

## USO DE ESPECIES SILVESTRES Y CULTIVADAS EN EL MEJORAMIENTO DE LA PAPA

**Andrés Contreras M.** Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias, Instituto de Producción y Sanidad Vegetal. Casilla 567 Valdivia, Chile. [acontrer@uach.cl](mailto:acontrer@uach.cl).

### ABSTRACT

#### Use of wild and cultivated species for breeding potatoes

**Key words:** Wild species, cultivated potato, *Solanum*, breeding.

Even though the potential wealth of *Solanum* for breeding is large, many plant breeders have indicated that the material used with this purpose internationally, has not been genetically diverse, with the genetic pool being intensively re-used.

Since the introduction of the potato to Europe (c. 1550), all varieties bred for more than 250 years have seemingly derived from only two sources. However, after the great famine caused by *Phytophthora infestans* (between 1846 – 1850), which destroyed potato crops in many countries across the European continent; many breeders have worked hard to find additional potato genes to broaden the genetic pool of potato varieties.

Multiple collections and numerous evaluation studies have been carried out, and new methods for breeding have been introduced. These efforts have allowed the introduction of wild species and cultivars into the genetic pool, and today there is a printed catalog that lists over 4,200 cultivated varieties globally, in addition to more than 5,000 native varieties which are cultivated in Latin American countries.

New challenges for potato breeders are to improve the production of the potato in less than optimum climatic conditions, with the use of less water and agrochemicals. If this can be achieved, it will contribute to solutions for potato production worldwide. Global warming; energy shortages, the rising cost of fertilizers, and the production of healthy foods should also be on

### RESUMEN

**Palabras claves:** Especies silvestres, especies cultivadas, mejoramiento, papa, *Solanum*.

Aún cuando el género *Solanum* ofrece una gran riqueza fitogenética, distribuida en más de 10.000 km de norte a sur por toda la América Morena, el material usado en mejoramiento de la especie a nivel mundial ha sido escaso, lo que ha sido indicado por innumerables mejoradores, que señalan que el “pool” genético básico se ha reutilizado intensamente.

Desde la introducción de la papa a Europa (alrededor de 1550) todas las variedades generadas por más de 250 años parecen haberse derivado de dos introducciones. Sin embargo, por causa de la gran epidemia de *Phytophthora infestans*, que pudrió las producciones de papa de toda Europa, ocurrida entre 1846 – 1850, diversos investigadores europeos buscaron el centro de origen de esta especie para llevar “nueva sangre” a las alicaídas variedades europeas, y de esta manera ampliar esta base genética.

Múltiples colectas, evaluaciones, uso de nuevas metodologías de mejoramiento han permitido hacer uso de especies silvestres y algunas cultivadas, y conseguir que hoy en día se cuente con un Catálogo Mundial de más de 4.200 cultivares, además de las más de 5.000 variedades nativas que se tienen en los países latinoamericanos.

Nuevos desafíos, que ayuden a producciones en condiciones subóptimas o bien con menores usos de agua y agroquímicos permitirá dar solución a una población mundial con problemas productivos. Por otro lado el calentamiento global, la escasez de la energía y el alto precio de los fertilizantes deben estar en la mira del mejoramiento futuro, como también generar

the list of challenges to take into consideration for future improvements, through conventional and unconventional technologies.

alimentos saludables.

La inmensa riqueza evaluada que hoy cuentan bancos genéticos, permitirá dar respuesta a estos múltiples desafíos a través del mejoramiento convencional y no convencional

## INTRODUCCION

El género *Solanum* ofrece una gran riqueza de especies distribuidas, en 10.000 km de longitud, desde el sureste de Norteamérica, pasando por toda América Central y Sur, hasta llegar a latitudes más allá de los 50° Sur en el Archipiélago de los Chonos. En su amplitud crece desde el nivel del mar a cordillera, sobre 4.500 m de altitud y aún “allende los Andes” penetrando áreas de Venezuela, Brasil, Uruguay, Paraguay y Argentina.

En toda esta vasta región, Estrada (2000) indica que crecen 226 especies silvestres y 8 cultivadas. El número cromosomal es  $x=12$  y en estas el 74,6 % son diploides, el 3,8% son triploides, el 14,8% son tetraploides, el 1,6 % son pentaploides y el 5,5% son hexaploides

La SERIES *Tuberosa* reúne las únicas especies cultivadas, con una data de alrededor los 10.000 años de antigüedad y que son: diploides: *Solanum x ajanhuiri*; *S. goniocalix*; *S. phureja*; *S. stenotomum*, triploides: *S. x chaucha*; *S. x juzepczukii*, tetraploides: *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* y *S. tuberosum* ssp. *andigena*, pentaploide: *S. x curtilobum*. (Ochoa,1972; Hawkes, 1990).

La diversidad de climas, tipos de suelo, fotoperíodo, nos indica un tremendo y hermoso potencial de genes que nos permitiría abordar cualquier desafío de mejoramiento genético.

Si bien la papa cultivada era común y connatural a los pueblos americanos, ésta por su diversidad natural ha ofrecido y ofrece su “alimento enterrado” a los seres humanos que acá crecen. Sin embargo cuando ésta fue llevada a Europa, en el siglo XVI, fue desconocida y demoró en ser sustento alimenticio de ellos, debido a prejuicios religiosos y a su parentesco con plantas “maléficas” como la belladona y mandrágora, entre otras.

No fue hasta el siglo XVIII que tuvo su oportunidad, multiplicándose profusamente, a tal punto que pasó a constituirse en el principal cultivo europeo, y que por efecto de una epifitía de tizón entre 1846–50 provocó una devastadora catástrofe conocida como la “gran Hambruna Europea”.

Esto ocurrió debido al monocultivo y a que se tenían pocas variedades muy emparentadas, que no ofrecían variabilidad genética, como ocurre en los lugares de domesticación primaria en Sudamérica, en donde cada agricultor cultiva múltiples variedades, siendo unas sensibles y otras resistentes a plagas y enfermedades, por lo tanto se aseguran productividad.

### Primeras introducciones a Europa.

La base genética de las actuales papas en el mundo, indudablemente se inicia con el encuentro de ésta por los europeos que descubrieron las Américas, siendo su primera referencia el año 1537 por Jiménez de Quesada en el Valle de la Grita, en la provincia de Vélez en Colombia (Imperial Bureau of Plant Genetics, 1936; Hawkes, 1967; Luján 1996), Juan Castellanos, miembro de la expedición de Quesada, la describe en los términos siguiente:

“*Rodondillas raíces que se siembran y producen un tallo con sus ramas y hojas y unas flores aunque raras de purpúreo color amortiguado; y a las raíces de esta dicha hierba que será de tres palmas de altura, están asidas ellas sobre la tierra, del tamaño de un huevo más o menos, unas redondas y otras perlongadas; son blancas y moradas y amarillas, harinosas raíces de buen gusto, regalo de los indios bien acepto y aún de los españoles golosinas*”.

De acuerdo a Imperial Bureau of Plant Genetics (1936); Salaman (1937); Hawkes (1967) y otros investigadores, el primer antecedente en Europa

hace referencia a que el año 1565 se envían papas del Cuzco a Felipe II de España, el cual envía al Papa y este al herbolario Clusius, en Holanda, que las describe en su *Historia Plantarum* (1601). De allí es enviada a Viena y Frankfurt. Sin embargo nuevos estudios de Hawkes y Francisco-Ortega (1993), señalan que la primera introducción de papa, fue la andina y que llegó a las Islas Canarias en 1562, y a Sevilla en 1573 (Hawkes y Francisco-Ortega, 1992). Spooner y Hetterscheid (2005) y Ríos *et al.*, (2007) refutan esa hipótesis al estudiar el DNA de cloroplastos y microsatélite-nuclear de poblaciones de variedades antiguas de Islas Canarias, concluyendo que estas corresponden a múltiples introducciones de material andino y de germoplasma chilote-chileno. Estas introducciones tienen data muy anterior a 1840's. Estas primeras introducciones se relacionan con la llegada temprana de *Ipomoea batata*, provocando confusión en nombre y origen que dificultó el trazado histórico de las primeras papas (Hawkes y Francisco-Ortega, 1993; Burton, 1966; Luján, 1996).

