

1. HISTORIA Y ORIGEN DEL PATOSISTEMA *Phytophthora infestans* / *Solanum*. UNA REVISIÓN

S. Jaramillo V., L. F. Patiño, J. B. López, P. Buriticá, M. E. Márquez, J. L. Zapata y J. G. Morales

1.1. INTRODUCCIÓN

El cultivo de la papa ocupa el cuarto lugar en importancia a nivel mundial, luego de las gramíneas, trigo, maíz y arroz. Su tendencia es creciente en cuanto a las áreas cultivadas, en países especialmente del tercer mundo como en Asia y África, y con una mayor producción por hectárea en las zonas tradicionales de Europa y América, gracias a la investigación. La calidad como alimento por la producción de almidón y proteína de excelente calidad (con aminoácidos esenciales), le da enormes posibilidades de contribuir a la solución de las grandes hambrunas de la humanidad.

Quizás estas cualidades le permitieron llegar a ser el principal y casi único cultivo de los irlandeses en el siglo XIX, cuando se presentó una gran epidemia de gota (lancha, quema, fízon tardío, el hongo de la hambruna de Irlanda) producida por el hongo *Phytophthora infestans*, la cual causó la muerte de más de un millón de personas y la migración de otros tantos hacia Norte América a mediados de dicho siglo.

Desde entonces este patógeno ha sido considerado como de gran importancia, estimulando el desarrollo de las ciencias fitopatología y fitomejoramiento. Esta última mediante la búsqueda de fuentes de resistencia e incorporación en material para sembrar por los agricultores. En el presente siglo se han presentado dos eventos importantes que han despertado nuevamente el interés por la investigación, y son:

- Las investigaciones de Niederhauser y su grupo de trabajo en los años 50's, que les permitió establecer el ciclo sexual del hongo, mediante el descubrimiento de una nueva forma que denominaron A2 en las zonas del norte de México, por lo que plantearon esta zona como centro de origen de *Phytophthora infestans* y
- La aparición en los años ochenta de la forma A2 en Europa y otros continentes, introducida desde México a Europa en cargamentos de papa en los años 1970s.

El presente trabajo pretende presentar una breve reseña sobre las teorías del origen del hongo y el patosistema *Phytophthora infestans* / *Solanum* y las hipótesis que se vienen discutiendo al interior del grupo de trabajo que adelanta el proyecto "Caracterización genética del patosistema *Phytophthora infestans* / *Solanum tuberosum* y su relación con polimorfismos moleculares", adscrito a la Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín, el cual está asesorado por

investigadores de Corpoica y del CIP. Dicho proyecto es financiado por Colciencias, FEDEPAPA y la Universidad Nacional.

1.2. TEORÍA SOBRE EL CENTRO DE ORIGEN DEL HONGO *Phytophthora infestans*

Antes de los trabajos de Niederhauser y su grupo en México en los años de 1950, se consideraba según Berkeley (1846) y De Bary (1861), que el centro de origen de *P. infestans* tenía que estar asociado al centro de origen del hospedante. En este caso la papa (*Solanum* spp) que fue originada en la zona andina de Sur América (alrededor del Lago Titicaca en Perú y Bolivia).

Esta teoría fue reforzada en 1995 por Abad y su grupo de trabajo en la reunión de Dublin (Irlanda) en 1995 con motivo de los 150 años de la aparición de una gran epidemia de tizón tardío, causada por dicho hongo basados en sus revisiones bibliográficas históricas y los trabajos que adelantaron en el Perú a partir de los años 1982 - 1983 en los que incrementaron el reporte de especies afectadas de manera natural o por inoculaciones con presencia de esporulación (107 especies) y cuyo centro de origen está reportado en dicha zona.

Este grupo de trabajo indica que *P. infestans* ha sido endémica de las zonas paperas de los andes suramericanos por cientos de años y que la confusión se debe a la semántica de los nombres locales. Sin embargo, Niederhauser indica que hay muchos factores que interactúan y que pueden presentarse síntomas de pudriciones de tubérculos o muerte del follaje y que el tizón tardío, es apenas un componente de tales factores complejos (Andrison, 1996).

La teoría de Niederhauser como resultado de sus trabajos en 1953 es fuertemente apoyada por varios grupos destacados en la investigación sobre *P. infestans* de las universidades de Cornell, Washington, Wageningen, Sunchen, la USDA - ARS y el Instituto de Investigación de la papa en Polonia y quienes conjuntamente elaboraron un documento sobre la historia y migraciones recientes de *Phytophthora infestans*: cronología, vías e implicaciones. A la vez, Andrison (1996) de Francia hace un resumen crítico de la historia y evidencia científica.

