






CAPACIDAD HOSPEDANTE DE TRES ESPECIES DE SOLANÁCEAS DE LA SECCIÓN LASIOCARPA AL NEMATODO AGALLADOR DE LA RAÍZ *MELOIDOGYNE INCOGNITA*

HOST STATUS OF THREE SOLANACEAE SPECIES FROM LASIOCARPA SECTION TO ROOT-KNOT NEMATODE *MELOIDOGYNE INCOGNITA*

Patricio Castro-Quezada*¹ , Luis Pacheco-Atariguana¹  y Lourdes Díaz-Granda¹ 

¹Grupo de Biotecnología Agropecuaria, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad de Cuenca, Cuenca, Ecuador.

*Autor para correspondencia: patricio.castro@ucuenca.edu.ec

Manuscrito recibido el 21 de octubre de 2020. Aceptado, tras revisión, el 09 de septiembre de 2021.

Resumen

El nematodo del nudo de la raíz *Meloidogyne incognita* es una de las especies más peligrosas y comunes que afectan a las solanáceas, entre ellas la naranjilla *Solanum quitoense*. El objetivo de este trabajo fue evaluar el potencial reproductivo de un aislamiento de *M. incognita* en tres especies de Solanaceas en invernadero: *Solanum sessiliflorum*, *Solanum hirtum* (reportada anteriormente como resistente) y *S. quitoense* (susceptible). Plantas de las tres especies fueron sembradas en maceta y a las cuatro semanas fueron inoculadas con 2500 huevos más juveniles en estado 2 (J2). El inóculo inicial se obtuvo de raíces infestadas de plantas de *S. quitoense* recolectadas en huertos comerciales de naranjilla. Se utilizó un diseño experimental completamente aleatorizado. Las variables evaluadas a los 80 días después de la inoculación fueron: índice de agallas (GI), factor de reproducción de nematodos (RF), peso seco del área foliar, altura de la planta y diámetro del tallo. Se encontró que las tres especies mostraron agallamiento, pero *S. sessiliflorum* y *S. hirtum* mostraron el menor número de nudos de raíz con valores de 33,73 y 34,73. Además, *S. sessiliflorum* y *S. hirtum* presentaron una categoría de resistente/hipersensible con factores de reproducción de 0,94 y 0,85 (RF > 1) respectivamente, mientras que *S. quitoense* fue susceptible con un valor de 1,56. En términos de rendimiento de follaje (peso seco), altura de la planta y diámetro del tallo se observó una respuesta de tolerancia en *S. sessiliflorum* y *S. hirtum* en relación a *S. quitoense*.

Palabras clave: Capacidad hospedante, hipersensibilidad, nematodo agallador, *Solanum hirtum*, *Solanum sessiliflorum*.

Abstract

Root knot nematode *M. incognita* is one of the most dangerous and common species affecting Solanaceae family, including the naranjilla crop (*S. quitoense*). The objective of this work was to evaluate three species of Solanaceas as hosts (*S. sessiliflorum*, *S. hirtum* and *S. quitoense*) for an isolated of *M. incognita* in greenhouse. Plants of three species were planted in pots and each plant was inoculated with 2500 eggs and second stage juveniles (J2). Host suitability was assessed 80 days after inoculation. Initial inoculum was obtained from infested roots of *S. quitoense* plants collected in commercial naranjilla orchards. A completely randomized experimental design was used. The variables evaluated at 80 days after inoculation were: gall index (GI), nematode reproduction factor (RF), dry weight of the foliar area, plant height and stem diameter. All species were galled, but *S. sessiliflorum* and *S. hirtum* showed the least number of root knots with values of 33.73 and 34.73. Both were classified as resistant / hypersensitive with reproduction factors of 0.94 and 0.85 ($RF > 1$) respectively, while *S. quitoense* was susceptible with a value of 1.56. In terms of foliage yield (dry weight), plant height and stem diameter, *S. sessiliflorum* and *S. hirtum* showed a tolerance response in relation to *S. quitoense*.

Keywords: Host range, hypersensitive, root-knot nematode, *Solanum hirtum*, *Solanum sessiliflorum*.

Forma sugerida de citar: Castro-Quezada, P., Pacheco-Atariguana, L. y Díaz-Granda, L. (2022). Capacidad hospedante de tres especies de Solanáceas de la Sección Lasiocarpa al nematodo agallador de la raíz *Meloidogyne incognita*. *La Granja: Revista de Ciencias de la Vida*. [Acceso Temprano] <http://doi.org/10.17163/lgr.n37.2023.03>.

