

Patataren nematodo kiste-sortzailea

Asier Fullaondo

Genetika, Antropologia Fisikoa eta Animalien Fisiologia Saila
Medikuntza eta Odontologia Fakultatea / Euskal Herriko Unibertsitatea
Leioako Campusa, LEIOA, 48940 Bizkaia
ggpfuela@lg.ehu.es

Laburpena: *Globodera rostochiensis* eta *G. pallida* espezieak patataren nematodo kiste-sortzaile taldea osatzen dute. Bi espezie hauek landare-bizkarroi talde garrantzitsu bat dira. Patata nekazari-produktu garrantzitsua izanik berarekin zer ikusia duten bizkarroi guztiak interesgarri gertatzen dira. Aztergai hartu ditugun nematodoak beste hainbeste bizkarroi bezala historia interesgarri bat erakutsi izan du.

ZERGATIK IKASI NEMATODO HAU?

Patataren nematodo kiste-sortzaile (PNKS) izenak *Globodera rostochiensis* eta *G. pallida* nematodoen espezieak biltzen ditu. PNKS landare-bizkarroi talde garrantzitsua da klima epeletako nekazaritzan kalte ugari sortzen duelako. Nematodoek patataren ekoizpenean eragiten duten kaltea oso garrantzitsua da bai kuantitatiboki (ekoizpen-galerak), zein alde kualitatibotik (arazo fitosanitarioak). Bigarren ikuspegia bereziki eragiten du ereite-patata ekoizle diren eskualdeetan; nematodo hauen presentziak lur-sail batean ziurtagiri fitosanitarioen lorpena eragozten du eta ziurtagiri hauek ezinbestekoak dira ereiteko patataren ekoizpena eta salmenta baimentzeko.

Patataren ekoizpenaren murrizketa 3 aldagairen menpekota da, bizkarroi-populazioa, kutsadura maila eta lursailean ereindako patata-barietatearen araberakoa. Nematodo hauek egindako kaltearen balorazioa zaila da, eskualde guztiei ez baitie berdin eragiten. Adostasuna dago mundu mailan galerak ekoizpenaren % 10a direla [1];hala ere, Brownek 1969 [2] kalkulatzan zuen 20 gazte-forma/g kutsadura-mailak, hektareako 2 tonen murrizketa eragin zezakeela eta oso kutsadura altuak ekoizpena % 80an murriztu zezakeela (ikus 1.irudia).



1. irudia. Lursail batean nematodo hauek sortzen duten ekoizpenaren murrizketa.

Ekoizpenaren galeraz gain, koarentenapeko Landare-bizkarroiak izateak bestelako eragina dauka: mugak ezartzen ditu nematodo hau atzeman den lursailaren erabilpenean, besteak beste, *Solanum* familiako landareen ereinketa-debekua 10 urtez, lursailaren zainketa berezia, eta berrereiteko diren landareen aurkako ereinketa-debekua. Nematodo hauen barreiadura ekidetea da debeku hauen guztien helburua. Argi dago beraz, nematodo hauek eragiten duten kalte ekonomikoak direla beraien ikerketa bultzatzen duten eragile nagusiak.

PATATA HEGO AMERIKETAN JATORRIA BADU, NOLA AGERTU DA BIZKARROI HAU EUROPAN?

Nematodo hau patataren derrigorrezko bizkarroia da, patatarik ezean ezin baitu bere bizizikloa aurrera eraman; hau dela eta, nematodoa Europan patatarekin batera sartu behar izan zela ez dago zalantzarik. Nematodo hauek Europan zehar izan duten historia patatari lotua dago.

Patata Espainian XVI. mendearen erdialdean sartu zen (1560-1575) [3], eta ondoren Europa guztitik barreiatu eta bertako biztanleentzat janari-iturri garrantzitsua bilakatu zen. Patataren jatorria hego Amerikako Andeetako bi eskualdeetan kokatzen da: Txile hegoaldean eta Ekuador eta Peruko lurralde garaietan [4][5].

Ez dago zalantzarik nematodoa patatarekin batera sartu zela baina hala ere, nematodoa ez zen atzeman Europan xx. mendearen hasiera arte. Gertaera honek zenbait zalantza sortu zituen; jakin badakigu nematodo hauen ugaltze-tasa erlatiboki txikia dela, eta zenbait urte behar direla beraien presentzia nabarmena egiteko lursail jakin batean; hala ere, 300 urte behar izateak larregi zirudien [6]. Hau dela eta, beste azalpen batzuen bila jo zuten ikerlariek eta nahiko erraz aurkitu ere.

Nematodo hauen Europaren kolonizazio eta barreidarurarako erabakigarria izan zen patatak duen beste bizkarroi baten eragina. XIX. mendeko erdialdean Europa mailako *mildiu* (*Phytophthora infestans*) izurritea gertatu zen. Garai horretan Irlandan gertatutako gosetea izan zen izurrite honek ekarri zuen ondorioz larriena.

