

**VARIACION EN VIRULENCIA Y AGRESIVIDAD DE
GLOBODERA PALLIDA EN CLONES DE PAPA RESISTENTES
A LAS RAZAS P4A Y P5A EN PERU**

J. Llontop, J. Franco y M. Scurrah

Estación Experimental Vista Florida, Instituto Nacional de Investigación Agraria y Agroindustrial (INIAA) Chiclayo, Perú y Centro Internacional de la papa (CIP), Apartado 5969, Lima, Perú, respectivamente.

Aceptado:

10.V.1989

Accepted:

RESUMEN

Llontop, J., J. Franco y M. Scurrah. 1989. Variación en virulencia y agresividad de *Globodera pallida* en clones de papa resistentes a las razas P4A y P5A en Perú. Nematropica 19:111-124.

Se determinó la variación de la virulencia y agresividad de 20 poblaciones del nematodo quiste de la papa (*Globodera pallida*) de la Zona Andina del Departamento de La Libertad (2 600-3 500 m.s.n.m.). De los 14 clones de papa seleccionados por su resistencia a la raza P5A y, algunos de ellos a P4A, once clones mostraron efectividad en su resistencia, generalmente parcial, a P5A ($Pf/Pi = 0.25$ a 3.19). La doble resistencia (P4A y P5A) fue más efectiva contra la raza P4A (Huancayo) y el clon 278096.10 confirmó su resistencia a esta raza ($Pf/Pi = 0.46$). Los clones 280090.10 y 280236.6 fueron los más resistentes hacia un 70 y 55% de las poblaciones, respectivamente. Se confirmó la presencia de un "nuevo grupo de virulencia," tentativamente denominado raza P6A, el cual venció la resistencia de todos los clones probados. Se distinguieron cuatro grupos de agresividad. El 75% de las poblaciones constituyeron el grupo de las poblaciones agresivas y muy agresivas, consideradas como las más importantes. Generalmente, las poblaciones más virulentas también fueron las más agresivas y la probable raza P6A fue más virulenta y agresiva que P5A y P4A, así como P5A más que P4A.

Palabras claves: agresividad, genético, *Globodera pallida*, mejoramiento, razas, resistencia, *Solanum tuberosum*, *S. vernei*, virulencia.

ABSTRACT

Llontop, J., J. Franco, and M. Scurrah. 1989. Variation in virulence and aggressiveness of *Globodera pallida* in potato clones resistant to races P4A and P5A in Peru. Nematropica 19:111-124.

The variability in virulence and aggressiveness of 20 populations of the potato cyst nematode *G. pallida* from the Andean region of La Libertad, Peru (2 600-3 500 m.a.s.l.) was determined. Eleven clones selected for their resistance to race P5A as well as some with resistance to P4A, showed good levels of partial resistance to P5A ($Pf/Pi = 0.25$ to 3.19). Double resistant clones (P4A + P5A) were more effective against race P4A (Huancayo). The clone 278096.10 also confirmed its resistance to this race ($Pf/Pi = 0.46$). Clones 280090.10 and 280236.6 were the most resistant to all populations (70 and 55%, respectively). The presence of a new virulence group was confirmed and tentatively nominated as race P6A due to its multiplication on all resistant clones. Four groups of aggressiveness

were determined. Seventy-five percent of populations were classified as either very aggressive or aggressive and are considered to be the most important. In general, the most virulent populations also were the most aggressive, especially race P6A.

Key words: aggressiveness, *Globodera pallida*, plant breeding, races, resistance, *Solanum tuberosum*, *S. vernei*, virulence.

INTRODUCCION

En el proceso del mejoramiento de la papa para resistencia al nematodo quiste, *Globodera pallida* Stone, los investigadores han encontrado variabilidad patogénica en las poblaciones del nematodo. Jones (8), informó que de 20 poblaciones evaluadas, 14 rompieron la resistencia de clones seleccionados previamente como resistentes. Estas poblaciones que se reprodujeron bien, se les ha llamado "agresivas" (4), "rompe resistencia" (8), "biotipos" (6), "patotipos" (1), y "razas fisiológicas" (7).