Notas de Drake (1578) y Cavendish (1587), señalan en sus bitácoras haberse abastecido de papas en Isla Mocha y Santa María en costas chilenas (Imperial Bureau of Plant Genetics, 1936; Salaman, 1937; Burton, 1948; Hawkes, 1966; Glendinning, 1983), y que parte de este material sería el inicial en costas de Irlanda. Este material sería el que Gerard menciona en su *Catalogus Arborum* (1596).

Salaman (1937) discute esta posibilidad como muy remota, y que en 1570, la bitácora de compra del Hospital de la Sangre en Sevilla, se indica adquisición de estas en el mercado, y que este material sería el enviado a Felipe II desde el Cuzco.

Siguiendo la especulación de este reputado investigador inglés, se sabe que tempranamente fue introducida a España, desde zonas tropicales la *Ipomoea batata*, y que la papa habría tomado el nombre de patata por la similitud con aquella, (Burton 1966, Luján 1996), y también para no ofender con este nombre al Papa. Por otro lado no es posible desconocer que muchas plantas del Nuevo Mundo fueron llevadas a Europa como muestras vivas y también semilla sexual.

Antes de 1840's las pocas introducciones no fueron usadas en mejoramiento. Las primeras introducciones no pasaron de ser curiosidades botánicas (Salaman, 1926-37; Fuess, 1938, Imperial Bureau of Plant Genetics, 1936), y el uso en cultivo fue esporádico ya que durante casi dos siglos se la rehuía por ser pariente de la venenosa belladona (planta Nightshade), el clero europeo la consideraba producto maléfico por incitar a la lujuria (forma fálica del tubérculo), provocaba tuberculosis, raquitismo, sífilis, obesidad y lepra (apariencia de la piel), y por último no era mencionada en la Biblia. En el mejor de los casos era alimento de cerdos y campesinos de subsistencia.

Después de estas dos referencias, transcurren más de 185 años de oscuridad en cuanto a relatos de nuevos ingresos de papa a Europa. Solo el escritor irlandés Rye, en 1730 describe para Irlanda cinco tipos de papas "*the flat white kidney potato; the round white; the yellow; the round red and the black potato*" (Glendinning, 1983).

El año 1765 John Howard of Cardington, Bedfordshire, introduce papas "*fresh from America*", las que fueron ampliamente cultivadas a lo menos hasta 1840 con nombres como Howard, Cluster, Conglomerated, Suffolk y Surinam (Davidson, 1934). Glendinning (1983), indica que dos introducciones ocurrieron en el siglo 16, y otras introducciones deben haber sucedido en el siglo XVII y XVIII, probablemente de Colombia. Ocasionales introducciones se habrían realizado de Sudamérica.

Otros materiales fueron introducidos por Schlechtendal (1841) desde México, como *S. verrucosum*, *S. stoloniferum* y *S. oxycarpum*. Otros desde Argentina y Uruguay correspondiente a *S. commersoni*, y desde Chile a *S. maglia*.

Lindley (1848) indica introducciones a Inglaterra de Perú y Colombia, entre las especies estaba *Solanum goniocalix*. Sin embargo este material no prosperó por problemas de enfermedades y bajo rendimiento debido a su respuesta a fotoperíodo.

Ninguna de estas especies fue usada en mejoramiento y fueron considerados curiosidades o materiales muy silvestres. Sin embargo Klotzsch (1849-1852), introduce *S. demissum* de México, la que comenzó a usar en cruces.

A partir de ese material se origina en Europa la raza W alemana con resistencia a *Phytophthora infestans*.

Glendinning (1983) cita a Knight que escribe que alrededor de 1765, las papas eran desconocidas por los campesinos de Herefordshire, y que solo crecían pequeñas cantidades en los jardines, y se suponía que poseían propiedades deletéreas. Sin embargo 10 años después todos los prejuicios desaparecieron y las papas desplazaron a la “*cabbages from cottagers gardens*”. Con esta expansión, las enfermedades al cultivo se fueron intensificando. Entre estas el enrollamiento de la hoja se recuerda como una enfermedad severa en 1760. Cartwright (1806) citado por Salaman (1926) señala que una forma de corregir el constante deterioro de las variedades existentes fue la multiplicación sexual. Knight, (1814) indica la importancia de obtener nuevas variedades por semilla sexual para conseguir vigor en estas. Así la proliferación de variedades a fines del siglo XVIII y principios del XIX, aparentemente se debió a los logros de este sistema y no a las nuevas introducciones.

De esta manera se aprecia un incipiente trabajo de mejoramiento vía siembra de semilla sexual y posterior selección para adaptación a días largos, tamaño y forma de tubérculos (Glendinning, 1983). Hawkes (1967) cita a Millar el cual realiza selecciones para tuberización temprana. Al respecto toma bayas de floración temprana para esta selección.

Desde el año 1800 en adelante, de acuerdo a antecedentes escritos, se inicia el mejoramiento, con métodos más científicos, presentándose un hito en esta actividad en 1846-50, que ocurre la gran Hambruna Europea, lo que hizo que científicos de aquellos tiempos buscaran el centro de origen de la papa e introdujeran, desde América, variedades nativas y especies silvestres para sus cruzamientos.

Tomas Andrew Knight, considerado el primer mejorador de cualquier cultivo, que se aproxima a sistemas modernos, propone en 1807 la polinización cruzada para combinar caracteres, obteniendo éxito en esta metodología entre 1810 y 1831. Hizo interesantes observaciones

en relación a la papa, como que las variedades de ciclo corto no florecen y describe métodos para estimular la floración. Además, indica, como producir papas muy precoces (Glendinning, 1983).

Durante el siglo XIX la frecuencia de introducciones a Europa aumentó, sin embargo la mayoría de estas fueron descartadas. Plaisted (1972) y Plaisted y Hoopes (1989), indican que entre 1848 al 1852 Goodrich recibió 12 clones, la mayoría descartado junto a sus progenies siendo la excepción la que llamó Rough Purple Chili (Púrpura Casposa de Chile). “*In 1851, I received 8 varieties from Panamá, supposed to have been brought from the coast of Chile.... One of these was exactly like the last sort above noticed. One other was afterwards extensively cultivated by me under the name of Rough Purple Chili. It was the parent of my seedling, the Garnet Chili.*” De la Garnet Chili, por autofecundación obtuvo la Early Rose, y este linaje se encuentra en casi todas las variedades modernas. Hawkes (1979), señala que las primeras variedades precoces derivan de la Early Rose.

Sutton (1895) citado por Glendinning (1983) multiplicó por ocho años la “Golden Potato” de Perú, concluyendo que no tenía buen rendimiento y era sensible a enfermedades, por lo cual la descartó.

Al parecer el material introducido en la segunda mitad del siglo XVIII a Europa, desde Sudamérica, era muy primitivo y por esa razón no tuvo éxito su uso. Solamente se indica como excepción a Daber y Rough Purple Chili (Púrpura Casposa de Chile), que fueron ampliamente usadas en mejoramiento de papa (van Rathlef, 1932; Fuess, 1938; Hougas y Ross, 1956; Ross, 1958; Glendinning, 1983; Plaisted y Hoopes, 1989).

