

**CONTROL QUÍMICO DE SEPTORIOSIS (*Septoria lycopersici*
SPEG.) DE LA PAPA (*Solanum tuberosum* Subsp. *Andigena*)
EN ZONAS ALTOANDINAS DE ALTURA DE BOLIVIA**

**Coca-Morante, Mario^{1*}; Castillo-Plata, Wilfredo²; Méndez,
Álvaro²**

Resumen

En la región andina tradicional de Bolivia (>4.000 msnm) donde existen áreas importantes de producción de papa, *Septoria lycopersici* (conocida como Khasahui) causa pérdidas en la producción de este cultivo. Los objetivos de esta investigación fueron: evaluar el efecto de diferentes fungicidas en el control de la enfermedad estimándose la intensidad (incidencia y severidad) de la enfermedad, y las pérdidas causadas por *S. lycopersici* en variedades nativas comerciales. Se establecieron parcelas experimentales durante dos años agrícolas (1999/2000 y 2002/2003) en una zona Altoandina húmeda y fría (4.290 msnm) del departamento de La Paz. Se evaluaron los fungicidas: Mancozeb (Dithiocarbamato), Champion (Oxicloruro de Cobre), Bravo 500 (Clorotalonil) y Control (H₂O) y las variedades *andigena* Waych'a Paceña e Imilla Negra (*Solanum tuberosum* subsp. *andigena*). Los fungicidas Mancozeb y Bravo alcanzaron efectos significativos en la reducción de la Curva de Progreso de la Enfermedad (incidencia y severidad) causada por *S. lycopersici*. Los modelos que mejor describen la curva de progreso de la enfermedad en ambas variedades son el de Gompertz y Logístico. Sin embargo, las formas linearizadas (LN) muestran tasas de infección similares y bajas, pero, se pueden considerar que muestran a una enfermedad

¹ Departamento de Fitotecnia y Producción Vegetal, Facultad de Ciencias Agrícolas, Pecuarias, Forestales y Veterinarias "Dr. Martín Cárdenas", Universidad Mayor de San Simón. Cochabamba, Bolivia.

² Oficina Regional Semillas La Paz, La Paz, Bolivia (en la actualidad dependiente del Instituto Nacional de Innovación Agropecuaria y Forestal).

* Corresponding Author Email: agr.mcm10@gmail.com, m.cocamorante@umss.edu.bo

destruictiva. El efecto en la reducción de rendimiento por *S. lycopersici* alcanzó a 42,3 % para la variedad Waych´a y 51,5% para la variedad Imilla Negra.

Palabras clave adicionales:

pérdidas, modelamiento, epifitía.

Fecha de aceptación: 4 de marzo, 2014

**SEPTORIOSIS POTATO LEAF SPOT (*Septoria lycopersici* SPEG.)
CHEMICAL CONTROL IN TWO VARIETIES OF POTATO
(*Solanum tuberosum* Subsp. *Andigena*) IN THE ANDEAN
HIGHLANDS OF BOLIVIA**

Summary

The traditional Andean region of Bolivia (>4000 msnm) have important potato production areas, *Septoria lycopersici* (named Khasahui) causes losses in the potato production. The objectives of the present study were: evaluate the control level of the different fungicides estimating the impact of disease severity and losses caused by *S. lycopersici* in commercial *andigena* varieties. Experimental plots were established during two seasons (1999/2000 and 2002/2003) in a frigid and humid (4.290 msnm) andean locality at the department of La Paz. Mancozeb (Dithiocarbamato), Champion (Copper Oxychloride), Bravo 500 (Chlorothalonil) and Control (H₂O) and Waych´a Paceaña and Imilla Negra varieties (*Solanum tuberosum* subsp. *andigena*) were evaluated. The Mancozeb and Bravo treatments reached significant control of the Progress Curve of Disease incidence and severity of *S. lycopersici*. The models that better describe the curve of disease progress in both varieties they are the Gompertz and Logistical. However, the linear forms zeds (LN) show similar and lower infection rates (r), but we can consider destructive disease. The effect in the yield reduction of *S. lycopersici* reaches to 42.3% for Waych´a Paceaña and 51.5% for Imilla Negra varieties.

Additional keywords:

losses, modeling, epidemic.

Introducción

En Bolivia la mayor superficie cultivada con papa (*Solanum tuberosum* L.) se encuentra en el departamento de La Paz (33.697 ha). Esta se concentra, principalmente, en el Altiplano (3.820 msnm) y zonas de altura entre 4.000 - 4.500 msnm, conocidas como zonas tradicionales de producción de papas. Desde 1990, la producción de semilla certificada en las zonas de altura, ha registrado un importante crecimiento (Programa Nacional de Semillas, 2002; Tórrez y Foronda, 2008). Este crecimiento ha fortalecido al sistema de abastecimiento regional de semilla, así como también ha causado un impacto económico positivo en los agricultores.

