

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EVALUACIÓN DE LA RESISTENCIA A *Peronospora destructor* EN EL
GERMOPLASMA LOCAL DE CEBOLLA**

por

**Joan Manuel CORTIZAS SAUCEDO
Manuel Alfredo NOGUEZ TEJERA**

**TESIS presentada como uno de los
requisitos para obtener el título de
Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2010**

Tesis aprobada por:

Director: -----
Ing. Agr. Guillermo Galván Vivero

Ing. Agr. Pablo González Rabelino

Ing. Agr. Vivienne Gepp Ward

Fecha: -----

Autor: -----
Joan Manuel Cortizas Saucedo

Manuel Alfredo Noguez Tejera

AGRADECIMIENTOS

Al Ing. Agr. Guillermo Galván por su incondicional e invaluable colaboración durante la realización de este trabajo.

A los Ing. Agr. Paula Colnago y Pablo González por su colaboración y aportes realizados.

Al Ing. Agr. Oscar Bentancur por su colaboración en el análisis estadístico de los datos obtenidos.

A todos los funcionarios del Centro Regional Sur que colaboraron en la etapa de campo de este trabajo, en especial a Adriana Reggio y Oscar Costa.

Al personal de biblioteca de la Facultad de Agronomía.

Muy especialmente a nuestros padres y familiares por el invaluable y constante apoyo que nos brindaron para alcanzar este objetivo.

A nuestros compañeros de la Asociación de Estudiantes de Agronomía.

A todos, nuestro reconocido y sincero agradecimiento.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1 EL MILDIÚ DE LA CEBOLLA COMO PROBLEMA.....	1
1.2 OBJETIVOS.....	2
2. <u>REVISION BIBLIOGRÁFICA</u>	3
2.1 EL MILDIÚ DE LA CEBOLLA (<i>Peronospora destructor</i>)....	3
2.1.1 <u>Hospederos</u>	3
2.1.2 <u>Distribución geográfica</u>	3
2.1.3 <u>Importancia de la enfermedad</u>	4
2.1.4 <u>Descripción del patógeno</u>	4
2.1.5 <u>Sintomatología</u>	5
2.1.6 <u>Sobrevivencia del patógeno</u>	7
2.1.7 <u>Condiciones predisponentes</u>	8
2.1.7.1 <u>Esporulación</u>	8
2.1.7.2 <u>Dispersión</u>	9
2.1.7.3 <u>Germinación</u>	10
2.1.7.4 <u>Penetración e Infección</u>	10
2.2 MEDIDAS DE MANEJO PARA EL CONTROL DE <i>Peronospora destructor</i>	11
2.2.1 <u>Monitorización de la enfermedad</u>	11
2.2.2 <u>Medidas culturales</u>	11
2.2.3 <u>Control químico</u>	12
2.2.4 <u>Sistema Downcast</u>	14
2.3 RESISTENCIA GENÉTICA COMO ESTRATEGIA DE CONTROL.....	15
2.3.1 <u>Variabilidad en el comportamiento de <i>Allium cepa</i> y otras especies de <i>Allium</i> en su respuesta al patógeno</u>	15
2.3.2 <u>Mecanismos de resistencia parcial y completa</u>	16

2.4	IMPORTANCIA DE LAS POBLACIONES LOCALES DE CEBOLLA EN URUGUAY.....	20
2.4.1	<u>Concepto de poblaciones locales o variedades criollas</u>	20
2.4.2	<u>Poblaciones locales en Uruguay</u>	21
2.4.3	<u>Ventajas y desventajas de la utilización de poblaciones locales en la producción</u>	23
2.4.4	<u>Clasificación del germoplasma de cebolla por sus requerimientos fisiológicos para la bulbificación</u>	24
3.	<u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	26
3.1	MATERIAL VEGETAL.....	26
3.2	DESCRIPCION DEL CULTIVO.....	26
3.3	DISEÑO EXPERIMENTAL.....	28
3.4	EVALUACIONES.....	28
3.4.1	<u>Evaluaciones de la respuesta a <i>Peronospora destructor</i></u>	28
3.4.2	<u>Evaluaciones agronómicas y fenológicas</u>	30
3.5	ANALISIS ESTADÍSTICO.....	31
4.	<u>RESULTADOS</u>	33
4.1	EVALUACIONES DE LA RESPUESTA A <i>Peronospora destructor</i>	33
4.1.1	<u>Incidencia y severidad</u>	33
4.2	OTRAS EVALUACIONES AGRONOMICAS Y FENOLOGICAS.....	42
4.2.1	<u>Evaluaciones durante el cultivo</u>	42
4.2.1.1	Efecto de la cerosidad de la hoja en el nivel de enfermedad.....	44
4.2.2	<u>Evaluaciones poscosecha</u>	44
4.2.2.1	Rendimiento.....	44
4.2.2.2	Evaluación de calidad de los bulbos.....	48
4.2.3	<u>Asociación de la respuesta a <i>Peronospora destructor</i> con Peso medio del bulbo(g)</u>	51
5.	<u>DISCUSIÓN</u>	53
6.	<u>CONCLUSIONES</u>	58
7.	<u>RESUMEN</u>	59

8. <u>SUMMARY</u>	61
9. <u>BIBLIOGRAFIA</u>	62

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Principios activos, grupos químicos, período de carencia y modo de acción de fungicidas utilizados en la producción integrada.....	13
2. Lista de las poblaciones locales y cultivares inicialmente sembrados para la evaluación de la respuesta a <i>Peronospora destructor</i> a campo.....	27
3. Incidencia de <i>P. destructor</i> para cada accesión y fecha de monitoreo.....	35
4. Significancias estadísticas entre curvas de progreso de la incidencia de <i>P. destructor</i> agrupadas según ciclo fenológico.....	36
5. Estimaciones de los parámetros de las curvas agrupadas según ciclo fenológico.....	37
6. Significancias estadísticas de los contrastes intra-grupo entre curvas de progreso de la incidencia de <i>P. destructor</i>	39
7. Momento de cosecha, incidencia de <i>P. destructor</i> al 9 de noviembre, severidad al 23 de noviembre, contrastes LRT (Likelihood ratio test) para las curvas de progreso de incidencia, y AUDPC (área bajo la curva de progreso de la enfermedad para cada accesión.....	41
8. Accesiones con la combinación más baja de incidencia y severidad.....	42
9. Evaluación del porte y color del follaje y de la cerosidad de las hojas para cada accesión.....	43
10. Análisis estadístico del efecto de la cerosidad de la hoja en el nivel de enfermedad.....	44

11. Rendimiento total, comercial, y peso medio de los bulbos...	46
12. Evaluación de calidad de los bulbos: color(es) y forma(s) de bulbos predominantes en cada accesión.....	49
13. Evaluación de calidad de los bulbos: cerrado del cuello en escala ordinal, diámetro ecuatorial, diámetro del cuello, y cerrado del cuello cuantificado como el cociente de ambos diámetros.....	50
Figura No.	
1. Mapa del ensayo con un diseño alfa-látice con cuatro bloques.....	29
2. Curvas de progreso de la incidencia de <i>P. destructor</i> para algunas accesiones de diferente comportamiento, accesiones 9104, 8902, 9718, 8709 y 9704.....	34
3. Curvas de progreso de la incidencia de <i>P. destructor</i> para las accesiones agrupadas según ciclo fenológico, DC (día corto), DI (día intermedio), DL (día largo).....	36
4. Curvas de progreso de la incidencia de <i>P. destructor</i> para accesiones tardías (DL) de diferente comportamiento, accesiones 9104, 8902, 8815, 8823, 8907, 8905 y 07021.....	37
5. Curvas de progreso de la incidencia de <i>P. destructor</i> para accesiones de día intermedio (DI) con diferente comportamiento, accesiones 8903 y 8709.....	38
6. Curvas de progreso de la incidencia de <i>P. destructor</i> para accesiones de día corto (DC), accesiones 9718, 19101 e INIA Colorada.....	38
7. Correspondencia entre la incidencia de <i>P. destructor</i> evaluada el 9 de noviembre, y la severidad evaluada el 23 de Noviembre, para 27 poblaciones locales y dos testigos: INIA Colorada y Pantanoso del Sauce CRS.....	40

8. Porcentaje de descarte por defecto para accesiones de día largo (DL).....	47
9. Porcentaje de descarte por defecto para accesiones de día corto (DC) y día intermedio(DI).....	47
10. Peso medio del bulbo (g) en función de la incidencia de <i>P. destructor</i> evaluada el 9 de noviembre del 2007 para la colección de accesiones evaluadas	51
11. Peso medio del bulbo (g) en función de la severidad de <i>P. destructor</i> evaluada el 23 Noviembre para la colección de accesiones evaluadas.....	52

1. INTRODUCCION

1.1 EL MILDIÚ DE LA CEBOLLA COMO PROBLEMA

Dentro de la horticultura desarrollada a campo, que ocupa en Uruguay aproximadamente 12000 hectáreas e involucra a una totalidad de 2945 productores, el cultivo de cebolla es el primer rubro hortícola en cuanto a volumen de producción (40000 toneladas), el segundo en cuanto número de productores involucrados (1523), y el tercero en superficie ocupada entre los rubros hortícolas sin incluir la papa (2181 hectáreas). Para la zafra 2006-2007 relevada por la misma fuente, los rendimientos promedios alcanzaron 18.4 toneladas/hectárea (URUGUAY. MGAP. DIEA, 2007).

Según Van Doorn (1959) el mildiú de la cebolla causado por *Peronospora destructor* (Berk.) Casp., llamado comúnmente también como “peronóspora” en Uruguay, puede ocasionar reducciones del rendimiento del 30%, y hasta del 70% en años que favorecen el desarrollo de la epidemia (Yarwood, 1943).

Actualmente constituye la enfermedad de mayor importancia en Uruguay, tanto en la producción de bulbos como en la producción de semilla. A las pérdidas de rendimiento, se suma el costo de las aplicaciones de agroquímicos. El control químico no siempre es totalmente eficaz, ya que pueden ocurrir períodos continuados de varios días en los que existen condiciones favorables para la epidemia, lo que limita la implementación de estrategias exitosas de control (Maeso, 2000).

El presente trabajo de tesis se realizó en el marco del proyecto FPTA 250 “Mejoramiento por resistencia a enfermedades en cebolla”, el cual tiene como principal objetivo fortalecer el mejoramiento por resistencia a enfermedades en cebolla en Uruguay, con base en la evaluación y explotación de la variabilidad en la respuesta a las enfermedades causadas por *Botrytis squamosa*, *Peronospora destructor* y *Fusarium* sp. en el germoplasma local o introducido.

1.2 OBJETIVOS

Los objetivos de este trabajo comprendieron:

- Evaluar el comportamiento de diferentes poblaciones locales y cultivares de cebolla ante *Peronospora destructor*.
- Identificar aquellos materiales que manifiesten un mejor comportamiento ante la enfermedad (fuentes de resistencia).
- Caracterizar los diferentes materiales genéticos en cuanto a atributos agronómicos y morfológicos cualitativos y cuantitativos.
- Lograr integrar la información de modo de que sirva como aporte a futuros trabajos con estos materiales genéticos.

2. REVISION BIBLIOGRÁFICA

2.1 EL MILDIÚ DE LA CEBOLLA (*Peronospora destructor*)

En 1841, Barkley describió esta enfermedad sobre especies del genero *Allium* por primera vez (Yarwood, 1942). En Estados Unidos fue citada por primera vez por Trelease en el año 1884 en Wisconsin (Walker, 1965). En Argentina, Spegazzini citó su existencia en 1912 (Fernández Valliela, 1975). Por su parte, en Uruguay fue reportada en 1955 por Lucia Koch de Brotos y Celia Boasso, y en 1981 Lasa y colegas mencionaron al mildiú como una enfermedad muy importante en cebolla (Carámbula y Pérez, 1988).

2.1.1 Hospederos

Peronospora destructor afecta únicamente a plantas del genero *Allium*. Se presenta como patógeno de especies como *A. cepa* L. (cebolla), *A. schoenoprasum* L. (cebollino o cibullete) y *A. fistulosum* L. (cebolleta común o de tallo) (Smith et al., 1992). Walker (1965) citó además como hospederas de este hongo a *A. ascalonicum* L. (echalote), *A. porrum* L. (puerro) y *A. sativum* L. (ajo).

2.1.2 Distribución geográfica

El patógeno está distribuido en prácticamente todo el mundo. En Europa causa graves epidemias (Smith et al., 1992). Prevalece en zonas con clima frío y húmedo en donde resulta muy destructiva. También se presenta con diferentes niveles de gravedad y en forma ocasional en otras zonas en donde se cultiva cebolla (Walker, 1965).

En América del Sur se presenta en casi la totalidad de los países. Además de Uruguay, ocasiona daños en Argentina, Brasil, Bolivia, Chile, Colombia, Perú y Venezuela (Fernández Valliela, 1975).

Peronospora destructor también afecta la cebolla en el este, sur y norte de África; oeste, este, y sur de Asia; Australia, Nueva Zelanda y Tanzania (Mukerji 1975, Shwartz y Mohan 1996).

2.1.3 Importancia de la enfermedad

Según Messiaen y Lafon (1968) las pérdidas de área foliar ocasionan no sólo la disminución de los rendimientos, sino también disminución de la calidad de los bulbos y de las semillas cosechadas.

Stow (1976) mencionó que a causa de la enfermedad, pueden provocarse defoliaciones severas que impiden la traslocación de inhibidores de brotación hacia los bulbos, ocasionando la aparición de rebrotes tempranos y la pérdida de calidad de los bulbos.

Para Arboleña, citado por Carámbula y Pérez (1988) la defoliación en el momento de la emergencia del escapo disminuye los rendimientos de semillas por escapo. En trabajos realizados recientemente se indica que la presencia del patógeno en los escapos de cebolla redujo la producción de semilla por hectárea¹.

2.1.4 Descripción del patógeno

Peronospora destructor (Berk.) Casp. pertenece al Reino Chromista, clase Oomycetes, orden Peronosporales y familia Peronosporaceae (Smith et al., 1992).

Forma zoosporangióforos de color violáceo cuando son observados en su conjunto, de longitud variable entre 122 y 820 micras, hinchados en su base y con un diámetro de 7 a 18 micras, ramificados monopódicamente, que terminan en dos esterigmas sub-agudos a agudos (Walker 1965, Fernández Valliela 1975, Smith et al. 1992).

¹ Gonzalez, P. H., Colnago, P.; Peluffo, S.; Zipitria J.; Gonzalez Idiarte, H.; Galván, G.A. 2010. Quantitative studies on downy mildew (*Peronospora destructor* Berk. Casp.) affecting onion seed production in southern Uruguay (en prensa).

Los zoosporangios son piriformes a fusiformes de (18 a 29 micras x 40 a 72 micras). Tienen paredes delgadas sub-hialinas y ligeramente papiladas en su extremo distal (Walker 1965, Smith et al. 1992, Shwartz y Mohan 1996).

Presenta micelio no tabicado de 4 a 13 micras, que crece en el tejido vegetal en forma intercelular. Muestra haustorios filamentosos simples o ramificados que penetran en la célula vegetal, y que miden entre 1.3 a 5 micras de diámetro (Walker 1965, Smith et al. 1992, Shwartz y Mohan 1996).

Los oogonios se forman intercelularmente y tienen un diámetro de 43 a 54 micras (Walker, 1965). Las oosporas son esféricas, levemente coloreadas, con una pared gruesa lisa, y tienen un diámetro de 40 a 44 micras (Smith et al., 1992).

2.1.5 Sintomatología

Los primeros síntomas de la enfermedad aparecen en el campo sobre plantas aisladas, las cuales pueden pasar desapercibidas. Cuando las condiciones climáticas la favorecen, la enfermedad se expande rápidamente hacia todo el cultivo (Fernández Valliela 1975, Shwartz y Mohan 1996).

No se nota un cambio en la coloración de las hojas hasta tanto no ocurra alta humedad relativa, momento en cual aparecen manchas blancas o púrpuras (Chupp y Sherp, 1960). Estos primeros síntomas se observan como una serie de manchas de un color más claro que el del resto de la hoja, de forma y tamaño variable, aunque generalmente alargadas y de varios centímetros de longitud. Se localizan sobre un lado o sobre toda la periferia del limbo, frecuentemente en la mitad superior de la hoja (Messiaen y Lafon, 1968).

Maeso (2005) describió los primeros síntomas como una mancha aceitosa elongada, pálida y sin brillo, ubicada generalmente donde se doblan las hojas más largas o en los ápices de las mismas, principalmente en los bordes de la hoja. Las primeras infecciones aparecen en las hojas más viejas de la planta, una vez que ésta ha sobrepasado determinado umbral de tamaño.

Cuando las hojas sufren una infección localizada, situada entre la mitad de las misma y el ápice, se quiebran por la zona lesionada y la parte apical de la hoja muere (Walker, 1965).

En condiciones de humedad, estas manchas se recubren de una estructura con apariencia de felpa, consistente en zoosporangióforos de color gris azulado, que puede incluso desbordar la lesión primaria y extenderse por la superficie del limbo de color normal. El signo de la enfermedad se observa como una inflorescencia violácea oscura constituida por los órganos de multiplicación asexual del patógeno (Fernández Valliela 1975, Shwartz y Mohan 1996). Messiaen y Lafon (1968) denominan a estos órganos con el nombre de zoosporangióforos y zoosporangios.

Este fenómeno es muy frecuente cuando la enfermedad evoluciona rápidamente: puede aparecer incluso el “afelpado” de zoosporangióforos antes que las manchas, sobre tejido de apariencia “sano” (Messiaen y Lafon, 1968). Por el contrario, en una atmósfera con menor grado de humedad, las lesiones pueden pasar a necróticas sin que aparezca la fructificación (Fernández Valliela, 1975).

Peronospora destructor infecta las hojas y los tallos florales (escapos). Según cuál sea la forma de hibernación, aparecen lesiones locales en hojas y tallos, debidas posiblemente a infección producida por oosporas del año anterior, o bien en forma de lesiones sistémicas, en aquellas plantas que proceden de otra planta o bulbo ya infectado. Las plantas con infección sistémica presentan distintos grados de enanismo, y las hojas de un color verde pálido inicial suelen posteriormente deformarse (Walker, 1965).