#### **Uso variedades antiguas y especies silvestres en la creación de nuevos cultivares.**

El linaje de este material inicial, en mayor o menor proporción se encuentra en la mayoría de los cultivares actuales en el mundo.

Al estudiar el trabajo de van Rathlef (1932) “*Die Stammtafeln des Weltsortiments der Kartoffel und ihre generativ fruchtbaren Sorten*” curiosamente encontramos el uso de

**Cuadro 1. Variedades básicas iniciales en Europa.**  
**Table 1. Initial potato varieties used in Europe**

VARIEDAD	Ancestro	Posible introducción	Origen	Cita bibliográfica				Liberación
					F1	F2	F3	
ZWIEBEL	Variedad alemana, con dudas Importación de Perú a España	1555		Siebeneick (1947-8), van Rathlef (1933)	7	46		
PATERSON'S VICTORIA	Hija de Fluke-c-Pink Eye, siglo XVII de Chile a Irlanda.	Siglo XVII	CHI?	Siebeneick(1947-8), van Rathlef (1933), Bukasov (1933)	18	166	200	1871-2007
<i>Imperator</i>	Early rose x Pat. Victoria		GER					1875
<i>Magnum Bonum</i>	Early rose x Pat. Victoria		GB					1876
<i>Up to Date</i>	Pat. Victoria x línea Blue Dom		GB					1894
ERSTE VON NASSENGRUD	Posible de Paterson Victoria; Ross, la indica como descendiente de primeras introducciones (1565) de Perú)		ALE		3	21	108	1874-1900
<i>Simson</i>	D.205/81x Odin (Daberx Erst. Nasse.)		ALE	Siebeneick (1947-8), Ross (1958)				1888
ZWICKAUER FRÜHE					9	70	7	
ROUGH PURPLE CHILI	Desconocido, recibido por Goodrich de consulado chileno en Panamá.	1848	CHI	Siebeneick (1947-8), Ross (1958), van Rathlef (1933)	1			1857
<i>Garnet chili</i>	Rough Purple Chili seedling	1857	USA		19	185	347	1857
<i>Irish Cobbler</i>	Early Rose mutante		USA					1876
<i>Beauty of hebron</i>	Garnet Chili x Garnet Chili		USA					1878
<i>Early Rose</i>	Garnet Chili seedling		USA					1867
<i>Russet Burbank</i>	Burbank mutante, seedling Early Rose		USA					1908
<i>Imperator</i>			ALE					1876
<i>Magnum Bonum</i>			GB					1984
<i>Golden Wonder</i>	Maincrop mutante, Early Rosex Magnum Bonum		GB					1906
ALTE DABER	Desconocido, de origen chileno y llevado a Alemania	1830 ?	CHI	Siebeneick (1947-8), Hawkes (1956)	36	207	177	1871-1928
WESTERN RED	Desconocido		USA					<1865
<i>Peachblow</i>	Seedling Western Red		USA		19	28	62	1865
FRANSCHEN	Desconocido, de Perú a Francia				18	25	1	
FLOURBALL	Sutton's Flourball y Desconocido	1870-1895	GB		32	28	35	1924-1935
BOUNTIFUL	Onwards x Early Red Emperor	<1874	GB					1882
CUZCO	Perú a Norteamérica	1850	PE	Siebeneick (1947-8)	1	15	68	1880
BLUE DON	Desconocido. Escocia		GB	Siebeneick (1947-8), van Rathlef (1933)	1	3	39	1820-1894

Fuente: <http://www.plantbreeding.wur.nl/potatopedigree/>, Siebeneick (1948); Ross (1958); Hawkes (1979); Plaisted y Hoopes (1989); Van Rathlef (1932)

especies silvestres y nativas cultivadas como Cuzco, Daber, Paterson Victoria, Púrpura Casposa de Chile. Este último material excepto Cuzco corresponde a *S. tuberosum* del Sur de Chile. Este mismo autor indica más de 300 variedades en línea directa con la Púrpura Casposa de Chile.

A estos materiales iniciales se debe sumar, dentro de aquellos informados, la introducción en 1912 de Chilote Indianer que originó la línea 9089 con alta tolerancia a virus del Enrollamiento de la Hoja y resistente a virus Y, la variedad Villarroela con extrema resistencia al virus X (Ross, 1958), Bolera, Bandera y Cabrita Michuñez (van Rathlef, 1933).

En el catálogo Mundial de Variedades de Papa del 2007 (Hils y Pieterse 2007) que

presenta más de 4.200, y en el Potato Pedigree Database de Wageningen (UR), que contiene 7.500 accesiones, (<http://www.plantbreeding.wur.nl/potatopedigree/>), nos encontramos que el panorama de base genética no varía mucho del señalado por van Rathlef en 1933. Las nuevas variedades provienen de otras europeas y que en su estudio en cuarta o quinta y sexta generación hacia atrás encontramos la estrecha base indicada por este autor.

De las especies silvestres usadas, escasas son las variedades generadas y que estén vigentes.

Ross (1966) señala la importancia que tuvo el uso de especies silvestres en el mejoramiento de la especie en Alemania, y en 1979 indica a 346 variedades que tienen genes de *acl*, *and*, *dem*, *phu*, *spg*, *sto*, *tub* (Chile), *vrn*. Todos estos

**Cuadro 2. Uso de especies silvestres de *Solanum* en la creación de cultivares.****Table 2. Wild species of *Solanum* breed used to produce potato cultivars**

Especie	Cultivares <sup>1</sup>	Año	Europa <sup>2</sup>	Amer. Norte <sup>3</sup>
<i>S. acaule</i>	5	-	38	17
<i>S. berthaultii</i>	1	2000		
<i>S. brevidens</i>	5	<1999 - 2002		
<i>S. chacoense</i>	11	¿- 1995	10	18
<i>S. commersonii</i>	3	<1882 - 2001	1	
<i>S. curtilobum</i>	4	1958 - 1967		
<i>S. demisum</i>	92	<1947-1986		74
<i>S. fendleri</i>	1	¿?		2
<i>S. kurtzianum</i>	1			1
<i>S. maglia</i>	5	¿?	1	7
<i>S. megistracolobum</i>	1	¿?		
<i>S. microduntum</i>			1	1
<i>S. phureja</i>	39	< - 2005		11
<i>S. raphanifolium</i>	1			1
<i>S. spegazzinii</i>	5	¿?	8	1
<i>S. stenotomun</i>	3	? - 1993		1
<i>S. stoloniferum</i>	16	<1943-1999	42	
<i>S. torolapanum</i>	1	¿?		1
<i>S. vernei</i>	25	<1992	41	1
<i>S. sparsipilum</i>	3	< 1992	1	
<i>S. verrucosum</i>			2	

Fuente: 1 <http://www.plantbreeding.wur.nl/potatopedigree/>; 2 Plaisted y Hoopes (1989); 3 Plaisted y Hoopes (1989) - liberadas entre 1956-1985.

materiales han sido cruzados con las variedades básicas señaladas anteriormente, y por tanto tienen estrecho vínculo a los materiales iniciales. Por otro lado, diversos informes anuales de CIP (1990,1992, 1995-1996), señalan la formación de “*set hybrid*” y líneas avanzadas de materiales con resistencia a diversos patógenos para distribución global a mas de 70 países y que han permitido la liberación de variedades en Uganda (3), Camerun (4) y Burundi (4). Además han enviado la mayor parte (“*bulk*”) de semilla sexual a Asia, Indonesia, Egipto y Nicaragua.

