



SÍNTOMAS FOLIARES, BIOMASA Y CALIDAD DE TUBÉRCULO DE GENOTIPOS DE PAPA INOCULADOS CON *Candidatus Liberibacter solanacearum*

LEAF SYMPTOMS, BIOMASS AND TUBER QUALITY OF POTATO GENOTYPES INOCULATED WITH *Candidatus Liberibacter solanacearum*

Yazmin Hidalgo-Gómez¹, José A. Carrillo-Salazar^{1*}, Reyna I. Rojas-Martínez², Antonio Rivera-Peña³ y Oscar J. Ayala-Garay⁴

¹Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo (CP-CM), PREGEP-Fisiología Vegetal, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. ²CP-CM, IFIT-Fitopatología, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. ³Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, Campo Experimental Valle de Toluca, Metepec, Estado de México, México. ⁴CP-CM, PREGEP-Producción de Semillas, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.

*Autor de correspondencia (asalazar@colpos.mx)

RESUMEN

Las variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) producidas en México son susceptibles a *Candidatus Liberibacter solanacearum* (CaLso), causante de la enfermedad conocida como 'manchado interno de la pulpa', por lo que se requiere conocer la respuesta de genotipos experimentales a la bacteria. El presente estudio tuvo como objetivo evaluar el efecto de la infección de los haplotipos LsoA + LsoB de CaLso en el follaje, la biomasa seca y la calidad de tubérculo de papa, variedad Fianna, una colecta de *Solanum demissum* y los clones experimentales T90-1-63 y T05-13-21 de *Solanum* spp. El manchado interno de la pulpa del tubérculo se determinó mediante análisis de imágenes de tubérculos. Las plantas de Fianna mostraron la mayor severidad de daño foliar; en cambio, los clones experimentales presentaron 17 % menos daño foliar que Fianna y 8 % más daño foliar que *S. demissum*. Este último fue el genotipo con la mayor biomasa seca de hoja y produjo tubérculos de un tamaño pequeño; las plantas infectadas de *S. demissum* presentaron mayor número de tubérculos y mayor rendimiento de tubérculo fresco que las plantas sin inoculación, aunque tuvieron la menor proporción de superficie sana del tubérculo. El clon T90-1-63 presentó los porcentajes más altos de superficie sana de tubérculo (> 79 %) y las menores intensidades del manchado interno de la pulpa del tubérculo.

Palabras clave: *Solanum tuberosum* L., análisis de imágenes, intensidad del manchado, rendimiento de tubérculo, zebra chip.

SUMMARY

Potato varieties (*Solanum tuberosum* L.) produced in Mexico are sensitive to *Candidatus Liberibacter solanacearum* (CaLso), which produces the disease known as 'Zebra chip'; thus, it is necessary to know the response of experimental genotypes to the bacterium. The aim of this study was to evaluate the effect of the infection of the LsoA + LsoB CaLso haplotypes on foliage, dry biomass and tuber quality of potato cv Fianna, an accession of *Solanum demissum* and experimental clones T90-1-63 and T05-13-21 of *Solanum* spp. Internal browning of tuber pulp was determined by tuber image analysis. Fianna plants showed the highest severity of leaf damage, while the experimental clones presented 17 % less leaf damage than Fianna and 8 % more leaf damage than *S. demissum*. The latter was the genotype with the highest dry leaf biomass and produced tubers of a small size; the infected plants of *S. demissum* produced a higher number of tubers and higher tuber fresh weight than non-inoculated plants; however, they had the lowest proportion of healthy tuber surface. Clone T90-1-63 showed the highest percentages of healthy tuber surface (> 79 %) and the lowest internal

browning intensity of the tuber pulp.

Index words: *Solanum tuberosum* L., browning intensity, image analysis, tuber yield, zebra chip.

INTRODUCCIÓN

La papa (*Solanum tuberosum* L.) es uno de los cuatro cultivos más importantes en el mundo (FAO, 2019). Los programas de fitomejoramiento se encuentran condicionados al seleccionar variedades por la alta interacción genotipo-ambiente (Tirado *et al.*, 2018), lo que dificulta generar genotipos con altos rendimientos, calidad y resistencia a plagas y enfermedades.

El cultivo de papa se encuentra amenazado por la bacteria *Candidatus Liberibacter solanacearum* (CaLso), debido a que todas las variedades comerciales en México son susceptibles (Hernández-Deheza *et al.*, 2018); ésta es una bacteria filamentosa limitada a los tubos cribosos del floema, asociada con la enfermedad conocida como Zebra chip (ZC) o manchado de la pulpa del tubérculo (Camacho-Tapia *et al.*, 2016; Rashed *et al.*, 2015), que ocasiona síntomas como achaparramiento, formación de tubérculos aéreos, clorosis, mayor concentración de almidón en la hoja, entrenudos cortos, terminación de las hojas de color rosado, amarillamiento parecido al causado por los psíldos o la punta morada originada por fitoplasmas, entre tres y cuatro semanas después de la infección (Gao *et al.*, 2016), con reducciones potenciales del rendimiento de 50 a 85 % (Munyaneza *et al.*, 2011). Los tubérculos infestados exhiben decoloración en el parénquima de reserva, el cual es más evidente al freír o cocinar, como resultado de la reacción de Maillard (Maillard, 1912; Vázquez-Carrillo *et al.*, 2013). Este síntoma en los tubérculos está asociado con la acumulación de compuestos polifenólicos (lignina), fenólicos, peroxidasas, aminoácidos y azúcares libres

(sacarosa, glucosa y fructosa), así como con la disminución en el nivel de almidón, por lo que esta enfermedad causa una respuesta hipersensible que conduce a una muerte celular programada en los tubérculos (Gao *et al.*, 2016; Miles *et al.*, 2010). La variación de la incidencia de ZC incluye al vector (cuatro haplotipos) con diferencias en tamaño, fecundidad, presencia de endosimbiontes, comportamiento de alimentación y preferencia del hospedero, y al patógeno (siete haplotipos) con tres de ellos en Norteamérica. Los haplotipos A y B se asocian con la infección de solanáceas en los Estados Unidos, México y Centroamérica; los síntomas más severos, las mayores tasas de desarrollo de los síntomas y la mayor reducción del rendimiento se observan en plantas infectadas con el haplotipo B (Swisher Grimm *et al.*, 2020).

