

CARACTERIZACIÓN DEL HOLOPARASITISMO DE *Orobanche ramosa* EN TOMATE BAJO CONDICIONES DE CAMPO

Characterization of the holoparasitism of *Orobanche ramosa* on tomatoes under field conditions.

Jorge Díaz S.^{1*}, Hernán Norambuena M.¹ y Francisca López-Granados.²

ABSTRACT

Field studies were conducted between 1999 and 2002, in Angol, Chile (37°45' S, 72°44' W) to determine the phenology of the system *Orobanche ramosa* – tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.), to characterize the influence of holoparasitism on the growth and development of the host and the productive response at three planting dates (early, normal and delayed). The *O. ramosa* phenology includes underground and aerial phases, defining a total of six development stages: “a”: nodule; “b”: nodule with initial crown roots; “c”: shoot bud already visible; “d”: shoot bud and crown root developed; “e”: shoot development; and “f”: shoot emerged from soil surface. The underground phase began with the establishment of the parasite, the first phenological event (stage “a”) being detected between 120 to 250 degree-days (DG), and the aerial phase (stage “f”) began when 550 DG of thermal requirements was surpassed. These phases occurred at flowering and fruit set of the host, respectively. The mean life cycle of the system *O. ramosa* - tomato was completed with 1,180 DG or 132 days after planting (DDT). Parasitism of *O. ramosa* altered morphological parameters and the distribution of dry matter in the host before the emergence of *O. ramosa*, the aerial components being most effected. It translated into important losses of production at the planting dates, which varied between 77 and 81%. Therefore, advancing or delaying the planting date does not constitute an efficient cultural practice for tomato fields to escape *O. ramosa* parasitism.

Key words: host, phenology, morphology, degree-days, planting date.

RESUMEN

Se realizaron estudios de campo entre 1999 y 2002, en Angol, Chile (37°45' lat. Sur, 72°44' long. Oeste) para determinar la fenología del complejo orobanche-tomate (*Orobanche ramosa* L.-*Lycopersicon esculentum* Mill.), caracterizar la influencia del holoparasitismo en el crecimiento y desarrollo del hospedero, y la respuesta productiva en tres épocas de plantación (temprana, normal y tardía). La fenología de *O. ramosa* comprende una fase subterránea y otra aérea, definiéndose un total de seis estados de desarrollo: “a”: nódulo; “b”: nódulo con raíz de escaso desarrollo; “c”: aparición de yema; “d”: yema y raíz desarrollada; “e”: vástago desarrollado; y “f”: vástago emergiendo sobre la superficie del suelo. La fase subterránea se inició con el establecimiento del fitoparásito, detectándose el primer evento fenológico (estado “a”) entre 120 a 250 días grado (DG), y la fase aérea (estado “f”) comenzó cuando se superó los 550 DG de requerimientos térmicos. Dichas fases coincidieron con la floración y fructificación del hospedero, respectivamente. El ciclo de vida promedio de *O. ramosa* se completó con 1.180 DG ó 132 días después del trasplante (DDT). El parasitismo alteró parámetros morfológicos y distribución de la materia seca en el hospedero antes de la emergencia de *O. ramosa*, siendo el componente aéreo (follaje) el más afectado. Ello se tradujo en importantes pérdidas de producción en las épocas de plantación, las que variaron entre 77 y 81%. Por lo tanto, adelantar o retrasar la plantación de tomate no constituye una práctica cultural eficiente para escapar al efecto del parasitismo de *O. ramosa*.

Palabras clave: hospedero, fenología, morfología, días grado, épocas de plantación.

Investigación financiada por FONDO SAG (IX1-55-0199).

¹ Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Centro Regional de Investigación Carillanca, Casilla 58-D, Temuco, Chile. E-mail: jdiaz@inia.cl *Autor para correspondencia.

² Instituto de Agricultura Sostenible, CSIC, Apdo. 4084, 14080 Córdoba, España.

Recibido: 9 de noviembre de 2004. Aceptado: 12 de abril de 2005.

INTRODUCCIÓN

El orobanque (*Orobancha ramosa* L.) es una planta fanerógama y holoparásita, desprovista de clorofila y con sistema radical inactivo, que se instala a nivel de la raíz de numerosos cultivos y malezas hospederas. El proceso de infección conlleva a un déficit hídrico y nutritivo para la planta hospedero, traduciendo en una alteración del crecimiento y desarrollo con consecuencias en la producción y calidad (Stewart y Press, 1990). Información recopilada por Parker y Riches (1993) menciona al orobanque como un grave problema en diversos países de África, América, Europa y Oriente Medio, con pérdidas de producción de 16 a 32% en tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) y de 21 a 29% en tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.). En Chile, los limitados antecedentes indican que su introducción data de 1986 (Matthei, 1995), con una distribución entre los meridianos 30 y 38° lat. Sur (Díaz y Norambuena, 2001). Entre los diversos hospederos de *O. ramosa*, el tomate es uno de los cultivos más afectados, con disminuciones en el peso de fruto de 53 a 78% (Kogan, 1992) y pérdidas en el rendimiento que varían entre 77 a 85% (Díaz y Norambuena, 2001).

La fenología de especies del género *Orobancha* y sus efectos sobre el crecimiento y desarrollo del cultivo hospedero, han sido descritos en condiciones de campo en *O. crenata* parasitando leguminosas como haba (*Vicia faba* L.), lenteja (*Lens culinaris* Medic.), arveja (*Pisum sativum* L.) y vicia (*Vicia sativa* L.) (Mesa-García y García-Torres, 1986; Arjona-Berral *et al.*, 1987) y *O. cernua* en maravilla (*Helianthus annuus* L.) (Castejón-Muñoz *et al.*, 1993). Además, mediante experimentos en maceta bajo condiciones controladas, se ha caracterizado la interacción entre *O. ramosa* y berenjena (*Solanum melongena* L.) (Kogan y Lira, 1997), y *O. aegyptiaca* en tomate (Barker *et al.*, 1996). Estos estudios han relacionado eventos fenológicos de *Orobancha* e interacciones con el hospedero a través de una escala de tiempo, que considera los días transcurridos después de la siembra o plantación del cultivo. La temperatura es uno de los principales factores abióticos que determinan el crecimiento de las plantas, considerándose que la acumulación de unidades de calor sobre un umbral base o días grado (DG) es un sistema más preciso para caracterizar y predecir el desarrollo de cultivos (Zalom y Wilson, 1999), y monitorear el ciclo

biológico de plagas en tomate (Universidad de California, 1985).

