

# Late blight resistance of Ecuadorian potato landraces: field evaluation and farmer's perception

Resistencia a lancha de papas nativas ecuatorianas:  
evaluación en campo y percepción de agricultores

Míldio de batata do Equador: avaliação de campo e  
percepção dos agricultores

Álvaro Monteros-Altamirano<sup>1\*</sup> and Ricardo Delgado<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias, INIAP, Departamento Nacional de Recursos Fitogenéticos. Estación Experimental Santa Catalina. Quito. Código Postal: 171108. Correo electrónico: alvaro.monteros@iniap.gob.ec; . <sup>2</sup>Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias, INIAP, Programa Nacional de Banano y Plátano. Estación Experimental Litoral Sur. Correo electrónico: Ricardo.delgado@iniap.gob.ec; .

## Abstract

Late blight, caused by *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, is one of the most devastating diseases of potato world-wide. A field experiment, in a location under high *P. infestans* pressure, was carried out in Ecuador to assess resistance or susceptibility to late blight of 31 potato landraces collected in Carchi, Chimborazo and Loja. Resistant commercial varieties (I-Fripapa) and a susceptible (Superchola) were included as references. Based on the Area Under the Disease Progress Curve (AUDPC) three categories were scored: resistant, intermediate and susceptible. The landraces under study showed different responses to late blight in the experimental field. Only, five landraces showed the best field resistance: Uva, Chaucha roja, Guata amarilla, Coneja and Chaucha ratona. Additionally, a survey to 150 farmers growing potato landraces in these three provinces identified the main diseases affecting their potatoes. Informal conversations with these farmers both during the collections and during farmer meetings provided additional information regarding late blight and their perception of landrace resistance. Similar to farmers growing commercial varieties also farmers currently cultivating landraces consider late blight as the main disease in their potatoes. Probably the broad crop diversity on their farms and the planting of potato landrace mixtures reduces the late blight severity

---

Received el 20-04-2020 • Accepted el 11-12-2020

\*Corresponding author. Email: [alvaro.monteros@iniap.gob.ec](mailto:alvaro.monteros@iniap.gob.ec)

effects within their potato fields. Possible strategies to improve late blight resistance in potato in Ecuador could include the identification of accessions with resistance among local landraces, wild potato relatives and/or the introduction of new sources of resistance from other origins.

**Key words:** disease, AUDPC, diversity, *Phytophthora infestans*, *Solanum tuberosum* L.

## Resumen

La lancha (tizón tardío), causada por *Phytophthora infestans* es una de las enfermedades más devastadoras de la papa en el mundo. Un experimento de campo, en un lugar con alta presión de *P. infestans*, en Ecuador, permitió evaluar la resistencia o susceptibilidad a esta enfermedad en 31 variedades locales de papa recolectadas en Carchi, Chimborazo y Loja. Se incluyeron como referencias una variedad comercial resistente (I-Fripapa) y otra susceptible (Superchola). Con base en el área bajo la curva de progreso de la enfermedad (AUDPC), se establecieron tres categorías: resistente, intermedia y susceptible. Las variedades en estudio mostraron diferentes respuestas a la enfermedad y solo cinco variedades locales mostraron la mejor resistencia de campo: Uva, Chaucha roja, Guata amarilla, Coneja y Chaucha ratona. Además, una encuesta a 150 agricultores que cultivan variedades locales de papa en estas tres provincias identificó a la lancha como la más importante. Conversaciones informales durante las colectas y reuniones de estos agricultores, proporcionaron información sobre la resistencia de sus variedades locales a la lancha. Probablemente, la amplia diversidad de cultivos en sus granjas y la siembra de mezclas de variedades locales de papa reducen los efectos de severidad de la lancha dentro de sus campos. Una posible estrategia para mejorar la resistencia a lancha de papa puede ser la identificación de accesiones con resistencia entre variedades nativas locales, parientes silvestres de la papa o la introducción de nuevas fuentes de resistencia de otros orígenes.

**Palabras clave:** AUDPC, diversidad, *Phytophthora infestans*, *Solanum tuberosum* L.

## Resumo

Lancha (requeima), causada por *Phytophthora infestans*, é uma das doenças da batata mais devastadoras do mundo. Um experimento de campo, em local com alta pressão de *P. infestans*, no Equador, permitiu avaliar a resistência ou suscetibilidade a esta doença em 31 variedades locais de batata coletadas em Carchi, Chimborazo e Loja. Uma variedade comercial resistente (I-Fripapa) e outra suscetível (Superchola) foram incluídas como referências. Com base na área sob a curva de progresso da doença (AUDPC), foram estabelecidas três categorias: resistente, intermediário e suscetível. As variedades em estudo apresentaram diferentes respostas à doença e apenas cinco variedades locais apresentaram

a melhor resistência de campo: Uva, Chaucha, Roja, Guata amarilla, Coneja e Chaucha ratona. Além disso, uma pesquisa com 150 agricultores que cultivavam variedades locais de batata nessas três províncias identificou o barco como o mais importante. Conversas informais durante as coletas e reuniões desses agricultores forneceram informações sobre a resistência de suas variedades locais ao barco. Provavelmente, a grande diversidade de culturas em suas fazendas e o plantio de misturas de variedades locais de batata reduzem os efeitos da severidade do barco em seus campos. Uma possível estratégia para melhorar a resistência à lancha de batata pode ser a identificação de acessos com resistência entre variedades nativas locais, parentes selvagens da batata ou a introdução de novas fontes de resistência de outras origens.

**Palavras chave:** AUDPC, diversidade, *Phytophthora infestans*, *Solanum tuberosum* L.

## Introduction

Late blight, caused by *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, is one of the most devastating diseases of potato world-wide (Birch and Whisson, 2001). The disease is also a limiting factor in potato production in Ecuador (Oyarzún *et al.*, 2002). It has been observed that under extreme climatic conditions, the potato crop can be destroyed within a few days after the first symptoms are visible (Oyarzún *et al.*, 2001). All the information on the importance of late blight is based on commercially grown potatoes in Ecuador. However, Ecuadorian farmers also maintain old potato landraces in their fields (Monteros *et al.*, 2017). These landraces have endured biotic and abiotic stresses for generations and are still maintained under low input conditions.

Resistance to late blight may be based on vertical resistance or horizontal resistance. Vertical resistance is based on major genes which include amongst others the so-called the NBS-LRR type of resistance

## Introducción

El Tizón tardío, causado por *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, es una de las enfermedades más devastadoras de la papa en todo el mundo (Birch y Whisson, 2001). Ésta enfermedad es también un factor limitante en la producción de la papa en Ecuador (Oyarzún *et al.*, 2002). Se ha observado que, bajo condiciones climáticas extremas, el cultivo de papa puede ser destruido dentro de pocos días, después de los primeros síntomas visibles (Oyarzún *et al.*, 2001). Toda la información sobre la importancia del tizón tardío se basa en papas cultivadas comercialmente en Ecuador. Sin embargo, agricultores ecuatorianos también mantienen variedades autóctonas de papa en sus campos (Monteros *et al.*, 2017). Estas variedades locales han soportado estrés biótico y abiótico durante generaciones y aún se mantienen en condiciones de bajo consumo.