Las razones por las cuales dichos investigadores consideran las tierras altas de México central como el centro de origen de *P. infestans* son:

- La aparición de la forma sexual del hongo, reportada por Niederhauser en 1953, la cual no se había encontrado en ningún otro lugar.
- La presencia de las dos formas del hongo A1 y A2 en igual frecuencia.

- La población del hongo, especialmente en el Valle de Toluca (México), presenta diversas características de virulencia
- Se han detectado todos los alelos enzimáticos conocidos hasta el presente
- Las poblaciones de dicha localidad contienen todas las bandas de huellas digitales del DNA
- Los genes de resistencia específica a razas son más frecuentes en México Central que en los Andes de Sur América (ej. *Solanum demisum*)

La alta diversidad en México Central se comprobó por un estudio realizado por Matuszac *et al* (U. de Cornell) en 1988 en el Valle de Toluca, al observar aislamientos de folíolos de papa no asperjados y afectados por el hongo, encontrando que el 50% de los individuos presentaban genotipos únicos, a pesar de la predominancia de la reproducción asexual durante la epidemia (Fry, Goodwin *et al*, 1993).

México Central es la segunda zona de diversidad de especies del género *Solanum*, muchas de las cuales son endémicas y producen una especie de tubérculos, en contraste con la papa domesticada (*Solanum tuberosum*) que solo se ha cultivado intensivamente en dicha zona a partir de los años 1950 (Fry, Goodwin *et al*, 1993)

1.3. ORIGEN DE LA PAPA CULTIVADA

Según Luján (1996), el antropólogo F.A. Engel encontró en 1970, fósiles de papa con una antigüedad verificada de 7000 años y Mawker concluyó que la papa pudo haberse domesticado en la región oeste de Bolivia, alrededor del lago Titicaca hace 7000 años o un poco más, a partir de la especie silvestre *Solanum sphenotomum* (2x).

Para esa misma época, se reportó un cambio drástico importante que se manifiesta por una reducción en el nivel de agua del lago Titicaca a la par con vientos húmedos que favorecían el desarrollo de los cultivos, acompañados de menores precipitaciones en invierno. En términos generales se observa que a través del tiempo la diagonal árida se ha venido estrechando desde el Ecuador hacia la Patagonia

La ubicación y condiciones climáticas actuales de las zonas cultivadas son las siguientes: 3 800 m.s.n.m., 17°94' de latitud sur, 68°03' de longitud oeste. Clima seco con deficiencias de lluvias en todas las estaciones. Temperatura promedio anual de 13.8° C, precipitación anual de 376.1 mm (promedio de seis años), alta luminosidad a cualquier hora del día, especialmente en la tarde que soplan vientos fuertes y helados (Luján, 1996).

Se han reportado 160 especies silvestres de papa, de las cuales 140 son de origen suramericano y sólo 20 son de Centro América. De éstas se cultivan 7 especies y una de ellas presenta dos subespecies tetraploides: *Solanum tuberosum* ssp *tuberosum* conocida como papa europea, de la cual existen numerosas variedades y la *S. tuberosum* ssp *andigena*, papa de los andes cuya agricultura y fisiología son diferentes.

La papa fue llevada a Europa por los españoles en el siglo XVI y se sembró como adorno en los jardines y huertas caseras. Tomó importancia como cultivo entre los siglos XVII y XVIII en los campos de Inglaterra y muy especialmente en Irlanda.

Al parecer la papa fue introducida a Norte América a través de las islas Bermudas en 1615 en una semilla procedente de Inglaterra, pero solo se volvió cultivo importante en 1718 con la llegada de los irlandeses presbiterianos. Hay reportes sobre su cultivo en la India en 1772-1785 (Mc Intooch, 1927) y en la China en 1700 y Formosa en 1650 (Lanfer, 1938, citado por Robertson, 1991).

Entre el descubrimiento, introducción y cultivo de la papa en Europa pasaron por lo menos dos siglos a través de los cuales se desarrolló la subespecie *tuberosum*, adaptada a las condiciones de la zona templada de Europa y caracterizada por días largos en el verano, con altas temperaturas e intensidades lumínicas y días cortos en el otoño, con bajas temperaturas que favorecen el proceso de tuberización (de ahí las diferencias morfológicas y fisiológicas).