Este patógeno rara vez provoca la muerte de la planta, pero el crecimiento del bulbo suele reducirse, y los tejidos de los bulbos enfermos presentan una tendencia a ser esponjosos y de difícil conservación. Si la infección alcanza a los escapos, se observan síntomas de enanismo en distinto grado, y cuando a consecuencia de una infección en la parte lateral de un tallo queda detenido el crecimiento de la zona, entonces, el tallo infectado se curva en la dirección de la lesión, conforme la umbela aumenta de peso. Los escapos tienden a quebrarse y en consecuencia la maduración es defectuosa o, en el mejor de los casos, la semilla madura es muy rugosa y de menor peso (Walker, 1965). Las semillas de plantas afectadas tienen mala germinación (Smith et al., 1992).

La enfermedad puede reducir de forma importante la producción, y debido a los daños foliares se desarrollan bulbos de cebolla en forma de “cuello de botella” (Smith et al., 1992). Se debe a que el bulbo no crece normalmente y en correspondencia con el tamaño de la planta. Los cuellos gruesos ocasionan una mala conservación.

Con el progreso de la enfermedad sobre la lámina foliar, la hoja se quiebra y muere. Este fenómeno puede repetirse sucesivamente hasta que quedan las hojas nuevas, las que pueden retorcerse o deformarse, y los bulbos no logran un total desarrollo, quedando blandos e inmaduros. Si posteriormente las condiciones ambientales son de baja humedad, las nuevas hojas aparecen y existe un crecimiento secundario del bulbo (Carámbula y Perez, 1988).

Para Bovey, citado por Carámbula y Perez (1988) el hongo se establece en las extremidades y se recubre enseguida de una inflorescencia violácea, las partes atacadas amarillean y posteriormente se secan.

2.1.6 Sobrevivencia del patógeno

Peronospora destructor produce oosporas en los tejidos secos de las plantas enfermas y se conserva de un año para otro mediante estas estructuras. Además, puede invernar en su fase de micelio en los bulbos almacenados (Messiaen y Lafon, 1968).

Walker (1965) indicó que el hongo puede sobrevivir en forma de oosporas sobre el terreno, o también en plantas infectadas que permanecen como espontáneas en el campo, y que soportan el invierno en zonas de clima invernal suave.

No se han encontrado pruebas de transmisión de esta enfermedad mediante semilla botánica (Yarwood 1965, Smith et al. 1992). Aunque los bulbos infectados no sean frecuentes, se consideran la principal fuente de infección primaria (Smith et al., 1992). Sin embargo, se han descubierto casos de infección de los órganos florales, y se ha citado la presencia de oosporas sobre la superficie de la semilla, por lo que algunos investigadores han considerado la importancia de la transmisión por semilla (Walker, 1965).

Por su parte, trabajos realizados por Maeso et al. (2008) mencionan que aún no es posible confirmar la transmisión del patógeno por esta vía, aunque sí existen resultados de campo que pueden estar sugiriendo la existencia de transmisión por la semilla.

2.1.7 Condiciones predisponentes

2.1.7.1 Esporulación

Messiaen y Lafon (1968) mencionaron que la esporulación implica la formación de zoosporas. La producción de zoosporas ocurre principalmente por la tarde, o también por la noche. Para que se produzca la esporulación es necesaria la presencia de alta humedad relativa, o inclusive de una fina película de agua (gotas de rocío) durante un tiempo prolongado y un rango de temperaturas de entre 3 y 27°C, con un óptimo que se sitúa en los 11°C (Walker 1965, Messiaen y Lafon 1968, Smith et al. 1992).

Si bien puede afirmarse que la temperatura y la humedad relativa son fundamentales para que se efectúe este proceso, Yarwood (1942) reconoció que la ocurrencia de ciclos de luz y oscuridad tiene también gran importancia. En coincidencia, otros autores indicaron además que la esporulación se produce durante la noche con ocurrencia de condiciones de humedad relativa próximas a la saturación. De esta manera, se logra la maduración de las zoosporas en las primeras horas de la mañana.

En trabajos realizados por Hildebrand y Sutton (1982) se observó que, para que se produzca la esporulación, las temperaturas promedio del día anterior entre las 8 y las 20 horas debieron ser menores a 24°C. Además, entre las 2 y las 6 horas durante la madrugada, la temperatura debió situarse entre 4 y 24° C. En el mismo periodo comprendido entre las 2 y las 6 de la mañana, la humedad relativa debió ser mayor o igual a 95%.

Las lluvias limitan la esporulación, y las noches y días húmedos la favorecen (Chupp y Sherp 1960, Hildebrand y Sutton 1982).

2.1.7.2 Dispersión

La diseminación por corrientes de aire constituye el principal medio de dispersión (Walker, 1965). Según Hildebrand y Sutton (1982) las zoosporas pueden ser transportadas a varios cientos de kilómetros. Chup y Sherp (1960) reportaron que las zoosporas de este patógeno han podido ser atrapadas en el aire hasta los 450 metros de altura.

Walker (1965) indicó que las zoosporas conservan su vitalidad por un periodo de tres días mientras permanecen adheridos, pudiendo alargarse este período si se conservan a la oscuridad. Messiaen y Lafon (1968) afirmaron que la supervivencia de las zoosporas está estrechamente ligada a la humedad, y no persisten más de 3 a 5 horas cuando la humedad relativa es inferior al 100 por ciento.

Chup y Sherp (1960) indicaron la importancia de que existan condiciones de baja luminosidad para la sobrevivencia de las zoosporas. Mencionaron que ocho horas de luz ocasionan la muerte a la mayoría de las zoosporas, y que por el contrario, condiciones de cielo nuboso favorecen la sobrevivencia.

Hildebrand y Sutton (1982) encontraron que el pico de dispersión de las zoosporas ocurre entre las 8 y la 9 de la mañana coincidiendo con el descenso diario de la humedad relativa, secado de la superficie de la hoja, y con vientos entre 0,3 y 1,0 m/s. Estos mismos autores mencionaron también que la dispersión se produce en la mañana con vientos promedio de 0,5 metros por segundo, temperaturas de entre 17 y 18 °C y humedades relativas del orden de 59% como las más eficaces.

Leach et al. (1982) compararon diferentes periodos de tiempo de exposición de las zoosporas a la radiación infrarroja. Encontraron que las exposiciones breves (por ejemplo, un minuto) indujeron la liberación de zoosporas, produciéndose la máxima liberación cuando se redujo la humedad relativa. Por otra parte, también encontraron que cuando el aire fue saturado, solo una baja proporción de zoosporas fueron liberadas por efecto de la irradiación.

Por ultimo, Leach et al. (1982) mencionaron que la vibración de las hojas de cebolla también desencadena la liberación de las zoosporas, y que esta liberación está influenciada tanto por la humedad relativa como por la radiación infrarroja.

2.1.7.3 Germinación

La germinación de las zoosporas se produce en un medio oscuro con temperaturas entre 1 y 28°C, con un rango óptimo de 7 a 16°C (Walker, 1965).

Por otra parte Messiaen y Lafon (1968) reportaron que las zoosporas germinan dentro de una gota de agua en 4 a 6 horas bajo condiciones de temperatura favorables. La temperatura mínima es de 1°C y la óptima se encuentra en 10°C. Además, requiere un período de una noche de 11 horas consecutivas con humedad relativa de 100%, seguidas de 6 horas en la mañana con humedad relativa mayor del 80%.

Similarmente, para Chupp y Sherp (1960) las zoosporas germinan en 1,5 a 7 horas, dependiendo de la temperatura. Mencionaron el rango de 10 a 13°C como las temperaturas óptimas, además de que deben estar acompañadas de condiciones de alta humedad relativa. Mukerji (1975) también indicó que la germinación requiere de temperaturas entre 7 a 25 °C, humedad relativa cercana al 100%, y 15°C de temperatura por 3 horas.

2.1.7.4 Penetración e infección

Según Messiaen y Lafon (1968) la penetración ocurre a través de los estomas por intermedio de un tubo germinativo. Requiere aproximadamente 10 horas. El tubo germinativo forma un apresorio sobre la abertura estomática y penetra a través del estoma, dando lugar a una vesícula sub-estomática a partir de la cual se formara el micelio intercelular que emite haustorios filamentosos en el interior de las células de las plantas.

Hildebrand y Sutton (1982) reportaron que la infección ocurre con alta humedad relativa dentro de un rango de temperaturas comprendido entre 1 y 25 °C, con un óptimo de 13 °C, y una temperatura entre las 2 y las 6 horas de la

madrugada de 3 a 14 °C. Como la esporulación, la infección se produce en uno a dos días, pero deben pasar de diez a dieciséis días desde la infección hasta el momento en que ocurre un nuevo evento de esporulación.

2.2 MEDIDAS DE MANEJO PARA EL CONTROL DE *Peronospora destructor*

El manejo adecuado de *Peronospora destructor* implica la puesta en práctica en tiempo y forma de una serie de medidas de control en forma integrada. Entre estas medidas se encuentran la monitorización de la enfermedad, las medidas culturales, las medidas de control químico, y el uso del sistema de alarma. (URUGUAY. MGAP. PREDEG, 2007).

2.2.1 Monitorización de la enfermedad

En este aspecto, se indica conveniente efectuar la monitorización de la enfermedad buscando síntomas tempranos, revisando los lugares con poca circulación de aire y las hojas más viejas de la planta. El monitoreo de las enfermedades desde momentos tempranos en la estación de crecimiento, permite aplicar medidas de manejo (en especial el control químico) con mayor efectividad, y reducir el progreso de las enfermedades, principalmente aquellas que pueden tener un carácter policíclico como “peronóspora” (URUGUAY. MGAP. PREDEG, 2007)

2.2.2 Medidas culturales

Entre las medidas culturales como rotación, riego y sistematización de los cuadros, Maeso (2005) enfatizó:

- (a) Efectuar una buena sistematización del predio para facilitar la salida del agua, el drenaje interno, y la aireación y secado del follaje.
- (b) No trasplantar a densidades muy altas si no se cuenta con suficiente experiencia en el manejo de la enfermedad.
- (c) No regar por aspersion en horas tempranas de la mañana o de la tardecita, si han habido condiciones de rocío o de alta humedad.
- (d) En situaciones en las que se hayan dado ataques muy severos, realizar rotaciones de por lo menos dos años con otros cultivos, efectuar la

destrucción de los rastrojos y otros restos de cultivos luego de la cosecha, y enterrar o quemar los descartes originados en la fase de poscosecha.

Con respecto al manejo de semilla, se cita la importancia de no iniciar cultivos semilleros con bulbos provenientes de cultivos muy afectados. Por lo tanto, es necesario conocer el estado sanitario del cultivo de donde se obtiene la semilla botánica. En cuanto al manejo de los plantines, se recomienda trasplantar solo aquellos plantines sanos y sin síntomas de la enfermedad (Maeso, 2005).

2.2.3 Control químico

Para el cultivo de cebolla se admite realizar el manejo con productos preventivos en aquellos momentos en los cuales no se observan manchas, pero en donde las condiciones son favorables para la enfermedad (Cuadro No.1). Se admite la aplicación de productos curativos ante la aparición de manchas, o bajo reiteradas condiciones favorables (Cuadro No.1). Se recomienda además efectuar el monitoreo especialmente de los focos de ataque, repitiendo la aplicación de fungicidas curativos si persiste el avance de la enfermedad (URUGUAY. MGAP. PREDEG, 2007).

Cuadro No. 1. Principios activos, grupos químicos, período de carencia y modo de acción de fungicidas utilizados en la producción integrada.

Principio Activo	Grupo Químico	Modo de Acción	Carencia (días)
Metiram-Zinc + Cimoxanil	Metiram: ditiocarbamatos poliméricos	Preventivo, curativo, antiesporulante; contacto, penetración	7
Mancozeb	ditiocarbamatos poliméricos	Contacto	7
Mancozeb + Cimoxanil	Mancozeb: ditiocarbamatos poliméricos	Preventivo, curativo, antiesporulante; contacto, penetración	15
Mancozeb + Metalaxil	Mancozeb: ditiocarbamatos poliméricos Metalaxil: Acilalanina	Contacto y sistémico, curativo, preventivo	7
Mancozeb + Metalaxil M	Mancozeb: ditiocarbamatos poliméricos	Contacto y sistémico, curativo, preventivo	3
Mancozeb + Dimetomorph	Mancozeb: ditiocarbamatos poliméricos Dimetomorph: Morfina	Contacto, traslaminar, sistémico; preventivo, curativo, antiesporulante	7
Hidróxido de cobre	Inorgánico, cúprico	Preventivo; Contacto	7
Sulfato de Cu + cal	Inorgánico, cúprico	Contacto	14
Oxicloruro de cobre	Inorgánico, cúprico	Contacto	
Promamocarb clorhidrato	carbamato	Preventivo, curativo; sistémico	21
Fosfito de Potasio			0
Iprovalicarb + Propineb	Iprovalicarb: valinamidas Propineb: ditiocarbamatos poliméricos	Contacto sistémico; curativo, preventivo, erradicante	15

Fuente: URUGUAY. MGAP. PREDEG (2007).

Como aspecto importante, se destaca el riesgo de que algunos productos pertenecientes a alguno de estos grupos químicos generen resistencia. Por eso se considera fundamental efectuar la alternancia o mezcla de diferentes grupos químicos, en el caso de aquellos fungicidas que tienen riesgo de generar resistencia (URUGUAY. MGAP. PREDEG, 2007).

2.2.4 Sistema Downcast

Según Maeso (2004) en el Uruguay son varias las enfermedades que ocasionan pérdida de follaje, entre las que se destaca *Peronospora destructor*. Menciona que su control se basa en la aplicación periódica de productos fungicidas, resultando en un alto número de aplicaciones por temporada, muchas veces sin tomar en cuenta si se presentaron o no las condiciones climáticas que favorecen el desarrollo de la enfermedad. Por este motivo, el INIA Las Brujas ha logrado el ajuste y validación de un sistema de alarma para el pronóstico de la enfermedad, el cual está basado en la determinación de los periodos de riesgo de ataque de la enfermedad en nuestras condiciones climáticas.

El sistema solo tiene en cuenta los periodos de riesgo que se producen luego del trasplante, o próximo al trasplante y a partir de cierto tamaño de planta (mayor a 20 cm de altura). Los cálculos que permiten determinar los periodos de riesgo de esporulación se basan fundamentalmente en valores diarios promedio de temperatura diurna y nocturna, periodos de humedad mayor a 95% y condiciones de precipitación (Maeso, 2004).

Para el uso de este sistema de pronóstico en la decisión del control químico, Maeso (2004) cita una serie de recomendaciones generales:

- (a) Los pronósticos no toman en cuenta el manejo sanitario realizado previamente en caso particular de cada cultivo, por lo que se recomienda la implementación de un registro de las aplicaciones realizadas y del nivel de riesgo durante la temporada.
- (b) Realizar los pronósticos de la enfermedad en la etapa de almácigo próximo al trasplante, y luego del trasplante.
- (c) Luego de la aplicación de un fungicida, existe un efecto residual del producto, durante el cual los periodos de riesgo no deben ser considerados. La duración del efecto dependerá del producto aplicado, de las condiciones ambientales posteriores a la aplicación (por ejemplo, las lluvias ocasionan el lavado del producto), y de la aparición de tejido foliar nuevo (sin protección).
- (d) Es conveniente considerar la evolución de los pronósticos anteriores, además del actual, lo cual permite ponderar la magnitud del riesgo presente, vinculado esto a los diferentes efectos residuales de los productos utilizados.
- (e) Los sistemas de pronóstico solo indican momentos de riesgo y no son responsables de aspectos prácticos relacionados a las aplicaciones, por lo

que es importante considerar: la selección del producto a aplicar, el correcto cálculo de la dosis, buen grado de cobertura, capacidad operativa para realizar la aplicación, y la utilización de productos adherentes.

- (f) Como último punto, se menciona que el control químico es solo parte del manejo integrado, por lo que debe ser complementado con otras medidas de manejo del cultivo que prevengan y minimicen el ataque de la enfermedad.

2.3 RESISTENCIA GENETICA COMO ESTRATEGIA DE CONTROL

2.3.1 Variabilidad en el comportamiento de *Allium cepa* y otras especies de *Allium* en su respuesta al patógeno

Kofoet y Zinkernagel (1989) indican la existencia de variabilidad en el comportamiento de las diferentes especies de *Allium* con respecto a *Peronospora destructor*. Estudios realizados por estos autores, distinguieron (1) materiales genéticos susceptibles, (2) con resistencia incompleta y (3) totalmente resistentes.

Dentro de los cultivares de *Allium cepa*, después de evaluar una colección de cultivares y poblaciones locales de diferentes regiones del mundo, los autores señalaron la inexistencia de materiales resistentes.

En la evaluación de otras especies de *Allium*, se identificó la presencia de algunas especies susceptibles, y otras en donde algunas plantas mostraron resistencia parcial (leve esporulación) como *A. cernuum*, *A. cyaneum*, *A. fistulosum* y *A. pskemense*. Se encontraron accesiones de otras especies en donde algunas plantas presentaron resistencia total (sin síntomas) como *A. albopilosum*, *A. ampeloprasum*, *A. fistulosum*, *A. angolosum*, *A. cernuum*, *A. cowanii*, *A. moly*, *A. neapolitanum*, *A. oleraceum*, *A. farreri*, *A. wallichianum*, *A. tuberosum*, *A. roylei*, *A. roylei x cepa* y *A. fistulosum x A. roylei*. De estos trabajos se destacó que el híbrido F1 producto del cruzamiento entre *A. roylei x A. cepa* fue completamente resistente a *P. destructor*.

Según Scholten et al. (2007) la resistencia genética sería una alternativa económica y ambientalmente interesante para el control de la enfermedad. *Allium roylei* es una especie cercana a *Allium cepa* cuyo cruzamiento es

posible. Sin embargo, la transferencia de sus características de resistencia a esta última implica un trabajo de largo plazo y alto costo.

Aunque en *Allium cepa* no se dispone de fuentes de alta resistencia a *P. destructor*, en Uruguay se han observado diferencias en la respuesta del germoplasma local y de cultivares comerciales en condiciones de producción. La identificación de fuentes de resistencia parcial podría permitir su explotación posterior en el mejoramiento genético mediante selección recurrente (Galván et al., 2005).