IDs Orcid:

Patricio Castro-Quezada: <http://orcid.org/0000-0002-2366-2256>

Luis Pacheco-Atariguana: <http://orcid.org/0000-0003-1308-0495>

Lourdes Díaz-Granda: <http://orcid.org/0000-0003-0983-723X>

1 Introducción

La naranjilla, conocida como “lulo” en Colombia, es un importante cultivo frutal en Ecuador. Es una planta herbácea perenne que pertenece a la familia Solanaceae. Es considerada la “fruta dorada” de los Andes por el color del fruto, cuyo sabor es ácido y exótico (Ramírez, Kallarackal y Davenport, 2018). Según Whalen y Caruso (1983) las solanáceas de la sección Lasiocarpa se encuentran principalmente en el noreste de Sudamérica y probablemente el origen de la naranjilla está ubicado entre Colombia y Ecuador (Morton, 1987; Council, 1989). La principal variedad cultivada es *S. quitoense* Var. *quitoense* sin espinas. La naranjilla es un cultivo subutilizado comúnmente para la elaboración de jugos, helados, jaleas y otros dulces. Sin embargo, este cultivo tiene un considerable potencial económico (Heiser, 1993).

Uno de los mayores desafíos para los productores en nuestro medio es la susceptibilidad de la naranjilla al nematodo del nudo de la raíz *M. incognita* y al hongo *Fusarium oxysporum* (Mosquera-Espinosa, 2016). Los nematodos son parásitos biotróficos capaces de infectar a más de 2000 especies de plantas. Estos parásitos infectan las raíces de las plantas e inducen la formación de células gigantes de alimentación que conducen a una disminución en la nutrición de las plantas y la absorción de agua. Como consecuencia, las plantas pueden mostrar varios síntomas como marchitamiento, retraso del crecimiento, y rendimientos considerablemente reducidos (Barbary y col., 2015; Ralmi, Khandaker y Mat, 2016; El Sappah y col., 2019).

Para hacer frente a *M. incognita*, los agricultores en Ecuador siembran la naranjilla en áreas recientemente desmontadas, libres de nematodos o usan nematicidas aplicados directamente en el suelo (Ramírez, Kallarackal y Davenport, 2018). Sin embargo, estos productos pueden generar resistencia, afectar la salud humana y el medio ambiente. Además, actualmente numerosos países, especialmente dentro de la Unión Europea, han prohibido el uso de productos químicos como el carbofuran en el control de nematodos (Caromel y col., 2005; Barbary y col., 2015).

El uso de cultivares resistentes puede ser el método más económico y ambientalmente racional para controlar los nematodos de nudos de raíz (Bar-

bary y col., 2016). En el caso de la naranjilla, la hibridación o el uso de porta injertos de otras especies de solanáceas resistentes a nematodos y compatibles con la naranjilla podría ser la clave para mejorar el rendimiento de la planta (Anderson y col., 2005; Heiser, 1985). Existen varias especies silvestres emparentadas con la naranjilla como: *Solanum tequilense*, *Solanum vestissimum*, *Solanum lasiocarpum*, *Solanum arboretum*, *S. sessiliflorum* y *S. hirtum* (Ramírez, Kallarackal y Davenport, 2018). Entre estas, *S. hirtum* y *S. arboretum* han sido utilizadas como patrones para la variedad ‘Baeza lulo’ (*S. quitoense* var. *quitoense*) desarrolladas por el Instituto Nacional Autónomo de Investigaciones Agropecuarias (INIAP) (Sowell y Shively, 2012; Clements y col., 2017).

En algunos casos la hibridación entre *S. quitoense* y parientes silvestres ha resultado en plantas viables como es el caso de *S. quitoense* × *S. hirtum* (Heiser, 1972). Se ha reportado que estos híbridos han dado lugar a plantas en segregación con cierta resistencia a los nematodos del nudo de la raíz (Heiser, 1993; Ramírez, Kallarackal y Davenport, 2018). No obstante, las frutas de estos híbridos tienen mal sabor (Heiser, 1972; Ramírez, Kallarackal y Davenport, 2018) y las raíces infectadas por el nematodo presentan el desarrollo de nódulos causados por la penetración del nematodo, lo que indica ausencia de inmunidad (Navarrete y col., 2018). Además, al clasificar como resistente a *S. hirtum* de acuerdo a su capacidad hospedante se tomó en consideración solamente el factor de reproducción y no el índice de agallamiento, tal como propone el esquema modificado de Canto-Saenz (De Almeida, De A Santos y Ryan, 1997; Sasser, Carter y Hartman, 1984).

Con respecto a *S. sessiliflorum* en Ecuador se han producido los híbridos Puyo e INIAP Palora. El híbrido comercial Puyo es resultado de una cruce entre “coccona” (*S. sessiliflorum*) × naranjilla var., Agría (*S. quitoense* Var. *quitoense*). El híbrido INIAP Palora es resultado de la cruce entre la naranjilla var. Baeza (*S. quitoense* Var. *quitoense*), utilizado como progenitor masculino y “coccona” (*S. sessiliflorum*) como progenitor femenino (Revelo y col., 2010). Sin embargo, no existen estudios sobre la capacidad hospedante ni potencial reproductivo de la especie *S. sessiliflorum* para el nematodo agallador. Así, el objetivo de este estudio fue determinar la capacidad hospedante de tres especies de Solanáceas

pertenecientes a la sección Lasiocarpa para un aislado de *M. incognita*.