Patatak jasaten zuen mildiu-izurritearen kontra egiteko, onddo honekiko jasankorrek ziren patatak garatzea zen aukerarik egokiena, izurritearen aurka egiteko, eta horretarako, Hego Ameriketako patata-sarrera prozesu berri eta kuantitatiboki garrantzitsua gertatu zen. Patata-sarrera berri horiek batez ere Alemania eta Ingalaterrako inportatzaileen bidez egin zen. [7][8]. Garai horretan Europara ekarri ziren patata berriek bideragarri egiten zuten mildiuarekiko jasankorrek ziren patata-barietate berriak lortzea eta barietate hauek Europan zehar barreiatu; horrela mildiu-izurritea gutxitu zuten [7]. Hego Ameriketako patata berrien sarrera eta ondoren behatutako nematodoaren agerpena ez dira zorizko gertaerak izan. Nematodo honek patatak bezala Hego Ameriketan baitu bere jatorria. Beste zehaztapen batzuek ere hipotesi honen alde egiten dute: adibidez, nahiz eta espainiarrak patatak ekartzen lehenak izan, nematodo hauen presentzia ez zen lehenengoz Espainian atzeman. Alemanian eta Ingalaterran ikusi zen lehendabizi eta ez dirudi zorizko kontua mildiuarekiko jasankorrek ziren patata-barietateak erein ziren lursailetan ikusi izanak.

Espainian nematodo hauen presentzia dexente beranduago atzeman zen. Oostembrikek 1950ean jaso zituen Europako lehenengo zoldura-lekuak eta urtea [6]: Alemania (Rostock, 1913), Eskozia (1913), Ingalaterra (Yorkshire, 1917), Irlanda (1922), Suedia (1922), Danimarka (1928), Holanda (1938), Finlandia (1946), Frantzia (1948) eta Belgika (1949). Cañizok 1960an egin zuen bestalde Espainian aurki daitekeen nematodo hauen inguruko lehengo bibliografia-erreferentzia [9]. Nematodo hauen historia ondo ulertzeko bere bizizikloaren ezaugarriak ezagutu behar dira.

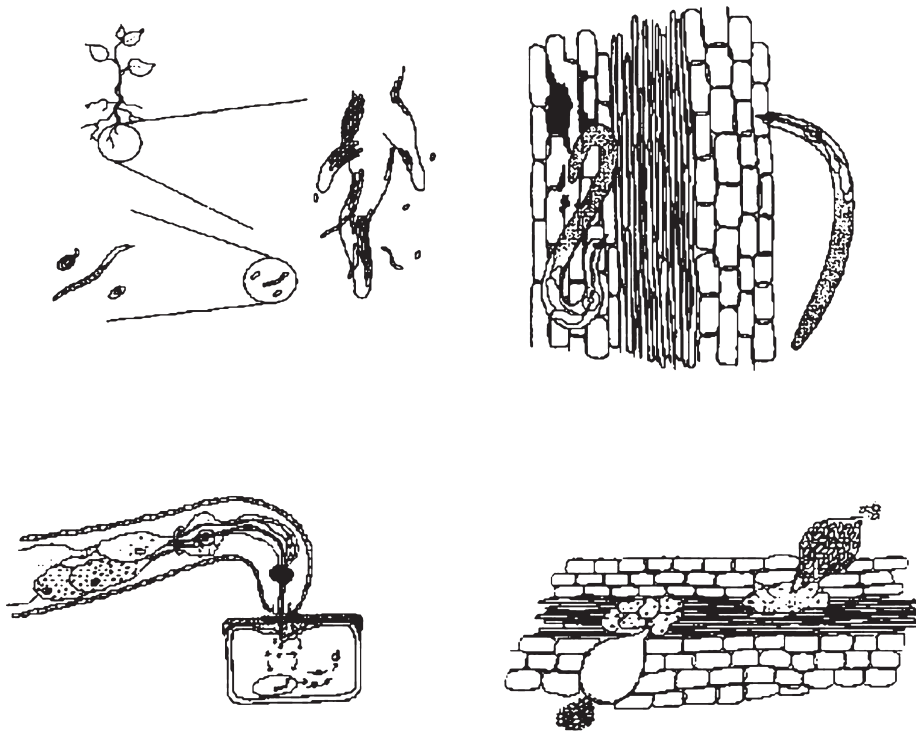
NPKS-EN BIZIZIKLOA

PNKS-ak, landare bizkarroietako batzuk dira; derrigorrezko bizkarroiak dira. Horrek, bere mugikortasun murrizari lotuta, jasankortasun-egiturak sortzea ekarri du, era honetan ostalaria ez dagoeneko epeak jasangarriak egi-