2.3.2 Mecanismos de resistencia parcial y completa

Para Riviere et al. (2007), la resistencia a enfermedades que se observa en las plantas es dependiente de muchos factores, como las condiciones ambientales, la naturaleza del tejido afectado (edad, condición hídrica y nutricional), el estado nutricional de la planta y la combinación entre el genotipo del patógeno y el de la especie hospedera. También es un factor importante el grado de desarrollo de la planta, indicando que este factor ha sido tenido en cuenta con mucha menor frecuencia.

Con respecto a este punto, las plantas generalmente son más susceptibles a las enfermedades en etapas tempranas que tardías (Riviere et al., 2007). Este hecho puede reflejar un incremento en la resistencia a través del tiempo en plantas que ya presentan resistencia, las cuales adquieren mayor habilidad para controlar la infección y colonización por parte del patógeno en una fase de crecimiento avanzado. También es posible el hecho de que una planta susceptible a un patógeno virulento en etapas tempranas del crecimiento adquiera la resistencia a la enfermedad durante su desarrollo.

En este sentido, Riviere et al. (2007) mencionaron que la adquisición de resistencia durante el desarrollo ha sido reportada para un gran número de cultivos, y que el estado de desarrollo en que ocurre la resistencia depende de la especie considerada. Una vez inducida, esta resistencia persiste a través del resto del ciclo de la planta, y puede proveer protección contra un patógeno específico o tener un amplio espectro de actividad. La adquisición de esta resistencia, se puede desarrollar de forma gradual durante la vida de la planta. Generalmente se asocia a transiciones que ocurren durante la vida de la misma. Por ejemplo, en la etapa de crecimiento vegetativo durante el pasaje de

joven a adulto, durante la transición a la etapa de floración, o a comienzos de la senescencia. Existen especies en donde la resistencia esta asociada a la madurez del tejido o un órgano, por ejemplo la madurez de un fruto se puede correlacionar con la inducción a la resistencia. Se cree que los mecanismos que regulan las transiciones de desarrollo, pueden también regular la expresión de resistencia.

Normalmente las plantas interactúan con organismos potencialmente patógenos sin que éstos puedan provocar enfermedad. En este sentido, se denomina a estas plantas como no-hospederas para la inmensa mayoría de estos organismos, y se denomina a esta capacidad de resistencia como “no-hospedero”, “resistencia básica”, o “incompatibilidad básica” (Heat 1981, Niks y Lindhout 2004).

Heat (1981) agregó que las plantas pueden presentar resistencia a sus patógenos específicos, denominando a este tipo de resistencia como “resistencia de hospedero”. Mencionó además que esta resistencia puede expresarse diferencialmente como resistencia raza-específica, o generalizadamente como resistencia raza-no específica.

Para Jiménez Díaz (1996) los mecanismos de resistencia pueden restringir completamente el establecimiento de la relación parasítica entre la planta y el patógeno en el lugar de la interacción inicial o durante el proceso de infección, a lo cual denominaron como “resistencia completa”. En otros casos pueden limitar parcialmente la magnitud de la colonización y reproducción del patógeno una vez establecida la infección, a lo cual denominan “resistencia parcial o incompleta”. En este sentido, se indica que la resistencia de no-hospedero es completa, mientras que la resistencia de hospedero puede ser completa o parcial.

Las plantas han desarrollado sofisticados sistemas de defensa para combatir los patógenos que implican mecanismos pasivos y activos. Entre estos mecanismos se mencionan los sistemas de inmunidad innatos capaces de detectar lo no propio. De esta forma, los microorganismos delatan su presencia al sistema inmune de la planta a través de patrones moleculares asociados a patógenos (PAMPs). Los PAMPs constituyen moléculas evolutivamente conservadas a menudo imprescindibles para el ciclo de vida del patógeno. Éstos son reconocidos por receptores trans-membrana de reconocimiento de patrones (PRRs) disparando la inducción de respuestas de defensa basales. Al

respecto, se indica que varios patógenos son capaces de evadir o suprimir esta defensa basal del hospedero estableciendo así su rango de hospederos (Jones y Dangl 2006, Takken et al. 2006)

Jones y Dangl (2006) describieron una segunda línea de defensa de la planta que actúa principalmente al interior de la célula, la cual implica a proteínas polimórficas denominadas Proteínas R. Las proteínas R reconocen determinados efectores patogénicos (proteínas del patógeno que son presentadas a la célula del hospedero durante el proceso infeccioso), activando respuestas de defensa más eficientes. Este tipo de resistencia es efectiva contra patógenos biotrofos o hemibiotrofos pero no contra patógenos que matan las células durante la colonización de los tejidos (necrotrofos).

En referencia a la existencia de resistencia parcial o incompleta, Niks y Lindhout (2004) definieron resistencia parcial como la que resulta en una reducción del desarrollo de la enfermedad y de la epidemia a nivel de cultivos, a pesar de que existe compatibilidad entre patógeno y hospedero, y por tanto se produce infección de los tejidos de la planta. Para Parlevliet, citado por Chaves et al. (2004) este tipo de resistencia es definido como un tipo de resistencia incompleta en que el hospedero presenta reacciones de susceptibilidad, pero verifica una baja tasa de progreso de la enfermedad. El progreso lento de la enfermedad es resultado de efectos combinados de componentes de la resistencia tales como baja frecuencia de infección, periodo de latencia largo, baja producción de esporas y periodos infecciosos cortos. La mayor o menor importancia de cada uno de estos factores varía según cual sea el patosistema en cuestión.

La resistencia parcial es un carácter cuantitativo, controlado por genes menores que suman pequeños efectos. Los loci para estos genes se llaman "loci de carácter cuantitativo" o QTLs. En algunos casos la resistencia parcial puede estar controlada de forma monogénica por un gen mayor. La resistencia parcial es efectiva durante mucho tiempo, y los ejemplos de "rotura" de resistencia parcial son escasos (Niks y Lindhout, 2004).

Las plantas también pueden presentar componentes estructurales de defensa que actúan como barreras físicas que evitan o restringen la invasión de los tejidos por parte del patógeno. Muchas veces estos componentes se encuentran en la planta antes de que el patógeno entre en contacto con ella. Entre estos componentes se incluyen la cantidad y calidad de la cera y la

cutícula que cubren las células epidérmicas, la estructura de las paredes celulares, la presencia de tricomas, así como el tamaño, localización y forma de los estomas y lenticelas (Niks y Lindhout, 2004). En muchos casos la planta responde mediante la formación de otro tipo de barreras estructurales que aparecen una vez que el patógeno entra en contacto con la planta. Se denominan estructuras de defensa inducidas, que involucran a estructuras celulares de defensa, estructuras histológicas de defensa, estructuras citoplasmáticas de defensa y reacciones de defensa de hipersensibilidad, entre otras (Agrios, 1995).

Agrios (1995) puso como ejemplo importante de estructura celular de defensa a la lignificación. En este caso la lignina actúa aportando resistencia mecánica a la presión ejercida por el apresorio durante la invasión del hongo. En relación a este ejemplo, Keller et al. (1996), al igual que McLusky et al. (1999) indicaron que la pared celular lignificada es impermeable al agua, y por tanto menos accesible a las enzimas degradativas producidas por los patógenos. Además, obstaculiza la difusión de toxinas producidas por los patógenos hacia el hospedero y de nutrientes del hospedero hacia el patógeno. Existen también compuestos fenólicos precursores de la lignina que pueden resultar tóxicos para los hongos fitopatógenos.

Las plantas se defienden de la invasión de patógenos no solo mediante componentes estructurales sino también mediante componentes bioquímicos preexistentes o inducidos por la presencia del patógeno (Agrios, 1995). Entre estos componentes bioquímicos preexistentes, Osbourn, citado por Galeano (2009) mencionó a las fitoanticipinas. Howell y Davis (2005), al igual que Hüchelhoven (2007) mencionaron a las proteínas inhibidoras de las poligalacturonasas (PGIPs) como otra de estas familias de compuestos preexistentes. Por último, Agrios (1995) describió también otros compuestos como las quitinasas y las β -1,3-glucanasas.

Como componentes bioquímicos inducidos Brooks y Waston, citados por Galeano (2009) señalaron a las fitoalexinas, mientras que Van Loon, citado por Galeano (2009) describió a las proteínas relacionadas a la patogénesis (PRs), como lo son algunas peroxidasas, glucanasas y quitinasas.

2.4 IMPORTANCIA DE LAS POBLACIONES LOCALES DE CEBOLLA EN URUGUAY

Conservar los recursos genéticos y su diversidad preservando las especies cultivadas es un aspecto fundamental para mantener y construir sistemas de producción ecológicos y diversos. En este sentido, las poblaciones locales son de fundamental importancia, y resulta clave el manejo y mantenimiento de las mismas para la construcción de este tipo de sistemas (Galván, 2003).

La pérdida de biodiversidad de las especies cultivadas es uno de los principales problemas de la agricultura actual, comparable a la degradación de los suelos, las contaminaciones con agrotóxicos, la desintegración social por la pérdida de las pequeñas unidades de producción, y el aumento de las desigualdades sociales (Galván, 2003). Esta relevancia fundamenta la conservación de los recursos genéticos, en este caso las poblaciones locales.

Para González Idiarte (1999) los recursos naturales incluyendo los recursos genéticos son parte del patrimonio de cada país, y por lo tanto tienen un gran valor estratégico para alcanzar objetivos como el desarrollo socio-económico sustentable e independiente. También menciona que son estos mismos recursos genéticos los que en su conjunto provocan la evolución de los ecosistemas naturales, y permiten la aparición de nuevos genotipos adaptados a las nuevas situaciones, que se generan ya sea por cambios producidos naturalmente o por el hombre.

Según Tigerstedt (1996) es el interés global en la protección del ambiente y su diversidad que llevan a la generación de algunas tendencias en el mejoramiento genético con énfasis en los recursos genéticos locales.

2.4.1 Concepto de poblaciones locales o variedades criollas

En una primera aproximación, Querol (1988) definió una población local como un conjunto de individuos (plantas o animales) que comparten un espacio geográfico y tienen rasgos en común. Concretamente, en el caso de la cebolla, una especie alógama, el concepto de población es definido por Dobzhansky, citado por Allard (1980) como una comunidad reproductiva de organismos de

fecundación cruzada y reproducción sexual que comparten un mismo conjunto de genes.

Según González Idiarte (1999) estas poblaciones locales, también llamadas variedades criollas, son definidas como especies introducidas que han sido adaptadas al medio local. Sánchez Monje (1974) afirma que las variedades locales pueden presentar una variabilidad genética originada por mutación y por hibridación natural, que es mantenida por selección natural y artificial, adaptada a las necesidades y condiciones locales.

2.4.2 Poblaciones locales en Uruguay

En el Uruguay, diversas especies han sido cultivadas, seleccionadas y multiplicadas durante mucho tiempo por los agricultores locales, bajo ciertas condiciones ambientales y de manejo a las que se encuentran adaptadas. La selección de individuos y líneas superiores, y la selección masal en el caso de las especies alógamas, han sido los métodos tradicionalmente usados por los productores a fin de mantener aquellas características que a su criterio cubren los objetivos que se persiguen en la producción (Roba y Romeo, 1991).

Es precisamente en estos recursos genéticos y en sus variedades heterogéneas donde Sánchez Monje (1974) reconoció como muy probable que se encuentren genes de interés para la adaptación al suelo, condiciones climáticas, y para resistencia a plagas y enfermedades locales. En este mismo sentido, Querol (1988) afirmó que las técnicas tradicionales de selección mantienen una población de plantas con variabilidad en la cual hay resistencia a pestes locales.

También en referencia a estos conceptos, Alonso y Riva (1999) encontraron mejor conservación poscosecha en una población local de Uruguay que en el cultivar Valcatorce INTA de origen argentino, desarrollado con esa finalidad. Así es que establecen que los tipos locales de cebolla de Uruguay presentan adaptación al medio ambiente, expresada a través del rendimiento y su capacidad de conservación poscosecha, teniendo sentido su utilización en el mejoramiento genético.

Galván (2003), al igual que Vilaró et al. (2005), señalaron la existencia de resistencia parcial a enfermedades de algunos materiales nacionales de cebolla. En este sentido, mencionan la existencia de materiales genéticos con mejor comportamiento sanitario a enfermedades foliares, particularmente a la mancha foliar causada por *Botrytis squamosa*. Evaluaciones de la respuesta a *Botrytis* en almácigos consideraron los síntomas de punta seca y manchas ovales causados por *Botrytis* (Galván et al., 2004). Se encontró resistencia parcial en el tipo de día intermedio Pantanoso del Sauce, en cebollas coloradas (INIA Colorada), y en INIA Casera. También se encontró variabilidad entre líneas con un ciclo de autofecundación (S1), lo que permitió seleccionar las líneas que presentaron mayor resistencia parcial (Galván et al., 2004). No se han realizado evaluaciones sistemáticas de la respuesta a otras enfermedades.

Accesiones de cebolla de Uruguay también mostraron resistencia parcial a la antracnosis de la cebolla causada por *Colletotrichum gloeosporioides* (Pedrosa et al., 2004). En efecto, dos accesiones de Uruguay incluidas en una evaluación en condiciones controladas en Brasil, se encontraron entre las de mayor período de latencia y menor tasa de desarrollo de la enfermedad. Para Galván et al. (2005), estas variaciones en la respuesta a enfermedades, aun en condiciones altamente conductivas para la enfermedad, son importantes herramientas para la producción, y por tanto, fuentes de resistencia valiosas en programas de mejoramiento.

Galván et al. (2005) mencionaron que en trabajos comparativos con diferentes poblaciones locales, algunas se destacaron por características agronómicas específicas. Sin embargo, no se encontró ninguna con un equilibrio en cuanto a características de adaptación, rendimiento, y calidad comercial. Pese a esto, se destaca que es en estos materiales genéticos en donde se encuentran características valiosas y la diversidad necesaria para ser utilizadas en programas de mejoramiento genético dirigidos a combinar adaptación productiva con rendimiento y calidad. A este hecho, se agregan los conceptos discutidos por Vilaró et al. (2005), quienes mencionaron que el rango de adaptación varietal es bastante estrecho para cebolla, por lo que tiene gran importancia el mejoramiento genético realizado localmente, y a partir de los materiales locales adaptados.

2.4.3 Ventajas y desventajas de la utilización de poblaciones locales en la producción

Según Pike (1986) el mejoramiento genético y la multiplicación de semillas realizados localmente originan cultivares y poblaciones superiores a las mejoradas en otras regiones. Galván (2003) mencionó que la adaptación de un material genético a condiciones locales es el resultado de la interacción entre su capacidad genética y las condiciones del ambiente en que se cultiva, y es de estas mismas interacciones que se generan ventajas y desventajas dentro de las poblaciones locales. Conocer las interacciones entre las diferentes características, permite elaborar recomendaciones específicas de acuerdo a la zona de producción y mercado de destino (Vilaró et al., 2005).

Según González Idiarte (1999) en la producción artesanal de semillas los productores aplican sus propios criterios de selección sobre las plantas que eligen como progenitores. El interés por esta producción artesanal se sustenta en características agronómicas favorables como ciclo, precocidad, rendimiento y resistencia a enfermedades (Galván, 2003). Roba y Romeo (1991) mencionaron que el cultivo y la elección de las diferentes poblaciones locales o variedades, se basa también en el momento de cosecha y las posibilidades de conservación.

Roba y Romeo (1991) describieron que en trabajos realizados por la Cátedra de Horticultura de la Facultad de Agronomía con colectas de estas poblaciones locales, se encontraron diferencias en cuanto a características agronómicas como: calidad de semilla (germinación y vigor), comportamiento en el almacigo (porcentaje de emergencia, vigor y sanidad del plantín), comportamiento en el cultivo (desarrollo vegetativo, porcentaje de floración prematura), momento de cosecha, rendimiento, calidad de bulbo, y comportamiento en el almacenaje (perdidas), que en su conjunto explicarían la preferencia frente a las variedades comerciales importadas.

A estas características favorables se agregan otras, como la seguridad de contar con semillas en el momento adecuado para la siembra, en la cantidad necesaria y con un comportamiento conocido y positivo, con bajo costo y posibilidad de realizarse en el predio sin generar competencia con otras tareas (Roba y Romeo, 1991). Como características desfavorables, mencionaron la mayor variabilidad interna que presenta el germoplasma local en comparación con cultivares modernos, lo cual se traduce en una baja calidad comercial de

los productos. Esta baja calidad es consecuencia de la poca uniformidad que presentan en características como color, forma y tamaño, lo que causa dificultades para la venta, obteniéndose menores precios.

Vilaró et al. (2005) también mencionaron la existencia de algunas limitaciones en estos materiales locales, como la presencia de semilla con calidad sanitaria incierta debido a la falta de control en su obtención, comprometiendo así la productividad de las mismas.

2.4.4 Clasificación del germoplasma de cebolla por sus requerimientos fisiológicos para la bulbificación

Lefebre, citado por Kasek y Melognio (1995) dividió el crecimiento de la planta de cebolla en dos fases: crecimiento de hojas y raíces, y acumulación de reservas. El crecimiento de hojas y de las raíces es muy intenso hasta el comienzo de la bulbificación, momento a partir del cual se enlentece y luego prácticamente se detiene.

Según Brewster, citado por Arboleya (2005) la bulbificación de la cebolla depende fundamentalmente de dos factores: el fotoperíodo y la temperatura. Se requiere de un fotoperíodo mínimo por debajo del cual un determinado cultivar o población local de cebolla no bulbifica.

Aldabe (2000) indica que los materiales genéticos se clasifican según la cantidad de horas que requieren para inducir la etapa de bulbificación. Aquellos cuya respuesta se produce con un fotoperíodo crítico de 10 a 12 horas de luz se clasifican como de día corto (DC) y en el sur maduran en noviembre. Los de día intermedio (DI) son aquellos que requieren de 12 a 13 horas de fotoperíodo crítico y maduran en diciembre. Los materiales de día largo (DL) presentan requerimientos de fotoperíodo crítico mayor a 13 horas y maduran en enero. Este requerimiento de fotoperíodo es una característica intrínseca de cada material y transmitida genéticamente (Reis Filgueira, citado por Kasek y Melognio, 1995).

