

Biología e importancia económica de *Spongospora subterranea* f.sp. *subterranea*, agente causal de la sarna polvorienta o roña de la papa

Mauricio Montero-Astúa¹
Carmen Rivera^{1,2}

RESUMEN. La sarna polvorienta de la papa, causada por el protista *Spongospora subterranea* (Wallroth) Lagerheim f.sp. *subterranea* Tomlinson, es una enfermedad importante del cultivo de la papa, debido al daño cosmético de los tubérculos, a la disminución de la cosecha y al hecho de ser vector del virus *Potato mop-top* (PMTV). Esta enfermedad adquirió una gran importancia en los últimos años en diferentes regiones del mundo, como Europa, Australia, Norteamérica y América del Sur. *S. subterranea* pertenece al grupo de los Plasmodiophoromycetes, parásitos obligados con ciclos de vida complejos. Se ha determinado que es capaz de infectar y producir zoosporas secundarias en un número diverso de plantas. El presente artículo tiene por objetivo compilar y organizar la información existente sobre los principales aspectos de la biología del organismo. Este conocimiento es de gran importancia para el diseño de estrategias de manejo de la enfermedad.

Palabras clave: patógeno persistente en suelo, Plasmodiophoromycetes, PMTV.

ABSTRACT. Biology and economic importance of *Spongospora subterranea* f.sp. *subterranea*, the causal agent of potato powdery scab. The potato powdery scab, caused by *Spongospora subterranea* (Wallroth) Lagerheim f.sp. *subterranea* Tomlinson, is an important potato disease because it causes cosmetic damage in the tubers, a reduction in yield and the transmission of Potato mop-top pomovirus (PMTV). In recent years, this disease has gained importance in many areas of the world, namely Europe, Australia, North and South America. *S. subterranea* belongs to the Plasmodiophoromycetes group. It is a plant parasite with complex life cycles, capable of infection and secondary zoospore production in a diverse number of plant hosts. This paper compiles and organizes existing information about this organism's biology, because this knowledge has a great value for the design of disease management strategies.

Key words: Plasmodiophoromycetes, PMTV, Soil-borne disease.

Introducción

Spongospora subterranea (Wallroth) Lagerheim f.sp. *subterranea* Tomlinson es el agente causal de la sarna polvorienta de la papa (Fig. 1) (Zambolim *et al.* 1995, Harrison *et al.* 1997). También es vector del virus *Potato mop-top* (PMTV) (Jones y Harrison 1969, Arif *et al.* 1995), que causa una enfermedad del cultivo de la papa de reciente importancia en países del norte de Europa, Estados Unidos y Canadá (Sandgren 1996, Helias y Bourdin 2000, Nielsen y Nicolaisen 2000, Wale 2000, Lambert *et al.* 2003, Xu *et al.* 2004).

En Australia, la sarna polvorienta de la papa ha causado un problema muy serio, que ha aumen-

tado durante las últimas tres décadas (Hughes 1980, Kirkham 1986, De Boer 1991, 2000). En Europa, la enfermedad fue inicialmente descrita en Alemania, por Wallroth, en 1841 (Zambolim *et al.* 1995, Harrison *et al.* 1997) y conocida desde entonces en diferentes países. En los últimos años ha aumentado su importancia mundial, debido principalmente a la amplia distribución de cultivares de papa susceptibles a la enfermedad; al aumento de la irrigación complementaria; a condiciones ambientales frías y húmedas durante las épocas de cultivo, en ocasiones relacionadas con siembras tempranas o tardías; a una inadecuada rotación

¹ Centro de Investigación en Biología Celular y Molecular, Universidad de Costa Rica, 2060, San José, **Costa Rica.** montero-mau@costarricense.cr

² Facultad de Microbiología, Universidad de Costa Rica, 2060, San José, **Costa Rica.** crivera@racsa.co.cr

de los cultivos; a la ausencia de programas apropiados de inspección de los tubérculos semilla, y a los cambios del mercado, que requiere mayores estándares de calidad para la comercialización de los tubérculos o su uso industrial (Hughes 1980, Kirkham 1986, De Boer 1991, Harrison *et al.* 1997).



Figura 1. Lesiones de sarna polvorienta provocada por *Spongospora subterranea* f.sp. *subterranea* en tubérculos de papa en Costa Rica.

Al igual que otras enfermedades de plantas provocadas por hongos o protistas patógenos habitantes del suelo, la sarna polvorienta es considerada como una de las más problemáticas para el cultivo de la papa. El inóculo de la enfermedad (masas de esporas en el suelo o en los tubérculos semilla) es muy difícil de controlar, debido a su resistencia a fungicidas y biocidas, a su persistencia prolongada en el suelo, y a la falta de fuentes de resistencia a la enfermedad (Eraslan y Turham 1989, Jeger *et al.* 1996, Secor y Rivera-Varas 2004).

En 1987 se informó de una alta incidencia de *Rhizoctonia solani* y *Spongospora subterranea* en zonas productoras de semilla de papa en Costa Rica (Amador 1987). Recientemente, se confirmó la presencia de este Plasmodiophoromycete en el país (Montero-Astúa *et al.* 2002).