2 Materiales y métodos

En la presente investigación se evaluó la capacidad hospedante de las especies *S. sessiliflorum*, *S. hirtum* y *S. quitoense* para *M. incognita*. Este estudio se realizó en un invernadero de la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad de Cuenca, provincia del Azuay, a una altitud de 2567 msnm, en las coordenadas UTM 2°55'12.564", 79°1'30.6122". La temperatura promedio en el invernadero durante el experimento varió entre 12 a 32 °C y la humedad relativa entre 60 y 80%.

La propagación de las plantas de las tres especies se hizo a partir de semillas recolectadas en la provincia de Morona Santiago (Oriente del Ecuador). Las semillas se sembraron en bandejas de germinación con sustrato estéril (turba). A los dos meses las plántulas de las tres especies fueron sembradas en macetas de 2 Kg con sustrato esterilizado compuesto de suelo franco (orden Vertisol), tierra negra de cerro y bocashi (4:4:2).

El inóculo de *M. incognita* se obtuvo de plantas de naranjilla recolectadas en la provincia de Morona Santiago. Para la identificación de la especie de nematodo se utilizaron los iniciadores o cebadores específicos MI-F GTGAGGATTCAGCTCCC-CAG y MI-R ACGAGGAACATACTTCTCCGTCC (Martínez-Gallardo y col., 2019). Las reacciones de amplificación se realizaron en un termociclador Eppendorf Mastercycler NexusGSX1, en un volumen final de 25 µl que contuvo 2,5 µl de buffer (10X) (Invitrogen), 0,5 µl de cada dNTP (10 mM), 1,5 µl de MgCl₂ (50 mM), 2,5 µl de cada primer (100 µM), 0,2 µl de Taq polimerasa (Invitrogen, 5 u µL⁻¹) y 1 µl de ADN (10 ng/µl). Para la PCR se realizó una desnaturalización inicial a 94 °C durante 2 min, seguida de 35 ciclos de 94 °C durante 30 s, 64 °C durante 30 s y 68 °C durante 1 min, seguidos de una extensión final a 72 °C por 5 min. Las muestras se analizaron en un gel de agarosa al 1% con bromuro de etidio (0,25 µg ml⁻¹) y se visualizaron en un transluminador UV BioRad. Un marcador molecular de 1 kpb (Invitrogen) se utilizó como estándar molecular.

La población de *M. incognita* fue multiplicada

en plantas de tomate riñon var. Sheila en invernadero en macetas de 2 Kg con sustrato esterilizado y se mantuvo en el invernadero del Departamento de Fitopatología de la Universidad de Cuenca. Las plántulas de tomate fueron inoculadas con 20 mL del extracto obtenido de raíces infectadas de naranjilla. La inoculación se hizo en cuatro agujeros de 3 cm de profundidad alrededor de la plántula de tomate. Después de 60 días, las raíces infectadas fueron procesadas de acuerdo a la metodología de extracción de Hussey (1973) utilizando hipoclorito de sodio al 0,5% (NaClO). Para la extracción de huevos se usó un estereoscopio óptico para identificar huevos y larvas de *M. incognita* incrustadas en las masas ovales. Las masas se separaron del tejido vegetal con tamices de 150 y 25 µm poros y se colocaron en cajas Petri que permanecieron durante 72 horas a una temperatura de 28 °C, para permitir la eclosión de los huevos de nematodos y emergencia de nematodos juveniles en estado J2.

Este inóculo sirvió para infestar plántulas de 4 semanas de las especies *S. sessiliflorum*, *S. hirtum* y *S. quitoense*. Cada planta se inoculó con 2500 huevos más juveniles en estado 2 (J2). La inoculación se hizo colocando 2 mL de la suspensión del inóculo en cuatro hoyos de 3 cm de profundidad alrededor de la base de cada planta. Luego se rellenaron los agujeros con tierra. En las plantas control se colocó agua esterilizada en lugar del inóculo.

A los 80 días de inoculación, las raíces de las plantas de las tres especies se lavaron individualmente con agua de la llave (agua corriente). Se eliminó el exceso de agua con toallas de papel y se tiñó con Floxine B para facilitar el recuento de las masas de huevos (Taylor y Sasser, 1978). El índice de agallas por raíz (GI) se obtuvo mediante una escala de calificación de 0-5 (0 = sin agallas, 1 = 1-2 agallas, 2 = 3-10 agallas, 3 = 11-30 agallas, 4 = 31-100 agallas, 5 = >100 agallas) (Taylor y Sasser, 1978). Los huevos fueron extraídos de cada raíz con hipoclorito de sodio al 0,5% (NaClO) (Hussey, 1973) y se contaron para determinar la densidad final de la población (Pf) (Oostenbrink, 1966). La densidad de la población final de nematodos (Pf) se estimó como el número total de J2 y huevos extraídos de las raíces de cada planta y se calculó el factor de reproducción $RF = Pf / Pi$ (Bybd, Kirkpatrick y Barker, 1983). El estado del huésped se determinó mediante el índice de agallas (GI) y el factor de