Una vez alcanzado el umbral mínimo fotoperiódico, la temperatura jugará un papel fundamental en la tasa de crecimiento del bulbo. Abdalla, citado por Brewster (1977) menciona que la temperatura es un factor moderador del

proceso de bulbificación, y los valores óptimos para esta etapa oscilan entre los 25 y 30° C, con un mínimo de 15°C. Por otra parte Aldabe, citado por Arias y Peluffo (2001) señala que temperaturas muy bajas retrasan la bulbificación, y las muy altas (mayores a 30°C) aceleran la senescencia de las hojas y la maduración disminuyendo el rendimiento final.

Las condiciones de temperatura varían año tras año para una misma localidad por lo que un mismo material genético puede presentar distinto comportamiento aun cuando se mantengan las mismas practicas de manejo (Jones y Mann, citados por Nieves y Ruiz, 1995).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 MATERIAL VEGETAL

Se evaluaron poblaciones locales disponibles en el Banco de Germoplasma de la Facultad de Agronomía. Estas poblaciones locales fueron colectadas en el período 1986-1997, abarcando diferentes regiones del país y tipos varietales: precoces o de día corto (DC), semiprecoces o de día intermedio (DI) y tardías o de día largo (DL). De un total de 28 poblaciones sembradas inicialmente, 25 tuvieron una germinación adecuada, y el número de plantines obtenidos fue suficiente para incluirlas en el ensayo. También se incluyeron dos accesiones colectadas en 2007 y los cultivares INIA Colorada (día corto a intermedio) y Pantanoso del Sauce CRS (día intermedio). De este modo, el ensayo comprendió 29 materiales genéticos.

3.2 DESCRIPCIÓN DEL CULTIVO

El ensayo se realizó en el Centro Regional Sur de la Facultad de Agronomía (Progreso, Canelones). El almácigo se sembró el 17 y 18 de abril de 2007, en canteros con una mesa de siembra de 0.80 metros de ancho, previamente solarizados, y con una densidad de siembra de 5 gramos de semilla por metro cuadrado de cantero.

El trasplante fue efectuado el 10 de agosto de 2007 en canteros distanciados a 1,4 m, con 3 filas de plantas a 0.2 m entre filas y 0.1 m entre plantas, lo que determinó una densidad de 200.000 plantas/ ha.

Cuadro No. 2. Lista de las poblaciones locales y cultivares inicialmente sembrados para la evaluación de la respuesta a *Peronospora destructor* a campo.

Número correlativo	Accesión		Origen	Ciclo fenológico	Año colecta
	Colección	Colecta			
1	4319	9101	s/d. Canelones	DI	1991
2	4320	9102	s/d. Canelones	DI	1991
3	4321	9103	s/d. Canelones	DL	1991
4	4322	9104	s/d. Canelones	DL	1991
5	4323	8903	San Bautista. Canelones	DI	1991
6	4324	19101	s/d. Canelones	DC	1991
7	7499	9707	Mercedes. Soriano		1997
8	7500	9704	Mercedes. Soriano	DI	1997
9	7501	9702	Esperanza. Paysandú	DI	1997
10	7502	9718	Pantanosos. Canelones	DC	1997
11	7505	9720	Pantanosos. Canelones	DI	1997
12	7507	9706	Mercedes. Soriano	DL	1997
13	7510	9727	Porvenir. Paysandú	DI	1997
14	7512	9729	Constitución. Salto	DI	1997
15	4270	8710	Padrón, Jorge. Canelones	DL	1987
16	4271	8901	González, Román. Canelones	DL	1989
17	4273	8701	Garrido, Jorge. Canelones	DL	1987
18	4275	8709	Lajuni. Tapia. Canelones	DI	1987
19	4276	8824	Mockfort		1988
20	4278	8902	González, Washington. Canelones	DL	1989
21	4280	8815	Mattos. Los Arenales. Canelones	DL	1988
22	4281	8823	Abba, Héctor. Pando, Canelones	DL	1988
23	4282	8703	Cedrés, San Bautista. Canelones	DL	1987
24	4283	8819	Caffaso, La Paloma. Canelones	DL	1988
25	4284	8817	Rojas. Canelones		1988
26	4287	8907	Torres Waldemar. Canelones	DL	1989
27	4289	8906	Piedra Sola. Canelones	DL	1989
28	4290	8905	Piedra Sola. Canelones	DL	1989
29	—	7022	Medina Juan Ángel. Canelones	DI	2007
30	—	7021	Cabrera Daniel. Canelones	DL	2007
31	—		Pantanosos del Sauce CRS	DI	2007
32	—		INIA Colorada	DC	2007

DC (día corto), DI (día intermedio), DL (día largo).

El control de malezas consistió en una aplicación de herbicida oxifluorfen pre-trasplante ("Goal", 1 litro/ha), y dos carpidas manuales en el transcurso del crecimiento del cultivo. No se realizaron aplicaciones de herbicidas sobre el follaje para no interferir con la respuesta a *Peronospora*. Desde fines de octubre comenzó un período seco, por lo que el ensayo se regó en ese periodo para incrementar las condiciones predisponentes para el desarrollo de la enfermedad. Las cosechas se realizaron con 60-80% de vuelco en promedio de las parcelas por accesión. El período de cosechas comprendió desde el 4 de diciembre hasta el 10 de enero 2008.

3.3 DISEÑO EXPERIMENTAL

El diseño experimental utilizado fue alfa-látices, con cuatro repeticiones por accesión en bloques completos, a la vez que cada accesión se incluyó en diferentes sub-bloques desbalanceados. Para balancear la interferencia entre parcelas, cada accesión aparece una vez (o ninguna vez) junto a cualquiera otra accesión, pero no más.

Se incluyeron canteros de Pantanoso del Sauce CRS (como cultivar susceptible), en alta densidad (266 mil plantas/ha, canteros con 4 filas de plantas) intercalados entre las parcelas a evaluar, así como en los bordes del ensayo. De este modo, se buscó homogeneizar la presión de enfermedad (Figura No. 1).

3.4 EVALUACIONES

3.4.1 Evaluaciones de la respuesta a *Peronospora destructor*

Las evaluaciones de la enfermedad se llevaron adelante mediante la medición de incidencia (proporción de plantas con síntomas en la parcela) y severidad (proporción del área foliar afectada). La incidencia se midió semanalmente a partir del trasplante, mediante el registro de presencia o ausencia de síntomas en las 20 plantas de la fila central de cada parcela, totalizando 2320. Los síntomas (valores positivos de incidencia) se observaron a partir de la evaluación del 4 de octubre. La evolución de la incidencia se integró en el cálculo del área bajo la curva de incidencia (AUDPC).

Bloques		3	4		6	14		5	1		20	10		16	24		22	
	IV		12	15		23	18		26	21	28	**		8	33		27	
		**	**		2	17		32	9		31	29		11	30		13	
	P			P				P					P			P		P
III	A	9	17	A	33	28	A	**	30	A	14	16	A	2	15	A	**	A
	N	32	13	N	5	11	N	26	10	N	3	22	N	24	1	N	18	N
	T	12	**	T	23	20	T	29	27	T	8	21	T	4	6	T	31	T
	A			A			A			A			A			A		A
II	N	1	12	N	16	30	N	31	33	N	**	2	N	10	3	N	4	N
	O	24	20	O	**	23	O	26	17	O	9	22	O	32	5	O	18	O
	S	14	27	S	21	**	S	8	15	S	28	11	S	6	29	S	13	S
	O			O			O			O			O			O		O
I		22	12		26	2		24	3		4	14		1	30		**	
		28	29		20	13		27	31		33	10		17	5		18	
		6	21		16	**		23	9		32	11		15	**		8	

Figura No. 1. Mapa del ensayo con un diseño alfta-látice con cuatro bloques. Se intercalaron canteros de Pantanoso del Sauce CRS en alta densidad, para homogeneizar la presión de inóculo (en verde). En amarillo y en naranja se indican ejemplos de sub-bloques. Los asteriscos corresponden a parcelas de poblaciones finalmente no incluidas en el ensayo por mala germinación y falta de plantines (Poblaciones 7, 19, 25 en el Cuadro 1).

Se realizó una única evaluación de severidad desde el 22 al 24 de noviembre, después de que se observó un aumento explosivo de la enfermedad. Para ello se estimó el área foliar afectada por la enfermedad en cada una de las plantas de la fila central de la parcela, totalizando 2320 plantas evaluadas. Se utilizó una escala ordinal de 0 a 100 %, definiendo 20 clases con intervalos de 5% (por ejemplo: 0%, 5%, 10%, 15%, etc.). Para la evaluación solo se consideraron hojas verdes y activas, ignorándose todas aquellas que se observaban como secas o senescentes.

Debido a que las condiciones ambientales favorables para el desarrollo de la enfermedad solo se extendieron por un corto periodo de tiempo no fue posible realizar más que una evaluación de severidad.

3.4.2 Evaluaciones agronómicas y fenológicas

Durante la cuarta semana de octubre se realizó la evaluación a campo de características como porte, color y cerosidad de las hojas. En cada característica se definieron previamente categorías de observación:

- Porte de hoja: erecto o semi-erecto.
- Color de hoja: verde claro, verde oscuro o verde grisáceo.
- Cerosidad de hoja: alta, media a alta, media, baja a media, o baja.

En cada población se observaron las cuatro parcelas, y se definieron las proporciones de categorías presentes así como las categorías predominantes en cada característica evaluada.

En el mes de febrero, una vez que todos los bulbos estaban cosechados y curados en galpón durante 30 días, se determinaron otras características como rendimiento total, rendimiento comercial, peso medio de bulbo, descartes por tamaño y descartes por defecto.

Rendimiento total: Se sumó el peso del total de los bulbos recolectados en las 4 repeticiones de cada población, se obtuvo luego un promedio por población que se transformó a toneladas/ hectárea.

Rendimiento comercial: Se sumó el peso de los bulbos comerciales (calibres mayores a 4 cm y sin defectos) de las 4 repeticiones de cada población, se obtuvo luego un promedio por población que se transformó a toneladas/ hectárea.

Peso medio de bulbo: Se dividió el peso total sobre el número total, para los bulbos recolectados en las 4 repeticiones de cada población.

Descarte por defectos: Se sumó el peso del total de los bulbos con defectos (florecidos, dobles y pudriciones) recolectados en las 4 repeticiones de cada población, se obtuvo luego un promedio por población.

Además se evaluó la calidad de los bulbos para cada población mediante la caracterización de color, forma, cerrado de cuello y el registro de diámetro ecuatorial (diámetro mayor), diámetro menor (cuello) y ratio (diámetro mayor/diámetro menor). En todos los casos se trabajó con una muestra al azar de 40 bulbos por población. Se calculó el promedio de esa muestra en las variables cuantitativas, y las proporciones para cada clase en las variables categóricas.

Para la observación del color y forma se determinaron previamente las siguientes escalas:

- Color: bronceado, bronceado claro, bronceado oscuro, marrón, marrón rojizo y colorado.
- Forma: esférica, oval, botella, chata, trompo y esférico chata.

Para el cerrado de cuello se determinó una escala ordinal con los criterios bueno, malo, regular y las combinaciones intermedias. También se consideró el ratio diámetro mayor/diámetro menor como una medida cuantitativa del cerrado del cuello.

3.5 ANALISIS ESTADÍSTICO

El efecto de las accesiones sobre la incidencia de “peronóspora” se estudió mediante el ajuste de regresiones logísticas en función del tiempo. Para eso, se asumió una distribución binomial de la variable “número de plantas afectadas en el total de plantas por población”. Se utilizó el modelo logístico o sigmoide para estimar curvas del progreso de la incidencia, mediante la función:

$$f(x) = \frac{b_0}{1 + b_1 \times e^{-b_2 x}}$$

b_0 = valor máximo de la función

b_1 = parámetro fijo

b_2 = tasa de crecimiento

$b_0, b_1, b_2 > 0$

Parámetros del modelo:

B_0 = intercepto

B_1 = tasa de crecimiento

Se asume que la tasa de crecimiento relativo (TCR) decrece linealmente con el tamaño de población (es decir, con la incidencia o severidad de la enfermedad en este trabajo):

$$\frac{d f(x)}{dt} = \frac{d Y}{dt} = b_2 \times Y \times \frac{1 - Y}{b_0}$$

donde la tasa de crecimiento actual (dY/dt) es igual a la tasa de crecimiento bajo condiciones no limitantes ($r * Y$) multiplicado por un factor de reducción, $(1-Y)/b_0$. El parámetro b_0 es el máximo tamaño posible de población.

Las curvas de incidencia se compararon mediante contrastes de razón de verosimilitud (LRT, *likelihood ratio test*). También se efectuaron contrastes entre grupos fenológicos, para lo cual cada accesión fue asignada a un grupo de acuerdo al momento de cosecha (madurez). Se utilizó el procedimiento GENMOD del paquete estadístico SAS versión 9.1.3 (SAS Institute, 2005).

El efecto de las accesiones sobre la severidad fue estudiado ajustando modelos lineales generalizados, asumiendo una distribución multinomial ordinal de la escala de severidad.

4. RESULTADOS

4.1 EVALUACIONES DE LA RESPUESTA A *Peronospora destructor*

4.1.1 Incidencia y severidad

Las evaluaciones realizadas en el germoplasma local entre los días 27 de septiembre y 23 de noviembre mostraron la ocurrencia de diversidad en la respuesta a *Peronospora destructor*. Como se observa en los registros de incidencia semanales, se obtuvieron valores positivos desde el día 4 de octubre hasta los últimos días de noviembre. Todos los materiales genéticos se mostraron mayor o menormente susceptibles, existiendo marcadas diferencias en el progreso de la enfermedad (Cuadro No.3).

La evaluación de incidencia del 9 de noviembre fue la fecha en que más difirieron las accesiones, con un mínimo de 3 a un máximo de 99% de plantas enfermas. Desde esta fecha se observó un rápido progreso de la enfermedad en todas las accesiones. Como consecuencia, la evaluación del 23 de noviembre mostro menores diferencias en el rango de plantas afectadas, desde un mínimo de 65 a un máximo de 100%. En estas dos fechas, las accesiones 9104 y 8902 presentaron los menores valores de incidencia, mientras que los mayores valores se registraron en las accesiones 9718, 8709 y 9704 (Cuadro No.3, Figura No. 2).

El análisis comparativo de las curvas de progreso de la incidencia de "peronospora" para los grupos de accesiones con distinto ciclo fenológico, mostro que los materiales de día largo (DL) fueron significativamente menos susceptibles ($p < 0,05$) que los materiales de día corto (DC). La misma diferencia se observo al comparar los materiales de día largo (DL) con respecto a los grupos de accesiones de día intermedio (DI_1 y DI_2) ($p < 0,05$). Sin embargo, no se registraron diferencias significativas entre los grupos de materiales de día intermedio (DI_1 y DI_2), ni entre los de día intermedios (DI_1 y DI_2) y los de día corto (DC) (Cuadro No. 4, Figura No. 3).

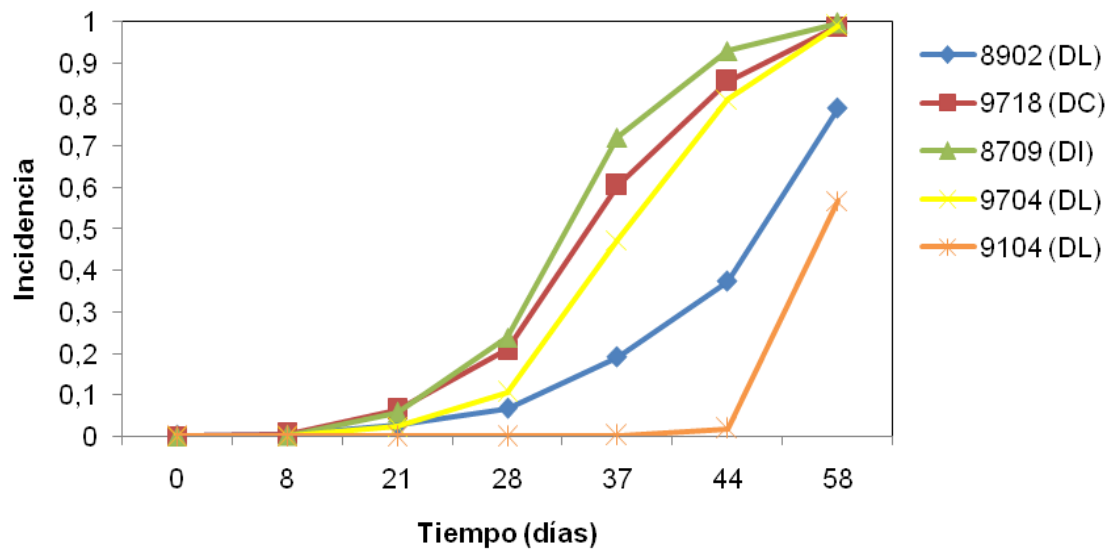


Figura No. 2. Curvas de progreso de la incidencia de *P. destructor* para algunas accesiones de diferente comportamiento, accesiones 9104, 8902, 9718, 8709 y 9704.

Complementariamente a las diferencias encontradas entre grupos de distinto ciclo fenológico, también se observaron diferencias intra-grupo. En este sentido, la comparación de las curvas de progreso de la incidencia para el grupo de accesiones de día largo (DL) mostro a la accesión 9104 significativamente menos susceptible ($p < 0,05$). Las accesiones 8902, 8815 y 8823 no resultaron significativamente distintas entre si, pero sí registraron diferencias significativas con respecto a las accesiones 8907, 8905 y 7021 ($p < 0,05$) (Cuadro No. 6, Figura No. 4).

La comparación de las curvas de progreso de la enfermedad para las accesiones de día intermedio (DI) solo registró diferencias significativas entre las accesiones 8903 y 8709 ($p < 0,05$) (Cuadro No. 6, Figura No. 5). Para el grupo de accesiones de día corto (DC), no se observaron diferencias significativas (Cuadro No. 6, Figura No. 6).

Cuadro No. 3. Incidencia de *P. destructor* para cada accesión y fecha de monitoreo.