Debido a la importancia creciente de la enfermedad en diferentes áreas del mundo (Secor y Rivera-Varas 2004), y su confirmación en Costa Rica, se hace necesario revisar los principales y más recientes aspectos de la biología y ecología de *S. subterranea*.

Distribución

S. subterranea parece ser originaria de los Andes y sin duda fue llevada a otras regiones del mundo por embarques de tubérculos contaminados (Harrison *et al.* 1997). Hallazgos de poblaciones silvestres de papa infectadas por el hongo en América del Sur confirman su origen (Ciampi *et al.* 1992).

Actualmente, la distribución de *S. subterranea* es muy amplia, e incluso se ha afirmado que es mundial (Hughes 1980). Ha sido encontrada en la antigua Checoslovaquia, Finlandia, Italia, Noruega, Rusia,

Suiza, Holanda, y en áreas de producción de papa de Asia, Australia, y Norte, Centro y Sur de América (Ramos *et al.* 1995, Zambolim *et al.* 1995, Ahmad *et al.* 1996, Carling 1996, Draper *et al.* 1997, Harrison *et al.* 1997, Lucero *et al.* 1997, Lucero 1998, Montero-Astúa *et al.* 2002, García *et al.* 2004, Jaramillo *et al.* 2004, Navia y García 2004, Secor y Rivera-Varas 2004).

Taxonomía

Existe controversia en cuanto a la posición taxonómica de los Plasmodiophoromycetes y, por lo tanto, de *S. subterranea*. A pesar de que presentan características comunes con hongos y protozoarios, se consideran actualmente como un *phylum* distinto, Plasmodiophoromycota. Estos organismos no producen hifas y su cuerpo vegetativo es un plasmodio holocárpico. El *phylum* consta de una sola clase, Plasmodiophoromycetes, un solo orden, Plasmodiophorales, y de una sola familia, Plasmodiophoraceae, la que contiene a *Spongospora* y ocho géneros más (Alexopoulos *et al.* 1996, Harrison *et al.* 1997). En muchas publicaciones se menciona a los Plasmodiophoromycetes como pertenecientes al reino protista (Merz 1997b, Arauz 1998), muy cercanos a los protistas ciliados (Barr 1983, Castlebury 1994); sin embargo, para fines prácticos, se siguen considerando como hongos y, como tales, se continúan incluyendo tanto en los libros de micología como en los trabajos divulgativos. Braselton (1995) recomienda denominar a estos organismos como protistas hasta que no haya evidencia molecular o de otro tipo que permita clasificarlos dentro de otro taxón. Recientemente, análisis moleculares con secuencias de las proteínas actina y ubiquitina confirmaron que estos organismos no son hongos y sugieren que se encuentran emparentados de cerca con los *phylum* de protistas Cercozoa y Foraminifera (Archibald y Keeling 2004).

Se reconocen dos grupos dentro de los Plasmodiophoromycetes, basados en rasgos nucleares. El grupo Plasmodiophora se caracteriza, entre otros aspectos, por miembros con núcleos pequeños, con un volumen aproximado de $14 \mu\text{m}^3$; y el grupo Sorosphaera (donde se sitúa *S. subterranea*), caracterizado por núcleos de volúmenes aproximados de 23 a $32 \mu\text{m}^3$. Además de los rasgos nucleares, estos dos grupos se diferencian en las barreras parásito-hospedante. Los miembros del grupo Sorosphaera, incluyendo a *S. subterranea*, poseen barreras parásito-hospedante de una sola membrana durante todo el desarrollo esporógeno del protista. Por el contrario, las barreras parási-

to-hospedante de los *Plasmodiophora* consisten de una membrana de 5 a 7 capas para los plasmodios jóvenes, que se convierten en barreras de una sola capa, cuando éste entra en el estado transitorio (Braselton 1992).

De las tres especies del género, *S. subterranea*, *S. capanulae* y *S. cotulae*, sólo la primera es de importancia económica. Existen dos subespecies de *S. subterranea*, morfológicamente iguales pero diferenciadas por su ámbito de hospedantes: *S. subterranea* f.sp. *nasturtii*, que infecta al berro, pero no a la papa o al tomate, y *S. subterranea* f.sp. *subterranea*, que afecta la papa, el tomate y también a otras solanáceas y no solanáceas (Harrison *et al.* 1997). Además, existen diferencias en las barreras parásito-hospedante, contradictorias a lo expuesto para el grupo *Sorosphaera*, que sugieren que puede haber más diferencias entre las dos formas de *S. subterranea*. Las barreras parásito-hospedante del plasmodio esporangiogéno entre *S. subterranea* f.sp. *nasturtii* y el berro son de tipo grueso para plasmodios jóvenes y de tipo delgado para plasmodios adultos, mientras que entre *S. subterranea* f.sp. *subterranea* y el tomate se encuentra una barrera delgada para el plasmodio esporangiogéno. Lo anterior concuerda con lo observado en estados tempranos y tardíos en el desarrollo esporangiogéno del plasmodio en la papa (Braselton 1992).

