla y campo en parcelas experimentales. Informe técnico final de producto. CORPOICA. 30 p.
- Chen L., B. Hou, S. Lalonde, H. Takanaga, M. Hartung, X. Qu, W. Guo, J. Kim, W. Underwood, B. Chaudhuri, D. Chermak, G. Antony, F. White, S. Somerville, M. Mudgett, W. Frommer. 2010. Sugar transporters for intercellular exchange and nutrition of pathogens. Nature. 468(7323):527-32.
- Chen, W., C. Kastner, D. Nowara, E. Oliveira-Garcia, T. Rutten, Y. Zhao, H. Deising, J. Kumlehn, P. Schweizer. 2016. Host-induced silencing of *Fusarium culmorum* genes protects wheat from infection. J Exp Bot. 67(17): 4979–4991

- Collins A., Milbourne D., Ramsay L., Meyer R., Chatot-Balandras C., Oberhagemann P., 1999. QTL for field resistance to late blight in potato are strongly correlated with maturity and vigour. *MolBreed.* 5(5):387–98.
- Costanzo S., B. Christ, K. Haynes. 2004. Late blight resistance in a diploid full-sib potato family. *Plant Breeding* 123 (4):377-381. doi:10.1111/j.1439-0523.2004.00999.
- Crow, J. 2001. *Encyclopedia of Genetics. Heterosis.* 933-934.
- Cui, F., S. Wu, W. Sun, G. Coaker, B. Kunkel, P. He, L. Shan. 2013. The *Pseudomonas syringae* Type III effector AvrRpt2 promotes pathogen virulence via stimulating arabidopsis auxin/indole acetic acid protein turnover. *Plant Physiology* 162, 1018–1029.
- da Silva, W., J. Ingram, C. Hackett, J. Coombs, D. Douches, G. Bryan, W. De Jong, y S. Gray. 2017. Mapping loci that control tuber and foliar symptoms caused by PVY in Autotetraploid Potato (*Solanum tuberosum* L.). G3: Genes|Genomes|Genetics. doi:10.1534/g3.117.300264.
- Danan S., Veyrieras J., Lefebvre V. 2011. Construction of a potato consensus map and QTL meta-analysis offer new insights into the genetic architecture of late blight resistance and plant maturity traits. *BMC Plant Biology.*, 11:16.
- DeYoung, B. and S. Clark. 2001. Signaling through the CLAVATA1 receptor complex. *Plant Molecular Biology* 46: 505–513.
- Development Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Douches, D., C. Hirsch, N. Manrique-Carpintero, A. Massa, J. Coombs *et al.*, 2014 The Contribution of the Solanaceae Coordinated Agricultural Project to Potato Breeding. *Potato Res.* 57: 215-224.
- Erb, M. V. Flors, D. Karlen, E. de Lange, C. Planchamp, M. D'Alessandro, T. Turlings, J. Ton. 2009. Signal signature of aboveground-induced resistance upon belowground herbivory in maize. *Plant J.* 59:292–302
- Espinel-Correal, C., M. López-Ferber, J. Zeddám, L. Villamizar, J. Gómez, A. Cotes, X. Léry. Experimental mixtures of *Phthorimaea operculella* granulovirus isolates provide high biological efficacy on both *Phthorimaea operculella* and *Tecia solanivora* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Journal of Invertebrate Pathology* 110 (2012) 375–381.
- Estrada, N. 2000. La biodiversidad en el mejoramiento genético de la papa. Plural editores, 2000 - 372 p.
- Falconer, D. y T. Mackay, 1996 *Introduction to Quantitative Genetics*, Longmans Green, Harlow, Essex, UK. Ed 4. 480 p.
- FAOSTAT.2017. Producción mundial. En: <http://www.fao.org/faostat/en/#data>.
- FEDEPAPA. 1998. Reporte técnico. 1997-1998.