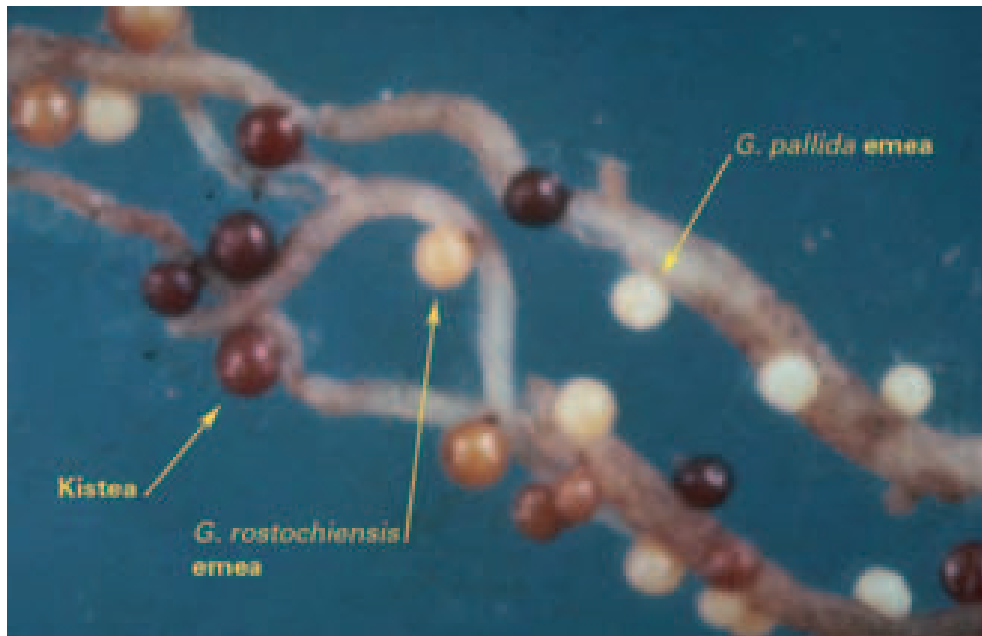
teko. Eta inolako zalantzarik gabe jasankortasun-forma oso egoki bat aurkitzeak beraien arrakasta handitu du eta munduan zehar bizkarroi modura barreiatu da. Kistearen egitura da ostalari gabeko epeak jasateko jasankortasun-erarik egokiena eta Tilienkido heteroideoetan baizik ez da azaltzen; hain zuzen, talde honen taxonomian kistea ezaugarri gakoa izan da. Kiste-egituraren hainbat definizio proposatu izan dira eta honek lagundu du nematodo talde honen ez-egonkortasun taxonomikoan; honetaz gain, espezie berriak deskribatu direla berehala [10]. Oinarrian kistea nematodo emeak sortzen duen egitura bat da. Emeak bere gorputza inguratzen duen kutikula zurrun bat sortzen du. Egitura honetan, ernaldutako arrautzak mantenduko dira emea hil ondoren. Arrautzez betetako arrautza bat dela esan genezake.

Nematodo hauek, beste bizkarroiek bezala, ostalariaren ezaugarriekin doitu dute bere bizizikloa patata-uzta bakoitzean osatzen da [11], patataren garapenarekin batera, nahiz eta aldaketa txikiak egon daitezkeen ingurune baldintzen arabera. Klima epeleko lursailetan zikloaren iraupena 90 egun ingurukoa da gazte-formen irteera gertatu ostean [12][13]. Gazte-formen irteera hori ereinketaren ostean gertatzen da (maiatza inguruan), sustraiaren barnean nematodo kopuru gehienezkoa irteera gertatu eta 6 astera ikusten da. Emeak sustraietan ikus daitezke patata-loratze prozesuarekin batera (uztailean zehar). Ez dago adostasunik patata-ziklo bakarrean bi nematodo-belaunaldi gertatzeko aukeraren inguruan, baina autore batzuk baldintza berezietan (biziziklo luzeko patata ostalaria denean edo 25°C-tik azpiko lur hezeetan) bigarren nematodo-belaunaldia egon litekeela diote, guztiz ziurtatu gabe [14][15]. 2. irudian PNKS-en bizizikloaren atal garrantzitsuenak laburbiltzen dira eta 3. irudian *G. rostochiensis* eta *G. pallida*-ren emeen arteko kolore-desberdintasunak azaltzen dira.

A) Kiste barnean dauden arrautzetatik (100-600 bitartean) «gazte-formak»edo jj2-ak» ateratzen dira, kistetik hurbil dagoen patata-sustrai sumatu ostean. Sustraiak ekoizten duen jariakin batek kimiotaxi prozesu bat jartzen du abian [16]. Mulder eta laguntzaileek, identifikatu zuten zehazki zein molekulak jartzen zuen prozesua abian eta solano eclepin (C27H30O9) izena eman zioten. Nematodoa lurretik mugitzen da sustraira heldu arte, eta sustraiaren ehun espezifikoa bat aukeratzen du. B) PNKS-ak endoparasitoak dira eta sustraiaren barnean sartzen dira; horretarako estiletea erabiltzen dute era mekanikoan sustrai puskatzeko; honi entzimen eragina gehitu behar zaio. Nematodoa sustrai barrena mugitzen da jaki-iturria izateko aukeraturako zelula espezifikoa aurkitu arte [17][18]. Mekanismo honetan parte hartzen dute jasankortasunaz eta birulentziaz arduratzen diren geneak. Une honetan ezinbestekoa da ostalari eta nematodoaren arteko espezifikotasuna. Izan ere, hau egokia ez bada sustraiak jj2-en kanporatzea eragiten du. C) Espezifikotasuna egokia bada, jj2-ak bere janari-iturria izango den zelula aukeratu du. Nematodoak janari-zelula moldatuko du eta sinzitio zelula bilakarazi. Nematodoek landare-zelulen geneen adierazpena moldatzen dute.



2. irudia.