En el Programa de Papa del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), en Metepec, Estado de México, se mejoran variedades para adquirir resistencia a enfermedades por hibridación con materiales silvestres; el interés es conocer si además presentan resistencia a CaLso. Los clones experimentales Real 14 y T05-20-11 de este programa presentaron los menores porcentajes de manchado del tubérculo cuando se inocularon con los haplotipos LsoB y LsoAB de CaLso (Hernández-Deheza *et al.*, 2018), aunque existen otros materiales experimentales que pudieran presentar resistencia genética a la bacteria. Rubio-Covarrubias *et al.* (2017) detectaron tolerancia a ZC en varias líneas avanzadas de papa, en comparación con la variedad comercial Atlantic, al presentar menores cantidades de compuestos fenólicos; sin embargo, los genotipos exhibieron manchado en la fritura de cortes de tubérculo de papa infectadas con CaLso, asociado con el aumento de azúcares reductores, por lo que las líneas experimentales podrían ser útiles sólo para producir tubérculo para consumo en fresco. El objetivo de esta investigación fue evaluar el daño foliar, la biomasa seca y la calidad de tubérculos de diferentes genotipos de papa inoculados con CaLso.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio experimental y material genético

La investigación se desarrolló durante el verano-invierno 2019 con plantas de papa cultivadas bajo una estructura cubierta con malla antiáfidos calibre 0.009 mm en el campo experimental del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo (19° 29' latitud norte y 98° 53' longitud oeste, 2260 m de altitud). Se utilizaron como genotipos el Clon T05-13-21, cuyo tubérculo es de cutícula marrón rojizo, forma oval alargada y pulpa amarilla, con una altura de planta de 50 cm, de porte erecto, presenta resistencia

media a tizón; el Clon T90-1-63 posee resistencia a tizón tardío, su tubérculo tiene cutícula amarilla, forma oval alargada y pulpa color amarillo claro; la altura de planta es de entre 50 y 80 cm, arbolada, de porte semierecto; *Solanum demissum* es de porte alto con 60 cm de altura, flores de color violeta a morado, sus tubérculos son de color blanco a bronceado, redondos a comprimidos y de 5 cm de diámetro, en promedio, mientras que Fianna, el testigo susceptible, es una variedad altamente tolerante al estrés ambiental, sus tubérculos son de forma ovalada, ojos poco profundos, cáscara lisa, brillante y de tamaño grande y uniforme. De T05-13-21 y T90-1-63 se usaron plántulas producidas *in vitro* del programa de papa del INIFAP, Metepec, Estado de México; de Fianna y *S. demissum* se usaron tubérculos.

Tratamientos y diseño experimental

Se evaluaron ocho tratamientos, resultado de la combinación entre los genotipos utilizados (variedad comercial Fianna, una colecta de *Solanum demissum* y los clones experimentales T05-13-21 y T90-1-63) y la inoculación con CaLso (con y sin inoculación). El experimento se estableció bajo un diseño completamente al azar con doce repeticiones, con arreglo factorial entre los niveles de los dos factores de variación. La unidad experimental fue una maceta con una planta.

Manejo agronómico

Las plántulas y los tubérculos se plantaron el 02 de agosto de 2019 en bolsas de plástico de 5 L, con una mezcla de turba y agrolita (1:1 v/v) como sustrato. Las plantas se fertilizaron semanalmente con una mezcla papera comercial granulada que contiene fosfonitrato, fosfato diamónico, superfosfato de calcio triple, superfosfato de calcio simple, cloruro de potasio, triple 16, K-Mg, nitrato de potasio y microelementos (Martínez *et al.*, 2008); los primeros 40 d se utilizó una dosis de 2 g/planta y el resto del ciclo del cultivo se utilizó una dosis de 4 g/planta. El riego se aplicó para mantener el sustrato a capacidad de campo; además, semanalmente se aplicó Tecto 60® (600 Tiabendazol) para la prevención y control de tizón tardío. Se obtuvieron registros de la humedad relativa (HR, %) y temperatura del aire (°C), temperatura máxima (T_{máx}, °C) y temperatura mínima diaria (T_{mín}, °C), con un sensor automatizado (HOBO®, modelo U12-012, Onset Computer Corporation, Bourne, Miami, EUA), desde el trasplante hasta la cosecha.

Reproducción de *Bactericera cockerelli* y transmisión de CaLso

Para reproducir al vector se estableció una colonia de

psíldos infectada con la combinación de los haplotipos LsoA + LsoB de *Candidatus Liberibacter solanacearum* en plantas de chile jalapeño (*Capsicum annuum* L. var. Mango). A pesar de que la bacteria se transmite trasováricamente, para asegurar que la población de psíldos se mantuviera infectada de manera rutinaria se monitoró la presencia de la bacteria en los insectos. Las plantas de chile se mantuvieron dentro de una jaula entomológica a 25 °C y 40 % HR. La detección de CaLso, en 10 adultos de *B. cockerelli* seleccionados al azar, se realizó mediante la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR) con los iniciadores OA2/O12c, los cuales amplifican un fragmento de 1168 pb del gen ribosomal 16S (Rojas-Martínez *et al.*, 2016). Una vez que se confirmó la presencia de la bacteria con los iniciadores específicos para la misma, se utilizaron los iniciadores Lso SRR (LSO-SSR-1F/LSO-SSR-1R), diseñados por Nelson *et al.* (2011), para detectar diferencias genéticas de la bacteria y discriminar los haplotipos.

Después de 40 d de la plantación (ddp), se cubrió la quinta hoja de cada planta de papa a inocular con una bolsa de 25 × 25 cm de malla antiáfidos calibre 0.009 mm, desde el foliolo terminal hasta el segundo par de foliolos laterales. En cada bolsa se introdujeron 10 adultos de *B. cockerelli* infectados con CaLso de la colonia de reproducción del psílido, y se dejaron en el lugar durante 5 d. Los psíldos de la papa típicamente tienen más de 80 % de éxito para inocular CaLso, y cuando las plantas se exponen a varios individuos se alcanza 100 % en 48 h (Rashed *et al.*, 2013). Posteriormente, para eliminarlos, se aplicó Actara® (thiametoxam) en una concentración de 4 g en 15 L de agua.

VARIABLES RESPUESTA

Se hizo un muestreo destructivo 83 días después de la inoculación (ddi) de seis plantas por tratamiento. Cada planta colectada se separó en sus órganos para obtener la biomasa seca de hoja (PSH, g/planta), tallo (PST, g/planta), raíz (PSR, g/planta), tubérculo (PSTb, g/planta) y la biomasa total (BT, g/planta); el secado se hizo en una estufa de aire forzado (Marca Riossa, modelo HCF-82D, Monterrey, México) a 75 °C durante 72 h, o hasta alcanzar peso constante.

Antes de secar los tubérculos, se cuantificó el peso de la biomasa fresca de los tubérculos producidos por planta (g/planta), con una balanza analítica (Modelo PT600, Sartorius®, Goettingen, Alemania); se contó el número de tubérculos por planta (NTP) y se midió el diámetro ecuatorial de los tubérculos (mm) con un vernier digital. Los tubérculos se clasificaron en las siguientes categorías, de acuerdo con el diámetro central (Hernández-Deheza *et*

al., 2018): 1) grande (mayor de 56 mm), 2) primera calidad (mayor de 45 y hasta 56 mm), 3) segunda calidad (mayor de 35 y hasta 45 mm), 4) tercera calidad (mayor de 28 y hasta 35 mm) y 5) cuarta calidad o residuos (menor o igual a 28 mm).