Caracterizar la sincronización del ciclo de vida del orobanque con el cultivo hospedero, permite determinar la fase fenológica en que la maleza parásita comienza a competir y alterar el desarrollo normal del cultivo, elemento esencial en la planificación y aplicación de estrategias eficaces de control. Una práctica cultural para escapar a la presión de una determinada plaga y evitar pérdidas en la producción, es variar la época de establecimiento del cultivo hospedero. Se ha demostrado que adelantar o retrasar la siembra del cultivo, incide en los niveles de infección en especies de *Orobancha* y, por consiguiente, se mejora la producción de cultivos hospederos (Mesa-García y García-Torres, 1986; Castejón-Muñoz *et al.*, 1993; López-Granados y García-Torres, 1997).

En este trabajo se presentan resultados de campo de la interacción *O. ramosa* y tomate, caracterizando la fenología de la maleza parásita, impacto del parasitismo sobre parámetros morfológicos y distribución de la materia seca en componentes del hospedero, utilizando DG, y el efecto del fitoparásito sobre la productividad del cultivo en tres épocas de plantación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los experimentos se realizaron en Los Confines, Angol (37°45' lat. Sur, 72°44' long. Oeste) en un suelo de textura franco arenosa correspondiente a la serie Anilehue (Fluventic Haploxerolls, Mollisol) (CIREN, 1999) con 4 a 5% de materia orgánica, pH de 6 a 6,5 y con un historial de altos niveles de infestación de orobanque. Se utilizaron plántulas de tomate cv. Cal Ace (hábito de crecimiento indeterminado), las que se trasplantaron a raíz cubierta (speedling) al estado de tres a cuatro hojas. Para el control de malezas se aplicó metribuzina en dosis de 0,48 kg ha⁻¹, y posteriormente limpiezas manuales (dos a tres) según emergencia de las malezas con la precaución de no dañar plantas de orobanque. La fertilización fue según análisis de suelo con 250 kg ha⁻¹ de P₂O₅ localizado al surco como superfosfato triple; 300 kg ha⁻¹ de N parcializado a la plantación (150 kg ha⁻¹), floración (50 kg ha⁻¹), cuaja (50 kg ha⁻¹) y producción (50 kg ha⁻¹) como salitre sódico; K₂O en 100 kg ha⁻¹ a la plantación y 80 kg ha⁻¹ a la cuaja en las formas de muriato de potasio y sulphomag;

20 kg ha⁻¹ de S como sulpomag y 0,5 kg ha⁻¹ de B a la plantación como boronatrocalcita. Las plantas se manejaron en un sistema de conducción tipo parronal sin poda (experimento de fenología y morfología), y con poda a dos ramas (experimento de épocas de plantación), y riego por goteo con un gasto diario de 0,75 L h⁻¹ por gotero.

En base a la información de temperatura máxima y mínima diaria (Estación La Mona, 37° 48' lat. Sur y 72°39' long. Oeste, Dirección General de Aguas) se calcularon temperaturas promedio por semana desde plantación a fin del ciclo (Figura 1) y DG a través de la siguiente fórmula:

$$T_t = \Sigma (T_a - T_b)$$

donde T_t es el tiempo térmico en DG, T_a es la temperatura media diaria y T_b es la temperatura base (10°C) para el desarrollo del cultivo (Universidad de California, 1985).

Experimento de fenología

El cultivo se estableció el 17, 21 y 21 de noviembre, de las temporadas 1999-2000, 2000-2001 y 2001-2002, respectivamente. Las observaciones fenológicas se realizaron en plantas parasitadas durante las tres temporadas, desde los 15 a 135 días después del trasplante (DDT), y con una frecuencia de 15 a 20 días. La unidad experimental fue de 3,6 x 9 m con seis repeticiones en 1999-2000 (378 plantas disponibles), y cuatro repeticiones en 2000-2001 y 2001-2002 (252 plantas disponibles por temporada). El tamaño de la muestra fue de una planta al azar por repetición en cada una de las ocho evaluaciones por temporada. Cada planta de tomate se extrajo con su sistema radical desde un volumen de suelo de 50 x 50 x 50 cm. Las plantas de orobanque se recolectaron junto con el sistema radical de la planta de tomate, se lavaron prolijamente con agua para eliminar partículas de suelo y se tamizaron para recuperar restos de raíces y plantas de orobanque.

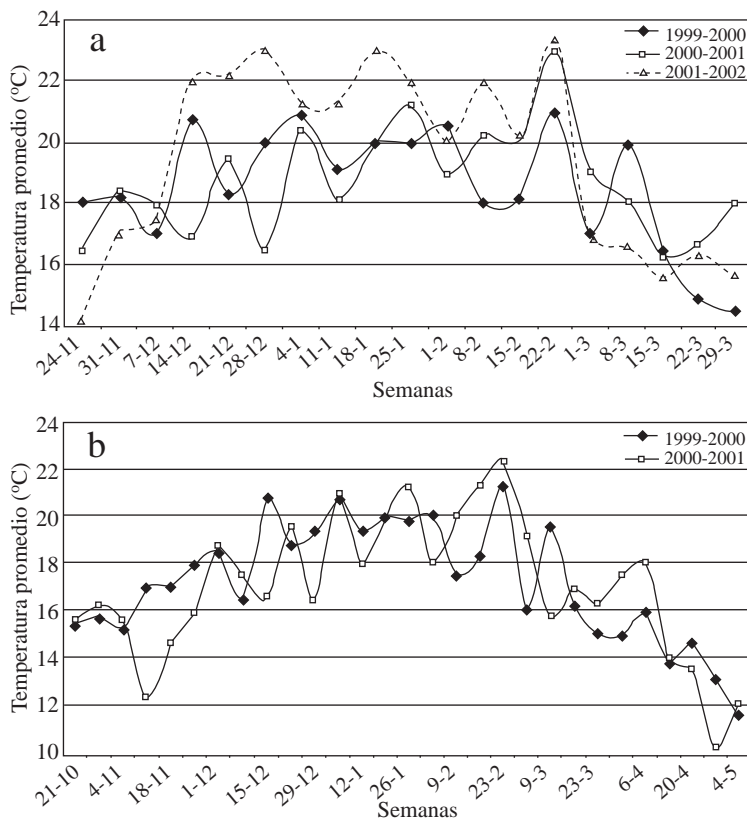


Figura 1. Temperatura promedio semanal durante a) desarrollo del estudio de fenología en tres temporadas, y b) estudio de épocas de plantación en dos temporadas.
Figure 1. Weekly average temperature during a) development of phenology study in three seasons, and b) study of planting date in two seasons.

La fenología del cultivo se caracterizó sobre la base de descriptores agronómicos (Universidad de California, 1985), y en la maleza parásita se utilizó la escala desarrollada por Mesa-García y García-Torres (1986) correspondiente a los estados: “a”: nódulo; “b”: nódulo con raíz de escaso desarrollo; “c”: aparición de yema; “d”: yema y raíz desarrollada; “e”: vástago desarrollado emergiendo de la yema; y “f”: vástago emergiendo sobre la superficie del suelo. La severidad de infección (SI), índice que corresponde al número de plantas de orobanque por planta de tomate, se evaluó contando el número de plantas de orobanque instaladas en la raíz de cada planta de tomate. Se determinó la SI promedio y la desviación estándar para cada una de las evaluaciones.