La resistencia al tizón tardío puede basarse en la resistencia vertical o la resistencia horizontal.

genes (nucleotide binding site, NBS and leucine rich repeat region, LRR). Such resistance (R)-genes often originate from wild relatives of potato (Van der Vossen *et al.*, 2003; Tan *et al.*, 2008; Pel *et al.*, 2009; Lokossou *et al.*, 2010; Jacobs *et al.*, 2010). Horizontal resistance, also known as quantitative or field resistance, is based on multiple genes that each have a relatively small effect and, in theory, render the host partially resistant to all races of the pathogen (Pereira *et al.*, 2012). Some authors consider field resistance more stable than resistance based on R-genes (Pereira *et al.*, 2012; Wulff *et al.*, 2007; Brown and Caligari, 2008). However, also pyramiding of R-genes has been suggested as a strategy for obtaining late blight resistance (Tan *et al.*, 2010).

The Andean cultivated potatoes *S. tuberosum* ssp. *andigenum* and *S. phureja* are reported to have quantitative resistance (Cañizares and Forbes, 1995; Pereira *et al.*, 2012). Pérez *et al.* (2014) assessed wild and cultivated potato accessions for resistance to the oomycete pathogen *Phytophthora infestans*, wide phenotypic variation was found. Gabriel *et al.* (2007), found good quantitative resistance in *S. tuberosum* ssp. *andigenum* accessions when compared to accessions of *S. stenotomum*, *S. juzepczukii* and *S. ajanhuiri* from Bolivia. In evaluations of Ecuadorian landraces of *S. phureja*, mostly susceptible material was found, but also some accessions with field resistance to late blight were identified (Cañizares and Forbes, 1995). One of the resistant accessions

La resistencia vertical se basa en genes principales que incluyen, entre otros, el denominado tipo de genes de resistencia NBS-LRR (sitio de unión de nucleótidos, NBS y región de repetición rica de leucina, LRR). Tales genes de resistencia (R) a menudo se originan en parientes silvestres de la papa (Van der Vossen *et al.*, 2003; Tan *et al.*, 2008; Pel *et al.*, 2009; Lokossou *et al.*, 2010; Jacobs *et al.*, 2010). La resistencia horizontal, también conocida como cuantitativa o resistencia de campo, se basa en múltiples genes, cada uno tiene un efecto relativamente pequeño y, en teoría, hace que el huésped sea parcialmente resistente a todas las razas del patógeno (Pereira *et al.*, 2012). Algunos autores consideran que la resistencia de campo es más estable que la resistencia basada en genes R (Pereira *et al.*, 2012; Wulff *et al.*, 2007; Brown y Caligari, 2008). Sin embargo, también se ha sugerido la piramidación de genes R como una estrategia para obtener resistencia al tizón tardío (Tan *et al.*, 2010).

Las papas andinas cultivadas *S. tuberosum* ssp. *andigenum* y *S. phureja* reportan que tienen resistencia cuantitativa (Cañizares y Forbes, 1995; Pereira *et al.*, 2012). Pérez *et al.* (2014) evaluaron accesiones de papa silvestre y cultivada para la resistencia al patógeno oomiceto *Phytophthora infestans*, y se encontró una amplia variación fenotípica. Gabriel *et al.* (2007), encontraron buena resistencia cuantitativa en accesiones de *S. tuberosum* ssp. *Andigenum* en comparación con las

of *S. phureja* (CHS-625) was crossed with a susceptible *S. tuberosum* DH line (PS-3) producing a dihaploid hybrid population that segregated for quantitative resistance (Trognitz *et al.*, 2001). In this population QTLs associated with field resistance to late blight under short-day conditions were identified (Ghislain *et al.*, 2001; Trognitz *et al.*, 2002). Also two PR-1 genes have been isolated and proposed to play a role in horizontal late blight resistance in *S. phureja* (Evers *et al.*, 2006). In conclusion, Andean potatoes show quite some variation in resistance to late blight, but unfortunately many of them are susceptible. However, field resistance does exist and accessions with this characteristic have been used in breeding programs.

In this study selected Ecuadorian landraces from three provinces were evaluated for late blight resistance under natural conditions. This evaluation was connected with the farmers' perception on their landraces in relation to late blight resistance and their understanding of potato landrace management in the field.

## Materials and methods

### Plant materials

Thirty-one Ecuadorian potato landraces collected in the provinces of Carchi, Chimborazo and Loja, which are areas of high potato diversity, were included in this study. Three of these landraces are classified as *S. tuberosum* diploid Andigenum Group; one landrace as *S. tuberosum* triploid Andigenum Group; and 27 landraces as *S. tuberosum* tetraploid Andigenum

accesiones de *S. stenotomum*, *S. juzepczukii* y *S. ajanhuiri* de Bolivia. En evaluaciones de las variedades locales ecuatorianas de *S. phureja* se encontró material mayormente susceptible, pero también se identificaron algunas accesiones con resistencia de campo al tizón tardío (Cañizares y Forbes, 1995). Una de las accesiones resistentes de *S. phureja* (CHS-625) fue cruzada con una línea susceptible de *S. tuberosum* DH (PS-3) produciendo una población híbrida diploide que se segregó por la resistencia cuantitativa (Trognitz *et al.*, 2001). En esta población fueron identificados QTLs asociados con el campo de resistencia al tizón tardío bajo condiciones de días cortos (Ghislain *et al.*, 2001; Trognitz *et al.*, 2002). También, dos genes de PR-1 han sido aislados y propuestos para jugar un rol en la resistencia horizontal del tizón tardío en *S. phureja* (Evers *et al.*, 2006). En conclusión, las papas andinas muestran bastante variación en la resistencia al tizón tardío, pero, desafortunadamente muchas de ellas son susceptibles. Sin embargo, la resistencia de campo existe y las accesiones con estas características han sido usadas en programas de crianza.

En este estudio, variedades locales ecuatorianas seleccionadas de tres provincias fueron evaluadas por su resistencia al tizón tardío bajo condiciones naturales. Esta evaluación se relacionó con la percepción de agricultores sobre sus variedades locales en relación a la resistencia del tizón tardío y

Group (Spooner *et al.*, 2007; Spooner *et al.*, 2014). The ploidy levels of all the materials were confirmed by flow cytometry as described in Monteros *et al.* (2017). The 31 landraces were selected from 152 native potatoes, which had been genotyped previously with 8 SSRs (Monteros *et al.*, 2017).

Farmers from Carchi, which is at the border with Colombia, provided 'Parda mejorada' and 'Parda pastusa' as landraces. However, there are also Colombian commercial varieties under these names. According to Ñustez (2011), the Colombian 'Parda pastusa', was produced by a cross ['Quincha' (*S. tuberosum* ssp. *andigenum*) x 'Tocana colorada' (*S. tuberosum* ssp. *andigenum*)]. The material of 'Parda pastusa' used in this study was triploid, therefore considered as landrace. No additional information was gotten on 'Parda mejorada'. 'Uva' was collected as a landrace but turned out to be genetically distant from all other potato landraces (Monteros *et al.*, 2017). It is apparently a spontaneous hybrid Andigenum x Chilotanum (Ghislain *et al.*, 2009). In this study resistant cultivar (I-Fripapa) and a susceptible (Superchola) were included as reference (Pumisacho and Velásquez, 2009).

#### **Farmer's information**

One hundred fifty surveys were conducted with farmers growing potato landraces in the provinces of Carchi, Chimborazo and Loja (Monteros, 2018). The survey included a question regarding the main diseases affecting the potato landraces. Farmers provided common names of the diseases affecting their landraces. This information was compared to Oyarzún *et al.* (2002) who

su entendimiento del manejo de variedades locales de papa en el campo.