reproducción de acuerdo al esquema modificado de Canto-Saenz (De Almeida, De A Santos y Ryan, 1997; Sasser, Carter y Hartman, 1984). Las plantas con un GI > 2 se definen como susceptibles (RF > 1) o resistentes/hipersensibles (RF ≥ 1); las plantas con un GI ≤ 2 se definen como resistentes (RF ≥ 1) o tolerantes (RF > 1) (Sasser, Carter y Hartman, 1984; De Almeida y De A Santos, 2002; Maleita y col., 2011).

También se registraron las variables: número de nudos por raíz, peso seco del área foliar (g), altura de la planta (cm) y diámetro del tallo (cm). Para la variable peso seco del área foliar para cada plántula se colocó en fundas de papel y se secó en un horno Nabertherm a 60 °C durante 72 horas. Luego se pesó con una balanza digital Boeco BWL 61.

Se utilizó un diseño experimental completamente aleatorizado. La distribución normal de las observaciones de cada especie se determinó por la prueba modificada de Shapiro Wilk con niveles de significación de P < 0,05 y la homogeneidad de varianzas mediante el test de Levene. Los datos se analizaron estadísticamente mediante análisis de varianza con medias separadas por la prueba de rango múltiple de Duncan al 5% de nivel de significancia con el paquete estadístico Infostat (Di Rienzo y col., 2008).

3 Resultados

Los resultados del experimento mostraron que las especies *S. sessiliflorum* y *S. hirtum* variaron en su capacidad hospedante con relación a *S. quitoense* para *M. incognita*. La especie *M. incognita* utilizada como inóculo se verificó mediante PCR, con iniciadores específicos para la especie. Se visualizó una banda visible de aproximadamente 1000 pb, resultado esperado para la región 28S ARNr del nematodo en las tres especies (Hu, Zhuo y Liao, 2011; Martínez-Gallardo y col., 2019).

Las tres especies infectadas permitieron el desarrollo del nematodo. Sin embargo, se presentó un distinto grado de agallamiento y reproducción para las tres especies analizadas. Para el factor de reproducción (RF) se presentaron diferencias significativas entre *S. sessiliflorum* y *S. hirtum* en relación con la especie control *S. quitoense* (Tabla 1). Se observó una diferencia en la reproducción para *S. quitoense* con un de 1,56 (RF > 1), mientras que los valores de RF variaron entre 0,85 para *S. hirtum* y 0,94 para *S. sessiliflorum*. *S. sessiliflorum*, y a pesar de favorecer la multiplicación de nematodos no fue estadísticamente diferente de la especie reportada como resistente *S. hirtum* (Navarrete y col., 2018).

Tabla 1. Estado del huésped de tres especies de Solanáceas para *M. incognita* evaluadas 80 días después de la inoculación con 2500 huevos + juveniles (J2) por planta

Especie	GI ¹	Pf ²	Número promedio de agalladuras	RF ³	Capacidad hospedante ⁴
<i>S. sessiliflorum</i>	3,4	1888,5 ± 259,1 a	33,73 ± 13,89 a	0,94	R ^H
<i>S. hirtum</i>	3,4	1702,3 ± 252,9 a	34,73 ± 18,09 a	0,85	R ^H
<i>S. quitoense</i>	4,9	3125,9 ± 259,1 b	167,87 ± 34,68 b	1,56	S

¹ GI = Índice de agallas (0-5): 0= sin agallas ni masas de huevos; 1 = 1 a 2 agallas o masas de huevos; 2 = 3 a 10 agallas o masas de huevos; 3 = 11 a 30 agallas o masas de huevo; 4 = 31 a 100 agallas o masas de huevos; 5 = >100 agallas o masas de huevo por raíz

²Pf = Densidad poblacional final (J2 + huevos). Los datos Pf son medias de tres réplicas ± desviación estándar (Los valores medios seguidos de la misma letra no difieren según la prueba de Duncan al 5% de probabilidad)

³RF Factor de reproducción

⁴Categorías de estado del huésped R^H = Resistente/hipersensitivo (RF ≤ 1 y GI > 2) y S=susceptible (RF > 1 y GI > 2)

En cuanto al índice de agallas (GI) para las tres especies también se observó un menor nivel de agallamiento para *S. sessiliflorum* y *S. hirtum* con respecto a *S. quitoense*. Los valores de índice de agallas tuvieron un valor de 3,4 para las especies *S. sessiliflorum* (agallas = 33,73) y *S. hirtum* (agallas = 34,73), sin diferencia estadística; mientras que *S. quitoense* usado como control tuvo un valor de 4,9 (agallas = 167,87), confirmando la viabilidad del inóculo. *S. sessiliflorum* y *S. hirtum* fueron categorizados como resistente/hipersensitivo de acuerdo a la clasificación propuesta por Canto-Saenz (De Almeida, De