Paralelamente al hallazgo de nuevas fuentes de resistencia con genes H₁, H₂ y H₃, se fueron encontrando nuevas razas virulentas en estos clones. La "virulencia" es definida como la capacidad o habilidad de una población o raza del nematodo para reproducirse sobre un clon de papa con resistencia (14) o también sobre un clon o cultivar susceptible en comparación con otras poblaciones (Franco, datos no publicados). El conocimiento de las razas virulentas es útil para identificar resistencia, debido a que la selección inicial para resistencia debe estar dirigida hacia la raza más virulenta (11).

Sin embargo, la raza europea Pa-3, no debe ser considerada como tal en sentido estricto, sino más bien como un "grupo de virulencia" compuesto de individuos que poseen diferentes genes de virulencia (2).

La "agresividad" del nematodo que en función de su variabilidad también permitiría distinguir razas, se define como la capacidad de una población o raza para reproducirse sobre clones con genes de resistencia (12). Como se observa, esta terminología viene siendo empleada indistinta y confusamente para definir el comportamiento entre poblaciones de nematodos y sus plantas hospedantes por lo que es conveniente que sea revisada y discutida.

El mejoramiento para resistencia a *G. pallida* en el Centro Internacional de la Papa (CIP) en Perú, es dirigido contra las razas P4A y P5A; y las principales fuentes de resistencia usadas son las especies *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* y *S. vernei*. Sin embargo, la naturaleza poligénica de la resistencia y la variabilidad de las razas en poblaciones heterogéneas hacen el mejoramiento menos efectivo (13). Por esta razón se han seleccionado pocos híbridos promisorios como el 279139.5 resistente a la raza P4A y actualmente se tiene sólo un cultivar resistente a P4A y P5A llamada María Huanca (9).

El presente estudio se realizó con el objeto de determinar la variación de la virulencia y agresividad de 20 poblaciones de *G. pallida* de la zona andina del departamento de La Libertad, Perú, con el propósito de contribuir al desarrollo de cultivares de papa resistentes al nematodo.

MATERIALES Y METODOS

Este estudio se llevó a cabo en la Estación Experimental Santa Ana (3 280 m.s.n.m.) del CIP, en el año 1983. En invernadero, se evaluó la reacción de 14 clones de papa previamente seleccionados por el CIP como resistentes a la raza P5A de *G. pallida* (población de Otuzco) y además algunos de ellos también poseen resistencia a P4A (población de Huancayo) de *G. pallida*. Como testigo se utilizaron el clon 278096.10 resistente a P4A y susceptible a P5A y los cultivares susceptibles mejorados, Libertena (intensamente sembrada en el departamento de La Libertad) y Mariva. Se probaron 20 poblaciones de *G. pallida* provenientes de las provincias de Otuzco (9), Sánchez Carrión (7) y Santiago de Chuco (4), ubicadas en la zona andina del Departamento de La Libertad (2 600–3 500 m.s.n.m.). Además se incluyó una población testigo de la raza P4A de Huancayo.

Tubérculos de los clones y cultivares fueron sembrados en macetas de arcilla de 10 × 10 cm con 120 cm³ de mezcla pasteurizada de tierra, musgo y arena en la proporción 1:1:1 y con cuatro repeticiones por tratamiento. La población inicial del nematodo (Pi) fue estandarizada a alrededor de 4 000 huevos por maceta (33 huevos/g de suelo), inoculando un número determinado de quistes según su contenido total de huevos. Cuando maduraron los clones, los quistes fueron extraídos por el método modificado de Fenwick y contados para determinar el número de quistes nuevos. Luego se tomaron al azar dos submuestras de 25 quistes cada una que se trituraron con el homogenizador de Huijsman, para suspender a los huevos en 20 ml de agua corriente. De esta suspensión se tomaron dos alícuotas de 1 ml cada una y se contaron el número de huevos y juveniles. La tasa de reproducción del nematodo (TRN) fue estimada por la relación población final/población inicial del nematodo (Pf/Pi). La Pf se determinó por el número de huevos producidos por cada población en cada clon. Si la $Pf/Pi \leq 1$ se consideró al clon como resistente (R). Si $Pf/Pi > 1$ se consideró al clon como susceptible (S).

La virulencia del nematodo fue evaluada en 14 clones resistentes a la raza P5A comparando con la reproducción obtenida en los cultivares susceptibles Libertena y Mariva.