Aún no se ha informado la existencia de razas fisiológicas o patotipos de *S. subterranea*, ya que la variación entre aislamientos del organismo ha sido poco estudiada. Recientemente, se sugirió la existencia de dos grupos del patógeno, por diferencias en la secuencia de la región ITS (*ribosomal internal transcribed spacer*). Tal separación en dos grupos se ha determinado para distintas poblaciones analizadas mediante la secuenciación y comparación de la región ITS (Bulman y Marshall 1998, Qu *et al.* 2000) y la digestión enzimática de una sección de la misma (Jaramillo *et al.* 2004).

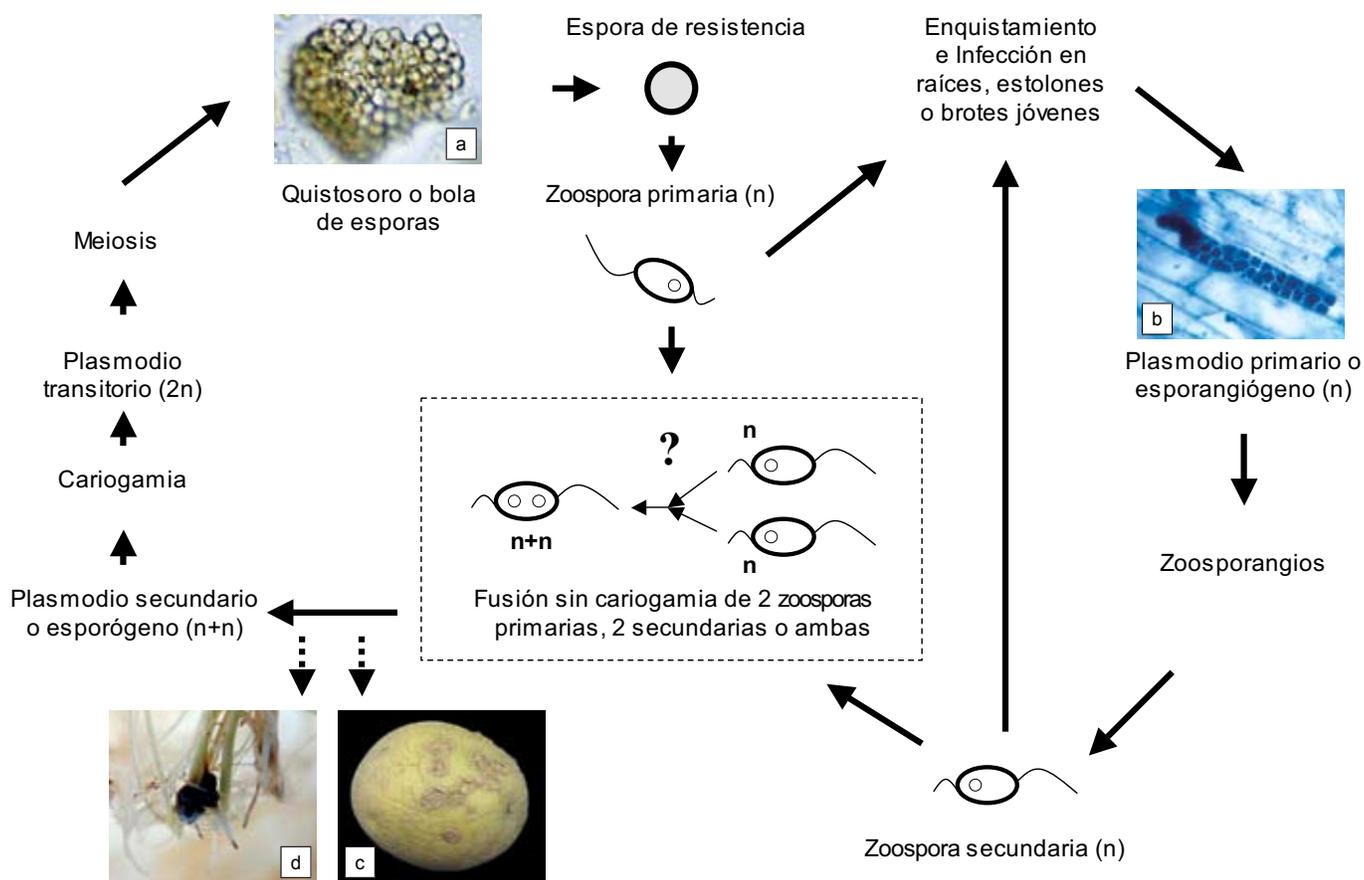
Morfología y ciclo de vida

El protista sobrevive en el suelo por largos períodos, hasta de 10 años, gracias a esporas de resistencia llamadas “quistes” (Zambolim *et al.* 1995). Los quistes son de forma hexagonal o poligonal y presentan en su pared exterior protuberancias pequeñas con forma de verruga (Jones 1978, Lahert y Kavanagh 1985, Hutchison y Kawchuk 1998). El quiste posee núcleo, mitocondrias, ribosomas, retículo endoplasmático, vacuolas y cuerpos lipídicos. Se encuentra delimitado por una cubierta de cinco capas, separada de la pared del quiste por un espacio periplasmático. A su vez, la pared del quiste

