

HEREDABILIDAD DE LA RESISTENCIA A *Spongospora subterranea* F. SP. *subterranea* EN UNA POBLACIÓN DE *Solanum phureja* A TRAVÉS BIOENSAYOS.

Fecha de recepción: 15 de marzo de 2012 • Fecha de aceptación: 18 de mayo de 2012

HERITABILITY OF RESISTANCE TO *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea* IN A *Solanum phureja* POPULATION THROUGH BIOASSAY.

Vanessa Alexandra Rendón Cortés¹ • Elena Paola González Jaimes² • José Miguel Cotes Torres^{3,4}

RESUMEN

La sarna polvosa es una enfermedad causada por *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*, patógeno del suelo que causa agallas en raíces y produce lesiones en el tubérculo. Esta investigación tuvo como objetivo establecer la heredabilidad de la resistencia a sarna polvosa en raíces en una población de *Solanum phureja*, evaluando la incidencia y severidad de la enfermedad en raíces en el momento de floración. Las plantas que fueron asintomáticas se evaluaron al microscopio para verificar estructuras del patógeno. Asimismo, se identificaron los individuos de la población F1 que presentan un alto valor de mejoramiento para la característica. El experimento se sembró en un diseño completamente al azar con cinco repeticiones, se utilizaron 26 familias de hermanos medios y cada familia tuvo entre ocho y 20 hermanos medios. Como la heredabilidad depende de la población en estudio y de la unidad de selección que se utilice, en este bioensayo la heredabilidad se evaluó bajo los métodos de selección entre familias, entre y dentro de familias y masal simple. No se presentaron diferencias estadísticamente significativas entre las heredabilidades obtenidas para los diferentes métodos de selección, esta estuvo entre 0,67 y 0,94. Las familias maternas 61, 126, 205, 138 y 8 forman el grupo de las cinco familias más resistentes, mientras que las familias 34, 31, 38, 45 y 15 se presentan como las más susceptibles. El contenido de quistosoros en el suelo no presentó correlación sobre la infección y desarrollo de la enfermedad.

Palabras clave: Sarna polvosa, papas diploides, parámetros genéticos, mejoramiento.

- 1 Estudiante Maestría en Ciencias Agrarias. e-mail: varendonc@unal.edu.co Institución: Universidad Nacional de Colombia - Sede Medellín - Facultad de Ciencias Agrarias - Departamento de Ciencias Agronómicas. Calle 59A No 63-20 - Núcleo El Volador, Medellín - Colombia.
- 2 I. Agr. MSc. DSc. Profesor Asistente. e-mail: epgonzalez@elpoli.edu.co Institución: Politécnico Colombiano Jaime Isaza Cadavid. Facultad de Ciencias Agrarias. Cr 48 No. 7-151 Medellín - Colombia.
- 3 I. Agr. MSc. DSc. Profesor Asociado. e-mail: jmcotes@unal.edu.co Institución: Universidad Nacional Colombia - Sede Medellín - Facultad de Ciencias Agrarias - Departamento de Ciencias Agronómicas - Calle 59A No 63-20 - Núcleo El Volador, Medellín - Colombia.
- 4 Autor para correspondencia: jmcotes@unal.edu.co

ABSTRACT

Powdery scab is a disease caused by the soilborne pathogen *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*, which produce symptom of root galling and tuber pustules. The aim of this research was to establish the resistance heritability to powdery scab on roots inside a *Solanum phureja* population, through the incidence and severity disease evaluation on roots during the flowering stage. Asymptomatic field plants were evaluated microscopically to verify the presence of the pathogen structures inside roots. At the same time there were identified the F1 individuals with a high breeding value for this character. This experiment was established in a completely random array with five repetitions, 26 families of half brothers were used and each family was between eight and 20 half brothers. As heritability depend on both, the studied population and unity of selection used, in this bioassay the heritability was evaluated for selection methods among families, among and between families and massal. There were no significant differences statistically among the estimates heritabilities for the different selection methods; which was between 0.67 and 0.94. The maternal families 61, 126, 205, 138 y 8 make the group of the five most resistance families while families 34, 31, 38, 45 y 15 are the most susceptible. The soil cistorsory concentration does not have any correlation with the infection and disease development.

Key words: powdery scab, diploid potatoes, genetic parameters, plant breeding.

INTRODUCCIÓN

La papa es una especie de reconocida importancia en el mundo, ocupa el cuarto lugar como producto alimenticio agrícola después del arroz, el trigo y el maíz. En Colombia es importante como alimento básico de la población y ocupa un área sembrada de 170.000 hectáreas por año (Herrera, 2000).

La papa criolla *Solanum phureja* Juz et Buk son un conjunto de variedades nativas de papa que crecen extensamente en los Andes desde el occidente de Venezuela hasta el centro de Bolivia (Ghislain et al., 2006), con un centro importante de diversidad localizado en el departamento de Nariño. Se caracteriza por ser diploide y presentar adaptación a días cortos y brotación en el momento de la cosecha (Huamán y Spooner, 2002). Según Ghislain et al. (2006) este grupo manifiesta desarrollo rápido de los tubérculos, lo que permite realizar hasta tres cosechas por año, adaptándose a las zonas bajas de temperatura moderada de los valles interandinos (Spooner y Salas, 2006).

Colombia es el mayor productor, consumidor y exportador de papas diploides en el mundo (Rodríguez et al., 2009); además de constituir un recurso genético de importancia, debido a que se han identificado en su diversidad genotipos con altos contenidos de proteína y masa seca, agradable sabor y textura, fácil preparación, buena aceptación en el mercado y alto potencial de exportación en diversas formas de procesamiento (Porras, 2000; Rivera et al., 2006; Rodríguez et al., 2006).

Ello implica que se requiere identificar fuentes de resistencia en la diversidad genética existente de la papa, para en el inmediato futuro poder desarrollar nuevas variedades que involucren este carácter, siendo un modelo óptimo la especie *S. phureja*, especie que nos pertenece por ancestro y de la cual tenemos el principal centro de diversidad, razón por la cual Colombia ha hecho reserva de uso ante las entidades internacionales encargadas de política

sobre el manejo de recursos filogenéticos, aspecto que resalta la necesidad de abordar como país la investigación en esta especie para su desarrollo y uso en programas de mejoramiento genético para beneficio del cultivo de la papa. Disponer de información acerca del control genético de la característica, como su heredabilidad es de gran importancia para orientar al mejorador acerca de la técnica a emplear, el tamaño de las poblaciones que debe manejar y el tiempo aproximado que requerirá para obtener los resultados deseados (Ortíz y Huamán, 1996).