3. irudia. *G. rostochiensis* eta *G. pallida* emeak eta kistek patata sustraia batean.

Nematodoaren presentziak zelula moldatuta mantentzen du. Une honetan jasankortasun- eta birulentzia-geneek parte hartzen dute. Zelularen molda-pena ostalari eta j2 kide gazteen arteko espezifikotasuna egokia bada soilik izango da posible[19]. D) Nematodoa zelula barnean garatzen da eta sexu-desberdintzea gertatzen da. Arra sustraitik ateratzen da eta emearen bila doa; emea aldiz sustraiaren mantentzen da, baina bere gorputza sustraiaren kanpoaldera ateratzen du. Badirudi emeak arrek erakartzen dituen substantziaren bat jariatzeko dutela. Hainbat lanek proposatu dute balitekeela eme bat ar desberdinekin ernaltzea eta era berean ar batek hainbat eme ernaltzea, 1998an argitaratutako lan batek hau horrela ez dela frogatzen du [20]. Sexuaren determinazioa epigenetikoa da, hots, sexua ez da ernalketa unean finkatzen. Inguruneke baldintzak edo landarearen jasankortasun-geneek nematodoen sexua finkatzeko ahalmena dute. Ar eta eme proportzioak 1:1 balioetik desbideratuz[21].Kopula egin ostean arra hil egiten da eta eme ernaldua kistea garatuko duen kutikula sortzen hasten da. Emea ere hil egiten da eta arrautzak kistearen barnean mantentzen dira, biziziklo berriz hasten da.

LEHENENGO HURBILKETA ETA LEHENENGO ARAZOA PNKS NEMATODOEKIN: TAXONOMIA-SAILKAPENA

Jakina denez nematodoen taxonomia ez da erraza, ez dagoelako ezau-garri morfologiko nahikorik klasifikazio erraz eta zehatza egiteko eta PNKS-ak ez dira horretan salbuespena. Nematodo honi erreferentzia egiten dion lehena Kühn izan zen 1881. *Heterodera schachtii* nematodoa erremolatxa landarearen bizkarroi den nematodo kiste-sortzailea da eta Europan alde aurretik ezaguna zen. PNKS-en kistearen presentzia *Heterodera schachtii* nematodoaren bariatetatzat hartzea eragin zuen. 1923an, Wollenweber-ek PNKS-ei espezie izaera ematea proposatu zuen eta *Heterodera rostochiensis* izena iradoki zuen; horretarako, Rostock izenetik abiatu zen, Alemaniako hiri horretan deskribatu baitzen nematodoa. Aldaketa honen arazoia nematodo hauek *Solanum* familiako landareekiko zuten espezifikotasunean oinarritzen zen.

Proposamen hau ez zen guztiz onartu, 1940 urtean Franklinek beste espezie bat zela frogatu zuen arte [22], 19 urte beranduago Skarbilovichek [23] *Heterodera* generoaren barnean *Globodera* azpigeneroa definitu zuen; aldaketa honen oinarria kistearen forma globularrean zegoen, forma hau *Heteroderak* agertzen duen kiste obalatuarekin alderatuz oso desberdina zelako. 1971n Greenek [24], hainbat nematodo-populazioen azterketa morfometrikoa egin zuen eta kistearen formak islatzen zuen desberdintasuna ere, nematodoen morfometriari behatu zuen; zehaztapen berri hauek *Globodera* azpigeneroa finkatzeko aukera eman zuten.

1970ean Jones eta laguntzaileek [25] iradoki zuten PNKS-en barruan espezie ezberdinak egon zitezkeela. Hipotesi honen oinarria patataren hobekuntza lanetan zegoen; garai horretan hainbat lan egin ziren nematodo hauekiko jasankorrak ziren patata-barietateak sortzeko. Jasankortasun-iturri garrantzitsua *Solanum tuberosum andigena* azpi-espeziean aurkitu zen. Jasankortasun-iturri hori aurrerantzean, H1 deitu zen (H1 geneak sortua). *Heterodera (Globodera) rostochiensis* populazio batzuek jasankortasuna gainditzeko ahalmena zuten. Ordutik «patotipo» hitza erabiltzen hasi zen, termino hau erabiltzen da patata barietate edo klonetan sartutako jasankortasun-geneak gainditzeko ahalmena agertzen zuten nematodo populazioak identifikatzeko.

Nematodo-populazioen azterketa sakonago batek erakutsi zuen bazeudela desberdintasunak patotipoen artean, hala nola, emearen kolore-aldaketa kistearen garapenean zehar, mikromorfometria eta abar. Erabakigarriak izan ziren Bowman eta Rossek [26], eta Parrotek 1972an [27] egin zituzten hibridazio-saioak. Hibridazio-saioetan oinarrituz, Parrotek 3 patotipo bereizi zituen: A, nematodoa «urre kolorekoak», eta B eta E, nematodo «zurbilak».