Experimento de morfología

Se estableció el 21 de noviembre de las temporadas 2000-2001 y 2001-2002, sobre suelo naturalmente infestado con semilla del parásito (tratamiento con infestación) y suelo esterilizado con dazomet en dosis de 60 g m⁻² (tratamiento sin infestación). Para la caracterización del efecto del parasitismo sobre la morfología de las plantas del cultivo y la producción, se registró el número de hojas, ramas y racimos florales, y peso de fruto en planta parasitada y no parasitada. Las plantas de orobanque se colectaron con el mismo procedimiento de extracción del experimento anterior. El material vegetal se secó a 60°C hasta peso constante, para determinar materia seca de follaje (ramas y hojas) y raíz de tomate, y materia seca de orobanque. En este estudio se utilizó un diseño experimental de bloques completos al azar con tres repeticiones y un tamaño de parcela de 3,6 x 9 m. En cada uno de los ocho muestreos realizados durante el ciclo de vida del complejo parásito-hospedero, se evaluó una planta de tomate por repetición en la hilera central de cada parcela. Se calcularon promedio y desviación estándar de los parámetros medidos en la maleza parásita y cultivo. La producción total de frutos por planta se evaluó de una muestra de tres plantas por repetición, y los resultados obtenidos fueron sometidos a ANDEVA y prueba de Tukey ($P \leq 0,05$) para la comparación de medias.

Experimento de épocas de plantación

El cultivo se estableció durante las temporadas 1999-2000 y 2000-2001, y en tres épocas: temprana (14 y 15 de octubre), normal (17 y 16 de noviembre), y tardía (21 y 21 de diciembre). La plantación

en cada época se realizó en suelo infestado (tratamiento con infestación), y suelo esterilizado con bromuro de metilo en dosis de 70 g m⁻² hasta una profundidad de 45 cm (tratamiento sin infestación). Se realizaron evaluaciones de rendimiento en tres plantas por repetición, con una frecuencia de dos a tres cosechas por semana. En la maleza parásita se determinó el número de plantas que emergieron a la superficie a los 75 y 100 días después del trasplante (DDT) en tres plantas por repetición, utilizando un cuadrante de 50 x 50 cm y tomando como centro cada planta evaluada.

El diseño experimental correspondió a bloques completos al azar con tres repeticiones, en un arreglo factorial con tres épocas de plantación y suelo con y sin infestación. El tamaño de la parcela fue de 3,6 x 3 m, con tres hileras de plantación a 1,2 m de distancia entre hilera y 0,5 m sobre la hilera (21 plantas). Los resultados se sometieron a ANDEVA y para la comparación de medias se utilizó la prueba de diferencia mínima significativa (DMS, 5%) con el programa computacional SAS (SAS Institute, 1989).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Fenología

El ciclo vital de *O. ramosa* comprende una fase subterránea y otra aérea, que se inicia con la germinación de la semilla y conexión del tubo germinativo con el tejido vascular del hospedero (instalación), formándose una estructura denominadahaustorio. El primer evento fenológico de la fase subterránea, correspondiente al estado de nódulo (“a”) se detectó con una acumulación térmica de 120 DG en 1999-2000, y de 233 y 262 DG en las siguientes dos temporadas. Cuando las unidades de calor superaron los 550 DG (60 a 75 DDT), el orobanque inició la fase aérea con la emergencia de los tallos sobre la superficie del suelo (estado “f”). Una vez alcanzado este estado, floreció rápidamente con requerimientos térmicos que variaron entre 643 a 848 DG, y finalizó el ciclo con la apertura de la cápsula (diseminación de la semilla) cuando se superaron los 1.100 DG en las tres temporadas (Cuadro 1).

En la temporada 1999-2000 a los 130 DDT el 27% de las plantas alcanzaron el estado “f”, mientras que en 2000-2001 y 2001-2002 con SI comparativamente inferiores a la primera temporada, la emergencia se incrementó a niveles de 85 y 51%, a los

**Cuadro 1. Caracterización de estados fenológicos de *Orobancha ramosa* y tomate en función de días grado (DG) y días después del trasplante (DDT).
Table 1. Characterization of phenological stages of *Orobancha ramosa* and tomatoes as a function of degree-days (DG) and days after planting (DDT).**

DDT	DG	Temporada agrícola	Estado de desarrollo del tomate	Estado de desarrollo de <i>O. ramosa</i> (%) ¹						Descripción del estado f	SI ²
				a	b	c	d	e	f		
15	120	1999-2000	Vegetativo	40	30	23	7				17 (9,6)
15	110	2000-2001	Vegetativo								0 (0)
15	89	2001-2002	Vegetativo								0 (0)
30	251	1999-2000	Floración	20	31	29	14	4			52 (28,0)
30	233	2000-2001	Inicio floración	80	20						5 (2,6)
30	262	2001-2002	Inicio floración	100							3 (3,2)
42	360	1999-2000	Cuaja	5	17	44	21	11	2		216 (98)
40	303	2000-2001	Floración	25	58	17					17 (3,8)
45	441	2001-2002	Cuaja	2	13	37	22	26			15 (6,6)
63	567	1999-2000	Fructificación (FV) ³		7	25	22	27	18	Emergencia	389 (66)
60	495	2000-2001	Cuaja	4	18	25	32	21			42 (20,5)
60	621	2001-2002	Fructificación (FV)		7	27	25	34	7	Emergencia	15 (7,2)
76	699	1999-2000	Fructificación (FV)		4	12	30	36	18	Floración	283 (30)
75	643	2000-2001	Fructificación (FV)		8	33	22	25	11	Emergencia-floración	95 (34)
80	848	2001-2002	Fructificación (FV)		11	14	16	36	24	Floración	42 (21)
90	812	1999-2000	Fructificación (FR)		2	12	30	34	22	Cápsula	232 (49)
95	870	2000-2001	Fructificación (FR)		2	18	20	27	33	Cápsula	103 (35)
95	1025	2001-2002	Fructificación (FR)		7	15	18	23	37	Cápsula	60 (9,5)
105	956	1999-2000	Fructificación (FR)		18	23	32	32	27	Cápsula	120 (34)
115	1035	2000-2001	Fructificación (FR)		13	17	18	18	53	Cápsula	90 (16)
110	1117	2001-2002	Fructificación (FR)		9	24	13	13	54	Cápsula	47 (3,2)
130	1126	1999-2000	Senescencia		2	19	27	25	27	Cápsula abierta	118 (30)
135	1175	2000-2001	Senescencia		2	6	6	7	85	Cápsula abierta	48 (13)
130	1235	2001-2002	Senescencia		2	6	21	20	51	Cápsula abierta	39 (4,2)

¹: Porcentaje de ocurrencia de los estados de desarrollo de *O. ramosa* (a: nódulo; b: nódulo escaso desarrollo; c: aparición yema; d: yema y raíz desarrollada; e: vástago desarrollado; f: vástago emergiendo sobre la superficie del suelo), respecto de la cantidad total de plantas de orobanche ó SI.

