UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE RAÍCES Y TUBÉRCULOS EN GENOTIPOS DE *Solanum phureja* Y SU RELACIÓN CON LA RESPUESTA AL ATAQUE DE LA SARNA POLVOSA (*Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea)*

CARLOS ANDRÉS PALACIOS BEJARANO

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

MEDELLÍN, COLOMBIA

2013

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE RAÍCES Y TUBÉRCULOS EN GENOTIPOS DE *Solanum phureja* Y SU RELACIÓN CON LA RESPUESTA AL ATAQUE DE LA SARNA POLVOSA (*Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*)

CARLOS ANDRÉS PALACIOS BEJARANO

Tesis presentada como requisito para optar al título de:

MAGISTER EN CIENCIAS AGRARIAS CON ÉNFASIS EN PLANTACIONES AGRÍCOLAS TROPICALES

Director

Ph.D JOSÉ MIGUEL COTES TORRES

Línea de Investigación:

Fitopatología

Grupo de Investigación:

Mejoramiento y Producción de Especies Andinas y Tropicales

UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS AGRONÓMICAS

MEDELLÍN, COLOMBIA

2013

DEDICATORIA

A mi madre, por ser el pilar fundamental en todo lo que soy, en toda mi educación, tanto académica, como de la vida, por su incondicional apoyo perfectamente mantenido a través del tiempo.

Gracias por haber fomentado en mí el deseo de superación y el anhelo de triunfo en la vida. Mil palabras no bastarían para agradecer su apoyo, su comprensión y sus consejos en los momentos difíciles. Espero no defraudarle y contar siempre con su apoyo sincero e incondicional.

Todo este trabajo ha sido posible gracias a ti madre.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi gratitud a la Universidad Nacional de Colombia sede de Medellín, al Posgrado en Ciencias Agrarias de la misma Universidad y a los docentes que me han acompañado durante el largo camino, brindándome siempre su orientación con profesionalismo ético en la adquisición de conocimientos y afianzando mi formación.

A mi director de tesis el Prof. José Miguel Cotes Torres, quien me ha orientado en todo momento en la realización de este proyecto y a los profesores Rodrigo Alberto Hoyos, Guillermo Correa y Juan Gonzalo Morales, quienes me brindaron su apoyo incondicional en los momentos críticos.

Reconocimiento para el grupo de Patología de la clínica León XIII, por su asesoría en el tema histológico y para mis compañeros del grupo de Mejoramiento y Producción de Especies Andinas y Tropicales, sin su ayuda hubiese sido imposible realizar los muestreos en campo.

RESUMEN

Para evaluar las características morfológicas de raíces y tubérculos de la colección trabajo de *Solanum phureja* de la Universidad Nacional de Colombia y su relación con la respuesta al ataque de la sarna polvosa (*Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea),* se realizaron dos experimentos. En el primero, se evaluaron los atributos morfológicos de tubérculos y su relación con la incidencia de la sarna polvosa en tubérculos bajo condiciones de campo. Se cosecharon diez tubérculos por accesión, de parcelas experimentales establecidas en el municipio de La Unión (Ant). Se determinó la densidad, el área y la penetrabilidad de las lenticelas, además el color, la forma y el grosor de la peridermis de tubérculos y se confrontaron estas variables con el valor estimado de la incidencia de la sarna polvosa en tubérculos bajo condiciones de campo. Se encontró que los genotipos C43 y C100, resistentes en las pruebas de campo y ambos con cascara rojiza, presentaron áreas y densidades de lenticelas menores que los genotipos susceptibles (C13, C14, C15, C20, C71 y Criolla). El mismo comportamiento se evidenció al evaluar la penetrabilidad de las lenticelas, mientras que en el caso del grosor de la peridermis, los genotipos resistentes presentaron valores inferiores. Cuando se evaluaron los genotipos de acuerdo con el color, sólo se encontraron diferencias significativas para la variable “densidad de lenticelas”. Asimismo, se pudo establecer que existe una correlación entre el área de las lenticelas y la incidencia de la sarna polvosa en campo, principalmente en tubérculos con cáscara rojiza y se ajustó un modelo de regresión logística estadísticamente significativo, que demostró una asociación entre la penetrabilidad y el valor estimado de la incidencia de la sarna polvosa en

tubérculos. En un segundo experimento, se evaluaron los atributos morfológicos de raíces y su relación con la respuesta a la severidad de la sarna polvosa en raíces. Inicialmente, en el Laboratorio de Sanidad Vegetal de la Universidad Nacional de Colombia, se sembraron tubérculos cosechados en parcelas experimentales, establecidas en el municipio de la Unión (Ant), determinando previamente, el color de la cáscara y su forma. Tres semanas después de la siembra, se extrajeron las raíces y se realizaron cortes histológicos transversales de las mismas para evaluar el grosor de epidermis, el grosor del parénquima cortical y el diámetro de las células que conforman dicho parénquima y se confrontó ésta información con el valor estimado de la severidad en raíces, bajo condiciones de campo. Se encontró que los genotipos C43 y C100, resistentes en las pruebas de campo, presentaron un grosor de epidermis mayor que los genotipos susceptibles (C13, C14, C15, C71 y Colombia). El mismo comportamiento se evidenció al evaluar el grosor del parénquima cortical y el diámetro de las células que conforman dicho parénquima. Cuando se evaluaron los genotipos de acuerdo con el color, no se encontraron diferencias significativas para ninguna de las variables evaluadas. Asimismo, se pudo establecer que existen correlaciones entre las variables epidermis de la raíz y parénquima cortical, epidermis de la raíz y diámetro célula y entre el parénquima cortical y el diámetro célula, pero ninguna de estas variables mostró una correlación lineal con el valor estimado de la severidad de la enfermedad en raíces. Por último, se ajustó un modelo de regresión logística estadísticamente significativo, que demostró una asociación entre el parénquima cortical y el valor estimado de la severidad de la sarna polvosa en raíces.

Palabras claves: Tubérculos, raíces, incidencia, severidad, cortes histológicos.

ABSTRACT

To evaluate the morphological characteristics of roots and tubers of *Solanum phureja* genotypes and its relation to the response to the attack of powdery scab (*Spongospora subterranea* f. sp*. subterranea),* two experiments were conducted. Initially, morphological attributes of tubers and their relationship with the incidence of the disease in tubers field were evaluated. Ten tubers per accession were harvested in experimental plots in the town of La Union (Ant). Lenticel density, lenticels area and lenticel permeation were determined. The color, the shape and thickness periderm of tubers were determined too. The cuantitative variables were compared with incidence estimated value in tubers under field conditions. to evaluate individually, 43 and 100 genotypes, resistant in field trials and both with reddish skin, showed lenticels area values less than the overall average, while the susceptible genotypes (13, 14, 15, 71 and Colombia) showed higher values. The same response was demonstrated to evaluating lenticels the penetration. The periderm thickness was lower in resistant genotypes. When genotypes were evaluated according to the color, only significant differences for the variable "lenticels density" were found. Additionally, It was established that there is a correlation between lenticels area and powdery scab resistance under field conditions, primarily with redness tubers and a logistic regression model statistically significant, which showed an association between lenticel permeation and estimated Incidence of powdery scab on tubers was adjusted. In a second experiment, the morphological attributes of roots and its relationship with powdery scab severity in root were evaluated. Initially, tubers harvested from experimental plots established in the Union (Ant), were planted in the laboratory of Sanidad Vegetal of the Universidad Nacional

Abstract

Colombia- Medellin, previously determining the skin color and form. Subsequently, the roots were removed and transverse histological sections were performed to determine the epidermis thickness, cortical parenchyma thickness and the diameter of the parenchyma cells. This information was confronted with severity estimated value in roots under field conditions. Genotypes C43 and C100, resistant in field trials, showed an epidermal thickness higher than susceptible genotypes (C13, C14, C15, C71 and Colombia). The same response was evident to evaluate the cortical parenchyma thickness and cells diameter. When genotypes were evaluated according to the color, no significant differences for any of the variables were found. It was established that there are correlations between the variables root epidermis and cortical parenchyma, root epidermis and diameter cell and between the cortical parenchyma and the cell diameter, but none of these variables showed a linear correlation with the severity estimated value in roots. Finally, logistic regression model statistically significant, which showed an association between cortical parenchyma and the estimated value of the severity of powdery scab in roots was adjusted.

Key words: Tubers, roots, incidence, severity, histology cutting.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN 5

ABSTRACT 7

LISTA DE FIGURAS 13

LISTA DE TABLAS 15

CAPÍTULO I. LA SARNA POLVOSA DE LA PAPA

1.1 Importancia 16

1.2 Clasificación Taxonómica 18

1.3 Síntomas y Daño 18

1.4. Filogenia y Agente causal 23

1.5 Ciclo de Vida 24

1.6 Inóculo 26

1.7 Hospederos 27

1.8 Factores Ambientales 28

1.8.1 Humedad y tipo de suelo 29

1.8.2 Temperatura 31

1.8.3 pH de suelo 32

1.8.4 Época de Siembra 33

1.9 Prevención y Control de la enfermedad 34

1.9.1 Aplicación de productos químicos 34

1.9.2 Enmiendas y aplicación de productos naturales 36

1.9.3 Control Biológico 37

1.9.4 Prácticas culturales y manejo agronómico 38

1.9.5 Resistencia 38

1.9.6 Legislación 40

1.10 Bibliografía 41

CAPÍTULO II. ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS DE TUBÉRCULOS EN GENOTIPOS DE *Solanum phureja* Y SU RELACIÓN CON LA RESPUESTA AL ATAQUE DE LA SARNA POLVOSA (*Spongospora subterranea f*. sp. *subterranea)*

2.1 Resumen 47

2.2 Introducción 48

2.3 Materiales y métodos 52

2.3.1 Siembra y muestreo de tubérculos 52

2.3.2 Determinación de la densidad y área de lenticelas 53

2.3.3 Penetración de lenticelas por la safranina 54

2.3.4 Grosor de la peridermis 54

2.3.5 Análisis estadístico y confrontación con datos de campo 55

2.4 Resultados y discusión 56

2.5 Bibliografía 67

CAPITULO III. ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS DE RAÍCES EN GENOTIPOS DE *Solanum phureja* Y SU RELACIÓN CON LA RESPUESTA AL ATAQUE DE LA SARNA POLVOSA (*Spongospora subterranea f*. sp. *subterranea*)

3.1 Resumen 70

3.2 Introducción 71

3.3 Materiales y métodos 74

3.3.1 Siembra de tubérculos y obtención de raíces 74

3.3.2 Cortes histológicos 75

3.3.3 Análisis estadístico y confrontación con datos de campo 80

3.4 Resultados y discusión 81

3.5 Bibliografía **90**

4. CONCLUSIONES **92**

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Países con reporte de *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea.* *Fuente:* Merz (2008) **17**

Figura 2: Agallas en raíces de papa causadas por *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea.* **19**

Figura 3: Tubérculo con síntomas de *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea* **20**

Figura 4: Ciclo de vida de *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*. Fuente: Hoyos *et al*. (2009). **25**

Figura 5. Tubérculos de la colección de trabajo de *Solanum phujera* de la Universidad Nacional de Colombia. **52**

Figura 6. Área de lenticelas de tubérculos de la colección de trabajo de *Solanum phujera* de la Universidad Nacional de Colombia. **53**

Figura 7. Grosor de la peridermis de tubérculos de la colección de trabajo de *Solanum phujera* de la Universidad Nacional de Colombia. **55**

Figura 8. Atributos morfológicos de los genotipos y su categorización de resistencia de acuerdo con las pruebas en campo (Tubérculos). **57**

Figura 9. Densidad de lenticelas de acuerdo con el color de la cáscara de los tubérculos y su forma. **60**

Figura 10. Área de lenticelas de acuerdo con el color de la cáscara de los tubérculos. **62**

Índice de figuras

Figura 11. Penetrabilidad de lenticelas de acuerdo con el color de la cáscara de los tubérculos y su forma. **63**

Figura 12. Grosor de la peridermis de acuerdo con el color de la cáscara de los tubérculos y su forma. **64**

Figura 13. Accesiones. A) Siembra de tubérculos para la obtención de raíces. B) Fijación de las muestras. C) Rotulación de muestras para fijación. **75**

Figura 14. Preparación de las muestras parar realizar los cortes histológicos. A) Tacos de parafina fundida, B) Proceso de rehidratación de las muestras, C) Muestras coloreadas. **78**

Figura 15. Cortes transversales de raíces. Aumento: 10X. **79**

Figura 16. Atributos morfológicos de los genotipos y su categorización de resistencia de acuerdo con las pruebas en campo (Raíces). **82**

Figura 17. Grosor de la epidermis de raíces de acuerdo con el color de la cáscara y la forma de la semilla. **83**

Figura 18. Grosor del parénquima cortical de raíces de acuerdo con el color de la cáscara y la forma de la semilla. **85**

Figura 19. Diámetro de las células que conforman el parénquima cortical, de acuerdo con el color de la cáscara y la forma de la semilla. **85**

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Resumen análisis de varianzas simple para los atributos de tubérculos evaluados en 93 genotipos de *Solanum phureja.* **56**

Tabla 2. Resumen análisis de varianzas simple para los atributos de tubérculos evaluados en 93 genotipos de *Solanum phureja*, de acuerdo con el color de la cáscara. **59**

Tabla 3. Correlación lineal (Pearson) entre las variables cuantitativas y el valor estimado de la incidencia en tubérculos de la sarna polvosa en campo, en 93 genotipos de *Solanum phureja*. **66**

Tabla 4. Resumen análisis de varianzas simple para los atributos de raíces evaluados en 51 genotipos de *Solanum phureja.* **81**

Tabla 5. Resumen análisis de varianzas simple para los atributos de raíces evaluados en 51 genotipos de *Solanum phureja*, de acuerdo con el color del tubérculo semilla. **83**

Tabla 6. Correlación lineal (Pearson) entre las variables cuantitativas y el valor estimado de la severidad en raíces de la sarna polvosa en campo, en 51 genotipos de *Solanum phureja*. **86**

1. LA SARNA POLVOSA DE LA PAPA

1.1 Importancia

La sarna polvosa de la papa, causada por el plasmodiophoromiceto *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*, es una enfermedad que ha tomado gran importancia en los últimos años. Al parecer, esta es originaria de las tierras altas de los Andes (Perú y Ecuador) y se cree que fue introducida a otras partes del mundo a través del envío tubérculos infectados destinados a la alimentación y al uso como semillas (Mohan *et al.*, 1991). El primer reporte de la sarna polvosa fue realizado en el año de 1841 en un encuentro científico en Braunschweig, Alemania (Harrison *et al.*, 1997). Cinco años más tarde, la enfermedad fue reportada en el Reino Unido. Desde entonces, la sarna polvosa de la papa fue reportada en Czechoslovakia, Finlandia, Italia, Noruega y Rusia. Para 1855, la enfermedad ya se había extendido por toda Europa. En América del Sur, la sarna polvosa fue encontrada en 1891 y en América del Norte fue reportada en 1911-1913. (Harrison *et al.*, 1997; Johnson 2002). La carencia de reportes en África supone que la enfermedad es menos importante en esa parte del mundo. Sin embargo, informes no confirmados dan fa de la presencia de la enfermedad en países como Egipto, Kenia, Sudáfrica y las tierras altas de los países del centro del continente (Wale, 2000).

Figura 1: Países con reporte de *S. subterranea* f. sp. *subterranea.*

Nota: (●) posible centro de origen de *S. subterranea f*. sp. *subterranea*; (•) países donde *S. subterranea f*. sp. *subterranea* ha sido reportada; (▲) países con amplia trayectoria investigativa sobre *S. subterranea f*. sp. *subterranea*; (□) países donde se ha iniciado la investigación sobre *S. subterranea f*. sp. *subterranea*.

Fuente: (Merz, 2008)

En la actualidad, el ataque del patógeno se ha generalizado y se presenta en la mayoría de las zonas productoras de papa del mundo (Johnson, 2002), principalmente en las zonas templadas. Sin embargo, la enfermedad también se presenta en climas cálidos y secos donde se implementan sistemas de irrigación (Wale, 2000). Se han publicado informes de la enfermedad que muestran como la sarna polvosa ha sido desconocida (Merz, 1989), y como se está extendiendo a los países y regiones donde nunca había sido reportada (Fig. 1). Factores como la intensificación de la producción de papa, el creciente uso de cultivares susceptibles (Wale, 2000), el aumento en la utilización de sistemas de riego y la eliminación

de los tratamientos a base de mercurio a tubérculos semillas, están contribuyendo a un incremento de la incidencia de la enfermedad (Merz y Falloon, 2009).

1.2 Clasificación taxonómica

La clasificación taxonómica según Agrios (1997), corresponde a:

Dominio: Eucariota (Microorganismos semejantes a hongos o pseudohongos).

Reino: Protozoa

Phylum: Plasmodiophoromycota

Orden: Plasmodiophorales

Género: *Spongospora*

Especie: *subterranea*

1.3 Síntomas y daños

Los síntomas de la sarna polvosa están limitados a las partes de la planta que se encuentran en el suelo; raíces, estolones y tubérculos (Hooker, 1980; Mohan *et al.*, 1991; Johnson, 2002). El ataque del patógeno se produce de manera simultánea en las estructuras del hospedero. En raíces de plantas enfermas, las agallas tiene un tamaño promedio entre 0,5 a 1,5cm; con una forma más o menos irregular (Harrison *et al.*, 1997). Las agallas producidas en los estolones, generalmente son de menor tamaño (Salas, 2005); en ambas estructuras las agallas son de color blanquecino y cuando alcanzan la madurez fisiológica se vuelven oscuras, debido al color marrón de las paredes de los quistosoros (Fig. 2) (Harrison *et al.*, 1997). Las agallas son el resultado del agrandamiento y la

proliferación de células en el tejido afectado. Estas agallas son muy parecidas a las formadas por nemátodos de nudo, pero las agallas de la sarna polvosa pueden ser fácilmente diferenciadas por las masas de esporas producidas al interior de estas (Mohan *et al.*, 1991). La infección de las raíces, especialmente cuando se forman agallas, puede causar reducción de la función de la raíz, por la interrupción de la toma de agua y nutrientes (Falloon *et al.*, 2004) y por ende en la producción, ya que en un estado avanzado de la enfermedad, las raíces se desintegran con una liberación masiva de quistosoros al suelo (Hoyos *et al.*, 2009). Aunque es poco frecuente, en raíces de variedades susceptibles, las agallas pueden ser tan numerosas y su daño tan severo, que podrían matar las plantas jóvenes (Hooker, 1980).

Figura 2: Agallas en raíces de papa causadas por *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*

El patógeno también afecta los tubérculos, produciendo lesiones sobre la superficie de estos. Las lesiones tienen una apariencia de costra o sarna y se llenan de un fino polvo color

marrón, constituido principalmente por quistosoros. Los quistosoros son pequeños quistes individuales o agregados del patógeno (Harrison *et al.*, 1997). Las paredes de tres capas de los quistosoros los hacen altamente resistentes al estrés ambiental y pueden sobrevivir por más de 10 años en el suelo. Esta longevidad interfiere con las estrategias de control y explica por qué la prevención de la contaminación del suelo es tan importante. No hay información acerca de los factores que afectan la longevidad de los quistosoros en el suelo. Además, no se sabe si éstos necesitan ser estimulados para que puedan liberar las zoosporas o si hay una latencia estricta, después de la cual, los quistosoros germinan espontáneamente y de manera aleatoria (Merz, 2008).

Los primeros síntomas visibles de la sarna polvosa son pequeñas pústulas de color castaño-púrpura de 0,5-2 mm de diámetro (Salas, 2005) que aparecen en el extremo distal de los tubérculos en formación (Alonso, 1996).

Figura 3: Tubérculo con síntomas de *Spongospora subterranea*.

Las pústulas incrementan su tamaño y rompen la peridermis. Bajo la lesión se forma una cicatrización de la epidermis, la cual se va oscureciendo gradualmente, dejando una depresión superficial llena de la masa polvosa de quistosoros (Fig. 3). La lesión está generalmente circundada por los bordes levantados de la peridermis desgarrada. Cuando hay demasiada humedad en el suelo, no se genera la cicatrización de la peridermis, entonces la lesión se expande tanto en profundidad como en extensión, formando áreas con cavidades o grandes lesiones (Hooker, 1980).

Las lesiones de los tubérculos infectados son el daño más importante causado por *S. subterranea* f. sp. *subterranea.* Para los consumidores, este daño es principalmente cosmético y las lesiones pueden removerse fácilmente. Las peladoras mecánicas, por su parte, son mucho menos exitosas, y esta es la razón por la cual la industria del procesamiento de papa tiene problemas con la sarna polvosa. Los productores de semillas pueden enfrentar grandes pérdidas financieras cuando sus lotes de semillas son rechazados a causa de una infección del tubérculo, por encima de los límites de tolerancia, que generalmente son muy bajos (Merz, 2008). Además del riesgo de llevar el patógeno a suelos sanos, la semilla infectada también puede reducir el rendimiento debido al hecho de que se reducen el número y el peso de los tubérculos por planta, al igual que el número de nuevos brotes (Falloon, 2008). Las lesiones constituyen áreas débiles de la cáscara con mayor intercambio gaseoso. Ellas permiten una mayor deshidratación y por ende una mayor pérdida de peso de los tubérculos almacenados, además de servir como puertos de entrada de patógenos secundarios (Hooker, 1980).

Existen pruebas convincentes de que *S. subterranea* f. sp. *subterranea,* es un vector del virus Mop-top de la papa (PMTV) (Arif *et al.*, 1994; Andersen *et al*., 2002; Burrows *et al*., 2005; Tenorio *et al.*, 2006; Osorio *et al.,* 2012), el cual puede inducir un pobre crecimiento y causar "*spraing*" o pardeamiento interno en los tubérculos. El PMTV puede sobrevivir en las estructuras de resistencia (quistosoros) de *S. subterranea* f. sp. *subterránea* durante muchos años y se trasmite por zoosporas durante el ataque del plamodioforomiceto al sistema radical del hospedero. También puede transmitirse por semilla asexual (Arif *et al.*, 1994; Osorio *et al.,* 2012).