Semanalmente se evaluó la severidad de los síntomas en el follaje de las plantas, desde la segunda semana después de la inoculación hasta la cosecha. Se usó la escala de 1 a 5 descrita por Hernández-Deheza *et al.* (2018), donde: 1) planta asintomática (0 %), 2) enrollado de las hojas y coloración amarillenta de la planta (25 %), 3) retraso del crecimiento, laminación de las hojas y coloración amarillenta de la planta (50 %), 4) presencia de tubérculos aéreos, doblado de la planta, retraso en el crecimiento y, ocasionalmente, hojas de color púrpura (75 %), y 5) muerte de la planta (100 %).

Para evaluar el daño en el tubérculo mediante una escala, se siguió la metodología descrita por Hernández-Deheza *et al.* (2020). Después de la cosecha se tomaron cinco tubérculos por tratamiento; cada uno se cortó por la mitad y de cada mitad se consideró una rebanada de 2 mm de grosor, para obtener 10 rebanadas de tubérculo por tratamiento. Las rodajas se frieron en aceite de soya durante 5 min a 180 °C en una freidora eléctrica (Modelo 35033, Hamilton Beach®, Glen Allen, Virginia, EUA). En total se frieron 80 rebanadas de tubérculo. Se tomaron imágenes digitales de las rebanadas en el plano horizontal en una caja de 0.073 m³, forrada de tela negra con un fondo verde, a 200 dpi, bajo luz blanca constante, sin flash, balance de blanco fluorescente, velocidad de obturación de 1/120 s, y en el formato JPG con una cámara modelo ZTE Blade V10.

Los valores de los canales del espacio de color RGB (por sus siglas en inglés: red, green and blue) se obtuvieron a partir de 20 muestras de área de 20 × 20 píxeles de las imágenes digitales, considerando todos los genotipos, correspondientes a tres clases determinadas visualmente: fondo de la imagen, área sana y área con manchado u obscurecimiento de la pulpa del tubérculo. Para esto se desarrolló un programa escrito en Visual Basic de Microsoft®, con el que se obtuvo una base de datos de 1117 registros entrada-salida una vez que los registros duplicados se eliminaron. Un clasificador de píxeles se entrenó con el sistema AI Trilogy Neuroshell Classifier® (Ward Systems Group, Frederick, Maryland, EUA) con la estrategia supervisada de entrenamiento tipo neuronal, basada en el algoritmo de correlación en cascada propuesto por Fahlman y Lebiere (1990). El clasificador tuvo tres variables de entrada (cada uno de los canales del espacio de color RGB) y tres posibles variables de salida o categorías (píxel de área sana y píxel de área con

manchado). El escenario de entrada se repitió 10 veces, usando aleatoriamente 90 % de particiones de los datos para el entrenamiento y 10 % para la prueba. La capacidad predictiva del clasificador se evaluó con la precisión global, que es el número de píxeles clasificados correctamente en cada clase dividido entre el número total de píxeles en el juego de prueba; la sensibilidad, que se refiere al número de positivos verdaderos dividido por la suma de positivos verdaderos más falsos negativos, y la especificidad, definida como el número de negativos verdaderos dividido por la suma de negativos verdaderos más positivos falsos. Una vez que se obtuvo el clasificador, se identificaron los píxeles correspondientes a cada categoría en cada rodaja de tubérculo y se calculó el porcentaje de superficie sana y el porcentaje de superficie con manchado, con base en el área total de la rodaja, en 10 rodajas por tratamiento. Las imágenes se procesaron previamente con un filtro de mediana de 3 × 3; después, los píxeles clasificados en superficie con manchado se reclasificaron de acuerdo con la severidad de la reacción o intensidad de daño, de acuerdo con la metodología descrita por Hernández-Deheza *et al.* (2020) para obtener ocho categorías o niveles de intensidad de daño, donde 1 es superficie sana y 8 es la categoría con el máximo nivel de oscurecimiento. Finalmente, se identificaron los píxeles correspondientes a cada clase y se calculó el porcentaje de superficie de manchado para cada clase.

Análisis estadístico

Se aplicaron las pruebas de homogeneidad de varianza y de normalidad a cada variable respuesta con el programa SAS versión 8.1 (SAS Institute, 1999). Con el programa estadístico R se realizaron los análisis de varianza y las pruebas de medias de Tukey ($P \leq 0.05$) de las variables respuesta.

RESULTADOS

El factor inoculación (I) fue altamente significativo ($P \leq 0.01$) en las variables PSTb, PSR y BT, excepto en PSH y PST ($P > 0.05$). Las plantas inoculadas con la bacteria presentaron

mayor PSR, mientras que las plantas sin inocular presentaron mayores medias de PSTb y BT (Cuadro 1).

La interacción entre los genotipos y la inoculación fue significativa ($P \leq 0.05$) en PSTb y PSH, y altamente significativa ($P \leq 0.01$) en PST, BT y PSR. La variedad Fianna, susceptible a CaLso, fue el genotipo que presentó el mayor PSTb en plantas sin inocular, aunque esta variable fue 45 % menor en las plantas inoculadas. También Fianna sin inocular presentó la mayor BT, aunque disminuyó en 40 % en plantas inoculadas, esto en parte se debió a que el PSH fue mayor en 33 % en plantas inoculadas. *Solanum demissum* presentó las medias más altas de PSH, PST y PSR, aunque los mayores PST y PSR fueron en plantas inoculadas, mientras que PSH no fue afectado por la inoculación; en cambio, el PSTb presentó el menor valor, independientemente de si las plantas se inocularon o no (Cuadro 2). Los clones T05-13-21 y T90-1-63 presentaron medias iguales en PST, PSR y PSTb, sin variar por efecto de la inoculación. El mayor PSH se presentó en T90-1-63, aunque tanto en éste como en T05-13-21, no hubo efecto en esta variable por la inoculación; sin embargo, en la variable BT, T05-13-21 presentó mayor media sin inoculación, mientras que en T90-1-63 fue mayor en las plantas inoculadas.

La inoculación fue significativa ($P \leq 0.05$) en el número de tubérculos por planta (NTP), número de tubérculos de calidad grande y número de tubérculos de cuarta calidad. Las plantas sin inocular presentaron medias más altas de peso de biomasa fresca de tubérculos por planta y número de tubérculos de primera, segunda y tercera calidad, mientras que las plantas inoculadas presentaron las mayores medias de NTP y número de tubérculos de cuarta calidad (Cuadro 3).

La interacción entre los genotipos y la inoculación fue altamente significativa ($P \leq 0.01$) en el rendimiento de tubérculo, número de tubérculos de calidad grande, número de tubérculos de primera calidad y número de tubérculos de cuarta calidad, mientras que la significancia de las diferencias entre tratamientos en el número de

Cuadro 1. Biomasa seca (g/planta) de estructuras de plantas de papa infectadas con la combinación de los haplotipos LsoA + LsoB de *Candidatus Liberibacter solanacearum* a 83 ddi.