Número de Accesión	Momento de cosecha	Incidencia						
		27/9/07	4/10/07	17/10/07	24/10/07	2/11/07	9/11/07	23/11/07
9104	enero	0	0	0	0	0	0,03	0,77
8902	enero	0	0	0,04	0	0,17	0,43	0,65
9706	enero	0	0,01	0,05	0,01	0,22	0,58	0,88
8901	enero	0	0	0,05	0,04	0,25	0,66	0,88
8815	enero	0	0	0,10	0,01	0,09	0,42	0,80
8701	enero	0	0	0,05	0,04	0,23	0,43	0,82
8906	enero	0	0	0,04	0	0,21	0,39	0,75
8710	enero	0	0	0,11	0	0,20	0,60	0,83
8907	enero	0	0	0,10	0	0,28	0,76	1,00
8905	enero	0	0,01	0,19	0,04	0,50	0,76	0,95
8703	enero	0	0	0,04	0	0,17	0,39	0,97
8823	enero	0	0	0	0,03	0,13	0,23	0,89
8819	enero	0	0,01	0,14	0,06	0,26	0,66	0,97
7021	enero	0	0	0,13	0,01	0,28	0,90	0,96
9103	enero	0	0	0,05	0	0,19	0,61	0,98
9702	diciembre	0	0	0,04	0,01	0,36	0,90	0,96
8903	diciembre	0	0	0	0	0,35	0,83	0,95
8709	diciembre	0	0	0,09	0,06	0,37	0,95	1,00
9101	diciembre	0	0	0,19	0,01	0,37	0,81	1,00
Pantanosos CRS	diciembre	0	0,05	0,09	0,01	0,45	0,84	0,99
7022	diciembre	0	0	0,05	0,01	0,32	0,91	0,95
9720	diciembre	0	0,01	0,11	0,06	0,36	0,84	1,00
9729	diciembre	0	0,01	0,14	0,03	0,35	0,90	1,00
9704	diciembre	0	0,01	0,11	0,05	0,33	0,99	1,00
9727	diciembre	0	0	0,10	0,01	0,23	0,78	1,00
9102	diciembre	0	0	0,04	0	0,31	0,60	1,00
9718	noviembre	0	0,01	0,14	0,14	0,48	0,92	0,99
19101	noviembre	0	0	0,04	0,04	0,23	0,58	0,90
Inia Colorada	noviembre	0	0,01	0,10	0,01	0,33	0,83	0,91

Cuadro No. 4. Significancias estadísticas entre curvas de progreso de la incidencia de *P. destructor* agrupadas según ciclo fenológico.

Grupo ciclo	Significancia
Ciclo DC-DI ₁	0,3169
Ciclo DC-DI ₂	0,2881
Ciclo DC-DL	0,0208
Ciclo DI ₁ -DI ₂	0,9856
Ciclo DI ₁ -DL	<0,0001
Ciclo DI ₂ -DL	<0,0001

DC (día corto), DI (día intermedio), DL (día largo). DI₁ corresponde a accesiones de día intermedio que volcaron en la primera quincena de noviembre, DI₂ corresponde a accesiones de día intermedio que volcaron en la segunda quincena de noviembre.

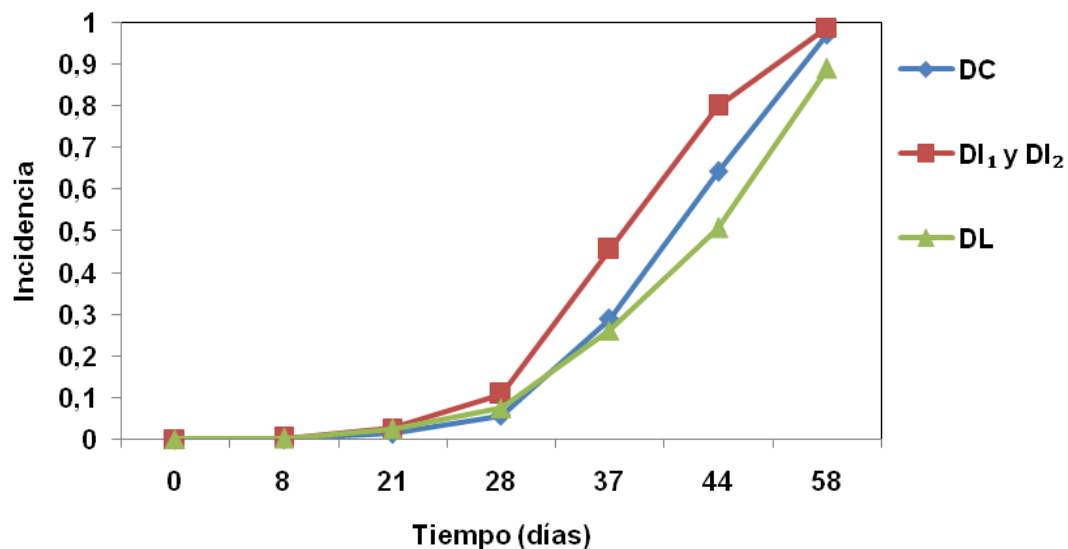


Figura No. 3. Curvas de progreso de la incidencia de *P. destructor* para las accesiones agrupadas según ciclo fenológico, DC (día corto), DI (día intermedio), DL (día largo). DI₁ corresponde a accesiones de día intermedio que volcaron en la primera quincena de noviembre, DI₂ corresponde a accesiones de día intermedio que volcaron en la segunda quincena de noviembre.

Cuadro No. 5. Estimaciones de los parámetros de las curvas agrupadas según ciclo fenológico.

Grupo ciclo	β_0	E. standard	β_1	E. standard
DC	-8,0663	0,7586	0,2037	0,01776
DI ₁	-8,8155	0,679	0,2327	0,01696
DI ₂	-8,6997	0,6495	0,2308	0,0158
DL	-8,1280	0,4562	0,1829	0,00887

DC (día corto), DI (día intermedio), DL (día largo). DI₁ corresponde a accesiones de día intermedio que volcaron en la primera quincena de noviembre, DI₂ corresponde a accesiones de día intermedio que volcaron en la segunda quincena de noviembre.

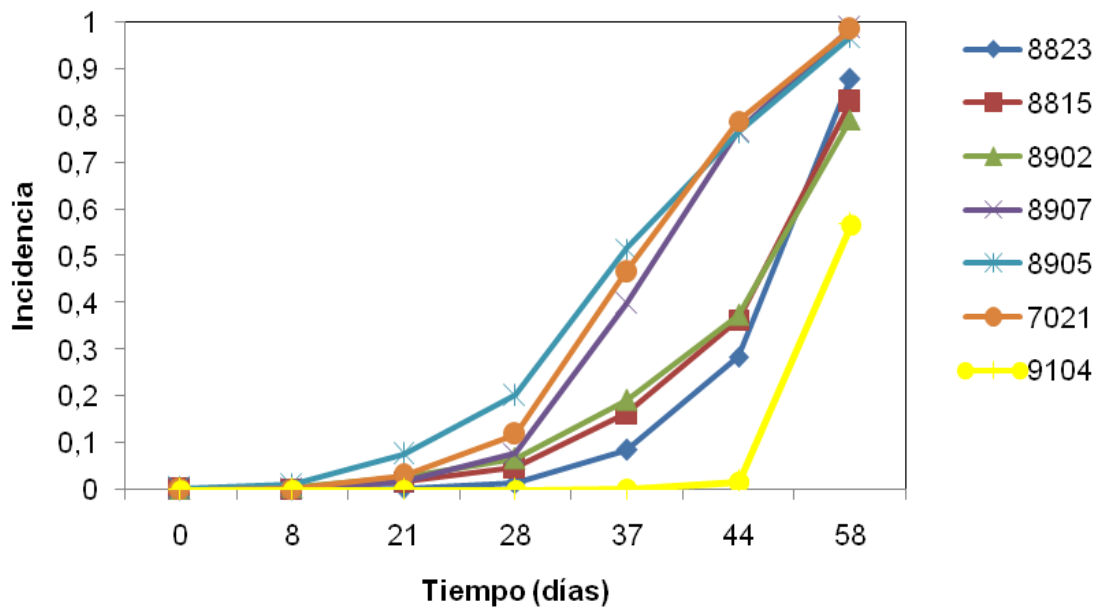


Figura No. 4. Curvas de progreso de la incidencia de *P. destructor* para accesiones tardías (DL) de diferente comportamiento, accesiones 9104, 8902, 8815, 8823, 8907, 8905 y 7021.

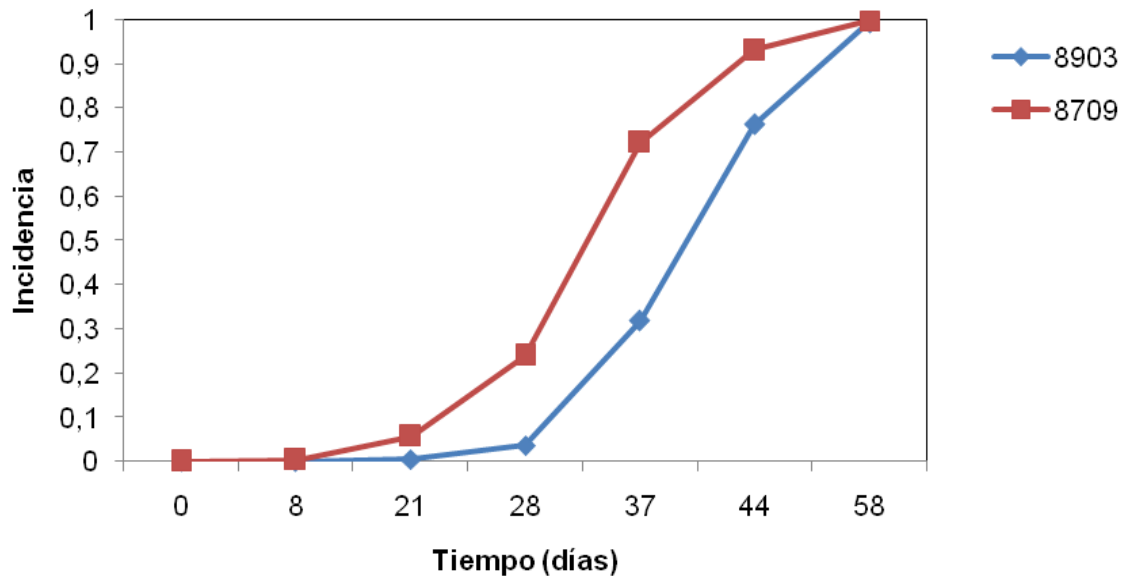


Figura No. 5. Curvas de progreso de la incidencia de *P. destructor* para accesiones de día intermedio (DI) con diferente comportamiento, accesiones 8903 y 8709.

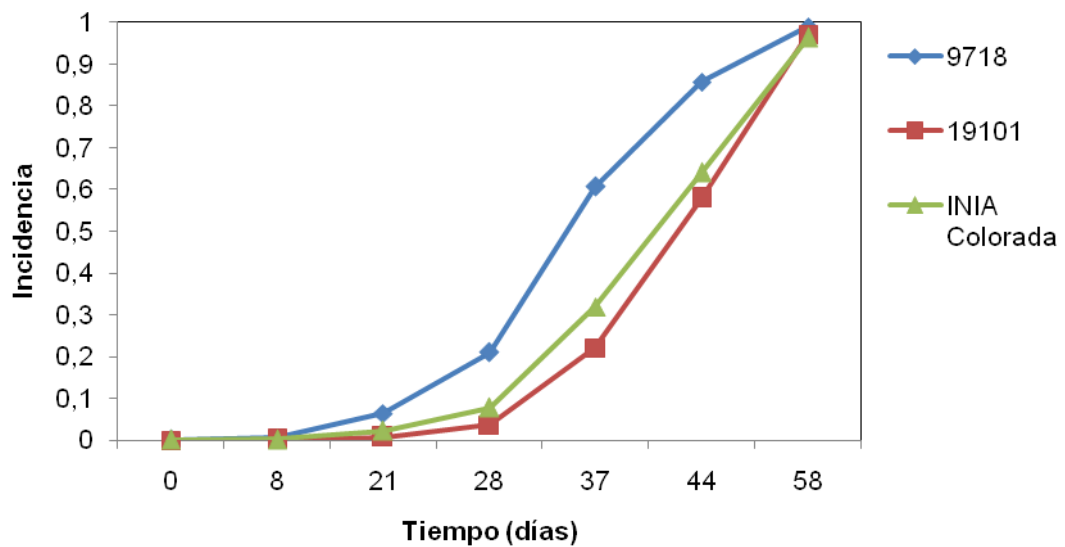


Figura No. 6. Curvas de progreso de la incidencia de *P. destructor* para accesiones de día corto (DC), accesiones 9718, 19101 e INIA Colorada.

Cuadro No. 6. Significancias estadísticas de los contrastes intra-grupo entre curvas de progreso de la incidencia de *P. destructor*.

Ciclo Fenológico	Contrastes accesiones	Significancia
DC		ns
DL	9103-9104	0,0033
	9104-9706	0,0015
	9104-8710	0,0052
	9104-8901	0,0016
	9104-8701	0,0101
	9104-8902	0,0275
	9104-8815	0,0261
	9104-8823	0,0355
	9104-8703	0,0021
	9104-8819	0,0003
	9104-8907	<0,0001
	9104-8906	0,008
	9104-8905	<0,0001
	9104-7021	<0,0001
	8823-8907	0,0165
	8823-8905	0,0052
	8823-7021	0,0089
	8815-8907	0,0232
	8815-8905	0,0464
	8815-7021	0,0239
	8902-8907	0,0115
	8902-8905	0,0426
	8902-7021	0,0129
DI	8903-8709	0,0437

DC (día corto), DI (día intermedio), DL (día largo).

La evaluación de severidad realizada entre los días 22 y 24 de noviembre mostro la ocurrencia de diversidad entre las accesiones. Los porcentajes de área foliar afectada se ubicaron entre un mínimo de 6,88 y un máximo de 39,38% (Cuadro No.7).

El análisis conjunto de incidencia (al 9 de noviembre) y de severidad (al 23 de noviembre) permitió distinguir un grupo de accesiones de día largo (DL) en donde los menores valores de incidencia se correspondieron con menores valores de severidad. El índice de correlación Pearson tuvo un valor positivo $r = 0.553$. En todos estos casos los valores de incidencia se ubicaron en un rango de 3 a 43%, mientras que los valores de severidad se situaron entre un mínimo de 6,88 y un máximo de 15,63% (Cuadro No.8, Figura No. 7).

En el otro extremo, las accesiones de día intermedio (DI) 8709 y 9704 presentaron los valores más altos de incidencia (95 y 99%) y mostraron también mayores valores de severidad (25 a 32,05%) (Cuadro No.7).

El cultivar de día corto (DC) INIA Colorada y el de día intermedio (DI) Pantanoso del Sauce CRS incluidos en el ensayo como testigos se comportaron como susceptibles (Cuadro No.7, Figura No. 7).

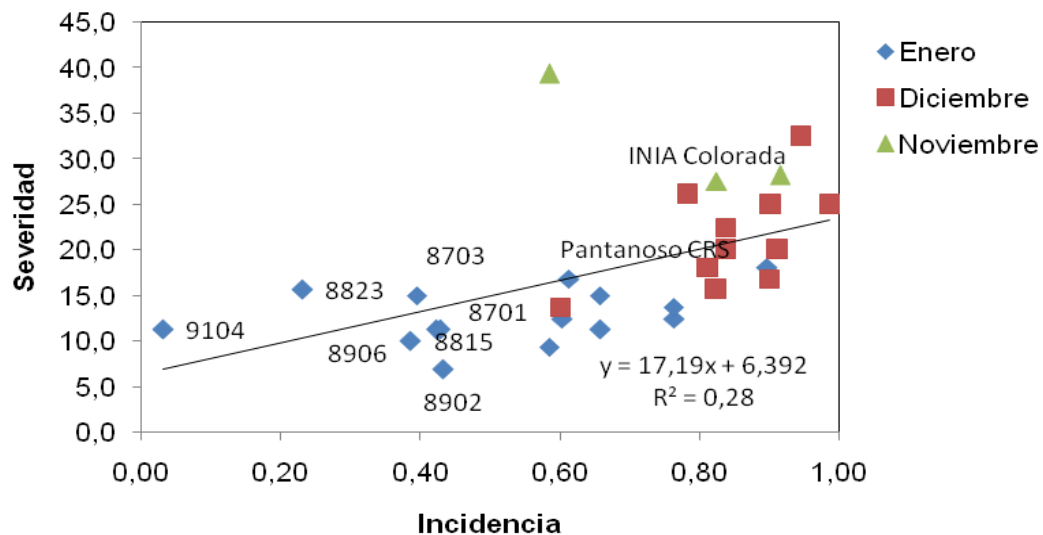


Figura No. 7. Correspondencia entre la incidencia de *P. destructor* evaluada el 9 de noviembre, y la severidad evaluada el 23 noviembre, para 27 accesiones locales y dos testigos: INIA Colorada y Pantanoso del Sauce CRS. Los grupos de accesiones definidos por el momento de cosecha se indican mediante diferentes símbolos. Las siete accesiones de mayor resistencia aparecen identificadas en el gráfico.

Cuadro No. 7. Momento de cosecha, incidencia de *P. destructor* al 9 de noviembre, severidad al 23 de noviembre, contrastes LRT (Likelihood ratio test) para las curvas de progreso de incidencia, y AUDPC (área bajo la curva de progreso de la enfermedad) para cada accesión.