La agresividad del nematodo fue estimada por el índice de agresividad (IA) de acuerdo a la relación siguiente:

$$\text{Índice de agresividad (\%)} = \frac{\text{Número de clones que resultaron susceptibles}}{\text{No. de clones probados}} \times 100$$

De acuerdo al IA estimado por esta fórmula, las poblaciones fueron clasificadas desde no agresivas (NA) a muy agresivas (MA), tal como se muestra en la siguiente escala: 0 = no agresiva (NA); 1 a 30 = ligeramente agresiva (LA); 31 a 50 = moderadamente agresiva (MDA); 51 a 90 = agresiva (A); y 91 a 100 = muy agresiva (MA).

RESULTADOS Y DISCUSION

Resistencia: En el Cuadro 1 se expone el comportamiento de los clones en relación a la TRN de las razas existentes en las 20 poblaciones del nematodo utilizadas en este estudio, que confirman la presencia de la raza P5A y distingue a un nuevo grupo tentativamente denominado raza P6A (10). Las tasas de reproducción promedio calculadas para el departamento indican que 10 de los 14 clones resistentes a la raza P5A, mostraron clara tendencia a reducir la reproducción de esta raza (resistencia generalmente parcial), con un rango de $Pf/Pi = 0.25$ a 3.19 , en comparación con los cultivares susceptibles Liberteña y Mariva que acusaron una $Pf/Pi = 36.47$ y 39.40 , respectivamente. Los clones 280090.10 ($Pf/Pi = 0.25$), 275043.64 ($Pf/Pi = 0.54$) y 275066.83 ($Pf/Pi = 0.59$), fueron los únicos que mostraron resistencia a todas las poblaciones de la raza P5A. Todos los clones fueron susceptibles a las poblaciones de la probable raza P6A, con un rango de $Pf/Pi = 1.16$ a 20.62 , aunque en menor grado que los cultivares Liberteña ($Pf/Pi = 57.86$) y Mariva ($Pf/Pi = 74.97$). Los clones 280090.10 y 280236.6, aún cuando no fueron resistentes a P6A, presentaron las TRN más bajas y la mayor estabilidad en resistencia (70% y 55%, respectivamente), a las 20 poblaciones examinadas. Esta resistencia parcial de los clones citados hacia las poblaciones P6A, podría explicarse en parte a la presencia de la raza P5A en algunas de estas poblaciones, para la cual si poseen genes de resistencia. En una población es posible la ocurrencia de más de una raza. Una raza determinada no debe ser considerada como tal en sentido estricto, sino como un conjunto de individuos que poseen diferentes genes de "virulencia" (3).

Es importante notar que los clones evaluados habían sido mejorados y probados en el CIP contra la raza P5A de Otuzco. Esto explicaría que la mayor frecuencia de clones resistentes a las poblaciones de la zona de Otuzco, se debe a una mayor acumulación de genes de resistencia en la planta para bloquear los genes de "virulencia" del nematodo. Pruebas de campo a nivel de agricultores coinciden con estos resultados, observándose que la mayor cantidad de clones resistentes, mejorados en el CIP, se encontró en Otuzco; y por el contrario, la mayoría de ellos

Cuadro 1. Tasa media de reproducción (Pf/Pi) por provincias y departamento de poblaciones de la raza P5A y P6A de *Globodera pallida*, sobre clones de papa resistentes y susceptibles a P4A y P5A.

Clon	Provincias					Departamento	
	Reacción a		Ouuzco		Sánchez Carrion	Santiago de Chuco	
	P4A	P5A	P5A(5) ^y	P6A(4)	P6A(7)	P5A(2)	P6A(2)
						La Libertad	
						P5A(7)	P6A(13)
275043.64	S ^z	R	0.84	3.18	12.87	0.24	3.45
275066.83	S	R	1.02	5.13	14.68	0.15	2.49
275131.22	S	R	2.54	3.62	9.57	0.81	11.58
275186.1	S	R	2.06	5.00	10.76	0.33	10.20
275196.12	S	R	0.59	8.93	21.24	9.41	2.33
276031.16	R	R	1.64	12.17	17.07	1.76	3.45
276047.7	S	R	6.17	9.58	19.76	37.21	1.28
278024.8	S	R	5.71	4.12	8.61	0.67	2.86
278037.7	R	R	1.99	9.76	15.37	0.46	3.08
278072.10	S	R	1.35	7.50	12.68	0.32	19.26
278096.10	R	S	17.36	15.05	21.75	2.29	13.95
278107.3	R	R	8.80	24.06	21.97	0.27	15.82
279134.1	MR	R	1.99	6.02	23.13	0.54	1.80
280090.10	R	R	0.21	1.36	0.95	0.29	1.18
280236.6	R	R	0.79	2.58	7.82	8.91	1.67
Libertea	S	S	50.33	68.77	54.69	22.60	50.11
Mariva	S	S	63.53	93.80	78.45	15.27	52.65
Promedio			9.84	16.51	20.67	5.98	11.60
						7.91	16.26

^yNúmero de poblaciones consideradas para cada una de las razas.^zReacción del clon de *G. pallida*. MR = moderatamente resistente; R = resistente; y S = susceptible.

resultaron susceptibles en Sánchez Carrión en donde predominó la raza P6A.