Se ha reportado que tubérculos con lesiones de roña o sarna polvosa, pueden ser particularmente susceptibles a otras enfermedades, posiblemente debido a que los tejidos afectados por la sarna, facilitan el ataque de otros microorganismos (Montero-Astúa y Rivera, 2005). La sarna polvosa ha sido relacionada con el aumento de la susceptibilidad al tizón tardío, producido por *Phytophthora infestans* Mont. de Bary, a la pudrición rosada, causada por *Phytophthora erythroseptica*, a la pudrición seca por *Fusarium caeruleum* Lib Sacc, a la pudrición causada por *Colletotrichum atramentarium* Berkeley (Harrison *et al*., 1997) y a la pudrición bacteriana suave (Johnson, 2002). Asimismo, se ha reportado un aumento de las pudriciones en almacenamiento (Montero-Astúa y Rivera, 2005).

1.4 Filogenia y agente causal

Varias filogenias se han sugerido para el grupo de los plasmodiophoromicetos, algunas derivadas de la revisión de tratados históricos (Merz y Falloon, 2009), donde se plantea una diferenciación a partir de la especificidad del hospedero; otras de la información morfológica (Huber *et al.*, 2004), donde se resaltan características especiales como la división nuclear cruciforme, la producción de zoosporas biflageladas y la producción de estructuras de resistencias en algunos casos. Más recientemente, se han sugerido filogenias a partir de datos moleculares (Bell *et al*., 1999; Bulman *et al*., 2001; De Haan y Van Den Bovenkamp,-2005).

A finales del siglo XIX, se consideraba que el grupo se ubicaba dentro de los protozoos, pero durante mucho tiempo los micólogos los consideraron como hongos verdaderos. Hoy día los plasmodiophoromicetos vuelven a considerarse protozoos, dentro del orden Plasmodiophorida, familia Plasmodiophoridae, e incluyen diez géneros y 36 especies (Huber *et al.*, 2004; Montero-Astúa y Rivera, 2005). El resto de su clasificación aún no es clara. El género *Spongospora* tiene tres miembros reconocidos (*S. subterranea, S. capanulae* y *S. cotulae*). Dos de ellos, *S. subterranea* f. sp*. subterranea* y *Spongospora subterranea* f. sp. *nasturtii,* definidas como formas especiales (Tomlinson, 1958), son importantes patógenos de vegetales (Harrison *et al*., 1997).

Recientemente se ha propuesto separar éstas en dos especies distintas sobre la base de la morfología de esporangios, la especificidad del huésped y sobre los datos moleculares (Dick 2001; Down *et al.,* 2002; Qu y Christ 2004). Originalmente la designación de Tomlinson

(1958) en dos formas especiales se basó principalmente en la similitud morfológica de sus quistosoros, los conglomerados de esporas de resistencia característicos de *Spongospora* sp. Merz *et al.* (2005) encontraron que los quistosoros tanto de *S. subterranea* f. sp. *subterranea* y *S. subterranea* f. sp. *nasturtii,* mostraron la misma reacción a los anticuerpos monoclonales producidos contra quistosoros de *S. subterranea f*. sp. *subterranea,* lo que sugiere que los dos organismos están estrechamente relacionados.

1.5 Ciclo de vida

El ciclo de vida de *S. subterranea* f. sp*. subterranea* toma alrededor 10-14 días (Miller, 2001) y comienza con la germinación de las esporas al interior de los quistosoros (Brierley *et al*., 2008). En presencia del hospedero y bajo condiciones ambientales favorables, las zoosporas primarias salen del quistosoro, nadan a través del agua libre del suelo hasta alcanzar el hospedero, presumiblemente atraídas por los exudados de las raíces (Harrison *et al.*, 1997), e infectan las células epidermales, los estolones y los pelos radicales (Nitzan *et al.*, 2009; Salas, 2005). Acto seguido, se desarrolla un plasmodio al interior de la raíz que origina las zoosporas secundarias, éstas continúan el ciclo infectando las raíces y los tubérculos en desarrollo (Salas, 2005). Las células del hospedero estimuladas por la invasión de las zoosporas secundarias, se agrandan y se multiplican, hasta formar las agallas y las lesiones en los tubérculos, donde finalmente se forman los quistosoros y comienza nuevamente el ciclo (Fig4).

Algunas etapas del ciclo de vida de los Plasmodiophoromicetos, y el estado diploide / haploide, aún no están claros (Merz, 2008). De acuerdo con Imgram y Tommerup (1972) y recientemente apoyado por Fähling *et al*. (2004), el ciclo de vida del miembro más conocido de los Plasmodiophoromicetos, es el de *Plasmodiophora brassicae* Woron., que consiste en una fase asexual y otra fase sexual. Actualmente, esta hipótesis es muy aceptada, sin embargo algunos investigadores afirman que si una fase sexual también existe en el ciclo de vida de *S. subterranea* f. sp. *subterranea,* se esperaría un alto grado de diversidad genómica dentro de las poblaciones. No obstante, luego de comparar las secuencias de ITS de las colecciones de campo procedentes de diferentes continentes, sólo se han podido identificar dos grupos genéticamente distintos (Bulman y Marshall, 1998; Qu y de Christ, 2004).

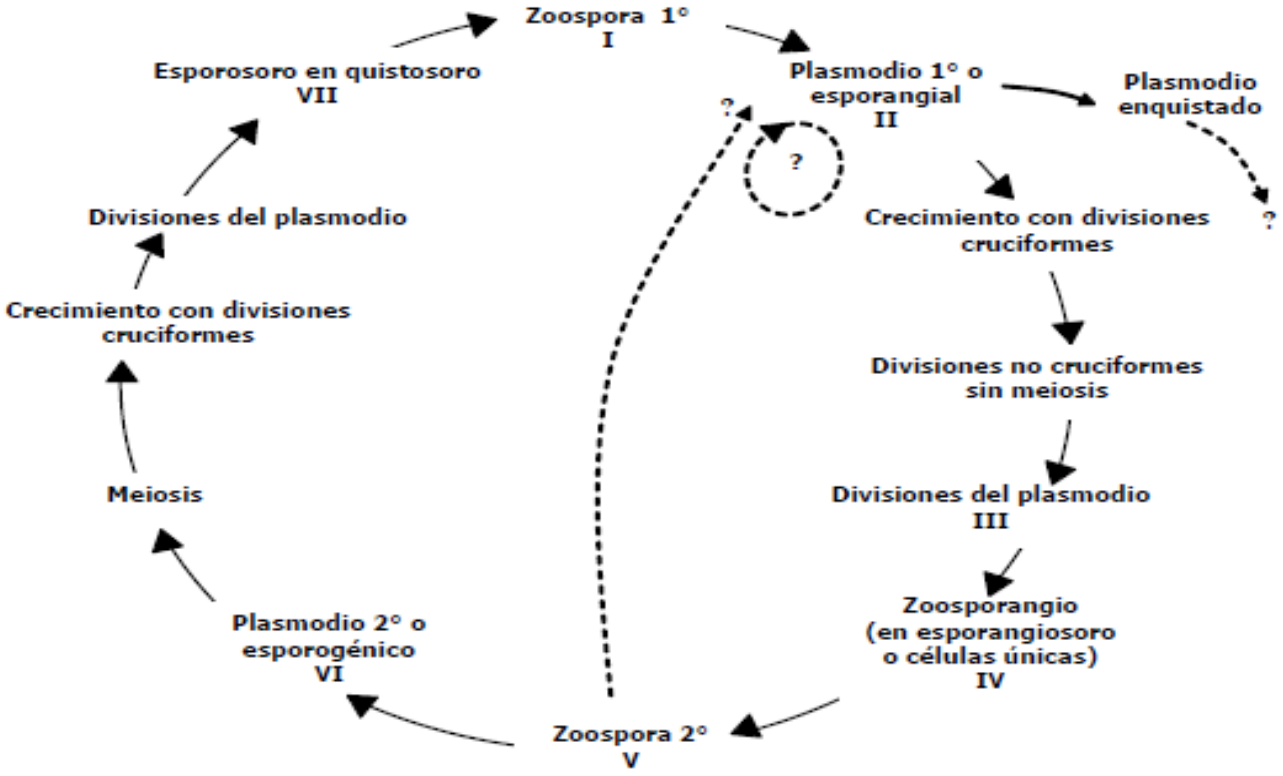


Figura 4: Ciclo de vida teórico de *Spongospora subterranea* f. sp. *Subterranea*
Fuente: (Hoyos *et al*., 2009).

1.6 Inóculo

El inóculo de *S. subterranea* f. sp. *subteranea* puede estar constituido por semilla infectada o por suelo contaminado, cualquiera que sea la fuente , posee quistosoros que pueden causar la infección y la enfermedad.

La semilla infectada es la principal responsable de la propagación de la enfermedad a corta y larga distancia (Merz, 2000), Incluso los tubérculos-semilla asintomáticos procedentes de campos infestados han sido reportados como causantes de infección de la progenie (Theron, 1999). Varios intentos se han hecho para determinar la relación entre inóculo del suelo y la infección del tubérculo, con el fin de permitir el desarrollo de la evaluación del riesgo de enfermedad. Nakayama *et al*. (2007) utilizaron PCR competitiva para cuantificar *S. subterranea* f. sp*. subterranea* en suelo y en raíces de las plantas de tomate. Encontraron una pobre relación entre la infección del tubérculo y la contaminación del suelo, en muestras tomadas en los mismos lotes. Fue imposible establecer una relación de la infección en tubérculos con bajos niveles de contaminación, sólo los campos con altos niveles de contaminación de quistosoros (≥ 100 quistosoros. g^{-1} de suelo) dieron altos grados de infección del tubérculo.

Van de Graaf *et al*. (2005, 2007) estudiaron el efecto del nivel de inóculo del suelo sobre la aparición de la enfermedad en tubérculos y raíces en experimentos realizados en macetas. No encontraron diferencias entre las concentraciones de inóculo ensayadas (5, 15 y 50 quistosoros. g^{-1} de suelo), cuando evaluaron la severidad. Qu *et al.* (2006) cuantificaron los

quistosoros en diferentes suelos y encontraron una correlación entre el inóculo inicial y la posterior incidencia de la sarna polvosa. Estimaron una cifra mayor a 10.000 quistosoros. g^{-1}, en el suelo donde se encontró la mayor incidencia de la enfermedad. En contraste con este elevado número, Nakayama *et al*. (2007) estimaron la variación de la densidad de quistosoros en cuatro campos con alta incidencia de la enfermedad, desde 0,1 hasta 105 quistosoros. g^{-1} de suelo. Merz *et al*. (2004) comparó la infección de las raíces en un bioensayo sembrando en una serie de suelos inoculados junto con los suelos naturalmente infestados de campo, y llegó a la conclusión de que el suelo del campo altamente infestado contiene más de 500 quistosoros.g^{-1}. Estos datos muestran que será difícil determinar un único umbral fiable para suelos con alto riesgo, y mucho menos para definir varios valores para diferentes niveles de riesgo.

1.7 Hospederos

S. subterranea f. sp. *subterranea* puede afectar un rango de hospederos diferentes a la papa (Falloon, 2008). Los principales hospederos del patógeno son miembros de las familias Solanaceae y Chenopodiaceae, que crecen generalmente como malezas en los lotes donde se cultiva la papa. La formación de quistosoros sólo ha sido reportada en las solanáceas (Merz y Falloon, 2009). Trabajos realizados en diferentes partes del mundo han demostrados que tanto especies cultivadas comercialmente, como malezas, pueden servir como hospederos alternos de la sarna polvosa, aunque solo en su fase esporangial (Osorio *et al*., 2012; Andersen *et al*., 2002). Nitzan *et al.* (2009) utilizaron agallas obtenidas de *Solanum*

sarrachoide y de papa, posiblemente producidas por *S. subterranea* f. sp. *subterranea* para inocular artificialmente estas mismas especies. Se encontró que el 83% de las plantas de papa y el 52% de las plantas *S. sarrachoide* presentaron agallas cuando se utilizó el inóculo de papa y que el 10% de las plantas de papa y el 31% de las plantas de *S. sarrachoide*, presentaron agallas cuando se utilizó el inóculo de *S. sarrachoide* .

Recientemente Qu y Christ (2006) evaluaron 26 especies entre monocotiledóneas y dicotiledóneas, de las cuales 16 fueron susceptibles a *S. subterranea* f. sp. *subterranea* y 12 de ellas fueron reportadas por primera vez como hospederos del patógeno, destacando la mostaza amarilla y la avena. Observaron además, la formación de agallas en las raíces en seis de las especies y la formación de quistosoros en otras tres. Por primera vez, se evidenció que las agallas y quistosoros de *S. subterranea* pueden formarse en las especies no solanáceas.

1.8 Factores Ambientales

Varios factores ambientales determinan la infección del hospedero por *S. subterranea* f. sp. *subterranea*. Es ampliamente aceptado que la sarna polvosa es favorecida por suelos húmedos y pesados (Merz y Falloon, 2009), pero otras variables como la temperatura, el pH del suelo y la época de siembra, también influyen de manera directa en la manifestación de la enfermedad.

1.8.1 Humedad y Tipo de suelo

El agua del suelo es, quizá, el factor más importante para el desarrollo del a sarna polvosa. Este componente es esencial para que las zoosporas de *S. subterranea* f. sp. *subterranea* naden y puedan alcanzar el tejido del hospedero (Harrison *et al.*, 1997; Merz y Falloon, 2009). El agua del suelo puede ser descrita en función de dos parámetros interrelacionados: el contenido de agua y el potencial hídrico (Harrison *et al.*, 1997).

El alto contenido de agua en el suelo, fue uno de los primeros factores asociados con la incidencia y la severidad de la sarna polvosa (Harrison *et al.*, 1997). La cantidad de agua en el suelo tiene gran efecto sobre la etapa de crecimiento, cuando los tubérculos están en formación (Adams *et al.,* 1987). Miller (2001) encontró que periodos alternados de sequía y humedad, al igual que periodos continuos de alto contenido de agua en el suelo favorecen la liberación y el movimiento de las zoosporas y por ende al desarrollo del patógeno. Diriwachter y Parbery (1991), afirman que las lluvias pueden inducir la proliferación de lenticelas en tubérculos inmaduros, lo que conlleva a una prolongación del periodo de susceptibilidad de éstos a la sarna polvosa.

En ensayos realizados por Van de Graaf *et al.* (2005) se encontró que los tubérculos presentaban mayor un grado de infección bajo un régimen de humedad constante, que cuando el régimen de humedad era fluctuante.

La información sobre los efectos del potencial hídrico sobre la sarna polvosa es escasa, posiblemente porque este es más difícil de medir que el contenido de agua (Harrison *et al*., 1997). Adams *et al.* (1987) encontraron que la sarna polvosa se desarrolló más, en potes irrigados donde el potencial hídrico del suelo era mayor a -0.2 bar. Miller (2001), afirma que para que se produzca la infección por Spongospora subterranea, es necesario una alto contenido de humedad (superior a -0.3 bar).

Cuando se incrementa la frecuencia de riego, la temperatura del suelo en la zona de las raíces disminuye a un rango muy favorable para la infección, especialmente cuando se utiliza agua fría (Harrison *et al*., 1997). Esto probablemente explica la aparición de la sarna polvosa en los países cálidos y secos como Israel (Nachmias y Krikun, 1988) y en lugares donde se aplica riego en exceso (Wale 2000).

Para evaluar el efecto de la fertirrigación sobre la severidad de la sarna polvosa en cultivos de papa, Tuncer (2002) probó diferentes volúmenes de riego en combinación con diferentes niveles de fertilización nitrogenada, durante dos años consecutivos. Encontró que los lotes con las combinaciones de bajo volumen de riego y bajas dosis de nitrógeno, presentaban una severidad menor dela enfermedad, sin que estos tratamientos afectaran la productividad.

El tipo de suelo en el cual se establecen los cultivos de papas, también tiene un efecto directo sobre la severidad de la sarna polvosa, aunque los mecanismos involucrados son generalmente confusos (Harrison *et al*., 1997). Las características físicas de un suelo que afectan su contenido de agua son claramente importantes. De Boer (2000) afirma que la

incidencia dela sarna polvosa fue menor en suelos arenosos que en suelos arcillosos. Prentice *et al.* (2007), afirmaron que los suelos pesados con alta capacidad de retención de agua pueden favorecer el desarrollo la enfermedad. Por otra parte, varios informes señalan que los suelos arenosos parecen ser peores (Merz y Falloon, 2009). Papas cultivadas en diferentes tipos de suelo en Holanda y Dinamarca, presentaron síntomas de sarna polvosa, pero la enfermedad fue más grave en los cultivos establecidos en suelos arenosos u orgánicos (Van de Haar, 2000; Nielsen y Nicolaisen, 2000). En la región de Capadocia, donde se produce el 43% de la papa en Turquía y donde la Sarna polvosa es un problema, el tipo de suelo que predomina es arenoso o franco arenoso (Tuncer, 2002). En ensayos realizados en Reino Unido para determinar la incidencia y la severidad de la sarna polvosa en plantas de tomate sembradas en macetas, se pudo establecer que el porcentaje agallas en las raíces y de lesiones en tubérculos fue menor cuando se utilizó suelo arcilloso como sustrato. (Van de Graaf *et al.,* 2005; 2007).

1.8.2 Temperatura

La relación entre la temperatura y la infección por *Spongospora subterranea* se comprende mucho mejor que la relación del patógeno con el agua del suelo (Brierley *et al*., 2008).

En un experimento, en el que plantas de papa fueron sembradas en arena inoculada con *S. subterranea* bajo condiciones controladas, De Boer (2000) evaluó el efecto de la temperatura (10 °C; 12,5°C; 15 °C; 17,5 °C y 20 °C) sobre la incidencia y la severidad de la sarna polvosa de los tubérculos. Encontró que la infección fue alta a 12,5 °C; intermedia a 15 °C;

y baja a 17.5 y 20 °C, pero la enfermedad no se produjo a 10 °C. Van de Graaf *et al.* (2005) obtuvieron resultados similares.

El efecto de la temperatura sobre la infección de raíces y la formación de agallas fue evaluado por Van de Graaf *et al*. (2007). Encontraron un claro efecto de la temperatura sobre la infección de raíces de papa por *S. subterranea* y la formación de agallas. La incidencia de la sarna polvosa en raíces aumentaba conforme aumentaba la temperatura y la producción de agallas se dio solo a temperaturas superiores a los 12°C. De acuerdo con (Brierley *et al*., 2008), la liberación zoosporas es más rápida a temperaturas más altas (15-25 °C) en comparación con las temperaturas más bajas (3-10 °C) y la infección de las raíces es muy limitada a bajas temperaturas. Así, la infección a 9°C es mucho menor que a 12°C o 17°C. En contraste, la temperatura óptima para la infección de los tubérculos es de alrededor de 12 º C.

1.8.3 pH del Suelo

A pesar de existe una cantidad considerable de estudios, es poca la evidencia que relaciona la infección por *S. subterranea* f. sp. *subterranea* con el pH. La información disponible es confusa y contradictoria, p.e, algunos autores afirman, que el encalamiento incrementa la severidad de la enfermedad, mientras que otros afirman que la adición de cal la reduce. Otros informes sugieren que la aplicación de “escoria básica”, la cual incrementa la alcalinidad del suelo, podría incrementar o disminuir la infección de los tubérculos por *S. subterranea* f. sp. *subterranea,* dependiendo de la temporada. (Harrison *et al.,* 1997).

Hughes (1980) afirma que la reducción del pH, reduce la incidencia de la enfermedad. En estudios más recientes, se ha sugerido que el pH del suelo puede afectar la incidencia y la severidad de la sarna polvosa porque influye sobre el contenido de aluminio en los suelos (Shimada y Mizuno, 2000; Nakayama *et al.*, 2007), y niveles bajos de aluminio del suelo conducen al desarrollo de la enfermedad. En algunos países se ha reportado una reducción de la sarna polvosa en suelos donde se ha bajado el pH por adición de sulfuros (Brierley *et al*., 2008). Merz (1989) encontró que la infección de la raíz no fue influenciada por el nivel de pH de la solución nutritiva en la que se conservaron los quistosoros.

En lo que muchos autores coinciden es en que el patógeno puede ser infeccioso en un rango de pH de 4.7 a 7.6 (Hooker, 1980; Mohan *et al*., 1991; Johnson, 2002; Salas, 2005).

1.8.4 Época de siembra

La incidencia de la sarna polvosa puede variar considerablemente de un año a otro. Tal variación se debe probablemente a las diferencias en el clima, particularmente la temperatura y la lluvia entre las etapas del crecimiento, cuando las plantas son más susceptibles ataque del patógeno (Harrison *et al*., 1997; Brierley *et al*., 2008). La incidencia de la sarna polvosa también depende de que coincida el periodo de mayor susceptibilidad del tubérculo (durante la formación) y las condiciones del suelo que favorecen la enfermedad (Harrison *et al*., 1997), además de la fecha de siembra (Christ, 1989). La siembra tardía de los cultivos, para evitar suelos fríos puede reducir la probabilidad de infección (Kirkham 1986), esta práctica puede

asegurar que las temperaturas del suelo estén por encima del rango óptimo para la infección por *S. subterranea*.