- Felcher, K., J. Coombs, A. Massa, C. Hansey, J. Hamilton *et al.*, 2012 Integration of two diploid potato linkage maps with the potato genome sequence. *PLoS ONE* 7 (4).
- Forbes, G., Pérez, W., y Andrade Piedra, J. 2014. Procedimiento para Evaluación Estándar y Manejo de Datos de Clones Avanzados de Papa. Módulo 3: Evaluación de la resistencia en genotipos de papa a *Phytophthora infestans* bajo condiciones de campo. Guía para Colaboradores Internacionales. Lima (Perú). Centro Internacional de la Papa (CIP). 50 p.
- Fowden, M. y P. Jennings. 1984. Mejoramiento de plantas resistentes a insectos. Primera edición. Editorial Limusa, México D.F. 250 p.
- Fry, W. E. 1978. Quantification of general resistance of potato cultivars and fungicide effects for integrated control of potato late blight. *Phytopathology* 68:1650–1655.
- Fry, W., P. Birch, H. Judelson, J. Grunwald, G. Danies, *et al.*, 2015. Five reasons to consider *Phytophthora infestans* a reemerging pathogen. *Phytopathology*, Vol. 105. No 7.

- Fry, W., 2016. *Phytophthora infestans*: New Tools (and Old Ones) Lead to New Understanding and Precision Management. *Annu Rev Phytopathol.* 4; 54:529-47.
- Fu, J., H. Liu, Y. Li, H. Yu, X. Li, J. Xiao, S. Wang. 2011. Manipulating broad-spectrum disease resistance by suppressing pathogen-induced auxin accumulation in rice. *Plant Physiology* 155, 589–602.
- García, H., Marín, M., Jaramillo, S. y Cotes, J. 2008. Sensitivity to four systemic fungicides of Colombian isolates of *Phytophthora infestans*. *Agron. colomb.* vol.26 no.1.
- Gebhardt, C. 2016. The historical role of species from the Solanaceae plant family in genetic research. *Theor Appl Genet.* 14 p.
- Gebhardt, C. y J.P.T. Valkonen. 2001. Organization of genes controlling disease resistance in the potato genome. *Annu. Rev. Phytopathol.* 39, 79-102.
- Gebhardt C., E. Ritter, A. Barone, T. Debener, B. Walkemeier, U. Schachtschabel, H. Kaufmann, R. Thompson, M. Bonierbale, M. Ganal, S. Tanksley y F. Salamini. 1991. RFLP maps of potato and their alignment with the homoeologous tomato genome. *Theor Appl Genet.* 83(1):49-57.
- Goff, K., K. Ramonell. 2007. The Role and Regulation of Receptor-Like Kinases in Plant Defense. *Gene Regul Syst Bio.* 1: 167–175.
- Gupta S., A. Rai, S. Kanwar, T. Sharma. 2012. Comparative Analysis of Zinc Finger Proteins Involved in Plant Disease Resistance. *PLoS ONE* 7(8): e42578.
- Guzman C., R. Peña, R. Singh, E. Autrique, S. Dreisigacker, J. Crossa, J. Rutkoski, J. Poland, S. Battenfield. 2016. Wheat quality improvement at CIMMYT and the use of genomic selection on it. *Applied & Translational Genomics.* 11:3–8.
- Hackett, C. A., J.E. Bradshaw, R. C. Meyer, J. W. McNicol y D. Milbourn. 1998. Linkage analysis in tetraploid species: a simulation study. *Genet. Res.* 71: 143-153.
- Hackett, C. A., K. McLean, y G. J. Bryan. 2013. Linkage analysis and QTL mapping using SNP dosage data in a tetraploid potato mapping population. *PLoS ONE* 8 (5).
- Hackett, C., J. Bradshaw, y G. Bryan. 2014. QTL mapping in autotetraploids using SNP dosage information. *Theor. Appl. Genet.:* 127: 1885-1904.