Tratamiento	PSH	PST	PSR	PSTb	BT
Sin inocular	25.9 a	11.1 a	1.7 b	143.7 a	182.3 a
Inoculadas	26.8 a	12.9 a	4.1 a	111.9 b	155.8 b
CV (%)	95	108	177	50	37

PSH: peso de biomasa seca de hoja, PST: peso de biomasa seca de tallo, PSR: peso de biomasa seca de raíz, PSTb: peso de biomasa seca de tubérculo, BT: peso de biomasa seca total, ddi: días después de la inoculación, CV: coeficiente de variación. Medias con distintas letras por columna indican diferencias significativas (Tukey, $P \leq 0.05$).

Cuadro 2. Biomasa seca (g/planta) de las estructuras vegetales obtenida de la interacción entre genotipo y la inoculación con los haplotipos LsoA + Lso B (LsoAB) de *Candidatus Liberibacter solanacerum* a 83 ddi.

Genotipo	Inoculación	PSH	PST	PSR	PSTb	BT
T05-13-21	T1	11.7 c	6.0 c	0.5 c	146.1 b	164.3 b
T05-13-21	T2	16.5 c	8.2 c	0.5 c	110.0 b	135.3 c
<i>S. demissum</i>	T1	57.5 a	27.7 b	4.9 b	92.6 c	182.7 b
<i>S. demissum</i>	T2	53.0 ab	30.2 a	14.4 a	85.0 c	182.6 b
T90-1-63	T1	21.6 b	6.8 c	0.5 c	114.3 b	143.2 c
T90-1-63	T2	18.3 b	9.0 c	0.8 c	132.6 b	160.7 b
Fianna	T1	12.9 c	3.9 c	0.6 c	221.7 a	239.1 a
Fianna	T2	19.3 b	4.5 c	0.7 c	120.2 b	144.7 c
CV (%)		96	101	167	55	39

TT: plantas sin inocular, T2: plantas inoculadas con CaLso, PSH: peso seco hoja, PST: peso seco tallo, PSR: peso seco raíz, PSTb: peso seco de tubérculos, BT: biomasa seca total, ddi: días después de la inoculación, CV: coeficiente de variación. Medias con distintas letras por columna indican diferencias significativas (Tukey, $P \leq 0.05$)

Cuadro 3. Rendimiento y número de tubérculos por categoría de acuerdo con el diámetro central del tubérculo de plantas inoculadas con los Haplotipos LsoA + Lso B (LsoAB) de *Candidatus Liberibacter solanacerum* a 83 ddi.

Tratamiento	Rendimiento (g/planta)	NTP	Clase				
			Grande	Primera	Segunda	Tercera	Cuarta
Sin inocular	551.1 a	43.2 b	0.8 a	0.9 a	2.3 a	2.0 a	37.6 b
Inoculadas	547.4 a	65.5 a	0.2 b	1.2 a	2.0 a	2.4 a	59.6 a
CV (%)	57	163	204	128	91	133	188

ddi: días después de la inoculación, Rendimiento: peso de biomasa fresca de tubérculo, NTP: número de tubérculos por planta, CV: coeficiente de variación. Clasificación de tubérculos: grande (mayor de 56 mm), primera (mayor de 45 mm hasta 55 mm), segunda (mayor de 35 mm hasta 45 mm), tercera (mayor de 28 mm hasta 34 mm), cuarta (menor o igual a 28 mm). Medias con distintas letras por columna indican diferencias significativas (Tukey, $P \leq 0.05$).

tubérculos de segunda y el número de tubérculos de tercera fue de $P \leq 0.05$. La media del rendimiento de tubérculo de Fianna fue 18 % mayor en plantas que no se inocularon; además, Fianna fue el genotipo que presentó el mayor rendimiento, aun entre las plantas infectadas con CaLso. *Solanum demissum* y T90-1-63 presentaron mayor rendimiento de tubérculo, 25 y 35 %, respectivamente, en plantas inoculadas que en plantas sin inocular, mientras que el rendimiento de T05-13-21 no fue afectado por la inoculación.

El número de tubérculos por planta de *S. demissum* fue significativamente mayor (39 %) en las plantas inoculadas, que superaron a los demás genotipos en 10 a 13 veces en las plantas sin inocular y en 15 a 30 veces (T05-13-21) en las plantas inoculadas. En los demás genotipos la inoculación no afectó el número de tubérculos (Cuadro 4).

En cuanto a la calidad de tubérculo, las plantas de

Fianna sin inocular produjeron el doble de tubérculos grandes que las plantas inoculadas, mientras que los demás genotipos no alcanzaron esta categoría. En contraste, el número de tubérculos de primera calidad fue 28 % mayor en Fianna inoculada con la bacteria. El número de tubérculos de segunda calidad de T05-13-21 fue 28 % mayor en plantas sin inocular, mientras que las medias de esta variable en los demás genotipos fueron iguales entre plantas inoculadas y sin inocular. La inoculación no afectó el número de tubérculos de tercera calidad en los genotipos, excepto en T90-1-63 con 30 % más tubérculos en plantas inoculadas. *Solanum demissum* sólo produjo tubérculos de cuarta clase.

El porcentaje de daño del área foliar como resultado de la inoculación con CaLso se presenta en la Figura 1. Fianna presentó porcentaje de daño foliar mayor en 20 % en relación con los demás genotipos, mientras que *S. demissum* mostró el menor daño foliar a través del periodo de evaluación.

Cuadro 4. Rendimiento y número de tubérculos por categoría del tubérculo por genotipo de plantas inoculadas con los Haplotipos LsoA + Lso B (LsoAB) de *Candidatus Liberibacter solanacearum* a 83 ddi.

Genotipo	Inoculación	Rendimiento (g/planta)	NTP	Clase				
				Grande	Primera	Segunda	Tercera	Cuarta
T05-13-21	T1	645.8 c	10.7 c	0. c	1.3 b	3.5 a	1.5 c	4.0 c
T05-13-21	T2	591.7 c	7.5 c	0.2 c	1.8 b	2.5 b	1.0 c	2.0 c
<i>S. demissum</i>	T1	234.4 e	138.3 b	0.0 c	0.0 c	0.0 c	0.0 d	138.3 b
<i>S. demissum</i>	T2	313.8 d	227.5 a	0.0 c	0.0 c	0.0 c	0.0 d	227.5 a
T90-1-63	T1	282.3 e	12.7 c	0.0 c	0.0 c	2.5 b	4.3 b	5.8 c
T90-1-63	T2	432.0 d	15.2 c	0.0 c	0.5 c	2.2 b	6.2 a	6.3 c
Fianna	T1	1041.9 a	11.2 c	2.0 a	1.8 b	3.3 a	1.8 c	2.2 c
Fianna	T2	852.1 b	12.0 c	1.0 b	2.5 a	3.5 a	2.3 c	2.7 c
C:V: (%)		63	153	245	147	99	140	173

T1: plantas sin inocular, T2: plantas inoculadas con CaLso, ddi: días después de la inoculación, Rendimiento: peso de biomasa fresca de tubérculo, NTP: número de tubérculos por planta, CV: coeficiente de variación. Clasificación de tubérculos: grande (mayor de 56 mm), primera (mayor de 45 y hasta 55 mm), segunda (mayor de 35 y hasta 45 mm), tercera (mayor de 28 y hasta 34 mm), cuarta (menor o igual a 28 mm). Medias con distintas letras por columna indican diferencias significativas (Tukey, P ≤ 0.05).