La doble resistencia de los clones P4A y P5A no incrementó su efectividad, que fue similar a la de aquellos clones únicamente resistentes a P5A, porque se ha determinado que la resistencia contra la raza P4A no es efectiva contra la raza P5A debido a que la resistencia para cada raza se hereda independientemente (5).

Es también evidente de que aunque en el cultivar Libertena el nematodo se reproduce en menor grado que 'Mariva,' se le considera como un cultivar susceptible porque permite la reproducción del nematodo; y tolerante porque tiene la capacidad de desarrollar una abundante masa radicular que compensa el daño causado por el parásito, permitiéndole rendir bien.

Virulencia: Se observó gran variación en la capacidad reproductiva de las poblaciones del nematodo (Cuadro 2). En el clon 280236.6, uno de los que posee mayor grado de resistencia, la población Mache ($Pf/Pi = 3.23$) fue virulenta en comparación con la de Agallpampa, ($Pf/Pi = 0.07$) y la de Lluin ($Pf/Pi = 0.49$) que fueron avirulentas, indicando que, no obstante pertenecer a una misma raza (P5A), poseen genes de virulencia diferentes. También se observaron casos específicos de variabilidad en la virulencia. Hubieron poblaciones que fueron menos virulentas que otras en los clones seleccionados por su resistencia a P5A, pero fueron las más virulentas en el cultivar susceptible Mariva; ejemplo, las poblaciones Lluin (P5A), Carabamba 2 (P5A) y Coygobamba (P6A). Otras poblaciones se comportaron como menos virulentas en los clones resistentes a P5A y también en 'Mariva,' ejemplo, Agallpampa (P5A), Mache (P5A) y Campo Bello (P6A). Otras poblaciones como Marcabalito (P6A), Cuypampa (P6A), Cochaya (P6A) y Cruz Colorada (P6A) fueron muy virulentas tanto en los clones resistentes a P5A así como en 'Mariva.' El comportamiento de estas últimas poblaciones, juntamente con otras confirma la existencia del "nuevo grupo de virulencia" denominado raza P6A, que se caracteriza por su alta capacidad reproductiva tanto en clones con genes de resistencia como susceptibles.

En el Cuadro 3 al mismo tiempo que se compara la virulencia de las poblaciones de nematodos por provincia y razas sobre el clon 278096.10 (resistente a P4A y susceptible a P5A) así como sobre los clones 280090.10 y 280236.6 (resistentes a P4A y P5A), estas se relacionan con su fecundidad respectiva. En el clon 278096.10, la virulencia de la raza P4A (Huancayo) es controlada por la resistencia que posee este clon a dicha raza, pues ésta no se reprodujo ($Pf/Pi = 0.46$) y su fecundidad fue disminuida (43.8 huevos/quiste). En cambio P5A y el "grupo virulencia" P6A se reprodujeron en alto grado. En este clon, P5A alcanzó una $Pf/Pi = 14.8$ y una fecundidad de 172.5 huevos/quiste y P6A una mayor $Pf/Pi = 17.67$ y una menor fecundidad de 126.0 huevos/quiste. En los

Cuadro 2. Raza y tasa reproductiva de 21 poblaciones de *Globodera pallida* provenientes de las provincias de Otuzco, Sánchez Carrión y Santiago de Chuco del Departamento de La Libertad y de Huancayo sobre tres clones resistentes a las razas P4A y P5A.