- Hackett, C., B. Boskamp, A. Vogogias, K. Preedy, and I. Milne. 2017. TetraploidSNPMap: Software for Linkage Analysis and QTL Mapping in Autotetraploid Populations Using SNP Dosage Data. *Journal of Heredity*, 438–442.
- Hamilton, J., C. Hansey, B. Whitty, K. Stoffel, A. Massa, A. Van Deynze, W. De Jong, *et al.* 2011. Single nucleotide polymorphism discovery in elite North American potato germplasm. *BMC Genomics* 12: 302–313.
- Hwang, J., W. Song, D. Hong, D. Ko, Y. Yamaoka, S. Jang, S. Yim, E. Lee, D. Khare, K. Kim, M. Palmgren, H. Yoon, E. Martinoia and Y. Lee. 2016. Plant ABC Transporters Enable Many Unique Aspects of a Terrestrial Plant's Lifestyle. *Molecular Plant* 9, 338–355.
- Itkin M., U. Heinig, O. Tzfadia, A. Bhide, B. Shinde, P. Cardenas, S. Bocobza, T. Unger, S. Malitsky, R. Finkers, Y. Tikunov, A. Bovy, Y. Chikate, P. Singh, I. Rogachev, J. Beekwilder, A. Giri, A. Aharoni. 2013. Biosynthesis of antinutritional alkaloids in solanaceous crops is mediated by clustered genes. *Science* 341:175–179.
- INIAP, and PNRT., 1997. Potato/Project FORTIPAPA, Annual Report. Quito, Ecuador: INIAP/PNRT:39-40.
- Jupe F., L. Pritchard, G. Etherington, K. MacKenzie, P. Cock, F. Wright, S. Sharma, D. Bolser, G. Bryan, J. Jones, I. Hein. 2012. Identification and localization of the NB-LRR gene family within the potato genome. *BMC Genomics* 13:75.

- Karlsson, M. M. Proffit, G. Birgersson. 2017. Host-plant location by the Guatemalan potato moth *Tecia solanivora* is assisted by floral volatiles. *Chemoecology*. 27:187–198.
- Kloosterman, B., J. A. Abelenda, M. M. Carretero-Gomez, M. Oortwijn, J. M. de Boer. 2013. Naturally occurring allele diversity allows potato cultivation in northern latitudes. *Nature* 495: 246-250.
- Kola, V., P. Renuka, M. Madhav, S. Mangrauthia. 2015. Key enzymes and proteins of crop insects as candidate for RNAi based gene silencing. *Front Physiol*. 22; 6:119.
- Kolliopoulou A. y L. Swevers. 2014. Recent progress in RNAi research in Lepidoptera: intracellular machinery, antiviral immune response and prospects for insect pest control. *Curr Opin Insect Sci*. 6:28–34.
- Kosambi, D. 1943 The estimation of map distances from recombination values. *Annals of Eugenics*, 12: 172–175.
- Kumar, P. E. Vargas, E. Garrido, K. Poveda y G. Jander. 2016. Potato tuber herbivory increases resistance to aboveground lepidopteran herbivores. *Oecologia*.182:177–187.
- Leonards-Schippers, Gieffers W, Schafer-Pregl. R, Ritter E., Knapp S., Salamini F., 1994. Quantitative resistance to *Phytophthora infestans* in potato: a case study for QTL mapping in an allogamous plant species. *Genetics*.1994;137(1):67–77.
- Lim, P., I. Lee, J. Kim, H. Kim, J. Ryu, H. Woo and H. Nam. 2010. Auxin response factor 2 (ARF2) plays a major role in regulating auxin-mediated leaf longevity. *J Exp Bot*. 61(5): 1419–1430.
- Liu, Z., J. Yan J., Li, Qin Luo, Qiujie Yan, Zhi-Bin Liu, Li-Ming Ye, Jian-Mei Wang, Xu-Feng Li, Yi Yang. UDP-Glucosyltransferase71C5, a Major Glucosyltransferase, Mediates Abscisic Acid Homeostasis in Arabidopsis. 2015. *Plant Physiol*. 67(4): 1659–1670.