Izen bi hauek erreferentzia egiten zioten emearen gorputzak kistea sortzeko prozesuan jasaten zuen kolore aldaketari. AxB eta AxE patotipoen gurutzamenduetatik progenie ez emankorrak agertzeak *Globodera* azpigeneroa bi espezieetan banatzea ekarri zuen: *Heterodera (Globodera) rostochiensis* eta *Heterodera (Globodera) pallida*. Urte berean Stonek deskribatu zuen *Heterodera (Globodera) pallida* PNKS-aren bigarren espezie bat bezala; emeek kiste-sorreran zehar hori koloreko faserik ez izatea aurkeztu zuen espeziearen ezaugarri nabarmenentzat. Azkenik *Globodera* azpigeneroak genero maila hartu zuen, ikusi baitzen kutikulak berezitasun propioak zitutela [28]. Aldaketa hau ez zen guztiz onartua izan 1975 arte; urte horretan, Behrensek [29] *Globodera* eta *Heterodera* generoak sortu zituen eta hirugarren genero bat deskribatu zuen *Punctodera*.

Taxonomia arazoak nahiko ez eta patotipoen agerpenak sailkapena zailtzen dute.

Taxonomia-ikerketa alde batera utzita, denbora tarte honetan nematodo hauen aurkako borroka gogorra egin dute nekazariak, hainbat tresna eta baliabide erabiliz izurritea geldiarazteko. Patata-barietate jasankorren erabile-ra da baliabide interesgarrienetako bat. Arazoak konpontzeko era egokia eta garbia dela zirudien, baina estrategia horrek ageriago utzi du nematodo hauen konplexutasuna. Stonek, 1972an *G. pallida* espeziea deskribatu zuenean, *G. rostochiensis* eta *G. pallida* espezie bikiez hitz egiten hasi zen [30], eta argi ikusi zuen espezie hauen barnean ere aniztasun handia zegoela birulentzia ezaugarriei zegokienean. Horregatik, patotipo hitzaren definizio zehatza behar zela adierazi zuen eta patotipoen inguruko nomenklatura es-

tandarizatu baten beharra aldarrikatu zuen era berean. Argi zegoen garai horretan espezie bakoitzaren barruan bazeudela birulentzia-ezaugarrietan desberdintasunak, nahiz eta askotan desberdintasun horiek oso argiak ez izan. Birulentzia-ezaugarriak oso kontu garrantzitsuak eta korapilotsuak dira. Azken finean birulentzia mota bakoitzari erresistentzia-indar bat kontrajartzen zaiolako eta hau posible da ostalari eta bizkarroiaren arteko koeboluzio prozesua medio [31][32]. Prozesu horretan *Solanum* familiak jasankortasun-geneak lortuko zituen eboluzioan zehar, eta hauei aurre-egiteko nematodoetan birulentzia gene berriak garatuko eta bukaera gabeko prozesu bat abian jarriko zen.

Nematodoei dagokienean, birulentzia-ezaugarriek ez dute barreiaketa homogeneoa. Izan ere, populazio bakoitzak bere birulentzia-ezaugarri propioak erakusten ditu. Patotipo berekotzat jotzen dira erresistentzia-iturri jakin bat gainditzeko ahalmena duten nematodo-populazioak. Nematodo-populazio horien ugaltze-tasa 1 edo gehiago izan behar da, eta bizizikloa bukatutakoan hasierakoak baino gehiago izan behar dira nematodoak.

Europar patotipo kontzeptua erabili baino 25 urte lehenago, Perun kontzeptu horri erreferentzia egiten zion txosten bat idatzi zen [33]. Sailkapenerako erabilitako patata *S. tuberosum andigena* azpiespezia izan zen. Txosten horretan, *S. tuberosum ssp. tuberosum* ostalari eraginkor bezala jotzen du edozein PNKS- populaziorantz. *S. tuberosum ssp. andigena*-k aldiz, eragozten zuen zenbait nematodo-populazioen ugalketa. Aurkikuntza honek PNKS-ak bi taldetan edo patotipotan banatzea baimendu zuen birulentzia-ezaugarrien arabera. *Andigena* azpiespeziean aurkitutako jasankortasuna H1 genea izan zen. Europar ere bi patotipo horien populazioak aurkitu ziren A (avirulent) eta B (virulent)[34]. Bi talde hauen azterketak erakutsi zuen A taldeko populazioak oso homogeneoak zirela, nahiz eta jatorri geografiko desberdineko populazioak izan; jasankortasuna gainditzeko ahalmena zuten B populazioak aldiz, heterogeneoagoak ziren. Koeboluzioaren ideia nagusitzen zihoan heinean patata espezie desberdinetan jasankortasun-iturri berriak egon beharko zirela agerian geratu zen eta hauen bila, adoretu ekin zioten patataren hobekuntza-prozedurak parte hartzen zuten ikerlariek.

Horrela, *Solanum*-espezie basatiak aztertu ziren jasankortasun-geneak aurkitu nahian, eta aurkitu ere zenbait espezieetan, nagusiki *Solanum vernei*, *S. multidissectum* eta *S. kurtzianum* espezieetan. Ikerlari bakoitzak bere jasankortasun-iturri propioak erabiltzen zituenez, herrialde bakoitzak bere patotipo-sailkapen propioa garatu zuen, gutxi gorabehera 6 patotipo banatuz. Patotipoen inguruko sailkapenaren anbasari bukaera emateko asmotan nazioarteko lan-talde batek, alegia Ingalaterrako, Alemaniako eta Holandako ikertzaileek osaturiko talde batek ekin zion erronka honi. Nazioarteko eredu baten proposamena izan zen lan-talde honen lorpena. Patotipoen sailkapene-

rako patata-klon espezifiko batzuk finkatu ziren, zeintzuek nematodo-populazioak patotipoetan banatzeko aukera ematen zuen [35]. Sailkapen honen arabera *G. rostochiensis* espeziean 5 patotipo bereizten ziren (Ro1-Ro5) eta *G. pallida* espeziean 3 (pa1-Pa3) (ikus 1.taula).