1.9 Prevención y control de la enfermedad

No hay manera efectiva de controlar la sarna polvosa, pero varias estrategias que pueden adoptarse para minimizar el riesgo de enfermedad, las cuales al combinarse, pueden provocar una reducción útil en las posibilidades de que la enfermedad se convierta en un problema grave. Sin embargo, que cualquier medida que se tome no evitará que esta enfermedad continúe siendo un riesgo significativo a de importancia económica en muchas partes del mundo (Harrison *et al.*, 1997). una estrategia a corto plazo para el control de la sarna polvosa, es evitar la contaminación del suelo por *S. subterranea* f. sp. *subterranea,* plantando semilla limpia en suelo no contaminado. El control directo del patógeno del suelo es difícil (Merz y Falloon, 2009).

1.9.1 Aplicación de productos químicos

La aplicación de productos químicos en el suelo (elementos del suelo y fungicidas) pueden influir sobre la expresión de la sarna polvosa, afectando la viabilidad de los quistosoros y las zoosporas y afectando la capacidad de las zoosporas para infectar los estolones y las raíces del hospedero (Falloon, 2008).

Varios estudios han indicado que el ajuste de la composición química del suelo puede reducir la expresión de la sarna polvosa en los cultivos. Prentice *et al.* (2007), afirma que suelos con altos niveles de zinc reducen la enfermedad pero los resultados son muy variables. Tuncer (2002) encontró que la aplicación de bajos niveles de nitrógeno disminuye la severidad de la sarna polvosa en suelos con altos niveles de infestación por *S. subterranea* sin que se afecte la productividad de los cultivos. Resultados similares obtuvieron De Boer y Crump (2005) en ensayos de campo en Australia cuando se aplicó una fertilización nitrogenada.

Varios fungicidas han sido probados para el tratamiento de tubérculos semilla. Aplicaciones de productos a base de mercurio mostraron una alta eficacia en el control de la enfermedad pero su uso fue prohibido en la década de los 80s (Falloon, 2008), fungicidas como el fluazinam y flusulfamida han mostrado buenos resultados para el control de la sarna polvosa y la hernia de la col (De Boer, 2000;) y aplicaciones de óxido de zinc mostraron buenos resultados en Escocia, cuando la incidencia de la sarna polvosa era baja (Wale, 2000).

En aplicaciones directas al suelo, varios fungicidas han mostrado que son capaces de reducir la incidencia y la severidad de la enfermedad. Productos que contenían mercurio o cobre (mancozeb, maneb, y quintoceno) redujeron la enfermedad en papas cultivadas en suelos infestados (Falloon, 2008), aplicaciones de fluazinam y flusulfamida también mostraron resultados prometedores para el control de *S. subterranea* (Falloon *et al.,*1996). James y Crowe (1995) realizaron experimentos para evaluar el efecto de la aplicación de fungicidas (Ziram 76, Aliette, Ridomil 5G) sobre la sarna polvosa de la papa. Encontraron que ninguno de los tratamientos fue efectivo para el control de *S. subterranea*. Bittara *et al.,* (2009) evaluaron el efecto de fungicidas comerciales (mancozeb, azoxystrobin, propamocarb,

difenoconazol y PCNB) sobre la incidencia y severidad de la enfermedad. Encontraron que solo mancozeb y azoxystrobin redujeron levemente de la severidad de la enfermedad en tubérculo. Recientemente, el fungicida cyazofamid, que se utiliza para controlar el tizón tardío de la papa, ocasionado por *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary, ha demostrado ser particularmente eficaz para el control de *S. subterranea* f. sp. *subterranea* en raíces y tubérculos (Thomson *et al.,* 2006)

1.9.2 Enmiendas y aplicación de productos naturales

La aplicación de brassicas como abonos verdes, ha mostrado que puede reducir los patógenos del suelo, un efecto atribuido a la producción de compuestos azufrados volátiles, tóxicos para los microrganismos del suelo (Merz y Falloon, 2009). James y Crowe, (1995), realizaron experimentos para evaluar la aplicación de dos especies vegetales (*Lippia origanoides* Kunth y *Calotropis procera*) en dos formas, extractos etanólicos y polvos. Las aplicaciones se realizaron 4 y 8 semanas luego de la siembra. Los tratamientos extracto etanólico de *L. origanoides,* y polvo de *C. procera*, atenuaron la enfermedad en 3,20 y 4,08%, respectivamente. Restrepo *et al.* (2009), encontraron que la aplicación de viruta de pino en asocio con algunos microrganismos antagonistas, redujeron la incidencia y severidad de la sarna polvosa en raíces y tubérculos de papa variedad Diacol capiro.

En un ensayo de biofumigación en campo con mostaza india, colza y canola, se evidenció una reducción de la sarna polvosa en cultivos posteriores de papa en un 15-40% (Larkin y Griffin, 2007), el tratamiento de biofumigación con mostaza de la India fue el más eficaz.

1.9.3 Control biológico

El uso de microorganismos antagónicas a *S. subterranea* y ambientalmente benignos para el control de sarna polvosa es muy atractivo, pero posee muchos problemas. Los niveles de control de la enfermedad con antagonistas son a menudo muy bajos, especialmente en el complejo microcosmos que rodea partes de la planta en el suelo. Camporota *et al.* (1988) reportaron que *Trichoderma harzianum* parasitó quistosoros de *Polymyxa betae*, reduciendo la colonización de raíces de plantas de remolacha azucarera y sugirieron además, la posibilidad de utilizar *Trichoderma spp*., como antagonistas de *S. subterranea* para reducir la severidad de la sarna polvosa. En investigaciones más recientes, Neilsen y Larsen (2004) indicaron que los agentes de control biológico, en particular *Trichoderma spp.*, tienen potencial para reducir la actividad de *S. subterranea*, presumiblemente a través de efectos sobre la viabilidad de los quistosoros o sobre actividad y la infectividad de las zoosporas. La eficacia del control biológico contra la sarna polvosa en el campo todavía no se ha demostrado. Restrepo *et al.* (2009), encontraron que la aplicación de *T. harzianum, P. fluorescent* y un consorcio de micorrizas, redujeron la incidencia y severidad de la sarna polvosa en raíces y tubérculos de papa variedad Diacol capiro. Gilchrist *et al.* (2009), no encontraron diferencias significativas cuando evaluaron la aplicación de *T. asperellum* sobre la incidencia de la sarna polvosa en raíces, en tres tipos de suelos (andisol, entisol e inceptisol), inoculados artificialmente.

1.9.4 Prácticas culturales y manejo agronómico

Se sabe que las condiciones frías y húmedas del suelo incrementan la incidencia y severidad de la sarna polvosa en los cultivos de papa ya que favorecen la viabilidad de los quistosoros y las zoosporas, así como la capacidad de infección de las zoosporas a la raíz, los estolones y los tubérculos del hospedero. Teniendo en cuenta lo anterior, la manipulación del ambiente del suelo en los cultivos de papa, puede reducir la probabilidad de que se desarrolle la enfermedad (Harrison *et al.*, 1997). Prácticas como el uso de semilla sana, el establecimiento de nuevos cultivos en zonas libres de patógeno, rotaciones largas entre cultivos de papa, el establecimiento de los cultivos en suelos con buen drenaje, el uso apropiado del riego, la siembra tardía de los cultivos y la limpieza en las operaciones relacionadas con la recolección, clasificación, almacenamiento y manipulación de las semillas de papa, puede ayudar a controlar la enfermedad, pero sobre todo a evitar su diseminación (Taylor *et al*., 1986; Kirkham, 1986; Miller, 2001; Fallon, 2008)

1.9.5 Resistencia

El control de la sarna polvosa de la papa es difícil de alcanzar debido a la carencia de variedades comerciales resistentes y de tratamientos químicos efectivos (Qu y Christ, 2006). El manejo de la enfermedad debe estar enmarcado bajo un esquema integrado del cultivo en el que se incluyan todas las opciones control antes citadas, además de la producción de cultivares resistentes que posean características comerciales deseables. La evaluación de la

resistencia a la enfermedad se ha realizado generalmente en ensayos de campo con suelos naturalmente infestados, lo ha llevado a demostrar que existen diferencias en la susceptibilidad a la infección del tubérculo entre los cultivares y líneas probadas (Torres *et al.*, 1995; Schwärzel, 2002; Falloon *et al.*, 2003; Genet *et al.,* 2007) y por ende a concluir que la resistencia en papa a la sarna polvosa es de tipo cuantitativa.

Torres *et al.* (1995) Evaluaron 467 accesiones de papa durante 6 años en diferentes lugares del Perú, encontrando la existencia de 17 genotipos resistentes y 33 moderadamente resistentes a la enfermedad. Fallon *et al.* (2003) realizaron un estudio en Australia con 99 cultivares de papa y 13 líneas de mejoramiento durante 11 años. Sus resultados indicaron que 21% de los materiales evaluados eran resistentes, mientras que el 28% presentó una resistencia moderada.

Debido a que los ensayos de campo son muy costosos, que demandan mucho tiempo, y que existen variables que no se pueden controlar, Merz *et al.* (2004) propusieron un micro-bioensayo realizado bajo condiciones de laboratorio para evaluar y seleccionar el material resistente en una etapa temprana en programas de mejoramiento. Los experimentos han demostrado que los cultivares resistentes tienen menos zoosporangios en sus raíces que los cultivares susceptibles, lo que confirma en más detalle, los resultados de los experimentos en potes, reportados por Falloon *et al.* (2003).

En la actualidad existe un cultivar resistente a la sarna polvosa, Gladiator, liberado en Nueva Zelanda en 1995 (Genet *et al*, 2005). Este cultivar cual es producto de un cruce entre dos

líneas mejoradas, una resistente a PVX*, P. infestans, Globodera rostochiensis y Streptomyces scabies* y la otra con resistencia al nematodo quiste derivada de la de la especie silvestre *Solanum vernei*. Desde entonces, el cultivar Gladiator ha obtenido buenos resultados en las pruebas de campo en diferentes ubicaciones internacionales (Iftikhar, 2001; Schwärzel, 2002).

1.9.6 Legislación

Los intentos de controlar la sarna polvosa a través de medidas legislativas, incluyen la determinación de límites de tolerancia muy bajos en el inóculo presente en tubérculos semilla (Merz, 2000) y la prevención de la propagación de la enfermedad por restricciones cuarentenarias (Harrison *et al*., 1997). En Suiza, el límite de tolerancia para la sarna polvosa en tubérculos-semilla es del 1% de los tubérculos con más de cinco lesiones. Niveles de tolerancia similares son utilizados en otros países donde se implementan los sistemas de certificación de semilla de papa. Sin embargo en países como cuba, Turkia y Hungría, el nivel de tolerancia es de cero (Wale, 2000).

No hay ninguna información acerca del nivel de infección de tubérculo - semilla necesario para inducir epidemias de sarna polvosa (Merz y Falloon, 2009). En la práctica, es probable que ninguna de estas medidas sea realmente eficaz debido a la distribución aparentemente generalizada de *S. subterranea* en los suelos, a su capacidad para multiplicarse rápidamente en condiciones favorables y a la capacidad del patógeno para sobrevivir durante muchos años en ausencia de un hospedero.

1.10 Bibliografía

Adams, M. Read, P. Lapwood, D. Cayley, G. Hide, G. 1987. The effect of irrigation on powdery scab and other tuber diseases of potato. Annals of Applied Biology 100: 287-924.

Agrios, G. 1997. Plant Pathology. 4a ed. Academic Press. California (EE.UU). p 635.

Alonso, F. 1996. El cultivo de la patata. España. Mundi-Prensa. p 209.

Andersen, B. Nicolaisen, M. Nielsen, S. 2002. Alternative hosts for *potato mop-top virus*, genus Pomovirus and its vector *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*. Potato Research 45: 37–43.

Arif, M. Torrance, L. Reavy B, 1994. Improved efficiency of detection of *potato mop-top furovirus* in potato tubers and in the roots and leaves of soil-bait plants. Potato Research 37: 373– 381.

Bell, K. Roberts, J. Verrall, S. Cullen, D. Williams, N. Harrison, J *et al.* 1999. Detection and quantification of *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea* in soils and on tubers using specific PCR primers. European Journal of Plant Patholology 105: 905–915.

Bittara, F. Rodríguez, D. Sanabria, M. Monroy, J. Rodríguez, J. 2009. Evaluación de fungicidas y productos vegetales en el combate de la sarna polvorienta de la papa. Interciencia 34: 265-269.

Brierley, J. Less, A. 2008. Powdery scab-Strains anconducive conditions. Research review.

Burrows, M. Zitter, T. 2005. Problemas de virus en papa**.** USDA-ARS and Department of Plant Pathology Cornell University. Ithaca, NY 14853.

Bulman, S. Marshall, J. 1998. Detection of *Spongospora subterranea* in potato tuber lesions using the polymerase chain reaction (PCR). Plant Pathology 47: 759–766.

Bulman, S. Kühn, S. Marshal, J. Schnepf, E. 2001. A phylogenetic analysis of the SSU rRNA from members of the Plasmodiophorida and Phagomyxida. Protist 152: 43–51.

Camporota, P. Bordei, V. Richard-Molard, M.1988. Lutte biologique contre *Polymyxa betae* (Keskin) au moyen *Trichoderma sp*. Résultats préliminaires *in vivo*. Agronomie 8: 223-225.

Christ, B.1989. Effect of planting date and inoculum level on incidence and severity of powdery scab on potato. Potato Research 32: 419-429.

De Boer, R. 2000. Research into the biology and control of powdery scab of potatoes in Australia. In: Merz U, Lees AK. Proceedings of the first European powdery scab workshop, Aberdeen, Scotland, July 20–22, 2000, p 79–83.

De Boer, R. Crump, N. 2005. Powdery scab (*Spongospora subterranea*) of potatoes—research in Australia. Abstracts of papers presented at the 88th Annual Meeting of the Potato Association of America, Scottsbluff, NE, USA, August 8–12, 2005. American Journal of Potato Research 82: 64–65.

De Haan, E. Van Den Bovenkamp, G. 2005. Improved diagnosis of powdery scab *(Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea)* symptoms on potato tubers *(Solarium tuberosum* L.). Potato Research 48:1-14.

Dick, M. 2001. Straminipilous fungi: systematics of the Peronosporomycetes including accounts of the marine straminipilous protists, the plasmodiophorids and similar organisms. Kluwer, Dordrecht.

Diriwachter, G. Parbery, D. 1991. Infection of potato by *Spongospora subterranea*. Mycological Research 95: 762- 764.

Down, G. Grenville, L. Clarkson, J. 2002. Phylogenetic analysis of *Spongospora* and implications for the taxonomic status of the plasmodiophorids. Mycological Research 106: 1060–1065.

Fähling, M. Graf, H. Siemens, J. 2004. Characterization of a single spore isolate population of *Plasmodiophora brassicae* resulting from a single club. Journal of Phytopathology 152: 438–444.

Falloon, R. Wallace, A. Braithwaite, M. Genet, R .Nott, H. Fletcher, J. Braam, W. 1996. Assessment of seed tuber, in-furrow and foliar chemical treatments for control of powdery scab *(Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*) of potato. New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science 24: 341–353.

Falloon, R. Genet, R. Wallace, A. Butler, R. 2003. Susceptibility of potato (*Solanum tuberosum*) cultivars to powdery scab (caused by *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*), and relationships between tuber and root infection. Australasian Plant Pathology 32: 377–385.

Falloon, R. Curtin, D. Lister, R. Butler, C. 2004. The obligate soilborne pathogen *Spongospora subterranea* affects host (*Solanum tuberosum*) root function. In Proc 3rd Symp Australasian Soilborne Diseases, eds. K. M. Ophel Keller, and B. H. Hall, 30–31. Adelaide: South Australian Research and Development Institute.

Falloon, R. 2008. Control of powdery scab of potato; towards integrated disease management. American Journal of Potato Research 85: 253-260.

Genet, R. Falloon, R. Braam, W. Wallace, A. Jacobs, J. Baldwin. S. 2005. Resistance to powdery scab (*Spongospora subterranea*). Proceedings of the 16th Triennial Conference of the European Association of Potato Research, Bilbao, Spain, July 15 – 22, 2005, p. 738.

Genet, R. Braam, W. Wallace, A. Falloon, R. 2007. Susceptibility of potato cultivars and germplasm lines to powdery scab in New Zealand.

Gilchrist, E. Jaramillo, S. Reynaldi, S. 2009. Efecto sobre la sarna polvosa de cuatro aislamientos del hongo *Trichoderma asperellum* en tres tipos de suelo. Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín 62: 4783-4792.

Harrison, J. Searle, R. Williams, N. 1997. Powdery Scab Disease of Potato – A review. Plant Pathology 46: 1-25.

Hooker, W. 1980. Compendio de enfermedades de la papa. Trad. Por Teresa Ames de Icochea. Lima (Perú), Pacific Press S.A. 166p.

Hoyos, L. Villegas, M. González, E. 2009. Observaciones histológicas de estructuras celulares asociadas a *Spongospora subterranea f. sp. subterranea* en papa. Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín 62: 5039-5045.

Huber, L. Hammes, M. Eisenbeiss, G. Pöder, R. Kirchmair, M. 2004. First record of a plasmodiophorid parasite in grapevine. Vitis 43: 187–189.

Hughes, I. 1980. Powdery scab (*Spongospora subterranea*) of potatoes in Queensland: occurrence, cultivar susceptibility, time of infection, effect of soil pH, chemical control and temperature relations. Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry 20: 625 - 632

Iftikhar, S. Rattu, A. Asad, S. Burney, K. 2007. Susceptibility of potato cultivars to *Spongospora subterranea* under field conditions. Pakistan Journal of Botany 39: 1329-1333.

Imgram, D. Tommerup, I. 1972. The life history of *Plasmodiophora brassicae* Woron. Proceedings of the Royal Society of London. Biological Science 180: 103–112.

James, S. Crowe, F. 1995. Cultural and chemical treatments to reduce powdery scab infection on potatoes. Central Oregon Agricultural Research Center. Annual Report.

Johnson, S. 2002. Powdery Scab of Potatoes. Extension crops Specialist Bulletin 2436.

Kirkham, R. 1986. Screening for resistance to powdery scab. Australian Journal of Experimental Agriculture 26: 245–247.

Larkin, R. Griffin, T. 2007.Control of soilborne potato diseases using brassica green manures. Crop Protection 26:1067–1077.

Merz,U .1989. Infectivity, inoculum density and germination of *Spongospora subterranea* resting spores: a solution-culture test system. Bull OEPP 19: 585–592.

Merz, U. 2000. Powdery scab control in Switzerland. In: Merz U, Lees AK (eds) Proceedings of the first European powdery scab workshop, Aberdeen, Scotland, July 20–22, 2000, p 43–44. http://www. spongospora.ethz.ch/EUworkshop/proceedings.html.

Merz, U. Martinez, V. Schwärzel, R. 2004. The potential for the rapid screening of potato cultivars (*Solanum tuberosum*) for resistance to powdery scab (*Spongospora subterranea*) using a laboratory bioassay. European Journal of Plant Patholology 110: 71–77.

Merz, U. Walsh, J. Bouchek-Mechiche, K. Oberhänsli, T. Bitterlin, W. 2005. Improved immunological detection of Spongospora subterranea. European Journal of Plant Pathology 111:371–379.

Merz, U. 2008. Powdery Scab of Potato—Occurrence, Life Cycle and Epidemiology. American Journal of Potato Research 85: 241–246.

Merz. U. Falloon, R. 2009. Review: powdery scab of potato – increased knowledge of pathogen biology and disease epidemiology for effective disease management. Potato Research 52: 17–37.

Miller, J. 2001. Powdery scab. Workshop-Summary notes. Alamosa, USA. En: http://www.uiweb.uidaho.edu/ag/plantdisease/scabnote.htm. Consulta en enero de 2013.

Mohan, K. Hafez, S. Thornton, M. Davis, V. 1991. Powdery scab of potato. Pacific Northwest Cooperative Extension Bulletins. Idaho. USA.

Montero-Astúa, M. Rivera, C. 2006. Biología e importancia económica de *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*, agente causal de la sarna polvorienta o roña de la papa. Manejo Integrado de Plagas y Agroecología (Costa Rica) 74: 77-84.

Nachmias, A. Kriku, J. 1988. Etiology and control of powdery scab of potato in a semi-arid region of Israel. Phytoparasitica 16: 33–38.

Nakayama, T. Horita, M. Shimanuki, T. 2007. *Spongospora subterranea* soil contamination and its relationship to serverity of powdery scab on potatoes. Journal of General Plant Pathology 73: 229–234.

Nielsen, S. Nicolaisen, M. 2000. National potato production and the powdery scab situation in Denmark. In: Merz U, Lees AK (eds) Proceedings of the first European powdery scab workshop, Aberdeen, Scotland, July 20–22, 2000, p 13.

Nielsen, S. Larsen, J. 2004. Two Trichoderma harzianum-based bio-control agents reduce tomato root infection with *Spongospora subterranea* (Wallr.) Lagerh, f. sp. *subterranea*, the vector of potato mop-top virus. Journal of Plant Diseases and Protection 111: 145-150.

Nitzan, N. Boydston, R. Batchelor, D. Crosslin, J. Hamlin, L. Brown, C. 2009. Hairy Nightshade is an Alternative Host of *Spongospora subterranea*, the Potato Powdery Scab Pathogen. American Journal of Potato Research 86: 297–303.

Osorio, I. Gutierres, P. Marín, M. 2012. Revisión: *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea* y su virus asociado *Potato mop-top virus* (PMTV), dos enfermedades reemergentes en los cultivos de papa en Colombia. Revista Facultad Nacional de Agronomía 65: 6361-6378.

Prentice, M. Clayton, R. Peters, J. Wale, S. 2007. Managing the risk of powdery scab. A guide. British Potato Council, Oxford.

Qu X. Christ B. 2004. Genetic variation and phylogeny of *Spongospora subterranea f. sp. subterranea* based on ribosomal DNA sequence analysis. American Journal of Potato Research 81: 385–394.

Qu, X. Christ, B. 2006. The host range of *Spongospora subterranea f. sp. subterranea* in the United States. American Journal of Potato Research 83: 343–348.