- Llorente, F., P. Muskett, A. Sánchez-Vallet, G. López, B. Ramos, C. Sánchez-Rodríguez, L. Jordá, J. Parker, A. Molina. 2008. Repression of the Auxin Response Pathway Increases Arabidopsis Susceptibility to Necrotrophic Fungi. *Molecular Plant*. Volume 1, Issue 3, 496-509.
- Luo, Z.W., C. Hackett, J. Bradshaw, J. McNicol y D. Milbourne. 2000. Predicting parental genotypes and gene segregation for tetrasomic inheritance. *Theoretical and Applied Genetics*. 100: 1067-1073.
- Luo, Z., R. Zhang y J. Kearsey.2004. Theoretical basis for genetic linkage analysis in autotetraploid species. *Proc.Natl. Acad. Sci. USA*. 101:7040-7045.
- Macleod, A. 2005. Data sheets on quarantine pests. *Tecia solanivora*. *European and Mediterranean Plant Protection Bulletin* 35: 399-401.
- Manrique-Carpintero N., J. Tokuhisa, I. Ginzberg, R. Veilleux. 2014. Allelic variation in genes contributing to glycoalkaloid biosynthesis in a diploid interspecific population of potato. *Theor Appl Genet.*;127(2):391-405.
- Massa, A., N. Manrique, N., Coombs, J., Zarka, D., Boone, E., Kirk, W., Hackett, C., Bryan, G., Douches, D. 2015. Genetic linkage mapping of economical important traits in cultivates tetraploid potato (*Solanum tuberosum* L.). *G3*. 14;5(11):2357-64.
- Meyer, R.C., Milbourne, D., Hackett, C.A., Bradshaw, J.E., McNicol, J.W. *et al.*, 1998. Linkage analysis in tetraploid potato and associations of markers with quantitative resistance to late blight (*Phytophthora infestans*). *Molecular and General Genetics* 259: 150-160.
- Mosquera, T. Alvarez, M. Jiménez-Gómez, J., Muktar M., Paulo M., Steinemann S., Li J., Draffehn A., Hofmann A., Lübeck J., Strahwald J., Tacke E., Hofferbert H., Walkemeier B., Gebhardt C. 2016. Targeted and Untargeted Approaches Unravel Novel Candidate Genes and Diagnostic SNPs for Quantitative Resistance of the Potato (*Solanum tuberosum* L.) to *Phytophthora infestans* Causing the Late Blight Disease. *Plos One*. 11 (6).

- Morel, J., C. Godon, P. Mourrain, C. Béclin, S. Boutet, F. Feuerbach, F. Proux, and H. Vaucheret. 2002. Fertile Hypomorphic ARGONAUTE (*ago1*) Mutants Impaired in Post-Transcriptional Gene Silencing and Virus Resistance. *Plant Cell*. 14(3): 629–639.
- Mosquera, T., D. Cuéllar, M. Álvarez, M. Angarita, M. Delgado y D. Juyó. 2013. La genética de la papa frente a la gota. Editorial Universidad Nacional de Colombia. 180 p.
- Müllner, D. 2013. Fastcluster: Fast Hierarchical, Agglomerative Clustering Routines for R and Python, *Journal of Statistical Software* 53 (2013), no. 9, 1–18.
- Muranty, H., M. Troggo, I. Ben, M. Al Rifaï, A. Auwerkerken, E. Banchi, R. Velasco, P. Stevanato, W. van de Weg, M. Di Guardo, S. Kumar, F. Laurens & M. Bink. 2015. Accuracy and responses of genomic selection on key traits in apple breeding. *Horticulture Research*. 2: 15060 .
- Núñez, C. 2011. Variedades Colombianas de papa. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de agronomía. 50 p.