Aldi berean Perun kokatutako Centro Internacional de la Papa (CIP) eta la Molinako Universidad Nacional Agraria-k 56 populazioen azterketan oinarritutako ikerketa egin zuten, 10 patotipo bereiziz[36]. Kort eta laguntzaileek egindako patotipoekin alderatuz, *G. pallida* espeziean zeuden desberdintasunak. Hego Ameriketako patotipo-sailkapenak 3 patotipo agertzen zituen *G. pallida* espeziean Europako patotipo-ereduarekin bat ez zetozenak.

1. taula. Kort-ek eta laguntzaileek 1973an proposatutako sailkapenaren taula laburtua, eta sailkapen honen harremana aurretik erabilitako sailkapenekin. + Batezbesteko ugaltze-tasa >1, - Batezbesteko ugaltze-tasa < 1.

Erresistentzia iturria	Erresistentzia geneak	Patotipoak							
		<i>G. rostochiensis</i>					<i>G. pallida</i>		
		Ro1	Ro2	Ro3	Ro4	Ro5	Pa1	Pa2	Pa3
<i>S. andigena</i> (ex CPC 1673)	H1	-	+	+	-	+	+	+	+
<i>S. kurtzianum</i> (60.21.19)	K1 K2	-	-	+	+	+	+	+	+
<i>S. vernei</i> (58.1642/4)	Poligenikoa	-	-	-	+	+	-	+	+
<i>S. multidissectum</i> (P55/7)	H2	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>S. vernei</i> (62.33.3)	poligenikoa	-	-	-	-	-	-	-	+
Aurreko sailkapenak									
Ingalaterrakoa	A	A					B		E
Holandakoa		A	B	C	F			D	E
Alemaniakoa		Hilthrup	Oberst bach			Harmerz			Frenswegen

PATOTIPOEN EREDUAK BALIAGARRIAK DIRA GAUR EGUN?

Patotipoen sailkapen hauek, hamaika urtean erabili badira ere, arazoak dituzte. Nematodoen sailkapenerako erabilitako jasankortasun-iturrietan datza arazo nagusia. Jasankortasun-iturri horietatik zenbait poligenikoak dira, eta hori dela eta, nematodo-populazioen erantzuna ez da homoginoa, patotipo beraren barruan sartutako populazio desberdinek oso ugaltze-tasa desberdinak izan baititzakete eta ez dirudi hau sailkapena egiteko modu egokia denik. Egun, birulentzia-taldeak delako terminoa eta kontzeptua, gehiagotan erabiltzen da patotipo terminoa baino [37].

Birulentzia-taldeak bereizteko jasankortasun-gene poligenikoak alde batera utzi dira eta gene nagusiak soilik erabili dira. Birulentzia-gene nagusi bakoitzari kontrajartzen zaio jasankortasun-gene bat, nolabaiteko buruz buruko borroka bat bezala. Horrela sailkapen honetan, ugaltze tasa positiboak edo negatiboak egoteak jasankortasuna-genea gainditzeko birulentzia-genea dagoen ala ez adierazten du.

Gene vs. Gene ideian oinarrituta Trudgillek 1985ean [37] ondokoa proposatu zuen: *G. rostochiensis* espeziean birulentzia-taldea bi sortzea, Ro1/4 eta Ez-Ro1/4. Lehenak Ro1 eta Ro4 patotipoak biltzen ditu (H1 genearen jasankortasuna gainditzeko ahalmena ez dutelako) eta bigarrenak Ro2, Ro3 eta Ro5 (H1 genearen jasankortasuna gainditzeko ahalmena dutelako).

Eta *G. pallida* espeziean beste birulentzia-talde bi, Pal eta ez-Pal edo Pa2/3. Pa1 birulentzia-taldekoek ezin dute *S. multisectum* espeziean dagoen H2 genearen jasankortasuna gainditu, eta Pa2/3 taldekoek bai. [38].

Sailkapen honek ez ditu gauzak gehiegi argitzen, batez ere Pa2/3 taldearen birulentzia-ezaugarriak oso anitzak direlako. Pa2/3 talde oso heterogeneoa da, H2 genearen jasankortasuna gainditzeko prozesuan gene desberdin askok eragin dezaketelako. Badirudi azken urteotan sailkapen homogeneo baten ideia baztertu dela, agian zentzurik gabekoa delako. Izan ere, nematodo-populazioak aztertzen ditugunez eta populazio horietako indibiduoak birulentzia-ezaugarriari dagokienean homogeneoak ez direnez, infinitu birulentzia-jokamolde daudela onar genezake, indibiduen portzentaia aldatzen direnean, populazioen ezaugarriak ere aldatzen baitira. Are gehiago, lursail askotan nematodo-espezie biak nahastuak daudela ikusi da, eta espezie baten kontrako patata-bariedade jasankorrek erein eta gero, beste espezieko indibiduoak nagusi egin dira, espezie batek bestea ordezkatzuz.