**Amplitud genética de los actuales cultivares**

De acuerdo a los antecedentes anteriores, se demuestra que las variedades señaladas en el catálogo Mundial 2007, como en otros anteriores tienen una base genética muy estrecha, es decir que el 80 y mas por ciento de los genes de las modernas variedades provienen de las variedades

que crecieron en los primeros años del siglo XX. Estas variedades, aunque numerosas, derivaron de algunas que sobrevivieron a la epidemia de *P. infestans*, junto a solo dos variedades primitivas usadas en mejoramiento en el siglo XIX.

En cuanto al uso de especies silvestres, estas también han sido escasas en la contribución, observando el cuadro 4, se puede concluir que en relación a los materiales conservados en bancos genéticos en su totalidad, el porcentaje de estas es muy bajo.

Esta estrechez genética de las papas presentes, se debe a diversos factores como:

\* la genética de *S. tuberosum* que es un auto-alotetraploide segmental, que ha permitido seguir generando variedades aprovechando la vasta variabilidad aún en cruces consanguíneos (Hawkes, 1956).

\* uso de la polonización abierta, cruces con ausencia de especies silvestres y virtual ausencia de cultivares primitivos que no sean

Rough Purple Chile y Daber (Glendinnig, 1979; Hawkes, 1979).

\* preferencia de algunos “mejoradores” por usar algunos materiales parentales, y estos usarlos intensamente. Findlay (1905) prefirió a Victory como progenitor masculino y femenino. Salaman (1926) indicaba que ninguna nueva variedad tendría mérito si no tiene sangre de Paterson Victoria.

\* desconocimiento de la cruzabilidad de especies de distintas ploidías (Hawkes, 1979)

\* problemas de compatibilidad y fertilidad de polen (desconocida las causas en ese tiempo). Knight selecciono para tubérculo y no para flor, por tanto muchas de sus líneas eran estériles y sin flor (Glendinnig, 1979).

\* esterilidad de muchos clones obtenidos de cruza con la ssp. *tuberosum*, que posee factores citoplasmáticos de esterilidad (Grun y Staub, 1979).

\* problemas de balance de endosperma (Hawkes, 1979).

### Métodos de mejoramiento:

El proceso de mejoramiento de papa, o más bien en plantas de reproducción vegetativa, a diferencia de las de reproducción generativa, requieren de un cruzamiento y después solo vienen selecciones en el tiempo para encontrar él o los cultivares, ya que los caracteres son fijados inmediatamente y son estables vía la reproducción clonal.

Es un esquema simple, pero exige una evaluación previa de los materiales parentales que posean los genes que deberemos amalgamar en una nueva variedad, aumentando la diversidad. Esta especie es altamente heterocigota, intolerante al inbreeding (problemas de autofecundación).

Desde mediados del siglo XX el **mejoramiento convencional** ha seguido el sistema: introducción, selección progenitores a nivel 4x, cruza intervarietales, autofecundación, cruza entre hermanos, retrocruza al padre original, cruza interespecíficas (sp. cultivadas - sp. silvestres).

Aquí rol importante juega la ploidía, compatibilidad, consanguinidad, balance de endosperma, ya que en muchos casos no se presenta la compatibilidad para efectuar con éxito la formación de un cigoto.

Hawkes (1979), presenta una carta de cruzabilidad, producto de innumerables contribuciones de investigadores, que se ha ido ampliando para el uso de especies silvestres con materiales cultivados.

Sin embargo el mejoramiento moderno nos ofrece herramientas para obviar lo anterior con nuevas **metodologías no convencionales** como: uso de especies puente, polinización *in Vitro*, duplicación cromosomal, reducción cromosomal (haploides), fusión protoplasmática, ingeniería genética (marcadores moleculares), biobalística, semilla sexual (Vayda y Park, 1990; International Potato Center 1991; Ritter, 2000; Bradshaw *et al.*, 2006).

Todos estos métodos serán efectivos en la medida que se tenga material, se evalúe y se use adecuadamente para los objetivos y fines de cada país. En este sentido rol importante ha jugado el fuerte impulso para hacer colectas, establecer bancos genéticos, evaluar las colecciones y transferirlas a los mejoradores.

### Recursos genéticos necesarios para el mejoramiento.

Al respecto se han realizado:

#### 1. Amplias colectas durante muchos años.

El cuadro 3 se indican las colectas realizadas entre 1930 y 1971.

Se agrega gran cantidad de colectas realizadas por investigadores latinoamericanos: Carlos Ochoa,

#### Cuadro 3. Colectas de *Solanum* entre 1930 y 1971

Table 3. Collections of *Solanum* plant material between 1930-1971.

Pais	Número
Alemania	4
Dinamarca	3
Inglaterra	8
URRS	3
USA	5

Cárdenas, Gandarillas, Huaman, Okada, Clausen, Estrada, Gabriel, Ortega, Contreras, entre otros.

## 2.- Gran número de bancos genéticos en países desarrollados y en centro de origen conocidos y desconocidos. (Cuadro 4)

El resultado de un cuestionario para la Estrategia de Conservación Global de la Papa, presentado en "Workshop of Potato Ex situ Collection Curator to Develop a Global Potato Conservation Strategy. Lima - Perú -24 -25 -26 agosto 2005", señala lo siguiente :

\* 21 colecciones de papa mantienen cerca de 55.700 accesiones

\* En los últimos 10 años se introdujeron 13200 nuevas accesiones, sin embargo se reportan pérdidas en todos los bancos genéticos.

\*El germoplasma mantenido está razonablemente clasificado.

\* El nivel de caracterización es muy diverso y amplio.(Cuadro 5)

## 3.- Evaluaciones

En el área centro de origen de la especie, es posible contar con más de 4.500 variedades nativas, y las especies silvestres. Este material

genético ha sido evaluado y debido a su amplia dispersión en el área de origen, presenta valiosos genes de resistencia a enfermedades y plagas, condiciones de estrés abiótico (calor, frío, sequía, salinidad, aluminio etc.), contenido nutritivo en almidones, antioxidantes, vitamina C, aminoácidos etc., que ofrecen al mejoramiento un potencial de insospechados usos. Las especies fuente de resistencia se observan en cuadro 6 (Ross, 1958; Hannemann y Bamberg, 1986; Hannemann 1989; Vayda 1994; Estrada 2000; Contreras, 2005).

Surge una pregunta ¿se ha evaluado lo suficiente? Múltiples trabajos así lo indican, y por solo nombrar algunos están los de Bukasov (1933); Hawkes (1945, 1958); Ross (1958); Contreras (1987); Hannemann (1989); Hannemann y Bamberg (1986); Centro Internacional de la Papa (múltiples informes), Barandalla *et al.*, (2008).

¿Se ha usado lo que se conserva en bancos genéticos? Hasta ahora si, pero en una mínima parte, bajo el sistema convencional de mejoramiento, y como se indicó anteriormente se está potenciando el uso de materiales diploides vía uso de especies puente, haploidía, fusión protoplasmática y transgenia.