- Oberhagemann P, Chatot-Balandras C., Schafer-Pregl R., Wegener D., Palomino C., Salamini F. 1999. A genetic analysis of quantitative resistance to late blight in potato: towards marker-assisted selection. *MolBreed*.1999;5(5):399–415
- Okushima, Y., P. Overvoord, K. Arima, J. Alonso, A. Chan, C. Chang, J. Ecker, B. Hughes, A. Lui, D. Nguyen, C. Onodera, H. Quach, A. Smith, G. Yu, A. Theologis. 2015. Functional genomic analysis of the AUXIN RESPONSE FACTOR gene family members in *Arabidopsis thaliana*: unique and overlapping functions of ARF7 and ARF19. *Plant Cell*.17(2):444-63.
- Ortiz R., M. Iwanaga, K. Raman y M. Palacios. 1990. Breeding for resistance to potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller), in diploid potatoes. *Euphytica*. Volume 50, Issue 2, pp 119–125.
- Pan, S., E. Czarnecka-Verner, and W. Gurley. 2000. Role of the TATA Binding Protein–Transcription Factor IIB Interaction in Supporting Basal and Activated Transcription in Plant Cells. *Plant Cell*. 12(1): 125–136.
- Piisilä, M., M. Keceli, G. Brader, L. Jakobson, I. Jöesaar, N. Sipari, H. Kollist, E. Tapio and T. Kariola. 2015. The F-box protein MAX2 contributes to resistance to bacterial phytopathogens in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology*. 15:53.
- Poveda, K., M. Góme, R. Halitschke y A. Kessle. 2012. Over compensating plants: their expression of resistance traits and effects on herbivore preference and performance. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 143: 245–253.
- Preedy K. y C. Hackett. 2016. A rapid marker ordering approach for high-density genetic linkage maps in experimental autotetraploid populations using multidimensional scaling. *Theor Appl Genet*. 129(11):2117-2132.
- Quattrocchio, F., Verweij, W., Kroon, A., Spelt, C., Mol, J., & R. Koes. 2006. PH4 of *Petunia* Is an R2R3 MYB Protein That Activates Vacuolar Acidification through Interactions with Basic-Helix-Loop-Helix Transcription Factors of the Anthocyanin Pathway. *The Plant Cell*, 18(5), 1274–1291. <http://doi.org/10.1105/tpc.105.034041>.
- Raigosa, N., M. Amaya, S. Jaramillo, L. Lagos y M. Marín. Variabilidad genética de aislamientos colombianos de *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary en solanáceas cultivadas en Colombia. *Rev.Fac.Nac.Agron.*, Volumen 62, Número 1.
- Raman, K., M. Iwanaga, M. Palacios y R., Egusquiza, 1981. Breeding for resistance to potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller). *American Potato Journal* 58: 516.
- Ramakrishnan, A., C. Ritland, R. Blas and A. Riseman. 2015. Review of Potato Molecular Markers to Enhance Trait Selection. *American Journal of Potato Research*. 92 (4): 455–472.

- Rietman, H., G. Bijsterbosch, L. M. Cano, H. R. Lee, J. H. Vossen. 2012. Qualitative and quantitative late blight resistance in the potato cultivar Sarpo Mira is determined by the perception of five distinct RXLR Effectors. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 25: 910-919.
- Richter, R., C. Behringer, M. Zourelidou, C. Schwechheimer. 2013. Convergence of auxin and gibberellin signaling on the regulation of the GATA transcription factors GNC and GNL in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 110, 13192–13197.
- Rodrigues, T. y A. Figueira. 2016. Management of Insect Pest by RNAi — A New Tool for Crop Protection. En. Ibrokhim, A. *RNA Interference*. Ch. 18.
- Rodríguez, L.E. 2010. Origins and evolution of cultivated potato. A review. *Agron. colomb.* vol.28 no.1.
- Schwarz, G. 1978. Estimating the dimension of a model. *Ann. Stat.* 6: 461-464.
