

10701

# GENÉTICA DE LA RESISTENCIA A PUDRICIÓN CAUSADA POR *Phytophthora tropicalis* EN DOS POBLACIONES SEGREGANTES DE YUCA (*Manihot esculenta* Crantz)

Elizabeth Álvarez, John Loke, Sandra Rivera y Germán Llano  
Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), AA 6713, Cali, Colombia

## RESUMEN

Una de las principales herramientas para el manejo de pudriciones radicales causadas por diversas especies de *Phytophthora*, es el uso de resistencia varietal, para lo cual se hace necesario entender la complejidad de la base genética de la yuca. Con este propósito, se evaluó la resistencia de los padres y las progenies de las familias de yuca K (M Nga 2 x CM 2177-2) y CM 9582 (M Bra 1045 x M Cr 81), a *Phytophthora tropicalis*. Además de los parentales de cada familia, se inocularon raíces frescas de 69 individuos de la familia K y 43 de la familia CM 9582. Con la evaluación fenotípica y con base en el mapa molecular de M Nga 2, madre de la familia K, se identificaron y mapearon QTLs asociados a la resistencia a *P. tropicalis*, mediante análisis de marcador simple. Los genotipos de yuca de la familia K, evaluados durante los años 2000 y 2001 mostraron un porcentaje de área de raíz afectada entre el 22% y 95%. La correlación entre las evaluaciones de los años 2000 y 2001, fue -0.15. Los genotipos de yuca de la familia CM 9582, mostraron un área afectada entre 70% y 90%. La distribución de la frecuencia de los genotipos de yuca de la familia K de acuerdo al área de raíz afectada por *P. tropicalis*, corresponde a una distribución normal, con un genotipo que presenta resistencia moderada en los dos años de evaluación, 50 genotipos susceptibles y 17 genotipos altamente susceptibles. Se definieron ocho QTLs, dos de los cuales explicaron entre 8.6% y 9% de la varianza fenotípica. Se demostró que genes menores controlan la resistencia a *P. tropicalis*.

**Palabras claves:** yuca, raíces, deterioro, pudriciones, genotipos, QTLs

## SUMMARY

Varietal resistance is one of the main tools for managing root rots in cassava, caused by different *Phytophthora* species, and it is therefore necessary to understand the complexity of the genetic base of this crop. The resistance of parents and progeny of cassava families K (M Nga 2 x CM 2177-2) and CM 9582 (M Bra 1045 x M Cr 81) to *Phytophthora tropicalis* was evaluated accordingly. Fresh roots of 69 individuals of family K and 43 of family CM 9582 were also inoculated, in addition to the parental materials of each family. Based on the phenotypic evaluation and the molecular map of M Nga 2 (female parent of family K), QTLs associated to the resistance to *P. tropicalis* were identified and mapped, using simple marker analysis. Cassava family K genotypes, evaluated during 2000 and 2001, showed a percentage of infected root area between 22% and 95%. The correlation between the evaluations of 2000 and 2001 was -0.15. Cassava family CM 9582 genotypes showed an infected area between 70% and 90%. The distribution of frequency of cassava family K genotypes, based on root area affected by *P. tropicalis*, corresponds to a normal distribution, with one genotype presenting moderate resistance in both years of evaluation, 50 genotypes susceptible, and 17 genotypes highly susceptible. Eight QTLs were defined, two of which accounted for 8.6% and 9% of phenotypic variance. Minor genes were found to control resistance to *P. tropicalis*.

**Keywords:** cassava, deterioration, root rots, genotypes, QTLs

## INTRODUCCIÓN

Uno de los principales problemas en el cultivo de la yuca son las pudriciones radicales, causadas por varias especies de *Phytophthora*. En Colombia se reportan pérdidas entre el 70 y el 80% de la producción y se estima una reducción promedio de 7,5 Ton/ha, causada por la enfermedad entre 1981 y 1995. La enfermedad se encuentra distribuida en muchas zonas productoras del mundo. En Brasil se presenta *Phytophthora drechsleri* Tucker (Figueiredo y Albuquerque, 1970), la especie más severa que ataca yuca. En Colombia se identificó *Phytophthora tropicalis* (CIAT, 2000), *Phytophthora drechsleri* (Oliveros et al, 1974) y *Phytophthora nicotianae* var. *nicotianae* (Soto et al, 1988; Lozano y Loke, 1994). Otras especies reportadas como patógenos de yuca en diferentes países son *Phytophthora erythroseptica* (Fassi, 1957) y *Phytophthora cryptogea* (CIAT, 1991), *Phytophthora meadii* y *Phytophthora arecae* (Barragán et al, 1998).