Poblaciones	Raza	Tasa de reproducción (Pf/Pi)				
		278096.10 (R/S) ²	280090.10 (R/R)	280236.6 (R/R)	Liberteña (S/S)	Mariva (S/S)
Otuzco						
Agallpampa	P5A	14.53	0.06	0.07	10.73	25.16
Mache	P5A	16.80	0.30	3.23	23.86	39.42
Lluin	P5A	16.80	0.27	0.49	57.98	75.33
Urumalqui	P6A	19.60	1.95	7.79	51.24	81.73
Campo Bello	P6A	6.79	0.38	0.07	47.06	49.80
Carabamba 1	P5A	29.64	0.39	0.05	82.36	85.10
Carabamba 2	P5A	9.01	0.02	0.11	76.74	92.62
Cochaya	P6A	11.73	2.72	1.05	47.72	105.90
Júlgueda	P6A	22.07	0.39	1.39	129.07	137.76
Sánchez Carrión						
Cruz Colorado	P6A	26.41	0.32	1.65	47.55	91.92
Coygobamba	P6A	28.19	0.87	0.48	40.56	33.17
Curgos 1	P6A	18.91	0.26	0.04	22.23	46.13
Curgos 2	P6A	38.12	1.65	0.58	67.86	107.07
Cuypampa	P6A	16.08	0.81	49.17	112.49	131.14
Pampa Grande	P6A	7.20	1.88	0.60	31.69	63.82
Marcabalito	P6A	10.37	0.89	2.23	60.42	75.93
Santiago de Chuco						
Sgo. de Chuco 1	P6A	11.92	1.11	0.92	88.99	46.43
Sgo. de Chuco 2	P6A	28.38	1.56	3.55	14.00	26.97
Sgo. de Chuco 3	P5A	2.29	0.29	8.91	22.60	15.27
Cachicadan	P6A	1.56	0.88	0.53	47.34	84.56
Huancayo	P4A	0.46	0.21	0.22	4.46	28.53

²Reacción del clon a las razas P4A y P5A de *G. pallida*, respectivamente. R = resistente y S = susceptible.

Cuadro 3. Fecundidad y virulencia por provincias y razas de 20 poblaciones de *Globodera pallida* del departamento de La Libertad y una de Huancayo sobre tres clones de papa seleccionados por su resistencia a las razas P4A y P5A.

Poblaciones	278096.10 (R/S) ^z		280090.10 (R/R)		280236.6 (R/R)	
	Fecundidad (No. huevos/ quiste)	Tasa de reproducción (Pf/Pi)	Fecundidad (No. huevos/ quiste)	Tasa de reproducción (Pf/Pi)	Fecundidad (No. huevos/ quiste)	Tasa de reproducción (Pf/Pi)
Provincia Otuzco (9 poblaciones)	120.7	16.33	98.9	0.72	115.3	1.58
Sánchez Carrión (7 poblaciones)	140.1	20.75	89.3	0.95	106.7	7.82
Santiago de Chuco (4 poblaciones)	97.9	11.04	159.3	0.96	115.1	3.48
Razas						
Provincia de Huancayo P4A (una población)	43.8	0.46	16.8	0.22	25.0	0.38
Departamento La Libertad						
P5A (seis poblaciones)	172.5	14.85	89.6	0.22	123.8	2.14
P6A (14 poblaciones)	126.0	17.67	115.3	1.12	107.3	5.00

Cada figura es el promedio de las poblaciones indicadas.

^zReacción de los clones a las razas P4A y P5A, respectivamente. R = resistente y S = susceptible.

clones 280090.10 y 280236.6 generalmente hubo correlación positiva entre la TRN y la fecundidad. Este caso nos sugiere que cuando una población o raza tiene una menor o mayor TRN que otra, sobre un clon o cultivar de papa resistente, su fecundidad también tenderá a ser menor o mayor, respectivamente. Ahora sabemos que el clon 280090.10, resistente a la raza P5A impide eficientemente la reproducción de esta raza y disminuye la fecundidad de las hembras (número de huevos/quiste), siendo la fecundidad de interés particular debido a que se podría retardar el incremento de las razas virulentas (2). Asimismo al relacionar la virulencia con la fecundidad del nematodo sobre los 14 clones resistentes a P5A y los dos cultivares susceptibles (Cuadro 4), se encontró que P6A tuvo mayor fecundidad en promedio (146.5 huevos/quiste) que la raza P5A (119.4 huevos/quiste). Resultados similares a los clones resistentes también se obtuvieron al comparar los cultivares susceptibles Libertena y Mariva con una misma raza. Poblaciones de la raza P5A mostraron una tasa reproductiva mayor en 'Mariva' que en 'Libertena' ($Pf/Pi = 55.48$ y 45.71 respectivamente) pero su fecundidad fue menor (151.6 y 203.5 huevos/quiste, respectivamente). Con las poblaciones de la raza P6A se observó el mismo comportamiento. De aquí se deduce que cuando una población o raza tiene una mayor TRN que otra, sobre un clon o cultivar de papa susceptible, su fecundidad tiende a ser menor. La carencia de genes de resistencia al parásito, en los cultivares susceptibles, permitió a éste expresar su máxima capacidad de reproducción, pero a medida que se incrementa su densidad en la masa radicular, la competencia por la alimentación es mayor. La alimentación restringida es un factor que influye en la disminución de la fecundidad del nematodo, tendiente al equilibrio poblacional.