1.4. TEORÍAS SOBRE LA MIGRACIÓN DEL HONGO

- **Teorías de Berkeley y De Bary** Suponian que el hongo había sido originado en los andes y desde allí se había introducido a Europa. Esta teoría se basó en los documentos del sacerdote jesuita José Acosta (1590) quien en su libro "Historia natural y moral de las Indias" se refirió al término añublo (brand o mehthau) de la papa en las montañas de Perú y Bolivia, teoría que en 1995 tratan de apoyar Abad y Abad. Sin embargo, Reddick (1928), cuestionó la veracidad de este registro basado en la carencia de términos técnicos y por ende en la posible confusión generada en la interpretación de la palabra "añublo", especialmente por parte del coronel Acosta de la Comisión Coreográfica, quien envió una carta a Boussingault en 1895, mencionando dicha enfermedad en Colombia, indicando una baja incidencia, lo que no alarmó a los indios que cultivaban la papa.

Al parecer en Colombia, esta enfermedad fue observada en 1762 - 1767 durante la dominación española, según el reporte del Virrey de Santafé de Bogotá, según una comunicación presentada en un encuentro sobre la "enfermedad de la papa" que tuvo lugar en la Asociación Americana de Agricultura en 1847 y reportado por Abad y Abad (1995).

Luján (1996), indica que el agricultor Pedro Pardo informó en 1861 que tubérculos de la variedad tuquerreña fueron afectados con gota en Chipaqué (Cundinamarca) y en 1864 vió por primera vez un campo de papa criolla (*Solanum phureja*) devastado por gota antes de floración y en 1865 la enfermedad se difundió en toda Cundinamarca de manera agresiva, excepto en Usme (alturas superiores a 3000 m s.n.m), lo que coincide con la observación realizada por Acosta (1845), quien indicaba que los cultivos de papa se realizaban en las zonas altas de los Andes, donde se practicaba el "escape" a la enfermedad, lo que pudo dificultar la observación de ésta en el momento de la conquista y la colonia española.

En Perú y Bolivia se hicieron reportes por el padre Acosta en 1590, luego por el cónsul de Bolivia en Londres (Marchal, 1945) y D'Orbigny (Roze, 1995), y en 1868 Garcia-Merino reportó una gran epidemia de "hielo" afectando los cultivos de papa, tomate y pepino en los valles costeros de Lima y Lukim, la cual había sido observada en años anteriores sin causar daño severo.

Sin embargo, Luján (1996), indica que la gota llegó a Colombia en 1861 de donde pasó al Ecuador en 1865 y a Perú y Bolivia llegó en 1947 con un material introducido de Holanda. Posteriormente apareció en Chile en 1951. Esto demuestra que Luján no conoce los registros antiguos de la enfermedad en Sur América y las descripciones realizadas por los indígenas Aymaras, los cuales coinciden con los domesticadores de la papa en las montañas bolivianas (D'orbigny, citado por Abad y Abad, 1995).

Según Reddick (1928), el primer reporte de gota en Sur América se hizo en *Solanum muricatum* (pepino) por Lagerheim (1890), situación interpretada como introducida de Europa, puesto que no conoció reportes de la enfermedad en Sur América antes de 1895. Esta enfermedad fue observada en ese año (1890) en el Ecuador en *Solanum caripense* y *Petunia hybrida*.

- **Teoría de Fry et al (1992,1993), Goodwin et al (1994):** Indican que la primera migración de *P. infestans* ocurrió en los años de 1840s, presentándose un primer reporte en Filadelfia (1843), luego en localidades increíblemente distantes de este sitio y en 1845 se reportó en la provincia Marítimas de Canadá y en la parte noreste de los Estados Unidos y luego al oeste medio en dicho país. Los primeros reportes en Europa se hicieron en Bélgica (Junio/45), a mediados de Octubre se presentó en Irlanda y luego se esparció por el oeste de Alemania. Esto indica que el hongo pudo haber sido transportado de México a Estados Unidos y de este país a Europa (o pudo haber sido transportado de México a Europa) y una vez introducido aquí se expandió por el resto del mundo transportado con el tubérculo - semilla, indicando que al menos hubo tres eventos de migración.

Sin embargo, Bouček y Lamb (1993), indicaron que lo más probable fue que *P. infestans* llegó a Europa en un embarque de papas importado a Bélgica a finales de 1843 o comienzos de 1844 para establecer el stock (existencia) de papa que habían sido afectados por enfermedades virales y pudrición seca por *Fusarium*. Pero no se presentó una indicación previa del origen de estos materiales. Es posible que hubieran sido llevados de Norte y Sur América (Andrison, 1996)

- **Teoría de Bouché (1964), Tooley (1989) y Andrison (1996)** Esta teoría postula la migración también en tres pasos. Primero de México a Sur América, de aquí a Norte América y de Norte América a Europa

Teniendo en cuenta varios acontecimientos históricos y la presencia de genes de resistencia específicos a razas de *P. infestans* sobre especies de papa silvestre de los Andes, indican que la introducción fue por lo menos varios siglos atrás, desde su lugar de origen en México Central, causada por varias migraciones humanas antes y después de la conquista y desde el norte hacia el sur. Además es posible que *P. infestans* hubiese sido introducida con otras especies de plantas diferentes a papa, aunque no se ha obtenido ninguna evidencia arqueológica o histórica (Anderson, 1996).