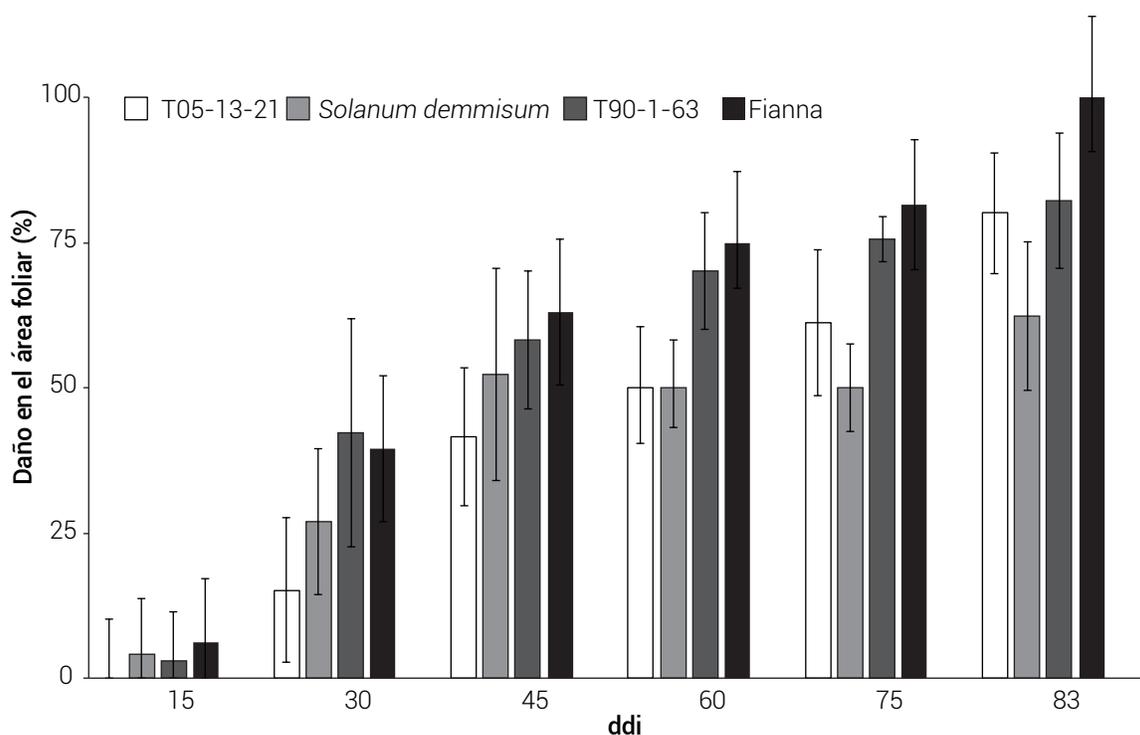


Figura 1. Daño foliar en los genotipos evaluados inoculados con la combinación de los haplotipos LsoA + Lso B (LsoAB) de *Candidatus Liberibacter solanacearum*.

En la prueba del clasificador con redes neuronales artificiales para identificar la proporción de superficie con manchado se obtuvo 99 % de precisión global con 97 % de sensibilidad para identificar píxeles de la superficie de la rodaja de tubérculo con manchado y 100 % de sensibilidad para identificar píxeles de la superficie sana. Sólo se

obtuvieron valores en cuatro categorías de la escala para evaluar la severidad de la reacción o intensidad de daño (excepto en la Categoría 2). Se encontraron diferencias altamente significativas ($P \leq 0.01$) en tres de las categorías de la escala para evaluar el porcentaje de manchado de la pulpa del tubérculo (Mtb) por efecto de la inoculación

Cuadro 5. Superficie sana (% sin manchado) de la pulpa de tubérculo (Mtb) por nivel de intensidad (categoría) de plantas de papa inoculadas con la combinación de los Haplotipos LsoA + Lso B (LsoAB) de *Candidatus Liberibacter solanaceum* a 83 ddi.

Tratamiento	Categoría de Mtb				
	1	2	3	4	5
Sin inoculación	95.9 a	0.0 a	0.17 a	3.5 b	0.4 b
Con inoculación	52.6 b	0.0 a	0.14 a	24.3 a	23.0 a
CV (%)	32	0	179	78	140

Categoría 1: superficie sana sin manchado, Categoría 5: nivel máximo de manchado. ddi: días después de la inoculación, CV: coeficiente de variación. Medias con distintas letras por columna indican diferencias significativas (Tukey, $P \leq 0.05$).

y la interacción entre los genotipos y la inoculación; en cambio, el efecto de la inoculación en la Categoría 3 no fue significativo ($P > 0.05$). Cabe mencionar que no se observaron valores de Mtb en la Categoría 2. En plantas sin inocular, la superficie sana calculada fue mayor de 96 %, mientras que los tubérculos de las plantas inoculadas presentaron cerca de 50 % de Mtb en porcentajes similares entre las Categorías 4 y 5; en la Categoría 3 no se observó diferencia por efecto de la inoculación y la superficie de las rodajas de papa en esta categoría fue menor de 1 % (Cuadro 5).

El porcentaje de superficie sana, calculado de las rodajas de tubérculo de los genotipos, fue mayor de 97 %, excepto en T90-1-63 que fue 7 % menor; esta superficie, como era de esperarse, fue consistentemente menor en plantas inoculadas (Categoría 1). *Solanum demissum* presentó la mayor reducción de la superficie sana (70 %

por efecto de la inoculación, mientras que la inoculación en T90-1-63 sólo redujo la superficie sana en 11 %, por lo que estos tubérculos alcanzaron cerca de 80 % de superficie sana en plantas inoculadas. Los valores de superficie sana de tubérculos de Fianna inoculados fueron similares a los encontrados en T05-13-21, con reducciones en superficie sana de 42 a 49 %.

Como se había mencionado, la Categoría 3 de Mtb presentó superficies menores de 1 %; sólo disminuyó cuando se inocularon las plantas de Fianna y en cambio aumentó en plantas inoculadas de T90-1-63. Los mayores porcentajes de Mtb fueron en las Categorías 4 y 5. Los genotipos T90-1-63 y T05-13-21 presentaron los menores valores (< 20 %) de Mtb en la Categoría 4 entre genotipos inoculados. Sólo en las rodajas de las plantas inoculadas de T90-1-63 se observaron Mtb bajos (3.2 %), en la Categoría 5 (Cuadro 6).