ETORKIZUNA?

Sailkapen kontuak alde batera utzita azken urteotan izugarritzko lana egin da jasankortasun-iturri berriak aurkitzeko eta hauen erabilgarritasuna finkatzeko. Estrategia hau nematodo-populazioen kontra borroka egiteko estrategiarik egokiena dela uste da. Dagoeneko hainbat jasankortasun-gene berri aurkitu dira, nematodo populazioekiko erresistentzia partzialak edo erabatekoak agertzen dituztenak: H1 genea, Gpa2 (*S. tuberosum* ssp. *andigena* Hawkes CPC1673), A eta B lokusak (*S. Kurtzianum* Bitt. et Wittm.), H2 lokusa (*S. multisectum* Hawkes) Fa eta Fb (Gro1-ekiko baliokideak) eta Gpa6 (*S. spegazzinii*) eta GroV1 (*S. vernei*). Gene hauei guztie beste hainbeste gene batu zaizkie, jasankortasun-gene aukera zabal bat izanik gaur egun hobekuntza genetikorako egitasmoetan erabiltzeko.

Jasankortasun-gene asko aurkitu badira ere, oraindik ere ez da garatu patata-barietate komertzial bat bera ere, populazio guztiekiko jasankortasuna garatzen duena.

Hainbat ikerlarik, pentsatzen dute estrategia egokiena ez dela barietate guztiz erresistenteak lortzea, jasankortasun partziala duten barietateak errezitea baizik. Barietate hauen errotazioak ez luke populazioaren birulentzia aldatuko eta ez litzateke hautespenik gertatuko. Berez, nematoen populazioaren dentsitate txikia mantenduko litzateke.

BIBLIOGRAFIA

- [1] OERKE, E.C., DCHNE, H.W., SCHONBECK, F. eta WEBER, A. 1994. *Crop production and crop protection: estimated losses in major food and cash crops*. Elsevier Science BV, Amsterdam pp.
- [2] BROWN, E.B. 1969. «Assesment of the damage caused to potatoes by potato cyst eelworm *Heterodera rostochiensis* Woll». *Annals of Applied Biology* **63**: 493-502.
- [3] MARGALEF, R. 1945. *Historia de la patata*. Ed. Ibérica, Madrid 68.
- [4] CHRISTIANSEN, J. 1967. *El cultivo de la patata en el Perú*. Universidad Nacional Agraria de la Molina, Lima.
- [5] HOOKER, W.J. 1980. *Compendium of potato diseases*. Centro internacional de la patata, Lima.
- [6] OOSTENBRINK, M. 1950. *Het aardappelcysteaaltje Heterodera rostochiensis Wollenweber; een gevaarlijke parasiet voor de eenzijdige aardappel-cultuur with English summary. Verslagen en mededelingen van de Plantenziektenkundige dienst te Wageningen, No 115*. H. Veenman eta Zonen, Wageningen, The Netherlands.
- [7] ADDENS, N.H. 1952. *Zaaizaad en pootgoed in de Nederlandse landbouw*. PhD Thesis LH-173, Landbouwhogeschool Wageningen. Veenman, Wageningen, The Netherlands.
- [8] DRENTH, A., TURKENSTEEN, L.J. eta GOVERS, F. 1993. «The occurrence of the A2 mating type of *Phytophthora infestans* in The Netherlands; significance and consequences». *Netherlands Journal of Plant Pathology* **99** S3: 57-67.
- [9] CAÑIZO, DEL J. 1960. *Un parasito de la patata eta el tomate, el nematodo dorado*. Ministerio de Agricultura, Hojas divulgadoras N.º 12-60-H, Madrid.
- [10] HOOPER, D.J. 1978. «Structure and classification of nematodes». En SOUTHEY, J.F. Ed. *Plant nematology*. Ministry of agriculture, fisheries and food. Her majesty's Stationary offices, London.
- [11] STANTON, J.M. 1986. «Potato cyst nematode». *Australasian Plant Pathology* **15**: 9-12.
- [12] EVANS, K. 1969. «Changes in a *Heterodera rostochiensis* population through the growing season». *Annals of Applied Biology* **64**: 31-47.
- [13] JONES, F.J. eta JONES, M.G. 1974. *Pest of Field Crops*. London: Arnold, 448 pp.
- [14] GRECO, N., INSERRA, R. N., BRANDONISIO, A., TIRRO, A. eta DE MARINIS, G. 1988. «Life-cycle of *Globodera rostochiensis* on potato in Italy». *Nematologia Mediterranea* **16**: 69-73.