En las zonas de altura (4.000 - 4.500 msnm), se presentan enfermedades foliares de la papa que son propias de clima frío y húmedo, conocidas por los agricultores como "Khasahui"¹. Esta enfermedad se presenta como mancha foliar y puede ser causada por diferentes patógenos. En la zona andina húmeda con temperaturas frías, las manchas foliares de la papa, son causadas por *Phoma andina*, *Ulocladium atrum* y *Septoria lycopersici* (Hooker, 1980; Torres, 1998). En otros casos el tizón foliar de la papa se encuentra asociado a las especies *Phoma andina* y *Phoma huancayense* (Turkensteen, 1978). La mancha de la hoja causada por *S. lycopersici*, es de importancia regional en los Andes (3.500 a 4.500 msnm) en países como Venezuela, Ecuador y Perú, donde se reporta destrucción foliar de 60% o más (Carrera y Orellana, 1978; EPPO/CABI, 1984). Hasta el presente, la enfermedad "Septoriosis" ha sido reportada por sus efectos de severidad en la producción de papas (Jiménez y French, 1972). En Bolivia, se considera que la mancha foliar "Khasahui", es causada por *S. lycopersici*, y es de importancia moderada y no devastadora, que puede ocasionar muerte prematura del follaje (Hoopes and Sage, 1982). Las zonas andinas de altura (sobre 4.000 msnm) del departamento de La Paz, se caracterizan por la presencia de nubosidades permanentes, alta humedad ambiental y temperaturas frías, propias de las zonas de transición hacia la cordillera Real de los

¹ Palabra de origen Aymara que significa quemado.

Andes (pico Illampu con 6.424 m). En los últimos años, en estas zonas, se registraron daños por *S. lycopersici*, principalmente, en especies de papa nativas de *S. andigena* y *S. x juzepzuckii* (Coca-Morante, 1999), por lo que el “Khasahui” se considera un factor limitante para la producción de papas en estas zonas de altura de Bolivia.

Actualmente no existen estudios relacionados con el impacto que causa el “Khasahui” en la producción de papa en las zonas tradicionales Andinas de Bolivia. Para desarrollar estrategias sostenibles en el manejo de enfermedades, el modelamiento matemático ayuda a comprender los principales determinantes del desarrollo de una epifitía (Van Maanen and Xu, 2003). La información de la interacción patógeno-hospedante, puede proporcionar información necesaria para un manejo exitoso de la enfermedad; sin embargo, su relevancia puede ser útil solo para un país o región (Jeger, 2004). La adecuada supresión de los fitopatógenos puede alcanzarse por la integración de diversas medidas de control (Shtienberg, 2000). El control químico es una de las prácticas efectivas para disminuir el impacto de las pérdidas por las enfermedades. Los objetivos de esta investigación fueron: evaluar el efecto de diferentes fungicidas en el control de la enfermedad, estimándose y analizándose la intensidad (incidencia y severidad) de la enfermedad, y las pérdidas causadas por *S. lycopersici* en dos variedades nativas comerciales.

Materiales y métodos

Durante las temporadas agrícolas, 1999/2000 y 2002/2003, se establecieron parcelas experimentales en la localidad de Murumamani, Provincia Omasuyos del Departamento de La Paz, localizado al noroeste en el trayecto de la población de Achacachi-Sorata (altitud promedio de 4.290 msnm y geográficamente se encuentra ubicado a 15° 52' 55" latitud sur y 68° 40' 26" longitud oeste) que posee temperaturas promedio de 8°C y precipitaciones promedio de 550 mm. El clima predominante es la alta humedad ambiental (permanentes nubosidades) y temperaturas frías durante el ciclo vegetativo del

cultivo. Los suelos son profundos y poseen alto contenido de materia orgánica.

La siembra en la temporada 1999/00, se realizó en octubre de 1999, y en la temporada 2002/03, en noviembre de 2002. El distanciamiento de siembra fue de 0,8 m entre surcos y 0,3 m entre planta, con un nivel de fertilización química de 80-120-00 kg/ha de NPK y estiércol bovino (aproximadamente 10 t/ha) incorporados al momento de la siembra. El tamaño de las parcelas fue de ocho surcos de 10 m de largo. Se utilizó un diseño experimental de Bloques al Azar en arreglo de Parcelas Divididas, con 4 tratamientos: T1. Mancozeb (Dithiocarmato) ($2,0 \text{ kg ha}^{-1}$); T2. Champion (Oxicloruro de Cobre) ($2,5 \text{ kg ha}^{-1}$); T3. Bravo 500 (Clorotalonil) ($1,5 \text{ l ha}^{-1}$), y, T4. Control (H_2O), y dos subparcelas con las variedades, Waych'a Paceña e Imilla Negra (ambas *Solanum tuberosum* subsp. *andigena*), de ciclo vegetativo entre 160-180 días, categoría certificada y tamaño III, 30-45 mm).

Las aplicaciones de los fungicidas se realizaron cada 14 días desde la emergencia de las plantas durante la campaña hasta antes de la maduración del cultivo. Las evaluaciones de incidencia y severidad se realizaron antes de la aplicación de los fungicidas con una frecuencia de 14 días, marcándose 10 plantas con marbetes, a partir de las cuales se tomaron muestras de folíolos de la parte media de las plantas, utilizándose la escala adaptada de French y Hebert (1980): 0%=Ausencia de enfermedad; 1%=Hasta 10 lesiones por folíolo; 3%=Entre 10 a 18 lesiones por folíolo; 9%=Entre 18 a 36 lesiones por folíolo; 24%=Mayor a 36 lesiones por folíolo y lesiones coalescidas; 50%=Hasta 3 folíolos por hoja con mayor a 36 lesiones por folíolo y defoliación y 76%=Hoja con folíolos y lesiones coalescidas y/o defoliación.