²: SI = Severidad de infección (N° de plantas de *O. ramosa*/planta de tomate), entre paréntesis la desviación estándar.

³: FV: fruto verde; FR: fruto rojo.

135 y 130 DDT, respectivamente (Cuadro 1). La supervivencia o capacidad de emergencia de las plantas de orobanque está interrelacionada con la instalación, ya que las primeras plantas en conectarse a la raíz del cultivo hospedero tienen mayores posibilidades de emerger (López-Granados y García-Torres, 1993b). Del total de plantas de orobanque instaladas en la raíz de tomate no todas alcanzan el estado "f", probablemente por la competencia intraespecífica ocurrida durante la fase subterránea, la que se acentúa con altos niveles de infección (Mesa-García y García-Torres, 1986; López-Granados y García-Torres, 1993a).

Se debe destacar la coexistencia simultánea de una amplia gama de estados de desarrollo de *O. ramosa* parasitando a tomate, aunque se observó una tendencia a concentrarse en dos a tres estados para determinados eventos fenológicos del cultivo hospedero. En la medida que el calor acumulado superó los 800 DG, la mayoría de las plantas de orobanque se agruparon hacia los estados de mayor desarrollo como "d" a "f" (Cuadro 1). La variabilidad fenológica de orobanque parasitando a tomate fue mayor a la reportada en el sistema *O. cernua*-maravilla (Castejón-Muñoz *et al.*, 1993) y *O. crenata* parasitando a haba, lenteja, arveja y vicia (Mesa-García y García-Torres, 1986; Arjona-Berral *et al.*, 1987). Este comportamiento fenológico se debería en cierta medida a la germinación continua en el tiempo de las especies de *Orobancha* (López-Granados y García-Torres, 1993b), originando la subsistencia del fitoparásito en distintos estados de desarrollo de tomate. La temperatura es uno de los factores abióticos de mayor influencia en la germinación de especies de *Orobancha* (Pieterse y Verkleij, 1994), estimándose un óptimo de 20°C o levemente superior (Ter Borg, 1986). Estas condiciones de temperaturas promedio semanales en torno a 20°C se dieron durante la mayor parte del ciclo de vida del sistema orobanque-tomate en las tres temporadas de estudio (Figura 1a).

A pesar de la gran variabilidad fenológica del orobanque con los del cultivo hospedero, se apreció consistencia entre determinados estados de ambas especies. El estado "a" sincronizó mayoritariamente con el de floración del tomate (emisión del primer racimo floral), el estado "f" (emergencia) con el de fructificación (fruto verde), y la apertura de cápsula con la senescencia del cultivo (Cuadro 1). En otros sistemas estas fases fenológicas de *Orobancha* se

han observado en estados más tempranos del cultivo hospedero. En *O. crenata* parasitando haba, arveja y lenteja, y *O. cernua* parasitando a maravilla, el estado "a" sincronizó con la fase vegetativa y en el estado "f" se constató un traslape entre las fenofases vegetativa a floración de los cultivos hospederos (Mesa-García y García-Torres, 1986; Arjona-Berral *et al.*, 1987; Castejón-Muñoz *et al.*, 1993). Esta relación sincrónica de estados fenológicos entre maleza parásita y cultivo hospedero tiene importancia para definir estrategias de control, particularmente para la toma de decisión del momento de aplicación de herbicidas postemergentes (Castejón-Muñoz *et al.*, 1990), durante la fase no visible o subterránea del orobanque (Díaz, 2004).

Los requerimientos promedio de calor durante las tres temporadas para el ciclo de vida de *O. ramosa* alcanzaron a 1.180 DG, lo que se completó con un promedio de 132 DDT desde iniciada la instalación (estado "a") hasta el fin del ciclo biológico (cápsula abierta), período que fue superior al observado por Kogan (1994). Las fases subterránea y aérea de orobanque se sucedieron en una proporción similar del total de DG para completar su ciclo biológico. La prolongada duración del estado "f" o fase aérea, unida a las características de floración acropétala e indeterminada de orobanque permitiría producir elevadas cantidades de semilla, lo cual constituye una estrategia importante de supervivencia y dispersión de la maleza parásita. En estos atributos poblacionales influyen notablemente las variadas prácticas culturales (poda, conducción y riego) y las numerosas cosechas que se realizan en tomate para consumo fresco, actividades que coinciden con la extensa etapa reproductiva de orobanque, facilitando la diseminación de la semilla a otros sectores cercanos a los focos de infestación.

Morfología

El fitoparásito afectó negativamente el crecimiento vegetativo y reproductivo del hospedero, disminuyendo el número de hojas, ramas, racimos florales y peso de frutos (Figura 2). No se detectó aborto floral como el reportado por Kogan y Lira (1997) en el complejo orobanque-berenjena. El tomate respondió al parasitismo disminuyendo componentes estructurales y reproductivos antes de la emergencia de orobanque, particularmente durante la temporada 2000-2001, en que las plantas sanas contrastaron con las parasitadas en todos los parámetros morfológicos a partir de los 303 DG hasta finales del ciclo. La disminución de la materia seca del