Una vez introducida a Sur América, las poblaciones de *P. infestans*, prácticamente evolucionaron aisladamente a pesar de que las comunicaciones y el intercambio han sido muy activos, encontrándose el linaje US-1 como predominante, el cual fue ampliamente distribuido a través de todo el mundo, facilitado por el comercio de guano, lo que indica un flujo limitado de genes de las poblaciones andinas o que la introducción original fue posiblemente limitada a unos pocos genotipos. Esta base genética estrecha, combinada con frecuencia limitada de la incidencia de tizón en ciertas regiones de los Andes, que redujo el tamaño absoluto de las poblaciones y con las altas tasas de extinción observadas en los "linajes" de *P. infestans*, posiblemente resultaron en la fijación relativamente rápida de un solo linaje US-1, el cual posiblemente migró de Sur América a Estados Unidos y Europa en los años de 1840 (Andrison, 1996)

1.5. MIGRACIONES POSTERIORES 1970's

Durante el intervalo de 1840's - 1970's, no se encontró evidencia de migraciones, dado que los datos de evaluación de las poblaciones de *P. infestans* fueron consistentes con un solo linaje clonal, lo que da la idea de una vía de migración de localidades de mayor diversidad a zonas de menor diversidad. Por ejemplo, de México a Estados Unidos, de allí a Europa y de Europa a Asia, África y Sur América (Fry *et al.*, 1993, Goodwin *et al.*, 1994)

Al parecer grandes cantidades de papa (25.000 toneladas) para el consumo doméstico fueron llevadas de México al oeste de Europa a finales de los años 1970s, de donde posiblemente de una

pila de compost o de algunos tubérculos que fueron almacenados y luego sembrados en campo, pudo escaparse el hongo *P. infestans*, el cual había podido sobrevivir al invierno sobre el tubérculo, del que surgieron las hojas en la primavera, en las cuales creció el patógeno, cuyos esporangios pudieron haber sido dispersados a plantas de papa y/o tomate de campos vecinos, muchos posiblemente destinados a la producción de semilla, la cual ha mantenido un fuerte comercio a lo largo y ancho del mundo, en donde aparecieron nuevas poblaciones del patógeno que incluían la forma A2, la cual se han escapado los continentes de la Antártida y Australia. Además en algunas localidades las nuevas migraciones europeas no se habían detectado como Filipinas, Taiwan, Estados Unidos, Canadá y Perú, pero se espera su dispersión con el comercio de semillas (Fry *et al.* 1993)

Las nuevas poblaciones desplazaron las viejas en pocos años en Europa y no como producto de una hibridación entre las dos poblaciones, puesto que no se han descubierto recombinantes de genotipos nuevos y viejos y los alelos aloenzimáticos característicos de los linajes viejos, están ausentes en las poblaciones presentes actualmente. Esto indica que las poblaciones que llegaron recientemente están más adaptadas, posiblemente por una mayor agresividad, situación que fue observada en Europa Central durante los años 80s.

Por otro lado, según Fry *et al.* (1993), la selección de genes de resistencia (R) no es una explicación satisfactoria para indicar el desplazamiento de esta población porque:

- Las variedades de Europa occidental no contienen genes Ri
- Existió una virulencia adecuada en las poblaciones viejas y
- No ha habido cambios mayores en la composición de genes R en las variedades europeas que coincidan con el desplazamiento

Por otro lado, el desplazamiento de poblaciones de *P. infestans* también ocurrió en otros continentes como Japón, en donde se redujo la frecuencia del único linaje clonal viejo y la representatividad de nuevas poblaciones predominó en las colecciones recientes en diferentes áreas de Corea (Fry *et al.* 1993)

Fry *et al.* (1993) indican que una implicación práctica de la migración puede estar relacionada con la sensibilidad o resistencia del hongo al fungicida específico (de oomycetes) metalaxyl, cuya resistencia no fue ampliamente distribuida entre aislamientos que pertenecían a las poblaciones viejas, indicando que el problema se debió a la migración y selección de individuos resistentes, además o por una mutación de novo y selección

Las migraciones de 1980's México, Canadá y Estados Unidos (Fry *et al.* 1993). Hasta muy recientemente las poblaciones de *P. infestans* en Estados Unidos constaban de un solo linaje clonal antiguo (US-1) y unas pocas diferentes, pero la situación podría ser cambiante, puesto que en los años 90 - 91 se introdujeron poblaciones de tomate de la Florida, papa y tomate el oeste de Washington, con un linaje clonal (US-7 y 8) antes no observado en Estados Unidos o Canadá. Desafortunadamente resultó ser resistente al fungicida Metalaxyl. Adicionalmente Deahl *et al.* reportaron un aislamiento tipo A2 en Pensilvania en 1987 y otro en Columbia Británica en 1989, luego se detectaron otros. El genotipo US-8 es muy eficiente en infectar tubérculos, lo que posiblemente contribuyó a su incremento de 1993 a 1994 (Goodwin, 1997).