está compuesta por tres capas distintas. La capa más externa, W_1 , se compone de varillas, de apariencia densa al microscopio electrónico, que forman parte de una matriz entre los quistes y las protuberancias en forma de verrugas o domos de la pared. La capa W_2 es más uniforme y se encuentra constituida por un material granular, menos opaco al microscopio electrónico de transmisión que la capa W_1 . La capa W_3 es evidente justo antes de la diferenciación de la zoospora, cuando se desarrolla un poro de germinación en la capa W_2 . El poro está rodeado de un anillo grueso, constituido de un material opaco al microscopio electrónico de transmisión (Lahert y Kavanagh 1985, Merz 1997a). Los quistes se encuentran agregados en estructuras denominadas quistosoros o bolas de esporas (Fig. 2a). Cada quistosoro es una estructura acanalada, irregular y hueca, con apariencia de esponja, debido a las cavidades de la superficie exterior y a la red de canales internos. Son de forma circular, ovalados, alargados, piriformes o totalmente irregulares, de 24 a 96 μm de diámetro y de color café a dorado-café (Jones 1978, Lahert y Kavanagh 1985, Hutchison y Kawchuk 1998). La apariencia de sarna en los tubérculos es provocada por las masas de quistosoros, que forman pústulas sobre los tubérculos de papa, con remanentes de la piel de los mismos adherida a las pústulas (Jones 1978, Kirkham 1986).

Se cree que los quistes pueden presentar una germinación escalonada en el tiempo, lo que favorece la supervivencia del organismo patógeno a largo plazo y aumenta la posibilidad de ocurrencia de las infecciones. Sin embargo, la germinación escalonada requiere que algunas esporas se mantengan latentes cuando las condiciones promueven la germinación. Los mecanismos que controlan la activación de la germinación no se conocen, pero pueden involucrar distintas tasas de maduración, posiblemente por remoción de inhibidores, ya sea por lavado o metabólicamente, antagonismo por parte de otros habitantes del suelo, estimulación por exudados radicales, o inhibición causada por la composición iónica del agua del suelo, como se ha visto para *Plasmodiophora brassicae* (Harrison *et al.* 1997). La estimulación por exudados radicales parece ser un factor importante debido a la liberación diferencial de zoosporas primarias en respuesta a distintas variedades de tomate o diferentes especies (Naiva y García 2004). Además, la capacidad de supervivencia de los quistes es tan alta que resisten el paso por el tracto digestivo de los animales (Harrison *et al.* 1997).

Dentro de cada quiste se forma una zoospora primaria de aproximadamente 3 μm de diámetro. La



Infección de tubérculos provoca la sarna polvorienta e infección de las raíces provoca el desarrollo de agallas

Figura 2. Ciclo de vida de *Spongospora subterranea* f.sp. *subterranea*. (a) Quistosoro de *S. subterranea* observado al microscopio de luz (x500); (b) plasmodio primario en célula epidérmica de la raíz de tomate cv. Supermarmande (x500); (c) lesiones de sarna polvorienta de la papa; (d) agallas causadas por *S. subterranea* en raíces de tomate cv. Supermarmande. Fotografías tomadas en el CIBCM, UCR.

zoospora primaria contiene núcleo, nucleolo, mitocondrias, ribosomas, retículo endoplasmático, vacuolas, cuerpos multivesiculares y lipídicos, y flagelos con una configuración de microtúbulos “9+2” típica (Lahert y Kavanagh 1985).

En condiciones favorables y en la presencia de agua líquida, los quistes latentes germinan liberando normalmente una zoospora uninucleada, algunas veces binucleada, a través de un poro en la pared del quiste (Harrison *et al.* 1997). Se sugiere que la formación de las zoosporas puede ocurrir en forma rápida y, por el contrario, su liberación se da largo tiempo después del desarrollo de los poros de salida (Merz 1997a). Recientemente, se determinó, con temperaturas entre 11 y 22 °C, un tiempo mínimo de liberación de las zoosporas primarias de 24 h (Navia y García 2004). Una vez liberadas, muestran un movimiento recto, con cambios súbitos de dirección (Merz 1997a).

Las zoosporas primarias tienen un flagelo largo posterior, con una sección final que disminuye progresivamente de grosor. En la dirección opuesta, se encuentra un flagelo activo corto, con una transición abrupta de grueso a delgado. La longitud de los flagelos, calculada en evaluaciones al microscopio electrónico de barrido (SEM), es de $16,4 \pm 0,8 \mu\text{m}$ y $5,0 \pm 0,4 \mu\text{m}$, respectivamente. Los flagelos están insertados lateralmente en un ángulo de aproximadamente 180° uno con respecto al otro, y presentan una protuberancia en forma de anillo en el punto de inserción. Tanto el patrón de nado como la morfología de las zoosporas primarias son similares a las de las zoosporas secundarias (Merz 1997a).

El tiempo que se mantienen las zoosporas móviles antes de enquistarse depende de la temperatura. En términos generales, la temperatura parece ser un factor determinante de la liberación, movilidad y

supervivencia de las zoosporas (Navia y García 2004). El proceso de enquistamiento se refiere a la adhesión de la zoospora a un pelo radical u otro tejido vegetal, y a la consiguiente infección. El espacio recorrido por la zoospora es de unos pocos centímetros; sin embargo, éstas pueden ser transportadas por el movimiento del agua a través del suelo (Harrison *et al.* 1997).