Los datos de severidad de los diferentes tratamientos, fueron analizados y comparados por las formas linearizadas de los modelos Monomolecular, Logístico y Gompertz, utilizando el PROC GLM del Statistical Analysis System (SAS) V.11 (Campbell and Madden, 1990). Así mismo, se realizaron estimaciones de la tasa de infección aparente ("r") por la

transformación LN ($y/1-y$) (Madden *et al.*, 2007). Al momento de la cosecha, se evaluó rendimiento (t/ha) de los surcos centrales, previa selección y clasificación por tamaños comerciales y la estimación de pérdidas según criterios de Campbell and Madden (1990) y las medias de rendimiento fueron analizadas para significancia estadística por la prueba de Tukey utilizando el Statistical Analysis System (SAS) V.11.

Resultados

Incidencia y Severidad. Los fungicidas muestran tener un efecto de reducción de la Curva de Progreso de la Enfermedad (CPE) para la incidencia (Fig. 1). En general, estos fungicidas tienen un efecto de reducción similar en ambos años agrícolas (Fig.1). Estadísticamente presentan diferencias altamente significativas para fungicidas al nivel de $P_v < 0,01$ de probabilidad y no para variedades. Los fungicidas Bravo 500 y Mancozeb, muestran mejor reducción de incidencia en ambas variedades (Waych´a e Imilla Negra) respecto de los tratamientos Champion y Control (Fig. 1). La incidencia en los tratamientos Control, alcanzó 100% a los 38 días, después de la emergencia.

Los fungicidas tienen un efecto notable en las Curvas de Progreso de la Severidad (CPE), y las variedades no muestran tener diferencias de respuesta a *S. lycopersici*, es decir, son similares (Fig. 2). Para fungicidas se evidencia diferencias estadísticas significativas al $Pr < 0,05$ de probabilidad. Los tratamientos Mancozeb y Bravo 500 muestran mejor efecto de reducción de la severidad que Champion y Control. Los tratamientos controles, alcanzan el máximo de severidad (76% en 1999/00 y 62% en 2002/03), a los 52 días después de la emergencia, y, son los únicos que llegan al punto de defoliación por efecto de la enfermedad (Fig. 2).

Los datos de severidad de los tratamientos controles analizados por las formas linearizadas de los diferentes modelos, muestran que para la variedad Waych´a Paceña los modelos que mejor

Figura 1. Efecto de fungicidas en la Curva de Progreso de la incidencia de *S. lycopersici* en dos variedades de papas andigenas. (WP=Waych'a Paceña, IN=Imilla Negra). A: 1999/2000; B: 2002/03