Para desarrollar una estrategia de manejo del hongo, es necesario tener en cuenta la capacidad de emigrar de manera rápida grandes distancias como se observa por la presencia de un solo clon en los extremos continentales de Estados Unidos. Es posible que operen varios mecanismos de migración, pero se sugiere que la nueva población llegó del noroeste pacífico de México sobre tomates sembrados o sobre frutos de tomate infestados y los cuales fueron mercadeados en esa zona. La amplia y rápida distribución de *P. infestans*, junto con el desarrollo de la resistencia al Metalaxyl en dichas poblaciones, y los mecanismos diversos para el proceso de dispersión, indican que quienes requieran hacer un control eficiente de este patógeno deben estar alerta, para evitar el desarrollo de futuras epidemias.

Sin embargo, reportes más recientes de Forbes *et al.* (1997) indican que la estructura poblacional del hongo *P. infestans* en el Ecuador está conformada principalmente (más del 95%) por un solo linaje clonal que lo denominaron EC-1, definido por análisis de marcadores neutros como las isoenzimas glucosa 6 fosfato isomerasa (Gpi) y peptidasa (Pep), el tipo de apareamiento (A1) y una dactiloscopia del DNA nuclear no reportado previamente. Estas observaciones los condujo a sugerir una nueva hipótesis sobre la introducción reciente de un nuevo linaje clonal que se estableció y desplazó al antiguo US-1. Ellos dan la idea de que esta población procedió de Antioquia (Colombia), refutando la hipótesis de que existía una barrera dentro del Ecuador entre las poblaciones US-1 peruanas, muestreadas en 1980's y una población diferente que había sido detectada posteriormente en Colombia. Es posible que en Colombia haya una variación importante de las poblaciones de *P. infestans* y que quizás no se tiene la suficiente información por los pocos estudios realizados en tal sentido.

1.6. CARACTERIZACION POBLACIONAL Y EL EFECTO DE LA REPRODUCCION SEXUAL

Según Fry *et al.* (1993) existen seis marcadores genéticos y fenotípicos (Tabla 1) para caracterizar las poblaciones de *Phytophthora infestans*, los cuales han sido utilizados para investigar el origen de las poblaciones, el linaje clonal, el tipo de apareamiento, la resistencia a fungicidas y la virulencia relacionada con la compatibilidad específica.

Tabla 1 Marcadores genéticos y fenotípicos utilizados para caracterizar poblaciones de *Phytophthora infestans* (Fry et al. 1993)

Marcador	Descripción
Tipo de apareamiento	A1 y A2
Aloenzimas	Tres loci aloenzimáticos: glucosa 6-Pisomerasa (Gpi)(7 alelos), peptidasa (Pep)(5 alelos) y enzima málica (Me)(2 alelos).
Dactiloscopia del DNA nuclear	La sonda RG-57 revela hasta 30 loci en poblaciones de <i>P. infestans</i> .
DNA mitocondrial	Se conocen al menos 5 haplotipos diferentes de DNA mitocondrial.
Resistencia a fungicidas	Los aislamientos pueden ser clasificados como resistentes o susceptibles al fungicida Metalaxyl.
Virulencia	Se han descrito al menos once (11) compatibilidades específicas diferentes.

Goodwin, Cohen y Fry (1994) analizaron mas de 300 aislamientos del hongo colectados en 20 países y cinco continentes, encontrando la siguiente situación (Tabla 2) en cuanto al tipo de apareamiento y caracterización aloenzimática

Tabla 2 Características aloenzimáticas y tipo de apareamiento de genotipos viejos y nuevos de *P. infestans* (Goodwin, Cohen y Fry, 1994).