En las zoosporas enquistadas, se observan al microscopio de luz cavidades alargadas en forma de pera, muy similares a las informadas para las zoosporas secundarias de *Polymyxa betae* y las primarias de *Plasmodiophora brassicae*. Keskin y Fuchs (1969, citados por Merz 1997a) denominaron a esta estructura “caña” (Rohr). Cada una de ellas posee una espina (Stachel) y en su extremo se encuentra un apresorio, que fija la zoospora a la pared de la célula hospedera. Esta estructura permite al protista penetrar al hospedante mecánicamente (Merz 1997a). Este proceso de infección es único y constituye un rasgo importante de los Plasmodiophoromycetes. El mismo mecanismo de infección se observó en las zoosporas secundarias de *S. subterranea* (Merz 1992). Aún se desconoce el mecanismo exacto del paso del plasmodio de la zoospora al interior de la célula vegetal, pero se propone que el estilete o espina sea hueco y actúe como una aguja hipodérmica; o que el estilete no sea hueco y su única función sea abrir paso en la célula vegetal; o que haya un paso directo de la “myxoameba” a través de la pared del hospedante (Harrison *et al.* 1997). El primer estado post-infección visible bajo el microscopio de luz es un plasmodio uninucleado (Merz 1997a).

Después de entrar al pelo radical, el patógeno se convierte en un plasmodio multinucleado (Fig. 2b), separado del hospedante por una membrana simple. Eventualmente, este plasmodio primario o esporangiígeno (Merz 1997b, Arauz 1998) se parte en segmentos para formar zoosporangios de un solo núcleo, que se dividen para formar zoosporas uninucleadas. Estas zoosporas secundarias pueden reinfectar las raíces, de manera que se liberan más zoosporas al suelo y el inóculo se incrementa.

Tanto las zoosporas primarias como las secundarias pueden infectar tubérculos y células epidérmicas de raíces, estolones y brotes jóvenes (Harrison *et al.* 1997) para producir plasmodios primarios y nuevas generaciones de zoosporas secundarias. Alternativamente, las zoosporas secundarias, primarias o ambas (Merz 1997b) se fusionan sin cariogamia e infectan nuevas células, donde dan origen a un

nuevo plasmodio dicariótico, llamado “plasmodio esporógeno”. Este, luego de la cariogamia y la meiosis, da origen a las esporas de resistencia, que son liberadas al suelo al desintegrarse el tejido del hospedante (Arauz 1998). Las roñas o sarna (Fig. 2c) se originan de la infección y el desarrollo de este plasmodio esporógeno en lenticelas no suberizadas o en desarrollo. Los tubérculos son susceptibles a la infección durante 2 o 3 semanas después del inicio de su desarrollo (Harrison *et al.* 1997). También se informa la producción de esporas de resistencia en agallas de raíces secundarias (Fig. 2d; Ramos *et al.* 1995).

Los aspectos principales del desarrollo de las esporas de resistencia incluyen el plasmodio joven con un nucleolo prominente dentro del núcleo; divisiones nucleares cruciformes simultáneas en el plasmodio joven; el plasmodio transitorio, también llamado “estado acariótico”, con núcleos que no contienen nucleolos observables al microscopio de luz; divisiones nucleares no cruciformes (interpretadas como divisiones meióticas) justo antes, o durante, la división del plasmodio; y división del plasmodio transitorio en esporas latentes incipientes (quistes; Braselton 1992). La fase diploide (plasmodio transitorio) es probablemente de vida corta y resulta de la cariogamia en el plasmodio, inmediatamente antes de la formación de las esporas latentes (Harrison *et al.* 1997).

La exudación de solutos a partir de lenticelas inmaduras puede actuar como atrayente para las zoosporas; sin embargo, la quimiotaxis en *S. subterranea* nunca ha sido demostrada (Harrison *et al.* 1997).

Se han sugerido dos mecanismos para la propagación del plasmodio a través de los tejidos del tubérculo: (i) los plasmodios son de vida libre y se mueven tanto intra como intercelularmente; o (ii) los plasmodios se mantienen dentro de las células, exhiben nutrición por absorción y son diseminados pasivamente conforme las células se dividen. Sin embargo, hay poca evidencia para la primera teoría, y es posible que el movimiento activo nunca ocurra (Harrison *et al.* 1997).

Sintomatología

Los primeros síntomas de la enfermedad son pequeñas ampollas en la superficie del tubérculo. Estas ampollas revientan después de desenterrar los tubérculos, para exponer una masa levantada de quistosoros con apariencia de sarna (Kirkham 1986). En ocasiones, las ampollas son muy pequeñas y difíciles de visualizar y no revientan hasta un mes o más después de haber desenterrado los tubérculos (Gans 2000). Esta aparición

tardía de los síntomas en poscosecha representa una potencial fuente de inóculo en almacenamiento y en lotes de tubérculos seleccionados como semilla vegetativa. Los tubérculos más grandes generalmente presentan una mayor incidencia y severidad de roña (Hims 1976, Hughes 1980, Eraslan y Turham 1989). Además, los tubérculos grandes presentan más el síntoma de canchales, mientras que los más pequeños presentan más el síntoma de sarna polvorienta (Hims 1976).