En relación al uso de especies silvestres, Hawkes (1979) indicaba que este era bajo "esto

**Cuadro 4. Bancos genéticos de papa informados; composición y tamaño.**

**Table 4. Composition and size of worldwide potato germoplasm in known genetic banks**

Colección / país (1)	Especies silvestres		Variedades primitivas		Cultivares introducidos	Otros Materiales(2)	Total accesiones
	Nº especies	Total	Nº especies	Total			
CIP, PERU	151	2.363	8	4.461	314	3.170	10.308
INTA, ARGENTINA	30	1.460	2	551	0	0	2.011
CORPOICA, COLOMBIA	17	108	5	915	36	100	1.159
PROINPA, BOLIVIA	35	500	7	1.400	7	300	2.207
UACH, CHILE	6	183	2	331	83	1.500	2.097
INIAP, ECUADOR	43	275	1?	222	14	0	511
<i>Amer. Latina - Subtotal</i>		4.889		7.880	454	5.070	18.293
<i>Europa - Subtotal</i>		8.227		6.912	6.943	6.860	28.942
<i>Norte América - Subtotal</i>		3.791		1.022	364	601	5.778
<i>Asia - Subtotal</i>		277		25	1.960	431	2.693
<b>TOTAL</b>		<b>17.184</b>		<b>15.839</b>	<b>9.721</b>	<b>12.962</b>	<b>55.706</b>

FUENTE: Workshop of Potato Ex situ Collection Curator to Develop a Global Potato Conservation Strategy. Lima - Perú -24 -25 -26 agosto 2005. Contreras (2005).

**Cuadro 5. Bancos genéticos de papa; tipos de evaluación y uso de las colecciones.**  
**Table 5. Potato genetic banks; types of evaluation and use of collections**

<b>Colección / país</b>	<b>Tipo de Evaluaciones</b>	<b>Uso</b>
	<b>Biótico, Abiótico, Calidad, otros</b>	
<i>América Latina</i>		
CIP, PERU	Biótico, Abiótico, Calidad	
INTA, ARGENTINA	Ensayos agronómicos	Si
CORPOICA, COLOMBIA	No info	Si
PROINPA, BOLIVIA	Biótico, Agro-Industrial	
UACH, CHILE	Biótico, Abiótico, Calidad	Si
INIAP, ECUADOR	Biótico, Calidad y Rendimiento	
<i>Europa</i>		
VIR, RUSIA	Biótico, Abiótico, Calidad y rendimiento	Si
IPK, ALEMANIA	Biótico	Si
CGN, HOLANDA	Biótico, Calidad	Si
INRA, FRANCIA	Biótico	Si
Suceava, RUMANIA	Biótico	Si
VSUZ, ESLOVAQUIA	Biótico, Calidad y ensayos agronómicos	Si
KIS, ESLOVENIA	N/A	Si
CPC, INGLATERRA	Biótico, otros (molecular)	Si
IHAR, POLONIA		Si
PRI, CHECOSLOVAQUIA	Biótico, Calidad y ensayos agronómicos	Si
NGB, SUECIA	Biótico, Calidad y ensayos agronómicos	Si
<i>América del Norte</i>		
USDA/ARS, USA	No info	Si
PGRC3, CANADA	Calidad, antioxidantes	Si
<i>Asia</i>		
CAAS, CHINA	Biótico, Abiótico, Calidad	Si
NIAS, JAPON	Biótico, Abiótico, Calidad y rendimiento	Si

FUENTE: Workshop of Potato Ex situ collection curator to develop a Global potato Conservation Strategy. Lima - Perú -24 -25 -26 agosto 2005. Contreras (2005)

*es debido a la comprensible reserva de una parte de los mejoradores para embarcarse en el tormentoso mar del mejoramiento con especies silvestres".* La transferencia de genes, vía mejoramiento convencional, toma muchos años, debido a las continuas retrocruzas para eliminar caracteres silvestres indeseables. Hoy con nuevas tecnologías es posible obviar muchos de los problemas de cruzabilidad.

#### **4.- Gran cantidad de publicaciones sobre sistemas y formas de realizar cruzamientos**

**5.- Múltiples congresos, simposios, talleres, focus group, seminarios, encuentros.** En estos se han dado a conocer colectas, evaluaciones,

caracterizaciones, metodologías de mejoramiento, distribuciones, usos, etc.

Como resultado de ello tenemos especies silvestres y variedades conocidas y desconocidas, en gran cantidad y que hoy se encuentran disponibles para potenciar el mejoramiento en todo el mundo y con ello ayudar a combatir el hambre mundial.

#### **Creación de variedades en América Latina**

Es paradójal que en área latinoamericana (cuna de la papa), con existencia de una inmensa riqueza de variedades nativas (Cuadro 4), muchas de estas con información interesante sobre características genéticas, se observa que:

**Cuadro 6. Fuentes de genes de resistencia y otros caracteres deseables al mejoramiento en especies de *Solanum*. (1)**

**Table 6. Sources of resistance genes and other desirable characteristics for *Solanum* species breeding**

AGENTE CAUSAL	ESPECIES CON ENTRADAS RESISTENTES (2)
<b>AGENTES BIÓTICOS</b>	
<b>Hongos</b>	
<i>Alternaria solani</i>	<i>acl, adg, blb, chc, phu, stn, tar, tor</i>
<i>Angiosorus solani</i>	<i>adg</i>
<i>Fusarium spp.</i>	<i>adg, ver, chc, tbr</i>
<i>Phytophthora infestans</i>	<i>acl, adr, avl, ber, blv, bst, bcp, blb, can, crc, cur, chc, dms, grf, hou, iop, mcd, mlt, mtp, opl, pcs, phu, plt, pnt, spl, stn, sto, scr, tar, tor, tbr, adg, ver.</i>
<i>Rhizoctonia solani</i>	<i>adg, chc, phu</i>
<i>Spongospora subterranea</i>	<i>acl, ajh, chc, cha, cmi, cur, mcd, phu, spl, tbr, adg</i>
<i>Synchytrium endobioticum</i>	<i>acl, ajh, ver, blv, chc, cha, cur, grf, juz, lph, mga, mcd, phu, spl, spg, stn, scr, tar, tbr, adg</i>
<i>Verticillium albo-atrum</i>	<i>acl, ber, bst, buk, cph, chc, grf, lph, mcd, mrm, med, mga, mcd, mtp, mlt, hou, opl, phu, pld, pta, plt, rap, spl, stn, scr, tar, tor, tbr, adg</i>
<b>Bacterias</b>	
<i>Erwinia carotovora</i>	<i>acl, aln, crc, chc, blv, blb, cmi, grf, lph, mga, mcd, oka, phu, pnt, scr, tbr</i>
<i>Rasitonia solanacearum</i>	<i>acl, ver, blv, brd, blb, chc, jam, mga, mcd, phu, pnt, spl, stn, sto, scr</i>
<b>Virus</b>	
PLRV	<i>acl, ajh, brd, chc, dem, etbr, grf, mrm, mga, mcd, pnt, pta, pld, rap, stn</i>
PVM	<i>chc, grf, lph, mga</i>
PSTVd	<i>acl, ver</i>
PVX	<i>acl, ver, brc, chc, cur, grf, hdm, ifd, juz, lph, opl, phu, spl, scr, tar, tbr, adg</i>
PVY	<i>acl, ver, blv, chc, dms, hou, ifd, mcl, mga, mcd, phu, pnt, spl, sto, tar, tbr, adg</i>
<b>Nematodos</b>	
<i>Ditylenchus spp.</i>	<i>acl, ajh, adg, chc, ifd, mcd, phu, spl, stn, scr, tar</i>
<i>Globodera spp.</i>	<i>acl, adg, aln, blv, brc, cap, cph, chc, cha, crc, gnd, grf, hdm, ifd, juz, ktz, lph, mga, mcd, oka, opl, phu, pld, spl, spg, scr, tar, tor, vm</i>
<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>acl, amb, adg, chc, blv, cha, cap, cph, cur, grf, ifd, lph, mga, mcd, phu, plt, spl, tar, tbr</i>
<i>Nacobbus aberrans</i>	<i>blb, spl, vm, brd</i>
<b>Insectos</b>	
<i>Empoasca fabae</i>	<i>ber, big, bst, bcp, blb, brc, can, chc, chm, cmi, cph, col, dms, etb, fdz, grf, imt, jan, mcd, mga, mtp, oxc, pld, plt, spl, sto, tar, tor, trf, vio.</i>
<i>Epitrix cucumeris</i>	<i>acl, ver, blv, cap, chc, cmi, dms, grf, ifd, jam, mga, mcd, phu, pld, spl, sto, tar, tbr, adg</i>
<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	<i>acl, chc</i>
<i>Linomiza huidobrensis</i>	<i>ver, tar</i>
<i>Myzus persicae</i>	<i>ver, bst, buk, blb, cap, chm, grf, ifd, lgl, med, mga, mlt, sto, tor</i>
<i>Phthorimaea operculella</i>	<i>chc, ver, mga, phu, spl, scr, tar, tbr</i>
<i>Premnotyphes vorax</i>	<i>acl, adg, cur, pld</i>
<i>Psylliodes affinis</i>	<i>aln, ber, big, blv, bst, blb, cph, cmm, inm, imt, iop, mrm, mga, mcd, mcc, mtp, pam, pnt, pld, pur, sct, sch, sto, tar, to, ver, wbr.</i>
<b>AGENTES ABIÓTICOS</b>	
Calor (reducción del rendimiento por exceso de respiración)	<i>acl, aln, ber, bcp, blb, crc, chc, dem, jam, ktz, pny, pta, spg, sto, scr, tar, ver.</i>
Heladas	<i>acl, ach, ajh, adg, blv, bst, brc, brd, cap, can, cmm, cmi, cur, chc, chm, dms, etb, grf, ifd, juz, mga, mcd, mlt, mtp, opl, pcs, sct, spl, stn, scr, sct, stn, tar, tor, tuq</i>
Salinidad (reducción de rendimiento por estrés de iones)	<i>acl, chc, tar</i>
Sequía (reducción del rendimiento por reducción de fotosíntesis)	<i>amp, adg, y tbr, ver, gnd, ifd, lph, med, mga, mcd, pta, plt, sct, spl, spg, wbr</i>