Clasificación	Genotipo aloenzimático	
	Gpi	Pep
Genotipos viejos		
A1 como único tipo de apareamiento	86/100	92/100
	86/100	100/100
	100/100	92/100
	100/100	92/92
Nuevos genotipos		
Ambos tipos de apareamiento A1 y A2	90/100	83/100
	90/100	100/100
	100/100	83/100
	100/100	100/100

También analizaron un subgrupo de más de 200 aislamientos para detectar la variación por Dactiloscopia del DNA y encontraron que "un sólo linaje clonal" domina las poblaciones del mundo y concluyeron que al parecer las variaciones dentro de éste linaje surgieron por recombinación mitótica o por mutación. Los bajos niveles de diversidad genética en las poblaciones derivadas con respecto a la población ancestral de México Central, indican que el hongo sufrió un estrechamiento genético extremo durante su dispersión, por lo que sólo se transportó un sólo genotipo clonal a Europa y de allí al resto del mundo. Si hubiese predominado la forma sexual, las oosporas podrían vivir por años en el suelo, convirtiéndose en una fuente de inóculo inicial, incrementándose la diversidad de genotipos observada en Toluca (México), lo cual puede suceder en un futuro próximo.

Forbes *et al.* (1997) estudiaron la estructura genética de la población de *P. infestans* en el Ecuador y encontraron un nuevo linaje clonal que determinaron como EC-1 en el 95% de las muestras, caracterizado por el genotipo 90/100 para Gpi y 96/100 para Pep, tipo de apareamiento A1 y una dactiloscopia de DNA nuclear no reportado antes, como se observa en la tabla 3

Tabla 3 Genotipos aloenzimáticos dialocus dilocus de glucosa 6fosfato isomerasa (Gpi) y peptidasa (Pep) y polimorfismo de las huellas digitales de la longitud de los fragmentos de restricción (RFLP) de aislamientos de *P. infestans* colectados en Ecuador (Forbes *et al.* 1997)

Muestreo	Dilocus del genotipo aloenzimático			Huellas digitales RFLP	
	Número	GPI	Pep	Número	Bandas de 1 a 25 linaje ^a
1990-1992	5	86/100	92/100	3	1011101011001101000110011 US-1
	95	90/100	96/100	48	1111101001001101000111011 EC-1
	1	90/100	96/100	1	1111101001001001000111011 EC-1
	1	86/100	92/100	NT ^c	US-1
1993	109	90/100	96/100	16	1111101001001101000111011 EC-1
	1	90/100	96/100	1	1111101000001101000111011 EC-1 ^b

a. Los linajes clonales fueron determinados por dactiloscopia del DNA o genotipos aloenzimáticos.

b. Difieren del genotipo predominante EC-1 por un locus (flecha) (locus 14 y 10 respectivamente).

c. No evaluado.

En esta tabla se puede observar que el patrón de bandas de RFLP de los aislamientos agrupados como EC-1 difirieron por tres bandas con respecto a los aislamientos típicos US-1.

Por la evaluación de los patotipos, encontraron que la mayor diversidad se presentó en la zona norte, una diversidad intermedia en el centro del país y más baja en el sur, con un patrón de crecimiento lineal norte-sur y casi el doble de patotipos en el norte. La resistencia al metalaxyl fue

alta (un tercio de los aislamientos evaluados) en las provincias norte y sur. En la zona central se presentaron algunos aislamientos con niveles de resistencia intermedios.

1.7. DISCUSION

El hongo *Phytophthora infestans* establece patosistemas con muchas especies como lo demostraron Abad *et al* (1983) y Abad (1995). Para otros investigadores según los datos históricos y científicos discutidos en el presente texto, el origen del hongo *P. infestans* puede establecerse en la zona alta del centro de México, en el valle de Toluca, lugar que coincide con el origen de muchas especies del género *Solanum*, como *S. demissum*, que ofrece resistencia al hongo por genes R y forman tubérculos que no fueron explotados comercialmente, pues el cultivo de la papa en México se inició en los años de 1950.

Si se acepta como cierto que el centro de origen del hongo es México Central, su huésped inicial tuvo que ser uno o varios tipos de *Solanum* o incluso tomate (*Lycopersicon esculentum*), aunque el origen de esta especie tampoco es México, pero este cultivo sí ha estado allí por muchos más años que la papa y pudo participar en la coevolución del patosistema, pues en trabajos realizados en el laboratorio y reportes de Legard *et al* (1995), se observó que los aislamientos procedentes de tomate afectan la papa más fácilmente que los aislamientos de papa y tomate. Goodwin (1997), aduce que el genotipo US-8 infecta fácilmente tubérculos de papa.