Estas roñas afectan usualmente al tejido exterior, pero en ocasiones pueden penetrar más profundo, destruyendo una gran proporción del tubérculo. Normalmente son circulares, con un diámetro entre 0,3 y 1,5 cm, pero coalescen en aquellos tubérculos altamente infectados (Zambolim *et al.* 1995, Harrison *et al.* 1997).

La enfermedad también puede dar origen a tumores después de un período prolongado de condiciones que la favorecen. También se han informado agallas en brotes, provocadas por infección de meristemas apicales de raíces adventicias. Dichas agallas también pueden presentarse en raíces y estolones. Las agallas severas en las raíces pueden provocar el marchitamiento y muerte de las plantas jóvenes (Zambolim *et al.* 1995, Harrison *et al.* 1997).

También se informa de pudriciones de raíz asociadas a la infección por *S. subterranea*. Estas se manifestaron a diferentes niveles en todos los genotipos de papa evaluados por Eraslan y Turham (1989). Las pudriciones se observaron tanto en raíces inoculadas artificialmente como en forma natural, y se obtuvieron zoosporas de *S. subterranea* de las mismas (Eraslan y Turham 1989).

La sarna polvorienta y la sarna común, causada por *Streptomyces scabies*, se confunden en las evaluaciones visuales (Bell *et al.* 1999, Merz 2000b). Se diferencian fácilmente por evaluación microscópica, donde la aparición de quistosoros indica la presencia de *S. subterranea*, mientras que las cadenas de conidios en forma de barril muestran la presencia de *S. scabies* (Harrison *et al.* 1997). También son comunes las infecciones mixtas de los tubérculos, donde aparecen ambos patógenos (Van de Haar 2000).

Importancia económica

Usualmente, la enfermedad tiene un efecto cosmético en los tubérculos, haciéndolos desagradables a la vista; por lo tanto, se les rechaza o se reduce su valor comercial. La enfermedad puede ser un factor limitante para la exportación e importación, especialmente de tubérculos semilla. Si se desarrolla la forma de la enfermedad que provoca canchales, el crecimiento de la

planta puede ser inhibido y se reduce el rendimiento (Zambolim *et al.* 1995, Harrison *et al.* 1997).

Se informan pérdidas por tubérculos no comercializables de hasta un 50% en Australia (Hughes 1980) y pérdidas hasta del 100% del producto cosechado en Venezuela (García *et al.* 2004). Datos recientes de experimentos en Nueva Zelanda confirman el potencial de la enfermedad para causar una reducción del rendimiento. De acuerdo con Merz (2000a), el uso de tubérculos semilla de papa con un 10% de superficie infectada produjo una reducción en el número de brotes, tallos por planta, número de tubérculos por planta y en el peso fresco de plantas y tubérculos.

S. subterranea f.sp. *subterranea* es el vector del virus PMTV (Jones y Harrison 1969). Además, los tubérculos infectados por la sarna polvorienta son particularmente susceptibles a otras enfermedades, como el tizón tardío (*Phytophthora infestans*), pudrición rosada (*Phytophthora erythroseptica*), pudrición seca (*Fusarium caeruleum*) y pudrición por *Colletotrichum atramentarium* (Harrison *et al.* 1997). Asimismo, hay un aumento de las pudriciones en almacenamiento (Kirkham 1986).

Consideraciones finales

Desde los primeros informes de la sarna polvorienta de la papa en 1841 por Wallroth (Harrison *et al.* 1997), se encuentran numerosas publicaciones referentes a la enfermedad. Algunas son trabajos extensos en que se analizan diversos aspectos de la biología y ecología de *S. subterranea*, como es el caso de Kole (1954). Aun cuando estos trabajos son muy valiosos, se hace evidente la necesidad de una mayor investigación para entender la biología de *S. subterranea*, especialmente sus mecanismos de supervivencia (Van de Graaf *et al.* 2000). Este conocimiento es de gran importancia para el desarrollo de estrategias de combate y control de la enfermedad.

Literatura citada

- Ahmad, I; Iftikhar, S; Soomro, MH; Merz, U. 1996. First report of *Spongopora subterranea* f.sp. *subterranea* on potato in Pakistan. Plant Disease 80:959.
- Alexopoulos, CJ; Mims, CW; Blackwell, M. 1996. Introductory Mycology. Nueva York, US, John Wiley & Sons. 869 p.
- Amador, R. 1987. Evaluación de fungicidas aplicados al suelo para el combate de *Rhizoctonia solani* y *Spongopora subterranea* en papa. Investigación Agrícola 1(1):16-19.
- Arauz, LF. 1998. Fitopatología: un enfoque agroecológico. San José, CR, Editorial de la Universidad de Costa Rica. 467 p.
- Archibald, JM; Keeling, PJ. 2004. Actin and Ubiquitin protein sequences support a Cercozoan/Foraminiferan ancestry for the Plasmodiophorida plant pathogens. Journal of Eukaryotic Microbiology 5(1):113-118.