Fuente: 1 Datos obtenidos de Ross (1958), Hannemann y Bamberg (1986), Hannemann (1989), Ochoa (comunicaciones personales), Vayda (1994) Estrada (2000), Contreras (2005).

2 Se indica la abreviatura de la especie (ver anexo 1)

a) En nuestra propia región dichos materiales tienen poco uso, uno porque al parecer nos gusta más lo extranjero que lo propio, y además que recursos públicos y/o privados no se destinan a proyectos de mejoramiento de largo aliento.

a) A pesar de inmensos recursos para proyectos colaborativos, pocos van en la vía del trabajo compartido entre los países desarrollados con los en vías de desarrollo.

b) Atenta a ello el derecho de propiedad impuesto por Unión Internacional para la Protección de las Obtenciones Vegetales (UPOV), en donde se usa material de centro de origen pero no se paga por ello ni tampoco se integra a investigadores de los países de donde están estos Recursos Fitogenéticos.

c) Se agrega en que muchos “breeders” encuentran que más valioso es el “paper” que una creación de variedad incierta en su multiplicación y que les permitiría recibir royalties que los estimule a ello. Además esto de creación de variedades más le interesa a la empresa que vive para el negocio de semillas.

d) Hoy con el Convenio de la Diversidad Biológica se impide con mayor fuerza trabajos colaborativos, ya que esta exige pago a pueblos originarios sustentadores de estos recursos.

Los programas de mejoramiento son largos y esto para un mejorador investigador no es atractivo ya que lo aleja de las publicaciones que son el incentivo de ascenso, de mayor renta o

bien de estar “in” en los congresos internacionales.

Se agrega a esta problemática que cuando se usan parientes silvestres o ploidías distintas, se dificulta el progreso rápido... sin embargo existe la necesidad imperiosa de incluir los genes de estos maravillosos materiales de la familia *Solanaceae*, y no buscar “vía tranguenia” genes de otros géneros y/o reinos, que hoy significa rechazo por parte importante de seres humanos y atenta a la diversidad biológica.

Existen dos o tres vías en el mejoramiento:

1. Hacer cosas impactantes por el afán de notoriedad y dar a conocer que existe la posibilidad realizar cruces y tranguenia rara... pero sin uso práctico

2. Pensar que podemos conseguir un mejoramiento sustancial para la alimentación mundial y que puede quedar disponible para muchos agricultores de autosustento o bien pequeños, de los cuales son más del 75% a nivel mundial con problemas de productividad.

3. Existe una tercera opción que hoy realizan las empresas semilleras, que es tener nuevas variedades para hacer su natural negocio y recibir los royalties correspondientes.

La primera y última son las que hoy imperan. La segunda no interesa porque no implica reconocimiento ni negocio.

Los desafíos actuales son inmensos, y estos van por la vía de la rusticidad que implica

#### Cuadro 7. Estado del uso de variedades nativas e introducidas en países Latinoamericanos (en porcentaje).

Table 7. Use of native and introduced cultivars of potato in Latin America (percentage)

País	Variedades nativas	Creadas país	Cultivares
introducidos			
Argentina	1	15	84
Brasil	0	¿?	100 ?
Bolivia	90?	5?	5?
Chile	0,1	9,9	90
Colombia	15 – 20	75 – 80	0,5 procesa
Ecuador	10	90	
México		?	99?
Perú	20	72,5	7,5

Fuente: Antecedentes aportados por diversos curadores en el Workshop of Potato **Ex situ** Collection Curator to Develop a Global Potato Conservation Strategy. Lima - Perú -24 -25 -26 agosto 2005.

producir en condiciones subóptimas o bien con menor usos de agua y agroquímicos. Por otro lado el calentamiento global, la escasez de la energía y el alto precio de los fertilizantes deben estar en la mira del mejoramiento futuro, como también generar alimentos saludables.

Es posible que se tenga menor rendimiento, pero habrá también un menor costo y un balance productivo positivo que permitirá producir mejor calidad que cantidad, mucha de la cual hoy se pierde.

Ante la perspectiva de papas pigmentadas en su pulpa, con almidón resistente, alto en proteína, otros componentes que la trasformen más en “gourmet”, el rendimiento puede pasar a segundo o tercer plano. Con ello se puede conseguir variedades diploides o triploides... y en este sentido el mejorador debe atreverse a conseguir nuevos productos... y para ello se tiene un germoplasma maravilloso.