Hasta el presente se ha establecido el origen de la papa cultivada en la zona alrededor del lago de Titicaca hace 7000 años, época en la que al parecer se presentó un cambio climático drástico (7300 a 5100 años durante el Holoceno Inferior) con mayor influencia de lluvias en el verano y una reducción de precipitaciones en el invierno en los Andes centrales, por lo que el lago Titicaca había sido caracterizado por un nivel de agua extremadamente bajo, lo que significa que además de las precipitaciones, temperatura, evaporación y nubosidad juegan un papel importante en el balance hídrico. A partir de esa época se han presentado períodos con niveles de agua bajos y altos y variaciones climáticas confirmadas por estudios paleológicos (Veif, 1994).

Es posible que las condiciones climáticas y ambientales de esa zona con cambios drásticos periódicamente, hubiesen impedido el desarrollo del hongo *P. infestans* y por lo tanto no se haya podido observar síntomas de la enfermedad en la zona de origen de la papa, que ameritasen el registro por sus domesticadores (Indios Aymaras) ni posteriormente cientos de años adelante, por los conquistadores y colonizadores de América del Sur.

No se conocen reportes de la época de origen del patógeno, que ayudaran a esclarecer el patosistema original del hongo con una especie o cultivo, pues los primeros reportes en que se mencionan daños de tubérculos o de hojas en papa son del siglo XV en adelante y que se establece

con certeza que se trata del patosistema *P. infestans* / *Solanum tuberosum* datan de mediados del siglo XIX (1840's). ¿Qué pasa con este hongo y otras especies?

Es posible que entre sus orígenes (hace 7 000 años) como cultivo y los reportes de enfermedades causadas por el hongo, la papa hubiese "escapado" a la enfermedad por efectos climáticos que no favorecieron el desarrollo del hongo, como lo expresan algunos autores y como puede observarse en climas de páramo seco, en las cuales la incidencia de la enfermedad es mucho menor.

Si la incidencia de genes de resistencia implica una coevolución patógeno/especie, no es de descartarse que el patógeno también se pudo originar en los andes suramericanos, donde también se encuentra gran cantidad de especies originadas allí y que tienen resistencia al hongo *P. infestans* no solo debido a genes R, sino a genes menores o lo que se denomina resistencia de campo. Esto nos lleva a pensar incluso que si abunda este tipo de resistencia como lo indica Estrada (1996), la coevolución ha permitido la supervivencia del hongo, manteniéndose el principio de la conservación de las especies y por ende un equilibrio, lo que da un mayor apoyo a la búsqueda de la "resistencia de campo" en los programas de mejoramiento genético del cultivo, razón por la cual el Centro Internacional de la Papa ha cambiado su filosofía luego de 1992, iniciando la evaluación de nuevas generaciones de papa, con la eliminación de los genes R, puesto que su programa no logró los resultados esperados en 20 años de investigaciones.

Por otro lado, se ha observado que el hongo no es capaz de detoxificar (metabolizar) fitoalexinas y que la resistencia se basa especialmente en la concentración de aquellas, más que en el tipo de fitoalexina. Las investigaciones que se vienen adelantando por Rojas "en nuestro grupo de trabajo, han permitido observar que la variedad Diacol Capiro tiene una baja concentración de fitoalexinas y es altamente susceptible a *P. infestans*, mientras que la reciente variedad ICA - UNICA es altamente resistente al hongo y su concentración de fitoalexina es alta. Esto da un indicio de que el origen del patosistema no fue inicialmente la papa cultivada, ya que para la obtención de esta variedad se utilizaron otras especies de *Solanum* con alta probabilidad de fuentes de resistencia horizontal.

1.8. HIPÓTESIS

- El centro de origen del hongo es México, pero éste no se originó en papa, sino en otras especies de solanáceas, posiblemente del género *Solanum*. Pero por qué razón aislamientos de tomate (*Lycopersicon esculentum*) afectan más fácilmente a papa que viceversa?
- El centro de origen es México y el patógeno pudo afectar cultivos de tomate, sin que se reportara este daño, dado que este cultivo no fue importante en Europa donde se reportó la enfermedad debidamente descrita en 1845.