Como limitante para la producción de papa se encuentra la sarna polvosa causada por *Spongopora subterranea* (Wallroth) Lagerheim f. sp. *subterranea* Tomlinson, la cual es de gran importancia ya que produce lesiones en raíces y tubérculos que reducen su calidad para el mercado de productos frescos y de procesamiento de la papa (Merz y Falloon, 2009), además de ser vector del virus de la papa Mop-top (Kirk, 2008).

Los síntomas se observan en raíces y tubérculos. En raíces se presentan como agallas esféricas, ahusadas o más o menos amorfas y no huecas (Gallego y Sánchez, 2008) que contienen bolas llenas de esporas en reposo (Merz, 2008). En tubérculos se evidencia como pústulas que se juntan y pueden llegar a formar una sola lesión grande. La parte aérea no resulta afectada al principio, pero disminuye la productividad de las plantas mediante la interrupción de la absorción de agua y nutrientes

(Merz y Falloon, 2009) y puede darse una marchitez de mediodía (Gallego y Sánchez, 2008).

La temperatura, la humedad y el genotipo son factores determinantes en el desarrollo de la enfermedad (Harrison *et al.*, 1997). Van der Graaf *et al.* (2005), manifiestan que en muchos tubérculos la infección es latente especialmente cuando las condiciones ambientales no son favorables.

Los síntomas presentan variación en las zonas paperas de Colombia en cuanto a la distribución de los síntomas entre los diferentes órganos de la planta. Así: en Cundinamarca, Boyacá y Norte de Antioquia es más frecuente observar pústulas sobre los tubérculos de las variedades Parda Pastusa y Diacol Capiro, mientras que en el departamento de Nariño y Oriente de Antioquia es común observar agallas en raíces. Hasta ahora no se sabe si estas diferencias se deben a variaciones en las condiciones ambientales de una región a otra, o quizás se deban a la distribución regional de diferentes razas del patógeno, y/o a su interacción: hospedero-patógeno-ambiente (Jaramillo y Botero, 2007).

Diferentes medidas culturales han sido identificadas por varios autores para minimizar los riesgos de la enfermedad (Burgess *et al.*, 1992; Harrison *et al.*, 1997; Hooker, 1980). Algunas de ellas incluyen, siembra de semilla libre de la enfermedad, evitar la introducción del patógeno en áreas donde no se encuentra, uso de variedades resistentes, rotación

Disponer de información acerca del control genético de la característica, como su heredabilidad es de gran importancia para orientar al mejorador acerca de la técnica a emplear, el tamaño de las poblaciones que debe manejar y el tiempo aproximado que requerirá para obtener los resultados deseados.

de cultivos, entre otras. Sin embargo, no se han obtenido resultados contundentes que favorezcan el control de la misma en campo. El mejoramiento genético se ha planteado como una alternativa a nivel mundial para el manejo de esta enfermedad realizándose trabajos pioneros en Australia y Bolivia (Torres *et al.*, 1995; Lees, 2000; Falloon *et al.*, 2003; Falloon, 2008; Qu y Christ, 2006; Merz y Falloon, 2009).

Los primeros reportes en mejoramiento para esta característica los presentaron Torres *et al.*, (1995), quienes evaluaron 467 genotipos, entre materiales de colección y materiales avanzados de mejoramiento, encontrando que existían 17 genotipos resistentes y 33 moderadamente resistentes, por lo menos durante dos ciclos de cultivo. Merz (2000), utilizando una escala de 1 a 7, encontró que existe correlación entre las pruebas de invernadero utilizando plántulas provenientes de cultivo de tejidos y la resistencia presentada en campo. Sin embargo, estos resultados se presentaron en 11 cultivares, lo cual representa un bajo tamaño de muestra, y no podría ser extrapolado a otros cultivares.

Falloon *et al.*, (2003) realizaron un estudio en 99 cultivares de papa y 13 líneas de mejoramiento durante 11 estaciones de crecimiento (años); encontraron que existen diferentes grados de resistencia de *S. subterranea* f. sp. *subterranea*, sugiriendo una resistencia cuantitativa a esta enfermedad. Además reportó que la expresión de la resistencia varía de un año al otro y que bioensayos realizados en invernadero, no siempre correlacionaron con la resistencia presentada en campo, lo cual sugiere una fuerte interacción genotipo ambiente para ser explorada. De los materiales evaluados determinó que el 21% de ellos eran resistentes y el 28% moderadamente resistentes.

En Escocia Lees (2000), realizó evaluaciones con ocho variedades, en campos altamente infectados para determinar el grado de severidad del patógeno en la superficie afectada del tubérculo, con una escala de uno a nueve, encontrando gran variación

de un año a otro, en la severidad de la enfermedad, dependiendo de las condiciones climáticas y posiblemente la distribución en focos del patógeno en el suelo, razón por la cual se recomienda hacer evaluaciones por varios años, para lograr resultados confiables. A su vez evaluaron una serie de clones de *S. phureja*, los cuales presentaron un buen grado de resistencia, convirtiendo esta especie como fuente importante de genes de resistencia.

Esta investigación tuvo como objetivo establecer, bajo condiciones controladas en planta individuales creciendo en bolsa, la heredabilidad de la resistencia a *S. subterranea* f. sp. *subterranea* en raíces con base en algunas familias seleccionadas al azar de *S. phureja*, evaluando la incidencia y severidad de la enfermedad. Asimismo, se identificaron los individuos de la población F1 que presentan un alto valor de mejoramiento para la característica.

Materiales y Métodos

El presente ensayo se realizó en el Centro Agropecuario Paysandú de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, ubicado en el corregimiento de Santa Elena a 14 Km de Medellín, con una altura de 2.550 msnm, una temperatura promedio de 14°C y 2000 mm de precipitación promedio anual.