## BIBLIOGRAFÍA

- Barandalla, L.; R. López, J.; Ruiz de Galarreta y E. Ritter. 2008. Evaluación frente a diferentes patógenos de una colección de cultivares antiguos y germoplasma nativo de papa. **In** III Congreso Iberoamericano de investigación y desarrollo en patata. 5-10 Oct. Vitoria-Gasteiz, Euskadi, España. pp. 59 – 62
- Bradshaw, J. E.; Bryan, G.J.; Ramsay, G. 2006. Genetic Resources (Including Wild and Cultivated *Solanum* species) and Progress in their utilization in potato breeding. *Potato Research* 49:49-65.
- Bukasov, 1933. The potato of South América and their breeding possibilities. *Bull. Applied Botany, Leningrad Supplement* N° 58 192 p.
- Burton, W.G. 1948. *The Potato*. London. Chapman and Hall, 319 p.
- Burton, W.G. 1966. *The Potato*, 2<sup>nd</sup> edn. European Association for Potato Research. 382 p.
- Centro Internacional de la Papa. 1989. Informe Anual CIP 1989. 197 p.
- Centro Internacional de la Papa. 1990. Annual Report CIP 1990. 166 p.
- Centro Internacional de la Papa. 1991. Informe Anual CIP 1991. 194 p.
- Centro Internacional de la Papa. 1995 - 1996. International Potato Center Programm Report 1995-1996. 323 p.
- Contreras, A. 1987. Germoplasma chileno de papas. **In** Contreras y Esquinas-Alcazar. 1984. *Anales del Simposio de Recursos Genéticos*. Valdivia 1984. UACH-IBPGR 1987 pp 43-75.
- Contreras, A. 2005. Recursos genéticos de la papa en América Latina: distribución, conservación y uso. *Agrociencia* 9(1-2):93-103.
- Davison, W.D. 1934. History of potato varieties. *Journal of the Department of Agriculture of the Republic of Ireland*. 33: 57-81.
- Estrada, N. 2000. La biodiversidad en el mejoramiento genético de la papa. CIP, IPGRI, PRACIPA, IBTA, PROINPA, COSUDE, CID. 372 p.
- Findlay, A. 1905. *The potato: its history and culture*. Cupar. Fife 88 p.
- Fuess, W. 1938. *Die Geschichte der Kartoffel*. Deutsche Zentralbrucherei Aktiengesellschaft. Berlin 95 p.
- Glendinning, D.R. 1979. Enriching the potato gene-pool using primitive cultivars. *Conf. Broadening Genet. Base Crops, Wageningen, 1978*. Pudoc. pp 39-45.
- Glendinning, D.R. 1983. Potato introductions and breeding up to the early 20<sup>th</sup> century. *New Phytologist* 94:479-505.
- Grun, P.; Staub. J 1979. Evolution of tetraploid cultigens from the view of cytoplasmic inheritance. **In**: International Potato Center (ed.). Report of the planning conference on the Exploration, Taxonomy and Maintenance of Potato Germ Plasm III. Oct. 15-19. pp 141-152.
- Hannemann, R.E. 1989. The potato germplasm resource. *Amer. Potato Journal* 66: 655-667.
- Hannemann, R. E. ; Bamberg. J. 1986. Inventory of tuber-bearing *Solanum* species. *Research Div. Coll. Agric. Life Sciences. Univ. Wisconsin*. 216 p.
- Hawkes, J. 1945. The indigenous American potatoes and their value in plant breeding. 1. Resistance to disease. 2. Physiological properties, chemical composition and breeding capabilities. *Emp. J. Exp. Agric.* 13:11-40.
- Hawkes, J. 1956. Taxonomic studies on the tuber-bearing *Solanums*. 1: *Solanum tuberosum* and the tetraploid species complex. *Proc. Linn. Soc. Lond.* 166: 97- 144.
- Hawkes, J. 1958.a I. Taxonomy, Cytology and Crossability. **In**: Kappert H.; Rudolf W. (eds.). *Züchtung der Knollen und Wurzelfruchtarten*. Germany, Paul Parey: pp 1-43.
- Hawkes, J., 1958 b. Significance of wild potatoes and primitive forms for potato breeding. *Euphytica* 7:257-270.
- Hawkes, J. 1967. The History of the Potato. Master Memorial, 1966. *The Journal of the Royal Horticultural Society* 92(5):207-302.
- Hawkes, J. 1972. Evolution of the cultivated potato *Solanum tuberosum* L. *Symp. Biol. Hung.* 12: 183-188.

- Hawkes, J. 1979. Genetic poverty of the potato in Europe. Conf. Broadening Genet. Base Crops, Wageningen, 1978. Pudoc. pp 19-27
- Hawkes, J.; Francisco-Ortega, J. 1992. The potato in Spain during the late 16<sup>th</sup> century. Economic Botany 46: 86-97.
- Hawkes, J.; Francisco-Ortega, J. 1993. The early history of the potato in Europe. Euphytica 70:1-7.
- Hermesen, J. 1974. Utilization of non cultivated species. Report of the First Planning Conference on Utilization of Genetic Resources. 23-34. Lima, Perú.
- Hils, U.; L. Pieterse, L. 2007. World catalogue of Potato Varieties 2007. Germany. AgriMedia GmbH 253 p
- Hougas, R.; Ross, R. 1956. The use of foreign introductions in breeding American potato varieties. Amer. Potato Journal 33:328-339.
- Imperial Bureau of Plant Genetics, 1936. The South American Potatoes and Their Breeding Value. Cambridge, School of Agriculture. 15 p.
- International Potato Center. 1991. Molecular Methods for Potato Improvement. Report of the Plannig Conference on "Application of Molecular Techniques to Potato Germplasm Enhancement". March 5-9 1990. 181 p.
- Klotzsch, J. F. 1849. *Solanum utile*, eine neue unserer Kartoffel ähnliche. Art nebst ihren Verbandschaften. All. Gärtnerztg 17: 313-316.
- Klotzsch, J.F. 1852. Über *Solanum tuberoso-utile*, eine neue bastardkartoffel. Ber. Königl. Preuss. Akad. Wiss. 1851. p 674-676.
- Knigh, T.A. 1814. On the beneficial results of planting potatoes which have grown late in the preceeding year. Transactions of the Horticultural Society of London 1:244-247.
- Lindley, J. 1848. Notes on the wild potato. Journal of the Royal Horticultural Society. 3:65-72.
- Luján, L. 1996. <http://www.redepapa.org/lujan.pdf>.
- Matsubayashi, M. 1991. Phylogenetic relationships in the potato and its related species. Chromosome engineering in plants: Genetic, Breeding, Evolution. Part B. Elsevier Science Publishers B.V. 93- 118.
- Ochoa, C. 1972. Los *Solanum* tuberíferos silvestres del Perú (Secc. *Tuberarium*, Sub-secc. *Hyperbasarthrum*). Lima, Perú. 297 p.
- Plaisted, R.L. 1972. Utilization of germplasm in breeding programm – Use of cultivated tetraploid. In French, R. (ed.) Prospects for the Potato in the Developing World. E.R. Lima, Perú. pp 90 - 99
- Plaisted, R.L.; Hoopes, R.W. 1989. The past record and futures prospects for the use of exotic potato germplasm. Amer. Potato Journal 66:603-627.
- Ríos, D.; Guislain, M.; Rodriguez, F.; Spooner, D. 2007. What is the origin of the European potato? Evidense from Canary Island Landraces. Crops Science 47:1271-1280.
- Ritter, E. 2000. Aplicación de la biotecnología a la mejora genética de la papa. Libro de Actas Congreso Iberoamericano de Investigación y Desarrollo en Patata. Vitoria Gasteiz 3-6 julio. pp 17-24.
- Ross, H. 1958. Ausgangmaterial für die Züchtung. In Kappert, H. ; Rudolf, W.(eds.) Handbuch der Pflanzenzüchtung. 3 Züchtung der Knollen und Wurzelfruchtarten, Paul Parey pp 43-59.
- Ross, H. 1966. The use of wild *Solanum* species in German potato breeding of the past and to day. Amer. Potato Journal. 43(3):63-80.
- Ross, H. 1979. Wild species and primitive cultivars as ancestors of potato varieties . Conf. Broadening Genet. Base Crops, Wageningen. pp 237-245
- Salaman, R. 1926. Potato Varieties. Cambridge. University Press, Cambridge. 378 p.
- Salaman, R. 1937. The potato and its early home and its introduction in to Europe. The Journal of the Royal Horticultural Society. 62: 61-77; 112-23,153-62, 253-66.
- Siebeneick, H. 1948. Die deutschen und ausländischen Kartoffelsorten 1947/48. Schriftenreihe für die Kartoffelwirtschaft. Heft 2 und 3.
- Schlechtendal, D.F.L. 1841. Observations de *Solani tuberosi speciebus*. Hortus Halensis 1:5.
- Spooner, D.; Hettterscheid, W. 2005. Origin, evolution, and group classification of cultivated potatoes. In Mottley, T.; Zerega, N.; Cross, H. (eds.). Darwin's Harvest. New Approaches to the Origin, Evolution, and Conservation of Crops. pp. 285-307.
- Van Rathlef, R. 1932. Die Stammtafeln des Weltsortiments der kartoffel und ihre generative fruchtbaren Sorten. Kühn Archiv 33:296-431
- Vayda, M. 1994. Enviromental stress and its impact in potato yield. In. Bradshaw, J.; Mackay G.R. (ed.) . 1994. Potato Genetics. Uk., CAB International pp 239- 261.
- Vayda, M.; Park. W 1990. The molecular and cellular Biology of the Potato. U.k., CAB International. 269 p.