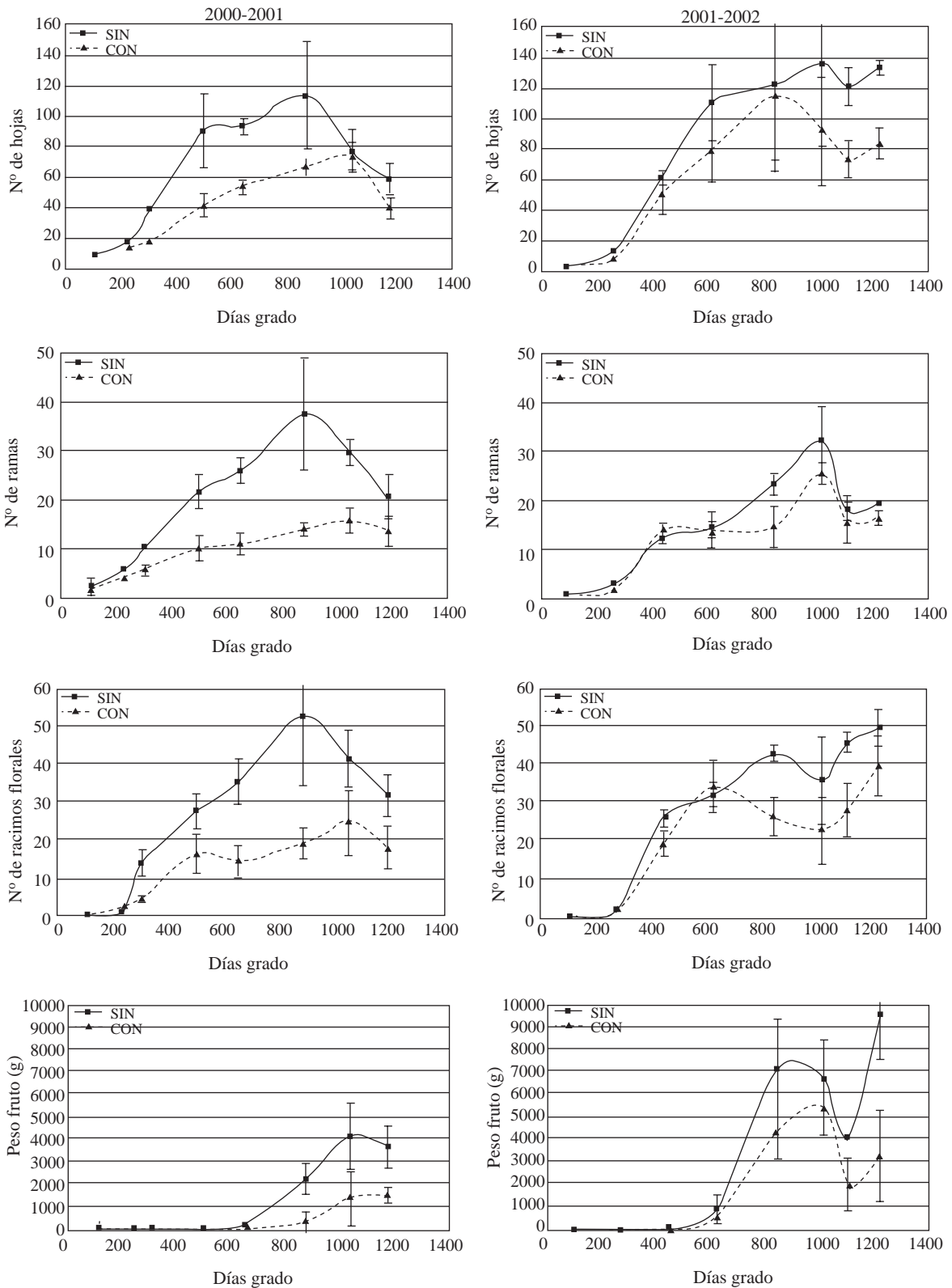


Figura 2. Respuesta del cultivo hospedero en parámetros morfológicos y peso de fruto en planta parasitada (CON) y no parasitada (SIN) (2000-2001 y 2001-2002). Las barras verticales representan la desviación estándar.
Figure 2. Response of host crop in morphologic parameters and fruit weight in infested (CON) and non-infested (SIN) plants (2000-2001 and 2001-2002). Vertical bars indicate standard errors.

follaje (hojas y ramas) y raíz de tomate ocurrió a partir de 303 y 441 DG en 2000-2001 y 2001-2002, respectivamente (Figura 3). Al igual que en los parámetros morfológicos, dicho efecto fue previo a la emergencia del orobanque, y con el cultivo hospedero en su fase de floración a cuaja de fruto (Cuadro 1). En *O. aegyptiaca* parasitando tomate, bajo condiciones controladas, esto se observó sólo a partir de la emergencia de la maleza parásita (Barker *et al.*, 1996), confirmando la singularidad del complejo orobanque-tomate en comparación a otras asociaciones entre especies de *Orobanchae* y cultivo hospedero. La reducción en parámetros morfológicos y materia seca de tomate fue menos intensa en 2001-2002, lo que se debería a la menor SI (Cuadro 1), resultado concordante al de *O. crenata* parasitando haba, donde la alteración de parámetros morfológicos del hospedero dependió del nivel de infección (Mesa-García y García-Torres, 1984).

El menor número de hojas (Figura 2) tiene directa incidencia sobre la capacidad fotosintética, con lo cual disminuyeron los niveles de materia seca del follaje y raíz de tomate parasitado (Figura 3). El orobanque concentró porcentajes de materia seca próximos a 50% (2000-2001) y 30 % (2001-2002) del peso total hacia fines del ciclo de vida del cultivo, comportándose como un componente más en el destino de los fotosintatos, lo que afectó la tasa de partición hacia diferentes órganos y alteró el crecimiento y desarrollo del cultivo. Consecuentemente, en primera instancia se redujo el número de racimos florales, y posteriormente la producción de frutos (Figura 2), traducándose en pérdidas significativas de 68 y 45% en las temporadas 2000-2001 y 2001-2002, respectivamente (Cuadro 2). Esta influencia en el crecimiento y distribución de la materia seca entre follaje y raíz del hospedero ha sido constatada en otros complejos parásito-hospedero (Ter Borg, 1986; Graves, 1995; Barker *et al.*, 1996). El componente del hospedero más afectado por el efecto sumidero de orobanque correspondió al follaje, lo que se demuestra durante la etapa de máxima acumulación de materia seca de la maleza parásita, ocurrida a los 1.035 y 1.117 DG en 2000-2001 y 2001-2002, respectivamente. En dicha etapa las disminuciones del follaje alcanzaron a 66 y 20% versus 19 y 7% de raíz en ambas temporadas (Figura 3).

Durante el ciclo de vida del complejo parásito-hospedero, la relación entre materia seca de planta

parasitada y orobanque versus materia seca de planta no parasitada presentaron valores inferiores a 1, típicos de una relación parasítica. Sin embargo, durante el desarrollo del complejo hospedero-parásito en la temporada 2001-2002, se obtuvo un valor de 1,1 en la etapa de mayor acumulación de materia seca del fitoparásito (1.117 DG). Ocasionalmente se han reportado valores superiores a 1 en orobanque (Ter Borg, 1986; Kogan y Lira, 1997), lo que se debería a la acción de la maleza parásita como un sumidero extra de asimilados de la fotosíntesis, induciendo una producción neta mayor en el hospedero y consecuentemente una mayor capacidad de acumulación de materia seca en la maleza parásita (Ter Borg, 1986). La alteración en componentes morfológicos y distribución de la materia seca de tomate, sería en gran medida un reflejo de la perturbación fisiológica a nivel de asimilados de la fotosíntesis que es inducida por el fitoparasitismo, con las resultantes pérdidas significativas en la producción de frutos (Cuadro 2).