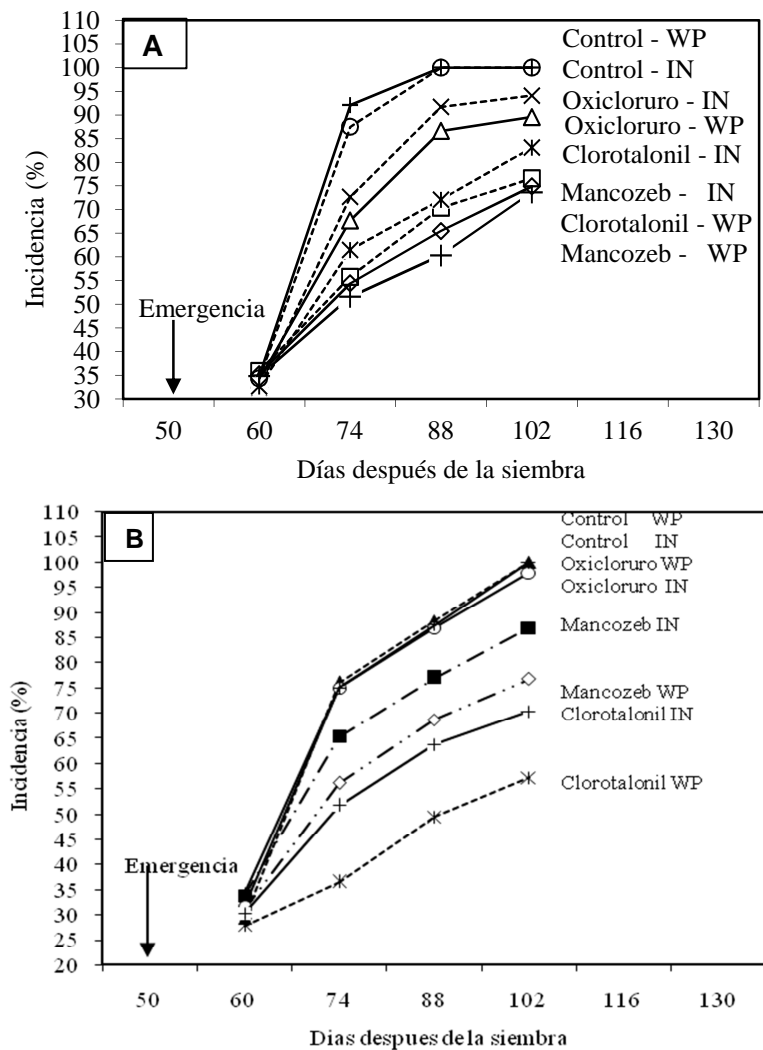
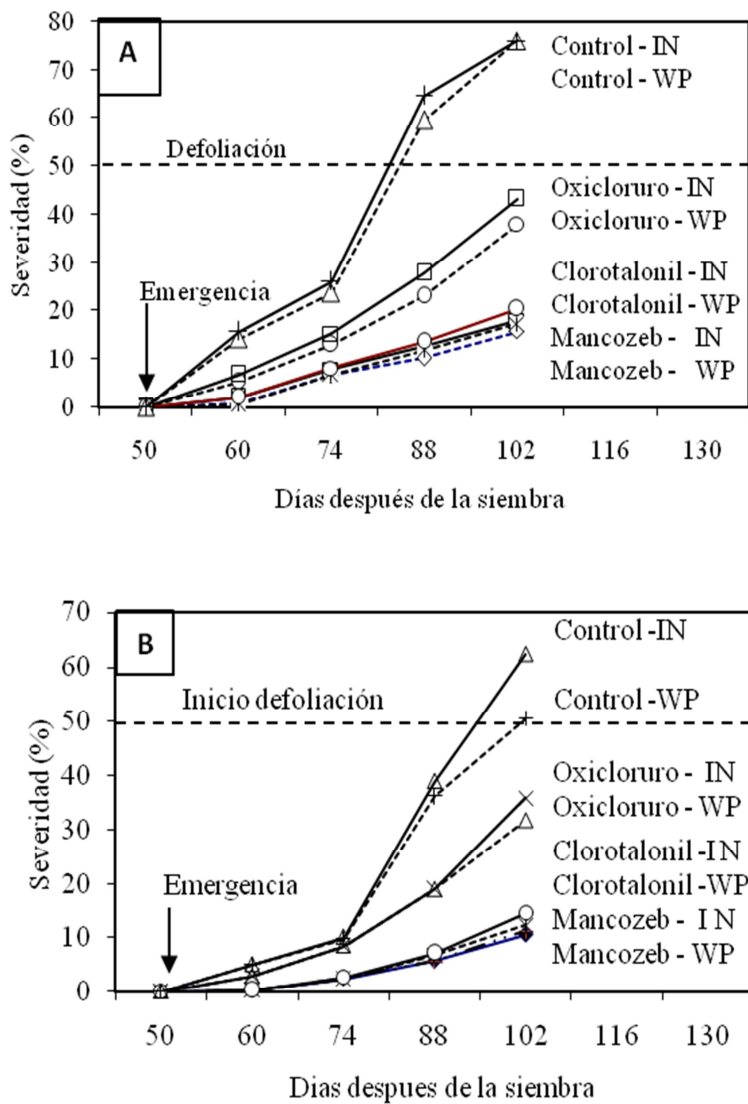


Figura 2. Efecto de diferentes fungicidas en la Curva de Progreso de la Severidad de *S. lycopersici* en dos variedades de papa andígena (WP=Waych'a Paceña, IN=Imilla Negra). A: 1999/2000; B: 2002/03



describen la Curva de Progreso de la Enfermedad son los de Gompertz ($R^2=96,48$; $CME=0,04$) y Logístico ($R^2=97,31$; $CME=0,07$), y para la variedad Imilla Negra con mayor resolución el modelo Gompertz ($R^2=95,41$; $CME=0,05$) antes que los modelos Logístico ($R^2=95,84$; $CME=0,11$).

Las tasas de infección (r) de la severidad para los tratamientos controles y en las dos variedades *andigena*, en ambos años agrícolas (1999/00 y 2002/03), son similares (Fig. 3). En el año 1999/00, las tasas de infección de la enfermedad (" r ") para la variedad Waych'a Paceña (WP)=0,074/día y para la variedad Imilla Negra (IN)=0,0718/día. El año 2002/03, para las mismas variedades sus tasas de infección (" r ") fueron: WP=0,0756/día e IN=0,0863/día. En cambio, se registran diferencias en la tasa de infección (" r ") cuando se comparan el tratamiento control y tratamiento Mancozeb en el año 1999/2000 y no el año 2002/03 (Fig. 4).

Rendimiento (tha^{-1}) y estimación de pérdidas. Los fungicidas muestran tener un efecto en el rendimiento (tha^{-1}) en ambas variedades y en los dos años agrícolas (Fig. 5). Estadísticamente existe significancia significativa al $Pr<0,05$ de probabilidad para tratamientos (fungicidas) y no para variedades. En pruebas de comparación de medias por Tukey al $Pr<0,01$ y $Pr<0,05$ de probabilidad en ambas temporadas, los tratamientos Mancozeb (21,7 y 20,3 tha^{-1} , Waych'a e Imilla Negra) y Bravo 500 (15,2 y 14,3 tha^{-1} , Waych'a e Imilla Negra) muestran significancia estadística respecto a los tratamientos con Champion (12,5 y 10,4 tha^{-1} , respectivamente, Waych'a e Imilla Negra) y Control (8,7 y 7,2 tha^{-1} , respectivamente, Waych'a e Imilla Negra). Pero, entre Mancozeb y Bravo 500, no existen diferencias significativas al $Pr<0,05$ de probabilidad. Para la temporada 2002/03, entre variedades (Waych'a Paceña e Imilla Negra) existen diferencias estadísticas significativas ($F_{0,05}$).