## **Materiales y métodos**

### **Material vegetal**

Treinta y un variedades locales ecuatorianas recolectadas en las provincias de Carchi, Chimborazo y Loja, las cuales son áreas de alta diversidad de papa, fueron incluidas en este estudio. Tres de estas variedades locales son clasificadas como *S. tuberosum* diploide Grupo Andigenum; una variedad local como *S. tuberosum* triploide Grupo Andigenum; y 27 variedades locales como *S. tuberosum* tetraploide Grupo Andigenum (Spooner *et al.*, 2007; Spooner *et al.*, 2014). Los niveles de ploidía de todos los materiales fueron confirmados por flujo citométrico, como lo descrito por Monteros *et al.* (2017). Las treinta y un variedades locales fueron seleccionadas de 152 papas nativas, las cuales habían sido genotipadas previamente con 8 SSRs (Monteros *et al.*, 2017).

Agricultores de Carchi, al el límite con Colombia, proporcionaron "Parda mejorada" y "Parda pastusa" como variedades locales. Sin embargo, también existen variedades comerciales colombianas bajo estos nombres. De acuerdo con Ñustez (2011), La "Parda pastusa" colombiana, fue producida por un cruce ['Quincha' (*S. tuberosum* ssp. *andigenum*) x 'Tocana colorada' (*S. tuberosum* ssp. *andigenum*)]. El material de "Parda pastusa" usado en este estudio fue triploide, por lo tanto,

described potato diseases present in Ecuador. Also, informal conversations with farmers both during the collections and during farmer meetings provided information regarding late blight and their perception of landrace resistance.

### **Field experiment**

A field experiment was carried out to assess resistance or susceptibility of Ecuadorian potato landraces to late blight. The experiment was conducted in Quito at the Santa Catalina Experimental Station (EESC) of the National Institute for Agricultural Research (INIAPI) located at 3050 m.a.s.l, Longitude: 78°33'15" and Latitude: 00°22'4" S. The average annual temperature is 13 °C, the annual precipitation: 1432.1 mm, and the relative humidity (annual average) 72.5 % (data from Izobamba Meteorological Station, in EESC). This location was selected because it is under high *P. infestans* pressure. In the past, 36 complex races of *P. infestans* were identified at this location (Tello, 2008).

A complete random block design with four repetitions was used. The landraces were planted in single row plots of ten plants per repetition, with a plant spacing of 0.25 m and a row spacing of 1.0 m. One application of contact fungicide (Mancozeb) was done after 30 days of emergence to protect the plants from complete devastation by late blight. This protocol is common practice at Santa Catalina station due to the high disease pressure. It is also recommended by the International Potato Center (2006).

The plant materials were evaluated under natural infection pressure. The severity of the foliage damage caused by late blight (as a percentage of leaf

es considerado como variedad local. No se obtuvo información adicional sobre 'Parda mejorada'. 'Uva' fue recolectada como una variedad local, pero resultó ser genéticamente distante de todas aquellas variedades locales de papa (Monteros *et al.*, 2017). Esta es aparentemente un híbrido espontáneo de Andigenum x Chilotanum (Ghislain *et al.*, 2009). En este estudio fueron incluidos el cultivar resistente (I-Fripapa) y uno susceptible (Superchola) como referencia (Pumisacho y Velásquez, 2009).

### **Información de agricultores**

Ciento cincuenta encuestas fueron conducidas por agricultores que siembran variedades locales de papa en las provincias de Carchi, Chimborazo y Loja (Monteros, 2018). La encuesta incluyó una pregunta con respecto a las principales enfermedades que afectan las variedades locales de papa. Los agricultores proporcionaron nombres comunes de las enfermedades que afectan sus variedades locales. Esta información fue comparada con Oyarzún *et al.* (2002) quien describió las enfermedades de la papa presentes en Ecuador. También, conversaciones informales con agricultores durante las recolecciones y las reuniones proporcionaron información con respecto al tizón tardío y su percepción de la resistencia de variedades locales.

### **Experimento de campo**

Un experimento de campo se llevó a cabo para evaluar la resistencia o susceptibilidad de variedades locales de papas ecuatorianas al tizón tardío. El experimento se desarrolló en Quito en la Estación Experimental de

surface) was assessed every 7 days for 4 weeks. The evaluation started when the first symptoms were observed (62 days after emergence). The late blight assessments were used to calculate the Area Under the Disease Progress Curve (AUDPC) following Forbes *et al.* (2014):

$$\text{AUDPC} = \sum_{i=1}^n [(Y_{i+n} + Y_i)/2] [X_{i+1} - X_i]$$

In which  $Y_i$  = late blight severity (per plot) at the  $i$ th observation,  $X_i$  = time (days) at the  $i$ th observation, and  $n$  = total number of observations.

Disease severity is evaluated as the percentage of foliage area that is infected, the higher the AUDPC the more disease in the genotype. A 0 to 9 scale is used to identify resistant, moderately resistance and susceptible genotypes but a reference is needed (Forbes *et al.*, 2014).

### Data analysis

SAS (release 9.1, SAS Institute, Inc., Cary, NC) was used to perform an ANOVA analysis. A LSD Fisher test on the AUDPC data was performed in Infostat® (Di Rienzo *et al.*, 2008) to determine the statistical significance of the differences among the landraces.

### Results and discussion

#### Response to late blight of the selected Ecuadorian landraces

The Analysis of Variance for the model  $\text{AUDPC} = \text{Blocks} + \text{landraces}$ , was highly significant ( $F= 4.16$ ;  $P= 0.0001$ ). The variation among blocks was not significant ( $F= 0.33$ ;  $P= 0.8285$ ) and the variation among landraces highly significant ( $F= 4.52$ ;  $P= 0.0001$ ).

Santa Catalina (EESC) del Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIAPI) localizado a 3050 m. s. n. m., Longitud:  $78^{\circ}33'15''$  y Latitud:  $00^{\circ}22'4''$  S. El promedio anual de temperatura es  $13^{\circ}\text{C}$ , la precipitación anual: 1432,1 mm, y la humedad relativa (promedio anual) 72,5 % (datos de la estación meteorológica de Izobamba, en EESC). Esta localidad fue seleccionada por estar bajo alta presión de *P. infestans*. En el pasado, 36 razas complejas de *P. infestans* fueron identificadas en esta localidad (Tello, 2008).

Se usó un diseño de bloques completamente al azar con cuatro repeticiones. Las variedades locales fueron plantadas en parcelas de una sola fila de diez plantas por repetición, con una distancia de planta de 0,25 m y una distancia entre filas de 1,0 m. Una aplicación de fungicida de contacto (Mancozeb) fue hecha después de 30 días de emergencia para proteger a las plantas de una completa devastación por tizón tardío. Este protocolo es una práctica común en la Estación de Santa Catalina debido a la alta presión de la enfermedad. Esto es también recomendado por El centro internacional de la papa (2006).