Cuadro 6. Superficie sana (% sin manchado) de la pulpa de tubérculo (Mtb) por nivel de intensidad (categoría) de genotipos inoculados con la combinación de los Haplotipos LsoA + Lso B (LsoAB) de *Candidatus Liberibacter solanaceum* a 83 ddi.

Genotipo	Inoculación	Categoría de Mtb				
		1	2	3	4	5
T05-13-21	T1	99.1 a	0.0 a	0.04 c	0.7 d	0.2 d
T05-13-21	T2	57.0 d	0.0 a	0.02 c	19.1 b	23.9 b
<i>S. demissum</i>	T1	96.9ab	0.0 a	0.09 c	2.1 d	0.9 d
<i>S. demissum</i>	T2	26.1 e	0.0 a	0.04 c	31.3 a	42.6 a
T90-1-63	T1	90.6 b	0.0 a	0.04 c	8.6 c	0.3 d
T90-1-63	T2	79.4 c	0.0 a	0.5 a	16.9 b	3.2 c
Fianna	T1	97.1 a	0.0 a	0.1 b	2.7 d	0.1 d
Fianna	T2	48.0 d	0.0 a	0.05 c	29.7 ab	22.3 b
CV (%)						

Categoría 1: superficie sana sin manchado, Categoría 5: la mayor intensidad de manchado. T1: planta sin inoculación, T2: planta inoculada, ddi: días después de la inoculación, CV: coeficiente de variación. Medias con distintas letras por columna indican diferencias significativas (Tukey, $P \leq 0.05$).

DISCUSIÓN

Fianna es una variedad de origen holandés introducida al país, que produce tubérculos de calibre grande a muy grande, con características deseables para el mercado fresco e industrial y produce follaje de cobertura media a alta (Secretaría de Fomento Agropecuario, 2009). En esta investigación, Fianna (testigo susceptible) presentó el mayor porcentaje de severidad, con 100 % de senescencia foliar en plantas inoculadas con CaLso, aunque el rendimiento en plantas sanas fue significativamente mayor que el obtenido en los otros genotipos evaluados; cuando las plantas de este genotipo se infectaron con CaLso el rendimiento disminuyó en 18 %. Munyaneza *et al.* (2011) encontraron rendimientos de variedades comerciales infectadas con CaLso menores de 43 % hasta 93 %, y Gao *et al.* (2016), observaron que éstos se redujeron de 7.8 % a 66.7 % cuando las plantas se infectaron en una etapa temprana de desarrollo (cuarta semana después de la germinación). Otro factor asociado con la reducción del rendimiento es el haplotipo. Swisher Grimm *et al.* (2020) encontraron que los haplotipos LsoA y LsoB causan menores tasas de emergencia y retrasan la emergencia, lo que conduce a obtener menor rendimiento y número de tubérculos; además, el haplotipo LsoB parece ser más virulento, ya que produjo menor rendimiento y número de tubérculos. Por otro lado, Hernández-Deheza *et al.* (2018) encontraron que la combinación de los haplotipos LsoA y LsoB causaban mayor severidad de daño y área bajo la curva de progreso de la enfermedad que cuando el haplotipo LsoB se inoculaba individualmente, por lo que estos autores consideraron efectos sinérgicos por la combinación de los haplotipos de CaLso. En esta investigación sólo se evaluó la combinación de los haplotipos LsoA y LsoB y se observó reducción en el rendimiento de tubérculo, aun cuando la temperatura (12 a 22 °C) fue menor que el intervalo óptimo para el desarrollo de la bacteria (27 a 32 °C), mientras que el promedio de temperatura (17 °C) fue el mínimo requerido para la movilidad de CaLso (Camacho-Tapia *et al.*, 2016; Munyaneza *et al.*, 2012).

Gao *et al.* (2016) consideran que el bronceado, el curvado y la clorosis de las hojas son resultado de la exposición a *B. cockerelli*, como causas de la disminución en la tasa fotosintética y sus consecuencias en el flujo de carbohidratos a los tubérculos. En esta investigación no se encontraron diferencias en la tasa instantánea de fotosíntesis neta del foliolo central de la primera hoja completamente extendida de plantas infectadas y sin infectar, después de 22 días de la inoculación (datos no publicados).

La presencia de 52 % de manchado interno de la pulpa (Mtb) en las clases con mayor grado de oscurecimiento (4

y 5) en tubérculos de Fianna confirma la susceptibilidad al oscurecimiento del tejido vascular y medular de tubérculos infectados de Fianna, más evidente en el freído, con consecuencias en la calidad de papas destinadas a la producción industrial. El oscurecimiento elevado se atribuye al contenido alto de aminoácidos y azúcares reductores que, al exponerse al calor, forman acrilamida, como resultado de la reacción de Maillard (Rashed *et al.*, 2014); además, se asocia con la acumulación de compuestos polifenólicos (lignina), fenólicos y peroxidasas, así como con una menor concentración de almidón (Gao *et al.*, 2016; Miles *et al.*, 2010). En particular, el aumento en las concentraciones de compuestos fenólicos y en los niveles de polifenol oxidasa, encargada de convertir los compuestos fenólicos en productos de color café oscuro, causan oscurecimiento oxidativo al exponerse al aire los cortes de tubérculo (Rashed *et al.*, 2013; Wallis *et al.*, 2015a). Los compuestos fenólicos son los precursores de los taninos y la lignina, los cuales permiten engrosar las paredes celulares para dificultar la penetración de los microorganismos a los tejidos del hospedante, y poseen efectos antibióticos contra patógenos (Wallis *et al.*, 2015b); además, el aumento en la concentración de prolina en hoja puede servir para proteger a las plantas enfermas de especies oxidantes reactivas, así como para fortalecer la pared celular. Este conjunto de respuestas de defensa de la planta de papa carece de efectividad para evitar la infección por CaLso, aunque el efecto del patógeno no sea tan severo en el hospedero (Wallis *et al.*, 2015a). El mejoramiento genético podría obtener genotipos de papa con menor contenido de asparagina, lo que disminuiría la formación de acrilamida; sin embargo, sería más deseable la reducción en la concentración de azúcares reductores en tubérculo en plantas infectadas con CaLso (Wallis *et al.*, 2014).