Las progenies utilizadas se obtuvieron de anteriores evaluaciones realizadas para determinar la respuesta de *S. phureja* al ataque de *S. subterranea* f. sp. *subterranea*. Se sembraron 26 familias de hermanos medios y cada familia tuvo entre 8 y 20 hermanos medios. Además como testigo susceptible se usó la variedad Criolla Colombia.

En este experimento se empleó suelo infectado con *S. subterranea* f. sp. *subterranea* procedente del municipio de La Unión (Antioquia) con alta presencia de la enfermedad. Para comprobar la presencia del patógeno se tomaron 27 muestras de suelo (26 familias y un testigo) y se procedió a determinar la concentración de quistosoros en el suelo usando cámara

de Neubauer. Los quistosoros fueron reconocidos por su forma ovoide o esférica irregular, por su estructura porosa de apariencia esponjosa y por su color ocre oscuro (Beltran *et al.*, 2009). Para asegurar el inóculo se adicionó ocho días post siembra, 1×10^4 quistosoros g-1 de suelo, diluidos en 20mL de agua obtenidos a partir de inóculo de raíz. El agua permite que los quistosoros latentes germinen liberando zoosporas (Harrison *et al.* 1997). Para evaluar la relación de quistosoros en el suelo con la incidencia y severidad de la enfermedad se realizó una correlación lineal de Pearson.

Respecto a las condiciones de manejo del experimento se tuvo un adecuado control de la gota de la papa (*Phytophthora infestans* (Mont) de Bary), para evitar que el debilitamiento de las plantas por esta enfermedad, interfiera con la expresión de la resistencia a *S. subterranea* f. sp. *subterranea*.

Cuando las plantas alcanzaron el 60% de la floración total, se realizó la evaluación del daño producido por la sarna polvosa en raíces utilizando la escala diagramática propuesta por Álvarez *et al.* (2001) y modificada por González *et al.* (2009) (Figura 1).

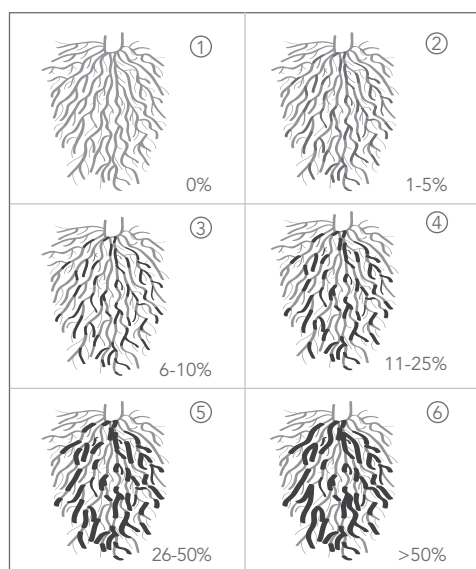


Figura 1. Escala de evaluación para la severidad sarna polvosa en raíces. Tomado de Álvarez y Rojas (2001), modificada por González *et al.* (2009).

Las plantas que se presentaron asintomáticas se evaluaron mediante la metodología de clarificación y tinción de raíces con azul de tripano propuesta por Sieverding (1983). Se tomó como respuesta la presencia o ausencia de plasmodios o quistosoros dentro de la raíz.

Se utilizó un diseño completamente al azar con 26 familias de hermanos medios y cinco repeticiones. Cada familia tuvo entre 8 y 20 hermanos medios. Como testigo susceptible se sembraron 36 plantas del cultivar Criolla Colombia, la cual es conocida por su alta susceptibilidad a *S. subterranea* f. sp. *subterranea*. La unidad experimental fue una bolsa plástica de 2 kg sembrada con un tubérculo, para un total de 2010 unidades experimentales.

Para el análisis estadístico se consideró la variable severidad de la enfermedad para lo cual se tomó el valor de la marca de clase de las seis categorías de la escala diagramática utilizada, es decir 0%, 2.5%, 7.5%, 17.5%, 37.5% y 75%, para los valores de escala 1 a 6, respectivamente. Asimismo, se incluyeron tres subcategorías más con los siguientes valores: 1) 0% sin presencia de síntomas o estructuras del patógeno observable al microscopio y; 2) 0.25% de severidad cuando se observan al microscopio plasmodios o zoosporangios en la raíces evaluadas; y 3) 1% de severidad si se observaban quistosoros al interior de las raíces al microscopio.

Para la obtención de los componentes de varianza que permiten calcular la heredabilidad de la característica de resistencia a *S. subterranea* f. sp. *subterranea*, se utilizó un modelo genético aditivo lineal univariado (Sorensen y Gianola, 2002). El modelo asumido fue el siguiente:

$$y = 1\mu + z_1f + z_2h + e$$

donde: y es el vector de observaciones de tamaño n de la variable incidencia de la enfermedad. μ es la media general de la incidencia de la enfermedad; f es el vector de efectos genéticos de las familias; h es el vector de efectos genéticos de hermanos medios.

Las matrices de incidencia **Z** localizan el valor de los efectos correspondiente a cada dato observado.

Para este modelo se asume que los vectores **f**, **h** y **e** tiene distribución normal con media cero y varianzas σ_f^2 , σ_h^2 y σ_e^2 . Para la estimación de los parámetros se utilizó la metodología de estimación Bayesiana, obteniendo como estimativa la mediana de la distribución *a posteriori*, que es aquel valor que minimiza el riesgo de bayes bajo la función de pérdida absoluta. Para todos los parámetros se utilizaron distribuciones *a priori* no informativas (Sorensen y Gianola, 2002). Para el análisis de los datos se utilizó el ambiente de análisis de datos R (R Development Core Team, 2012) con el paquete MCMCglmm (Hadfield, 2010), el cual implementa el algoritmo de GIBBS para ser usado en este tipo de modelos. Se obtuvo

una cadena de Markov de 1.030.000 de la distribución *a posteriori* conjunta de cada parámetro, considerando las primeras 10.000 iteraciones como período de *burn-in*, y para la obtención de los valores de las distribuciones marginales de cada parámetro se consideró tomar una muestra de cada 10 generadas.