Número de Accesión	Momento de cosecha	Incidencia 09/11/2007	Severidad 23/11/2007	Contrastes LRT	AUDPC
19101	noviembre	0,58	39,38	a	15,54
8709	diciembre	0,95	32,50	a	25,08
9718	noviembre	0,92	28,20	b	23,25
Inia Colorada	noviembre	0,83	27,60	b	17,22
9727	diciembre	0,78	26,10	b	19,27
9729	diciembre	0,90	25,00	b	21,02
9704	diciembre	0,99	25,00	b	20,58
9720	diciembre	0,84	22,50	b	19,97
Pantanoso CRS	diciembre	0,84	20,00	b	22,09
7022	diciembre	0,91	20,00	b	18,79
9101	diciembre	0,81	18,13	bc	20,94
7021	enero	0,90	18,13	bc	20,42
9702	diciembre	0,90	16,88	cd	19,99
9103	enero	0,61	16,88	bc	14,33
8903	diciembre	0,83	15,63	cd	18,25
8823	enero	0,23	15,63	cd	10,19
8819	enero	0,66	15,00	cd	18,08
8703	enero	0,39	15,00	cd	14,41
8905	enero	0,76	13,75	cd	21,59
9102	diciembre	0,60	13,75	cd	17,57
8907	enero	0,76	12,50	cd	19,27
8710	enero	0,60	12,50	cd	15,38
8901	enero	0,66	11,25	de	16,12
8701	enero	0,43	11,25	de	13,79
8815	enero	0,42	11,25	de	11,57
9104	enero	0,03	11,25	de	2,79
8906	enero	0,39	10,00	de	13,43
9706	enero	0,58	9,38	de	16,58
8902	enero	0,43	6,88	e	11,86

Cuadro No.8. Accesiones con la combinación más baja de incidencia y severidad.

Accesión	Grupo ciclo	Incidencia	Severidad
8902	DL	43,00	6,88
9104	DL	3,00	11,25
8823	DL	23,00	15,63
8906	DL	39,00	10,00
8703	DL	39,00	15,00
8815	DL	42,00	11,25
8701	DL	43,00	11,25

DL (día largo).

4.2 OTRAS EVALUACIONES AGRONÓMICAS Y FENOLÓGICAS

4.2.1 Evaluaciones durante el cultivo

Se encontró diversidad en las características del follaje evaluadas durante el cultivo. De las accesiones evaluadas, 83% presentó porte erecto, mientras que en el restante 17% se observó porte semi-erecto. Para el color de hoja se encontró un 66% de accesiones con hoja verde grisáceo, un 31 % verde claro, y solo un 3% verde oscuro (Cuadro No. 9).

Al comparar la cerosidad de la hoja entre accesiones, un 28% de los casos presentó cerosidad baja, mientras que el restante 72 % correspondió a casos de cerosidad media, media alta o alta. Dentro de las accesiones de día largo, en un 47% de los casos resultó baja, mientras que el restante 53% se dividió en proporciones similares de casos de cerosidad media o alta (Cuadro No. 9).

Entre las accesiones de día intermedio, un 9% presentó cerosidad baja, mientras que 27% correspondió a cerosidad media, otro 27% media-alta y un 37 % con cerosidad alta. Para accesiones de día corto en el 33 % de los casos se registró cerosidad media, y el restante 67% correspondió a observaciones de alta cerosidad (Cuadro No. 9).

Cuadro No. 9. Evaluación del porte y color del follaje y de la cerosidad de las hojas para cada accesión.

Número de Accesión	Momento de cosecha	Porte del follaje	Color del follaje	Cerosidad de la hoja
9104	enero	Erecto	Verde claro	Baja
8902	enero	Erecto	Verde claro	Baja
9706	enero	Erecto	Verde grisáceo	Alta
8901	enero	Erecto	Verde claro	Media
8815	enero	Erecto	Verde claro	Baja
8701	enero	Erecto	Verde claro	Baja
8906	enero	Erecto	Verde grisáceo	Alta
8710	enero	Erecto	Verde claro	Baja
8907	enero	Erecto	Verde grisáceo	Alta
8905	enero	Erecto	Verde grisáceo	Media
8703	enero	Erecto	Verde grisáceo	Media
8823	enero	Erecto	Verde claro	Baja
8819	enero	Semi erecto	Verde grisáceo	Media
7021	enero	Erecto	Verde grisáceo	Alta
9103	enero	Erecto	Verde claro	Baja
9702	diciembre	Erecto	Verde grisáceo	Media alta
8903	diciembre	Erecto	Verde grisáceo	Media
8709	diciembre	Erecto	Verde grisáceo	Media alta
9101	diciembre	Semi erecto	Verde grisáceo	Alta
Pantanoso CRS	diciembre	Erecto	Verde grisáceo	Alta
7022	diciembre	Erecto	Verde grisáceo	Baja
9720	diciembre	Semi erecto	Verde grisáceo	Media
9729	diciembre	Erecto	Verde grisáceo	Alta
9704	diciembre	Erecto	Verde grisáceo	Media alta
9727	diciembre	Semi erecto	Verde grisáceo	Alta
9102	diciembre	Erecto	Verde claro	Media
9718	noviembre	Semi erecto	Verde grisáceo	Alta
19101	noviembre	Erecto	Verde grisáceo	Media
INIA Colorada	noviembre	Erecto	Verde oscuro	Alta

4.2.1.1 Efecto de la cerosidad de la hoja en el nivel de enfermedad

El análisis estadístico para las diferentes accesiones mostro diferencias significativas. En este sentido las 8 accesiones que presentaron niveles bajos de cerosidad expresaron un mejor comportamiento ante la enfermedad, (medida a través de los valores promedios de las tres variables: incidencia, severidad y AUDPC) en comparación con el resto de las accesiones, las cuales presentaron niveles de cerosidad medios a altos (Cuadro No. 10).

Cuadro No. 10. Análisis estadístico del efecto de la cerosidad de la hoja en el nivel de enfermedad

Cerosidad	Número de accesiones	Incidencia 09/11/2007	Severidad 23/11/2007	AUDPC
Alta	10	0.77 ab	19.5 ab	19.4 a
Media alta	3	0.94 a	24.8 a	21.9 a
Media	8	0.67 bc	18.7 ab	17.7 a
Baja	8	0.46 c	13.2 b	12.3 b

4.2.2 Evaluaciones poscosecha

4.2.2.1 Rendimiento

Las evaluaciones de rendimiento mostraron diferencias significativas entre accesiones. Se registraron valores máximos de 18,72 y 17,18 toneladas por hectárea, respectivamente para rendimiento total y comercial. Los mayores rendimientos totales se registraron en la accesión de día intermedio 7022, seguida de las accesiones Pantanoso del Sauce CRS, 8905, 8903 e INIA Colorada. El cuanto a rendimiento comercial se destaco el cultivar de día intermedio Pantanoso del Sauce CRS, seguido por la accesión 7022 y el cultivar de día corto INIA Colorada . Para la variable peso medio de bulbo el máximo valor fue de 144,4 gramos, destacándose la accesión 8906, seguida de la 8907 y la 8905, todas de día largo (Cuadro No. 11).

En las accesiones de día largo las pudriciones fueron la principal causa de descarte. Estos valores se situaron en un máximo de 100% para la accesión 9104, y un mínimo de 5,2% para la accesión 8819. De las 14 accesiones evaluadas, 13 registraron valores mayores al 50%. La segunda causa de descarte fue la floración prematura, se registraron valores máximos de 47,5% en la accesión 8902, y un mínimo de 3,5% en la accesión 8907. Las accesiones 9104, 9706 y 8906 no registraron floración. Los bulbos dobles fueron la tercera causa de descarte. Los valores máximos y mínimos se situaron en 64,2% y 1,3%, respectivamente para las accesión 8819 y 8907. De las 14 accesiones, 13 registraron valores menores al 23%. Las accesiones 9104, 8902 y 8815 no mostraron esta causa de descarte (Figura No.8).

Para las accesiones de día corto e intermedio la principal causa de descarte fueron los bulbos dobles. INIA colorada registró un máximo de 100% de bulbos dobles, la accesión 9102 registró el mínimo, 23,5%. De las 14 accesiones, 8 resultaron con valores por encima del 50%. Las accesiones 19101,9702, 9718 y 9720 no registraron bulbos dobles. La segunda causa de descarte fueron las pudriciones. El valor máximo de 100% correspondió a la accesión 9720, el mínimo fue de 1,8% y correspondió a la accesión 9727. De los 14 materiales evaluados, 10 resultaron con valores por debajo del 50%. Las accesiones INIA Colorada, 9729 y 9702 no registraron esta causa de descarte. La tercera causa de descarte fue la floración prematura. Un máximo de 100% registró la accesión 9702, el mínimo fue de 6,7% en la accesión 9727. De las 14 accesiones, 13 resultaron con valores menores al 40%. Las accesiones INIA Colorada, Pantanoso de Sauce CRS, 9101, 9704, 9720 y 8709, no mostraron esta causa de descarte (Figura No. 9)

Cuadro No. 11. Rendimiento total, comercial, y peso medio de los bulbos.

Número de Accesión	Ciclo fenológico	Rendimiento Total (ton/ha)	Rendimiento Comercial (ton/ha)	Peso Medio (g)
7022	DI	18,72 a	17,18 ab	124,2 bcd
Pantanosos CRS	DI	18,39 ab	17,73 a	120,1 bcd
8905	DL	18,33 ab	13,95 bc	128,6 abc
8903	DI	17,42 abc	13,90 bc	125,7 bcd
INIA Colorada	DC	15,44 abcd	14,64 abc	120,6 bcd
9102	DI	15,36 bcde	13,99 bc	112,6 cdef
9101	DI	14,36 cde	12,38 cdefg	110 defg
9718	DC	13,75 def	13,36 cd	94,3 ghij
8819	DL	13,55 def	11,27 cdefghi	89 hijk
8907	DL	13,20 defg	12,88 cde	130 ab
7021	DL	13,00 defg	12,77 cdef	123,2 bcd
9720	DI	12,41 defgh	11,81 cdefgh	77,8 kl
8902	DL	12,24 defghi	9,83 defghij	113,7 bcdef
9702	DI	11,87 efghi	9,63 efghij	83,1 ljk
8901	DL	11,34 fgghi	9,72 efghij	116,8 bcde
9704	DI	11,19 fgghi	9,80 efghij	86,9 hijk
8906	DL	10,90 fgghi	9,31 fghijk	144,9 a
8710	DL	10,65 fgghi	9,03 ghijk	128,2 bc
19101	DC	10,48 fgghi	7,67 jkl	81,1 jk
9104	DL	10,20 ghij	8,62 hijkl	110,9 def
8703	DL	9,90 hij	8,58 hijkl	122,6 bcd
8709	DI	9,44 hij	6,97 jklm	101,5 efgh
9729	DI	9,37 hij	3,86 mn	76,6 kl
8815	DL	8,98 ij	8,02 ijkl	98,5 fghi
9706	DL	7,20 jk	5,11 lmn	79,1 Jk
8823	DL	7,08 jk	5,82 klmn	101,8 efgh
9727	DI	5,66 k	3,12 n	61,4 l
Error Stándar de las diferencias entre medias		3,27	3,54	16,45

DC (día corto), DI (día intermedio), DL (día largo).

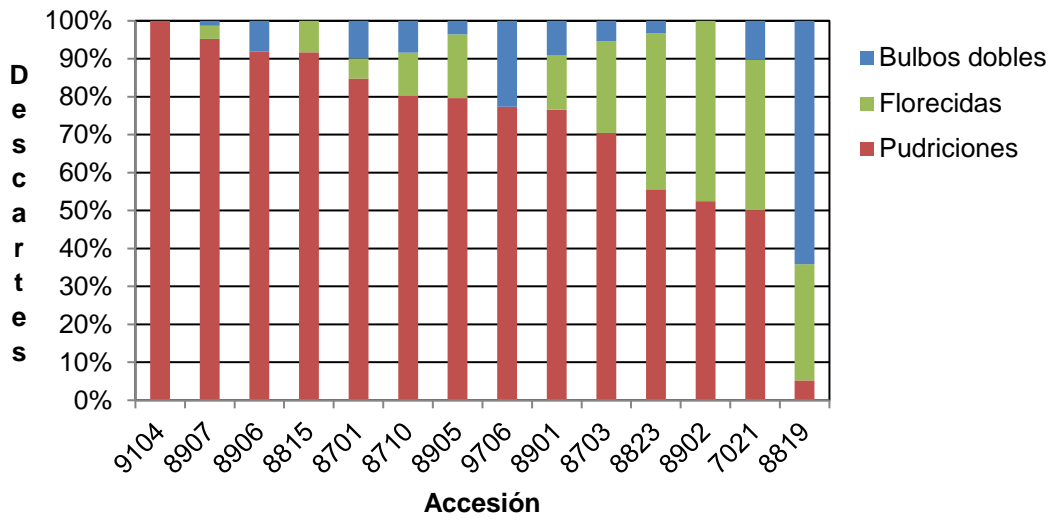


Figura No. 8. Porcentaje de descarte por defecto para accesiones de día largo (DL).

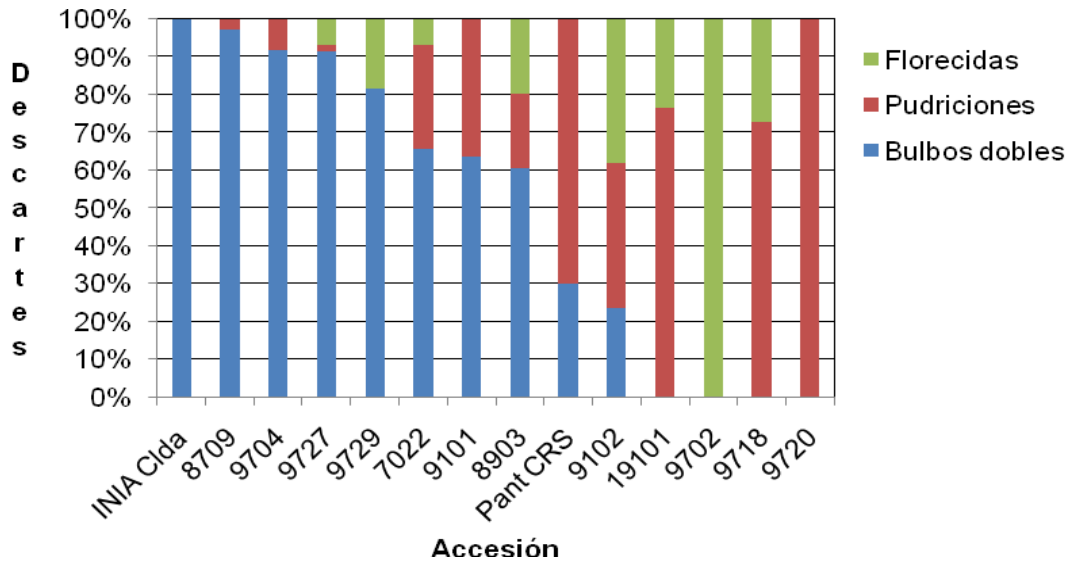


Figura No. 9. Porcentaje de descarte por defecto para accesiones de día corto (DC) y día intermedio (DI).

4.2.2.2 Evaluación de calidad de los bulbos

La evaluación de los bulbos en cuanto a color resulto en un 76% de accesiones con un color predominante y un 24 % de accesiones más desuniformes en las que se identificaron dos colores predominantes. En las accesiones con un solo color se destacaron los colores bronceados, en particular el bronceado oscuro ocupó el 68% de los casos, y fundamentalmente entre las accesiones de cosecha en enero. Para accesiones con dos colores predominantes se observaron distintos tonos y combinaciones de bronceados y marrones (Cuadro No. 12).

Una única forma predominante de bulbo se presento en un 52% de las accesiones, siendo las formas ovales y de botella las observadas en el 80% de estos casos. Las accesiones con dos formas predominantes alcanzaron el 48% de las observaciones con distintas combinaciones de formas esféricas, chatas, esféricas chatas, ovales y de botella. Dentro de estas, las accesiones con combinaciones de formas esféricas-ovales y botella-ovales ocuparon el 79% de los casos. Las formas chatas se observaron en los grupos de día corto y día intermedio (Cuadro No. 12).

La evaluación del cerrado del cuello mostró diferencia entre accesiones desde valores de ratio 3 equivalentes a un cerrado del cuello malo, hasta valores de 7 y 8, correspondientes a un cerrado del cuello bueno (Cuadro No. 13).

Entre las accesiones de día largo, el 53% presento cerrado del cuello bueno, un 33% cerrado del cuello regular a bueno, y el 14 % cerrado del cuello regular o malo. Entre las poblaciones de día intermedio un 36% presento cerrado del cuello regular a bueno, otro 36% presento cerrado de cuello regular, y un 27% presento cerrado del cuello bueno. Para las tres poblaciones de día corto, dos resultaron con buen cerrado del cuello, mientras que la restante presentó cerrado regular a bueno (Cuadro No. 13).

Cuadro No. 12. Evaluación de calidad de los bulbos: color(es) y forma(s) de bulbos predominantes en cada accesión.

Número de Accesión	Momento de cosecha	Color/es de bulbo	Forma/s
9104	enero	Bronceado	Oval
8902	enero	Bronceado claro	Botella
9706	enero	Bronceado claro	Esférica y oval
8901	enero	Bronceado oscuro	Botella y oval
8815	enero	Bronceado oscuro	Oval
8701	enero	Bronceado oscuro	Oval
8906	enero	Bronceado oscuro	Botella
8710	enero	Bronceado oscuro	Botella
8907	enero	Bronceado oscuro	Oval
8905	enero	Bronceado oscuro	Oval
8703	enero	Bronceado	Botella y oval
8823	enero	Bronceado oscuro	Botella y oval
8819	enero	Bronceado oscuro	Oval
7021	enero	Bronceado oscuro	Oval
9103	enero	Bronceado oscuro	Botella
9702	diciembre	Bronceado claro y bronceado	Esférica y oval
8903	diciembre	Bronceado oscuro	Botella y oval
8709	diciembre	Bronceado oscuro	Esférica y oval
9101	diciembre	Bronceado y bronceado oscuro	Esférica y oval
Pantanoso CRS	diciembre	Bronceado oscuro	Esférica
7022	diciembre	Bronceado y marrón rojizo	Botella y oval
9720	diciembre	Colorado	Chata
9729	diciembre	Bronceado oscuro	Botella
9704	diciembre	Bronceado claro y bronceado	Chata y oval
9727	diciembre	Bronceado claro y marrón rojizo	Esférica chata
9102	diciembre	Bronceado oscuro y marrón	Botella y oval
9718	noviembre	Colorado	Chata
19101	noviembre	Bronceado y bronceado oscuro	Esférica y oval
INIA Colorada	noviembre	Colorado	Esférica chata y oval

Cuadro No. 13. Evaluación de calidad de los bulbos: cerrado del cuello en escala ordinal, diámetro ecuatorial, diámetro del cuello, y cerrado del cuello cuantificado como el cociente de ambos diámetros.