A Santos y Ryan, 1997; Sasser, Carter y Hartman, 1984). Para las variables peso seco del área foliar, altura de la planta y diámetro del tallo (Tabla 2), se observó tolerancia a los nematodos para *S. sessiliflorum* y *S. hirtum*, con respecto a *S. quitoense*, en la cual los valores de *p* mostraron diferencias significativas al nivel del 1% entre plantas inoculadas y plantas no inoculadas. Así para la variable peso seco del área foliar se obtuvo un valor de 8,44 vr 10,57. Para altura de la planta 16,33 vr 18,20 y para el diámetro del tallo 0,91 vr 1,08, respectivamente.

Tabla 2. Respuesta para las variables peso seco del área foliar, diámetro del tallo y altura de planta en tres especies de Solanáceas inoculadas con *M. incognita*.

Especie	Plantas Inoculadas	Plantas no inoculadas	Respuesta
Peso seco del área foliar (g)			
<i>S. sessiliflorum</i>	6,12 ± 0,58 a	5,73 ± 0,12 a	Tolerante
<i>S. hirtum</i>	8,18 ± 0,52 a	8,30 ± 0,56 a	Tolerante
<i>S. quitoense</i>	8,44 ± 0,46 a	10,53 ± 0,25 b	No tolerante
Altura de planta (cm)			
<i>S. sessiliflorum</i>	8,15 ± 0,74 a	9,33 ± 0,58 a	Tolerante
<i>S. hirtum</i>	15,92 ± 1,13 a	15,33 ± 1,04 a	Tolerante
<i>S. quitoense</i>	16,33 ± 0,94 a	18,20 ± 0,56 b	No tolerante
Diámetro de tallo (cm)			
<i>S. sessiliflorum</i>	0,89 ± 0,035 a	0,91 ± 0,03 a	Tolerante
<i>S. hirtum</i>	0,87 ± 0,052 a	0,81 ± 0,051 a	Tolerante
<i>S. quitoense</i>	0,91 ± 0,051 a	1,08 ± 0,045 b	No tolerante

Medias con letras diferentes entre plantas inoculadas y plantas no inoculadas indican diferencias altamente significativas ($P < 0,001$).

Los valores de la tabla corresponden a las medias y su desviación estándar.

4 Discusión

En Ecuador la naranjilla o lulo tiene una alta incidencia del nematodo agallador. *M. incognita* es un patógeno de muchos cultivos, incluyendo Solanáceas en los 5 continentes. El nematodo causa daño en la planta a nivel de las raíces, reduciendo el rendimiento, e incluso con el paso del tiempo podría conducir a la muerte de la planta (Ramírez, Kallarackal y Davenport, 2018). Dentro de la sección Lasiocarpa se han reportado diferentes especies emparentadas a la naranjilla que podrían presentar resistencia al nematodo agallador de la raíz (Heiser, 1972; Heiser, 1993; Ramírez, Kallarackal y Davenport, 2018).

Aquí se reporta la capacidad hospedera de tres especies a *M. incognita*: *S. sessiliflorum*, *S. hirtum* y *S. quitoense*. La especie de nematodo se verificó mediante la amplificación por PCR con iniciadores específicos. El análisis BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) de las secuencias de los iniciadores MF y MR mostraron que son específicos de *M. incognita*, con coincidencias del 100% con respecto a las secuencias disponibles en el National Center for Biotechnology Information (NCBI). Estos resultados indican que los iniciadores son sensibles para la especie estudiada plantas (Hu, Zhuo y Liao, 2011; Martínez-Gallardo y col., 2019); y que las condiciones de la PCR son ideales para la detección rápida y confiable del patógeno en agallas para diferentes especies de solanáceas, como lo demostraron Nava-

rrere y col. (2018).

La resistencia al nematodo agallador se define como la capacidad de una planta para suprimir el desarrollo o la reproducción (Sasser, Carter y Hartman, 1984; Roberts, 2002; Dong y col., 2007) o la capacidad de un huésped para suprimir la enfermedad (Sasser, Carter y Hartman, 1984; Roberts, 2002). En general, los nematólogos y genetistas han evaluado la resistencia al nematodo agallador en diferentes cultivos basándose en el índice de agallas de la raíz y/o producción en masa de huevos (Holbrook, Timper y Xue, 2000; Timper, Holbrook y Xue, 2000) o conteos de huevos (Choi y col., 1999). Otros autores también han utilizado el recuento de agallas para evaluar la resistencia al nematodo agallador en las plantas (Harris y col., 2003; Navarrete y col., 2018; Correia y col., 2019). El número de agallas y el grado de excoiación pueden usarse para reflejar la capacidad de una planta para disminuir o superar el ataque del nematodo agallador (Dong y col., 2007).