- Sharma, S. K., D. Bolser, J. de Boer, M. Sønderkær, W. Amoros *et al.*, 2013. Construction of reference chromosome-scale pseudomolecules for potato: Integrating the potato genome with genetic and physical maps. *G3: Genes|Genomes|Genetics* 3: 2031-2047.
- Shikha M., A. Kanika, A. Rao, M. Mallikarjuna, H. Gupta, T. Nepolean. 2017. Genomic Selection for Drought Tolerance Using Genome-Wide SNPs in Maize. *Frontiers in Plant Science*. 8:550.
- Sliwka J., Jakuczun H., Lebecka R., Marczewski W., Gebhard C., Zimnoch-Guzowska E. 2007. Tagging QTLs for late blight resistance and plant maturity from diploid wild relatives in a cultivated potato (*Solanum tuberosum*) background. *TheorApplGenet.*;115(1):101–12.
- Sinden S., I. Sanford, W. Cantelo, K. Deahl. 1986. Leptine glycoalkaloids and resistance to the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) in *Solanum chacoense*. *Environ entomol.* 15:1057–1062.
- Simko I. 2002. Comparative analysis of quantitative trait loci for foliage resistance to *Phytophthora infestans* in tuber-bearing Solanum species. *Amer J Potato Res* 79:125–132.
- Slater A., N. Cogan, J. Forster, B. Hayes, H. Daetwyler. 2016. Improving Genetic Gain with Genomic Selection in Autotetraploid Potato. *Plant Genome*. 9(3).
- Sverrisdóttir E., S. Byrne, E. Sundmark, H. Johnsen, H. Kirk, T. Asp, L. Janss, K. Nielsen. 2017. Genomic prediction of starch content and chipping quality in tetraploid potato using genotyping-by-sequencing. *Theor Appl Genet.* 2017 Oct;130(10):2091-2108.
- Soriano, J. 2000. Algunos aspectos relacionados con el comportamiento de *Tecia solanivora* (Polilla Guatemalteca) en condiciones de cultivo. *Papas Colombianas* 2000, con el mejor entorno ambiental, 3(1-2), 168-173.
- Spooner D. 2016. Species delimitations in plants: lessons learned from potato taxonomy by a practicing taxonomist. *Jnl of Sytematics Evolution*, 54: 191–203. doi:10.1111/jse.12203.
- Strauss, S., W. Watson, y M. Allen. 2003. Predictors of male and female tolerance to insect herbivory in *Raphanus raphanistrum*. *Ecology*, 84, 2074-2082.
- Sukhotu, T. y K. Hosaka. 2006. Origin and evolution of Andigena potatoes revealed by chloroplast and nuclear DNA markers. *Genome* 49, 636-647.
- Tan M., R. Hutten, C. Celis, T. Park, R. Niks, R. Visser van H. Eck, 2008. The RPi-mcd1 locus from *Solanum microdontum* in-volved in resistance to *Phytophthora infestans*, causing a delay in infection, maps on potato chromosome 4 in a cluster of NBS-LRRgenes. *Mol Plant-Microbe Interact* 21:909–918.
- Torres, E., Torres, J., Moreno, C. and Arango, R. 2012. Development of transgenic lines from a male-sterile potato variety, with potential resistance to *Tecia solanivora* Povolny. *Agron. colomb.* vol.30 no.2.

- Thorwarth P., J. Ahlemeyer, A. Bochar, K. Krumnacker, H. Blümel, E. Laubach, N. Knöchel, L. Cselényi, F. Ordon, K. Schmid. 2017. Genomic prediction ability for yield-related traits in German winter barley elite material. *Theor Appl Genet.* (8):1669-1683.
- Torres F. 1998. Biología y manejo integrado de la polilla centroamericana de la papa *Tecia solanivora* (Polvony) en Venezuela. Convenio FONAIAP-UNET. 60 p.