Qu, X. Kavanagh, J. Egan, D. Christ, B. 2006. Detection and quantification of *Spongospora subterranea f. sp. subterranea* by PCR in host tissue and naturally infested soil. American Journal of Potato Research 83: 21–30.

Restrepo, A. Jaramillo, S. Cotes, J. 2009. Efecto de dos microrganismos y un consorcio de micorrizas en combinación con viruta de pino sobre el control de la sarna polvosa (*Spongospora subterranea*) en papa. Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín 62: 5047-5054.

Salas, C. 2005. Evaluación de la incidencia de *Spongospora subterranea* (Wall.) Lagerh en tubérculos de papa (*Solanum tuberosum* L.) utilizando papa semilla enferma con 10% de incidencia. Universidad Austral de Chile. Valdivia-Chile.

Schwärzel R (2002) Sensibilité des racines et tubercules des variétés de pommes de terre à la gale poudreuse et quelques résultats de lutte chimique. Rev Suisse Agriculture 34:261–266.

Shimada, S. and Mizuno, N. (2000). Suppression of powdery scab by a special fertilization method. Japanese Journal of Soil Science and Plant Nutrition 71: 225-230.

Taylor, P. Flett, S. De Boer, F. Marshall, D. 1986. Effects of irrigation regimes on powdery scab disease and yield of potatoes. Australian Journal of Experimental Agriculture 26: 745–750.

Tenorio, J. Franco, Y. Chuqtfillanqui, C. Owens, R. Salazar, L. 2006. Reaction of potato varieties to *Potato mop-top virus* infection in the Andes. American Journal of Potato Research 83: 423-431.

Theron, D.1999. Chemical control of powdery scab: a “new” threat in South Africa. In: Abstracts of conference papers, posters and demonstrations, 14th triennial conference of the EAPR, Sorrento, Italy, May 2–7, 1999, p 265–266.

Thomson, J. Howard, R. Waterer, D. 2006. Evaluation of chemical treatments for the control of common scab and powdery scab of potato. In: Abstracts of the annual meeting of the Canadian Phytopathological Society, Québec, Québec, July 29-August 2, 2006. Canadian Journal of Plant Pathology 28: 365.

Tomlinson, J.1958. Crook root of watercress. III. The causal organism *Spongospora subterranea* (Wallr.) Lagerh.f. sp*. Nasturtii.* Mycological Society 41: 491– 498.

Torres, H. Pacheco, M. French, E.1995 Resistance of potato to powdery scab (*Spongospora subterranea*) under Andean field conditions. American Journal of Potato Research 72: 355–363.

Tuncer, G. 2002. The effect of irrigation and nitrogen on powdery scab and yield of potatoes. Potato Research 45: 153–161.

Van de Graaf, P. Lees A. Wale, S. Duncan, J. 2005. Effect of soil inoculum level and environmental factors on potato powdery scab caused by *Spongospora subterranea*. Plant Patholology 54: 22–28.

Van de Graaf, P. Wale, S. Lees, A. 2007. Factors affecting the incidence and severity of *Spongospora subterranea* infection and galling in potato roots. Plant Pathology 56:1005–1013.

Van de Haar, J. 2000. The powdery scab situation in the Netherlands. In: Merz U, Lees AK (eds) Proceedings of the first European powdery scab workshop, Aberdeen, Scotland, July 20–22, 2000, p 21–22. http://www.spongospora.ethz.ch/EUworkshop/proceedings.html

Wale, S. 2000. Summary of the session on national potato production and the powdery scab situation. In: Merz U, Lees AK (eds) Proceedings of the first European powdery scab workshop, Aberdeen, Scotland, July 20–22, 2000, p 3–9.

2. ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS DE LOS TUBÉRCULOS DE GENOTIPOS DE *Solanum phureja* Y SU RELACIÓN CON LA RESPUESTA AL ATAQUE DE LA SARNA POLVOSA (*Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*)

2.1 Resumen

El mecanismo de infección en otros miembros de los plasmodiophorales ha sido bien estudiado, pero poco se conoce de *Spongospora subterranea* f. sp*. subterraea.* Sin embargo, hay evidencia de que la infección del patógeno se produce a través de lenticelas no suberizadas de tubérculos recién formados. El objetivo del trabajo es determinar si existe relación entre las características morfológicas de genotipos de *Solanum phureja* de la colección trabajo de la Universidad Nacional de Colombia y la respuesta al ataque de la sarna polvosa. Se cosecharon diez tubérculos de cada uno de los 93 genotipos sembrados en parcelas experimentales en el municipio de La Unión (Ant), se determinó visualmente la densidad de lenticelas, el área y la penetrabilidad de las lenticelas se determinó con la ayuda de un estereoscopio. Asímismo, se determinó el color, la forma y el grosor de la peridermis de los tubérculos. Los datos obtenidos para estas variables se confrontaron con la información de la incidencia de la sarna polvosa, bajo condiciones de campo. Se encontró que los genotipos C43 y C100, resistentes en las pruebas de campo y ambos con cascara rojiza, presentaron áreas y densidades de lenticelas menores que los genotipos susceptibles (C13, C14, C15, C20, C71 y Colombia). El mismo comportamiento se evidenció al evaluar la

penetrabilidad de las lenticelas y en el caso del grosor de la peridermis, los genotipos resistentes presentaron valores inferiores. Cuando se evaluaron los genotipos de acuerdo al color, solo se encontraron diferencias significativas para la variable “densidad de lenticelas”. Además, se pudo establecer que existe una correlación entre el área de las lenticelas y la incidencia de la sarna polvosa en campo, principalmente en tubérculos con cáscara rojiza, pero no se pudo determinar la correlación entre otros atributos como la densidad de lenticelas y la penetrabilidad de lenticelas y el grosor de la peridermis con la incidencia de la enfermedad en tubérculos. Sin embargo, después de dicotomizar los datos de incidencia y de definir el 3% como punto de corte para categorizar genotipos con alta o baja incidencia, se pudo ajustar un modelo de regresión logística estadísticamente significativo, que demostró una asociación entre la penetrabilidad y el valor estimado de la Incidencia de la sarna polvosa en tubérculos

Palabras Claves: Tubérculos, accesiones, incidencia, atributos morfológicos.

2.2 Introducción

El parásito obligado *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea* pertenece al orden Plasmodiophorales (Hoyos *et al.*, 2009) y es agente causal de la sarna polvosa de la papa (Qu y Christ, 2007, Merz y Falloon, 2009), enfermedad que se encuentra distribuida en casi todas las regiones productoras de papa en el mundo originando pérdidas en tubérculos para consumo, en tubérculos semilla (Wale, 2000), y afectando el funcionamiento de la raíz y por ende la producción, ya que en un estado avanzado de la enfermedad, se desintegran las

raíces con una liberación masiva de quistosoros (Hoyos *et al.*, 2009). Además de ser un importante patógeno primario de la papa, *S. subterranea* f. sp.*subterranea* es el vector del virus Mop top de la papa (PMTV) que causa una reducción del crecimiento en las plantas y genera la enfermedad conocida como "*spraing*" o pardeamiento interno de los tubérculos, la cual produce necrosis en forma de anillos o manchas de color marrón en los tubérculos (Burrows y Zitter, 2005; Prentice *et al*., 2007)

La enfermedad afecta raíces, estolones y tubérculos (Johnson, 2002). Los síntomas en tubérculos inician como pequeñas inflamaciones que, tras la elongación y división de las células del huésped, conducen a la ruptura de la peridermis. Las lesiones en tubérculos maduros tiene una apariencia similar a una sarna, y cada lesión se llena de bolas de esporas o quistosoros del patógeno. Por debajo de la lesión, la peridermis se oscurece y se deprime con el tiempo, dejando un hueco lleno de masas de quistosoros. Los quistosoros transmiten la enfermedad a los tubérculos semilla y permiten que el patógeno persista en el suelo (Falloon *et al.*, 2005).

El mecanismo de infección ha sido estudiado en detalle en otros miembros de los plasmodiophorales como *Plasmodiophora brassicae* Woronin (Aist y Williams, 1971), *Polymyxa betae* keskin (Harrison *et al*., 1997) y en *Spongospora subterranea* f. sp*. nasturtii* (Claxton *et al.*, 1996), todos estos autores describen mecanismos similares de penetración de las zoosporas en la célula del hospedero y el desarrollo de estructuras especializada denominadas "*stachel*", las cuales se unen a la pared celular en inyectan rápidamente el contenido de las zoosporas al interior de las células; sin embargo, son pocos los estudios

que se han hecho de *S. subterranea* f. sp. *subterranea* (Lahert y Kavanagh, 1985 Merz, 1997; Ward y Adams, 2010).

Las primeras etapas del cultivo parecen ser el momento crítico para la infección por parte de *S. subterranea* (Diriwächter y Parbery, 1991, Montero-Astua y Rivera, 2006), lo cual ha sido demostrado, también, al no observarse aumento de la incidencia de la enfermedad cuando los tubérculos alcanzan la madurez (Van der Graaf *et al.*, 2005). De acuerdo con Johnson (2002), El patógeno invade el tubérculo a través de las lenticelas, heridas y a veces, a través los ojos. Los síntomas del tubérculo son parecidos a los de la sarna común, sin embargo, las lesiones producidas por la sarna polvosa, son generalmente más pequeñas, circulares, de tamaño uniforme y rodeadas por una franja de cáscara de la papa, cuando maduran (Salas, 2005). Las zoospororas de *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea* pueden afectar los tubérculos y probablemente las células epidermales de las raíces, La exudación de solutos a partir de lenticelas inmaduras puede actuar como atrayente para las zoosporas; sin embargo, la quimiotaxis en *S. subterranea* nunca ha sido demostrada (Harrison *et al*. 1997).

Se han identificado una serie de medidas para el control para la sarna polvosa, pero ningún método ha proporcionado un control efectivo. En consecuencia, Falloon *et al*. (2008) propone una estrategia integrada de manejo como el método más adecuado para el control de la enfermedad, incorporando el mayor número posible de prácticas, para ofrecer así, una mayor posibilidad de éxito. Dentro de las prácticas propuestas se destacan: la rotación de cultivos, el manejo de la humedad en campo y la fertilización, tratamientos químicos al suelo y a los

tubérculos semilla, la asepsia en las labores propias del cultivo y la elección de cultivares resistentes.

Un componente clave en la estrategia de manejo integrado de las enfermedades es la resistencia del huésped (De Boer, 2000). Cultivares de papa resistentes a la sarna polvosa con características comercialmente aceptadas, son esenciales para el control eficaz y a largo plazo de la enfermedad. En la actualidad, los cultivares más explotados comercialmente, son susceptibles a la enfermedad. Bhattacharya *et al.* (1985) encontraron que de 513 genotipos de papa evaluados, sólo 13 fueron altamente resistentes y 397 fueron altamente susceptibles. Hasta ahora, no hay cultivares de papa que hayan sido clasificados como inmunes a la sarna.

Existen algunas pruebas de que la resistencia a la enfermedad puede ser expresada en las raíces y tubérculos (Schwärzel, 2002). Sin embargo, poco se sabe acerca de los mecanismos y la genética de la resistencia a la sarna polvosa.

Teniendo en cuenta lo anterior y considerando que es necesario avanzar en el conocimiento del patógeno y en el entendimiento de los mecanismos que le permiten al hospedante reaccionar y defenderse por sí solo, utilizando una serie de mecanismos naturales para esto; por medio de esta investigación se pretende determinar las características morfológicas de tubérculos en genotipos de *Solanum phureja* de la colección de trabajo de la Universidad Nacional de Colombia y su relación con la respuesta al ataque de la sarna polvosa (*Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*).

2.3 Materiales y métodos

2.3.1 Siembra y muestreo de tubérculos

Se sembraron 93 genotipos de la colección de trabajo de *Solanum phujera* de la Universidad Nacional de Colombia, en parcelas experimentales, en el municipio de La Unión (Ant). Dos semanas después de iniciarse la tuberización (tres semanas después de la floración), se tomó una muestra de entre siete y diez tubérculos de cada accesión. Posteriormente, los tubérculos fueron trasladados al Laboratorio de Sanidad Vegetal de la Universidad Nacional de Colombia, donde en principio se determinó el color y la forma para cada una de las accesiones (fig 5). Se determinaron cuatro colores predominantes (tubérculos con cáscara amarilla, roja, negra y mixtas, estas últimas hacen referencia a la combinación de dos colores); y tres formas (tubérculos alagados, ovalados y redondos).

Figura 5. Tubérculos de la colección de trabajo de *Solanum phujera* de la Universidad Nacional de Colombia.

2.3.2 Determinación de la densidad y área de lenticelas

La determinación de la densidad de lenticelas se hizo aleatoriamente, tomando tres o cuatro tubérculos (dependiendo del tamaño) de los cosechados para cada accesión y se procedió a contar de manera visual el número de lenticelas por cm^2, en diferentes regiones de la superficie de los tubérculos, hasta alcanzar 10 mediciones, con la ayuda de un marco con plástico de 1 cm^2.

El área de lenticelas se determinó, midiendo 10 lenticelas escogidas al azar para cada una de las muestras con la ayuda de un estereoscopio marca NIKON SMZ100, provisto de una cámara microfotográfica. Todas las observaciones se hicieron con un aumento de 2X, (fig 6).

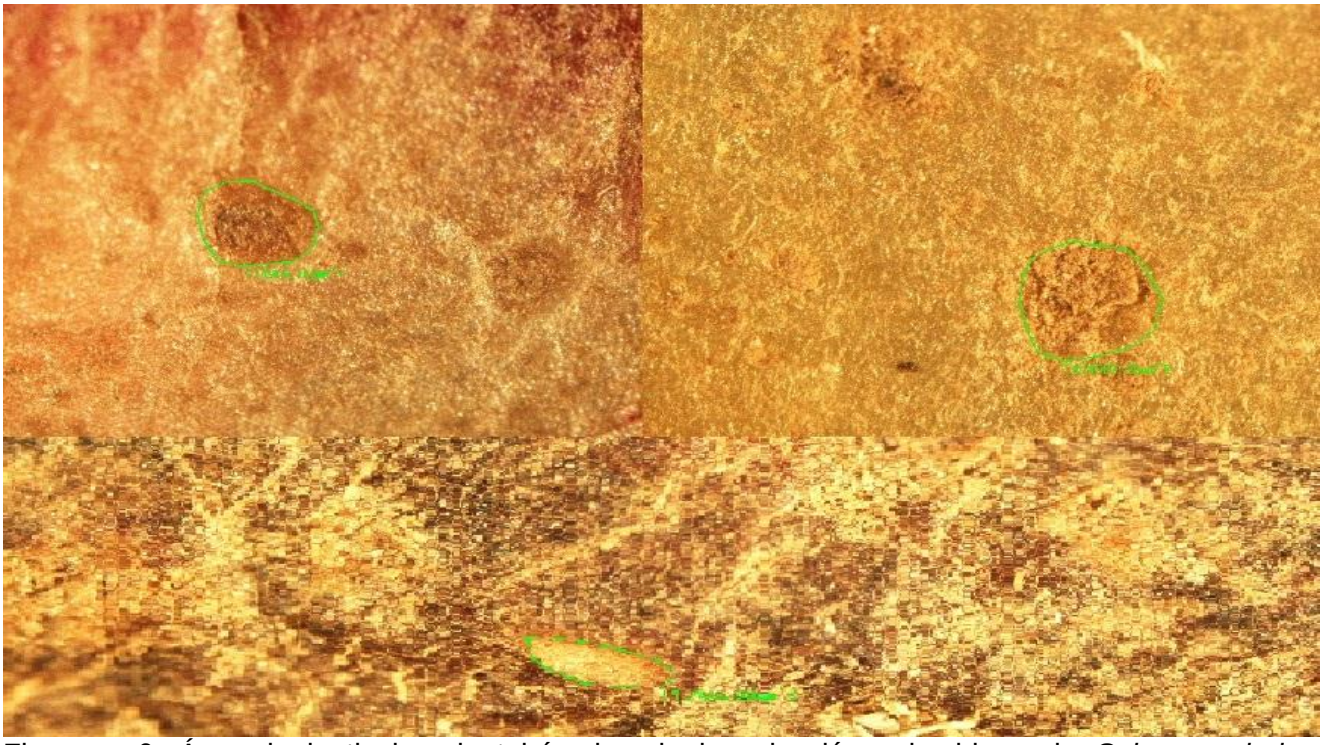


Figura 6. Área de lenticelas de tubérculos de la colección colombiana de *Solanum phujera.* Genotipos 100, Galeras y 31.

2.3.3 Penetración de lenticelas por la safranina

La penetrabilidad de las lenticelas se evaluó utilizando el método de inmersión en una solución acuosa de Safranina al 1% P/V, propuesto por Tyner *et al*. (1997). Se tomaron tres tubérculos de cada muestra y se sumergieron durante 60 min en dicha solución, luego se lavó el exceso del colorante y se pelaron las zonas alrededor de diez lenticelas a una profundidad aproximada de un 1 mm.

La penetración de las lenticelas se evidenció como una mancha roja en el tejido por debajo de la cáscara de los tubérculos y el porcentaje de lenticelas penetrado por la mancha se estimó visualmente.

2.3.4 Grosor de la peridermis

Para determinar el grosor de la peridermis se escogieron cinco tubérculos al azar de cada accesión y se realizaron cortes transversales de 50 μm de espesor con la ayuda de un micrótomo manual. Posteriormente, los cortes se observaron con la ayuda de un estereoscopio marca NIKON SMZ100, con un aumento de 2X y se procedió a realizar las mediciones.

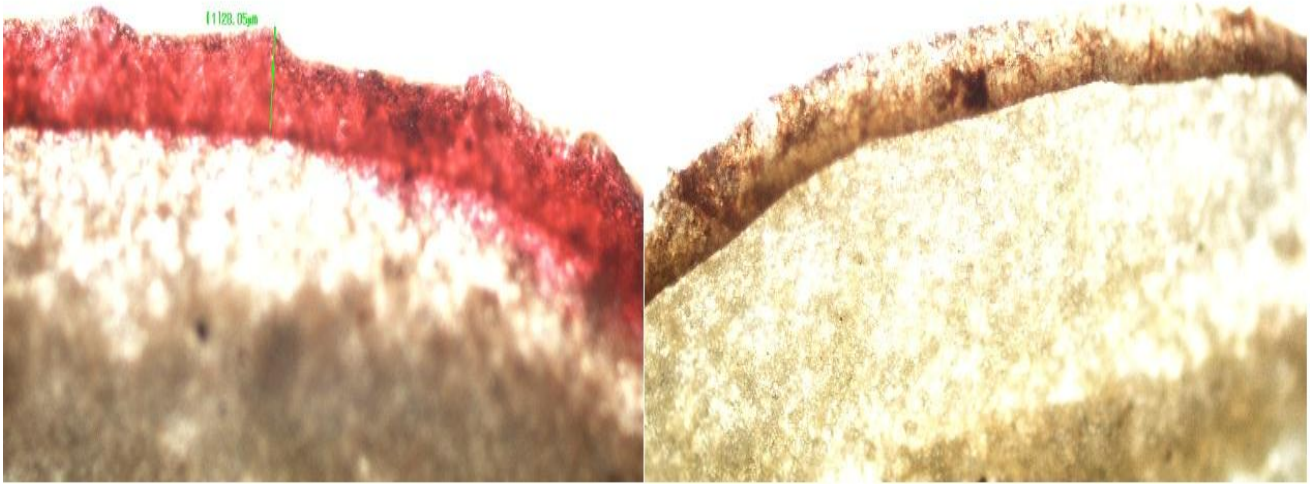


Figura 7. Grosor de la peridermis de genotipos 100 y Galeras de la colección de trabajo de *Solanum phujera*

2.3.5 Análisis estadístico y confrontación con datos de campo

Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) para cada una de las variables evaluadas (densidad de lenticelas, área de lenticelas, penetrabilidad de la safranina a través de las lenticelas y grosor de la peridermis del tubérculo). Para determinar si existían diferencias entre los genotipos, se realizaron pruebas de comparación de medias con un nivel de significancia de 5%, por el método Student-Newman-Keuls (SNK). Además, se realizaron análisis de varianza para determinar si existían diferencias entre los genotipos agrupados por el color de la cáscara y se realizaron comparaciones de medias por el método antes

mencionado, al mismo nivel de significancia. Posteriormente, se realizó un análisis de correlación lineal (Pearson) para estimar la relación entre las variables cuantitativas y el valor estimado de la incidencia en tubérculos de la sarna polvosa en campo. Por otro lado se ajustó un modelo de regresión logística para la variable independiente "Penetrabilidad de lenticelas", se dicotomizaron los datos de la incidencia y se definió el 3% como punto de corte para definir genotipos con alta o baja incidencia. Los datos sobre la incidencia provienen de 15 experimentos en campo, generados en un estudio paralelo del grupo de Mejoramiento y Producción de Especies Andinas y Tropicales, denominado "Evaluación fenotípica y genotípica de la Colección Colombiana de *Solanum phureja* por resistencia a *Spongospora subterranea*". El análisis estadístico se hizo con la ayuda del programa STATGRAPHICS Centurion XV.I