Estas modificaciones en las estructuras vegetativas y reproductivas del hospedero ponen de manifiesto que los esfuerzos de control deben apuntar hacia etapas tempranas del proceso de infección, a fin de evitar efectos negativos en el crecimiento y desarrollo del hospedero. Esta estrategia ha sido demostrada en otros cultivos, en que la aplicación de herbicidas se realiza durante los primeros estados fenológicos de la fase subterránea de especies de *Orobanchae* (Mesa-García y García-Torres, 1986; Castejón-Muñoz *et al.*, 1990; García-Torres y López-Granados, 1991; Parker y Riches, 1993; García-Torres *et al.*, 1994; López-Granados y García-Torres, 1998; Díaz, 2004).

Cuadro 2. Efecto del parasitismo de *Orobanchae ramosa* en la producción de frutos (g) por planta de tomate en dos temporadas.

Table 2. Effect of the parasitism of *Orobanchae ramosa* on the production of fruit (g) by tomato plants in two seasons.

Parasitismo	Producción frutos (g planta ⁻¹)	
	2000-2001	2001-2002
CON	3.220 a	15.780 a
SIN	10.198 b	28.575 b
CV, %	17,0	12,9

Letras distintas dentro de cada temporada (columna) son estadísticamente diferentes, según prueba de Tukey ($P \leq 0,05$).

Épocas de plantación

El ANDEVA para número de plantas de orobanque emergidas indicó un efecto significativo de la época de plantación a los 100 DDT, de la temporada a los

75 y 100 DDT, y de la interacción entre época y temporada a los 75 y 100 DDT (Cuadro 3). La emergencia de orobanque fue significativamente mayor en la temporada 1999-2000 que 2000-2001,

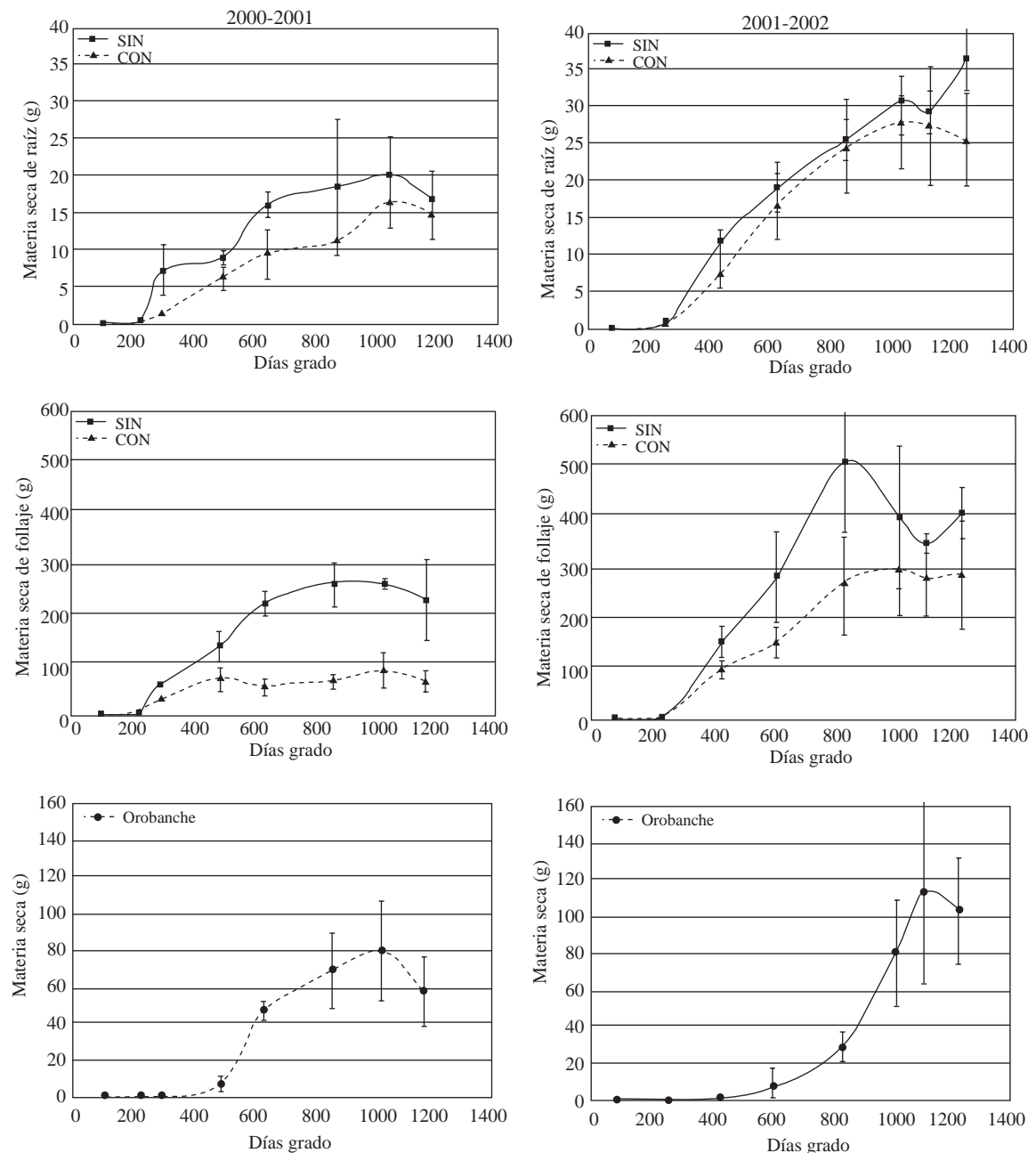


Figura 3. Respuesta del cultivo hospedero en materia seca (g) de raíz y follaje de planta parasitada (CON) y no parasitada (SIN), y de *Orobanche ramosa* (2000-2001y 2001-2002). Las barras verticales representan la desviación estándar.

Figure 3. Response of host crop in dry matter content (g) of roots and foliage of infested (CON) and non-infested (SIN) plants, and of *Orobanche ramosa* (2000-2001 and 2001-2002). Vertical bars indicate standard errors.

Cuadro 3. Plantas de *Orobanche ramosa* emergidas por planta de tomate según época de plantación y días después del trasplante (DDT) (1999-2000 y 2000-2001).

Table 3. Plants of *Orobanche ramosa* emerged per tomato plant according to planting date and days after planting (DDT) (1999-2000 y 2000-2001).