- Arif, M; Torrance, L; Reavy, B. 1995. Acquisition and transmission of potato mop-top furovirus by a culture of *Spongospora subterranea* f.sp. *subterranea* derived from a single cystosorus. *Annals of Applied Biology* 126:493-503.
- Barr, DJS. 1983. The Zoosporic Grouping of Plant Pathogens. Entity or Non-entity. In *Zoosporic Plant Pathogens*. Buczacki, ST. ed. New York, US, Academic Press. p. 43-83.
- Bell, KS; Roberts, J; Verrall, S; Cullen, DW; Williams, NA; Harrison, JG; Toth, IK; Cooke, DEL; Duncan, JM; Claxton, JR. 1999. Detection and quantification of *Spongospora subterranea* f.sp. *subterranea* in soils and on tubers using specific PCR primers. *European Journal of Plant Pathology* 105:905-915.
- Braselton, JP. 1992. Ultrastructural karyology of *Spongospora subterranea* (Plasmodiophoromycetes). *Canadian Journal of Botany* 70:1228-1233.
- _____. 1995. Current status of the plasmodiophorids. *Critical Reviews in Microbiology* 21(4):263-275.
- Bulman, SR; Marshall, JW. 1998. Detection of *Spongospora subterranea* in potato tuber lesions using the polymerase chain reaction (PCR). *Plant Pathology* 47(6):759-766.
- Carling, DE. 1996. First report of powdery scab of potatoes in Alaska. *Plant Disease* 80:1208.
- Castlebury, LA. 1994. Small-Subunit Ribosomal RNA Gene Phylogeny of *Plasmodiophora brassicae*. *International Mycological Congress (5, Vancouver, CA)*. Abstracts. p. 32.
- Ciampi, L; Contreras, A; Padulosi, S; Spooner, D; González, S. 1992. Observaciones microbiológicas realizadas sobre material vegetal recolectado en el archipiélago de los Chonos y Guaytecas. *Agro Sur* 20(1):45-48.
- De Boer, RF. 1991. Evaluation of potato cultivars in the greenhouse and field for resistance to powdery scab. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 31:699-703.
- _____. 2000. Summary of the session on recognizing the components of an integrated control approach to powdery scab and the potato mop top virus. In Merz, U; Lees, AK. eds. *European Powdery Scab Workshop (1, Aberdeen, UK)*. Proceedings. p.101-104.
- Draper, MA; Secor, GA; Gudmestad, NC. 1997. First report of potato powdery scab, caused by *Spongospora subterranea* f.sp. *subterranea* in North Dakota. *Plant Disease* 81:693.
- Eraslan, F; Turhan, G. 1989. Studies on powdery scab of potatoes with special regard to the reactions of certain potato cultivars and clones. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 96(4):353-360.
- Gans, PT. 2000. Summary on the session on symptom range and disease assessment. In Merz, U; Lees, AK. eds. *European Powdery Scab Workshop (1, Aberdeen, UK)*. Proceedings. p. 27-28.
- García, RA; García, J; Garnica, J; Espinoza, Y. 2004. Estudio de epifitias en la roña de la papa (*Spongospora subterranea*) en el estado de Mérida, Venezuela. *Revista Latinoamericana de la Papa, Suplemento Especial, Marzo, Oral* 40.
- Harrison, JG; Searle, RJ; Williams, NA. 1997. Powdery scab disease of potato – a review. *Plant Pathology* 46:1-25.
- Helias, V; Bourdin, D. 2000. Evaluation and adaptation of diagnostic methods for Potato mop top virus (PMTV). In Merz, U; Lees, AK. eds. *European Powdery Scab Workshop (1, Aberdeen, UK)*. Proceedings. p. 93-97.
- Hims, M. 1976. The weather relationships of powdery scab of potatoes. *Annals of Applied Biology* 84:274-275.
- Hughes, IK. 1980. Powdery scab (*Spongospora subterranea*) of potatoes in Queensland: occurrence, cultivar susceptibility, time of infection, effect of soil pH, chemical control and temperature relations. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry* 20:625-632.
- Hutchison, LJ; Kawchuk, LM. 1998. Fungi Canadenses No. 338: *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea*. *Canadian Journal of Plant Pathology* 20:118-119.
- Jaramillo, S; Calderón, H; Hincapié, LA; Afanador, L. 2004. Caracterización de la variabilidad molecular de *Spongospora subterranea* (Wallr.) Lagerh. f. sp. *subterranea* en las principales zonas paperas de Colombia. *Revista Latinoamericana de la Papa, Suplemento Especial, Marzo, Oral* 39.
- Jeger, MJ; Hide, GA; van den Boogert, PHJF; Termorshuizen, AJ; van Baarlen, P. 1996. Pathology and control of soil-borne fungal pathogens of potato. *Potato Research* 39:437-469.
- Jones, D. 1978. Scanning electron microscopy of cystosory of *Spongospora subterranea*. *Transcriptions of the British Mycological Society* 70(2):292-3-293.
- Jones, RAC; Harrison, BD. 1969. The behavior of potato mop-top virus in soil, and evidence for its transmission by *Spongospora subterranea* (Wallr.) Lagerh. *Annals of Applied Biology* 63:1-17.
- Kirkham, RP. 1986. Screening for resistance to powdery scab disease of potatoes. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 26:245-247.
- Kole, AP. 1954. A contribution to the knowledge of *Spongospora subterranea* (Wallr.) Lagerh., the cause of powdery scab of potatoes. *Tijdschrift over Plantenziekten* 60:1-65.
- Lahert, H; Kavanagh, JA. 1985. The fine structure of the cystosorus of *Spongospora subterranea*, the cause of powdery scab of potato. *Canadian Journal of Botany* 63:2278-2282.
- Lambert, DH; Levy, L; Mavrodieva, VA; Johnson, SB; Babcock, MJ; Vayda, ME. 2003. First Report of Potato mop-top virus on Potato from the United States. *Plant Disease* 87:872.
- Lucero, H; Lucero, G; Reina, O; Chiarlo, N. 1997. Sarna pulverulenta de la papa causada por *Spongospora subterranea* (Wallr.) Lagerh. Su prospección en Mendoza, Argentina. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Cuyo*. 29(1):29-34.
- _____. 1998. Sarna pulverulenta de la papa *Spongospora subterranea* (Wallr.) Lagerh. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Cuyo*. 30(1):77-86.
- Merz, U. 1992. Observations on swimming pattern and morphology of secondary zoospores of *Spongospora subterranea*. *Plant Pathology* 41:490-494.
- _____. 1997a. Microscopical observations of the primary zoospores of *Spongospora subterranea* f.sp. *subterranea*. *Plant Pathology* 46:670-674.
- _____. 1997b. *Spongospora* Home Page (en línea). Consultado 23 abr. 2001. Disponible en <http://www.pa.ipw.agrl.ethz.ch/spongospora/spwelcom.htm>.
- _____. 2000a. Experiments on direct control and yield loss made in New Zealand. In Merz, U; Lees, AK. eds. *European Powdery Scab Workshop (1, Aberdeen, UK)*. Proceedings. p. 51-52.
- _____. 2000b. Powdery scab control in Switzerland. In Merz, U; Lees, AK. eds. *European Powdery Scab Workshop (1, Aberdeen, UK)*. Proceedings. p. 43-44.