Asimismo, con base en los valores obtenidos en la cadena de Markov, se estimó la heredabilidad de la característica. La heredabilidad depende de la población en estudio y de la unidad de selección que se utilice, calculándose como el cociente entre la varianza aditiva y la varianza fenotípica ambas entre unidades de selección (Cruz y Carneiro, 2003). Así, la heredabilidad se evaluó bajo los métodos de selección entre familias, entre y dentro de familias y masal simple (Tabla 1).

Tabla 1. Estimación de las varianzas aditiva y fenotípica por unidad de selección, dependiendo del método de mejoramiento.

Método de Selección	Variancia aditiva por unidad de selección	Varianza fenotípica por unidad de selección
Entre familias	$\hat{\sigma}_f^2$	$\hat{\sigma}_f^2 + \frac{1}{2} \hat{\sigma}_h^2 + \frac{1}{10} \hat{\sigma}_e^2$
Entre y dentro de familias	$3\hat{\sigma}_f^2$	$\hat{\sigma}_e^2$
Masal simple	$4\hat{\sigma}_f^2$	$\hat{\sigma}_b^2 + \hat{\sigma}_f^2 + \hat{\sigma}_h^2 + \hat{\sigma}_e^2$

Se calculó la ganancia genética esperada para cada método de mejoramiento mediante la expresión:

$$\text{Ganancia Esperada} = i x h^2 x \hat{\sigma}_p$$

donde *i* es la intensidad de selección y depende de la proporción de la población a ser parte del grupo de los genotipos seleccionados y de los valores fenotípicos correspondientes a una distribución normal, h^2 es la heredabilidad en sentido estrecho dependiendo del método de selección y $\hat{\sigma}_p$ es la desviación estándar fenotípica por unidad de selección (Falconer y Mackay, 1996).

Resultados y discusión

El conteo de quistosoros mostró (Figura 2), que el número de quistosoros en el suelo no se correlaciona con el nivel de incidencia y severidad de la enfermedad. El nivel de inóculo del suelo no tiene efecto significativo sobre la infección y desarrollo de la enfermedad. Confirmando así que para el caso de *S. subterranea* f. sp. *subterranea* la incidencia y severidad no dependen de la concentración del inóculo sino de la susceptibilidad del clon. Houser y Davidson (2010) y Ebbels (1983) explican que aumentar

la cantidad de inóculo entre los ensayos tiene un impacto mínimo sobre la severidad de *S. subterranea* f. sp. *subterranea*, y que bajos niveles de inóculo (0,03 quistosoros g^{-1} de suelo) inician una grave infección. Lo anterior indica que una mínima presencia de quistosoros en el suelo es suficiente para desarrollar niveles altos de la enfermedad (Lees et al., 2008; Nakayama et al., 2007; Van de Graaf et al., 2007; Baldwin et al., 2008; Orozco, 2012), o que el quistosoro siga enquistado y no desarrolle epidemia, por ser una

estructura de resistencia (Harrison et al., 1997). Durante el experimento se presentaron bajas temperaturas y alta precipitación, que influencia en gran manera la presencia de la enfermedad.

Jaramillo et al. (2004) y Merz et al. (1993), reportan que *S. subterranea* f. sp. *subterranea* solo expresa síntomas cuando alcanza concentraciones superiores a 500 quistosoros por gramo de suelo, lo que no es contrastante con lo mencionado anteriormente y lo encontrado en este ensayo.

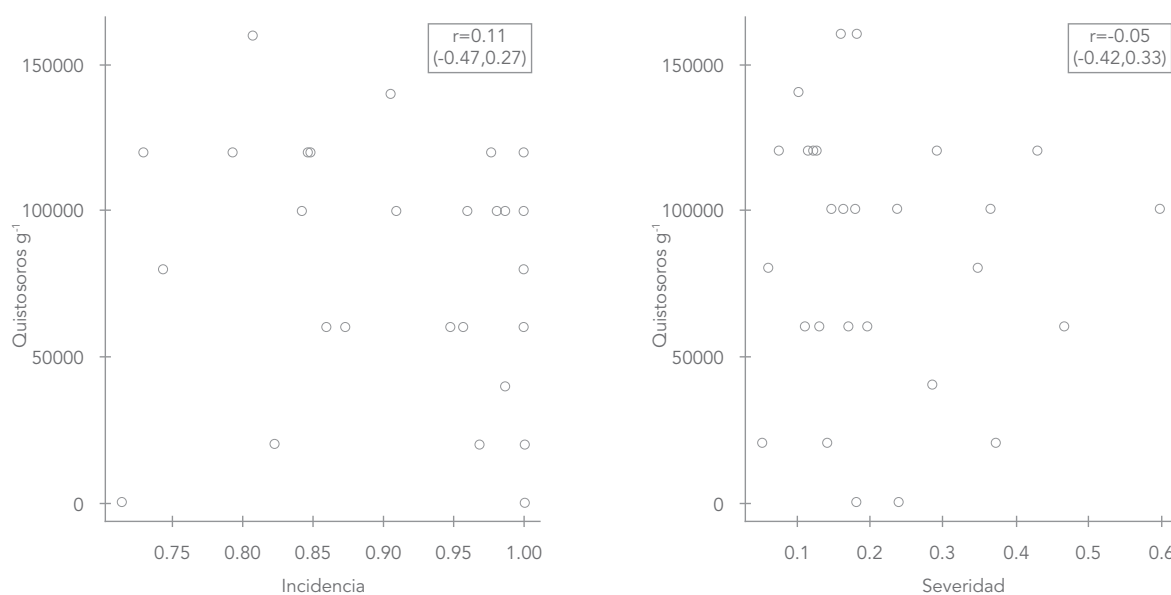


Figura 2. Correlación del nivel de incidencia y severidad con el inóculo inicial en suelo, en 26 familias de medios hermanos de *S. phureja*. Entre paréntesis se encuentran los límites del intervalo de confianza de 95% para el coeficiente de correlación lineal de Pearson.

Todas las plantas testigo de Criolla Colombia fueron afectadas por la enfermedad, en grados de severidad de la escala de 5 y 6, lo que concuerda con lo hallado por Orozco (2012) quien encontró al evaluar la heredabilidad de la resistencia a *S. subterranea* f. sp. *subterranea* en una población de *S. phureja* bajo condiciones de campo que todas las plantas del testigo Criolla Colombia presentaron síntomas de la enfermedad con grados de severidad de 5 y 6 en la escala, que corresponden aproximadamente entre el 38 y el 75% del volumen total de raíces afectado.