Anexo 1  
LISTADO DE ABREVIATURAS QUE DESIGNAN A LAS  
ESPECIES DE PAPA.

Abrev.	Especie	Abrev.	Especie	Abrev.	Especie
abn	abancayense	crc	circaefolium	jnn	jaenense
acl	acaule	clr	clarum	jlc	jalcae
ach	achacachense	cop	coelestispetalum	jam	jamesii
acg	acroglosum	col	colombianum	ktz	kurtzianum
acs	acrosopicum	clm	colominense	lxs	laxissimum
agf	agrimonifolium	cmm	commersonii	lph	leptophyes
ajh	ajanhui <sup>1</sup>	con	contumazaense	lps	leptosepalum
aln	alandiae	crl	correllii	les	lesteri
abz	albornozii	cur	curtilobum <sup>1</sup>	lgl	lignicaule
aml	amabile	cyn	cyanophillum	lmb	limbaniense
amy	amayanum	dms	demissum	lbb	lobbianum
amb	ambosinum	dcm	dolichocremastrum	lgc	longiconicum
adg	andigena	dnc	donachui	lgs	longiusculus
adr	andeanum	etb	etuberosum	lpc	lopez-camarenae
amp	anomatophilum	fen	fendleri	lyc	lycopersicoides
atc	antacochense	frn	fernandezianum	mco	macropilosum
adp	aridophilum	flh	flahaultii	mag	maglia
arz	arnezii	flv	flavoviridens	mrn	marinasense
avl	avilesii	gnd	gandarillasii	mth	matehualae
ayc	ayacuchense	gon	goniocalix <sup>1</sup>	med	medians
amr	aymaraesense	grl	gourlayi	mga	megistacrolobum
blh	bill-hoockeri	grc	gracilifrons	mcd	microdontum
blg	blanco-galdosii	grr	guerreroense	min	minutifoliolum
blv	boliviense	guz	guzmanguense	mcc	mochicense
bmb	bombycinum	hpl	hapalosum	mlp	mollepujroense
bst	brachistotrichum	hsf	hastiforme	mrl	moreliforme
bcp	brachycarpum	hwk	hawkesii	msp	moscopanum
brc	brevicaule	hjt	hjertingii	mlt	multidissectum
bue	buesii	hdm	hondelmannii	mgfl	multiflorum
buk	bukasovii	hop	hoopesii	mpt	multiinterruptum
blb	bulbocastanum	hou	hougasii	nyr	nayaritense
cjm	cajamarcense	hcb	huancabambense	nrs	neorosii
clv	calvescens	hnu	huanocense	nvl	neovalenzuelae
can	canasense	hua	huarochiriense	nvv	neovavilovii
cnd	candolleum	hnt	hintonii	nwb	neoweberbaueri
cnt	cantense	hmp	humectophilum	nub	nubicola
cap	capsicibaccatum	khrc	hypacrarthrum	ocr	ochrantum
cph	cardiophyllum	imt	immite	oka	okadae
chc	chacoense	inh	incahuasinum	olm	olmosense
chn	chancayense	inm	incamayoense	opl	oplocense
chv	chavinense	ins	incasicum	oro	orocense
chl	chilliasense	ifd	infundibuliforme	orp	orophilum
chq	chiquidenum	igf	ingaefolium	oti	otites
chm	chomatophilum	iop	iopetalum	oxc	oxicarpum
chr	chrysoflorum	irs	irosinum		

<sup>1</sup> Especies cultivadas

Fuente: Ochoa (1999- 2003), Estrada (2000), Contreras (2005)

Abrev.	Especie	Abrev.	Especie	Abrev.	Especie
mcc	mochicense	plt	polytrichon	trr	torrecillasense
mlp	mollepujroense	pml	pumilum	trf	trifidum
mrl	morelliforme	qln	quilloanum	trt	trinitense
msp	moscopanum	rac	rachialatum	trt	trinitense
mlt	multidissectum	rap	raphanifolium	tbr	tuberosum <sup>1</sup>
mgfl	multiflorum	rgf	regularifolium	tnd	tundalomense
mpt	multiinterruptum	rhl	rhomboideilanceolatum	tuq	tuquerrense
nyr	nayaritense	rzl	ruiz-leallii	ugt	ugentii
nrs	neorosii	slt	saltense	uru	urubambae
nvl	neovalenzuelae	sct	sanctae-rosae	vll	vallis-mexici
nvv	neovavilovii	snd	sandemani	vlr	velardei
nwb	neoweberbaueri	san	santolallae	vnt	venturii
nub	nubicola	srs	sarasarae	vrn	vernei
ocr	ochrantum	swy	sawyeri	ver	verrucosum
oka	okadae	scb	scabrifolium	vid	vidaurrei
olm	olmosense	sem	semidemissum	vrg	vilgutorum
opl	oplocense	sic	sicuanum	vsp	villuspetalum
oro	orocense	sts	sitiens	vio	violaceimarmoratum
orp	orophilum	sst	soestii	wbr	weberbaueri
oti	otites	sgr	sogarandinum	wtm	wittmackii
oxc	oxicarpum	sol	solisii	wds	woodsonii
ptr	pachytricum	spl	sparsipilum	ber	x berthaultii
pls	palustre	spg	spgazzzinni	bru	x brucheri
pam	pampasense	etp	stenophyllidium	cha	x chaucha <sup>1</sup>
ppl	pamplonense	stn	stenotomum <sup>1</sup>	dds	x dodsii
pta	papita	sto	stoloniferum	edn	x edinense
prm	paramoense	sup	subpanduratum	juz	x juzepczukii <sup>1</sup>
prv	parvicorallatum	suc	sucubunense	lit	x litusinum
psc	pascoense	sff	suffrutescens	mch	x michoacanum
pcj	paucijugum	tcn	tacnaense	rch	x rechei
pcs	paucissectum	tpj	tapojense	smb	x sambucinum
plq	peloquinianum	trp	tarapatanum	stl	x setulosistylum
phu	phureja <sup>1</sup>	tar	tarijense	scr	x sucrense
pll	pillahuatense	trn	tarnii	trg	x trigalense
pnt	pinnatisectum	tau	taulisense	zdn	x zudaniense
pur	piurae	tor	toralapanum	ymb	yamomambense
pld	polyadenium	tor	torolapanum	yun	yungasense

<sup>1</sup>Especies cultivadas

Fuente: Ochoa (1999- 2003), Estrada (2000), Contreras (2005).