Número de Accesión	Momento de cosecha	Cerrado de cuello	Diámetro mayor (cm)	Diámetro menor (cm)	Ratio (DM/dm)
9104	enero	Regular a bueno	4,9	0,86	5,70
8902	enero	Regular a bueno	4,4	0,76	5,79
9706	enero	Bueno	5,9	0,7	8,43
8901	enero	Bueno	5	0,82	6,10
8815	enero	Regular a bueno	4,8	0,84	5,71
8701	enero	Bueno	7,5	0,97	7,73
8906	enero	Regular a bueno	4,3	0,84	5,12
8710	enero	Bueno	5,5	0,85	6,47
8907	enero	Bueno	5,7	0,81	7,04
8905	enero	Bueno	5,5	0,91	6,04
8703	enero	Bueno	5,5	0,89	6,18
8823	enero	Regular	4,1	0,95	4,32
8819	enero	Regular a bueno	4,8	0,88	5,45
7021	enero	Malo	6,2	1,58	3,92
9103	enero	Bueno	7,1	0,98	7,24
9702	diciembre	Bueno	4,9	0,81	6,05
8903	diciembre	Regular	5	1,05	4,76
8709	diciembre	Regular a bueno	4,6	0,78	5,90
9101	diciembre	Regular a bueno	5,28	0,94	5,60
Pantanoso CRS	diciembre	Regular	5,5	1,12	4,91
7022	diciembre	Regular a bueno	4,8	0,85	5,65
9720	diciembre	Bueno	5,5	0,83	6,63
9729	diciembre	Regular a bueno	4,4	0,79	5,57
9704	diciembre	Bueno	5,1	0,82	6,22
9727	diciembre	Regular	3,5	0,81	4,32
9102	diciembre	Regular	5,1	1,08	4,72
9718	noviembre	Regular a bueno	6,2	1,07	5,79
19101	noviembre	Bueno	4,6	0,72	6,39
INIA Colorada	noviembre	Bueno	6,2	0,86	7,21

Los valores son promedios de una muestra al azar de 40 bulbos por accesión.

4.2.3 Asociación de la respuesta a *Peronospora destructor* con Peso medio del bulbo (g)

La incidencia de *Peronospora destructor* (9 de noviembre) y el peso medio de bulbo para cada accesión se encontraron asociadas de manera baja. El índice de correlación Pearson tuvo un valor $r = -0,283$ ($p = 0,153$) (Figura No. 10). Una asociación negativa también se observó al relacionar el peso medio de bulbo y la severidad de *P. destructor*, con una correlación más alta y en este caso significativa. El índice de correlación Pearson tuvo un valor $r = -0,446$ ($p = 0,020$) (Figura No. 11). Como consecuencia, niveles crecientes de incidencia y severidad se asociaron levemente a menores pesos de bulbo promedio.

No se observó asociación entre la incidencia y la severidad de *P. destructor* con el rendimiento total ni con el rendimiento comercial para cada accesión.

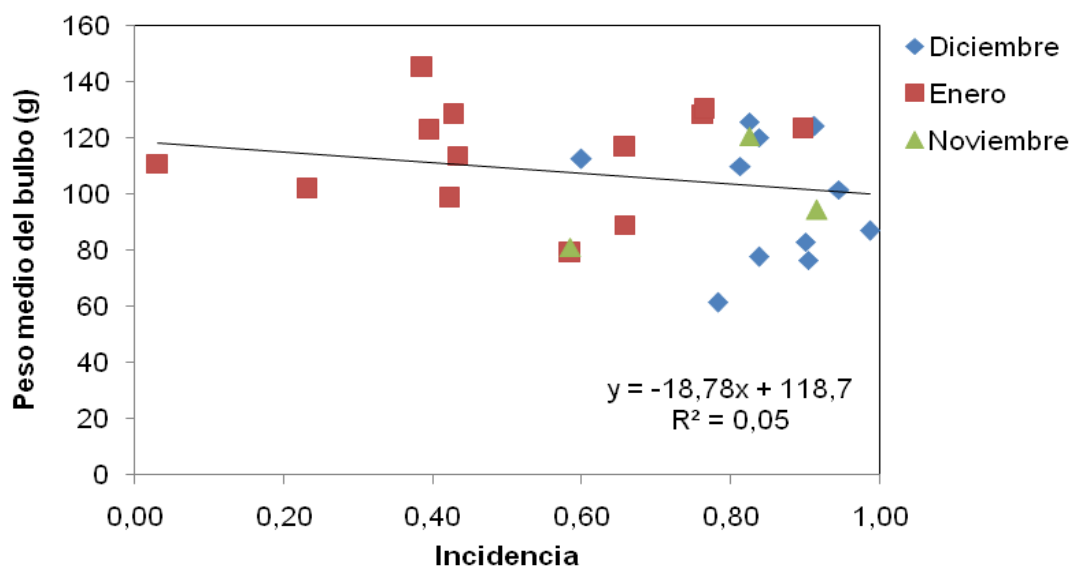


Figura No. 10. Peso medio del bulbo (g) en función de la incidencia de *P. destructor* evaluada el 9 de noviembre del 2007 para la colección de accesiones evaluadas. Los grupos de accesiones definidos por el momento de cosecha se indican mediante diferentes símbolos.

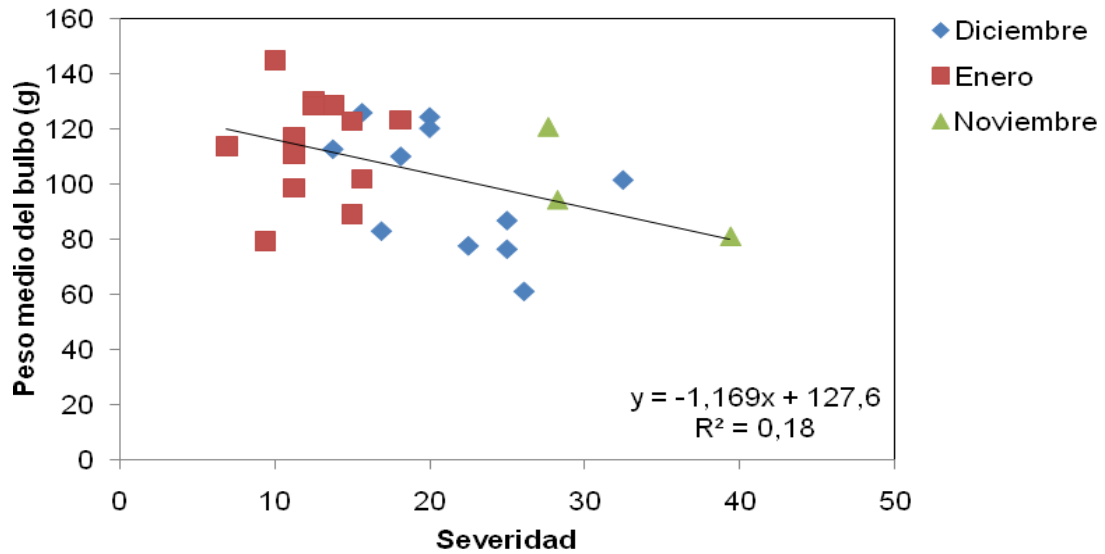


Figura No. 11. Peso medio del bulbo (g) en función de la severidad de *P. destructor* evaluada el 23 Noviembre para la colección de accesiones evaluadas. Los grupos de accesiones definidos por el momento de cosecha se indican mediante diferentes símbolos.

5. DISCUSIÓN

Los resultados observados en la evaluación de la incidencia para los distintos materiales genéticos mostraron susceptibilidad a *Peronospora destructor*. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Kofoet y Zinkernagel (1989), acerca de la inexistencia de materiales completamente resistentes dentro de *Allium cepa*.

Sin embargo, la comparación de las curvas de progreso de enfermedad mostró diferencias significativas, confirmando lo observado en Uruguay sobre la disponibilidad de poblaciones locales y cultivares con diferencias cuantitativas en la respuesta al patógeno.

En este sentido, se observaron diferencias significativas al comparar las curvas de progreso de la enfermedad entre los grupos de la clasificación fenológica. Los materiales de día largo resultaron significativamente menos susceptibles que los de día corto e intermedio en los valores de incidencia.

Diversos fenómenos podrían explicar el mejor comportamiento de las accesiones de día largo. Al relacionar la evolución de los valores de incidencia para los diversos materiales con sus respectivos momentos de inicio de bulbificación, puede establecerse una tendencia que asocia el nivel de la enfermedad a este momento de transición fisiológica: el inicio de la bulbificación. Los primeros síntomas de la enfermedad comenzaron a detectarse el día 4 de octubre. En la medición del 2 de noviembre se generalizó la expresión de la enfermedad mostrando diferencias en los valores promedios de los cultivares de día corto, intermedio y largo con valores promedios de 34%, 35 % y 21% respectivamente. En la evaluación del día 9 de noviembre, momento en que creció rápidamente la expresión de la enfermedad, las 29 accesiones presentaron síntomas. Sin embargo, se registraron diferencias en los valores de incidencia promedio, que fueron de 77%, 84% y 52% respectivamente para los grupos de accesiones de día corto, día intermedio y día largo.

La enfermedad afectó en un principio más rápidamente a los materiales de día corto e intermedio, que ya habían iniciado la bulbificación o comenzaban a hacerlo cuando se manifestaron los primeros signos de la enfermedad. Este mismo hecho se observó en los materiales de día largo, los cuales en la

evaluación del 9 de noviembre presentaron valores mas altos de incidencia, momento en el cual ya estaban próximos a iniciar la bulbificación. Con la misma tendencia, los valores de severidad registrados el día 23 de noviembre para accesiones de día largo mostraron diferencias con respecto a las de día corto e intermedio. En promedio las accesiones de día largo registraron 12,7% de severidad, contra 21,4% de las de día intermedio y 31,7% de las de día corto.

Si se tienen en cuenta las necesidades de fotoperiodo para el inicio de bulbificación descritas por Aldabe (2000), se puede determinar que las accesiones evaluadas alcanzaron el inicio de la bulbificación a mediados de setiembre, primera semana de octubre y mediados de noviembre respectivamente para accesiones precoces, semiprecoces y tardías. Estas observaciones sugieren la hipótesis de que a medida que las plantas van aumentando su edad y se aproximan a la bulbificación o se encuentran bulbificando, sus tejidos se van tornando más susceptibles al patógeno. Una hipótesis de este tipo se basaría en lo propuesto por Riviere et al. (2007) sobre la existencia de mecanismos que regulan simultáneamente las transiciones de desarrollo así como la expresión de resistencia. De esta forma puede suponerse que, tanto en las accesiones precoces, semiprecoces y tardías, en la medida que se aproxima la bulbificación o durante el desarrollo de la misma, ocurren mecanismos que no solo regulan el cambio de la etapa vegetativa a la etapa de bulbificación, sino que también influyen negativamente en los mecanismos de resistencia de sus tejidos, convirtiéndolos en mas susceptibles.

Esta situación sería la opuesta a la comúnmente reportada en otros patosistemas (Riviere et al., 2007). En este caso, un mayor desarrollo fenológico de la planta hospedera implicaría una mayor susceptibilidad ante el patógeno. Como consecuencia, se observa que la respuesta a la enfermedad podría estar fuertemente relacionada al ciclo fenológico de la planta. Esto podría explicar el mejor comportamiento de las accesiones de día largo con respecto a las de día corto e intermedio, ya que el pasaje de estado vegetativo al estado de bulbificación se produce más tardíamente, y en un momento en el cual las condiciones para el desarrollo de la enfermedad son menos propicias (escape por época). Bajo esta hipótesis explicativa, no sería posible transferir la resistencia de las accesiones de día largo a accesiones de día corto o intermedio.

Las diferencias resultantes del análisis intra-grupo en las accesiones de día largo y día intermedio dan lugar a una segunda hipótesis. Las diferencias entre accesiones podrían basarse en la activación y expresión de algunos

mecanismos de defensa. En tal sentido, las diferencias encontradas podrían responder a que algunas accesiones poseen mecanismos de resistencia parcial que se desencadenan ante el ataque del patógeno. Esta explicación concuerda con lo expresado por Jones y Dangl (2006) así como por Takken et al. (2006) sobre los sistemas de defensa de las plantas a través de patrones moleculares asociados a patógenos (PAMPs) que posibilitan el aumento de las defensas basales en genotipos susceptibles. Como resultado de estas defensas, se reducen los efectos dañinos de la enfermedad. En este modo de resistencia están involucrados mecanismos de expresión genética controlados por genes menores de expresión cuantitativa que podrían introducirse en otros materiales genéticos de día corto y día intermedio mediante cruzamientos y selección recurrente.

Entre los materiales de día largo se diferenció la accesión 9104, destacándose de su comportamiento el retraso del momento de infección y la baja tasa de progreso de la enfermedad en el período transcurrido entre el 2 y el 9 de noviembre. En la fecha de medición correspondiente al 2 de noviembre aún no se habían observado síntomas de la enfermedad para este material. En cambio, en esa fecha las restantes accesiones ya presentaban altos niveles de incidencia con un mínimo de 13% y un máximo de 50%. Para el 9 de noviembre se registró un nivel de incidencia de 3%, valor significativamente más bajo en relación a todas las demás accesiones del mismo grupo. La comparación de los niveles de incidencia en esta fecha resulta también relevante, ya que en el período entre el 2 y el 9 de noviembre la enfermedad creció de manera rápida en todas las accesiones que ya presentaban altos niveles de incidencia.

El retraso del momento de infección en la accesión 9104, podría atribuirse a la existencia de mecanismos de resistencia parcial, los cuales no impedirían el establecimiento de la enfermedad, pero sí retrasarían el momento de la infección y reducirían la tasa de progreso de la misma. Como describió Parlevliet, citado por Chaves et al. (2004) el progreso de la enfermedad podría ser el resultado de efectos combinados de componentes de la resistencia tales como baja frecuencia de infección, período de latencia largo, baja producción de esporas y períodos infecciosos cortos.

Otros contrastes dentro de las accesiones de día largo en cuanto al comportamiento ante *P. destructor* también resultaron significativos. En los materiales 8902, 8815 y 8823, el desarrollo de la enfermedad se produjo de manera más lenta que en las accesiones 8907, 8905 y 7021, que presentaron mayores tasas de progreso desde etapas más tempranas del crecimiento del

cultivo. Si bien estas diferencias son menos marcadas que la que presenta el material 9104, cabe destacar la importancia que desde el punto de vista del manejo representa una epidemia menos acelerada.

Según Niks y Lindhout (2004) la cera es un componente estructural de defensa que actúa como barrera física restringiendo la invasión de los tejidos por parte del patógeno, por lo cual es de esperar que los altos niveles de cerosidad se relacionen con altos niveles de resistencia. Sin embargo en las accesiones evaluadas los resultados de la asociación del grado de cerosidad de la hoja con respecto al nivel de enfermedad resultaron contradictorios con lo esperable. Los materiales que presentaron niveles bajos de cerosidad, tuvieron un mejor comportamiento ante “peronóspora”, existiendo diferencias significativas con respecto a aquellos materiales que presentaron niveles de cerosidad mayores. Por este motivo no debería descartarse que la existencia de diferencias en el comportamiento ante la enfermedad también este relacionado con la expresión de componentes estructurales de defensa relacionados con la cerosidad (calidad y cantidad de cera) que cubre la cutícula de la hoja.

Lograr introducir la respuesta favorable que presentan algunas accesiones ante el patógeno en materiales de interés productivo significaría un importante aporte para el manejo integrado de la enfermedad. Las diferencias encontradas en los valores de incidencia y severidad demuestran la existencia de materiales menos susceptibles que pueden utilizarse en futuros trabajos de mejoramiento genético. El desarrollo de materiales con mayor resistencia reforzaría y ampliaría las medidas de control cultural, y posibilitaría mejorar la eficacia de las intervenciones con control químico.

P. destructor causa el colapso y necrosis del tejido foliar, lo que afecta negativamente la producción fotosintética, y por tanto el rendimiento final del bulbo. Para cuantificar esta asociación, en este trabajo se evaluó la asociación entre los niveles de enfermedad y el nivel productivo. El peso medio del bulbo fue el mejor indicador productivo para evaluar el efecto negativo de la enfermedad. La baja asociación existente de las variables severidad e incidencia y el peso medio del bulbo, podría explicarse como consecuencia de la amplia diversidad genética existente en los materiales utilizados en esta investigación. En esa amplia diversidad, algunas accesiones podrían tener mayor potencial productivo que otras, independientemente de diferencias en la susceptibilidad a *P. destructor*.

Como describieron Arias y Peluffo (2001), el comportamiento sanitario es uno de los aspectos asociados a la capacidad adaptativa a un determinado medio, pero otros factores como ser los requerimientos térmicos y fotoperiódicos son determinantes del potencial productivo de un determinado material. Las etapas fenológicas ocurren en diferentes momentos según los requerimientos de cada material, por lo que la ocurrencia de condiciones ambientales distintas afectaría de manera diferencial el desempeño productivo de los mismos, y explicaría las diferencias encontradas en aspectos relacionados con el rendimiento y la sanidad de los bulbos.

En este trabajo, las diferencias encontradas en la productividad no deben asociarse estrictamente a la capacidad adaptativa de las accesiones, ya que es probable que a raíz de la homogenización del manejo (por ejemplo fecha de siembra) el balance entre las fases fenológicas no estuviera expresando la potencialidad de cada una de las accesiones.

Las diferencias halladas entre accesiones en la respuesta a la enfermedad y otros caracteres evaluados representan resultados alentadores. No obstante los genotipos deberían ser evaluados durante varios años y en diversos ambientes, de manera de confirmar estas diferencias. El estudio de los diferentes genotipos en condiciones controladas permitiría evaluar los componentes de la resistencia cuantitativa como: frecuencia de infecciones, tasa de crecimiento de las manchas, periodo de incubación, y periodo de latencia.

6. CONCLUSIONES

La utilización de la resistencia parcial como forma de control del mildiu de la cebolla puede ser una alternativa viable teniendo en cuenta las diferentes respuestas encontradas entre los genotipos evaluados en condiciones de campo. Lograr introducir la resistencia parcial de algunas accesiones en materiales de interés productivo significaría un fundamental aporte para el manejo integrado de la enfermedad.