- Valderrama, A., N. Velásquez, E. Rodríguez, A. Zapata, M. Zaidi, I. Altosaar, R. Arango. 2007. Resistance to *Tecia solanivora* (Lepidoptera: Gelechiidae) in three transgenic Andean varieties of potato expressing *Bacillus thuringiensis* Cry1Ac protein. *Journal of Economic Entomology* 100 (1): 172-179.
- Vales M., C. Schön, F. Capettini, X. Chen, A. Corey, D. Mather, C. Mundt, K. Richardson, J. Sandoval-Islas, H. Utz, P. Hayes. 2005. Effect of population size on the estimation of QTL: a test using resistance to barley stripe rust. *Theor Appl Genet.* 111(7):1260-70.
- Valkonen J., M. Keskitalo, T. Vasara, I. Pietilä. 1996. Potato glycoalkaloids: a burden or a blessing ?. *Crit rev Plant.* 15:1–20.
- Vert, G., C. Walcher, J. Chory, J. Nemhauser. 2008. Integration of auxin and brassinosteroid pathways by Auxin Response Factor 2. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105, 9829–9834.
- Villanueva, D. y C. Saldamando. 2013. *Tecia solanivora*, Povolny (Lepidoptera: Gelechiidae): una revisión sobre su origen, dispersión y estrategias de control biológico. *ing. cienc.*, vol. 9, no. 18.
- Villanueva, D., J. Torres, H. Rivera, V. Núñez, R. Arango y F. Ángel. 2014. Colombian genetically modified potato lines resistant to *Tecia solanivora* (Lepidoptera: Gelechiidae) under a confined field. *Revista Colombiana de Entomología* 40 (2): 148-157.
- Visker M., Keizer L., Van Eck H., Jacobsen E., Colon L., Struik P. 2003. Can the QTL for late blight resistance on potato chromosome 5 be attributed to foliage maturity type?. *TheorApplGene.* 106(2):317– 25.
- Voorrips, R., G. Gerrit y B. Vosman. 2011. Genotype calling in tetraploid species from bi-allelic marker data using mixture models. *BMC Bioinformatics*, 12:172.
- Voorrips, R.E., 2002. MapChart: Software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs. *The Journal of Heredity* 93 (1): 77-78.
- Vos P., J. Uitdewilligen, R. Voorrips. 2015. Development and analysis of a 20K SNP array for potato (*Solanum tuberosum*): an insight into the breeding history. *Theor Appl Genet.* 128(12):2387-401.
- Watanabe, K. 2015. Potato genetics, genomics, and applications. *Breed Sci.*; 65(1): 53–68.
- Wu, R., C. Ma, Casella, G. 2007. *Statistical genetics of quantitative traits.* Springer. 371 p.
- Xu S. 2003. Theoretical Basis of the Beavis Effect. *Genetics* 165 (4):2259-2268
- Xu, F, L. Yafei, T. Chunfa, W. Weimiao, Z. Xuli, Y. Danni, Y. Qin, Z. Jian, P. Xiaoming, M. M. Tobias y W. Rongling. 2013. A statistical model for QTL mapping in polysomic autotetraploids underlying double reduction Briefings in bioinformatics. Vol 15. NO 6. 1044- 1056.
- Xu, Y., J. Mao, W. Chen, T. Qian, S. Liu, W. Hao, C. Li, L. Chen. 2016. Identification and expression profiling of the auxin response factors (ARFs) in the tea plant (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) under various abiotic stresses. In *Plant Physiology and Biochemistry*, Volume 98, 2016, Pages 46-56.
- Yao, C., Y. Wu, H. Nie, D. Tang. 2012. RPN1a, a 26S proteasome subunit, is required for innate immunity in Arabidopsis. *Plant J.* 71(6):1015-28.



- 
- Yogendra K., D. Pushpa, K. Mosa, A. Kushalappa, A. Murphy, T. Mosquera. 2014. Quantitative resistance in potato leaves to late blight associated with induced hydroxycinnamic acid amides. *Funct Integr Genomics*;14(2):285-98.