El desarrollo de *Phytophthora* spp. se ve

favorecido por el uso de prácticas agronómicas no adecuadas, de fungicidas inefectivos e inadecuados, transporte de material afectado a zonas libres del patógeno, como también por la siembra en suelos compactos o muy arcillosos (Takatsu y Fukuda, 1990).

Actualmente en CIAT, la selección para resistencia a *Phytophthora* spp. se hace bajo condiciones de invernadero, mediante inoculación en brotes y raíces de yuca, de aislamientos que han sido previamente caracterizados mediante técnicas moleculares que incluyen la digestión del amplificado de la región ITS ("Internal Transcript Spacer") o del gen 5.8s ribosomal, con enzimas de restricción, además de las pruebas de patogenicidad respectivas.

Descifrar la complejidad de la resistencia genética, es uno de los elementos claves de fitomejoramiento, particularmente para enfermedades como las pudriciones radicales en yuca; razón por la cual en este estudio se pretendió evaluar los individuos de las familias K y CM 9582, por su reacción a pudrición de raíces, para un mejor entendimiento

de la genética de la resistencia a *Phytophthora tropicalis*. El mejoramiento genético para la resistencia de la enfermedad se puede alcanzar más rápidamente y con eficacia, apoyándose en el uso de marcadores moleculares.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Material vegetal

En los años 2000 y 2001 se inocularon y evaluaron raíces de yuca de 69 genotipos pertenecientes a la familia K (M Nga 2 x CM 2177-2) procedentes de la subestación de CIAT en Santander de Quilichao. Entre Julio y Agosto del 2001 se evaluaron 43 genotipos de yuca pertenecientes a la población CM 9582 (M Bra 1045 x M Cr 81), provenientes de la granja de CENICAÑA (Centro Nacional de Caña de Azúcar, Florida, Valle). También se incluyeron en el estudio, un genotipo resistente (M Bra 1045) y tres susceptibles (M Col 2066, CM 2177-2, M Nga 2) a *P. tropicalis*, provenientes de la subestación de CIAT

(Centro Internacional de Agricultura Tropical) en Santander de Quilichao, Cauca (Tabla 1).

**Tabla 1.** Parentales de las Familias K y CM 9582 de *Manihot esculenta*, utilizados en el estudio para determinar la genética de la resistencia a *Phytophthora tropicalis*

Parentales	Origen	Reacción a <i>P. tropicalis</i>
<b>Familia K</b>		
M Nga 2 <sup>(1)</sup>	Nigeria, Africa	Susceptible
CM2177-2 <sup>(1)</sup>	Híbrido, CIAT	Susceptible
<b>CM 9582</b>		
M CR 81 <sup>(2)</sup>	Costa Rica	Resistente
M Bra 1045 <sup>(2)</sup>	Brasil	Resistente

<sup>(1)</sup> Parentales de Familia K <sup>(2)</sup> Parentales de Familia CM 9582

Las plantas de ambas poblaciones se cosecharon a una edad de aproximadamente un año. Las raíces se lavaron con agua potable y detergente, luego se desinfectaron con hipoclorito al 1% durante 10 minutos y etanol al 30% durante 10 minutos. Posteriormente, se secaron las raíces en papel toalla estéril. El material vegetal desinfectado que no se inoculó el mismo día del tratamiento, se almacenó en un cuarto frío a 4°C hasta que se inocularon las raíces, máximo 24 horas después.

### Patógeno

Se empleó como inóculo, el aislamiento 44 identificado mediante secuenciación de la región ITS del ADN ribosomal, como *P. tropicalis* (similar a *P. capsici*). Este aislamiento se obtuvo de yuca afectada por Pudrición de Raíces en Barcelona (Quindío). El inóculo se cultivó en agar avena (2% avena Quaker®, 2% agar) preparado con Penicilina 900 mg/ml, Rifampicina 0,2 gr/ml y Ampicilina 750mg/ml. La incubación fue entre 20 y 26° C durante 4 días para la familia K y entre 6 y 7 días para CM 9582.

### Inoculación

Dentro de una cámara de aislamiento, frente a un mechero, se hizo una perforación en la raíz mediante la extracción de un fragmento de aproximadamente 15 mm de longitud con un sacabocado de 8 mm de diámetro. Al fondo de la perforación se depositó un disco de crecimiento micelial con un sacabocado de 5 mm de diámetro, se cubrió luego el orificio con el fragmento de raíz de yuca extraído y se aseguró con cinta de enmascarar.