Los clones T05-13-21 y T90-1-63, resultado de un programa de fitomejoramiento en el INIFAP, con criterios de selección como rendimiento, precocidad y calidad industrial, e incorporación de resistencia a plagas y enfermedades, fueron menos susceptibles a la infección de CaLso que la variedad comercial en la acumulación de biomasa de las estructuras vegetales y número de tubérculos, aunque la biomasa seca total de plantas sin inocular fue mayor en T05-13-21 y menor en T90-1-63 que en plantas inoculadas. En particular, las plantas inoculadas del clon T90-1-63 presentaron el menor porcentaje de manchado de tubérculo (20 %) y también el menor porcentaje en la clase con el Nivel 4 de oscurecimiento; es decir, el daño fue de menor intensidad, mientras que las plantas del clon T05-13-21 inoculadas con CaLso duplicaron el porcentaje de manchado de tubérculo, que correspondió a la clase de mayor nivel de oscurecimiento (Categoría 5). Ambos clones presentaron 83 % de daño en área foliar en plantas

inoculadas, el cual fue 17 % menor que en Fianna y 8 % mayor que en *S. demissum*.

Estos resultados permiten sugerir la necesidad de investigar la presencia de genes de resistencia en el clon T90-1-63, con la capacidad de reducir los síntomas de la infección por *CaLso*. Hernández-Deheza *et al.* (2018) encontraron que Atlantic desarrolló mayor porcentaje de severidad a la enfermedad, mientras que el clon experimental Real 14 presentó los menores porcentajes de severidad, menor decoloración del tubérculo y mayor rendimiento. Rashidi *et al.* (2017) observaron tolerancia relativa de algunos genotipos, comparados con Russet Burbank, porque encontraron variación significativa en la severidad de los síntomas de tubérculos sin freír y también después del freído. También, Cruzado *et al.* (2020) encontraron varios genotipos con baja susceptibilidad a *CaLso* y síntomas leves de zebra chip, aunque el tiempo de infección (etapa de desarrollo) tiene efecto en el grado de resistencia. Algunos genotipos, como Russet Burbank, muestran baja susceptibilidad a *CaLso*, pero son altamente intolerantes a la infección, debido a la alta expresión de los síntomas.

Wallis *et al.* (2015a) consideran que bacterias del tipo *Liberibacter*, como *CaLso*, existen como parásitos endofíticos no causantes de enfermedades en especies hospedantes silvestres. La expansión de la agricultura comercial, donde el mejoramiento genético se enfoca a obtener variedades que respondan a necesidades comerciales, permitió la colonización, desarrollo y reproducción de la bacteria, lo cual dio como resultado una respuesta del tipo patosista y el desarrollo de síntomas. La ausencia de cambios bioquímicos y la disminución en el progreso de la infección en plantas inoculadas con *CaLso* pueden ser mecanismos de resistencia a zebra chip (Wallis *et al.*, 2015a).

En México existe una gran diversidad de papas silvestres, aunque con tubérculos de menor tamaño que las papas cultivadas (Rodríguez y Villa, 2010), que poseen genes para la expresión de características de resistencia a plagas en hojas y tubérculos (Vleeshouwers *et al.*, 2008). La respuesta de algunas especies de papa a los agentes patógenos es formar una gran cantidad de estolones para aumentar el número de tubérculos y garantizar la supervivencia de la especie (Veitía y Leyva, 2004). En este estudio, las plantas sanas de *S. demissum* produjeron el mayor número de tubérculos por planta, aunque de menor tamaño que los de otros genotipos evaluados y que los de materiales registrados por Vossen *et al.* (2016); en consecuencia, sus rendimientos y categorías de calidad fueron más bajas (tubérculos de 4a calidad); sin embargo, el rendimiento y el número de tubérculos por planta inoculada aumentaron

significativamente, aunque con 73 % de manchado interno de la pulpa y con mayores porcentajes en las clases de mayor grado de oscurecimiento (Categorías 4 y 5).

CONCLUSIONES

Candidatus Liberibacter solanacearum afectó la producción de biomasa seca, el rendimiento y la calidad comercial del tubérculo. Las plantas de *Solanum demissum* se caracterizaron por invertir en producción de biomasa seca de hoja, mientras que las plantas infectadas de este genotipo aumentaron el número de tubérculos con un tamaño pequeño y su consecuente incremento en el rendimiento de tubérculo en fresco, aunque presentaron el valor más bajo de superficie sana del tubérculo. Los clones experimentales T05-13-21 y T90-1-63 presentaron tolerancia a *CaLso*; en particular, T90-1-63 presentó los valores más altos de superficie sana de tubérculo y los valores más bajos en las clases de mayor intensidad del manchado interno de la pulpa del tubérculo.

BIBLIOGRAFÍA

- Camacho-Tapia M., R. I. Rojas-Martínez, Á. Rebollar-Alviter, S. Aranda-Ocampo and J. Suárez-Espinosa (2016) Biological, ecological, epidemiological and management aspects of *Candidatus Liberibacter*. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 22:5-16, <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2015.09.021>
- Cruzado R. K., M. Rashidi, N. Olsen, R. G. Novy, E. J. Wenninger, N. A. Bosque-Pérez, ... and A. Rashed (2020) Effect of the level of "*Candidatus Liberibacter solanacearum*" infection on the development of zebra chip disease in different potato genotypes at harvest and post storage. *PLoS ONE* 15:e0231973, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231973>
- Fahlman S. E. and C. Lebiere (1990) The cascade-correlation learning architecture. Computer Science Department. Paper 1938. Carnegie Mellon University. Pittsburgh, Pennsylvania, USA. 13 p.
- FAO, Food and Agriculture Organization of the United Nations (2019) Food and agriculture data. Food and Agriculture Organization of the United Nations Statistical Database. Rome. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC> (July 2021).
- Gao F., Z. H. Zhao, J. Jifon and T. X. Liu (2016) Impact of potato psyllid density and timing of infestation on zebra chip disease expression in potato plants. *Plant Protection Science* 52:262-269, <https://doi.org/10.17221/186/2015-PPS>
- Hernández-Deheza M. G., R. I. Rojas-Martínez, A. Rivera-Peña, E. Zavaleta-Mejía, D. L. Ochoa-Martínez and J. A. Carrillo-Salazar (2018) Resistance in potato to two haplotypes of '*Candidatus Liberibacter solanacearum*'. *Journal of Plant Pathology* 100:191-196, <https://doi.org/10.1007/s42161-018-0046-6>
- Hernández-Deheza M. G., R. I. Rojas-Martínez, A. Rivera-Peña, E. Zavaleta-Mejía, D. L. Ochoa-Martínez and J. A. Carrillo-Salazar (2020) Evaluation of zebra chip using image analysis. *American Journal of Potato Research* 97:586-595, <https://doi.org/10.1007/s12230-020-09807-y>
- Maillard L. C (1912) Action des acides amines sur les sucres; formation des melanoidines par voie methodique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 154:66-68.
- Martínez M. J. N., S. Rebollar R., J. A. García S., D. Cardoso J., J. Hernández M., R. Rojo R., ... y O. Ramírez A. (2008) Elaboración de mezclas de fertilizante para papa y maíz en el Valle de Toluca, Estado de México. *Revista Mexicana de Agronegocios* 23:668-679.
- Miles G. P., M. A. Samuel, J. Chen, E. L. Civerolo and J. E. Munyaneza (2010) Evidence that cell death is associated with zebra chip disease in potato tubers. *American Journal of Potato Research* 87:337-