El efecto de reducción de rendimiento por la enfermedad en la temporada 1999/00 alcanza un 42% para la variedad Waych'a un 50% para la variedad Imilla Negra, y el año 2002/03, un 38% en la variedad Waych'a y a un 24% en la variedad Imilla Negra. El análisis de regresión para severidad de *S. lycopersici* y

rendimiento (t/ha) se registra alta correlación negativa ($R^2=0,994$ para variedad Waych'a y $R^2=0,94$ para la variedad Imilla Negra) (Fig. 6).

Figura 3. Formas linearizadas de la severidad de *S. lycopersici* del tratamiento control en dos variedades andigena (WP=Waych'a Paceña e IN=Imilla Negra). A: 1999/2000; B: 2002/2003

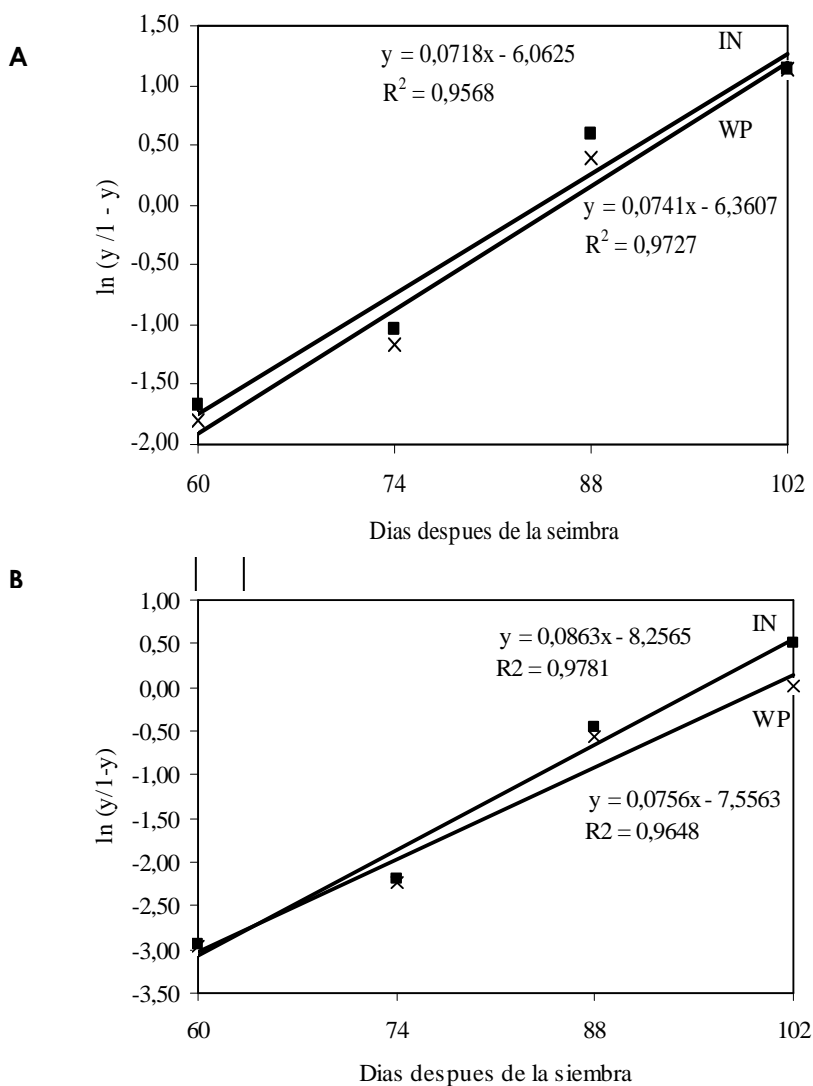


Figura 4. Comparación de formas linearizadas de la severidad de *S. lycopersici* del tratamiento control y tratamiento Mancozeb con la variedad *andígena* IN=Imilla Negra. A: 1999/2000; B: 2002/2003. MZ IN=Mancozeb Imilla Negra