Cada genotipo fue inoculado con un control negativo, el cual consistió en inocular las raíces con discos de medio de cultivo sin crecimiento de *P. tropicalis*. Una vez inoculada la raíz de la yuca se procedió a incubarla en una bolsa plástica, con una toalla de

papel estéril húmeda; las bolsas cerradas se colocaron en bandejas plásticas, dejándose a 22°C en oscuridad durante 7 días (familia K) o 5 días (CM 9582).

### Evaluación

Se realizó un corte transversal a cada raíz de yuca donde se depositó el inóculo, se midió largo y ancho de la lesión y largo y ancho del corte de la raíz. También se midió la longitud de la raíz y profundidad del inóculo en la raíz; estos datos se registraron y se procesaron mediante el programa Excel.

### Análisis de datos

Para el análisis de la información se consideró como unidad experimental una raíz y se tuvieron en cuenta algunas consideraciones así: para la familia K se excluyeron los genotipos con menos de cinco (año 2000) o seis (año 2001) raíces; se eliminaron las raíces de genotipos con un diámetro promedio menor de 3 cm; para las raíces con un daño mayor a 7 cm (2001) u 8 cm (2000) se consideró como área afectada 100% y los valores del diámetro de raíces mayor a 7 cm (2001) u 8cm (2000) se consideraron de 7 u 8 cm, respectivamente. En cuanto a CM 9582 se excluyeron los genotipos con menos de cuatro repeticiones; se eliminaron las raíces de genotipos con un diámetro promedio menor de 3 cm; las raíces con un daño mayor a 6 cm se consideró el área afectada 100% y los valores del diámetro de raíces mayor a 6 cm se consideraron de 6 cm.

### Análisis de QTLs

Para el análisis de QTL o de *Loci* controladores de caracteres cuantitativos, las raíces de 92 genotipos de la familia de K fueron cosechadas en CIAT en 2000. Para el análisis de QTL, se utilizó un mapa basado en la segregación de marcadores moleculares en la población K. El mapa se basó en la segregación de alelos de la madre (M Nga 2), correspondiendo a 192 marcadores de diferentes clases: RFLP, ADN polimórfico amplificado al azar (RAPD), isoenzimas, microsátélites, sitios etiquetados por la expresión (ESTs) y genes conocidos (Martin Fregene, comunicación personal).

El análisis y mapeo se hizo utilizando el programa programa Q-Gene 3.06V, en un equipo McIntosh, por medio de una regresión simple o análisis de un solo marcador (SPA), donde la variable dependiente es la reacción al patógeno y la variable independiente es el número de alelos en el locus marcador, dependiendo de la segregación del individuo.

Se definió asociación significativa entre un marcador de ADN y resistencia de *Phytophthora*, si la probabilidad de no presencia de un QTL, era menor a 0,005 para reducir al mínimo, la detección de positivos falsos. El grado de la variación fenotípica explicada por

cada marcador fue obtenido del coeficiente de la regresión ( $r^2$ ). Los valores totales  $r^2$  de cada QTL eran computados como: (suma de los cuadrados para cada suma de marcadores)/(total de cuadrados).

### RESULTADOS

Con base en evaluaciones previas y observaciones en campo, se definieron cuatro categorías de resistencia: Resistente, con menos de 10% de área de raíz afectada; moderadamente resistente, entre 10 %y 30%; susceptible, entre 30 y 60% y altamente susceptible, para más de 60% de raíz afectada.

Los genotipos de yuca de la familia K, evaluados durante los años 2000 y 2001 mostraron un porcentaje de área de raíz afectada continuo entre el 22% y 95% (Figura 1). Tres genotipos (4,3%) de yuca con resistencia moderada a *P. tropicalis* en el año 2000, mostraron la tendencia a alta susceptibilidad en el año 2001 y viceversa. Un genotipo (K19) de yuca de resistencia moderada en el año 2000, mostró el mismo grado de resistencia en el año 2001, con un rango de 27,1 a 29,7% de área afectada (Tabla 2).

De los 10 genotipos de yuca de la familia K que presentaron menor grado de susceptibilidad a *P. tropicalis*, seis de estos (K19, K88, K98, K69, K66 y K30) presentaban muy baja resistencia moderada en el año 2000 y hacia el año 2001 presentaron una resistencia moderada más alta.