Comparando la capacidad de virulencia entre el grupo de poblaciones de cada provincia, se notó que las de Sánchez Carrión fueron más virulentas que las de Otuzco y Santiago de Chuco, debido a que en esta provincia predomina la raza P6A (10). En cuanto a razas, P6A fue más virulenta que P4A y P5A, así como P5A más que P4A. De esta manera, la "virulencia" se explicaría como el comportamiento resultante de una alta adaptación evolutiva del parásito a una planta hospedera (coevolución) que le permite una óptima reproducción, (alta TRN y quistes que poseen mayor fecundidad). A su vez, de acuerdo a la interacción entre parásito y hospedero definiríamos la "virulencia" del nematodo como la capacidad o habilidad de poblaciones de nematodos pertenecientes a una raza de multiplicarse eficientemente en una planta hospedante. Lo contrario indicaría la carencia de genes de virulencia adecuados para vencer la resistencia de las plantas.

Agresividad: Representa la variabilidad genética de una población de nematodos y se define como la habilidad de parasitar (multiplicarse) sobre un rango variable de plantas con genes de resistencia y por lo

Cuadro 4. Fecundidad y virulencia por provincias y razas de 20 poblaciones de *Globodera pallida* del departamento de La Libertad y una de Huancayo sobre tres clones de papa seleccionados por su resistencia a las razas P4A y P5A.

Poblaciones	Cultivares susceptibles					
	Clones resistentes		Libertad		Mariva	
	Fecundidad (No. huevos/ quiste)	Tasa de reproducción (Pf/Pi)	Fecundidad (No. huevos/ quiste)	Tasa de reproducción (Pf/Pi)	Fecundidad (No. huevos quiste)	Tasa de reproducción (Pf/Pi)
Provincia Otuzco (9 poblaciones)	136.0	4.70	214.1	58.53	173.5	76.98
Sánchez Carrión (7 poblaciones)	153.2	14.03	180.6	54.69	154.3	78.45
Santiago de Chuco (4 poblaciones)	117.4	5.76	200.0	43.23	117.2	43.31
Razas						
Provincia de Huancayo P4A (una población)	47.8	7.35	75.2	4.46	126.4	28.53
Departamento La Libertad						
P5A (seis poblaciones)	119.4	3.10	203.5	45.71	151.6	55.48
P6A (14 poblaciones)	146.5	10.35	197.9	57.73	157.2	77.31

Cada figura es el promedio de las poblaciones indicadas.

tanto está condicionada a los diversos genes de virulencia que posee la población. El criterio a emplearse para determinar la agresividad de una población es simplemente el éxito (+) o fracaso (–) en multiplicarse sobre plantas con diferentes genes de resistencia y representa la capacidad o amplitud de parasitismo que permite determinar la presencia de nuevas razas e identificar plantas con resistencia a diversas razas. Por lo tanto hay que reconocer que la distinción de las categorías de la agresividad del nematodo resulta como consecuencia de la presencia natural o introducción de genes de resistencia a través de un programa de mejoramiento en contraposición a los genes de virulencia de la población. La expresión más clara de agresividad está representada por el empleo de plantas resistentes que se denominan diferenciales para la identificación de razas. Así la reacción de los 14 clones de papa resistentes a la raza P5A, permitió distinguir cuatro grupos de agresividad del nematodo (Cuadro 5). Un primer grupo fue calificado como muy agresivo (MA) y considerado como el más importante porque venció la resistencia del 92.9 al 100% de los clones resistentes. Este grupo estuvo conformado por el “grupo de virulencia” P6A. Un segundo grupo considerado menos importante que el anterior, fue calificado como agresivo (A) y venció la resistencia del 57.1 al 85.7% de los clones probados. Este grupo estuvo constituido por las poblaciones con la raza P5A y P6A, esta última con mayor frecuencia. Un tercer grupo al cual no se le atribuyó importancia porque su índice de agresividad (IA) osciló de 35.7 a 50%, comparado con aquel de los dos primeros grupos, se le calificó como moderadamente agresivo (MDA) y estuvo constituido por las poblaciones con la raza P5A. El cuarto grupo comprendió solamente una

Cuadro 5. Distribución por provincia y por departamento de la frecuencia de la agresividad de 20 poblaciones de *Globodera pallida* de La Libertad.