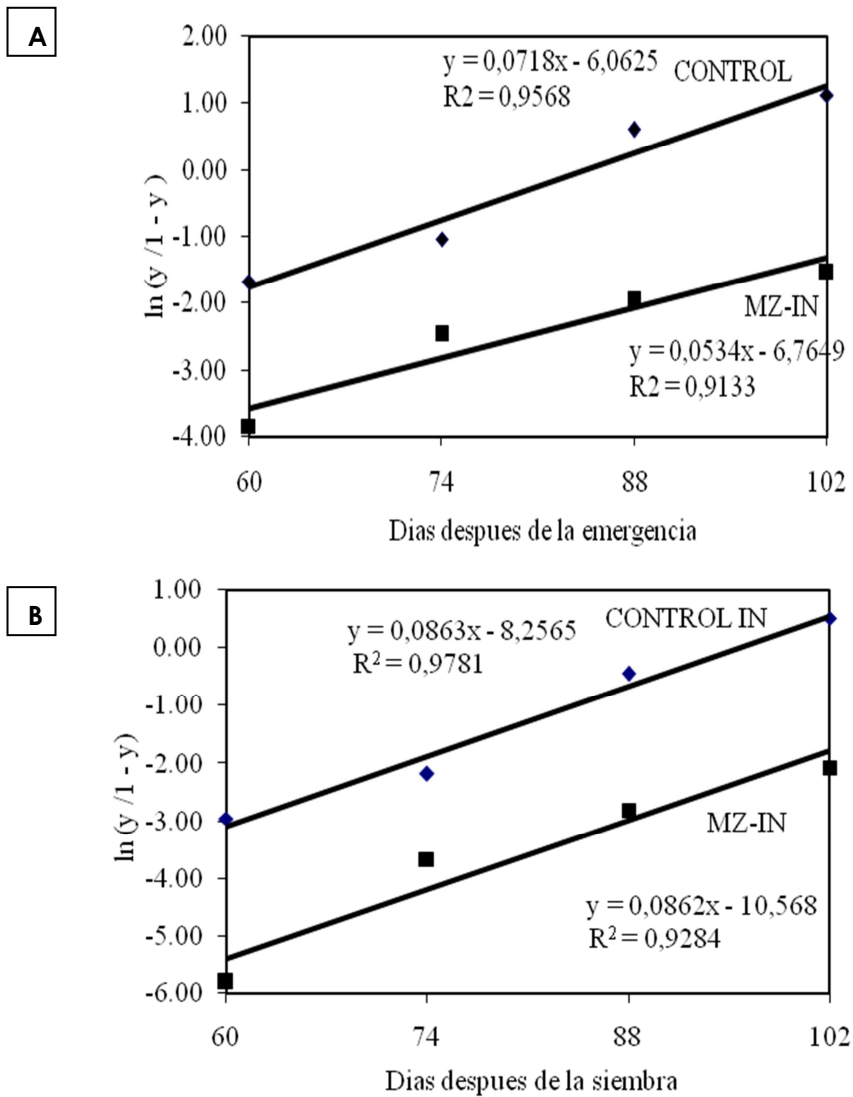


Figura 5. Rendimiento de dos variedades de papas andígena (Significancia $F_{0,05}$) con diferentes tratamientos. A: 1999/2000; B: 2002/03

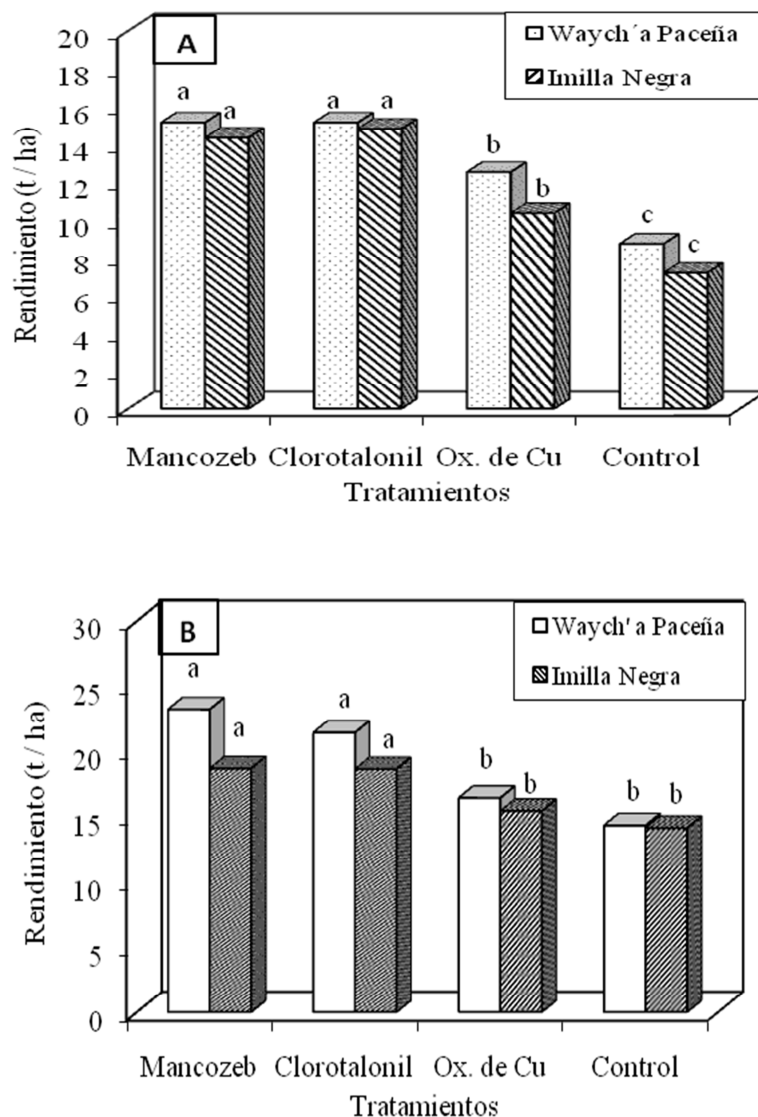
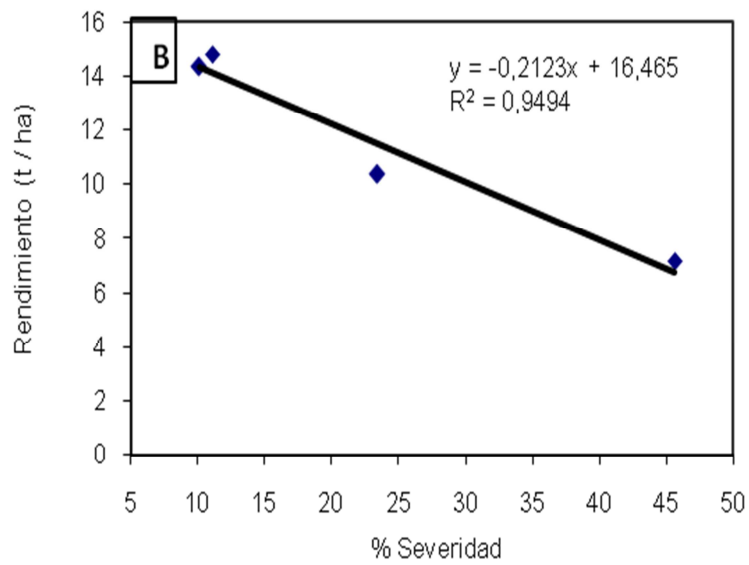
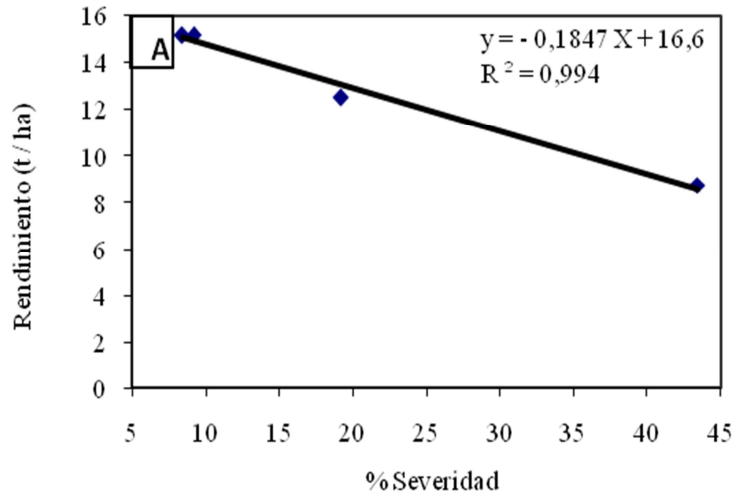