En general, al observar la respuesta de los clones de las 26 familias de hermanos medios se encuentra que la población fue afectada por sarna polvosa en un amplio rango de infección con un valor máximo de infección del 75% y un valor mínimo de 0,25%. Como se observa en la Figura 3 un gran número de individuos presentó bajos niveles de infección, estos niveles de infección son más extremos que los reportados por Orozco (2012), que reportó valores máximos de infección de 23% y mínimos de 8,4% respectivamente.

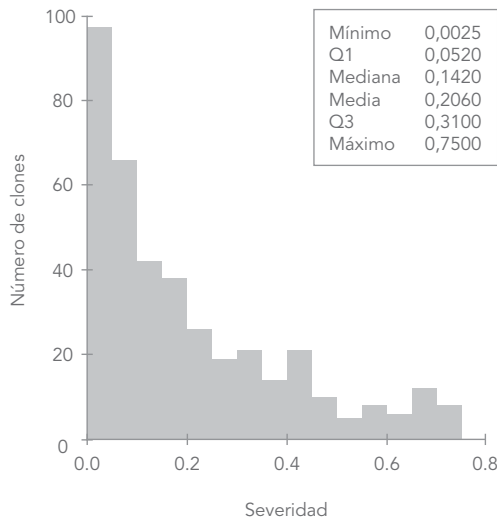


Figura 3. Histograma de frecuencia para la severidad de la sarna polva en los individuos de *S. phureja*.

Al observar los predictores o valores estimados de severidad de la enfermedad a nivel familiar, las familias maternas 61, 126, 205, 138 y 8 forman el grupo de las cinco familias más resistentes, es decir, con menor valor de severidad, mientras que las familias 34, 31, 38, 45 y 15 se presentan como las más susceptibles, lo que indica altos valores de severidad. (Figura 4).

Según los parámetros genéticos, la heredabilidad obtenida bajo los tres sistemas de selección, no presentó diferencias estadísticamente significativas. La estimación de la heredabilidad para los diferentes métodos de selección varía entre 0,67 y 0,94 (Tabla 2). Este valor supera lo encontrado por Cotes et al. (2012), quienes en Antioquia y Cundinamarca realizaron la evaluación de la severidad de la sarna polvosa en 38 familias de hermanos medios maternos de *S. phureja*, evaluando 20 hermanos medios por familia y seis localidades, encontrando valores de heredabilidad entre 0,26 y 0,56 lo que indica un valor intermedio de la característica. Igualmente,

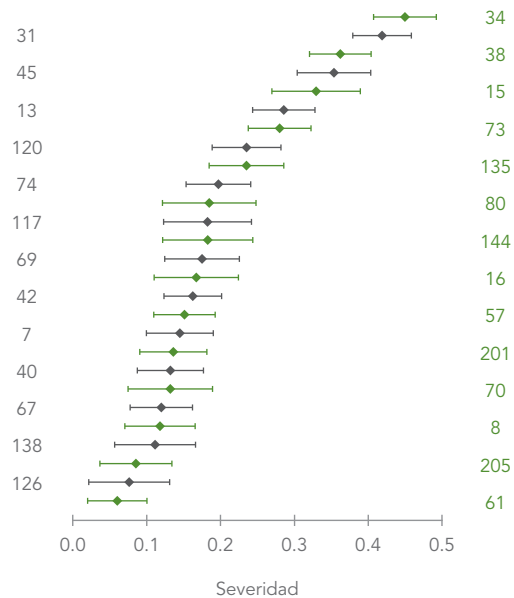


Figura 4. Predictores lineales bayesianos (BLP) para el efecto de 26 familias maternas e intervalos de alta densidad a posteriori de 90% para la severidad de sarna polvosa en raíces.

Orozco (2012) evaluó la heredabilidad de la resistencia a sarna polvosa en una población de *S. phureja* a través de 49 familias de medios hermanos, en dos veredas del municipio de La Unión (Antioquia), reportando valores relativamente bajos de heredabilidad de 0,26 y 0,29.

Por otro lado, Nitzan et al. (2010) realizaron una investigación para determinar la resistencia de las raíces a las agallas causadas por *S. subterranea* f. sp. *subterranea* en *S. tuberosum* donde se resalta que aunque se sabe poco de las bases genéticas de la resistencia a esta enfermedad, fue posible probar la hipótesis de que los genotipos de papa con resistencia genética estable al "agallamiento radical por *Spongospora*" estaban presentes en germoplasma de papa evaluado, y obtuvieron valores de heredabilidad en base amplia de 0.76, indicando justamente un componente genético del carácter.

Los resultados encontrados permiten establecer que la población de hermanos medios de *S. phureja*

evaluada contiene genes de resistencia a *S. subterranea* f. sp. *subterranea* ya que las condiciones del bioensayo garantizaron la alta expresión de síntomas en las plantas. Esto concuerda con los resultados reportados por Lees (2000) donde los clones de *S. phureja* fueron altamente resistentes a esta enfermedad.

Tabla 2. Parámetros genéticos estimados e intervalos de alta densidad a posteriori de 90% para la severidad de la sarna polvosa en raíces.

Parámetros	Estimativa	HPD 90%	
		Inferior	Superior
$\sigma^2_{\text{Familia}}$	0,0116	0,0075	0,0162
$\sigma^2_{\text{HS(Familia)}}$	0,0000	0,0000	0,000005
σ^2_{Error}	0,0517	0,0487	0,0548
h^2_{Familiar}	0,9438	0,9223	0,9615
$h^2_{\text{Familiar/Individual}}$	0,6731	0,4324	0,9418
h^2_{Masal}	0,7330	0,5310	0,9796

La estimación encontrada se puede interpretar como un valor de heredabilidad alta de la resistencia a sarna polvosa en *S. phureja*, independiente del método de selección que se emplee. Así, el efecto aditivo de los genes tiene gran peso en la proporción de la variabilidad que se observa entre los genotipos y por tanto otros efectos genéticos o el ambiente no actúan de manera significativa en la expresión de la característica. Borém y Miranda (2007) advierten que cuando la variabilidad genética es muy alta se hace más fácil la selección de genotipos de manera efectiva.