- 349, <https://doi.org/10.1007/s12230-010-9140-9>
- Munyanza J. E., J. L. Buchman, V. G. Sengoda, T. W. Fisher and C. C. Pearson (2011) Susceptibility of selected potato varieties to zebra chip potato disease. *American Journal of Potato Research* 88:435-440, <https://doi.org/10.1007/s12230-011-9209-0>
- Munyanza J. E., V. G. Sengoda, J. L. Buchman and T. W. Fisher (2012) Effects of temperature on 'Candidatus Liberibacter solanacearum' and zebra chip potato disease symptom development. *Plant Disease* 96:18-23, <https://doi.org/10.1094/PDIS-03-11-0185>
- Nelson W. R., T. W. Fisher and J. E. Munyanza (2011) Haplotypes of "Candidatus Liberibacter solanacearum" suggest long-standing separation. *European Journal of Plant Pathology* 130:5-12, <https://doi.org/10.1007/s10658-010-9737-3>
- Rashed A., C. M. Wallis, L. Paetzold, F. Workneh and C. M. Rush (2013) Zebra chip disease and potato biochemistry: tuber physiological changes in response to 'Candidatus Liberibacter solanacearum' infection over time. *Phytopathology* 103:419-426, <https://doi.org/10.1094/PHYTO-09-12-0244-R>
- Rashed A., F. Workneh, L. Paetzold, J. Gray and C. M. Rush (2014) Zebra chip disease development in relation to plant age and time of 'Candidatus Liberibacter solanacearum' infection. *Plant Disease* 98:24-31, <https://doi.org/10.1094/PDIS-04-13-0366-RE>
- Rashed A., F. Workneh, L. Paetzold and C. M. Rush (2015) Emergence of 'Candidatus Liberibacter solanacearum'-infected seed potato in relation to the time of infection. *Plant Disease* 99:274-280, <https://doi.org/10.1094/PDIS-04-14-0421-RE>
- Rashidi M., R. G. Novy, C. M. Wallis and A. Rashed (2017) Characterization of host plant resistance to zebra chip disease from species-derived potato genotypes and the identification of new sources of zebra chip resistance. *PLoS ONE* 12:e0183283, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183283>
- Rodríguez C. A. y J. J. Villa V. (2010) Catálogo de las áreas en México donde se aprovechan los tubérculos de papa silvestre (*Solanum cardiophyllum* y *S. ehrenbergii*). Folleto Técnico. Red de Papa. Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas. México, D. F. 27 p.
- Rojas-Martínez R. I., M. Camacho-Tapia, E. Zavaleta-Mejía y J. Levy (2016) First report of the presence of haplotypes A and B of *Candidatus Liberibacter solanacearum* in chili (*Capsicum annum* L.) in the central region of Mexico. *Journal of Plant Pathology* 98:111-115, <https://doi.org/10.4454/JPPV9811.031>
- Rubio-Covarrubias O. A., M. A. Cadena-Hinojosa, S. M. Prager, C. M. Wallis and J. T. Trumble (2017) Characterization of the tolerance against zebra chip disease in tubers of advanced potato lines from Mexico. *American Journal of Potato Research* 94:342-356, <https://doi.org/10.1007/s12230-017-9570-8>
- SAS Institute (1999) SAS/STAT User's Guide. Version 8.1. SAS Institute, Inc. Cary, North Carolina, USA.
- Secretaría de Fomento Agropecuario (2009) Producción de semilla de papa en Baja California. Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas, Oficina Estatal de Información para el Desarrollo Rural Sustentable. Mexicali, Baja California, México. 17 p., http://www.oeidrus-bc.gob.mx/oeidrus_bca/pdf/biblioteca/agropecuaria/DocumentoPAPA.pdf (Julio 2021)
- Swisher Grimm K. D., T. Mustafa, W. R. Cooper and J. E. Munyanza (2020) Growth and yield performance of *Solanum tuberosum* grown from seed potatoes infected with 'Candidatus Liberibacter solanacearum' haplotypes A and B. *Plant Disease* 104:688-693, <https://doi.org/10.1094/PDIS-05-19-1125-RE>
- Tirado M. R., R. Tirado L. and J. Mendoza C. (2018) Interacción genotipo × ambiente en rendimiento de papa (*Solanum tuberosum* L.) con pulpa pigmentada en Cutervo, Perú. *Chilean Journal of Agricultural and Animal Sciences, ex Agro-Ciencia* 34:191-198, <https://doi.org/10.4067/S0719-38902018005000502>
- Vázquez-Carrillo M. G., D. Santiago-Ramos, M. C. Ybarra-Moncada, O. Á. Rubio-Covarrubias y M. A. Cadena-Hinojosa (2013) Variables fisicoquímicas y calidad de fritura de clones de papa desarrollados para los Valles Altos de México. *Agrociencia* 47:47-59.
- Veitia R. N. y M. Leyva M. (2004) Comportamiento de diferentes genotipos de papa frente al tizón temprano (*Alternaria solani* Sor.) en condiciones de cantero. *Biología Vegetal* 4:27-30.
- Vossen J. H., G. van Arkel, M. Bergervoet, K. R. Jo, E. Jacobsen and R. G. F. Visser (2016) The *Solanum demissum* R8 late blight resistance gene is an Sw-5 homologue that has been deployed worldwide in late blight resistant varieties. *Theoretical and Applied Genetics* 129:1785-1796, <https://doi.org/10.1007/s00122-016-2740-0>
- Vleeshouwers V. G. A. A., H. Rietman, P. Krenek, N. Champouret, C. Young, S. K. Oh, ... and E. A. G. Van der Vossen (2008) Effector genomics accelerates discovery and functional profiling of potato disease resistance and *Phytophthora infestans* avirulence genes. *PLoS ONE* 3:e2875, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002875>
- Wallis C. M., A. Rashed, A. K. Wallingford, L. Paetzold, F. Workneh and C. M. Rush (2014) Similarities and differences in physiological responses to 'Candidatus Liberibacter solanacearum' infection among different potato cultivars. *Phytopathology* 104:126-133, <https://doi.org/10.1094/PHYTO-05-13-0125-R>
- Wallis C. M., J. E. Munyanza, J. Chen, R. Novy, G. Bester, J. L. Buchman, ... and P. van Hest (2015a) 'Candidatus Liberibacter solanacearum' titers in and infection effects on potato tuber chemistry of promising germoplasm exhibiting tolerance to zebra chip disease. *Phytopathology* 105:1573-1584, <https://doi.org/10.1094/PHYTO-02-15-0040-R>
- Wallis C. M., A. Rashed, J. Chen, L. Paetzold, F. Workneh and C. M. Rush (2015b) Effects of potato-psyllid-vectored 'Candidatus Liberibacter solanacearum' infection on potato leaf and stem physiology. *Phytopathology* 105:189-198, <https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-14-0113-R>