Existen diferencias significativas en la respuesta a *P. destructor* de acuerdo al ciclo fenológico. Las accesiones de día largo fueron más resistentes con respecto a las de día corto y día intermedio.

Existen diferencias significativas en la respuesta a *P. destructor* entre accesiones de un mismo ciclo fenológico, en materiales genéticos de día largo y día intermedio, destacándose la accesión 9104, seguidas por las accesiones 8823,8902 y 8815.

7. RESUMEN

Con el objetivo principal de estudiar el comportamiento ante *Peronospora destructor*, 27 poblaciones locales de cebolla (*Allium cepa*) pertenecientes al banco de germoplasma de Facultad de Agronomía y los cultivares comerciales INIA Colorada y Pantanoso del Sauce CRS, fueron evaluados en un ensayo realizado en el Centro Regional Sur de la Facultad de Agronomía en 2007. Se observó la existencia de variabilidad en la respuesta a *P. destructor*. En todos los casos las poblaciones locales o cultivares mostraron susceptibilidad al patógeno, aunque con diferencias significativas en las curvas de progreso de la enfermedad de cada población. La discriminación de los materiales genéticos por grupo fenológico permitió identificar distintos comportamientos frente al patógeno para cada grupo, observándose menor susceptibilidad de las accesiones de día largo con respecto a las de día intermedio y día corto. El análisis intra-grupo mostró diferencias importantes en los materiales de día largo. La accesión 9104 presentó el mejor comportamiento ante la enfermedad, con un retraso en el momento de la infección (progreso de la incidencia) y una baja tasa inicial de progreso de la enfermedad. Los materiales 8902, 8823 y 8815 también se diferenciaron significativamente por su menor tasa de progreso de la enfermedad medida a través de la incidencia. De manera complementaria, la severidad mostró una asociación positiva con los niveles de incidencia, en concordancia con lo cual las accesiones 9104, 8902, 8823 y 8815 presentaron también bajos porcentajes de severidad. Las diferencias encontradas entre los distintos grupos fenológicos podrían estar basadas en la hipótesis de que un aumento de susceptibilidad estaría relacionado al comienzo de la bulbificación. Por lo tanto, el período de mayor susceptibilidad ocurriría en condiciones ambientales más predisponentes para el desarrollo de la enfermedad en aquellos materiales de día corto e intermedio. Otra hipótesis estaría basada en la existencia de mecanismos de resistencia incompleta o parcial en las accesiones de mejor comportamiento. Esto podría explicar las diferencias encontradas en la tasa de progreso de la enfermedad, así como en el retraso de la infección que presentaron algunos materiales. Esta explicación de los resultados se sustenta en que también se encontraron diferencias intra-grupo en el comportamiento ante la enfermedad, las cuales no pueden explicarse a partir de diferencias en el estado de desarrollo. Lograr introducir la respuesta favorable que presentan algunas accesiones ante el patógeno en materiales de interés productivo significaría un fundamental aporte para el manejo integrado de la enfermedad. Las diferencias encontradas en los valores de incidencia y severidad demuestran la existencia de materiales menos susceptibles que pueden utilizarse en futuros trabajos de mejoramiento genético. En este modo de resistencia están involucrados mecanismos de expresión genética controlados por genes menores de expresión cuantitativa que podrían

introducirse en otros materiales genéticos de día corto y día intermedio mediante cruzamientos y selección recurrente. El desarrollo de materiales con mayor resistencia reforzaría y ampliaría las medidas de control cultural, y posibilitaría mejorar la eficacia de las intervenciones con control químico.

Palabras clave: *Allium cepa*; *Peronospora destructor*; Recursos Genéticos; Incidencia; Severidad.

8. SUMMARY

Aiming to evaluate the response to downy mildew (*Peronospora destructor*), 27 landrace onion (*Allium cepa*) populations from the genebank of Faculty of Agronomy (University of the Republic, Uruguay), and two cultivars (INIA Colorada and Pantanoso del Sauce CRS) were evaluated in a field trial carried out at Centro Regional Sur (Facultad de Agronomía) in 2007. Variability in the response to *P. destructor* was observed. In all cases, landraces and cultivars were susceptible to this pathogen, though disease progress curves for each accession significantly differed. Landraces were classified in phenological groups that differed in their response to downy mildew. Long-day accessions showed lower susceptibility in comparison with intermediate- and short-day accessions. Landrace 9104 had a delay in infection timing (incidence progress), as well as lower initial disease progress rate. Accessions 8902, 8823 and 8815 outstood for their significantly lower progress in incidence. In line with these observations, downy mildew severity was positively correlated with incidence. As a consequence, accessions 9104, 8902, 8823 and 8815 presented the lowest severity values as well. Differences between phenological groups may be a consequence of the fact that the response to the disease would be related to bulbing onset. Therefore, high susceptibility period for intermediate- and short-day onion accessions would occur under environmental conditions more favourable to the disease. Another hypothesis would be based on mechanisms of incomplete or partial resistance present for those accessions with better behaviour. This hypothesis would explain significant differences within phenological groups in infection timing and disease-progress rate. Introduction of favourable response observed in some accession into improved onion cultivars can be a remarkable contribution towards an integrated disease management. Differences among landraces in downy mildew incidence and severity mean that less susceptible accessions may be used as resistance sources in future onion breeding. This observed type of resistance would be based on mechanisms controlled by minor genes with quantitative expression. These genes could be introduced into the short- and intermediate-day gene-pools. Downy mildew resistant onions will empower and broaden cultural control of the disease, and will improve the efficacy of chemical interventions.

Keywords: *Allium cepa*; *Peronospora destructor*; Genetic resources; Incidence ; Severity.

9. BIBLIOGRAFÍA

1. AGRIOS, G. N. 1995. Fitopatología. 2ª ed. México, UTEHA. 838 p.
2. ALDABE, L. 2000. Producción de hortalizas en Uruguay. Montevideo, Uruguay, Epsilon. 269 p.
3. ALONSO LA CRUZ, A.; RIVA CAROZO, G. 1999. Comparación de la susceptibilidad de poblaciones locales y variedades de cebolla a podredumbres de bulbos en poscosecha. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 83 p.
4. ALLARD, R. W. 1980. Principios de la mejora genética de plantas. 4ª. ed. Barcelona, Omega. 498 p.
5. ARBOLEYA, J. 2005. Crecimiento y fisiología de la cebolla. In: Arboleya, J. ed. Tecnología para la producción de cebolla. Montevideo, INIA. pp. 17-30 (Boletín de Divulgación no.88).
6. ARIAS, A.; PELUFFO, S. 2001. Crecimiento y rendimiento de tres cultivares de cebolla (*Allium Cepa* L) de diferente ciclo en diferentes localidades y fechas de siembra. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 80 p.
7. BREWSTER, J.L. 1977. The physiology of the onion. Horticultural Abstracts. 47 (1): 17-23.
8. CARAMBULA BARJA, A.M.; PEREZ SEVERO, L. 1988. Monitorización de esporas en relación a factores ambientales y su empleo en la racionalización del control químico en enfermedades fungosas en cebolla sintética 14. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 140 p.
9. CHAVES, M.S.; MARTINELLI, J.A.; FEDERIZZI, L.C. 2004. Resistência quantitativa à ferrugem da folha em genótipos de aveia branca: II – Avaliação de componentes de resistência. Fitopatologia Brasileira. 29: 47-55.
10. CHUPP, C.; SHERF, A. 1960. Vegetables diseases and their control. London, Constable. 693 p.

11. FERNANDEZ VALIELA, M.V. 1975. Introducción a la Fitopatología; bacterias fisiogénicas, fungicidas, nematodos. Buenos Aires, INTA. 821 p.
12. GALEANO, P. 2009. Resistencia a patógenos fúngicos en plantas: rol de enzimas implicadas en las respuestas de defensa. Tesis Licenciatura en Bioquímica. Montevideo, Uruguay. Facultad de Química. 42 p.
13. GALVAN, G. 2003. Recursos genéticos. In: García, M.; Rodríguez, A. eds. Producción orgánica. Aportes para el manejo de sistemas ecológicos en Uruguay. Montevideo, Medios. cap. 4, pp. 88-108.
14. _____.; GONZALEZ, P.; REGGIO, A. 2004. Onion leaf blight caused by *Botrytis squamosa* in Uruguay and the differential response of local cultivars. *Allium Improvement Newsletter*. 13: 51-54.
15. _____.; GONZALEZ, H.; VILARO, F. 2005. Estado actual de la investigación en poblaciones locales de hortalizas en el Uruguay y su utilización en el mejoramiento. *Agrociencia*. 9 (1-2): 115-122.
16. _____. 2007. Screening onions and related species for resistance to anthracnose (*Colletotricum gloeosporioides* Penz). In: Miranda, M.; Lebeda, A. eds. Disease resistance; mass screening techniques for banana and other crops. s.l., IAEA/FAO. s.p.
17. GONZALEZ IDIARTE, H. 1999. Pérdida y recuperación de cultivos hortícolas en Uruguay. In: Biodiversidad, sustento y culturas. Montevideo, s.e. s.p.
18. HEAT, M.C. 1981. A generalized concept of host-parasite specificity. *Phytopathology*. 71: 1121-1123.
19. HILDEBRAND, P.D.; SUTTON, J.C. 1982. Weather variables in relation to an epidemic of onion Downy Mildew. *Phytopathology*. 72. (2): 219-224.
20. HOWELL, J.T.; DAVIS, M.R. 2005. Plant defense mechanisms against fungal pathogens: polygalacturonase inhibitor proteins. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 27: 5-15.
21. HÜCKELHOVEN, R. 2007. Cell wall-associated mechanisms of disease resistance and susceptibility. *Phytopathology*. 45: 101-127.

22. JIMÉNEZ DÍAZ, R. M. 1996. Interacciones planta-hongo: Mecanismos de infección, patogénesis y resistencia. *In*: Llácer, M.; López, M.M.; Trapero, A.; Bello, A. eds. Patología vegetal. s.l., Sociedad Española de Fitopatología. pp. 739-769.
23. JONES, J.D.G.; DANGL, J.L. 2006. The plant immune system. *Nature*. 444: 323-329.
24. KASEK, R.; MELOGNIO, R. 1995. Influencia de la época de siembra y de la densidad de plantación en el rendimiento y calidad de bulbillos de cebolla (*Allium cepa* L.) para propagación. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 82 p.
25. KELLER, H.; HOHLFELD, H.; WRAY, V.; HAHLBROCK, K.; SCHEEL, D.; STRACK, D. 1996. Changes in the accumulation of soluble and cell wall-bound phenolics in elicitor-treated cell suspension cultures and fungus-infected leaves of *Solanum tuberosum*. *Phytochemistry*. 42: 389-96.
26. KOFOET, A.; ZINKERNAGEL, V. 1989. Resistance to downy mildew *Peronospora destructor* (Berk. Casp.) in *Allium* species. *Journal of Plant Diseases and Protections*. 97(1): 13-23.
27. LEACH, C. M.; HILDEBRAND, P.D.; SUTTON, J.C. 1982. Sporangium discharge by *Peronospora destructor*; influence of humidity, red-infrared radiation and vibration. *Phytopathology*. 72(8): 1052-1056.
28. McLUSKY, S.R.; BENNETT, M. H.; BEALE, M.H.; LEWIS, M.J.; GASKIN, P.; MANSFIELD, J.W.; 1999. Cell wall alterations and localized accumulation of feruloyl-3-methoxytyramine in onion epidermis at sites of attempted penetration by *Botrytis allii* are associated with actin polarisation, peroxidase activity and suppression of flavonoid biosynthesis. *Plant Journal*. 17: 523-34.
29. MAESO, D.; ARBOLEYA, J.; FERNANDEZ, S.; SUAREZ, C.; MEDINA, V. 2000. Evaluación de un sistema de pronóstico para el control de enfermedades foliares en diferentes cultivares de cebolla. *In*: Jornada Resultados Experimentales de Ajo y Cebolla (2000, Las Brujas). Memorias. Montevideo, INIA. pp. 17-29 (Actividades de Difusión no. 223).

30. _____. 2004. Recomendaciones para el uso de sistemas de pronóstico de enfermedades foliares en cebolla en la zona sur del Uruguay. . Montevideo, INIA Las Brujas . s.p. (Hoja de Divulgación no. 90).
31. _____. 2005. Enfermedades del cultivo de cebolla. In: Arboleya, J. ed. Tecnología para la producción de cebolla. Montevideo, INIA. pp. 167-172 (Boletín de Divulgación no. 88).
32. _____; GONZALEZ, P.; ARBOLEYA, J.; FERNANDEZ, A.; ZIGNAGO, A. 2008. Determinación de fuentes de inóculo del mildú de la cebolla (*Peronospora Destructor*) y su influencia sobre el ataque de la enfermedad. In: Jornada Resultados Experimentales de Ajo y Cebolla (2000, Las Brujas). Memorias. Montevideo, INIA. pp. 63-71 (Actividades de Difusión no. 533).
33. MARQUISA, S.; MOLA, C. 1999. Conservación poscosecha de dos cultivares de cebolla (*Allium cepa* L.) afectada por la época de siembra y la localidad. Tesis Ing. Agr. Facultad de Agronomía. Montevideo, Uruguay. 105 p.
34. MESSIAEN, C. M.; LAFON, R. 1968. Enfermedades de las hortalizas. Barcelona, España, Oikos-Tau. 361 p.
35. MODERNELL, R. 2007. Guía para la protección y fertilización vegetal. Montevideo, Uruguay, Sata. 479 p.
36. MUKERJI, K.G. 1975. *Peronospora destructor*. CMI Descriptions of Pathogenic Fungi and Bacteria. no. 456. s.p.
37. NIEVES, D.; RUIZ, A. 1995. Influencia de la época de siembra, tamaño y posición de los bulbillos en el rendimiento y calidad de los bulbos de cebolla (*Allium cepa* L.). Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 81 p.
38. NIKS, R.E.; LINDHOUT, W.H. 2004. Curso sobre mejoramiento para resistencia durable a patógenos especializados. 3^{ra}. ed. s.l., PREDUZA/Wageningen Agricultural University. 205 p.
39. PEDROSA, R.A.; MAFFIA, L.A.; MIZUBUTI, E.S.G. BROMMONSCHENKEL, S.H. 2004. Components of onion resistance to *Colletotrichum gloeosporioides* . Fitopatologia Brasileira. 29: 606-613.

40. PIKE, L. 1986. Onion breeding. In: Bassett, D. ed. Breeding vegetable crops. s.l., AVI. pp. 367-395.
41. QUEROL, D. 1988. Recursos genéticos; nuestro tesoro olvidado. Lima, Peru, Industrial Gráfica. 218 p.
42. RIVIERE, M.P.; GALIANA, E. 2007. Resistance to pathogens and host development stage; a multifaceted relationship within the plant Kingdom. *New Phytologist*. 175: 405-416.
43. ROBA, M. A.; ROMEO, J, A. 1991. Evaluación fonológica y agronómica de cuatro poblaciones locales de cebolla destinadas a conservación post- cosecha. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 102 p.
44. SANCHES MONJE, P. 1974. Fitogenética; mejora de plantas. Madrid, INIA. 456 p. (Monografías no. 12).
45. SAS INSTITUTE. 2005. SAS Online, Doc 9.1.3. (en línea). Cary, NC. s.p. Consultado may. 2009. Disponible en <http://support.sas.com/onlinedoc/913/docMainpage.jsp> Incluir.
46. SCHWARTZ, H. F.; MOHAN, K. 1996. Compendium of onion and garlic diseases. St. Paul, MN, APS. 54 p.
47. SCHOLTEN, O.E.; VAN HEUSDEN, A.W.; KHRUSTALEVA, L.I.; BURGER-MEIJER, K.; MANK, R.A.; ANTONISE, R.G.C.; HARREWIJN, J.L.; VAN HAECKE, W.; OOST E.H.; PETERS, R.J.; KIK, C. 2007. The long and winding road leading to the successful introgression of downy mildew resistance into onion. *Euphytica*. 156: 345-353.
48. SMITH, I. M.; DUNEZ, J.; LELLIOT, R. A.; PHILLIPS, D. H.; ARCHER, S. A. 1992. Manual de enfermedades de las plantas. Madrid, España, Mundi-Prensa. 671 p.
49. STOW, J. R. 1976. The effect of defoliation on storage potencial of bulbs of de onion (*Allium Cepa*). *Annual Apple*. 84 (1): 71-79.
50. TAKKEN, F.L.; ALBRECHT, M.; TAMELING, W.I. 2006. Resistance proteins; molecular switches of plant defence. *Opinion in Plant Biology*. 9: (4) 383-390.

51. TIGERSTEDT, P.M. 1996. Guest editorial. In: EUCARPIA Congress on Adaptation in Plant Breeding (14th., 1996, Jyvaskyla, Finlandia). Proceedings. Euphytica. 92 (1-2): vii.
52. URUGUAY. MINISTERIO DE GANADERÍA, AGRICULTURA Y PESCA. DIRECCION DE INVESTIGACIONES AGROPECUARIAS. 2007a. Encuestas hortícolas 2007, zona Sur y litoral Norte. Montevideo. 30 p. (Boletín Informativo. Serie Encuestas no. 263).
53. _____. _____. PREDEG. 2007b. Programa de Producción Integrada. Normas de Producción Cebolla. Zona Norte - Uruguay. (en línea). Montevideo. s.p. Consultado jul. 2008. Disponible en http://www.inia.org.uy/online/files/basesdatos/file_18052009104345.pdf.
54. WALKER, J. C. 1965. Patología vegetal. Barcelona, España, Omega. 818 p.
55. VAN DOORN, 1959. Onderzoekingen over het optreden en de bestrijding van valse meeldauw (*Peronospora destructor*) bij uien. European Journal of Plant Pathology. 65(6): 193-255.
56. VILARO, F.; VICENTE, E.; PEREYRA, G.; RORIGUEZ, G. 2005. Cultivares y mejoramiento genético en cebolla. In: Arboleya, J. ed. Tecnología para la producción de cebolla. Montevideo, INIA. pp. 31-42 (Boletín de Divulgación no. 88).
57. YARWOOD, C.E. 1943. Onion downy mildew. Hilgardia. 14: 595-691.