- [15] EVANS, K. eta STONE, A.R. 1977. «A revision of the distribution and biology of the potato cyst nematode, *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*» *PANS* **23**: 178-189.
- [16] MULDER, J.G., DIEPENHORST, P., PLIEGEER, P. eta BRÜGGEMANN-ROTGANS, I.E. 1996. «Hatching agent for the potato cyst nematode» PCT/NL92/00126. United States Patent, paten Number 5. 585. 505, December 17, 1996.
- [17] FORREST, J.M., TRUDGILL, D.L., eta COTES, L.M. 1986. «The fate of juveniles of *Globodera rostochiensis* and *G. pallida* in roots of susceptible and resistant cultivars with gene H1». *Nematologica*, **32**: 106-114.
- [18] MULLIN, B.A., eta BRODIE, B.B. 1988. «Effects of host resistance on the fecundity of *Globodera rostochiensis*». *Journal of Nematology* **20**: 109-112.
- [19] ENDO, 1971. «Nematode-induced syncytia giant cells. Host-parasite relationships of Heteroderidae». B.M. ZUCKERMAN, W.F. MAI and R.A. RHODE Eds. *Plant parasitic nematodes*. Vol. II. «Cytogenetics, Host-Parasite Interactions and Physiology». Academic Press, N. York.
- [20] ROUPPE VAN DER VOORT, J. 1998. *Mapping genetics factors controlling potato/cyst interaction*. PhD. Tesis Wageningen Agricultural University Wageningen, The Netherlands.
- [21] MUGNIERY, D. eta G. FAYET 1984. «Détermination du sexe de *Globodera rostochiensis* Woll et influence des niveaux d'infestation sur la pénétration, le développement et le sexe de ce nematode». *Révue de Nématologie* **7**: 233-238.
- [22] FRANKLIN, M.T. 1940. «On the specific status of the so-called biological strains of *Heterodera schachtii* Schmid». *Journal of Helminthology* **18**: 193-208.
- [23] SKARBILOVICH, T.S. 1959. «On the structure of the systematics of the nematode order Tylenchida Thorne». *Acta Parasitologica Polonica* **7**: 117-132.
- [24] GREEN, C.D. 1971. «The morphology of the terminal areas of the round cyst nematodes, *Heterodera rostochiensis* and allied species». *Nematologica* **17**: 34-46.
- [25] JONES, F.J., CARPENTER, J.M., PARROT, D.M., STONE. A.R. eta TRUDGILL, D.L. 1970. «Potato cyst nematode: one specie or two? ». *Nature* **227**: 83-84.
- [26] BOWMAN, L. A. eta ROSS, H. 1972. «Differentiation between *Heterodera rostochiensis* and an undescribed allied species by female clour morphometrics and pathogenicity». *Nematologica* **18**: 265-213.
- [27] PARROT, D.M. 1972. «Mating of *Heterodera rostochiensis* pathotypes». *Annals of Applied Biology* **71**: 271-273.
- [28] SHEPHERD, A.M., CLARK, S.A. eta DART, P.J. 1972. «Cuticle structure in the genus *Heterodera*». *Nematologica* **18**: 1-17.
- [29] BEHERENS, E. 1975. *Globodera Skarbilovich, 1959, eine, selbständige Gattung in der Unterfamilie Heteroderinae Skarbilovich, 1947 Nematoda: Heteroderidae. Vortragstagung zu aktuellen Problemen der phytonematologie am 29/5/1975 in Rostock*. Manuskriptdruck der Vorträge. Rostock.
- [30] STONE, A.R. 1972. «The round-cyst species of *Heterodera* as a group». *Annals of Applied Biology*, **71**: 280-283.
- [31] STONE, A.R. 1975. «Taxonomy of Potato Cyst-Nematodes». *EPPO Bulletin* **5**: 79-86.
- [32] STONE, A.R. 1983a. «Three approaches to the status of a species complex, with a revision of some species of *Globodera* Nematoda: *Heteroderidae*». A.R. STONE, H.M. PLATT eta L.F. KHALIL Eds. *Concepts in Nematode Systematics*. Academic Press, London.

- [33] KORT, J. 1973. «Pathotypes in the Potato Cyst Nematode». *EPPO Workshop on Heterodera rostochiensis*, Aarhus, Danimarka.
- [34] DUNNET, J.M. 1957. «Variation in pathogenicity of the potato-root eelworm *Heterodera rostochiensis* Woll. and its significance in potato breeding». *Euphytica* **6**: 77-89.
- [35] KORT, J., ROSS, H., RUMPENHORST, H.J. eta STONE, A.R. 1977. «An international scheme for identifying and classifying pathotypes of potato cyst-nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*». *Nematologica* **23**: 333-339.
- [36] CANTO SAENZ, M. eta MAYER DE SCURRAH, M. 1977. «Races of the potato cyst nematode in the Andean region and a new system of classification». *Nematologica* **23**: 340-349.
- [37] TRUDGILL, D.L. 1985. «Potato Cyst Nematode: A critical review of the current pathotyping scheme». *EPPO Bulletin* **15**: 273-279.
- [38] PARROT, D.M. 1981. «Evidence for gene-for-gene relationships between resistance gene H1 from *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* in *Globodera rostochiensis* and between H2 from *Solanum multidissectum* and a gene in *G. pallida*». *Nematologica* **27**: 372-384.
- [39] SALAZAR, A. 1991. *Nematodos formadores de quistes Globodera spp. en patata Solanum tuberosum L.: caracterización taxonómica, reproducción eta actividad de las formas juveniles*. Ph D. Thesis, Universidad del País Vasco, España.