- El patosistema *P. infestans* / papa "apareció" después del siglo XV, puesto que no se conocen reportes previos, aunque es posible que el hongo hubiese convivido con diferentes especies cultivadas y no cultivadas de papa, gracias a los factores de resistencia del hongo, los cuales abunda en especies de Sur América
- Dado que los estudios del hongo y su patogenicidad se concentraron en la zona de México Central, donde se descubrió la mayor variabilidad del patógeno, zonas donde se cultiva la papa, pero que no es su centro de origen (Europa, USA, Japón), no se han estudiado otras zonas que puedan ser tan importantes para el esclarecimiento de la dinámica poblacional de este patógeno y que han sido de importancia para el cultivo como la parte norte de los Andes (Colombia - Venezuela)
- Puesto que el hongo es de tipo hemiótrofo y que no se ha encontrado la formación de oosporas en otras regiones diferentes a México, debe existir otra forma de sobrevivencia en huéspedes alternos como otros cultivos (tomate, hojas y frutos) y malezas. Está básico su estudio para los trabajos de epidemiología.
- Es conveniente hacer caracterización del patógeno en otros cultivos incluyendo malezas, ubicadas en diferentes zonas ecológicas que contribuyan al establecimiento del origen del hongo y su relación con el cultivo de papa y/o tomate, como cultivos comerciales más afectados por este patógeno.
- No es descartable que en países como Colombia pueda existir la forma sexual del hongo, puesto que se han observado poblaciones diferentes a US-1 (según Forbes), las cuales al parecer fueron introducidas al Ecuador (EC-1) y que vienen incrementando la cantidad de genotipos del norte al sur de ese país
- Países como Venezuela en donde se siembra papa procedente de la zona andina (Colombia) y de Europa en un solo transecto de la vertiente (caso de Mérida) es altamente probable la presencia de las formas A1 y A2 de *P. infestans*.
- El hongo *Phytophthora infestans* una vez encontró la papa, se adaptó fácilmente a ella.

BIBLIOGRAFÍA

- ABAD, J.A. 1983. *Phytophthora infestans* en la zona central del Perú: razas, patotipos, especialización fisiológica, tipos de compatibilidad, resistencia de variedades y rango de hospedantes. Tesis Magister Scientiae. Universidad Nacional Agraria La Molina. Programa Académico de Graduados. Especialidad de Fitopatología, 198p.

- ABAD, Z.G., ABAD, J.A. y OCHOA, C. 1995. Historical and scientific evidence that support the modern theory of Peruvian Andes as the center of origin of *Phytophthora infestans*. En Dowley, L.J., Bannan, E., Cooke, L.R., Keane, T., O'Sullivan, G. eds. *Phytophthora infestans* ISO, pp 234-245. Dublin Ireland: Boole.
- ANDRIVON, D. The origin of *Phytophthora infestans* populations present in Europe in the 1840's: a critical review of historical and scientific evidence. En Plant Pathology, Vol 45 (1996); p 1027-1035.
- BERKELEY, M.J. 1846. Observations, botanical and physiological on the potato murrain. En Phytopathological classics, No. 8, British Mycological Society APS, East Lansing Michigan.
- DE BARY, A. 1861. Die gegenwartig herrschende kartoffel-krankheit, ihre Urshade und ihre Verhutung felix. Leipzig 1pl.
- ESTRADA, R.N. 1996. Los recursos genéticos en el mejoramiento de la papa en los países andinos. En: Papas Colombianas con el mejor entorno ambiental. Homenaje: 50 años de investigación en papa en Colombia, 21 años de FEDEPAPA. P. 1 - 14.
- FORBES, G.A. *et al.* Population genetic structure of *Phytophthora infestans* in Ecuador. En. Phytopathology, Vol 87 (1997), p 375 - 380.
- FRY, W.E. *et al.* Populations genetics and intercontinental migrations of *Phytophthora infestans*, En: Annu Rev Pytopathol, Vol 30 (1992), p 102 - 129.
- GOODWIN, S.B., COHEN, B.A. y FRY, W.E. Panglobal distribution of a single clonal lineage of the Irish potato famine fungus. En Proc Natl Acad Sci USA, Vol 91 (1994) p. 11591 - 11595.
- GOODWIN, S.B. 1997. The population genetics of *Phytophthora*. En Phytopathology, Vol. 87, No. 4 (1997), p. 462 - 473.
- LAGERHEIM, G. de. La enfermedad de los pepinos, su causa y su curación. En: Revista Ecuatoriana, Vol 2 (1890), p 1 - 6.
- LEGARD, D.E., LEE, T.Y. and FRY, W.E. Pathogenic specialization in *Phytophthora infestans*: Aggressiveness on tomato. En Phytopathology, Vol 85 (1995), p-p. 1356 - 1361.
- LUJAN, L. 1996. Historia de la papa. Origen-culturas Andinas. Esclarecimiento de tres hechos. En: Papas colombianas con el mejor entorno ambiental. Homenaje: 50 años de investigación en papa en Colombia, 21 años de FEDEPAPA. p-p. 17 - 26.
- NIEDERHAUSER, J.S. 1991. *Phytophthora infestans*: the mexican connection. In: Lucas, J.A., Shattock, R., Shaw, D.C., Cooke, L.R. eds. *Phytophthora*, p-p. 25-45. Cambridge, U.K. Cambridge University Press.
- REDDICK, D. Blight-resistant potatoes. En: Phytopathology, Vol 18 (1928); p-p 483 - 502.