Figura 6. Relación entre severidad de *S. lycopersici* y rendimiento (t/ha) (1999/2000). A: Waych'a Paceña; B: Imilla Negra



Discusión

Los fungicidas en las temporadas agrícolas 1999/00 y 2002/03, demuestran tener efecto de reducción significativa de la curva de progreso de la enfermedad, siendo Mancozeb y Bravo los de mayor efecto en relación a Champion. Estos resultados son coincidentes con reportes de Carrera y Orellana (1978), que indican de la eficiencia de control de *S. lycopersici* por los fungicidas Brestan (Fentin Acetato) y Carbamatos (Manzate, Dithane y Antracol) sobre el Cupravit (Oxicloruro de Cobre). La respuesta de ambas variedades a la enfermedad, Waych'a Paceña e Imilla Negra, muestran un comportamiento similar de susceptibilidad al "Khasahui". Estos resultados no son coincidentes con reportes de EPPO/CABI (2003), Jiménez y French (1972) y Carrera y Orellana (1978). Carrera y Orellana (1978), indican que las variedades comerciales de las especies *S. andigenum* y *Solanum phureja* tienen resistencia moderada a *S. lycopersici*. Es así como en la zona en que se efectuó la investigación se reporta una alta severidad de la enfermedad en las variedades nativas de la especie *S. phureja* (variedad Phureja roja) y *S. x juzepckzukii* (variedad Luk'y) (Coca-Morante, 1999). En ambas variedades se registran valores superiores a 50% de severidad y ocurre defoliación. Según, French y Hebert (1980), con un 76% de severidad de la enfermedad se produce defoliación en *Solanum lycopersicum*. Esta diferencia es una muestra del nivel de agresividad de *S. lycopersici* en el cultivo de papa de esta región Andina.

Siendo que los modelos Gompertz y Logístico muestran mejor ajuste a las CPE de la severidad en el presente estudio, de acuerdo con Campbell and Madden (1990), Madden *et al.*, (2007) y van Maanen and Xu (2003), estos modelos generalmente describen a enfermedades policíclicas y los modelos monomoleculares a enfermedades monocíclicas. En consecuencia, la enfermedad Khasahui presenta características de una enfermedad policíclica. Los tratamientos químicos, con Mancozeb, muestran efectos de reducción de la tasa de infección (r), también se puede ver que la epifitía muestra ser diferente entre los años 1999/00 y 2002/03. Sin embargo, sus tasas de infección son bajas ($\geq 0,07/\text{día}$), siendo, que las

enfermedades policíclicas generalmente tienen mayores o iguales tasas a 0,1 (Campbell and Madden, 1990; Madden *et al.*, 2007). Así mismo, en esta investigación se determinó que una severidad superior al 50% ocurre en un período de 30 días después de la emergencia, estado fenológico en que el cultivo comienza a defoliarse. En el caso de las enfermedades policíclicas destructivas, generalmente, el tiempo es menor, siendo por tanto, que en las condiciones de esta región andina, húmeda y fría, la tasa de infección es baja y lenta, pero, permanente.