Orozco (2012) afirma que se debe tener en cuenta que para los métodos de selección entre familias y, entre y dentro de familias se requieren dos ciclos de cultivo en la selección de los individuos que participan genéticamente en la construcción del siguiente ciclo de selección, colocando a estos métodos en desventaja frente a los demás métodos de selección evaluados. Así, la selección masal individual es una mejor alternativa para enfrentar el mejoramiento genético de la característica basados en métodos de selección.

La ganancia genética esperada depende de la heredabilidad, la intensidad de selección y la desviación estándar fenotípica (Allard, 1999). Al realizar una presión de selección del 20% de las familias con menor grado de severidad, se obtendría una ganancia genética esperada de 15 puntos porcentuales en el grado de resistencia a sarna polvosa (Figura 5). Orozco (2012) reportó un avance genético esperado de aproximadamente cinco puntos porcentuales utilizando la misma presión de selección. Es recomendable no emplear una intensidad de selección demasiado alta (1-5%), pues esto podría agotar rápidamente la variabilidad genética de la población, al aumentar la probabilidad de excluir alelos favorables (Caicedo *et al.*, 2011).

Aunque es poco lo que se sabe acerca de la resistencia genética a *S. subterranea* f. sp. *subterranea*, los resultados de trabajos llevados a cabo hasta el momento indican que ésta puede estar bajo el

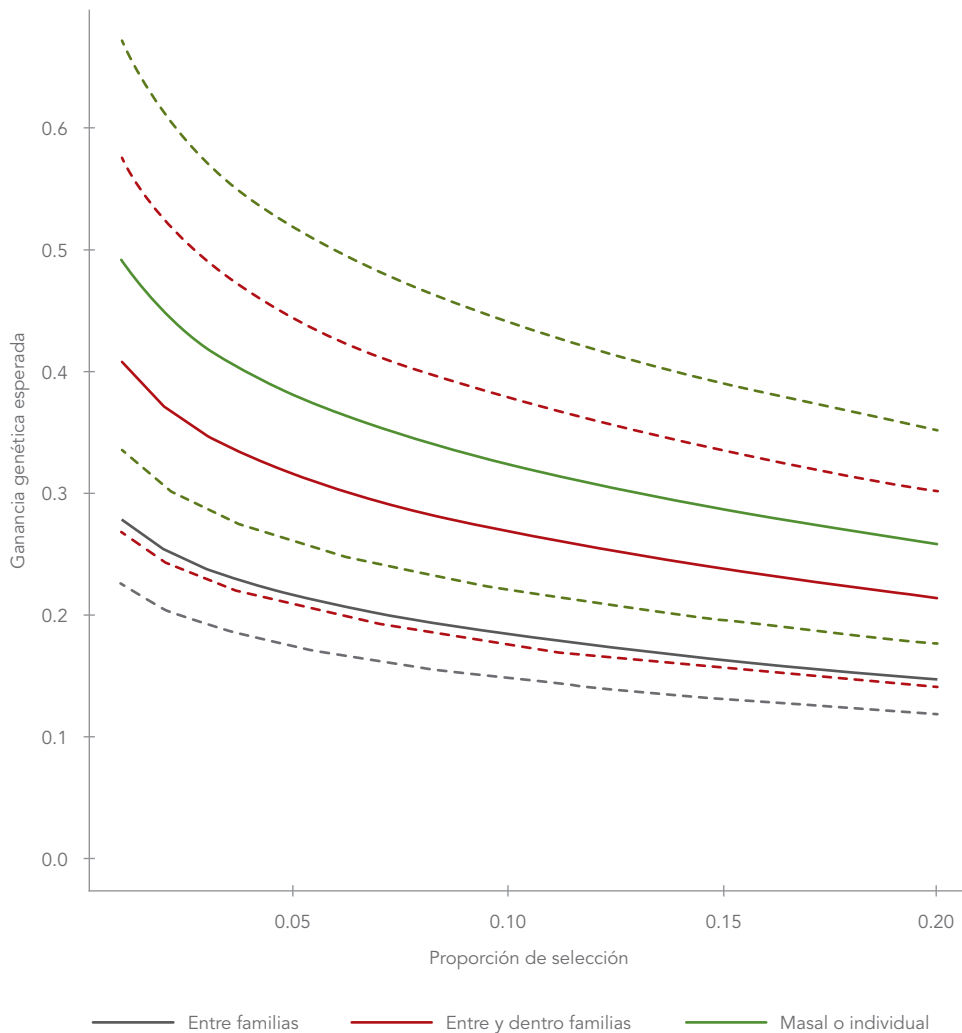


Figura 5. Ganancias genéticas esperadas en la población de *S. phureja* obtenidas con los diferentes métodos de selección, para la respuesta de resistencia a *S. subterranea* f. sp. *subterranea*.

La línea sólida representa el estimador bayesiano de la ganancia genética y la línea discontinua representa el intervalo de alta densidad a posteriori de 90% para cada método de selección evaluado.

control de varios genes y que es poligénicamente heredada (Wastie, 1991, Wastie, 1994). La resistencia poligénica normalmente reduce el porcentaje de inóculo que causa la infección mediante tres mecanismos que pueden retrasar el inicio de una epidemia: al reducir el porcentaje de infecciones

exitosas por el inóculo inicial, al reducir el nivel general de la enfermedad y por lo tanto el nivel de inóculo que sobrevive para iniciar un nuevo ciclo de la enfermedad y al reducir el radio progenie/parental a valores de uno o menores que éste (Vanderplank, 1982).

Conclusiones

El nivel de inóculo del suelo no tiene efecto significativo sobre la infección y desarrollo de la enfermedad. Confirmando así que la severidad no dependen de la concentración del inóculo sino de la susceptibilidad del clon.

En general, al observar la respuesta de los clones de las 26 familias de hermanos medios se encuentra que la población fue afectada por sarna polvosa en un amplio rango de infección confirmando la herencia cuantitativa de la característica.