Los materiales vegetales fueron evaluados bajo presión de infección natural. La severidad del daño del follaje causado por el tizón tardío (Como un porcentaje de la superficie de la hoja) se evaluó cada 7 días por 4 semanas. La evaluación comenzó cuando los primeros síntomas fueron observados (62 días después de la emergencia). Las evaluaciones del tizón tardío fueron usadas para calcular el Área bajo la curva de

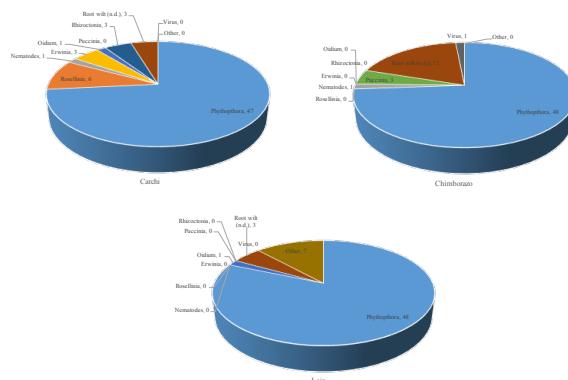
**Table 1. Late blight resistance of the Ecuadorian potato landraces and the two varieties.** Common names of the landraces, origin, collection code, AUDPC values, LSD and ploidy levels are shown.

**Cuadro 1. Resistencia al tizón tardío de las razas locales de papas ecuatorianas y dos variedades.** Se muestran nombres comunes de variedades locales, origen, código de colección, los valores AUDPC, LSD y los niveles de ploidía.

Landrace	Province	Code	Ploidy	AUDPC (average)	LSD*
Uva	Carchi	JS-2	4x	331	A
Chaucha roja	Loja	MPG-028	4x	374	AB
Guata amarilla	Loja	MG-007	4x	427	ABC
Coneja	Chimborazo	FM RA FH 002	4x	434	ABC
Chaucha ratona	Carchi	AXC-028	2x	505	ABC
Fripapa (Var.)			4x	507	ABC
Superchola (Var.)			4x	557	ABCD
Negra, Carriza or Catalina	Loja	MOPG-002	4x	589	BCD
Super violeta	Carchi	AXC-004	4x	597	BCD
Violeta común	Carchi	AXC-025	4x	599	BCD
Curipamba	Carchi	AXC-016	4x	628	BCDE
Colorada chaucha	Loja	MOPG-004	4x	663	BCDE
Parda Pastusa	Carchi	AC-042	3x	692	BCDE
Morasurco	Carchi	AXC-009	4x	696	BCDE
Puña negra	Chimborazo	FM FH RA 002	4x	711	BCDEF
Negra ojona	Loja	MG-011	4x	714	CDEF
Parda mejorada	Carchi	AXC-020	4x	716	CDEF
Bodeguera blanca	Loja	MOPG-009	4x	723	CDEF
Semibolona	Loja	MG-014A	4x	759	CDEF
Negra	Loja	MPG-033	4x	761	CDEF
Colorada	Loja	MOPG-003	4x	768	CDEF
Carriza	Loja	MPG-020	4x	778	CDEF
Tulca hembra	Chimborazo	XCFM-19	4x	781	CDEFG
Sulipamba	Carchi	AXC-003	4x	788	DEFG
Colorada antigua	Loja	MPG-042	4x	842	DEFG
Roja plancha	Carchi	AXC-030	4x	891	DEFG
Papa chacra	Loja	MPG-021	2x	914	DEFG
Rabo de gato	Carchi	AC-040	2x	917	DEFG
Manuela	Chimborazo	AMFY-1	4x	917	EFG
Rosada	Carchi	AXC-029	4x	919	EFG
Cuchi chupa	Chimborazo	FMFYRA IV 005	4x	1013	FG
Cacho blanco	Chimborazo	FM RA FH 002	4x	1069	FG
Sabanera	Carchi	AC-034	4x	1125	G

\*Different letters indicate significant difference at  $\alpha = 0.05$ .

\*Letras diferentes indican diferencias significativas en  $\alpha = 0.05$ .



**Figure 1. Number of respondents that mentioned a disease affecting potato landraces in three provinces of Ecuador (n=145).** All the diseases mentioned by the farmers are included (sometimes more than one per farmer).

**Figura 1. Número de encuestados que mencionaron una enfermedad que afecta a las variedades locales de papa en tres provincias de Ecuador (n = 145).** Se incluyen todas las enfermedades mencionadas por los agricultores (a veces más de una por agricultor).

The LSD test ranked the landraces according to their field response to late blight (Table 1). A total of 5 landraces and 2 varieties were ranked as most resistant. Three of these landraces are from the *S. tuberosum* tetraploid Andigenum Group: 'Uva', 'Guata amarilla', 'Coneja' and 'Chaucha roja' and one from the *S. tuberosum* diploid Group: 'Chaucha ratona'. The landrace 'Chaucha roja' is an early-sprouting potato but tetraploid while 'Chaucha ratona' is a diploid early-sprouting landrace. The landrace 'Uva' performed the best.

The most susceptible group included the landraces: 'Tulca hembra', 'Sulipamba', 'Colorada antigua', 'Roja plancha', 'Papa chacra', 'Rabo de gato', 'Manuela', 'Rosada', 'Cuchi chupa', 'Cacho blanco' and 'Sabanera'.

The remaining landraces were ranked as intermediate in late blight

progresso de la enfermedad (AUDPC) siguiendo a Forbes *et al.* (2014):

$$\text{AUDPC} = \sum_{i=1}^n [(Y_{i+n1} + Y_i)/2] [X_{i+1} - X_i]$$

En la cual  $Y_i$  = severidad del tizón tardío (por parcela) en la observación  $i$ th,  $X_i$  = tiempo (días) en la observación  $i$ th, y  $n$  = número total de observaciones.

La severidad de la enfermedad es evaluada como el porcentaje del área del follaje infectada, a más alta AUDPC, más enfermedad en el genotipo. Se usó una escala de 0 a 9 para identificar genotipos resistentes, moderadamente resistentes y susceptibles, pero se necesitó una referencia (Forbes *et al.*, 2014).

### Análisis de datos

Se usó el programa SAS (Versión 9.1, SAS Institute, Inc., Cary, NC) para realizar un análisis ANOVA. Se utilizó un test LSD de Fisher con los datos de

resistance (moderately resistant). These landraces include: 'Negra-Carrizo-Catalina', 'Super violeta', 'Violeta común', 'Curipamba', 'Colorada chaucha', 'Parda pastusa', 'Morasurco', 'Puña negra', 'Negra ojona', 'Parda mejorada', 'Bodeguera blanca', 'Semibolona', 'Negra', 'Carriza' and 'Colorada'.

### **Ecuadorian landraces and late blight performance**

The landraces under study showed different responses to late blight in the experimental field. Most of them turned out to be moderately resistant to susceptible (Table 1), which is in line with reports on landraces from other parts of the Andes (Perez *et al.*, 2014; Solano *et al.*, 2014). Five landraces (one diploid and four tetraploid) showed the best field resistance. The performance of these landraces was similar to the tetraploid variety 'I-Fripapa', which is a leading variety in Ecuador and reported as resistant (Oyarzún *et al.*, 2001; Perez and Forbes, 2007) or moderately resistant (Cáceres *et al.*, 2008). The variety 'Superchola' is believed to be susceptible (Pumisacho and Velásquez, 2009), but was not significantly different from the most resistant landraces in the field experiment. The landrace 'Uva' performed the best and is believed to have *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* in its pedigree which may have donated its resistance (Solano *et al.*, 2014).

### **Diseases affecting Ecuadorian potato landraces**

A total of 145 farmers provided information about the main diseases affecting their potato landraces (47 from

AUDPC en Infostat® (Di Rienzo *et al.*, 2008) para determinar significancia estadística de las diferencias entre las variedades locales.