Para el caso de la naranjilla no existen muchos estudios sobre la resistencia a *M. incognita*. Navarrete y col. (2018) evaluaron la resistencia en diferentes solanáceas, pero basada únicamente en el factor de reproducción. Esta investigación señala a la especie *S. quitoense* como susceptible y a la especie *S. hirtum* como resistente a *M. incognita*, en condiciones de invernadero. Así, *S. hirtum* no presentó inmunidad al nematodo agallador al permitir la penetración de los nematodos y la presencia de nódulos o agallas en la raíz. En cambio, si tiene incidencia sobre la capacidad reproductiva del patógeno. En ese estudio se evaluó a *S. hirtum* y *S. quitoense*, pero no se incluyó a *S. sessiliflorum* para evaluar el nivel de resistencia al nematodo agallador.

En el presente estudio los resultados corroboran que *S. quitoense* fue considerada susceptible (RF cercano a 5,0) y buen huésped (RF = 1,1 - 5,0) de acuerdo con De Almeida y De A Santos (2002) e Ibrahim, Lewis y Harshman (1993) respectivamente, como fue señalado anteriormente por Navarrete y col. (2018). Para el factor de reproducción, *S. quitoense* excedió la población inicial (3125 huevos más J2). En cambio, según los resultados del presente estudio *S. hirtum* y *S. sessiliflorum* fueron considerados como resistentes/hipersensitivos (si se toma en consideración el RF y el GI de acuerdo a la clasifica-

ción de Canto Saenz) o huéspedes pobres (RF < 1) (Maleita y col., 2011).

El RF estimado para la variable de población final de nematodos indica que hubo una respuesta de resistencia hipersensible en *S. sessiliflorum* y *S. hirtum*, porque la media de huevos más J2 (1888 y 1702 respectivamente) fue inferior a la población inicial del nematodo (2500 huevos más J2) y el factor de reproducción fue inferior a 1. Tanto *S. hirtum*, como *S. sessiliflorum* no presentaron diferencias estadísticas significativas en cuanto a la reacción de resistencia. Se ha postulado que *S. hirtum* podría utilizarse como patrón de *S. quitoense*, susceptible a los nematodos (Navarrete y col., 2018). Los resultados de este trabajo sugieren que la especie *S. sessiliflorum*, al presentar el mismo nivel de resistencia hipersensible que *S. hirtum*, también podría considerarse para ser utilizada como patrón o en un programa de selección de la naranjilla frente al nematodo.

El GI de *M. incognita* atribuido a las especies bajo evaluación mostró una relación con la RF del nematodo. En el experimento para *S. sessiliflorum* y *S. hirtum*, la GI presentó valores intermedios. Valores bajos o intermedios de GI demuestra la dificultad de los nematodos para establecer el parasitismo en las raíces de estas especies o cultivares, tal como se obtuvo en cultivares de lechuga (Correia y col., 2019).

En cuanto a las variables peso seco del área foliar, altura de la planta y diámetro del tallo, se encontraron diferencias significativas entre *S. sessiliflorum* y *S. hirtum* con relación a *S. quitoense*. Navarrete y col. (2018) no encontraron una diferencia significativa para la variable peso seco del área foliar para *S. hirtum* entre plantas inoculadas y no inoculadas, clasificándola como tolerante de acuerdo a los criterios de Cook (1974), mientras que *S. quitoense* fue clasificada como no tolerante al haber diferencias entre plantas inoculadas y plantas no inoculadas. En este trabajo también se han encontrado diferencias en relación a la altura de planta y diámetro del tallo entre las especies *S. sessiliflorum* y *S. hirtum* con relación a *S. quitoense*, variables que posiblemente están relacionadas con la respuesta de tolerancia. Sin embargo, será necesario realizar investigaciones adicionales para visualizar estos resultados en términos de rendimiento en condiciones de campo, tal

como ha sido propuesto por Navarrete y col. (2018).

Desde el punto de vista del mejoramiento o el uso como patrones, sería interesante tener una respuesta de resistencia similar a la inmunidad, que se caracteriza por la ausencia total de agallas en las raíces y ausencia de células gigantes en el cilindro vascular. Estas son inducidas por el ataque de nematodos y restringen el flujo de agua y la absorción adecuada de nutrientes en plantas susceptibles (Correia y col., 2019). Para el caso de la naranjilla, a pesar de haberse realizado estudios en diferentes especies de Solanáceas no se ha encontrado una especie que impida la penetración del nematodo o el desarrollo de agallas en las raíces de las plantas, ni siquiera en especies silvestres que no tienen valor comercial (Heiser, 1972; Heiser, 1993; Navarrete y col., 2018; Ramírez, Kallarackal y Davenport, 2018). No obstante, a pesar de mostrar agallamiento tanto entre *S. sessiliflorum* como *S. hirtum* podrían utilizarse en selección o como patrones para el cultivo de naranjilla. La variabilidad observada en los valores de Pf y RF para estas especies puede reflejar una influencia de los antecedentes genéticos de las plantas que podría ser utilizada en programas de mejoramiento de *S. quitoense* contra los nematodos de nudo de la raíz.