Las familias maternas 61, 126, 205, 138 y 8 forman el grupo de las cinco familias más resistentes, es decir, con menor valor de severidad, mientras que las familias 34, 31, 38, 45 y 15 se presentan como las más susceptibles, lo que indica altos valores de severidad.

Utilizando bioensayos, los valores de heredabilidad de la resistencia a *S. subterranea* f. sp. *subterranea* fueron altos, independiente del método de selección empleado, indicando justamente un componente genético amplio del carácter, y que el componente ambiental no influye significativamente en su expresión. Esto permitirá a los mejoradores usar

genotipos resistentes y estables de papa como progenitores en mejoramiento para desarrollar cultivares comerciales de papa superiores con resistencia al "agallamiento radical por *Spongospora*".

Agradecimientos

Esta investigación fue financiada a través del proyecto 20101009282 - Jóvenes Investigadores 2010, el cual fue cofinanciado por COLCIENCIAS y la Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín, y por el Área Curricular de Producción Agraria Sostenible. La presente investigación se desarrolló en los Laboratorios de Sanidad Vegetal del Politécnico Colombiano Jaime Isaza Cadavid, y de Mejoramiento Genético de Plantas de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín. Los autores expresan sus agradecimientos a los integrantes de los grupos de investigación de Mejoramiento y producción de Especies Andinas y Tropicales (COL0039484) y al Grupo de Investigación en papa (COL0010065), que aportaron el recurso humano para desarrollar esta investigación.

Utilizando bioensayos, los valores de heredabilidad de la resistencia a *S. subterranea* f. sp. *subterranea* fueron altos.

BIBLIOGRAFÍA

1. Allard, R.W. 1999. Principles of plant breeding. Segunda edición. John Wiley and Sons, London. 254p.
2. Álvarez C., Rojas C. 2001. Evaluación de los efectos del cinc sobre la sarna polvosa en raíces de papa de la variedad Diacol Capiro. Tesis de grado para optar al título de Ingeniero Agrónomo. Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias.
3. Baldwin, S. J.; Genet, R. A.; Butler, R. C.; Jacobs J. M. 2008. A greenhouse assay for powdery scab (*Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*) resistance in potato. Potato research 51. 163 - 173.
4. Beltran, E.; Gilchrist, E.; Jaramillo, S.; Reynaldi, S. 2009. Influencia de las condiciones de incubación sobre la activación de zoosporas de *Spongospora subterranea*, en busca de un inóculo para el estudio de la sarna polvosa. Revista Facultad Nacional de Agronomía. Medellín 62(2): 5055-5062.
5. Borém, A.; Miranda, G. 2007. Melhoramento de plantas. 4ta edición. Universidad Federal de Viçosa. Brasil.
6. Burgess, P.J.; Burnett, F.J.; Brereton, P.S.; Wale, S.J.; Sinclair, A.H. 1992. An overview of the influence of zinc on the severity of powdery scab in potatoes. Aspects of Applied Biology 33: 143-50.
7. Cotes, J.M., González, E.P., Zuluaga, C.M., Morales, J.G., Marín, M.A.; Nústez, C.E. 2012. Informe técnico de investigación proyecto "Evaluación fenotípica y genotípica de la colección de *Solanum phureja* por su resistencia a *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*". Universidad Nacional de Colombia y Politécnico Colombiano Jaime Isaza Cadavid 94 p.
8. Cruz, C.D.; Carneiro, P.C. 2003. Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. Vol 2. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa (UFV). 585 p.
9. Ebbels, D.L. 1983. Incidence of tuber diseases in classified seed potatoes harvested in England and Wales, 1974 – 77. Plant Pathology 32: 145 – 150.
10. Falconer, D.S.; Macray, T. 1996. Introduction to quantitative genetics. 4th edition. England: Longman. 464 p.
11. Falloon, R.E.; Russell, A.G.; Wallace, A.R.; Butler, R.C. 2003. Suceptibility of potato (*Solanum tuberosum*) cultivars to powdery scab (caused by *Spongospora subterranea*), and relationships between tuber and root infection. Australasian Plant Pathology 32: 377-385.
12. Falloon, R. 2008. Control of Powdery Scab of Potato: Towards Integrated Disease Management. American of Journal Potato Research 85:253–260.
13. Gallego, E.; J. Sánchez. 2008. MYCO-UAL. En: Universidad de Almería, Área de Botánica, <http://www.ual.es/GruposInv/myco-ual/plasmoph.htm>; Consulta en Marzo 2010.
14. González, E. P., Zuluaga, C. M., Morales, J.G.; Marín, M. A. 2009. Informe técnico de investigación proyecto "Evaluación fenotípica y genotípica de la colección de *Solanum phureja* por su resistencia a *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*". Universidad Nacional de Colombia y Politécnico Colombiano Jaime Isaza Cadavid. 12p.
15. Ghislain, M., Andrade, D., Rodríguez, F., Hijmans, R., Spooner D. 2006. Genetic analysis of the cultivated potato *Solanum tuberosum* L. Phureja group using RAPDs and nuclear SSRs. Theoretical and Applied Genetics 113: 1515-1527.