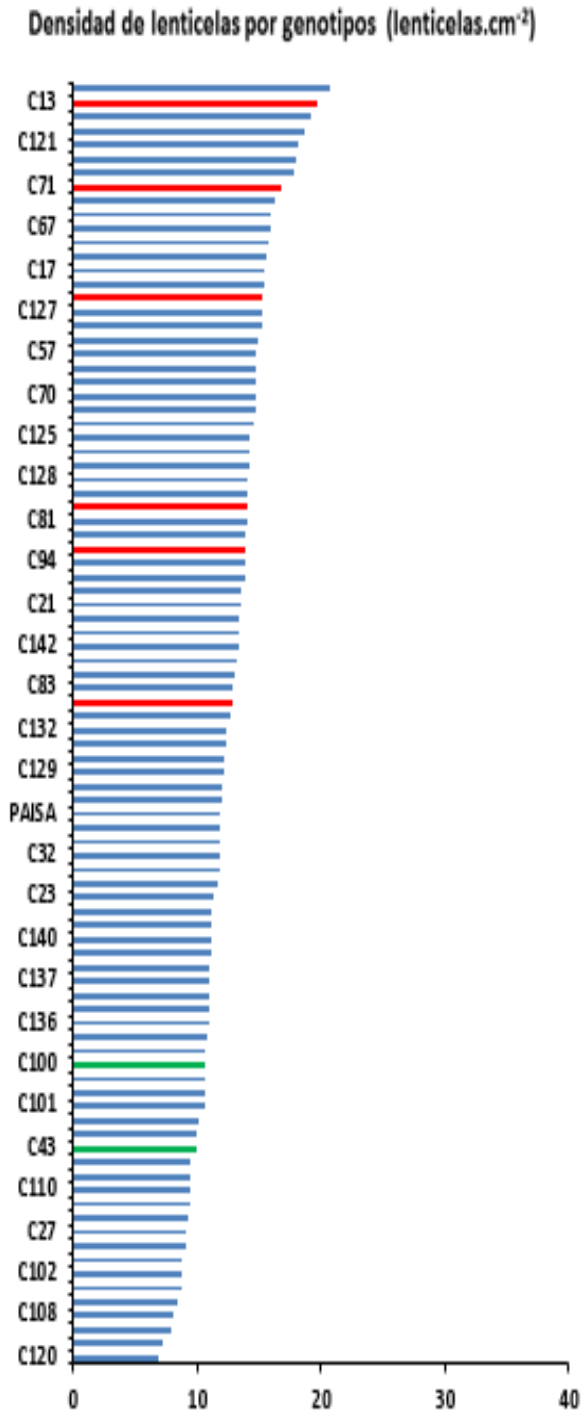
2.4 Resultados y discusión

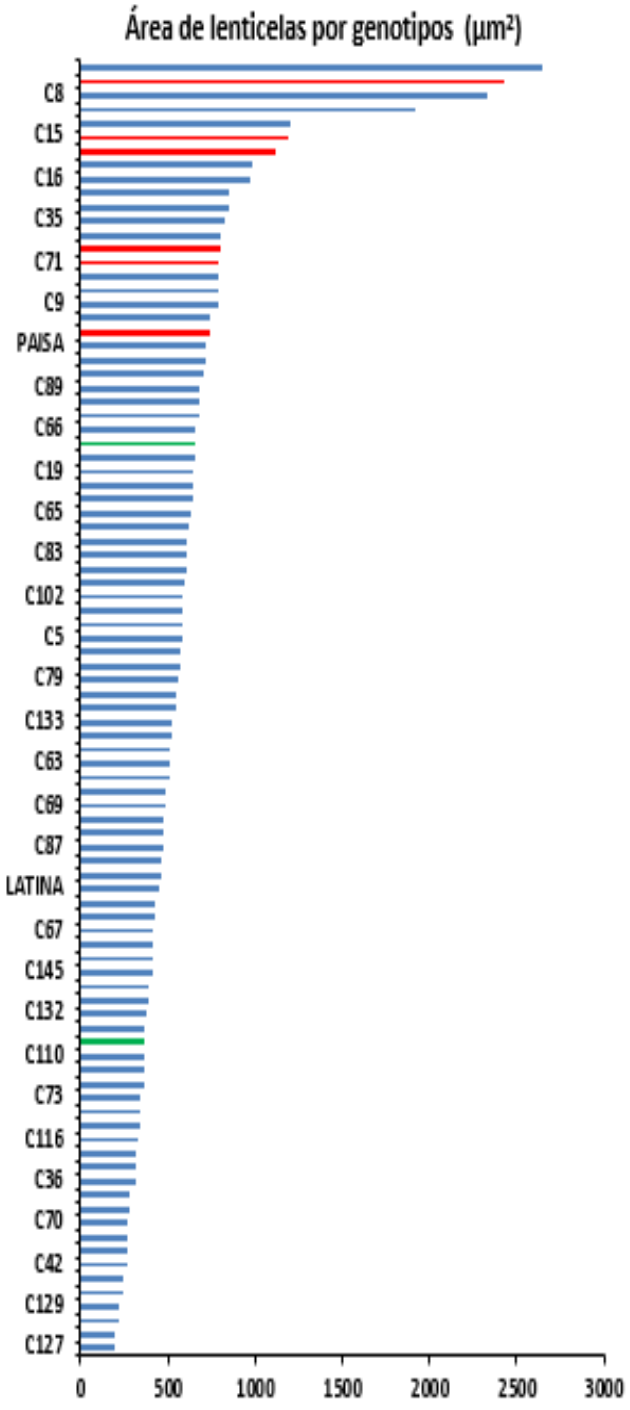
Al realizar el análisis de varianzas de las variables para los genotipos individuales, se encontraron diferencias significativas entre las accesiones ($p<0.00001$) en todos los casos (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen análisis de varianzas simple para los atributos de tubérculos evaluados en 93 genotipos de *Solanum phureja*.

VARIABLES	CME	Valor F	Valor P
Densidad de Lenticelas	6,9800	15,78	< 0.0001
Penetrabilidad de Lenticelas	11,1040	380,30	< 0.0001
Área de Lenticelas	75550,8199	24,22	< 0.0001
Peridermis del tubérculo	13,4865	11,38	< 0.0001

CME: Cuadrado medio del error


Densidad de lenticelas por genotipos (lenticelas.cm-2)
C13
C121
C71
C67
C17
C127
C57
C70
C125
C128
C81
C94
C21
C142
C83
C132
C129
PAISA
C32
C23
C140
C137
C136
C100
C101
C43
C110
C27
C102
C108
C120
0
10
20
30
40


Área de lenticelas por genotipos (µm2)
C8
C15
C16
C35
C71
C9
PAISA
C89
C66
C19
C65
C83
C102
C5
C79
C133
C63
C69
C87
LATINA
C67
C145
C132
C110
C73
C116
C36
C70
C42
C129
C127
0
500
1000
1500
2000
2500
3000

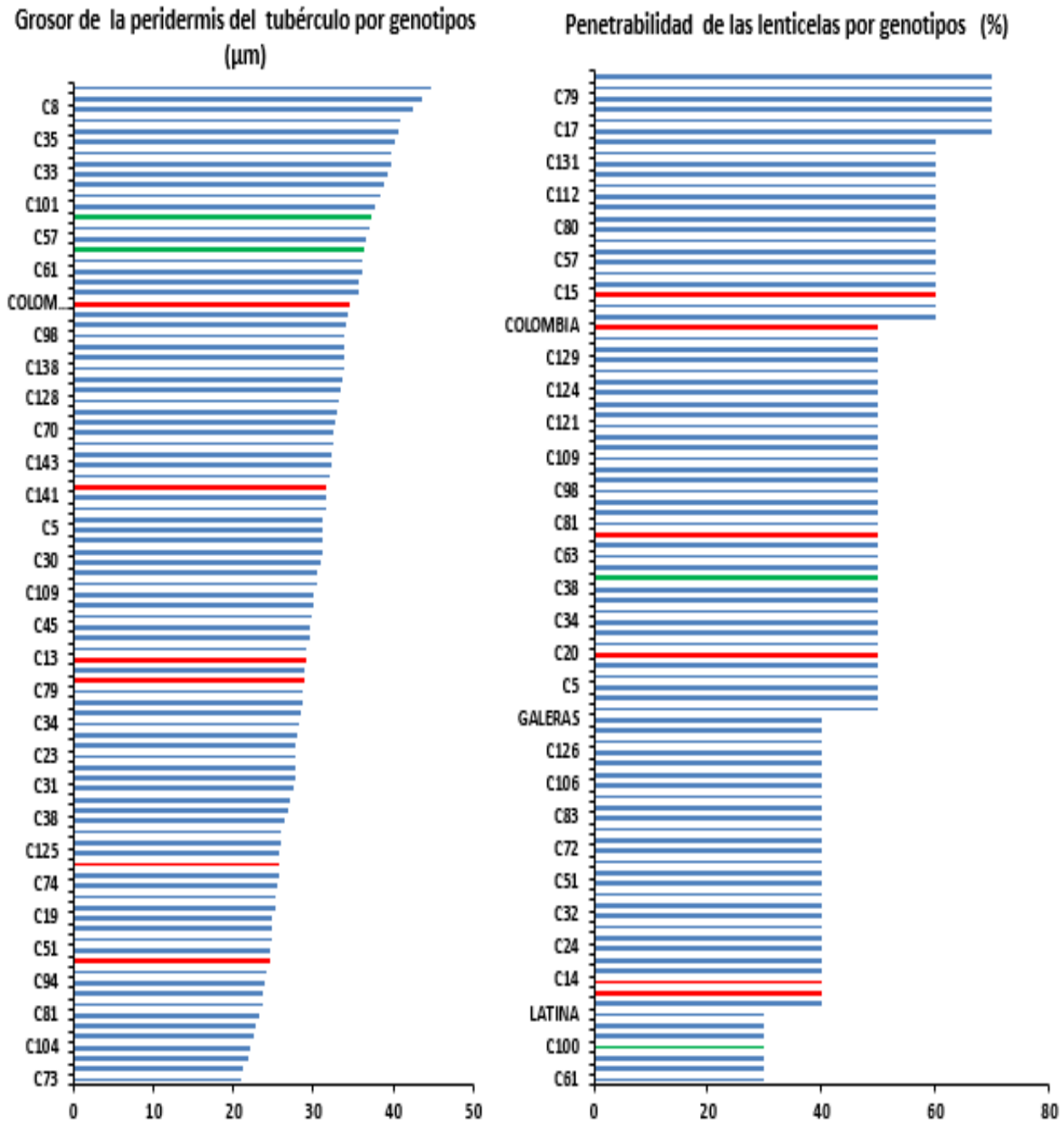


Figura 8. Atributos morfológicos de los genotipos y su categorización de resistencia de acuerdo con las pruebas en campo. Las Barras de color verde corresponden a los genotipos resistentes en pruebas de campo (C43, C100), las barras azules, a los genotipos moderadamente resistentes y las barras rojas, a los genotipos susceptibles (C13, C14, C15, C20, C71 y Colombia)

Los genotipos C43 y C100, resistentes en las pruebas de campo, presentan los valores de densidad de lenticelas más bajos, con promedios de 9,9 lenticelas.cm^{-2} y 10,6 lenticelas.cm^{-2} respectivamente, seguidos por los genotipos moderadamente resistentes y por último los genotipos susceptibles como C13 y C71, que presentan los valores más elevados (19,7 lenticelas.cm^{-2} y 16,8 lenticelas.cm^{-2}). Estos datos fortalecen la hipótesis que tubérculos con cáscara rojiza y con menor número de lenticelas por área, son menos susceptibles a la enfermedad. El área y la penetrabilidad de las lenticelas también presentaron valores más bajos en los genotipos resistentes, las accesiones C43 y C100 mostraron valores de área de 653,91µm^2 y 364,93 µm^2, respectivamente, frente a los valores encontrados en los genotipos susceptibles C15 y C14 (1192,11 µm^2 y 1120,61 µm^2 respectivamente), mientras que la penetrabilidad fue en promedio 10% menor. El grosor de la peridermis, por su parte, fue mayor en los genotipos resistentes, mostrando valores de 37,17µm y 36,34µm para los genotipos C100 y C43, frente a los valores de 24,55 µm y 25,78 µm, encontrados en los genotipos C14 y C71, respetivamente (Fig 8).

Tabla 2. Resumen análisis de varianzas simple para los atributos de tubérculos evaluados en 93 genotipos de *Solanum phureja*, de acuerdo con el color de la cáscara.

VARIABLES	CME	Valor F	Valor P
Densidad de Lenticelas	9,722	5,11	0,002
Penetrabilidad de Lenticelas	104,450	0,47	0,699
Área de Lenticelas	187035,247	0,34	0,796
Peridermis del tubérculo	31,962	0,26	0,850

CME: Cuadrado medio del error.

Al realizar el análisis de varianza con respecto al color de la cáscara de los tubérculos, se encontró que sólo la variable densidad de lenticelas mostró diferencias significativas, con un

valor p = 0.0002. Las otras variables presentaron valores p superiores a 0.05 (Tabla 2). Se encontró que los tubérculos con cáscara negra presentaron en promedio una mayor densidad, con un valor de 26,73 lenticelas.cm^{-2} , que los tubérculos con cáscara amarilla, roja y mixta, los cuales presentaron valores de 13,97 lenticelas.cm^{-2}; 17,45 lenticelas.cm^{-2} y 15,91 lenticelas.cm^{-2}, respectivamente. Entre los últimos grupos, no se encontraron diferencias al comparar sus medias (Fig 9).

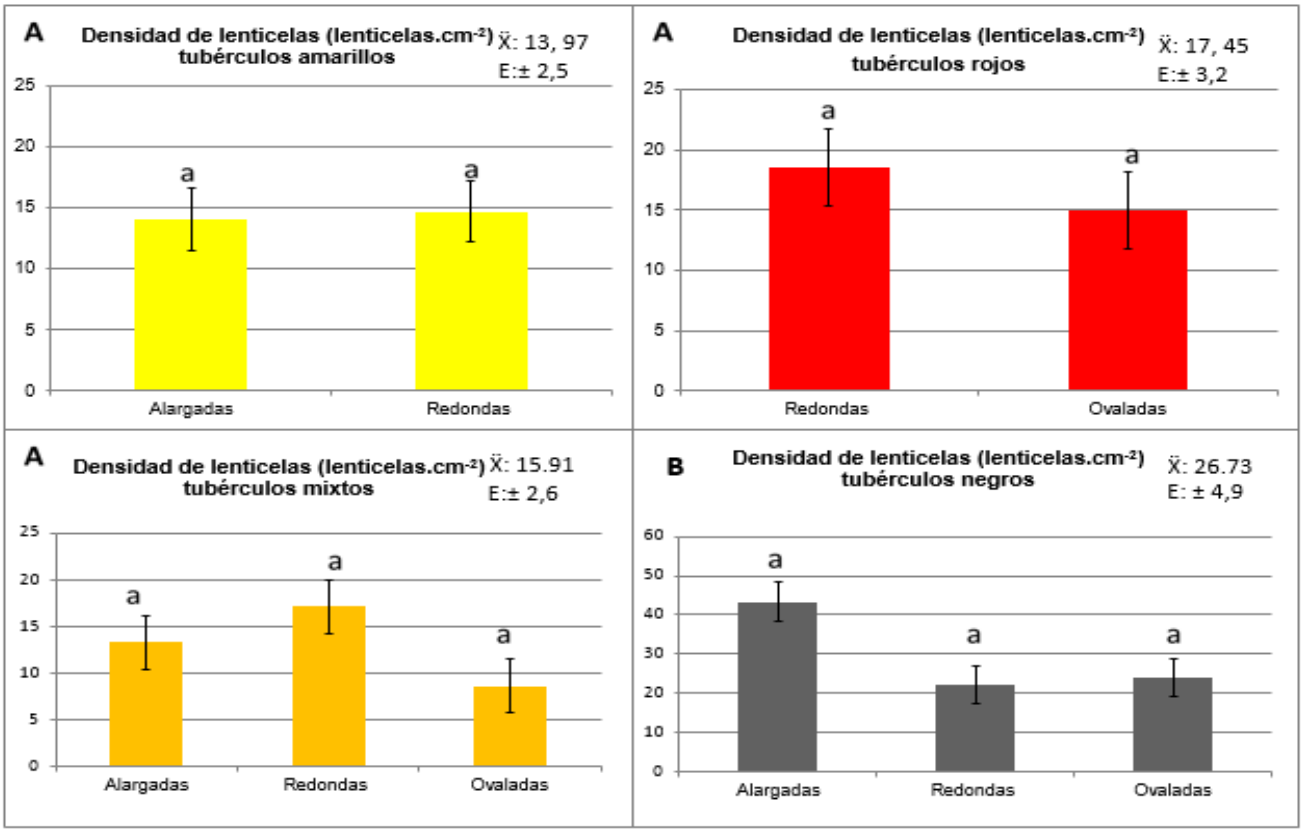


Figura 9. Densidad de lenticelas de acuerdo con el color de la cáscara de los tubérculos y su forma. Medias con la misma letra no son significativas, según la prueba de comparación múltiple S-N-K (α = 0.05).

La variable área de lenticelas, relacionada con la incidencia de la sarna polvosa en campo, no muestra diferencias significativas entre los grupos (color de la cáscara), sin embargo los tubérculos con la cáscara de color rojo presentaron valores más bajos que los tubérculos con otro color de cáscara (Fig 10), mientras que el valor promedio del área de lenticelas para los tubérculos con la cáscara de color rojo fue de 612 μm^2 , el valor promedio en tubérculos de cáscara mixta fue de 837,2 μm^2 y 1026,6 μm^2 y 1512,1 μm^2 para tubérculos con cáscara negra y amarilla respectivamente. Estos datos confirman las tesis de Nitzan *et al*. (2008), Christ (1988) y Mohan *et al.* (1991), quienes demostraron que tubérculos cáscara rojiza son menos susceptibles a la enfermedad, pero son propensos a la infección de las raíces. James y Crowe (1995), en trabajos realizados en EEUU, encontraron que variedades de papa con cáscara amarilla son más susceptible a la sarna polvosa. Miller (2001), reporta que el cultivar Russet norkotah, cuya cáscara es de color roja, es resistente a la sarna polvosa, mientras que los cultivares Kennebec, Shenopy y Yukon gold, todas con cáscara amarilla, son susceptibles. En cuanto a la forma del tubérculo, no se pudo establecer ninguna relación con la incidencia de la enfermedad y no se encontraron reportes que asocien estas variables. Iftikhar *et al*. (2007) realizaron ensayos en la india, donde evaluaron la susceptibilidad de seis cultivares en suelos naturalmente infectados con *Spongospora subterranea*, encontrando que solo el cultivar Desiree, cuya es de color rojiza, tuvo una inciedencia muy baja, en comparación con los otros materiales.

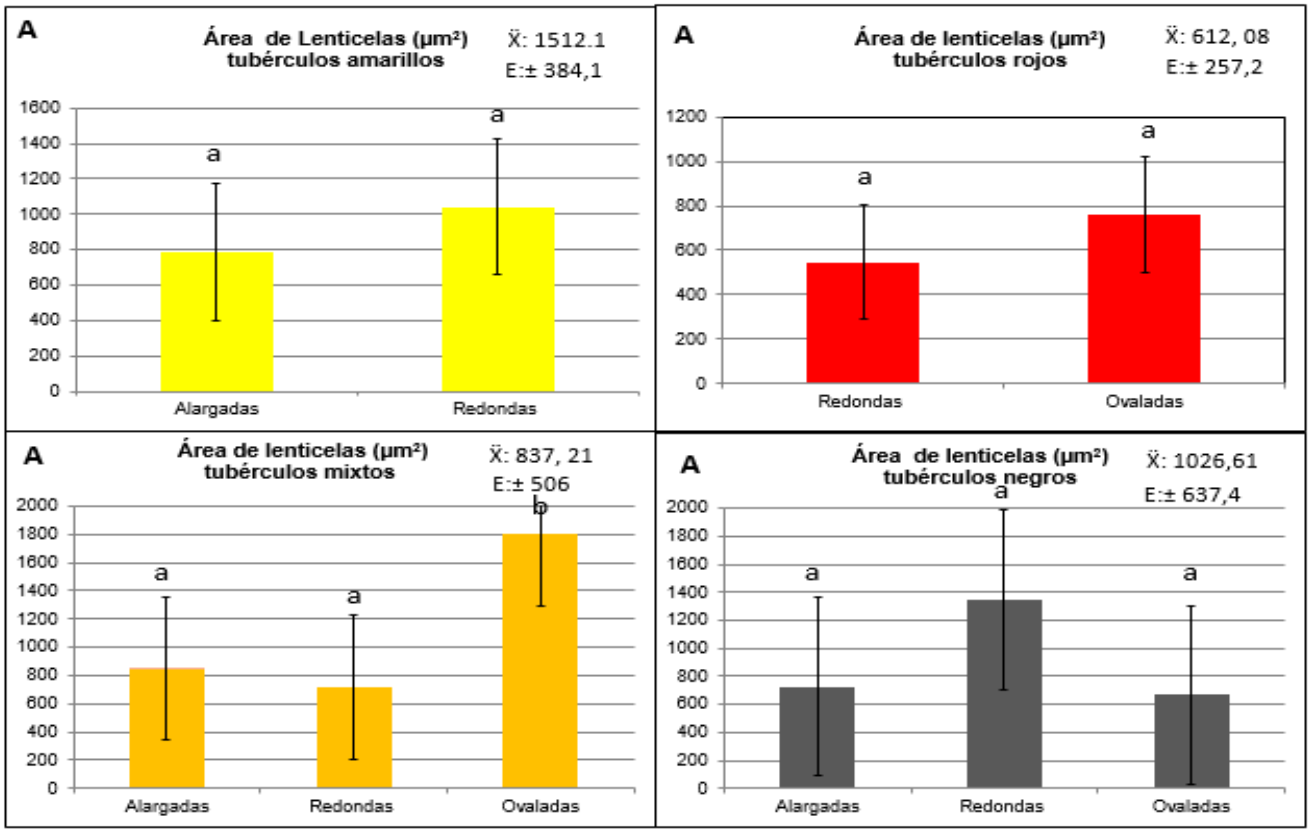


Figura 10. Área de lenticelas de acuerdo con el color de la cáscara de los tubérculos y su forma. Medias con la misma letra no son significativas, según la prueba de comparación múltiple S-N-K (α = 0.05).