En ambas variedades estudiadas la enfermedad se reduce cuando se utilizan Mancozeb y Bravo al compararlos con los tratamientos con Champion y Control. La diferencia entre el tratamiento con mayor rendimiento (Bravo) y el tratamiento Control alcanza a 42,3% para la variedad Waych'a y 51,5% para la variedad Imilla Negra. Hoopes and Sage (1982), consideran que en Bolivia la "Septoriosis" tiene importancia moderada y no devastadora, pero que puede ocasionar muerte prematura del follaje. Jiménez y French (1972), indican que para las zonas paperas de Huasahuasi (Junín, Perú) y Malvas (Ancash, Perú), la enfermedad es severa, causando pérdidas casi totales, en zonas donde existe neblina casi constante y temperaturas bajas (5 a 20°C). Para las condiciones climáticas de la localidad en que se efectuó esta investigación se obtuvo alta correlación negativa ($R^2=0,994$) entre la severidad de *S. lycopersici* y el potencial destructivo en el rendimiento (t/ha) en la variedad Waych'a Paceña.

Se puede concluir que los efectos de la enfermedad Khasauí o Septoriosis causada por *S. lycopersici*, pueden ser reducidos significativamente utilizando los fungicidas Mancozeb y Bravo. Las dos variedades, Waych'a Paceña e Imilla Negra, son susceptibles a la enfermedad khasahui, aunque la enfermedad en la variedad Imilla Negra la severidad es mayor. Los modelos matemáticos que mejor describen a la CPE de incidencia y severidad son el Gompertz y Logístico, modelos que generalmente describen epifitias policíclicas. Sin embargo, muestran bajas tasas de infección ("r") y pueden alcanzar a más del 50% de severidad de la enfermedad después de 30 días de

la emergencia del cultivo, por lo que la enfermedad muestra características destructivas. La reducción en los rendimientos a causa de la enfermedad alcanza a 42,3% en la variedad Waych'a Paceña y 51,5% en la variedad Imilla Negra.

Agradecimientos

Los autores agradecen al proyecto Fondo Nacional para el Medio Ambiente (FONAMA) por el apoyo financiero para la ejecución del presente trabajo de investigación. Así mismo, agradecen al agricultor Sr. Benedicto Silvestre productor de la Asociación de Productores de Papa de la comunidad de Murumamani por la cooperación brindada para la realización del presente trabajo en campo.

Referencias

CARRERA J., ORELLANA H., 1978. Estudio de la Mancha Foliar de la Papa *Septoria lycopersici* Sub-grupo A. en el Ecuador. *Fitopatología* 13:51 – 57.

CAMPBELL C.L., MADDEN L.V., 1990. *Introduction to Plant Disease Epidemiology*. John Wiley & Sons, NY, USA, 532 p.

COCA-MORANTE M., 1999. Informe técnico Estación Experimental Belén 1998/99. Programa Papa. Facultad de Agronomía, Universidad Mayor de San Andrés La Paz, Bolivia. 38 pp.

EPPO/CABI, 1984. Data sheets on quarantine organisms Nº 142, *Septoria lycopersici* var. *malagutii*. *Bulletin OEPP/EPPO* 14: 49 – 43.

FRENCH E.R., HEBERT T.T., 1980. *Métodos de Investigación Fitopatológica*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. San José, Costa Rica. 289 pp.

HOOKER W.J., 1980. (Ed.) *Compendium of potato diseases*. The American Phytopathological Society. St. Paul, Minnesota, E.U.A. 60 pp.

HOOPES R.W., SAGE C. 1982. Factores que restringen la producción de papa en Bolivia y perspectivas para su mejoramiento. Consorcio

para el Desarrollo Internacional/Departamento de Geografía Universidad de Dirham Reino Unido. Cochabamba, Bolivia. 62 pp.

JIMÉNEZ A.T., FRENCH E.R., 1972. Mancha Anular Foliar (*Septoria lycopersici* Subgrupo A) de la papa. Fitopatología 5: 15 – 20.

JEGER J.J., 2004. Analysis of disease progress as a basis for evaluating disease management practices. Annu. Rev. Phytopathol. 42:61-82.

MADDEN L.V., HUGHES G., AND VAN DEN BOSCH F. 2007. The study of plant disease epidemics. The American Phytopathological Society. St. Paul, Minnesota. 421 pp.

PROGRAMA NACIONAL DE SEMILLAS, INFORME ANUAL, 2002. Programa Nacional de Semillas, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural. 36pp.

TURKENSTEEN L.J., 1978. Tizón Foliar de la Papa en el Perú: I Especies de *Phoma* Asociadas. Fitopatología 13:67 – 69.

TORRES H., 1998. Otras enfermedades foliares. pp: 57-58. En: Manual de las enfermedades más importantes de la papa en el Perú. Centro Internacional de la Papa. Lima, Perú. 86 pp.

TORREZ W. Y FORONDA H. 2008. Producción de semilla de papa dentro del sistema nacional de certificación de semillas. Revista de Agricultura 43: 3-9.

SHTIENBERG D., 2000. Modelling: the basis for racional disease management. Crop Protection 19: 747-752.

VAN MAANEN V., XU X-M. 2003. Modelling plant disease epidemics. European Journal of Plant Pathology 109: 669-682.