## **Resultados y discusión**

### **Respuesta de las variedades ecuatorianas seleccionadas al tizón tardío**

Análisis de varianza para el modelo AUDPC = Bloques+ variedades locales, fue altamente significativa ( $F= 4,16$ ;  $P= 0,0001$ ). La variación entre bloques no fue significativa ( $F= 0,33$ ;  $P= 0,8285$ ) y la variación entre variedades locales fue altamente significativa ( $F= 4,52$ ;  $P= 0,0001$ ).

El test LSD calificó las variedades locales de acuerdo a sus respuestas de campo al tizón tardío (Cuadro 1). Un total de 5 variedades locales y 2 variedades fueron clasificadas como las más resistentes. Tres de estas variedades locales son de *S. tuberosum* tetraploide Grupo Andigenum: 'Uva', 'Guata amarilla', 'Coneja' y 'Chaucha roja' y una *S. tuberosum* diploide Grupo Andigenum: 'Chaucha ratona'. La variedad local 'Chaucha roja' es una papa de brotación temprana, pero tetraploide, mientras la 'Chaucha ratona' es una variedad local diploide de brotación temprana. La variedad local 'Uva' tuvo el mejor desempeño.

El grupo más susceptible incluyó las variedades locales: 'Tulca hembra', 'Sulipamba', 'Colorada antigua', 'Roja plancha', 'Papa chacra', 'Rabo de gato', 'Manuela', 'Rosada', 'Cuchi chupa', 'Cacho blanco' y 'Sabanera'.

Las variedades locales restantes fueron calificadas como intermedias

Carchi, 49 in Chimborazo and 49 in Loja). Farmers mentioned nine diseases affecting their potatoes. The number of times a respondent mentioned a disease is shown in Figure 1. Late blight, in Ecuador known as 'Lancha', was most frequently mentioned in the three areas. The second important disease in Carchi was 'Lanosa' (*Rosellinia* sp.) and in Chimborazo and Loja: 'Pudrición de la raíz', which is root wilt (in this case the pathogen is unknown). The farmers from Loja mentioned more local common names of diseases than in the other areas, but the associated pathogens are unknown. These diseases were grouped under the category "Other".

Similar to farmers growing commercial varieties (Ortiz *et al.*, 2001) also farmers currently cultivating landraces consider late blight as the main disease in their potatoes (Figure 1). Other diseases were mentioned but these are less important. Farmers are aware of differences in late blight response among their landraces. They know that certain landraces are more resistant or susceptible than others. For example, 'Sulipamba' is considered susceptible by the farmers, which was confirmed in the field experiment (Table 1). Similarly, 'Uva' was considered resistant by the farmer who provided the landrace.

Changes in the response of landraces to late blight have been noticed by farmers. In Carchi farmers mentioned that 'Violeta', 'Curipamba' and 'Morasurco' were the more resistant landraces in the past. In the field trial these landraces ended up in the intermediate group. These changes might be related to the

en la resistencia del tizón tardío (moderadamente resistente). Estas variedades locales incluyen: 'Negra-Carrizo-Catalina', 'Super violeta', 'Violeta común', 'Curipamba', 'Colorada chaucha', 'Parda pastusa', 'Morasurco', 'Puña negra', 'Negra ojona', 'Parda mejorada', 'Bodeguera blanca', 'Semibolona', 'Negra', 'Carriza' y 'Colorada'.

### Variedades locales ecuatorianas y su respuesta al tizón tardío

Las variedades locales bajo estudio mostraron respuestas diferentes al tizón tardío en el experimento de campo. La mayoría de ellas resultaron ser moderadamente resistentes a susceptibles (Tabla 1), lo cual está relacionado con los reportes sobre variedades locales de diferentes partes de los Andes (Perez *et al.*, 2014; Solano *et al.*, 2014). Cinco variedades locales (Una diploide y cuatro tetraploidies) mostraron la mejor resistencia de campo. El rendimiento de estas variedades locales fue similar a la variedad tetraploide 'I-Fripapa', la cual es una variedad líder en Ecuador reportada como resistente (Oyarzún *et al.*, 2001; Perez y Forbes, 2007) o moderadamente resistente (Cáceres *et al.*, 2008). La variedad 'Superchola' se consideró como susceptible (Pumisacho y Velásquez, 2009), pero no fue significativamente diferente a las variedades locales más resistentes en el experimento de campo. La variedad local 'Uva' se desempeñó mejor y se cree que tiene *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* en su constitución genética, que puede haber aportado su resistencia (Solano *et al.*, 2014).

appearance of more virulent races of *P. infestans*. Adler *et al.* (2004) reported EC-1, EC-2, EC-3 and US-1 *P. infestans* populations. Delgado *et al.* (2013) confirmed that *P. infestans* attacking potato in the Ecuadorian highlands (Carchi, Chimborazo and Loja) is of the EC-1 clonal lineage with high variability.

### Management practices of farmers

It is interesting that farmers have managed to maintain these mostly susceptible landraces for centuries. Apparently, there are other characteristics that promote the continued use of the landraces, despite their lack of late blight resistance. Ortiz *et al.* (2001) already mentioned that farmers preferred particular cultivars for other reasons than late blight resistance. For example, in this study the landrace *Sulipamba* was determined as susceptible, but local farmers appreciate its taste.

There are also management practices that decrease the impact of late blight on their potato crop. Farmers growing potato landraces do not only keep potatoes, but a much broader crop diversity on their farms (Monteros *et al.*, 2017). This crop diversity may provide protection to diseases by inter-cropping and crop rotation (Garrett *et al.*, 2001; Shambulingappa and Mansur, 2018). An example is the susceptible landrace 'Papa de chacra', which is grown within corn fields "as weedy potato" with no pesticide application. Another common practice among the farmers is planting potato landraces in mixtures. This can reduce potato late blight

### Enfermedades que afectan a las variedades locales ecuatorianas de papa

Un total de 145 agricultores proporcionaron información sobre las principales enfermedades que afectan a sus variedades locales de papa (47 de Carchi, 49 de Chimborazo y 49 de Loja). Los agricultores mencionaron nueve enfermedades que afectan a sus papas. El número de veces que un encuestado mencionó una enfermedad se muestra en la Figura 1. El tizón tardío, en Ecuador conocido como "Lancha", fue mencionado con mayor frecuencia en las tres áreas. La segunda enfermedad importante en Carchi fue 'Lanosa' (*Rosellinia* sp.) y en Chimborazo y Loja: 'Pudrición de la raíz', la cual es marchitez de la raíz (En este caso el patógeno es desconocido). Los agricultores de Loja, mencionaron más nombres comunes locales de enfermedades que en otras áreas, pero los patógenos asociados son desconocidos. Estas enfermedades fueron agrupadas bajo la categoría 'Otros'.

Al igual que los agricultores que cultivan variedades comerciales (Ortiz *et al.*, 2001), los agricultores que actualmente cultivan variedades locales consideran que el tizón tardío es la principal enfermedad de sus papas (Figura 1). Se mencionaron otras enfermedades, pero estas son menos importantes. Los agricultores son conscientes de las diferencias en la respuesta al tizón tardío entre sus variedades locales. Ellos saben que ciertas variedades locales son más resistentes o susceptibles que otras. Por ejemplo, los agricultores consideran que 'Sulipamba' es susceptible, lo que se

severity as observed by Andrivon *et al.* (2003) and Pilet *et al.* (2006). We observed different landraces of potatoes and also different ploidy levels intermixed in farmer fields (Monteros *et al.*, 2017).