5 Conclusión

El conocimiento de la capacidad hospedante de *S. sessiliflorum* y *S. hirtum* basados en el RF y GI es particularmente útil para continuar con un plan de mejoramiento genético en el cultivo de la naranjilla y observar el comportamiento de especies utilizadas como patrones en áreas fuertemente infestadas por el nematodo agallador. *S. sessiliflorum* y *S. hirtum* presentaron una diferente capacidad hospedante con respecto a *S. quitoense* para el nematodo *M. incognita* y ambas especies podrían utilizarse como una alternativa en un programa de manejo integrado de plagas, ya que la exposición repetida de *S. quitoense* en el campo podría conducir a una selección de aislamientos virulentos del nematodo.

Agradecimientos

Los autores expresan su agradecimiento especial a Erika Reyna por su ayuda en la evaluación del número de agallas por raíz. El presente trabajo fue fi-

nanciado por la Dirección de Investigaciones de la Universidad de Cuenca (DIUC).

Referencias

- Anderson, G. J. y col. (2005). «A new synthetic allopolyploid Naranjilla, *Solanum indianense* (Solanaceae)». En: *Novon a journal of botanical nomenclature from the Missouri Botanical Garden* 15, 290-292. Online: <https://bit.ly/3FeNd5q>.
- Barbary, A. y col. (2015). «Host genetic resistance to root-knot nematodes, *Meloidogyne* spp., in Solanaceae: from genes to the field». En: *Pest management science* 71.12, 1591-1598. Online: <https://bit.ly/3GwS1mL>.
- Barbary, A. y col. (2016). «Plant genetic background increasing the efficiency and durability of major resistance genes to root-knot nematodes can be resolved into a few resistance QTLs». En: *Frontiers in plant science* 7, 632. Online: <https://bit.ly/3IIwfOH>.
- Bybd, D., T. Kirkpatrick y K. Barker (1983). «An improved technique for clearing and staining plant tissues for detection of nematodes». En: *Journal of nematology* 15.1, 142-143. Online: <https://bit.ly/3EJTFkA>.
- Caromel, B. y col. (2005). «Resistance quantitative trait loci originating from *Solanum sparsipilum* act independently on the sex ratio of *Globodera pallida* and together for developing a necrotic reaction». En: *Molecular plant-microbe interactions* 18.11, 1186-1194. Online: <https://bit.ly/3rWMdPy>.
- Choi, K. y col. (1999). «Genetics and mechanism of resistance to *Meloidogyne arenaria* in peanut germplasm». En: *Journal of Nematology* 31.3, 283-290. Online: <https://bit.ly/3rVVnvm>.
- Clements, C. y col. (2017). «Graft is good: the economic and environmental benefits of grafted naranjilla in the Andean region». En: *Renewable Agriculture and Food Systems* 32.4, 306-318. Online: <https://bit.ly/30gLHjV>.
- Cook, R. (1974). «Nature and inheritance of nematode resistance in cereals». En: *Journal of Nematology* 6.4, 165. Online: <https://bit.ly/3IXdtcR>.
- Correia, É. y col. (2019). «Response of lettuce cultivars to *Meloidogyne javanica* and *Meloidogyne incognita* race 1 and 21». En: *Revista Ciência Agronômica* 50, 100-106. Online: <https://bit.ly/3IWtNKN>.