Temporada agrícola	Plantas de orobanque emergidas (N°)			
	Épocas de plantación			
	Temprana	Normal	Tardía	Promedio
	75 DDT			
1999-2000	31,3	15,0	10,7	19,0 A
2000-2001	0,4	6,0	11,7	6,0 B
Promedio	15,9	10,5	11,2	
CV, % = 45,8				
	100 DDT			
1999-2000	45,3	36,7	11,0	31,0 A
2000-2001	16,7	23,0	14,0	17,9 B
Promedio	31,0 a	29,8 a	12,5 b	
CV, % = 34,6				

Medias seguidas por letras minúsculas distintas en última fila y por letras mayúsculas distintas en última columna, difieren significativamente ($P \leq 0,05$), según prueba DMS.

y en la época de plantación temprana y normal respecto de la tardía. Esta diferencia entre temporadas puede deberse a que los meses de noviembre y diciembre de 2000 fueron menos temperados y de mayor variación térmica que los de 1999 (Figura 1b), influyendo en la capacidad de instalación del parásito en el hospedero y en el número de plantas emergidas. El efecto de la época de plantación del cultivo hospedero sobre la capacidad de emergencia de orobanque, se debería a que su ciclo de vida en la época temprana y normal se relacionó con temperaturas ambientales promedio más adecuadas para su establecimiento y desarrollo, mientras que en la tardía las temperaturas cayeron abruptamente a niveles inferiores a 16°C durante la fase de emergencia (Figura 1b). Consecuentemente, a los 100 DDT la emergencia de orobanque fue significativamente inferior en la época tardía respecto de la temprana y normal (Cuadro 3).

Los análisis de rendimiento del cultivo hospedero arrojaron efectos significativos del parasitismo, época de plantación, temporada, y en las interacciones entre parasitismo con época, y parasitismo con temporada (Cuadro 4). Las mejores condiciones de temperatura registradas en 1999-2000 permitieron el inicio más temprano y prolongado de la cosecha, con lo cual se obtuvo un rendimiento promedio que superó significativamente en un 40% al de la temporada 2000-2001 (Cuadro 4). En consideración a la mayor emergencia de plantas de orobanque en 1999-2000 (Cuadro 3), el efecto de la maleza parásita fue más severo en dicha temporada implicando

pérdidas próximas a 60.000 kg ha⁻¹ (disminución de 81%) y de casi 40.000 kg ha⁻¹ (disminución de 77%) en 2000-2001 (Cuadro 4).

Cuadro 4. Rendimiento (kg ha⁻¹) de tomate parasitado y no parasitado, según épocas de plantación en dos temporadas de evaluación.

Table 4. Yield (kg ha⁻¹) of infested and non-infested tomatoes according to planting date in two seasons of evaluation.

Tratamientos	Rendimiento (kg ha ⁻¹)	
	1999-2000	2000-2001
Con parasitismo		
Época: Temprana	15.573	15.587
Normal	14.949	11.464
Tardía	11.970	8.868
CV, %	31,0	20,6
Sin parasitismo		
Época: Temprana	103.191 a	71.514 a
Normal	71.426b	59.922 a
Tardía	51.239 c	24.225 b
CV, %	10,0	19,8
Promedio épocas		
Temprana	59.382 a	43.550 a
Normal	43.188b	35.693 a
Tardía	31.605 c	16.547 b
Promedio parasitismo		
Con	14.164b	11.973 b
Sin	75.285 a	51.887 a
Promedio temporadas	44.725A	31.930B

Coefficiente de Variación (CV) = 20,3%.

Medias seguidas por letras minúsculas distintas en cada columna y letras mayúsculas distintas en última fila, difieren significativamente, según prueba DMS ($P \leq 0,05$).

En ambas temporadas del estudio, las plantas de tomate no parasitadas presentaron una respuesta positiva en el rendimiento, particularmente en la temporada 1999-2000, cuando se adelantó la plantación respecto de la normal, y mermas significativas en ambas temporadas cuando ésta se atrasó. En el tratamiento con infestación, el retardar la plantación respecto de una fecha normal disminuyó la emergencia de orobanque (Cuadro 3), pero no se detectaron diferencias importantes en la producción para las diferentes épocas de plantación, ya que los rendimientos no superaron los 16.000 kg ha⁻¹. Similar respuesta se obtuvo en *O. aegyptiaca* parasitando tomate, en que los rendimientos presentaron severas pérdidas en todas las fechas de plantación evaluadas (Eizenberg *et al.*, 1998).

Diversos trabajos han puesto de manifiesto el efecto de la temperatura sobre la germinación de *Orobanche* (Pieterse y Verkleij, 1994; Van Hezewijk *et al.*, 1994), demostrándose que adelantar o retrasar la plantación afecta los niveles de infección y, por consiguiente, mejora la producción del cultivo hospedero (Castejón-Muñoz *et al.*, 1993). Sin embargo, los resultados del presente trabajo estuvieron en concordancia a los obtenidos con el sistema *O. crenata*-haba (Mesa-García y García-Torres, 1986; López-Granados, 1997; López-Granados y García-Torres, 1997), en que retrasar la siembra disminuye el parasitismo, pero con una considerable pérdida de la producción.

CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio indicaron que coexistió una amplia gama de estados fenológicos de orobanque parasitando a tomate. Se detectó en la maleza parásita que el primer estado de desarrollo ("a") ocurrió entre 120 a 250 DG e inició la etapa de emergencia (estado "f") cuando se superaron los 550 DG, y que sincronizó con la floración y fructificación del cultivo hospedero. El fitoparásito completó su ciclo biológico con 1.180 DG (132 DDT).

El parasitismo de orobanque afectó negativamente la morfología del hospedero (número de hojas y ramas) y reproductivos (número de racimos florales y peso de fruto), como también la cantidad y distribución de la materia seca de follaje y raíz. La reducción en parámetros estructurales del hospedero se debió a un fuerte efecto sumidero del fitoparásito antes de la fase aérea de desarrollo (estado "f"), situándose a los 303 y 441 DG en 2000-2001 y 2001-2002, respectivamente.

Adelantar o retrasar la época de plantación respecto de una fecha normal, no permitió mejorar el rendimiento en planta parasitada (pérdidas que variaron entre 77 y 81%), por lo que no puede ser considerada como una práctica cultural eficiente para disminuir el efecto negativo del parasitismo de orobanque en tomate.