16. Hadfield J.D. 2010. MCMC Methods for Multi-Response Generalized Linear Mixed Models: The MCMCglmm R Package. *Journal of Statistical Software* 33: 1 – 22
17. Harrison, J.G; Searle, R.J.; Williams, N.A. 1997. Powdery Scab disease potato a review. Scottish Crop Research Institute. *Plant Pathology* 46: 7-25.
18. Herrera, C. 2000. Manejo integrado del cultivo de la papa. Manual técnico. Corpoica, Regional uno. 196 p.
19. Hooker, W.J. 1980. Compendium of Potato Diseases. American Phytopathological Society Press. St. Paul. MN. 125p.
20. Houser, A.; Davidson, R. 2010. Development of a Greenhouse Assay to Evaluate Potato Germplasm for Susceptibility to Powdery SCAF. *American Journal of Potato Research* 87:285–298.
21. Huamán, Z.; Spooner, D.M. 2002. Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* sect. *Petota*). *American Journal of Botany*. 89: 947-965.
22. Jaramillo, S.; Calderón, H.; Hincapié, L.A.; Afanador, L. 2004. Caracterización de la variabilidad molecular de *Spongospora subterranea* (Wall) Lagerh. f. sp. *subterranea* en las principales zonas paperas de Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Laboratorio de Estudios Moleculares. Medellín. Centro Virtual de Investigaciones en Papa (CEVIPAPA).<http://www.cevipapa.org.co>. 20 Noviembre de 2006.
23. Jaramillo, S.; Botero, J.M. 2007. Respuesta de diferentes poblaciones de *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea* a la rotación con dos variedades de papa (*Solanum tuberosum* ssp. *andigena*). *Revista Facultad Nacional de Agronomía* 60(2): 3859-3876.
24. Kirk, H.G. 2008. Mop-top virus, relationship to its vector. *American Journal of Potato Research*. 85: 261–265.
25. Lees, A.K. 2000. Summary of the session on past and present research on powdery scab. Past and present Research: Powdery SCAF. En *Proceedings of the First European Powdery scab Workshop, 2000*. Aberdeen, Scotland, July 20-22. (Merz U.; Lees A.K., eds). 55-57 p.
26. Lees, A.K.; Van de Graaf, P.; Wale, S. 2008. The Identification and Detection of *Spongospora subterranea* and Factors Affecting Infection and Disease. *American Journal of Potato Research*. 85:247–252.
27. Merz, U. 1993. Epidemiological aspects of powdery scab of potatoes caused by *Spongospora subterranea*. En: *Proceedings of the 2nd symposium of the International Working Group on Plant Viruses with Fungal Vectors, Montreal*. 104 – 106 p.
28. Merz, U. 2000. Powdery scab. Research in Switzerland. Past and present Research: Powdery SCAF. En *Proceedings of the First European Powdery scab Workshop, 2000*. Aberdeen, Scotland, July 20-22. (Merz U.; Lees A.K., eds). 67-71 p.
29. Merz, U. 2008. Powdery Scab of Potato—Occurrence, Life Cycle and Epidemiology. *American Journal of Potato Research* 85: 241-246.
30. Merz, U.; Falloon, R.E. 2009. Review powdery scab of potato increased knowledge of pathogen biology and disease epidemiology for effective disease management. *American Journal of Potato Research* 52: 17-37.
31. Nakayama, T.; Horita, M.; Shimanuki, T. 2007. *Spongospora subterranea* soil contamination and its relationship to severity of powdery scab on potatoes. *Journal of General Plant Pathology*. 73: 229–234.
32. Nitzan, N.; Haynes, K.; Miller, J. 2010. Genetic stability in potato germoplasm for resistance to root galling caused by pathogen *Spongospora subterranea*. *American Journal of Potato Research*. 87:497–501.

33. Orozco, F. 2012. Evaluación de la heredabilidad y selección combinada en un población de *Solanum phureja* Juz et Buk por resistencia a *Spongospora subterranea* (Wallr) Lagerh f. sp. *subterranea* Tomlinson y *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary. Tesis de grado para optar al título de Magíster en Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias.
34. Ortiz, R.; Huaman, Z. 1996. Inheritance of morphological and tuber characteristics. En: Potato Genetics. BRADSHAW J.; MACKAY R. (Ed.). CAB International, London. 285-319p.
35. Porras, P. 2000. Guía para papa criolla "Clon 1". En: Papas colombianas con el mejor entorno ambiental. Fedepapa, Bogotá. 65-66 p.
36. Qu, X.; Christ, B. 2006. Single Cystosorus Isolate Production and Restriction Fragment Length Polymorphism Characterization of the Obligate Biotroph *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*. Plant Pathology 96 (10): 1157-1163.
37. Rivera, J.E.; Herrera, A.; Rodríguez, L.E. 2006. Evaluación sensorial en productos procesados de papa criolla (*Solanum phureja*) y su importancia para el fitomejoramiento. Fitotecnia Colombiana 6(2): 9-25.
38. R Development Core Team. 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
39. Rodríguez, D.; Nústez, C.; Cotes, J.M.; Rodríguez, L. E. 2011. Heredabilidad del contenido de proteína total en papa diploide *Solanum tuberosum* grupo *Phureja*. *Bragantia*, Campinas, 70 (4): 759-766.
40. Rodríguez, L.E.; Nústez, C.E.; Estrada, N. 2009. Criolla Latina, Criolla Paisa y Criolla Colombia, nuevos cultivares de papa criolla para el departamento de Antioquia (Colombia). *Agro-nomía Colombiana* 27(3): 289-303.
41. Sieverding, E. 1983. Manual de métodos para la investigación de la micorriza vesículo arbuscular en el laboratorio. CIAT, Cali, Colombia. 56 p.
42. Sorensen, D.; Gianola, D. 2002. Likelihood, Bayesian, and MCMC Methods in Quantitative Genetics. First Edition. Springer-Verlag, New York.
43. Spooner, D.M.; Salas A. 2006. Structure, biosystematics, and genetic resources. pp. 1-39. En: Gopal, J. y S.M.P. Khurana. (eds.). Handbook of potato production, improvement, and post-harvest management. Haworth's Press, New York, NY.
44. Torres, H.; Pachecho, M.A.; French, E.R. 1995. Resistance of potato to powdery scab (*Spongospora subterranea*) under Andean field conditions. *American of Journal Potato Research* 10: 355-363.
45. Van de Graaf; Lees, A.F.; Duncan, J.M. 2005. Effect of soil inoculum level and environmental factors of potato powdery scab caused by *Spongospora subterranea*. *Plant Pathology* 54: 22-28.
46. Van De Graaf, J.; Wale, S. J.; Lees, A. K. 2007. Factors affecting the incidence and severity of *Spongospora subterranea* infection and galling in potato roots. *Plant Pathology* 56: 1005-1013.
47. Vanderplank, J. E. 1982. Host-pathogen interactions in plant disease. Academic Press. New York. 143 -177 pp.
48. Wastie, R. L. 1991. Resistance to powdery scab of seedling progenies of *Powdery*. *Potato Research* 34: 249 - 252.
49. Wastie, R. L. 1994. Inheritance of resistance to fungal diseases of tubers. En: *Potato Genetics*. CAB International. UK. 411 - 427 p. *Potato Research* 34: 249 - 252.