La penetrabilidad de lenticelas y el grosor de la peridermis tampoco mostraron diferencias de acuerdo con el color de la cáscara de los tubérculos (Fig 11 y 12), estos resultados difieren de los reportes de Brierley *et al.*, (2008) y Miller (2001), quienes afirman que la susceptibilidad a la sarna polvosa disminuye, a medida que aumenta la suberizacíon de los tejidos del tubérculo.

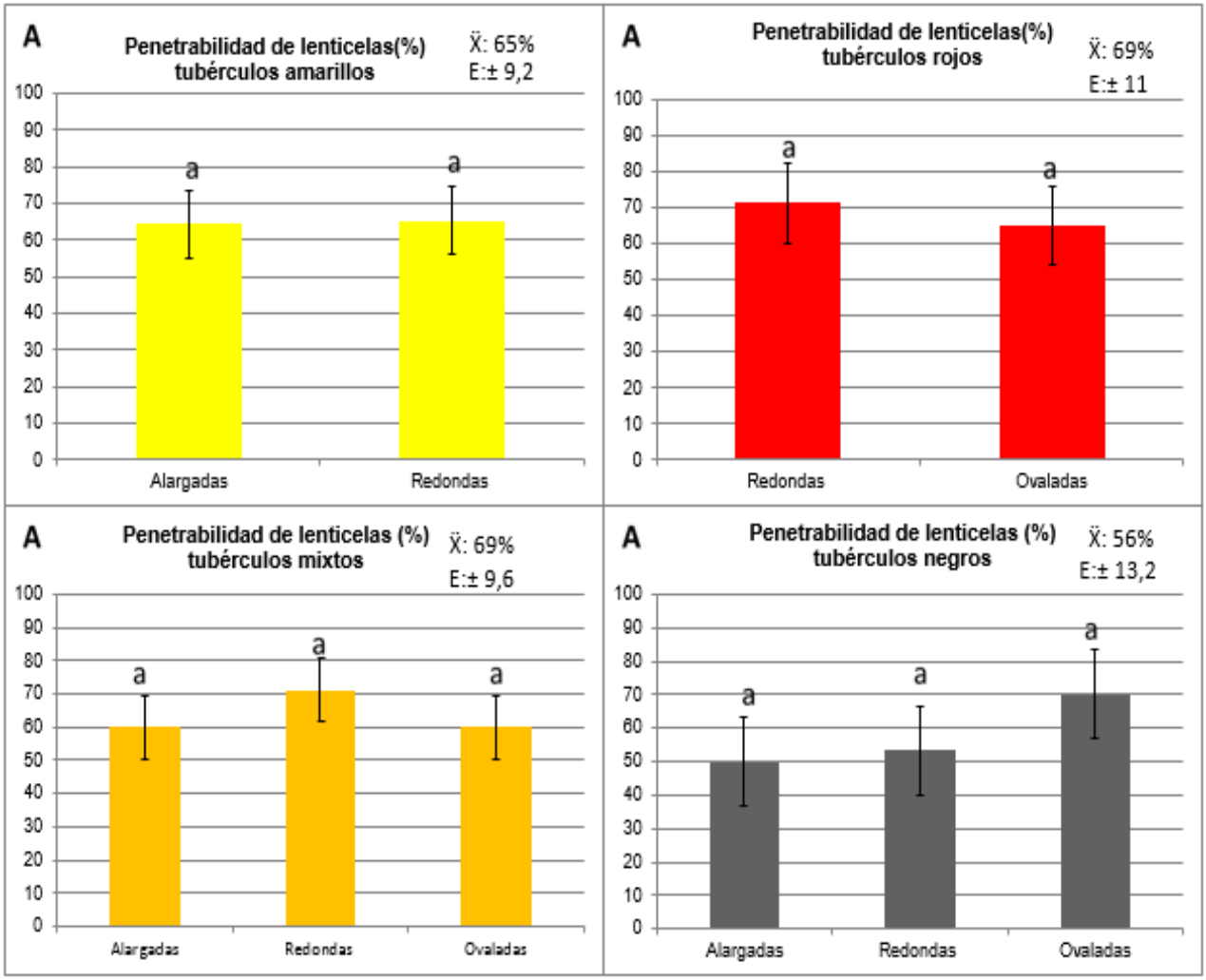


Figura 11. Penetrabilidad de lenticelas de acuerdo con el color de la cáscara de los tubérculos y su forma. Medias con la misma letra no son significativas, según la prueba de comparación múltiple S-N-K (α = 0.05).

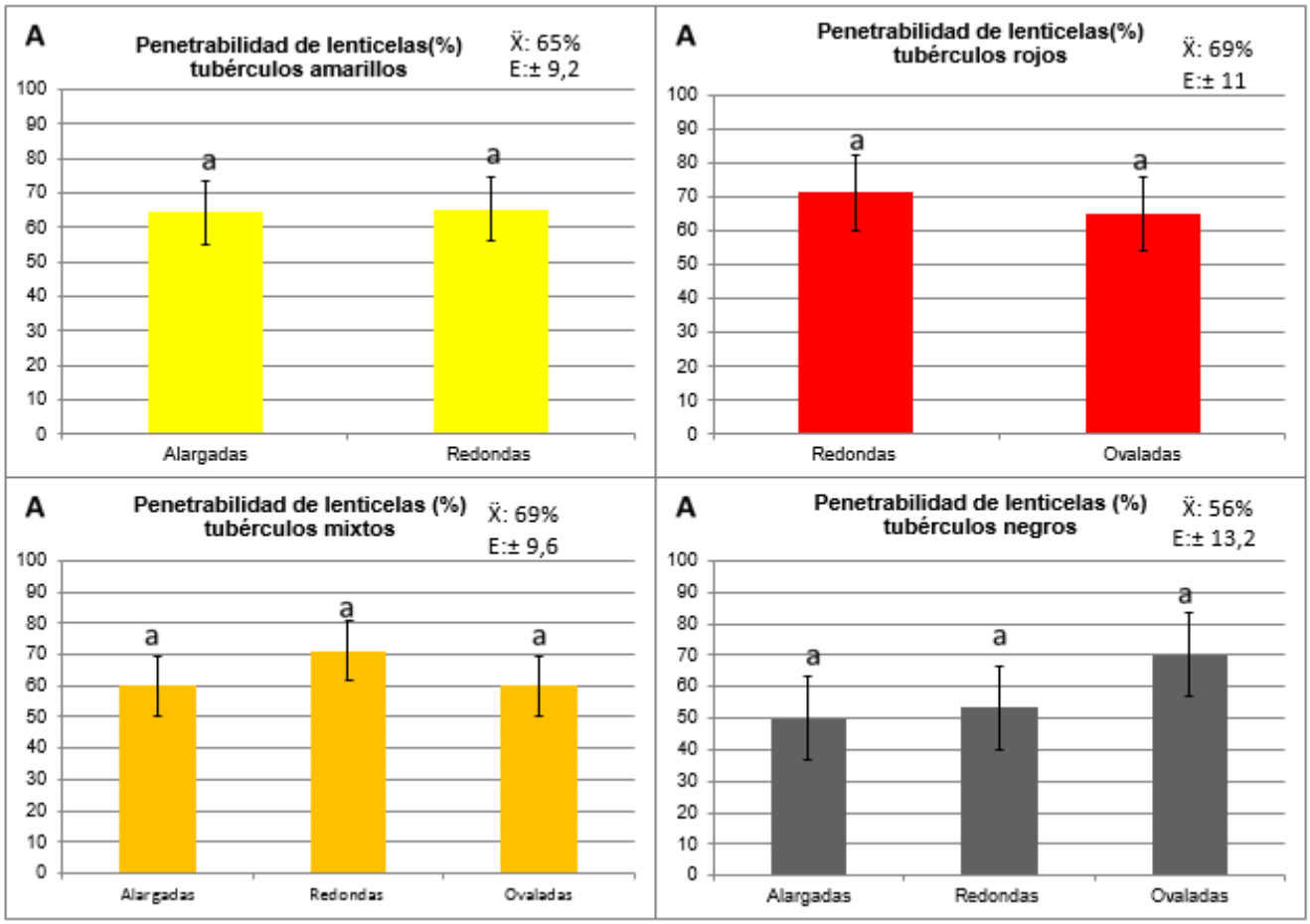


Figura 12. Grosor de la peridermis del tubérculo de acuerdo con el color de la cáscara de los tubérculos y su forma. Medias con la misma letra no son significativas, según la prueba de comparación múltiple S-N-K (α = 0.05).

Al evaluar la correlación entre las variables cuantitativas y el valor estimado de la incidencia en tubérculos de la sarna polvosa en campo, se encontró que el área de las lenticelas presenta una correlación del 0, 2370 con la incidencia de la enfermedad, la cual es estadísticamente significativa, con un nivel de significancia de 5%, mostrando un valor p = 0,0218 (Tabla 3). Es deseable que las lenticelas tengan la menor área posible, si partimos del hecho de que estas estructuras son una de las principales entradas del patógeno, como lo afirman Diriwachter y Parbery (1991), Mohan *et al*. (1991) y Johnson (2002) en trabajos

anteriores. Las otras variables no mostraron estar correlacionadas con la incidencia de la enfermedad en tubérculos, presentando valores p de 0,4667; 0,1316 y 0,7856; para la densidad de lenticelas, la penetrabilidad de la safranina a través de las lenticelas y el grosor de la peridermis del tubérculo, respectivamente. Sin embargo, después de dicotomizar los datos de la incidencia, determinando como punto de corte el valor 0.03, para definir valores superiores a éste como alta incidencia e inferiores como baja incidencia, se pudo ajustar un modelo de regresión logística estadísticamente significativo con un nivel de confianza del 95%, que demostró una asociación entre la penetrabilidad de lenticelas y el valor estimado de la incidencia de la sarna polvosa en tubérculos, con un valor p = 0,0372.

Modelo:

Incidencia = exp (-1,32659 + 0,0541473*Penetrabilidad)/ (1+exp (-1,32659 + 0,0541473*Penetrabilidad))

De acuerdo con Diriwachter y Parbery (1991), la densidad de lenticelas parece estar muy relacionadas con el contenido de agua en el suelo, cuando las lluvias son frecuentes se produce una proliferación de lenticelas en los tubérculos inmaduros, lo que conlleva a una prolongación del periodo de susceptibilidad. En cuanto a la penetrabilidad de lenticelas, Harrison *et al.,* (1997), reporta que la susceptibilidad del cultivar Kennebec se debe a la incapacidad de éste para formar una capa corchosa protectora, debajo de las lenticelas de los tubérculos.

Tabla 3. Correlación de Pearson entre las variables cuantitativas y el valor estimado de la incidencia en tubérculos de la sarna polvosa en campo, en 93 genotipos de *Solanum phureja.*

	Densidad	Penetrabilidad %	Área	Peridermis	Incidencia en tubérculos
Densidad		0,0146	0,0738	0,0702	0,0764
		(93)	(93)	(93)	(93)
		0,8892	0,4819	0,5037	0,4667
Penetrabilidad %	0,0146		-0,0926	0,0087	0,1575
	(93)		(93)	(93)	(93)
	0,8892		0,3774	0,9338	0,1316
Área	0,0738	-0,0926		-0,0186	0,2377
	(93)	(93)		(93)	(93)
	0,4819	0,3774		0,8592	0,0218
Peridermis	0,0702	0,0087	-0,0186		-0,0286
	(93)	(93)	(93)		(93)
	0,5037	0,9338	0,8592		0,7856
Incidencia en tubérculos	0,0764	0,1575	0,2377	-0,0286	
	(93)	(93)	(93)	(93)	
	0,4667	0,1316	0,0218	0,7856	

El primer Valor debajo de cada variable hace referencia al porcentaje de correlación, el segundo valor hace referencia al número de genotipos evaluados y el tercer valor, hace referencia al valor p.

2.5 Bibliografía

Aist, J. Williams, P. 1971. The cytology and kinetics of cabbage root hair penetration by *Plasmodiophora brasiccae*. Canadian Journal of Botany 49:2023-2034.

Bhattacharya, S. Ray, S. Dwivedi, R. 1985. Sources of resistance to powdery scab in potatoes. Indian Phytopathology 38:174–175.

Brierley, J. Less, A. 2008. Powdery scab-Strains anconducive conditions. Research review.

Burrows, M. Zitter, T. 2005. Problemas de virus en papa**.** USDA-ARS and Department of Plant Pathology Cornell University. Ithaca, NY 14853.

Claxton, U. Potter, J. Blakesley,D. Clarkson. M. 1996. An ultrastructural study of the interaction between *Spongospora subterranea* f. sp. *nasturtii* and watercress roots. Mycological Research 100:1431-1439.

Christ, B. Weidner, R. 1988. Incidence and Severity of Powdery Scab on Potatoes in Pennsylvania. American Potato Journal 65: 583-588.

De Boer R, 2000. Summary of the session on recognising the components of an integrated control approach to powdery scab and the potato mop top virus. p 101–104. En: Merz U, Lees AK, eds. The 1st European Powdery Scab Workshop, 2000. Aberdeen, UK.

Diriwachter, G. Parbery, D. 1991. Infection of potato by *Spongospora subterranea*. Mycological Research 95: 762- 764.

Falloon, R. 2008. Control of powdery scab of potato; towards integrated disease management. American Journal of Potato Research 85:253–260.

Falloon, R. Genet, R. Wallace, A. Braam, W. 2005. Resistance to Powdery Scab *(Spongospora subterranea)* in Potatoes – A Key Component of Integrated Disease Management. Acta Horticulturae. 670. Ed: M.A. Nichols.
Harrison, J. Searle, R. Williams, N. 1997. Powdery scab disease of potato – A review. Plant Pathology 46: 1-25.

Hoyos, L. Villegas, M. González, E. 2009. Observaciones histológicas de estructuras celulares asociadas a *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea* en papa. Revista Facultad Nacional de Agronomía, Medellín 62: 5039-5045.

Iftikhar, S. Rattu, A. Asad, S. Burney, K. 2007. Susceptibility of potato cultivars to *Spongospora subterranea* under field conditions. Pakistan Journal of Botany 39: 1329-1333.

James, R. Crowe, F. 1995. Cultural and chemical treatments to reduce powdery scab infection on potatoes. Central Oregon Agricultural Research Center 1995 Annual Report.

Lahert, J. Kavanagh, A. 1985. The fine structure of the cystosorus of *Spongospora subterranea*, the cause of powdery scab of potato. Canadian Journal of Botany 63: 2278-2282.

Johnson, S. 2002. Powdery Scab of Potatoes. Extension crops Specialist Bulletin 2436.

Madriz, K. 2002. Mecanismos de defensa en las interacciones planta-patógeno. Manejo Integrado de Plagas (Costa Rica) 63: 22-32.

Merz, U. 1997. Microscopical observation of the primary zoospore of *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*. Plant Pathology 46: 670-674

Merz. U. Falloon, R. 2009. Review: powdery scab of potato – increased knowledge of pathogen biology and disease epidemiology for effective disease management. Potato Research 52: 17–37.

Miller, J. 2001. Powdery scab. Workshop-Summary notes. Alamosa, USA. En: http://www.uiweb.uidaho.edu/ag/plantdisease/scabnote.htm. Consulta en enero de 2013.

Mohan, S.K., J.R. Davis, and S.L. Hafez. 1991. Powdery Scab of Potato. Proceedings of the University of Idaho Winter Commodity Schools 1991. 23: 242-244.

Montero-Astúa, M. Rivera, C. 2006. Biología e importancia económica de *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*, agente causal de la sarna polvorienta o roña de la papa. Manejo Integrado de Plagas y Agroecología (Costa Rica) 74: 77-84.

Nitzan, N. Cummings, T. Johnson, D *et al*. 2008. Resistance to root galling caused by the powdery scab pathogen *Spongospora subterranea* in potato. Plant Disease 92: 1643–49.

Prentice, M. Clayton, R. Peters, J. Wale, S. 2007. Managing the risk of powdery scab. A guide. British Potato Council, Oxford.

Qu, X. Christ, B. 2007. *In vitro* culture of the obligate parasite *Spongospora subterranea* (Cercozoa; Plasmodiophorida) associated with root-inducing transferred-DNA transformed potato hairy roots. Journal Eukaryot Microbioly 54: 465–467.

Salas, C. 2005. Evaluación de la incidencia de *Spongospora subterranea* (Wall.) Lagerh en tubérculos de papa (*Solanum tuberosum* L.) utilizando papa semilla enferma con 10% de incidencia. Universidad Austral de Chile. Valdivia-Chile.

Schwärzel, R. 2002. Sensibilité des racines et tubercules des variétés de pommes de terre à la galepoudreuse et quelques résultats de lutte chimique. Revue suisse d'agriculture 34: 261–266.

Tyner, D. Hocart, M. Lennard, J Graham, D. 1997. Periderm and lenticel characterization in relation to potato cultivar, soil moisture and tuber maturity. The Edinburgh School of Agriculture, West Mains Road, Edinburgh EH9 3JG, Scotland, UK.

Van de Graaf, P. Lees A. Wale, S. Duncan, J. 2005. Effect of soil inoculum level and environmental factors on potato powdery scab caused by *Spongospora subterranea*. Plant Patholology 54: 22–28.

Wale, S. 2000. Summary of the session on national potato production and the powdery scab situation. p. 3-9. En: Merz, U. and A.K. Lees (eds.). The 1st European Powdery Scab Workshop, SAC, Aberdeen, Scotland.

Ward, E. Adams, M. 2010. Plasmodiopforida. En: The of life web project, *http:/tolweb.org/.* Consulta: Marzo de 2013.

3. ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS DE LAS RAÍCES DE GENOTIPOS DE *Solanum phureja* Y SU RELACIÓN CON LA RESPUESTA AL ATAQUE DE LA SARNA POLVOSA (*Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea)*

3.1 Resumen

Para entender los mecanismos que determinan la resistencia a *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*, se evaluaron los atributos morfológicos de raíces en genotipos de *Solanum phureja* de la colección de trabajo y su relación con la respuesta al ataque de la sarna polvosa, enfermedad producida por este patógeno. En el laboratorio de Sanidad Vegetal de la Universidad Nacional de Colombia, se sembraron tubérculos de 51 genotipos, determinando previamente el color de la cáscara y su forma. Posteriormente se extrajeron las raíces y con la ayuda de un micrótomo manual se realizaron cortes histológicos transversales de las mismas para evaluar el grosor de epidermis, el grosor del parénquima cortical y el diámetro de las células que conforman dicho parénquima y determinar si existía una correlación entre estos atributos y la severidad de la sarna polvosa en raíces, bajo condiciones de campo. Se encontró que los genotipos C43 y C100, resistentes en las pruebas de campo, presentaron un grosor de epidermis mayor a los genotipos susceptibles (C13, C14, C15, C71 y Colombia). El mismo comportamiento se evidenció al evaluar el grosor del parénquima cortical y el diámetro de las células que conforman dicho parénquima. Cuando se evaluaron los genotipos de acuerdo con el color, no se encontraron diferencias significativas para alguna de las variables evaluadas. Asímismo, se pudo establecer que

existen correlaciones entre las variables epidermis de la raíz y parénquima cortical, epidermis de la raíz y diámetro de las células y entre el parénquima cortical y el diámetro de las células, pero estas variables no presentaron una correlación lineal con el valor estimado de la severidad de la enfermedad en raíces. Sin embargo, después de dicotomizar los datos de severidad y de definir el 3% como punto de corte para categorizar genotipos con alta o baja severidad, se pudo ajustar un modelo de regresión logística estadísticamente significativo, que demostró una asociación entre el parénquima cortical y el valor estimado de la severidad de la sarna polvosa en raíces.

Palabras claves: Tubérculos, raíces, severidad, cortes histológicos

3.2 Introducción

La sarna polvosa de la papa es una enfermedad causada por el patógeno plasmodioforomiceto *S. subterranea* f. sp. *subterranea*, y es uno de los problemas más importantes de la producción de papa en algunas regiones (Merz y Falloon, 2009). El patógeno produce numerosas esporas de reposo conocidas como quistosoros, que pueden permanecer latentes en el suelo durante largos períodos (Falloon, 2008) y son muy resistentes al estrés ambiental.

La enfermedad afecta raíces, estolones y tubérculos (Johnson, 2002; Hooker, 1980). El ataque del patógeno se produce de manera simultánea en las estructuras subterráneas del

hospedero. En raíces de plantas enfermas, las agallas tiene un tamaño promedio entre 0,5 a 1,5cm; con una forma más o menos irregular. Las agallas producidas en los estolones, generalmente son de menor tamaño; en ambas estructuras las agallas son de color blanquecino y cuando alcanzan la madurez fisiológica se vuelven oscuras, debido al color marrón de las paredes de los quistosoros (Harrison *et al.*, 1997). El alto nivel de infección de las raíces tiene efecto detrimental en la absorción de agua y nutrientes y sobre la producción, ya que en un estado avanzado de la enfermedad, se desintegran las raíces con una liberación masiva de quistosoros al suelo (Hoyos *et al.,* 2009).

El patógeno sobrevive en el suelo en forma de zoosporangios agregados en quistosoros, los cuales son estimulados por exudados radiculares, cuando la temperatura y la humedad relativa son favorables (Falloon *et al.,* 2003). Germinan produciendo una zoospora primaria que infecta a las células epidérmicas de las raíces, estolones o pelos radicales, donde se producen masas multinucleadas (plasmodio esporangial) que originan las zoosporas secundarias. Estas últimas diseminan la infección hacia las raíces y tubérculos ocasionando la enfermedad característica. Las células del hospedante estimuladas por la invasión de las zoosporas secundarias se agrandan y se multiplican, formándose de esta manera las agallas. Dentro de las agallas se forman finalmente las masas de esporas de descanso o quistosoros (Hooker, 1980; Agrios, 1997).