Provincia/ Departamento	Frecuencia de poblaciones		Escalas del índice de agresividad (%)	Agresividad de población ²
	No.	%		
Sánchez Carrión	5	71.4	92.9–100.0	MA
Sánchez Carrión	2	28.6	78.6–85.7	A
Santiago de Chuco	3	75.0	57.1–85.7	A
Santiago de Chuco	1	25.0	28.6	LA
Otuzco	2	22.2	92.9–100.0	MA
Otuzco	3	33.3	64.3–71.4	A
Otuzco	4	44.5	35.7–50.0	MDA
La Libertad	7	35.0	92.9–100.0	MA
	8	40.0	57.1–85.7	A
	4	20.0	35.7–50.0	MDA
	1	5.0	28.6	LA

²LA = ligeramente agresiva; MDA = moderadamente agresiva; A = agresiva; y MA = muy agresiva.

población de la raza P5A, considerado como ligeramente agresivo (LA). Esta población alcanzó un IA de 28.6% y tampoco se le consideró importante. No se encontró un grupo de poblaciones no agresivas (NA), es decir que no venzan la resistencia de por lo menos un clon.

Los resultados indican que las poblaciones con la raza P6A fueron las más agresivas y entre ellas la de Cochaya fue la que alcanzó un IA de 100%, es decir que los 14 clones probados fueron susceptibles a esta población. Luego en orden de mérito y con un IA de 92.9%, las poblaciones Curgos, Cuyupampa, Marcabalito, Cruz Colorada, Julgueda y Pampa Grande se comportaron como MA. La raza P5A fue MDA y LA y solamente en un caso agresiva.

Comparando la virulencia con la agresividad, se determinó que hay coincidencia entre ellas ya que poblaciones más virulentas de Sánchez Carrión, también fueron más agresivas que las de Otuzco y las poblaciones de Otuzco generalmente más que las de Santiago de Chuco. La frecuencia de la agresividad a nivel del área andina de La Libertad fue la siguiente: 35% de las poblaciones fueron MA, el 40% A, el 20% MDA y el 5% LA. La distribución geográfica considerando la agresividad se muestra en la Fig. 1.

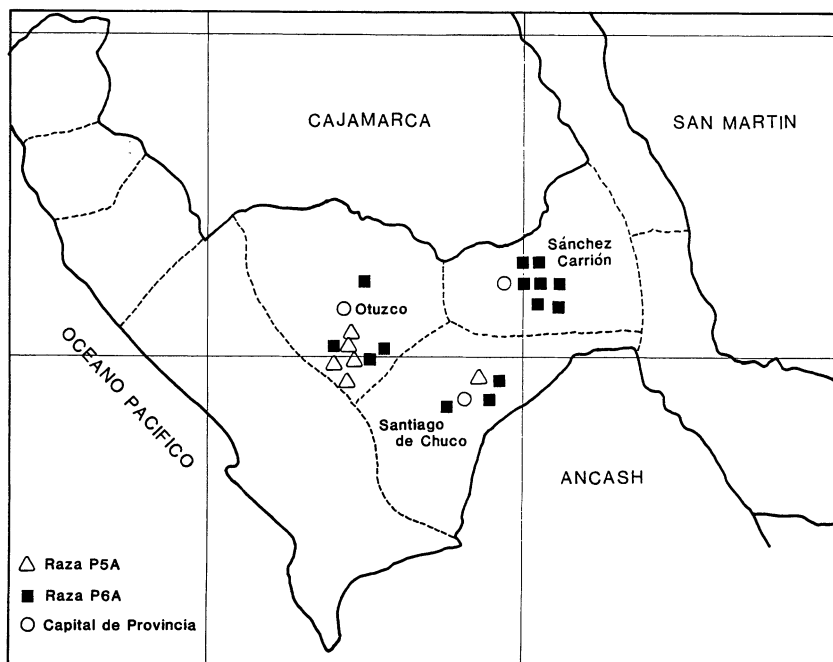


Fig. 1. Distribución de las razas P5A y P6A de *Globodera pallida* en 20 poblaciones de la zona andina del departamento de La Libertad.