De los 10 genotipos de yuca de la familia K que presentaron resistencia moderada a *P. tropicalis*, cuatro (K81, K79, K110 y K114) mostraron resistencia moderada en un porcentaje más alto en el año 2000 que en el 2001. De los 10 genotipos de yuca de la familia K que presentaron alta susceptibilidad a *P. tropicalis* en el año 2001, siete (K9, K57, K148, K39, K35, K122 y K64) mostraron menor susceptibilidad a *P. tropicalis* en el año 2000 que en el 2001. De los 10 genotipos de yuca de la familia K que presentaron alta susceptibilidad al patógeno en el año 2001, tres (K92, K145 y K6) mostraron mayor susceptibilidad en el año 2000 que en el 2001.

Al realizar el análisis de los genotipos de yuca de la familia K entre los años 2000 y 2001, se encontró que los 10 genotipos de yuca con menor susceptibilidad presentada a *P. tropicalis* fueron: K 19, K 110, K 88, K 98, K 69, K 114, K 79, K 66, K 30 y K 81, mientras que los 10 genotipos de yuca de mayor susceptibilidad a la enfermedad, fueron: K9, K57, K92, K148, K39, K35, K6, K122, K145 y K64. La correlación entre el área afectada por el patógeno durante el año de evaluación 1 y año 2, fue de -0.15 para la familia K.

Los genotipos de yuca de la familia CM 9582 evaluados en el año 2001, mostraron un área afectada entre 35,2 – 91,4%. Se encontraron pocos genotipos con resistencia mode-

rada y ninguno con resistencia alta (Figura 2).

En el análisis realizado a la familia CM 9582 en el año 2001 se encontró que los 10 genotipos de yuca con mayor grado de resistencia intermedia presentada al patógeno fueron: 136, 148, 150, 133, 151, 121, 71, 115, 140 y 47. Los 10 genotipos de yuca con mayor % de susceptibilidad presentada a *P. tropicalis* fueron: 45, 42, 172, 153, 68, 62, 52, 163, 78 y 91.

En cada experimento se evaluaron dos variedades testigos. M Col 2066, considerada susceptible en el campo a Pudrición causada por *Phytophthora*, consistentemente fue susceptible a *P. tropicalis* (86,2%, 78,3% y 70,9% área afectada respectivamente). La variedad M Bra 1045, tolerante a la enfermedad en el campo, mostró 11,6% y 51,5% de área afectada en los años 2000 y 2001 respectivamente.

Las Figuras 3 y 4 muestran la distribución de los individuos por grupo de acuerdo con el grado de resistencia al patógeno. La distribución de la frecuencia de los genotipos de yuca de la familia K de acuerdo al área de raíz afectada por *P. tropicalis*, es una distribución normal, con un genotipo que presenta resistencia moderada en los dos años de evaluación, 50 genotipos susceptibles y 17 genotipos altamente susceptibles (Figura 3).

En la distribución de la frecuencia de los genotipos de yuca de la familia CM 9582 por área afectada por PRP, se presenta una curva ascendente con la mayoría de genotipos susceptibles; M Bra 1045 muestra un 56,3% de área afectada (Figura 4).

La correlación entre longitud de raíz y área afectada fue de -0.30 para la familia CM 9582, indicando esto que entre más larga sea la raíz de la yuca, menor es la cantidad de enfermedad (Tabla 2).

La Tabla 3 muestra los resultados del análisis de la regresión del marcador simple del porcentaje del área infectada en las raíces inoculadas en el laboratorio. Los marcadores definieron ocho QTLs situados en los grupos de ligamiento C, H, J, N, Q, y V. Los QTLs explicaron entre 1,3 y el 9% de la varianza fenotípica. Siendo el No. 7, el QTL más significativo, situado en grupo de ligamiento V del mapa.

## DISCUSIÓN

Con el fin de avanzar en la investigación de la base genética de resistencia de yuca a pudrición de raíz causada por *Phytophthora tropicalis*, se evaluó la reacción a éste patógeno, de las progenies de dos poblaciones: la familia K y CM 9582.

### Familia K

Una parte de los genotipos evaluados de la familia K expresaron resistencia moderada a *P. tropicalis*. Algunos genotipos de esta familia presentaron resistencia moderada en el año 2000 pero fueron susceptibles en el año 2001.

**Tabla 2.** Evaluación fenotípica de dos poblaciones segregantes para resistencia a Pudrición de Raíces causada por *Phytophthora tropicalis*.

Población/Genotipo Familia K	Área afectada (%)			Población/ Genotipo CM 9582	Área afectada (%)	
	Años		Promedio		Año 2001	CV (%)
	2000	2001				
<b>Moderadamente resistente (10-30%)</b>						
K 19	29,7	27,1	28,4	-	-	21,3
<b>Susceptible (30-60%):</b>						
K 110	34,2	42,1	38,2	136	35,2	57,3
K 88	54,4	26,0	40,2	148	49,6	25,6
K 98	54,8	28,8	41,8	150	54,9	20,5
K 69	44,2	41,8	43,0	-	-	21,0
K 114	32,8	56,6	44,7	-	-	16,5
K 79	36,3	53,6	44,9	-	-	6,9
K 66	53,2	37,8	45,5	-	-	6,2
K 30	55,9	35,8	45,9	-	-	13,3
K 81	22,8	70,5	46,7	-	-	14,7
Promedio	41,8	42,0	41,9		46,6	20,3
Correlación entre años			-0,67			
<b>Altamente susceptible (&gt;60%)</b>						
K 9	60,2	67,3	63,8	42	84,4	5,4
K 57	61,6	65,9	63,8	68	84,7	8,4
K 92	72,7	57,3	65,0	172	85,2	7,5
K 148	62,7	69,4	66,0	153	85,4	13,5
K 39	37,1	95,2	66,1	62	85,9	8,9
K 35	64,9	69,0	66,9	45	86,2	4,4
K 6	69,2	65,9	67,5	52	86,2	9,7
K 122	65,9	71,0	68,5	78	87,9	6,5
K 145	81,6	69,4	75,5	91	88,0	13,2
K 64	67,3	87,2	77,3	163	91,4	5,3
Promedio	64,3	71,7	68,0		86,5	8,3
Correlación entre años			-0,66			
<b>General</b>						
Promedio			53,6	56,0	54,8	76,0
Correlación			-0,15			
<b>Parentales</b>						
M Nga 2	66,3	56,7	61,5	M CR 81	-	-
CM 2177-2	69,6	83,9	76,7	M Bra 1045	46,1	19,6
<b>Testigos</b>						
M Bra 1045 (resistente)	11,6	51,5	31,5	M Col 2066 (susceptible)	70,9	11,6
M Col 2066 (susceptible)	70,5	86,2	78,3	M Nga 2 (susceptible)	55,4	19,1
				CM 2177-2 (susceptible)	68,3	7,4

El promedio de resistencia intermedia a *P. tropicalis* de los 10 genotipos de yuca de la familia K, fue mayor que el promedio de resistencia de los 10 genotipos de la familia CM 9582. El promedio de susceptibilidad a *P. tropicalis* de los 10 genotipos de yuca de la familia CM 9582, fue mayor que el promedio de susceptibilidad de los 10 genotipos de la familia K.

También ocurrió lo contrario: algunos genotipos susceptibles en 2000 presentaron resistencia moderada en 2001.

Este cambio probablemente pudo ocurrir por la acción de factores tales como cambios en las condiciones ambientales o en suelo por la presencia de productos químicos utilizados

en la fertilización. Situación que sería similar a lo los resultados de Lübberstedt et al (1998) en un estudio con maíz, en donde factores como los mencionados afectaron la resistencia parcial a *Puccinia sorghi* y la expresión de QTLs.

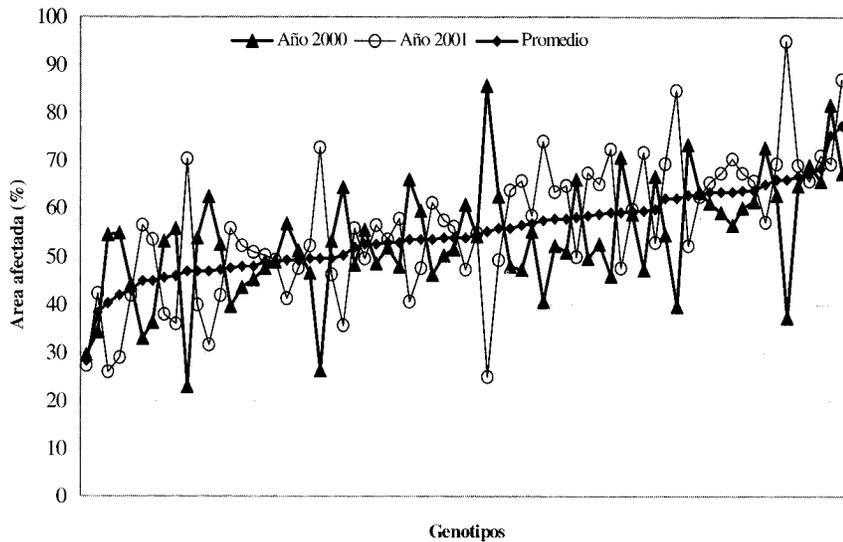


Figura 1. Tendencia del porcentaje de área afectada por *Phytophthora tropicalis* en 69 individuos de la familia K de yuca, durante evaluaciones en 2000 y 2001.

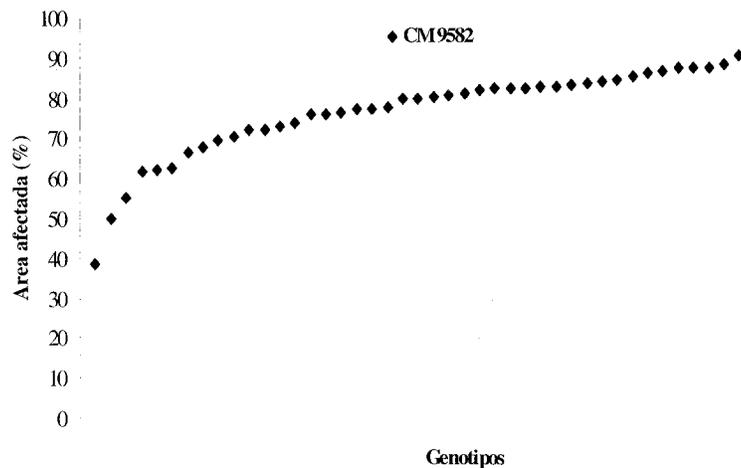


Figura 2. Tendencia del porcentaje de área afectada por *Phytophthora tropicalis* en 43 individuos de la familia de yuca CM 9582, en evaluación realizada en 2001.

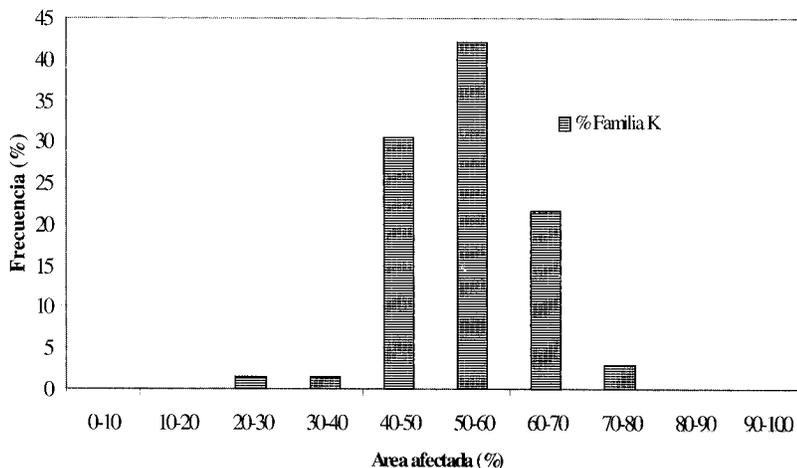


Figura 3. Distribución de la frecuencia de los genotipos de la familia K según el porcentaje de área de raíz afectada por *P. tropicalis*, evaluación de 2000 y 2001

Otros factores pueden ser el monocultivo, el ciclo vegetativo largo y la propagación vegetativa sin un control de calidad de estacas previa a la siembra, por cuanto puede haber efecto de ellos en el desarrollo de raíces.

Los cambios en las poblaciones de microorganismos benéficos o perjudiciales, en la rizosfera y raíces pueden afectar la resistencia. Las condiciones del suelo permiten que se multipliquen las bacterias, las cuales crean un ambiente favorable para que algunos microorganismos colonicen la raíz de yuca. El uso de agua de riego rica en bacterias, infectan la planta o el suelo y a su vez facilita la entrada de microorganismos específicos.

La variabilidad en la expresión de resistencia entre años puede indicar que dicha familia presenta poligenes, de acuerdo con Llano (2003). Generalmente el ambiente influye en la expresión fenotípica generando variación. Es importante anotar que ciertos genotipos de la familia K con resistencia intermedia en el año 2000, la siguen expresando en el año 2001.

Ambos parentales de la familia K son susceptibles a *P. tropicalis*, sin embargo un grupo de genotipos de la familia K presenta resistencia intermedia. Esto indica que los parentales son heterocigotos y que ambos tienen genes de resistencia. Fregene *et al.* (1997) demostraron que la familia K es heterocigota.

#### CM 9582

La familia CM 9582 se obtuvo por cruzamiento de M Bra 1045 y M CR 81. En estudios anteriores (Llano, 2003) M Bra 1045 mostró resistencia a *P. tropicalis*, pero en las pruebas presentadas mostró variación de resistente a susceptible entre los dos años de evaluación. Una explicación puede ser que por cambios de factores ambientales la expresión cambió, como se explicó anteriormente. Se puede deducir que la base genética de M Bra 1045 es poligénica, también puede haber efectos epistáticos en este cruce.

#### Las dos poblaciones

Al comparar la resistencia intermedia presentada por las familias K y CM 9582, se encuentra que esta familia presenta pocos genotipos de yuca con resistencia intermedia a *P. tropicalis*. La explicación a este comportamiento se puede encontrar en los cruces genéticos de los dos parentales de las dos familias, los cuales son diferentes. Se observó que los 10 genotipos más resistentes de la familia K tienen mayor grado de resistencia que los 10 genotipos más resistentes de CM 9582.

#### Análisis de QTLs

Los resultados muestran que la resistencia a la pudrición de la raíz causada por *Phytopht-*

*hora tropicalis* es poligénica en la familia de K.

La presencia de individuos más resistentes que los dos padres y la detección de QTLs asociados a los marcadores moleculares del mapa derivado de la madre de la familia K, muestra que alelos de resistencia que provienen de ambos padres, contribuyen a la resistencia en las progenies (segregación transgresiva). Tales características son bien conocidas en especies heterocigotas y son útiles para combinar factores genéticos de la resistencia en el mismo cultivar (Jorge et al. 2001).

## CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Las poblaciones mostraron diferencias en la base genética de la resistencia a *Phytophthora*. Los niveles de resistencia observados no son suficientemente altos para usar en programas de mejoramiento, por esta razón será conveniente identificar parentales y desarrollar nuevas poblaciones.

Se sugieren las siguientes recomendaciones:

- Hacer el ligamiento de la expresión fenotípica con marcadores moleculares.
- Inocular cada raíz con un testigo negativo y el patógeno. En esta forma se reduce la probabilidad de evaluación de positivos falsos.
- Estudiar los factores que influyen en la expresión de resistencia.
- Evaluar raíces procedentes de distintas localidades, por ejemplo de Quindío y Cauca.
- Estudiar la patogénesis de *Phytophthora* en raíces de yuca y los mecanismos de resistencia.

## AGRADECIMIENTOS

A Herney Rengifo, Juan Fernando Mejía y Lina María Tabares, por su colaboración durante las cosechas de yuca e inoculaciones. A Martin Fregene y Jaime Marín para su ayuda en el análisis de QTLs.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Barragán, M I., Álvarez, E., Loke, J. B. y Llano, G. A. 1998. Identificación de fuentes de resistencia a la pudrición radical de yuca (*Manihot esculenta* Crantz). In : Memorias XIX Congreso Asociación Colombiana de Fitopatología y Ciencias Afines (ASCOLFI), Mayo 29, 1998, Pasto, Colombia. p 49

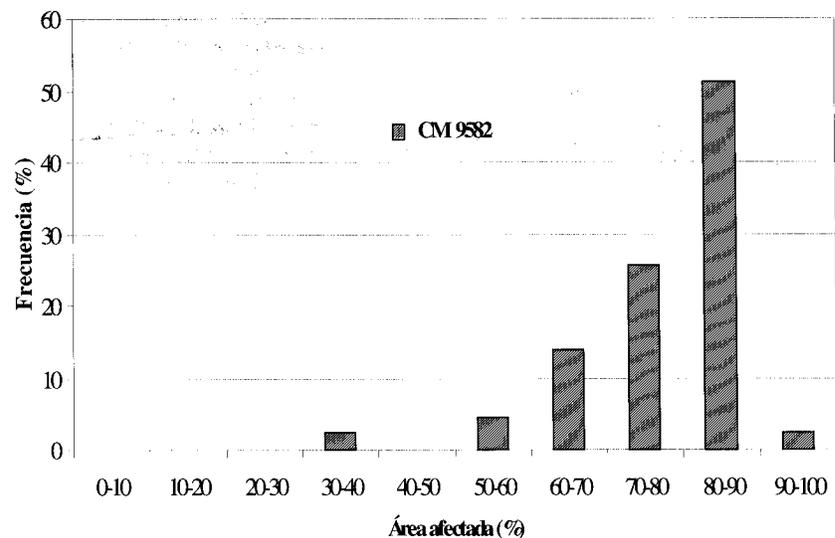


Figura 4. Distribución de la frecuencia de los genotipos de la familia CM 9582 según el porcentaje de área de raíz afectada por *P. tropicalis*, evaluación de 2001

Tabla 3. QTLs que explican los valores más altos de la varianza fenotípica para la resistencia en yuca, según lo descrito por el porcentaje del área de la raíz infectada. Los valores en negrilla son significativos a  $P = 0,05$

Grupo de ligamiento (Mapa Femenino)	Marcadores (Posición en cM) <sup>a</sup>	F <sup>b</sup>	V <sup>c</sup> (%)	P <sup>d</sup>	No. de QTL
C (3)	RGY172	0,029	5,4	<0,0500	1
H (8)	SSRY178	0,315	1,3	<0,0500	2
J (10)	CDY76	0,163	4,0	<0,0500	3
	K2a	0,040	8,6	<0,0500	4
N (14)	SSRY13	0,078	4,2	<0,0500	5
Q (17)	SSRY911	0,047	5,7	<0,0500	6
V (22)	NS911	0,007	9,0	0,0070	7
	GY153	0,049	4,5	<0,0500	8

<sup>a</sup>Distancia del primer marcador observado. <sup>b</sup>Estadístico F del análisis de la variación. <sup>c</sup>Porcentaje de la varianza fenotípica explicada (del coeficiente  $r^2$  de la regresión). <sup>d</sup>Probabilidad del estadístico F.

CIAT. 1991. Annual Report 1991. Cassava Program 1987-1991. December 1991.

CIAT. 2000. Annual Report 2000. Project IP-3. Improved cassava for the developing world. CIAT, Cali, Nov. 2000. P 123 - 154.

Fassi, B. 1957. Premieres Observations Sur une Pourriture des Racines du Manioc Causée Par un *Phytophthora*. D. Information de LIEAC 6:(15)16-17.

Figueiredo, M. M. y Albuquerque, F. C. D.. 1970. Podridao Mole Das Raizes da Mandioca (*Manihot esculenta*). Pesquisa Agropecuaria Brasiliense. 5: 389-393.

Fregene, M., Ángel, F., Gómez, R., Rodríguez, F., Chavarriaga, P., Roca, W., Tohme, J. y Bonierbale, M. 1997. A molecular genetic map of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). Theor Appl Genet 95:431-441.

Jorge, V., Fregene, M., Vélez, C. M., Duque, M. C., Tohme, J. y Verdier, V. 2001. QTL analysis of field resistance to *Xanthomonas axonopodis* pv. *Manihotis* in cassava. Theor and Appl Genet 102(4):564-571.

Lübberstedt, T., Klein, D. y Melchinger, A. E. 1998. Comparative Quantitative Trait Loci Mapping of Partial Resistance to *Puccinia sorghi* Across Four Populations of European Flint Maize. Phytopathology 88: 1324-1329.

Lozano, J. C. y Loke, J. B. 1994. Potential for Biological Control of *Phytophthora* Root Rot of Cassava (*Manihot esculenta* Crantz ) by *Trichoderma* spp. Annual Report CIAT, 1994.

Llano, G. A. 2003. Identificación de genes análogos de resistencia a enfermedades en yuca (*Manihot esculenta* Crantz), y su relación con la resistencia a tres especies de *Phytophthora*. Tesis de Maestría en

Ciencias Agrarias, énfasis en Fitomejoramiento. Universidad Nacional de Colombia. Palmira. 122 pp.

Oliveros, B., Lozano, J. C., Booth, R. H. 1974. A *Phytophthora* root rot of Cassava in Colombia. Plant Disease Reporter 58(8): 703-705.

Soto, L., Laberry, R. y Lozano, J. C. 1988. Características Etiológicas de dos Grupos de *Phytophthora* Afectando la Yuca en Brasil y en Colombia. Resúmenes X Congreso de ASCOLFI, V Resúmenes ALF y XXIX Reunión APS. CD. Cali, CIAT 10-14 Julio.

Takatsu, A. y Fukuda, S. 1990. Current Status of Cassava Diseases in Brazil. Integrated Pest Management for Tropical Root and Tuber Crops 127-131. IITA.

Reprinted with permission from Asociación Colombiana de Fitopatología y Ciencias Afines ASCOLFI. Originally published in Fitopatología Colombiana 26(1-2): 61-66, Copyright 2002.