- Montero-Astúa, M; Vásquez, V; Rivera, C. 2002. Occurrence of potato powdery scab caused by *Spongospora subterranea* f. sp. *subterranea* in Costa Rica. *Plant Disease* 86:1273.
- Navia, E; García, C. 2004. Estudios en la biología y patología de *Spongospora subterranea* en papa. *Revista Latinoamericana de la Papa, Suplemento Especial, Marzo, Oral 38.*
- Nielsen, SL; Nicolaisen, M. 2000. National potato production and powdery scab situation in Denmark. *In Merz, U; Lees, AK. eds. European Powdery Scab Workshop (1, Aberdeen, UK). Proceedings. p. 89-91.*
- Qu, X; Kavanagh, JA; Egan, D. 2000. *Spongospora subterranea* f.sp. *subterranea*: molecular variation, PCR detection and isolation in vitro. *In Merz, U; Lees, AK. eds. European Powdery Scab Workshop (1, Aberdeen, UK). Proceedings. p. 75-77.*
- Ramos, G; Mendoza, C; Ponce, F; Hernández, G. 1995. Etiología, distribución, histopatología y control de la roña polvoriento de la papa en los valles altos de México. *Revista Chapingo Serie Protección Vegetal* 2(1):67-70.
- Sandgren, M. 1996. On Spraing in Potato, A soil-borne virus disease in potato, significance, detection and variability. *Uppsala, SE, Fyris-Tryck AB. 41 p.*
- Secor, G; Rivera-Varas, V. 2004. Emerging diseases of cultivated potato and their impact on Latin America. *Revista Latinoamericana de la Papa, Suplemento Especial, Marzo.*
- Van de Graaf, P; Lees, AK; Duncan, JM. 2000. Epidemiology and control of *Spongospora subterranea* f.sp. *subterranea*, with special reference to zoospore release and bait plant infection. *In Merz, U; Lees, AK. eds. European Powdery Scab Workshop (1, Aberdeen, UK). Proceedings. p. 57-60.*
- Van de Haar, J. 2000. The powdery scab situation in the Netherlands. *In Merz, U; Lees, AK. eds. European Powdery Scab Workshop (1, Aberdeen, UK). Proceedings. p. 21-22.*
- Wale, S. 2000. Summary of the session on national potato production and the powdery scab situation. *In Merz, U; Lees, AK. eds. European Powdery Scab Workshop (1, Aberdeen, UK). Proceedings. p. 3-9.*
- Xu, H; DeHaan, TL; De Boer, SH. 2004. Detection and confirmation of Potato mop-top virus in Potatoes Produced in the United States and Canada. *Plant Disease* 88:363-367.
- Zambolim, L; Parizzi, P; Matsuoka, K; Xavier, F; do Valle, R; Chaves, GM. 1995. Sarna pulverulenta da batata. *Fitopatologia Brasileira* 20:5-12.