Poco se sabe sobre la genética de la resistencia a la sarna polvosa. Falloon *et al.* (2003) sugieren que la resistencia en papa a la sarna polvosa es de tipo cuantitativa, debido a que el espectro de resistencia a través de un gran número de cultivares es un continuo desde muy resistente hasta muy susceptibles. Wastie (1991) cruzó papas que poseían diferentes niveles

de resistencia a la sarna polvosa y examinaron la resistencia a las enfermedades de las progenies. Se encontró una correlación significativa entre la resistencia de la progenie y la resistencia fenotípica de sus padres, lo que demuestra claramente que la resistencia se hereda. Sus resultados indicaron que la resistencia a la sarna polvosa es de herencia poligénica, apoyando la sugerencia de Bhattacharya *et al.* (1985). Harrison *et al*. (1997) afirman que el cultivar Pentland Dell, cuyos tubérculos son normalmente considerados resistentes a la sarna polvosa, fue altamente susceptible a la infección de los pelos radicales, lo que sugiere que la resistencia de las raíces y tubérculos puede estar bajo control genético independiente (Merz *et al.*, 2004). Thomson *et al.* (1987) pensaban que la resistencia a la infección primaria y por ende, el desarrollo de zoosporangios en los pelos radicales, era diferente entre las variedades de papa.

Debido a que el cultivo de la papa es de gran importancia para Colombia, se hacen meritorios todos los esfuerzos encaminados a entender la biología de *S. subterranea* f. sp *subterranea,* así como la interacción planta – patógeno y los mecanismos que determinan la resistencia a su ataque. Es necesario evaluar los atributos morfológicos de raíces de la colección de trabajo de *Solanum phureja* de la Universidad Nacional de Colombia y su relación con la respuesta al ataque de la sarna polvosa (*Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea).*

3.3 Materiales y métodos

3.3.1 Siembra de tubérculos y obtención de raíces

Se cosecharon tubérculos de 57 genotipos de la colección de trabajo de *Solanum phujera* de la Universidad Nacional de Colombia, sembrados en parcelas experimentales de 20x30m, en el municipio de La Unión (Ant). Se lavaron y se inspeccionaron visualmente para descartar tubérculos afectados con algún tipo de patógeno y se trasladaron al Laboratorio de Sanidad Vegetal de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, donde se determinó el color y la forma de cada una de las accesiones. Posteriormente se sembraron en bolsas para vivero de 20x30cm, en un sustrato compuesto por turba Canadiense y tierra negra, en una relación 1:1 (fig 13a). Se sembraron dos tubérculos por bolsa y se cosecharon las raíces después de tres semanas, procurando causar el menor daño para conservar los pelos radicales. Transcurridas las tres semanas, se cosecharon las raíces, se lavaron profusamente con agua corriente y se dispusieron para el proceso de corte y montaje.

Figura 13. Accesiones. A) Siembra de tubérculos para la obtención de raíces. B) Fijación de las muestras. C) Rotulación de muestras para fijación.

3.3.2 Cortes histológicos

Inicialmente se realizó la fijación de las muestras, por inmersión, introduciendo los tejidos en una solución "AFA" compuesta por: Etanol al 50%, 90 ml, Ácido acético glacial, 5 ml, Formaldehido al 40%, 5 ml

Se aplicaron 8 ml de la solución fijadora a tubos de ensayo, debidamente rotulados para cada una de las accesiones y se introdujeron las raíces cosechadas (Fig 13b, 13c). Antes de

sacar las raíces para el siguiente paso, éstas se dejaron por lo menos 48 horas para garantizar que la solución fijadora ingresara a todas las células de los tejidos y luego se lavaron con agua corriente durante 1h, para iniciar el proceso de deshidratación.

Posteriormente, se aplicó una serie gradual de soluciones acuosas de menor a mayor grado de agente deshidratante (Alcohol Etílico), iniciando con alcohol al 40%, luego con una solución de 50%, 60%... 80%, 90%, 95% y alcanzando de manera paulatina el alcohol al 100% para eliminar el agua al interior de las células. Las muestras se pusieron en histocassettes y se sumergieron en las soluciones. Esto se realizó porque si se colocara el tejido radical en una solución al 100% de alcohol inmediatamente, el agua saldría muy rápida del tejido y este se deformaría. El paso de los tejidos por cada solución fue de 1 h.

Luego de deshidratar los tejidos, e realizó el aclaramiento para lo cual los tejidos se pasaron dos veces por Xilol (cada pasa duró 1 h), sustancia que es miscible tanto con el alcohol como con el medio de inclusión utilizado. De la misma manera que en la deshidratación, se colocaron las muestras de los histocassettes en un recipiente de Xilol, que sólo es soluble en alcohol al 100%.

Posterior al aclaramiento se realizó la inclusión de la parafina líquida al tejido. Para esto se colocaron las muestras de tejido en un recipiente de boca ancha con el medio aclarante y se le agregó la parafina fundida a 60º C, colocando la muestra en una estufa de 1 a 6 h manteniendo la temperatura constante. Debido al calor, el xilol se evaporó y los espacios anteriormente ocupados por la sustancia aclarante, pasaron a ser ocupados por la parafina. luego, se colocaron los tejidos en un molde de inclusión y se llenaron con parafina fundida,

se dejó solidificar a temperatura ambiente, para formar los tacos o bloques sólido de parafina con el trozo de tejido incluido.

El corte de los tacos se hizo con un micrótomo manual marca “Spencer 820”, se calibró para que el grosor de cada sección sucesiva fuera de 10 micrómetros y se hicieron cortes trasversales de los tejidos radicales.

El montaje de los cortes se realizó por el método del baño a temperatura constante. Con la ayuda de un pincel humedecido se removieron del micrómetro las secciones sucesivas o tiras con los cortes pegados por los extremos y se colocaron en una solución de montaje que estaba compuesta por gelatina 1% a 38ºC, con el fin de adherir la muestra en el portaobjeto. Ésta tira se puso flotando sobre la solución de montaje. El corte se fue extendiendo ligeramente, eliminándose las arrugas y pliegues debidos al corte, sin llegar a derretirse, porque la temperatura de la gelatina no alcanza el punto de fusión de la parafina, que es de 60ºC . Luego, con un portaobjetos se organizaron las muestras, de esta manera se obtuvo en un mismo portaobjeto, varios cortes del mismo bloque o taco de inclusión.

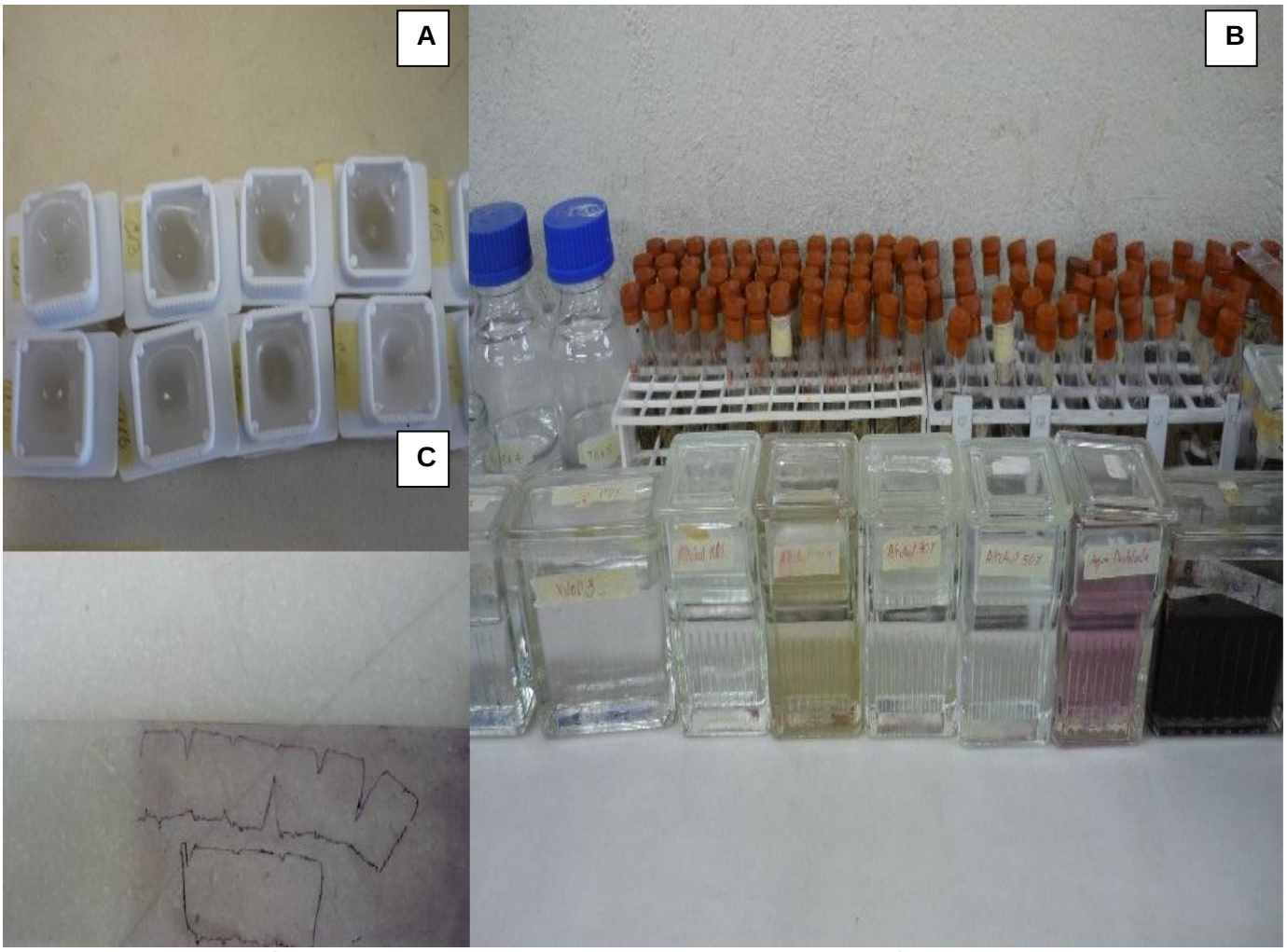


Figura 14. Preparación de las muestras parar realizar los cortes histológicos. A) tacos de parafina fundida, B) Proceso de rehidratación de las muestras, C) muestras coloreadas.

Finalmente se realizó la coloración del corte para lo cual, previamente se eliminó la parafina, pasando las muestras tres veces por xilol, 15 min cada vez. Luego se procedió a rehidratar las muestras con una serie decreciente de alcoholes. Se utilizó primero etanol absoluto, luego etanol al 90%, etanol 70% y agua destilada, 5 min cada uno. Posteriormente los portaobjetos con las muestras se colocaron en una solución acuosa de safranina al 1% P/V durante 2 h para teñirlas. El siguiente paso fue lavar las muestras con agua destilada durante 3 min y luego se tiñeron con una solución acuosa de Fast Green al 0,5% P/V durante 1 min y

se lavaron las muestras nuevamente con agua destilada durante 3 min. Finalmente, para poner el cubreobjeto, previamente deshidratamos con etanol 96% 2 min y luego etanol absoluto dos veces, 5 min cada vez. Se aclaró con xilol dos veces, 5 min cada vez y se pegó el cubreobjeto con Bálsamo de Canadá.

Una vez se obtuvieron los cortes transversales de las raíces (fig 14C), estos se observaron con la ayuda de un microscopio marca NIKON SMZ100, con un aumento de 10X (Fig 15). Se midieron tres variables, grosor de la epidermis, grosor del parénquima cortical y diámetro de las células que conforman el parénquima.

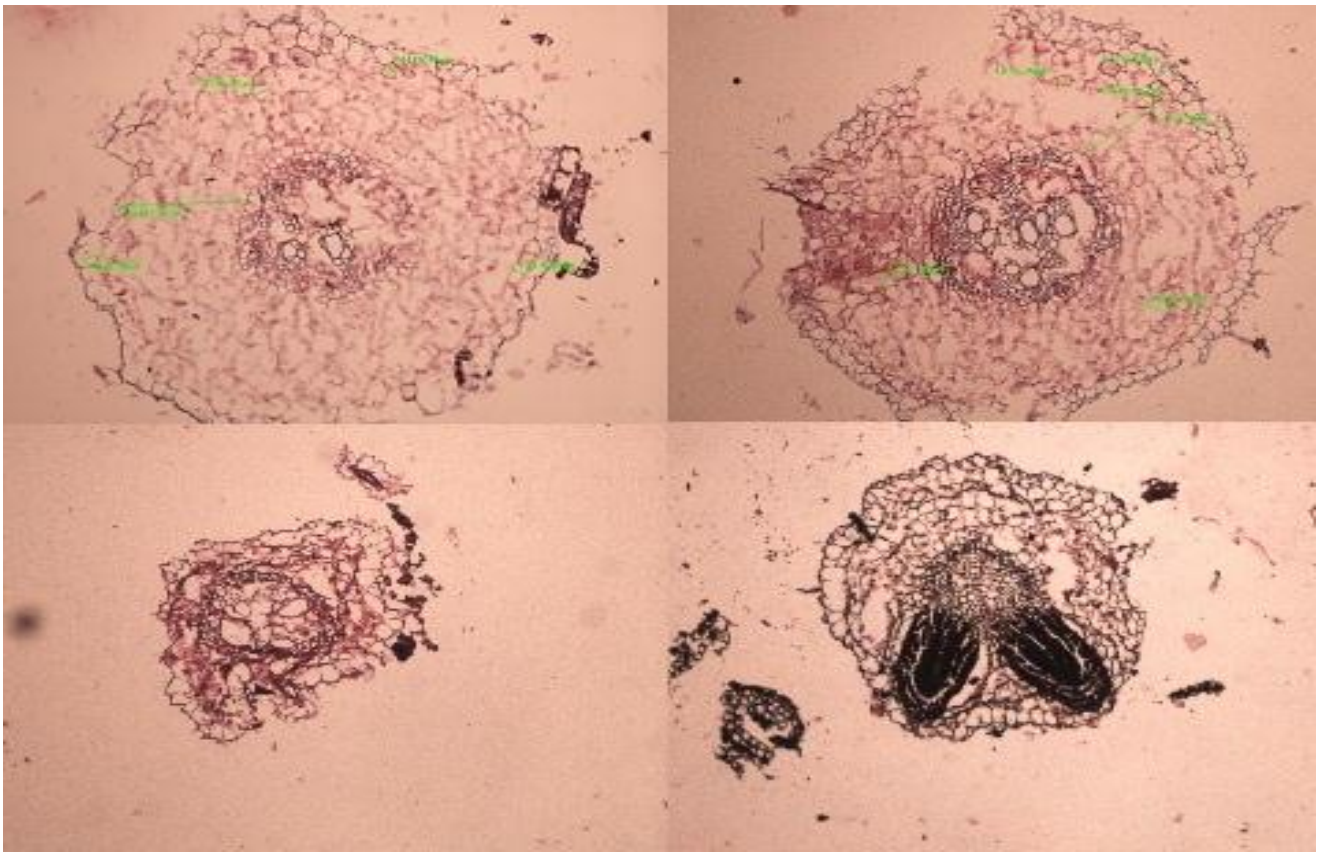


Figura 15.Cortes transversales de raíces de papa. Aumento: 10X. A)Genotipo 43, B) Genotipo 100, C)Genotipo 15, D)Genotipo galeras.

3.3.3 Análisis estadístico y confrontación con datos de campo

Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) para cada una de las variables evaluadas (grosor de la epidermis, grosor del parénquima cortical y diámetro de las células que conforman el parénquima). Para determinar si existían diferencias entre los genotipos se realizaron pruebas de comparación de medias, con un nivel de significancia de 5% por el método Student-Newman-Keuls (SNK). Además, se realizaron análisis de varianza para determinar si existían diferencias entre los genotipos agrupados por el color de la cáscara del tubérculo semilla y se realizaron comparaciones de medias por el método antes mencionado, al mismo nivel de significancia. Posteriormente, se realizó un análisis de variables múltiples para correlacionar las variables cuantitativas con el valor estimado de la severidad en raíces de la sarna polvosa en campo y se ajustó un modelo de regresión logística para la variable independiente grosor del parénquima cortical, definiendo el valor de 0,03 como punto de corte para hablar de alta o baja severidad, basado en un gráfico de dispersión del valor estimado de la severidad en raíces * Parénquima cortical. Los datos de severidad, provienen de 15 experimentos en campo, generados en un estudio paralelo del grupo de Mejoramiento y Producción de Especies Andinas y Tropicales, denominado “Evaluación fenotípica y genotípica de la Colección Colombiana de *Solanum phureja* por resistencia a *Spongospora subterranea*”, usando la escala diagramática para la evaluación de las severidad de la sarna polvosa en raíces, Gonzalez *et al.* (2009). El análisis estadístico se hizo con la ayuda del programa STATGRAPHICS Centurion XV.I.

3.4 Resultados y discusión

Al realizar el análisis de varianzas de las variables para los genotipos individuales, se encontraron diferencias significativas entre las accesiones (p<0,0001) en todos los casos (Tabla 4).

Tabla 4. Resumen análisis de varianzas simples para los atributos de raíces evaluados en 51 genotipos de *Solanum phureja.*

VARIABLES	CME	Valor F	Valor P
Grosor de la epidermis	0,129	114,75	< 0.0001
Grosor del parénquima cortical	1,662	224,98	< 0.0001
Diámetro de las células corticales	0,088	170,78	< 0.0001

CME: Cuadrado medio del error

Cuando se analizaron los valores de la variables grosor de la epidermis se encontró que los genotipos C43 y C100, resistentes a la sarna polvosa en raíces en las pruebas de campo, presentaron valores de 9,54 µm y 10,28 µm, superiores y estadísticamente diferentes a los mostrados por los genotipos susceptibles (C13, C14, C15, C71 y Criolla). La variable grosor del parénquima cortical, asociada con la severidad en campo, mostró valores superiores en los genotipos resistentes en las pruebas de campo con valores promedio de 46,77 µm para el genotipo C43 y 57,63 µm para el genotipo C100, mientras que los genotipos C13, C14, C15 y C71, presentan valores de 21,86; 26,33; 28,01 y 36,87 µm, respectivamente. Esto contradice la hipótesis que sostiene que los materiales con mayor tejido de almacenamiento, desarrollan más fácilmente la enfermedad. El mismo comportamiento se evidenció al evaluar la variable diámetro de células corticales (Fig 16).

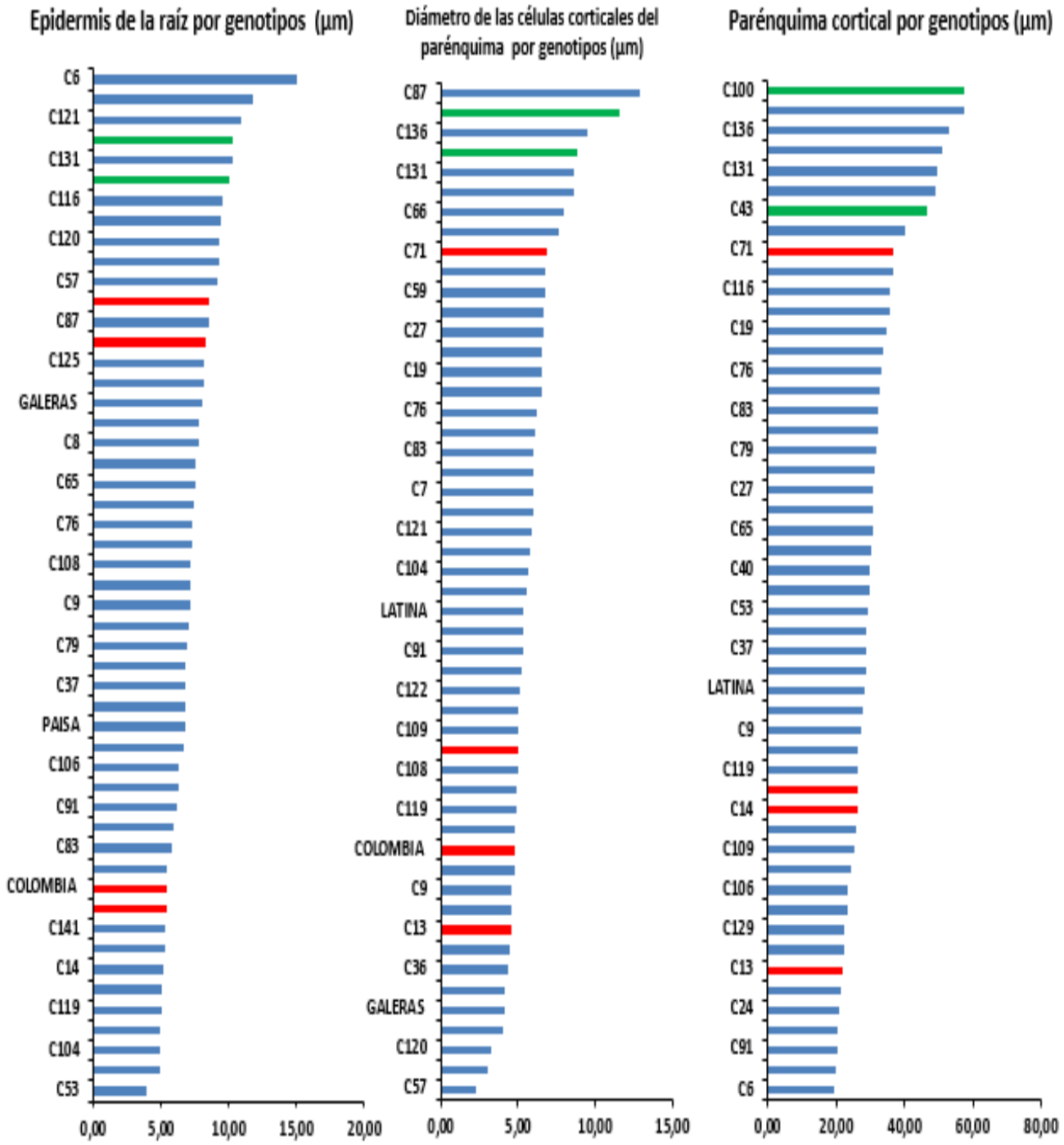


Figura 16. Resumen de los atributos morfológicos de las accesiones más importantes y su categorización de acuerdo con las pruebas en campo. Las Barras de color verde corresponde a los genotipos resistentes en pruebas de campo (C43, C100), las barras azules, a los genotipos moderadamente resistentes y las barras rojas corresponden a los genotipos susceptibles (C13,C14, C71 y Colombia).

Tabla 5. Resumen análisis de varianzas simple para los atributos de raíces evaluados en 51 genotipos de *Solanum phureja*, acuerdo con el color del tubérculo semilla.

VARIABLES	CME	Valor F	Valor P
Grosor de la epidermis	3,899	0,21	0,891
Grosor del parénquima cortical	88,064	1,89	0,144
Diámetro de las células corticales	3,735	1,18	0,321

CME: Cuadrado medio del error

Al realizar el análisis de varianzas con respecto al color de la cáscara del tubérculo semilla, no se encontraron diferencias significativas entre los grupos evaluados, ya que el valor p fue mayor a 0,05 para todas las variables (Tabla 5).

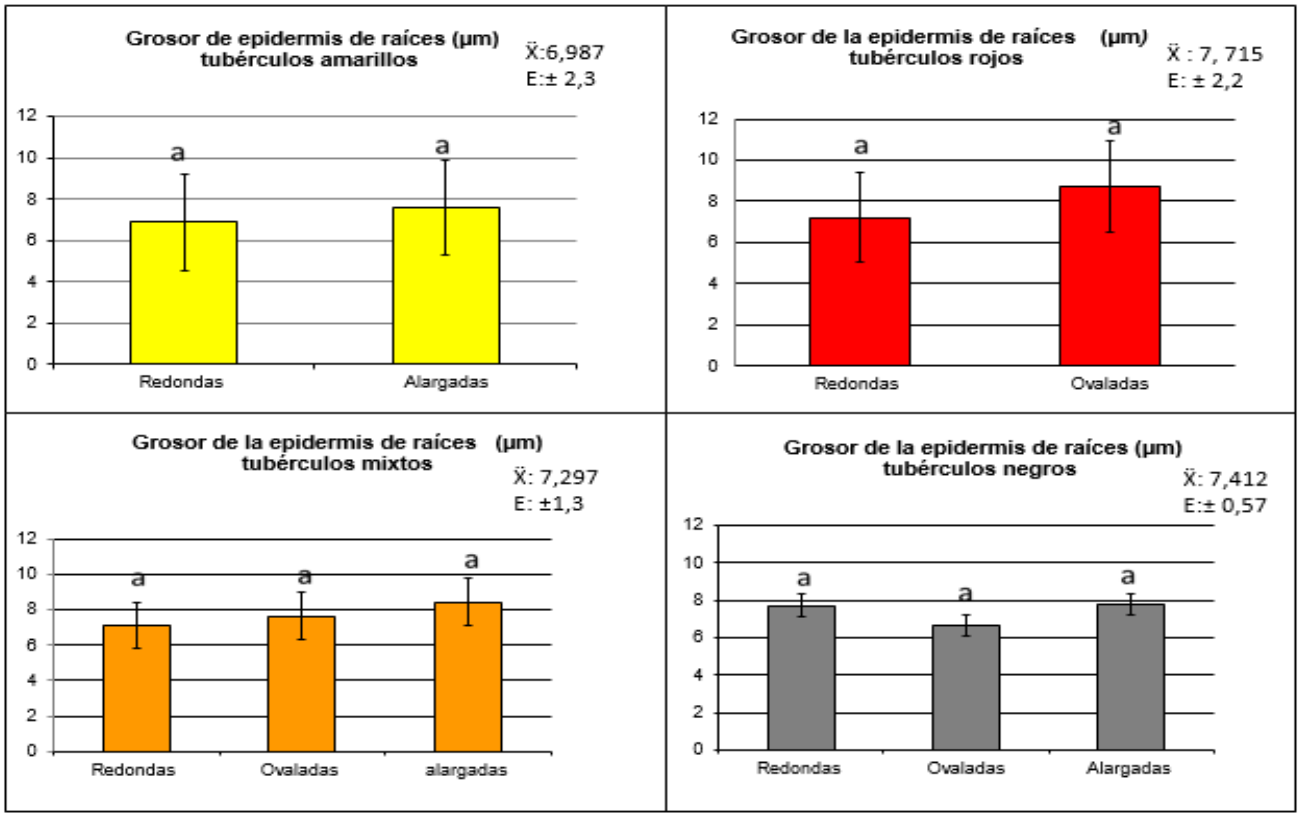


Figura 17. Grosor de la epidermis de raíces de acuerdo con el color de la cáscara y la forma de la semilla. Medias con la misma letra no son significativas, según la prueba de comparación múltiple S-N-K (α = 0.05).

Se encontró que el grosor de la epidermis de la raíz fue levemente mayor en raíces procedentes de tubérculos de color rojizo que en las raíces procedentes de tubérculos de los otros colores; pero estadísticamente no se encontraron diferencias significativas (Fig 17). Las variables grosor del parénquima cortical y diámetro de células corticales, tampoco mostraron diferencias significativas entre los grupos (Fig 18 y 19).

Teniendo en cuenta que la hipótesis de que los materiales que presentan mayor susceptibilidad en raíces, poseen epidermis de menor grosor y parénquimas corticales mayores que los materiales resistentes, lo que permite la fácil penetración del patógeno y la posibilidad de una mayor espacio para su establecimiento y posterior diseminación; los datos de este experimento parecen confirmar en cierta medida las tesis de Nitzan *et al*. (2008), Christ *et al*. (1988) y Miller (2001), quienes demostraron que tubérculos de cáscara rojiza son menos susceptibles a la enfermedad, pero son propensos a la infección de las raíces. Ésta característica podría explicarse por los atributos aquí evaluados.

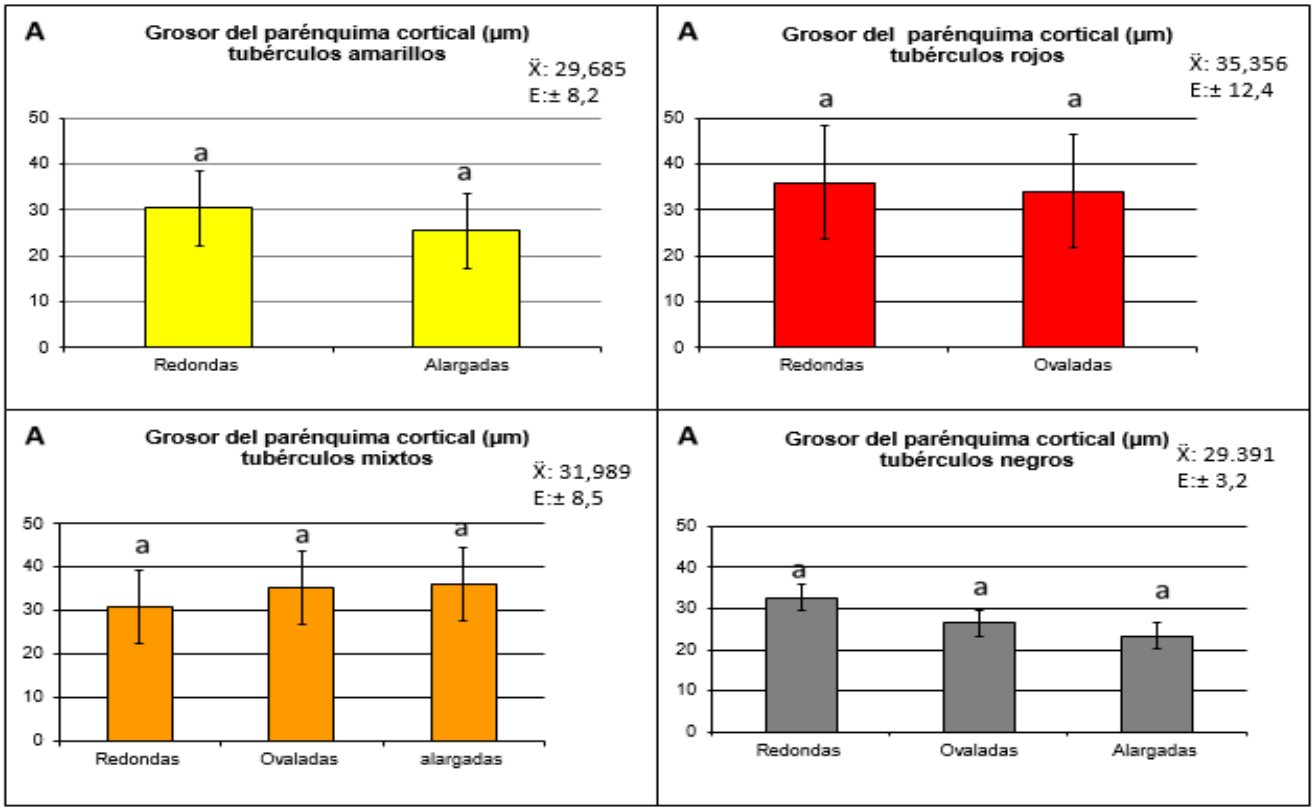


Figura 18. Grosor del parénquima cortical de raíces de acuerdo con el color de la cáscara y la forma de la semilla. Medias con la misma letra no son significativas, según la prueba de comparación múltiple S-N-K (α = 0.05).

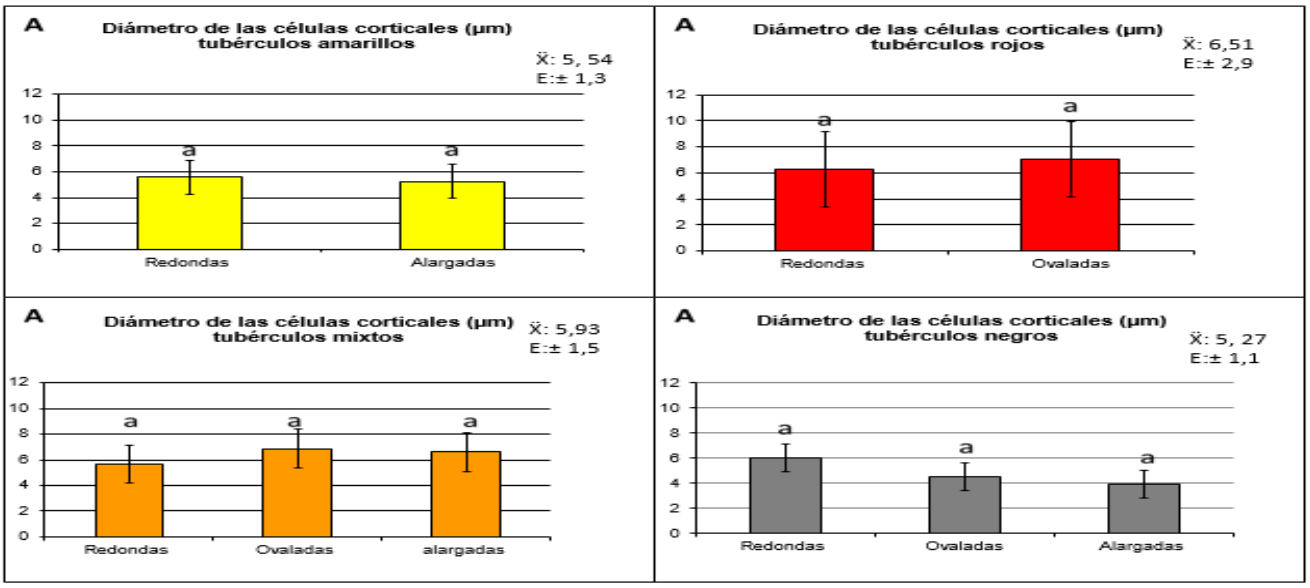


Figura 19. Diámetro de las células que conforman el parénquima cortical, de acuerdo con el color de la cáscara y la forma de la semilla. Medias con la misma letra no son significativas, según la prueba de comparación múltiple S-N-K (α = 0.05).

Tabla 6. Correlación de Pearson entre las variables cuantitativas y el valor estimado de la severidad en raíces de la sarna polvosa en campo en 51 genotipos de *Solanum phureja.*

	Epidermis raíz	Parénquima cortical	Diámetro células	Severidad en raíces
Epidermis raíz		0,3188	0,3227	0,0713
		(51)	(51)	(51)
		0,0226	0,0209	0,6190
Parénquima cortical	0,3188		0,8856	-0,2229
	(51)		(51)	(51)
	0,0226		0,0000	0,1160
Diámetro células	0,3227	0,8856		-0,1732
	(51)	(51)		(51)
	0,0209	0,0000		0,2241
Severidad en raíces	0,0713	-0,2229	-0,1732	
	(51)	(51)	(51)	
	0,6190	0,1160	0,2241	

El primer Valor debajo de cada variable hace referencia al porcentaje de correlación, el segundo valor hace referencia al número de genotipos evaluados y el tercer valor, hace referencia al valor p.

Al evaluar la correlación entre las variables cuantitativas y el valor estimando de la severidad en raíces, se encontró que el grosor de la epidermis de la raíz está fuertemente correlacionado con el grosor del parénquima cortical y con el diámetro de las células de dicho parénquima, presentando valores p de 0,0226 y 0,0209 respectivamente. Se encontró además, una correlación entre el diámetro de las células y el grosor del parénquima cortical, con un valor $p < 0.0001$, pero ninguna de las variables mostró estar correlacionada con la

severidad en raíces (Tabla 6). Sin embargo, después dicotomizar los datos de severidad, determinando como punto de corte el valor: 0,03; para definir valores superiores a este como alta severidad e inferiores como baja severidad, se pudo ajustar un modelo de regresión logística estadísticamente significativa con un nivel de significancia de 5%, que demostró una asociación entre el parénquima cortical y el valor estimado de la severidad de la sarna polvosa en raíces, con un valor p de 0,0009.

Modelo:

$$Severidad = \frac{\exp\left(0.579393 - 0.0711624 * Parénquima\ cortical\right)}{1 + \exp\left(0.579393 - 0.0711624 * Parénquima\ cortical\right)}$$

Thomson *et al.* (1987) pensaban que había diferencias entre las variedades de papa, en la resistencia a la infección primaria de los pelos de la raíz y en el desarrollo de zoosporangios en los pelos radicales, sin embargo no hay información acerca de los atributos que confieren dicha resistencia.

Hay algunas pruebas que indican que la resistencia a la enfermedad puede ser expresada tanto en las raíces y tubérculos (Schwärzel, 2002) pero parece que la resistencia de las raíces y tubérculos pueden estar bajo control genético independiente (Merz *et al.*, 2004, Merz *et al.,* 2012). Harrison *et al.* (1997), afirman que algunos cultivares son más susceptibles al desarrollo de lesión en tubérculos que al desarrollo de agallas en raíces y viceversa. No está claro qué regula la susceptibilidad de los pelos radicales o de los tubérculos, así como no son claras las causas del desarrollo de la sarna polvosa en diferentes cultivares y cuál es la conexión entre la lesión y el desarrollo de agallas en raíces.

Un cultivar puede ser resistente al desarrollo de lesiones por sarna polvosa en el tubérculo, pero puede ser susceptible a la formación de agallas en raíces. Los tubérculos pueden aparecer asintomáticos, mientras que se desarrollan agallas en las raíces, lo que resulta en un aumento en la cantidad de inóculo de la sarna en el suelo.

Contrario a lo anterior, en un estudio de diez años realizado por Falloon *et al. (*2003), donde 99 cultivares de papas fueron evaluados por resistencia a sarna polvosa, se encontró que casi todos los cultivares que fueron "muy resistentes" al desarrollo de lesión en tubérculo y también eran resistentes a la infección de las raíces.

Poco se conoce acerca de los factores que determinan el reconocimiento del hospedero por parte de *S. subterranea* f. sp. *subteranea*. De acuerdo con Navia y García (2004), la estimulación por exudados radicales, parece ser un factor predisponente para la liberación diferencial de zoosporas primarias en respuesta a distintas variedades de tomate o diferentes especies. Falloon *et al*. (2003) afirman que los quistosoros son estimulados por las raíces y germinan produciendo una zoospora primaria, que infecta a las células epidérmicas de las raíces, estolones o pelos radicales, donde se producen masas multinucleadas que originan las zoosporas secundarias

En cuanto al mecanismo de infección de *S. subterranea* en raíces, aún se desconoce el mecanismo exacto del paso del plasmodio al interior de la célula vegetal, pero Harrison *et al*. (1997) proponen que el estilete sea hueco y actúe como una aguja hipodérmica; o que el estilete no sea hueco y su única función sea abrir paso en la célula vegetal; o que haya un paso directo de la “myxoameba” a través de la pared del hospedante.

Después de entrar al pelo radical, el patógeno se convierte en un plasmodio multinucleado, separado del hospedante por una membrana simple.

3.5 Bibliografía

Agrios, G. 1997. Plant Pathology. 4a ed. Academic Press. California (E.E.U.U). 635 p.

Bhattacharya, S. Ray, S. Dwivedi, R. 1985. Sources of resistance to powdery scab in potatoes. Indian Phytopathology 38: 174–175.

Falloon, R. Genet, R. Wallace, A. Butler, R. 2003. Susceptibility of potato (*Solanum tuberosum*) cultivars to powdery scab (caused by *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*), and relationships between tuber and root infection. Australasian Plant Pathology 32: 377–385.

Falloon, R. 2008. Control of powdery scab of potato; towards integrated disease management. American Journal of Potato Research 85:253–260.

González, E. P., Zuluaga, C. M., Morales, J.G., Marín, M. A. 2009. Evaluación fenotípica y genotípica de la colección de *Solanum phureja* por su resistencia a *Spongospora subterranea* f. sp *subterranea*. Informe técnico de investigación. Universidad Nacional de Colombia y Politécnico Colombiano Jaime Isaza Cadavid 12 p.

Harrison, J. Searle, R. Williams, N. 1997. Powdery scab disease of potato - a review. Plant Pathology 46:1–25.

Hooker, W. 1980. Compendio de enfermedades de la papa. Trad. Por Teresa Ames de Icochea. Lima (Perú), Pacific Press S.A. 166 p.

Hoyos, L. Villegas, M. González, E. 2009. Observaciones histológicas de estructuras celulares asociadas a *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea* en papa. Revista Nacional de Agronomía Medellín 62: 5039-5045.

Johnson, S. 2002. Powdery Scab of Potatoes. Extension crops Specialist Bulletin 2436.

Merz U, Martinez V, Schwärzel R, 2004.The potential for the rapid screening of potato cultivars (*Solanum tuberosum*) for resistance to powdery scab (*Spongospora subterranea*) using a laboratory bioassay. European Journal of Plant Pathology 110: 71–77.

Merz. U. Falloon, R. 2009. Review: powdery scab of potato – increased knowledge of pathogen biology and disease epidemiology for effective disease management. Potato Research 52: 17–37.

Merz, U. Lees, A. Sullivan, L. Schwärzel, R. Hebeisen, T. Kirk, H. Bouchek-Mechiche, K. Hofferbert, H. Powdery scab resistance in *Solanum tuberosum*: anassessment of cultivar X environment effect. Plant Pathology 61: 29–36

Miller, J. 2001. Powdery scab workshop - summary notes. Alamosa, CO January 11, 2001. http://www.uidaho.edu/ag/plantdisease/ scabnote.htm. Consulta febrero de 2013.

Navia, E. García, C. 2004. Estudios en la biología y patología de *Spongospora subterranea* en papa. Revista Latinoamericana de la Papa, Suplemento Especial, Marzo, Oral 38.

Nitzan, N. Cummings, T. Johnson, D *et al* , 2008. Resistance to root galling caused by the powdery scab pathogen *Spongospora subterranea* in potato. Plant Disease 92: 1643–1649.

Schwärzel, R. 2002. Sensibilité des racines et tubercules des variétés de pommes de terre à la galepoudreuse et quelques résultats de lutte chimique. Rev Suisse Agric 34: 261–266.

Thomson, A. Lacey, C. Negus, R. Squire, A. Taylor, L. Jellis, G. Boulton, R. Martlew, E. Starling, N. 1987. Potatoes. Powdery scab and viruses. Plant Breeding Institute Annual Report for 1986. p 50-51.

Wastie, R. 1991. Resistance to powdery scab of seedling progenies of *Solanum tuberosum*. Potato Research 34: 249–25.

Conclusiones

Las accesiones 43 y 100, resistentes en las pruebas de campo, presentaron densidades, áreas de lenticelas y porcentajes de penetración menores que las accesiones susceptibles (13, 14, 15, 71 y Colombia).

Las accesiones resistentes presentaron un grosor de la peridermis mayor que en las accesiones susceptibles. Accesiones comerciales (Latina y Galeras) que presentan tolerancia parcial.

Las accesiones 43 y 100, resistentes en las pruebas de campo, presentaron un grosor de epidermis superior al que presentan las accesiones susceptibles, lo cual es deseable, pero también presentaron un grosor del parénquima cortical y un diámetro de las células que forma dicho parénquima superior.

De los atributos morfológicos de tubérculos evaluados, el área de lenticelas, la penetrabilidad de lenticelas y el color de la cáscara de los tubérculos, parecen estar relacionados con la incidencia de la sarna polvosa en campo.

De los atributos morfológicos de raíces evaluados, solo el grosor del parénquima cortical, presenta algún tipo de asociación con la severidad de la sarna polvosa en campo.

En necesario continuar con las investigaciones acerca de los factores que determinan la resistencia a la sarna polvosa. Un aspecto a considerar en nuevas investigaciones debe ser la existencia de una quimiotaxis en *S. subterranea* como respuesta a la exudación de

solutos a partir de lenticelas inmaduras y las raíces, y al momento de la formación de los tubérculos que pueden actuar como atrayente para las zoosporas.