Potato landraces were managed organically in the past. The appearance of new commercial cultivars e.g. 'Superchola' and 'I-Fripapa' has brought new management practices to the commercial potatoes. A large range of fungicides and excessive use of them has been documented in commercial potatoes in Ecuador (Ortiz *et al.*, 2001; Yanggen *et al.*, 2003). Pesticide application on the commercial varieties is now a common practice and farmers are also increasing their use of potato landraces. Currently 64% of the farmers in Carchi, 58% in Chimborazo and 60% in Loja are managing landraces similarly to commercial varieties (Monteros *et al.*, 2017). Finally, farmers growing landraces are aware of ways to escape late blight; e.g. farmers in Loja skip the heavy rainy season to avoid losses due to late blight attack (Monteros *et al.*, 2017).

### **Perspectives for late blight resistance breeding**

From this study (Table 1) and previous reports, it is clear that there is variation in the level of resistance to late blight in Ecuadorian landraces (Cañizares and Forbes, 1995). Possible strategies to improve late blight resistance in potato in Ecuador could include the identification of accessions with resistance among local landraces and/or the introduction

confirmó en el experimento de campo (Cuadro 1). De manera similar, la 'Uva' fue considerada resistente por el agricultor que proporcionó la variedad local.

Cambios en la respuesta de las variedades locales al tizón tardío han sido observados por los agricultores. En Carchi, agricultores mencionaron que la 'Violeta', 'Curipamba' y 'Morasurco' fueron las variedades locales más resistentes en el pasado. En la prueba de campo, estas variedades locales terminaron en el grupo intermedio. Estos cambios pueden estar relacionados con la aparición de razas más virulentas de poblaciones de *P. infestans*. Adler *et al.* (2004) reportaron poblaciones de *P. infestans* EC-1, EC-2, EC-3 y US-1. Delgado *et al.* (2013) confirmaron que *P. infestans* ataca la papa en las tierras altas ecuatorianas (Carchi, Chimborazo y Loja), es del linaje clonal EC-1 con alta variabilidad.

### **Prácticas de manejo de los agricultores**

Es interesante que los agricultores hayan logrado mantener estas variedades locales, en su mayoría susceptibles, durante siglos. Aparentemente, existen otras características que promueven el uso continuo de variedades locales, a pesar de su falta de resistencia al tizón tardío. Ortiz *et al.* (2001) han mencionado, que los agricultores prefieren cultivares particulares por otras razones además de la resistencia al tizón tardío. Por ejemplo, en este estudio se determinó la variedad local *Sulipamba* como susceptible, pero los agricultores locales aprecian su sabor.

of new sources of resistance from other origins. A screening of the available potato germplasm could be carried out including potato wild relatives (Naranjo *et al.*, 2018). However, considering our results on a selection of landraces that represents the available diversity quite well (Monteros *et al.*, 2017), this might not lead to much improvement as most landraces turned out to be moderately resistant to susceptible.

Previous experiences with the release of varieties carrying R-genes in Ecuador showed that the resistance was quickly overcome by the *P. infestans* population (Oyarzún *et al.*, 2001). This probably is due to the high variability of the *P. infestans* populations present in the Ecuadorian highlands (Adler *et al.*, 2004; Tello, 2008). As an alternative, the pyramiding of novel R-genes obtained from different sources has been proposed to improve late blight resistance and its durability (Tan *et al.*, 2010; Verzaux, 2010). However, we have to keep in mind that several of the R-genes have already been defeated. Therefore, a careful selection has to be made based on the frequency of the different races and composition of the *P. infestans* population. It is encouraging that recent research identified several novel R-genes in wild tuber bearing *Solanum* species that will be useful (Wang *et al.*, 2008; Pel *et al.*, 2009; Jacobs *et al.*, 2010). In addition, it might be a viable strategy to introduce these novel R-genes in material that already contains some level of quantitative resistance, as suggested by Stewart *et al.* (2003).

Existen prácticas de manejo que disminuyen el impacto del tizón tardío en sus cultivos de papa. Los agricultores que cultivan variedades locales de papa no solo mantienen papas, sino una diversidad de cultivos mucho más amplia en sus fincas (Monteros *et al.*, 2017). Esta diversidad de cultivos puede brindar protección contra enfermedades mediante cultivos intercalados y rotación de cultivos (Garrett *et al.*, 2001; Shambulingappa y Mansur, 2018). Un ejemplo es la variedad local susceptible “Papa de chacra”, la cual se cultiva en los campos de maíz “como papa maleza” sin aplicación de pesticidas. Otra práctica común entre los agricultores es plantar variedades locales de papa en mezclas. Esto puede reducir la severidad del tizón tardío de la papa como lo observado por Andrivon *et al.* (2003) y Pilet *et al.* (2006). Observamos diferentes variedades locales de papa y también diferentes niveles de ploidía entremezclados en los campos de los agricultores (Monteros *et al.*, 2017).

Las variedades locales de papa fueron manejadas orgánicamente en el pasado. La aparición de nuevos cultivares comerciales e.g. ‘Superchola’ y ‘I-Fripapa’ ha brindado nuevas prácticas de manejo a las papas comerciales. Una amplia gama de fungicidas y un excesivo uso de ellos han sido documentados en las papas comerciales en Ecuador (Ortiz *et al.*, 2001; Yanggen *et al.*, 2003). La aplicación de pesticidas en las variedades comerciales es ahora una nueva práctica común y los agricultores también han

## Conclusions

Farmers growing potato landraces in three areas of high diversity of potatoes, identified late blight as the most important disease.

Based on the AUDPC scores we distinguish three categories: resistant, intermediate and susceptible. Five landraces (and two commercial varieties grown as controls) showed the best field resistance. However, there is no doubt that more tests in various locations are necessary to verify the resistance or susceptibility of landraces.

## Acknowledgements

Authors thanks the guidance by Ben Vosman and Ronald van den Berg from Wageningen University and Research Centre, The Netherlands. To NUFFIC the Dutch Organization for internationalization in education for supporting scholarships.

---

### *End of English Version*

---

incrementando su uso en variedades locales de papa. Actualmente el 64% de los agricultores en Carchi, 58% en Chimborazo y 60% en Loja están manejando las variedades locales similarmente a las variedades comerciales (Monteros *et al.*, 2017). Finalmente, los agricultores que cultivan variedades locales son conscientes de las formas de escapar del tizón tardío; p.ej. los agricultores de Loja se saltan la temporada de lluvias intensas para evitar pérdidas debido al ataque del tizón tardío (Monteros *et al.*, 2017).

## Perspectivas para la reproducción de resistencia al tizón tardío

A partir de este estudio (Cuadro 1) y de informes anteriores, queda claro que existe una variación en el nivel de resistencia al tizón tardío en las variedades locales ecuatorianas (Cañizares y Forbes, 1995). Las posibles estrategias para mejorar la resistencia al tizón tardío en la papa en Ecuador podrían incluir la identificación de accesiones con resistencia entre razas locales y / o la introducción de nuevas fuentes de resistencia de otros orígenes. Se podría realizar una selección del germoplasma de papa disponible, incluyendo los parientes silvestres de la papa (Naranjo *et al.*, 2018). Sin embargo, considerando nuestros resultados sobre una selección de variedades locales que representa bastante bien la diversidad disponible (Monteros *et al.*, 2017), esto podría no conducir a una gran mejora ya que la mayoría de las variedades locales resultaron ser moderadamente resistentes a susceptibles.

Experiencias anteriores con la liberación de variedades portadoras de genes R en Ecuador mostraron que la resistencia fue superada rápidamente por la población de *P. infestans* (Oyarzún *et al.*, 2001). Esto probablemente se deba a la alta variabilidad de las poblaciones de *P. infestans* presentes las tierras altas ecuatorianas (Adler *et al.*, 2004; Tello, 2008). Como alternativa, se ha propuesto la piramidación de nuevos genes R obtenidos de diferentes fuentes para mejorar la resistencia al tizón tardío y su durabilidad (Tan *et*

al., 2010; Verzaux, 2010). Sin embargo, debemos tener en cuenta que varios de los genes R ya han sido derrotados. Por lo tanto, se debe hacer una selección cuidadosa basada en la frecuencia de las diferentes razas y la composición de la población de *P. infestans*. Es alentador que una investigación reciente haya identificado varios genes R nuevos en especies de *Solanum* portadoras de tubérculos silvestres que serán útiles (Wang *et al.*, 2008; Pel *et al.*, 2009; Jacobs *et al.*, 2010). Además, podría ser una estrategia viable introducir estos nuevos genes R en material que ya contiene algún nivel de resistencia cuantitativa, como sugirieron Stewart *et al.* (2003).

## Conclusiones

Los agricultores que cultivan variedades locales de papa en tres áreas de alta diversidad de papas, identificaron al tizón tardío como la enfermedad más importante.

Con base en los puntajes del AUDPC, distinguimos tres categorías: resistente, intermedio y susceptible. Cinco variedades locales (y dos variedades comerciales cultivadas como controles) mostraron la mejor resistencia de campo. Sin embargo, no hay duda de que son necesarias más pruebas en varios lugares para verificar la resistencia o susceptibilidad de las variedades locales.

## Agradecimientos

Los autores agradecen la orientación de Ben Vosman y Ronald van den Berg de la Universidad

y Centro de Investigación de Wageningen, Países Bajos. A NUFFIC, la organización holandesa para la internacionalización en educación por el apoyo de becas.

## Cited literature

- Adler, N.E., L.J. Erselius, M.G. Chacón, W.G. Flier, M.E. Ordoñez, L.P.N.M. Kroon and G.A. Forbes. 2004. Genetic Diversity of *Phytophthora infestans* sensu lato in Ecuador Provides New Insight Into the Origin of This Important Plant Pathogen. *Phytopathology*. 94(2): 154-162.
- Andrivon, D., J. Lucas and D. Ellissèche. 2003. Development of natural late blight epidemics in pure and mixed plots of potato cultivars with different levels of partial resistance. *Plant Pathol.* 52(5): 586-594.
- Birch, P. and S. Whisson. 2001. *Phytophthora infestans* enters the genomics era. *Mol. Plant Pathol.* 2(5): 257-263.
- Brown, J. and P. Caligari. 2008. An introduction to plant breeding. Blackwell Publishing, Singapore. 209 p.
- Cáceres, P., M. Pumisacho, G. Forbes and J. Andrade. 2008. Learning to control potato late blight - A facilitator's guide. International Potato Center (CIP), Instituto Nacional Autónomo de Investigaciones Agropecuarias (INIA), Secretaría Nacional de Ciencia y Tecnología (SENACYT). 142 p.
- Cañizares, G. and G. Forbes. 1995. Foliage resistance to *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary in the Ecuadorian national collection of *Solanum phureja* ssp. *phureja* Juz. & Buk. *Potato Res.* 38(1): 3-10.
- Delgado, R., A. Monteros, Y. Li, R. Visser, T. Van Der Lee and B. Vosman. 2013. Large subclonal variation in *Phytophthora infestans* populations associated with Ecuadorian potato landraces. *Plant Pathol.* 62(5): 1081-1088.

- Di Rienzo, J., F. Casanoves, M. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada and C. Robledo. 2008. InfoStat, versión 2008, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Evers, D., C. Schweitzer, N. Nicot, S. Gigliotti, M. Herrera, J. Hausman, L. Hoffmann, B. Trognitz, J. Dommes and M. Ghislain. 2006. Two PR-1 loci detected in the native cultivated potato *Solanum phureja* appear differentially expressed upon challenge by late blight. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 67(3-5): 155-163.
- Forbes, G., W. Perez and J. Andrade. 2014. Field assessment of resistance in potato *Phytophthora infestans*. Lima (Peru). International Potato Center (CIP). 35 p.
- Gabriel, J., A. Coca, G. Plata and J. Parlevliet. 2007. Characterization of the resistance to *Phytophthora infestans* in local potato cultivars in Bolivia. *Euphytica*. 153(3): 321-328.
- Garrett, K., R. Nelson, C. Mundt, G. Chacón, R. Jaramillo and G. Forbes. 2001. The effects of host diversity and other management components on epidemics of potato late blight in the humid highland tropics. *Phytopathology*. 91(10): 993-1000.
- Ghislain, M., B. Trognitz, M. Herrera, J. Solis, G. Casallo, C. Vásquez, O. Hurtado, R. Castillo, L. Portal and M. Orrillo. 2001. Genetic loci associated with field resistance to late blight in offspring of *Solanum phureja* and *S. tuberosum* grown under short-day conditions. *Theor. Appl. Genet.* 103(2-3): 433-442.
- Ghislain, M., J. Núñez, M. Herrera and D. Spooner. 2009. The single Andigenum origin of Neo-Tuberosum potato materials is not supported by microsatellite and plastid marker analyses. *Theor. Appl. Genet.* 118(5): 963-969.
- International Potato Center [CIP]. 2006. Procedures for standard evaluation trials of advanced potato clones. An International Cooperators' Guide. 124 p. Disponible en: <https://drive.google.com/file/d/0B0d7qZ6xkUiRTVzdzd5dnFsdjg/view>
- research.cip.cgiar.org/confluence/download/attachments/14942262/ICG.pdf?version=1
- Jacobs, M., B. Vosman, V. Vleeshouwers, R. Visser, B. Henken and R. Van den Berg. 2010. A novel approach to locate *Phytophthora infestans* resistance genes on the potato genetic map. *Theor. Appl. Genet.* 120(4):785-796.
- Lokossou, A., H. Rietman, M. Wang, P. Krenek, H. Van der Schoot, B. Henken, R. Hoekstra, V. Vleeshouwers, E. Van der Vossen, R. Visser, E. Jacobsen and B. Vosman. 2010. Diversity, distribution and evolution of *Solanum bulbocastanum* Late Blight resistance genes. *MPMI*. 23(9): 1206-1216.
- Monteros, A., J. Buitrón, K. Orbe and X. Cuesta. 2017. Ecuadorian potato landraces: traditional names and genetic identity. *Rev. Fitotec. Mex.* 40(4): 481-489.
- Monteros, A. 2018. *On-farm* conservation of potato landraces in Ecuador. *Agron. Colomb.* 36(3): 198-200.
- Naranjo, E., L. Rosero, C. Tapia, A. Monteros, M. Tacán, L. Lima, G. Peña, N. Paredes and J. Villarreal. 2018. Ecuadorian catalogue of wild species related to sweetpotato, rice, lima bean (butter bean), potato and eggplant. INIAP. National Department of Plant Genetic Resources. Santa Catalina Experimental Station. Miscelaneous publication No. 455. Mejía-Ecuador. INIAP-Global Crop Diversity Trust. 24 p.
- Nustez, C. 2011. Variedades Colombianas de papa. Universidad Nacional de Colombia, Bogota. 50 p. Disponible en: <https://drive.google.com/file/d/0B0d7qZ6xkUiRTVzdzd5dnFsdjg/view> Fecha de consulta: noviembre 2020.
- Oyarzún, P., J. Taipe and G. Forbes. 2001. *Phytophthora infestans* characteristics and activity in Ecuador. Country profile. p. 17-28. In: Fernández-Northcote E. (Ed.) Proceedings of the International Workshop Complementing resistance

to late blight *Phytophthora infestans* in the Andes. February 13-16, 2001, Cochabamba-Bolivia.

Oyarzún, P., P. Gallegos, C. Asaquibay, G. Forbes, J. Ochoa, B. Paucar, M. Prado, J. Revelo, S. Sherwood and F. Yumisaca. 2002. Manejo integrado de plagas y enfermedades. p 85–131. In: Pumishacho M. and S. Sherwood (Eds.). El cultivo de la papa en el Ecuador. INIAP-CIP. Available in: <https://repositorio.iniap.gob.ec/jspui/bitstream/41000/2802/4/iniaps190.pdf>

Ortiz, O., G. Thiele and G. Forbes. 2001. Farmer's knowledge and practices regarding fungicide use for late blight control in the Andes. p 45 – 56. In: Fernández-Northcote E (Ed.) Proceedings of the International Workshop Complementing resistance to late blight *Phytophthora infestans* in the Andes. February 13-16, 2001, Cochabamba-Bolivia.

Pel, M., S. Foster, T. Park, H. Rietman, G. Van Arkel, J. Jones, H. Van Eck, E. Jacobsen, R. Visser and Van der E. Vossen. 2009. Mapping and cloning of Late Blight resistance genes from *Solanum venturii* using an interspecific candidate gene approach. MPMI. 22 (5): 601–615.

Pereira, A., C.B. Gomes, C.M. Castro and G.O. da Silva. 2012. Breeding for Fungus Resistance. p. 13 – 35. In: Fritzsche-Neto R, Borém A. (Eds) Plant Breeding for Biotic Stress Resistance. Springer, Berlin, Heidelberg. doi: 10.1007/978-3-642-33087-2\_2

Perez, W. and G. Forbes. 2007. Qué es la resistencia genética? Manejo integrado del Tizón Tardío. Hoja divulgativa 3. Centro Internacional del Papa. 4p.

Pérez, W., D. Ellis and G.A. Forbes. 2014. Wide Phenotypic Diversity for Resistance to *Phytophthora infestans* Found in Potato Landraces from Peru. Plant Dis. 98 (11): 1530-1533.

Pilet, F., G. Chacón, G. Forbes and D. Andrivon. 2006. Protection of

Susceptible Potato Cultivars Against Late Blight in Mixtures Increases with Decreasing Disease Pressure. Phytopathology. 96 (7): 777-783.

Pumisacho, M. and Velásquez J. 2009. Manual del cultivo de papa para pequeños productores. INIAP-COSUDE, Quito. 98 p.

Shambulingappa, B. and C. Mansur. 2018. Traditional practices to overcome weeds, pests and diseases in agricultural crops: A study among farmers in Haveri district, Karnataka state, India. Int. J. Chem. Stud. 6(6): 1578-1582

Solano, J., I. Acuña, F. Esnault, and P. Brabant. 2014. Resistance to *Phytophthora infestans* in *Solanum tuberosum* landraces in Southern Chile. Trop. Plant Pathol. 39(4):307-315.

Spooner, D., J. Nuñez, G. Trujillo, R. Herrera, F. Guzmán and M. Ghislain. 2007. Extensive simple sequence repeat genotyping of potato landraces supports a major reevaluation of their gene pool structure and classification. PNAS. 104(49): 19398-19403.

Spooner D., M. Ghislain, R. Simon, S.H. Jansky and T. Gavrilenko. 2014. Systematics, Diversity, Genetics, and Evolution of Wild and Cultivated Potatoes. Bot. Rev. 80(4): 283–383.

Stewart, H., J. Bradshaw and B. Pande. 2003. The effect of the presence of R-genes for resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) of potato (*Solanum tuberosum*) on the underlying level of field resistance. Plant Pathol. 52(2): 193-198.

Tan, M., R. Hutten, B. Celis, T. Park, R. Niks, R. Visser and H. Van Eck. 2008. The Rpi-mcd1 Locus from *Solanum microdontum* involved in resistance to *Phytophthora infestans*, causing a delay in infection, maps on potato chromosome 4 in a cluster of NBS-LRR genes. Mol. Plant-Microbe Interact. 21(7): 909-918.

Tan, M., R. Hutten, R. Visser and H. Van Eck. 2010. The effect of pyramiding *Phytophthora infestans* resistance

- genes RPi-mcd1 and RPi-ber in potato. *Theor. Appl. Genet.* 121(1): 117-125.
- Tello, C. 2008. Identificación de aspectos epidemiológicos relacionados con la expresión de resistencia de la papa (*Solanum tuberosum*) para las poblaciones de *Phytophthora infestans* predominantes en tres localidades de la sierra ecuatoriana. Tesis de Grado. Universidad Central del Ecuador, Quito. 95 p.
- Trognitz, B., M. Orrillo, L. Portal, C. Román, P. Ramón, S. Perez and G. Chacón. 2001. Evaluation and analysis of reduction of late blight disease in a diploid potato population. *Plant Pathol.* 50: 281-291.
- Trognitz, F., P. Manosalva, R. Gysin, D. Niño-Liu, R. Simon, M. Herrera, B. Trognitz, M. Ghislain and R. Nelson. 2002. Plant Defense Genes Associated with Quantitative Resistance to Potato Late Blight in *Solanum phureja* × Dihaploid *S. tuberosum* Hybrids. *MPMI*. 15(6): 587-597.
- Van der Vossen, E., A. Sikkema, B. Hekkert, J. Gros, P. Stevens, M. Muskens, D. Wouters, A. Pereira, W. Stiekema and S. Allefs. 2003. An ancient R gene from the wild potato species *Solanum bulbocastanum* confers broad-spectrum resistance to *Phytophthora infestans* in cultivated potato and tomato. *Plant J.* 36(6): 867-882.
- Verzaux, E. 2010. Resistance and susceptibility to late blight in *Solanum*: gene mapping, cloning and stacking. Tesis Doctoral, Wageningen University, Wageningen, NL. 144 p. Disponible en: <https://edepot.wur.nl/139193>.
- Wang, M., S. Allefs, R. Van den Berg, V. Vleeshouwers, E. Van der Vossen and B. Vosman. 2008. Allele mining in *Solanum*: conserved homologues of Rpi-blb1 are identified in *Solanum stoloniferum*. *Theor. Appl. Genet.* 116(7): 933-943.
- Wulff, E., W. Perez, R. Nelson, M. Bonierbale, J. Landeo and G. Forbes. 2007. Identification of stable resistance to *Phytophthora infestans* in potato genotypes evaluated in field experiments in Peru. *Exp. Agric.* 43(3): 353-363.
- Yanggen, D., D. Cole, C. Crissman and S. Sherwood. 2003. Human health, environmental, and economic effects of pesticide use in potato production in Ecuador. Research Brief. International Potato Center. Disponible en: <https://vttechworks.lib.vt.edu/handle/10919/68992>. Fecha de consulta: noviembre 2020.