- Council, N.R. (1989). *Lost crops of the Incas: little-known plants of the Andes with promise for worldwide cultivation*. National Academies Press.
- De Almeida, A. y M. De A Santos (2002). «Resistance and host-response of selected plants to *Meloidogyne megadora*». En: *Journal of nematology* 34.2, 140-142. Online:https://bit.ly/3q4KPI7.
- De Almeida, A., M. De A Santos y M. Ryan (1997). «Host status of selected plant species for *Meloidogyne megadora*». En: *Nematropica* 27.1, 1-6. Online:https://bit.ly/3GCN4cf.
- Di Rienzo, J. y col. (2008). *InfoStat, versión 2008*. Inf. téc. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Dong, W. y col. (2007). «Comparison of methods for assessing resistance to *Meloidogyne arenaria* in peanut». En: *Journal of nematology* 39.2, 169. Online:https://bit.ly/31OXWo8.
- El Sappah, A. y col. (2019). «Tomato natural resistance genes in controlling the root-knot nematode». En: *Genes* 10.11, 925. Online:https://bit.ly/3IFI9cb.
- Harris, D. y col. (2003). «Additional sources of soybean germplasm resistant to two species of root-knot nematode». En: *Crop science* 43.5, 1848-1851. Online:https://bit.ly/3ygrwjl.
- Heiser, C.B. (1972). «The relationships of the naranjilla, *Solanum quitoense*. Biotropica. Association for Tropical Biology and Conservation». En: *Biotropica* 4.2, 77-84. Online:https://bit.ly/3q6n7Ln.
- (1985). «Ethnobotany of the naranjilla (*Solanum quitoense*) and its relatives». En: *Economic Botany* 39.1, 4-11. Online:https://bit.ly/3ydYkZD.
- (1993). «Gene Conservation and Exploitation». En: Springer. Cap. The Naranjilla (*Solanum quitoense*), The Cocona (*Solanum sessiliflorum*) and Their Hybrid, 29-34.
- Holbrook, C., P. Timper y H. Xue (2000). «Evaluation of the core collection approach for identifying resistance to *Meloidogyne arenaria* in peanut». En: *Crop Science* 40.4, 1172-1175. Online:https://bit.ly/3oG83EO.
- Hu, M., K. Zhuo y J. Liao (2011). «Multiplex PCR for the simultaneous identification and detection of *Meloidogyne incognita*, *M. enterolobii*, and *M. javanica* using DNA extracted directly from individual galls». En: *Phytopathology* 101.11, 1270-1277. Online:https://bit.ly/3oKL6QO.
- Hussey, R. (1973). «A comparison of methods of collecting inocula of *Meloidogyne* spp., including a new technique». En: *Plant Disease Report* 57, 1025-1028. Online:https://bit.ly/3dItoac.
- Ibrahim, I., S. Lewis y D. Harshman (1993). «Host suitability of graminaceous crop cultivars for isolates of *Meloidogyne arenaria* and *M. incognita*». En: *Journal of Nematology* 25.4S, 858-862. Online:https://bit.ly/3pJ3n0h.
- Maleita, C. M. y col. (2011). «Effect of the Mi gene on reproduction of *Meloidogyne hispanica* on tomato genotypes». En: *Nematology* 13.8, 939-949. Online: https://bit.ly/3q0s4oQ.
- Martínez-Gallardo, J. y col. (2019). «Identification and distribution of *Meloidogyne* spp. in tomato in Sinaloa México». En: *Revista mexicana de ciencias agrícolas* 10.2, 453-459. Online:https://n9.cl/s1xan.
- Morton, J. (1987). *Fruits of warm climates*. Echo Point Books Media.
- Mosquera-Espinosa, A. (2016). «Fitonematodos asociados a *Cyphomandra betacea* (Cav.) Sendtn., *Solanum quitoense* Lam. y *Daucus carota* L. en el Departamento de Boyacá, Colombia». En: *Acta Agronómica* 65.1, 87-97. Online:https://n9.cl/pqc0x.
- Navarrete, X. y col. (2018). «Parasitism of the root knot nematode *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White) chitwood in five wild Solanaceae species». En: *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín* 71.1, 8367-8373. Online:https://n9.cl/p2mil.
- Oostenbrink, M. (1966). *Major characteristics of the relation between nematodes and plants*. Inf. téc. 66-4. Wageningen: Veenman (Mededelingen / Landbouwhogeschool Wageningen).
- Ralmi, N., M. Khandaker y N. Mat (2016). «Occurrence and control of root knot nematode in crops: a review». En: *Australian Journal of Crop Science* 11.12, 1649-1654. Online:https://n9.cl/3wv09.
- Ramírez, F., J. Kallarackal y T. Davenport (2018). «Lulo (*Solanum quitoense* Lam.) reproductive physiology: A review». En: *Scientia horticulturae* 238, 163-176. Online:https://bit.ly/31RreTk.
- Revelo, J. y col. (2010). *Manual del cultivo ecológico de la naranjilla*. Inf. téc. INIAP.
- Roberts, P. (2002). «Plant Resistance to Parasitic Nematodes». En: CAB International. Cap. Concepts and consequences of resistance, págs. 31-42.

- Sasser, J., C. Carter y K. Hartman (1984). *Standardization of host suitability studies and reporting of resistance to root-knot nematodes*. Inf. téc. Department of Plant Pathology, North Carolina State University.
- Sowell, A. y G. Shively (2012). «Economic and environmental impacts of grafted naranjilla». En: *Forests, Trees and Livelihoods* 21.1, 30-43. Online: <https://bit.ly/3UwxIE>.
- Taylor, A. y J. Sasser (1978). *Biology, identification, and control of root-knot nematodes (Meloidogyne spp.)* Fundamental y Applied Nematology.
- Timper, P., C. Holbrook y H. Xue (2000). «Expression of nematode resistance in plant introductions of *Arachis hypogaea*». En: *Peanut Science* 27.2, 78-82. Online: <https://n9.cl/fqwc7>.
- Whalen, M. y E. Caruso (1983). «Phylogeny in *Solanum* sect. *Lasiocarpa* (Solanaceae): congruence of morphological and molecular data». En: *Systematic Botany* 8.4, 369-380. Online: <https://n9.cl/klxh2>.

Accepted version