LITERATURA CITADA

- Arjona-Berral, A., J. Mesa-García, and L. García-Torres. 1987. Phenology and growth of *Orobanche crenata* Forssk. (broomrape) in four legume crops. *Weed Res.* 27:349-360.
- Barker, E.R., M.C. Press, J.D. Scholes, and W.P. Quick. 1996. Interactions between the parasitic angiosperm *Orobanche aegyptiaca* and its tomato host: growth and biomass allocation. *New Phytol.* 133:637-642.
- Castejón-Muñoz, M., F. Romero-Muñoz, and L. García-Torres. 1990. Control of broomrape (*Orobanche cernua*) in sunflower (*Helianthus annuus* L.) with glyphosate. *Crop Prot.* 9:332-336.
- Castejón-Muñoz, M., F. Romero-Muñoz, and L. García-Torres. 1993. Effect of planting date on broomrape (*Orobanche cernua* Loefl.) infections in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Weed Res.* 33:171-176.
- CIREN. 1999. Descripciones de suelo, materiales y símbolos. 326 p. Publicación CIREN N° 122. Estudio Agrológico IX Región. Centro de Investigación de Recursos Naturales (CIREN), Santiago, Chile.
- Díaz, J. 2004. Control selectivo de *Orobanche ramosa* L. en tomate con herbicidas sulfonilureas. In Drolhe, E., L.C. Luchini, C.A. Spadotto y L. Soares (eds.). Anais XXIV Congresso Brasileiro da Ciência das Plantas Daninhas. 24-28 de Mayo. CD-ROM. ISBN 85-98410-01-2. Sociedade Brasileira da Ciência das Planta Daninhas, Sao Pedro, Brasil.
- Díaz, J., and H. Norambuena. 2001. Parasitism and phenology of *Orobanche ramosa* L. on tomato. p. 47. In Fer, A., P. Thalouarn, D.M. Joel, L.J. Musselman, C. Parker and J.A.C. Verkleij (eds.). Proc. International Parasitic Weed Symposium. 7th, Nantes, France. 5-8 June 2001. Univ. de Nantes, Nantes, France.

- Eizenberg, H., N. Tabaami, N. Ovdad, B. Rubin, and R. Jacobsohn. 1998. Effect of seasonal conditions on host-parasite relationship in *Orobanche crenata* and *O. aegyptiaca*. p. 187-192. In Wegmann, K.; Musselman, L.J. and Joel, D.M. (eds.). Current problems of *Orobanche* researchs. Proc. International Workshop on *Orobanche*. 4th, 23 – 26 de September. Institute for Wheat and Sunflower Dobroudja, Albena, Bulgaria.
- García-Torres, L. and F. López-Granados. 1991. Control of broomrape (*Orobanche crenata* Forssk.) in broad bean (*Vicia faba* L.) with imidazolinones and other herbicides. Weed Res. 31:227-235.
- García-Torres, L., F. López-Granados, and M. Castejón-Muñoz. 1994. Preemergence herbicides for the control of broomrape (*Orobanche cernua* Loeffl.) in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Weed Res. 34:395-402.
- Graves, J.D. 1995. Host-plant responses to parasitism. p. 206-225. In Press, M.C. and Graves, J.D. (eds.). Parasitic Plants. Chapman & Hall, London, UK.
- Kogan, M. 1992. Malezas. Ecofisiología y estrategias de control. 402 p. Colección en Agricultura. Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Kogan, M. 1994. *Orobanche* in Chile: a research report. p. 599-603. In A.H. Pieterse, J.A.C. Verkleij, and S.J. Ter Borg (eds.). Biology and management of *Orobanche*. Proc. International Workshop on *Orobanche* and related *Striga* research. 3rd. November 8-12, 1993. Royal Tropical Institute, Amsterdam, The Netherlands.
- Kogan, M., y M.A. Lira. 1997. Efecto de *Orobanche ramosa* L. sobre el crecimiento, producción de flores y frutos de berenjena (*Solanum melongena* L.). Ciencia e Investigación Agraria 24:20-24.
- López-Granados, F. 1997. *Orobanche crenata* Forssk. en cultivos de habas. p. 65-76. In X. Sans y C. Fernández-Quintanilla(eds.). Biología de las malas hierbas de España. Sociedad Española de Malherbología, Phytoma, España.
- López-Granados, F., and L. García-Torres. 1993a. Evolution of broomrape (*Orobanche crenata*) infestations in broad bean (*Vicia faba*). Weed Sci. 41:563-567.
- López-Granados, F., and L. García-Torres. 1993b. Seed bank and other demographic parameters of broomrape (*Orobanche crenata*) populations in broad bean (*Vicia faba*). Weed Res. 33:319-328.
- López-Granados, F., and L. García-Torres. 1997. Modelling the demography of crenata broomrape (*Orobanche crenata*) as affected by broad bean (*Vicia faba*) cropping frequency and planting date. Weed Sci. 45:261-265.
- López-Granados, F., and L. García-Torres. 1998. Short and long term economic implications of controlling crenata broomrape (*Orobanche crenata*) in broad bean (*Vicia faba*) under various management strategies. Crop Prot. 17:139-143.
- Matthei, O. 1995. Manual de las malezas que crecen en Chile. 545 p. Alfabeta Impresores, Santiago, Chile.
- Mesa-García, J., and L. García-Torres. 1984. A competition index for *Orobanche crenata* Forssk. effects on broad bean (*Vicia faba* L.). Weed Res. 24:379-382.
- Mesa-García, J., and L. García-Torres. 1986. Effect of planting date on parasitism of broad bean (*Vicia faba*) by Crenate broomrape (*Orobanche crenata*). Weed Sci. 34:544-550.
- Parker, C., and C.R. Riches. 1993. Parasitic weeds of the world: biology and control. 332 p. CAB International, Wallingford, U.K.
- Pieterse, A.H., and J.A.C. Verkleij. 1994. Germination ecology of *Striga* and *Orobanche*. p. 36-48. In Pieterse, A.H., Verkleij, J.A.C. and Ter Borg, S.J. (eds.). Biology and management of *Orobanche*. Proc. International Workshop on *Orobanche* and related *Striga* research. 3rd. November 8-12, 1993. Royal Tropical Institute, Amsterdam, The Netherlands.
- SAS Institute. 1989. SAS/STAT. User's guide: Statistics, Version 6. 4th ed. Vol. I. 943 p. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Stewart, G.R., and M.C. Press. 1990. The physiology and biochemistry of parasitic angiosperms. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 41:127-151.
- Ter Borg, S. J. 1986. Effects of environmental factors on *Orobanche*-host relationships: A review and some recent results. p. 57-69. In S.J. Ter Borg (ed.). Proc. of a Workshop in Biology and Control of *Orobanche*. 13-17 January. Agricultural University, Wageningen, The Netherlands.
- Universidad de California. 1985. Integrated pest management for tomatoes. Statewide Integrated Pest Management Project. Publication 3274. 102 p. Division of Agriculture and Natural Resources, California, Oakland, USA.
- Van Hezewijk, M.J., K.H. Linke, F. López-Granados, O.A. Al-Menoufi, L. García-Torres, M.C. Saxena, et al. 1994. Seasonal changes in germination response of buried seeds of *Orobanche crenata* Forssk. Weed Res. 34:369-376.
- Zalom, F.G., and L.T. Wilson. 1999. Predicting phenological events of California processing tomatoes. Acta Hort. 487:41-47.