Considerando que el 75% de las poblaciones estudiadas constituyeron el grupo de poblaciones A y MA, con predominancia de la raza P6A (la cual representa el 70% de las poblaciones de La Libertad) sobre P5A (presente en un 30% de las poblaciones), es oportuno sugerir la importancia de priorizar la existencia de un programa de mejoramiento de resistencia a P6A.

Una segunda alternativa puede ser desarrollar cultivares con resistencia a las dos razas, pero ésta aún cuando podría ser más efectiva y conveniente, puede ser menos probable de encontrar. Como consecuencia, se recomienda que las pruebas iniciales de selección para resistencia, puedan ser realizadas con la población de Mache (P5A) y las de selecciones avanzadas con la de Curgos 2 (P6A) o de Júlgueda (P6A). Sin embargo, es conveniente considerar que la evolución parasitaria del nematodo es un proceso dinámico debido principalmente a la introducción de nuevos genes de resistencia (presión de selección). Por lo tanto, la frecuencia de genes de virulencia y los niveles de agresividad también cambiarán en función del mejoramiento genético.

LITERATURA CITADA

1. COLE, C. S., y H. W. HOWARD. 1966. The effects on a population of potato root eelworm (*Heterodera rostochiensis*) of growing potato resistant to pathotype B. *Annals of Applied Biology* 58:487-495.
2. DELLAERT, L. M. W., y R. HOEKSTRA. 1987. Resistance to potato cyst nematodes, *Globodera* spp. in wild and primitive *Solanum* species. *Potato Research* 30:579-587.
3. DELLAERT, L. M. W., y J. H. VINKE. 1987. Testing potatoes for resistance to *Globodera pallida* pathotype Pa-3; resistance spectra of plant genotypes and virulence spectra of Pa-3 isolates. *Revue de Nématologie* 10:445-453.
4. DUNNETT, J. M. 1957. Variation of pathogenicity of the potato root eelworm (*Heterodera rostochiensis* Woll.) and its significance in potato breeding. *Euphytica* 6:77-89.
5. GONZALES, A. 1981. Herencia de resistencia a *Globodera pallida* raza P4A, en dos clones de *Solanum tuberosum* ssp. *andigena*. M.Sc. Tesis, Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú.
6. HOWARD, H. W. 1959. Biotypes of potato root eelworm in Great Britain. *Tagungsbericht, Deutsche Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin* 20:71-80.
7. HOWARD, H. W. 1972. Pathotypes of potato cyst nematodes. *Annals of Applied Biology* 71:263-300.
8. JONES, F. G. W. 1958. Resistance-breaking populations of potato root eelworm. *Plant Pathology* 7:24-25.
9. LLONTOP, J. A., M. M. SCURRAH y J. FRANCO. 1988. María Huanca, new potato cultivar resistant to potato cyst nematode. *Nematropica* 18:14.
10. LLONTOP, J. A., y J. FRANCO. 1988. El nematodo del quiste de la papa (*Globodera* spp.) en la región andina de La Libertad, Perú. II. Razas de *Globodera pallida*. *Fitopatología* 23:59-64.
11. PHILLIPS, M. S., y D. L. TRUDGILL. 1982. Variations in the ability of *Globodera pallida* to produce females on potato clones bred from *Solanum vernei* or *S. tuberosum* ssp. *andigena* CPC. 2802. *Nematologica* 29:217-226.
12. ROSS, H., y C. A. HUIJSMAN. 1969. Über die resistenz von *Solanum* (tuberarium) arten gegen Europais Rassen des Kartoffel nematoden (*Heterodera rostochiensis* Woll.) *Theoretical and Applied Genetics*. 39:113-123.

13. SCURRAH, M. M., y J. FRANCO. 1985. Breeding for resistance to *Globodera pallida* at CIP. EPPO Bulletin 15:167–173.
14. TRUDGILL, D. L., y D. M. PARROT. 1973. Effects of growing resistant potatoes with gene H1 from *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* on populations of *Heterodera rostochiensis* British pathotype A. Annals of Applied Biology 73:67–75.

Recibido para publicar:

28.II.1989

Received for publication: