

Problemas fitopatológicos en especies de la familia Solanaceae causados por los géneros *Phytophthora*, *Alternaria* y *Ralstonia* en Colombia. Una revisión

Biotic constraints of the Solanaceae caused by *Phytophthora*, *Alternaria* y *Ralstonia* in Colombia. A review

Natalia Carreño¹, Ángela Vargas², Adriana Jimena Bernal³ y Silvia Restrepo⁴

RESUMEN

La familia Solanaceae es considerada el tercer taxa botánico más importante a nivel agronómico, hecho que ha generado que mundialmente se invierta un gran esfuerzo en estudiar la biología, ecología y diversidad de hábitats de muchas de sus especies. En Colombia, las especies más cultivadas son comúnmente atacadas por patógenos que limitan la producción y la calidad final del producto. El presente documento expone la recopilación de los estudios publicados realizados en Colombia, referentes a las enfermedades causadas por tres de los patógenos más importantes que afectan la familia Solanaceae: *Phytophthora*, *Alternaria* y *Ralstonia*.

Palabras clave: control químico, control biológico, papa, tomate, uchuva, lulo, tomate de árbol, ají, pimentón, tabaco.

ABSTRACT

The Solanaceae family is considered the third most economically important plant taxa and the most valuable in terms of vegetable crops. In Colombia, the most cultivated species of this family are constantly attacked by pathogens, which limit the production and reduce the quality of the products. In this review, we present a summary of published Colombian research regarding the tree most important pathogens of Solanaceae family: *Phytophthora*, *Alternaria* and *Ralstonia*.

Key words: chemical control, biological control, potato, tomato, cape gooseberry, lulo, tree tomato, pepper, paprika, tobacco.

Introducción

La familia Solanaceae es reconocida mundialmente por su importancia en términos de vegetales cultivables y el amplio rango de utilidad agronómica de sus especies, que incluyen al importante género *Solanum* (The International Solanaceae Genome Project, 2004). Como país tropical, Colombia puede garantizar la producción permanente de muchas especies de esta familia, que se presentan como una alternativa promisorio de cultivos con mejores posibilidades de competencia en escenarios de mercados globalizados. Sin embargo, la alta susceptibilidad a patógenos en las solanáceas afecta de forma significativa los cultivos y puede causar grandes pérdidas en la producción de vegetales y frutos. Las enfermedades causadas por los géneros *Phytophthora*, *Alternaria* y *Ralstonia* constituyen algunos de los patógenos más conocidos por su alta incidencia y las importantes pérdidas que ocasionan en los cultivos de solanáceas (*Phytophthora* Functional Genomics Database, s.f.; Carrillo, s.f.; Hayward, 1991, citado por Chavarro *et al.*, 2005).

El objetivo de esta revisión es reunir la información referente a las enfermedades causadas por estos tres géneros de patóge-

nos en Colombia, recopilando los resultados y conclusiones principales de cada investigación, con el fin de identificar las áreas de mayor conocimiento, así como aquellas en las que aún no se han efectuado avances importantes.

El caso colombiano

En Colombia, los cultivos de papa (*Solanum tuberosum*), papa criolla (*Solanum phureja*), tomate (*Solanum lycopersicon*), uchuva (*Physalis peruviana*), lulo (*Solanum quitoense*), tomate de árbol (*Solanum betaceum*), ají (*Capsicum* sp.), pimentón (*Capsicum annum*) y tabaco (*Nicotiana tabacum*) son los principales cultivos de solanáceas de importancia económica.

Papa (*Solanum tuberosum* y *Solanum phureja*)

La papa constituye una de las principales actividades agrícolas de las zonas andinas. El cultivo comercial de esta planta se realiza entre los 2.000 y 3.000 msnm, pero las zonas de óptima producción en función de calidad y cantidad de producto se ubican entre los 2.500 y 3.000 msnm.

Fecha de recepción: diciembre 19 de 2006. Aceptado para publicación: octubre 1 de 2007

¹ Programa de Maestría en Biotecnología Vegetal, Universidad de Wageningen, Holanda. natalia.carrenoquintero@wur.nl

² Laboratorio de Micología y Fitopatología, Universidad de los Andes, Bogotá. amvargasbe@unal.edu.co

³ Codirectora Laboratorio de Micología y Fitopatología, Universidad de los Andes, Bogotá. abernal@uniandes.edu.co

⁴ Directora Laboratorio de Micología y Fitopatología, Universidad de los Andes, Bogotá. srestrep@uniandes.edu.co

Phytophthora infestans

En Colombia ha sido de especial importancia la enfermedad conocida con los nombres de gota, gotera, lancha o tizón tardío, causada por *Phytophthora infestans*, perteneciente al phylum oomycota, orden peronosporales, familia pythiaceae que produce propágulos infectivos móviles. Los primeros registros de la enfermedad en Colombia aparecen alrededor de 1571 (De Bary, 1876, citado por Pedraza, 1973) y desde entonces se ha presentado como la enfermedad más frecuente y destructiva en todas las zonas paperas del país, ocupando aproximadamente entre 8 y 12 % de los costos de producción total del cultivo (Del Valle, 1997 y Orozco *et al.*, 2001).

Control químico

Desde 1882, el Caldo Bordelés (compuesto a base de sulfato de cobre y óxido de calcio) se constituyó como el principal producto para el control de la gota (Ramos *et al.*, 1985), hasta 1930 cuando declinó considerablemente su uso por la aparición de productos químicos a partir de cobres insolubles como los cloruros básicos, oxiclururos, carbonatos y sulfatos (Cifuentes *et al.*, 1987). Posteriormente se desarrollaron fungicidas orgánicos, como los ditiocarbamatos, que más adelante fueron modificados con adición de zinc (Villegas, 1996) y a finales de los años 70 apareció en el mercado un nuevo producto de acción fungicida comercializado con el nombre de Metalaxyl, que parecía ser la solución definitiva para el control del tizón tardío (Villegas, 1996).

En Colombia, las pruebas de eficiencia de los principales productos químicos utilizados para el control de la gota se reportan desde 1953, por la entonces División Agropecuaria del Ministerio de Agricultura de Colombia y, posteriormente, por el Instituto Colombiano Agropecuario y en trabajos de grado de las principales facultades de agronomía del país. En estos estudios se presentan las evaluaciones de ensayos establecidos para determinar y monitorear la eficiencia y periodicidad adecuada de aplicación de los principales fungicidas ofrecidos por las casas comerciales (De Rojas Peña *et al.*, 1953; División Agropecuaria del Ministerio de Agricultura de Colombia, 1958, citado por Ramos *et al.*, 1985; ICA, 1958, citado por Cifuentes *et al.*, 1987; Van den Enden, 1965; ICA, 1968, 1969, 1970 y 1971; Villegas, 1996).

Inicialmente, las evaluaciones de fungicidas estuvieron centradas en la estimación de la eficiencia de productos a base de cobres insolubles y ditiocarbamatos. Sin embargo, la aparición del Metalaxyl (N-[2,6-dimetilfenil]-N-[metoxiacetil]-alanina metil ester) provocó un uso indiscriminado del producto que posteriormente produjo la

generación de resistencia del patógeno hacia el producto, y por tanto, la pérdida de eficiencia de este (Navarro *et al.*, 1981). Desde entonces los ensayos de evaluación se enfocaron en monitoreos constantes de la eficiencia de este producto y de otros fungicidas de uso frecuente como el Bravo 500 (Chlorothalonil) y el Manzate 200 (Mancozeb) (Villegas, 1996).

Actualmente, en Colombia, los productos químicos de mayor uso se aplican en rotaciones de fungicidas protectantes que tienen como ingrediente activo Mancozeb (etilen-bis-ditiocarbamato de manganeso + Zn) y sistémicos a base Metalaxyl (Jaramillo, 2003).

Control genético

La historia del control genético de la enfermedad se ha desarrollado en dos etapas importantes. La primera se dio comienzos del siglo XX cuando se descubrieron ciertas variedades de la especie silvestre *Solanum demissum* portadora de genes que conferían resistencia a la enfermedad, llamados genes mayores. En Colombia, el entonces programa de mejoramiento en papa, encontró que las variedades Jabonilla, Curipamba, Tocana colorada y Quincha poseían este tipo de genes y se trabajaron como alternativas promisorias para la introducción de sus genes a las especies cultivadas (Estrada, 1952). Asimismo, el Programa de mejoramiento incluyó también dentro de sus objetivos la recolección de material nativo y extranjero y los cruzamientos con variedades, híbridos y líneas extranjeras mejoradas para reforzar la búsqueda de materiales con este tipo de resistencia (Estrada, 1952).

No obstante, cuando se evidenció la capacidad de *P. infestans* para desarrollar nuevos biotipos y que la resistencia monogénica podía ser vencida fácilmente por nuevas razas del patógeno, se buscó fortalecer el control de la enfermedad mediante el uso de fungicidas cada vez más sofisticados y la exploración de otro tipo de resistencia conocida como resistencia horizontal (Hardy *et al.*, 2000). A partir de entonces, las evaluaciones de la Colección Central Colombiana de Papa en busca de material promisorio con este tipo de resistencia, se convirtieron en uno de los objetivos principales de los programas de mejoramiento. Estas evaluaciones han sido realizadas bajo el marco de desarrollo de proyectos del ICA, Corpoica, Fedepapa, la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional y el desarrollo del Programa Andino Cooperativo de Investigación en Papa, Pracipa) para la obtención de variedades resistentes a *Phytophthora infestans* y otros caracteres deseables” (ICA, 1966, 1967, 1968 y 1970; Bolívar *et al.*, 1985; Gutiérrez y Medina, 2000; Zapata *et al.*, 1997; Cufiño *et al.*, 1990; Méndez *et*

al., 1997; Orozco *et al.*, 2001; Ligarreto *et al.*, 1997; Núñez, 1990 y Pracipa, 1994).

En las evaluaciones realizadas se han encontrado materiales promisorios provenientes de la colección de *S. phureja* (Guzmán *et al.*, 1960, Estrada, 2000) y variedades como la Algodona, la Jabonilla y la Flora de la especie *S. andigena* (Estrada, 2000). Además, las investigaciones realizadas permitieron el lanzamiento del híbrido o cultivar comercial Diacol Monserrate, producto del cruce entre las variedades Branca cascada de *S. tuberosum* y Pana Blanca de la subespecie *andigena*, caracterizado por presentar buenos rendimientos aun en presencia de la enfermedad (Estrada, 2000). Otras variedades con algún grado de resistencia, son la ICA Morita, ICA Unica, ICA Zipa y el Clon 88357 (Rodríguez, 2000).

Por otro lado existen estudios que utilizan material in vitro como alternativa de evaluación, ya que requieren de áreas pequeñas, poco material vegetal y relativamente poco tiempo para presentar resultados preliminares de clones probables para ensayos en campo (Aldana, 1989). En Colombia, son pocos los estudios que se reportan a este respecto y solo se han evaluado los parámetros de estandarización de metodologías para la selección in vitro (Aldana, 1989; Urrea *et al.*, 2000; Urrea *et al.*, 2001).

Control biológico

La búsqueda de mecanismos de manejo biológico de la enfermedad se ha expuesto como una alternativa favorable al uso indiscriminado de fungicidas. Sin embargo, aún no ha sido posible establecer una metodología clara de aplicación de los resultados obtenidos y, por tanto, las investigaciones se han mantenido a nivel experimental en laboratorio. Los reportes, han demostrado que los tratamientos de control biológico son favorables en la inhibición del desarrollo del patógeno con extractos vegetales y cultivos líquidos de microorganismos (Paredes, 1997). En papa criolla se han utilizado extractos vegetales de ajo y ajonjol (*Artemisa absinthium*) que parecen tener un efecto de reducción en la severidad de la enfermedad (Castaño *et al.*, s.f.).

Por otro lado, se ha estudiado la inducción de resistencia sistémica utilizando elicitores fúngicos y aislamientos de *Pseudomonas spp* fluorescentes, encontrando ciertos grados de resistencia sistémica a la enfermedad (Hernández, 2000; Sánchez, 2001 y Aguirre, 2003).

Ralstonia solanacearum

Mundialmente, la proteobacteria *R. solanacearum* es reportada como el segundo patógeno en importancia después

de *P. infestans* (Priou, 2001). En Colombia, la marchitez bacteriana ha sido reportada en cultivos de papa, plátano, banano y tabaco (Flórez *et al.*, 1967) y en regiones como Antioquia es uno de los factores principales que afectan la producción de papa (López *et al.*, 1981; Navarro, 1975 y Granada *et al.*, 1978). Sin embargo, los estudios sobre el manejo y control de la enfermedad son bastante reducidos y están limitados a la sugerencia de rotaciones largas del cultivo (Navarro, 1975) y algunas evaluaciones de productos químicos que controlan el desarrollo de la enfermedad en campo (Velásquez *et al.*, 1974).

Por otro lado, el ICA ha realizado evaluaciones de algunos clones de la Colección Central Colombiana de Papa y de clones extranjeros por su resistencia al patógeno, donde se han encontrado algunos materiales promisorios, principalmente, clones de la colección de *Solanum phureja* (Estrada *et al.*, s.f.; ICA, 1966).

Tomate

La producción de tomate está distribuida en gran parte del territorio nacional a cargo de pequeños y medianos agricultores. El cultivo de esta hortaliza se presenta como una actividad de alto riesgo económico debido a los altos costos de producción por el uso intensivo de mano de obra e insumos, los altos índices de pérdidas en la poscosecha, por ser un producto altamente perecedero, los problemas fitosanitarios, la escasa tecnificación en la producción, los bajos rendimientos y la carencia de cultivares nacionales (Vallejo Cabrera, 1999).

Phytophthora infestans

En Colombia, los estudios en busca de metodologías para el control de este patógeno en tomate se han centrado, predominantemente, en la evaluación de productos químicos comerciales para pruebas en campo y muy poco en la investigación para encontrar variedades resistentes a la enfermedad. Los ensayos realizados por el ICA para determinar eficiencia y periodo de aplicación de productos comerciales se han manejado en conjunto con los ensayos para el control de la gota en papa con pruebas para los productos Brestan, Manzate D, Difolatan, Dithane M-22 y Stannoram (ICA, 1969 y Cañola *et al.*, 1971).

Por otro lado, el programa de investigación para el mejoramiento genético y producción de semillas de hortalizas de la Universidad Nacional, sede Palmira, ha realizado evaluaciones de especies silvestres del género *Lycopersicon* en busca de genes de resistencia a la gota para la introducción a variedades de importancia comercial (Vallejo, 1999). No obstante, la investigación de esta enfermedad

se ha concentrado mucho más para el control en papa que en tomate.

Evaluación de materiales

Aunque la búsqueda de materiales resistentes a la gota en tomate no ha sido una actividad tan consolidada como en papa, en algunos estudios se nombran variedades pertenecientes al germoplasma nacional de Colombia caracterizadas por presentar resistencia a la enfermedad. (Huertas *et al.*, 1985; Velásquez, 2003), y el ICA durante los años 1989 a 1993 inició trabajos de mejoramiento para resistencia a la gota en tomate con la especie *L. hirsutum* y el material botánico cerasiforme, donde se encontró alta resistencia de campo a *P. infestans* en diversas entradas de *L. hirsutum* (Vallejo, 1999).

Inducción de resistencia y aspectos bioquímicos

En el año 2000, la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia inició un proyecto encaminado a aislar y caracterizar proteínas y azúcares de los espacios intercelulares de variedades de tomate resistente (*Lycopersicon esculentum cerasiforme*) y susceptible (*Lycopersicon esculentum* Mill) a la gota. En el desarrollo de este proyecto fue posible conocer la actividad enzimática asociada al proceso de infección, determinando el aumento en la actividad quitinasa y β -1,3-glucanasa, tanto en las especies susceptibles como resistentes después de la infección por *P. infestans* (Moreno, 2000; Velásquez, 2003). Sin embargo, hasta ahora no se reporta ningún estudio posterior que introduzca estas variables de conocimiento en la búsqueda de variedades resistentes.

En cuanto a los estudios de inducción de resistencia sistémica, bastante difundidos en el mundo, en Colombia, la evaluación de los efectos de inductores químicos como el ácido salicílico (AS) y Bion® 500 EC (Novartis) no han dado resultados positivos en control del desarrollo de la enfermedad (Durán *et al.*, 2002) y el volumen de estudios publicados a este respecto es prácticamente nulo.

Alternaria solani

A pesar de ser, en el mundo, un patógeno importante en el cultivo de tomate, *A. solani* no se ha presentado como una enfermedad limitante en el país. Su control se realiza principalmente mediante rotaciones con cultivos como el maíz y las prácticas de labores agronómicas adecuadas. En cuanto a fungicidas se aconseja la utilización de productos químicos a base de clorotalonil, oxiclورو de cobre y Mancozeb (Barreto *et al.*, 2002; ICA, 1969), y en lo referente a los estudios de control genético de la enfermedad es muy poco lo que se conoce; únicamente en 1967, Bulla reportó

una aparente mayor susceptibilidad de la variedad Castilla al ataque del patógeno y una menor reacción patogénica de las variedades Margoble, chonto y Manalucie, y por otro lado se reportan algunos estudios in vitro para encontrar clones de tomate chonto Santa Cruz resistentes a *A. solana* (Girata *et al.*, 1992).

Ralstonia solanacearum

En Colombia, se han reportado tres razas de *R. solanacearum* que están diferenciadas de acuerdo al rango de hospederos, y a pesar de que el tomate es un hospedero potencial de la bacteria, aún no se han reportado grandes pérdidas en producción por causa de esta patología. Algunos estudios reportan líneas, variedades e híbridos con algún grado de resistencia a la enfermedad (Flórez *et al.*, 1967), pero en general, lo que más se recomienda es la práctica de un buen drenaje en la plantación y la eliminación inmediata de plantas que presenten síntomas durante el ciclo de cultivo, así como los tratamientos químicos con oxiclورو de cobre o hidróxido cuprico (Barreto *et al.*, 2002).

Uchuva

La uchuva constituye una de las especies frutícolas más promisorias comercialmente debido a su amplio espectro de exportación y gran aceptación en el mercado internacional (Angulo, 2000). La uchuva es clasificada dentro de las plantas “maleza” y, debido a que en Colombia su establecimiento como cultivo es relativamente reciente, los estudios de las enfermedades del cultivo se han limitado al reporte de las patologías más comunes en las zonas de cultivo y a la publicación y promoción de cartillas informativas que permitan la identificación de las sintomatologías más importantes a las que se enfrentan los agricultores en la etapa de producción.

Según el reporte de Zapata *et al.* (2002), para uchuva se han identificado patologías asociadas a *Alternaria* sp. (mancha negra de las hojas) y *Ralstonia solanacearum* (marchitez bacteriana). Blanco (2000) reporta, en la sabana de Bogotá, la incidencia de una enfermedad conocida como “secamiento descendente del ápice de la raíz”, ocasionada por la acción conjunta de *Cladosporium* sp. y posiblemente *A. alternata*, que atacan frutos próximos a su madurez, cambiando la turgencia y calidad del fruto. Finalmente, se encontró alta incidencia del patógeno *P. infestans* en cultivos de uchuva vecinos a cultivo de papa (Vargas *et al.*, 2007).

Lulo

Es una planta originaria de Suramérica con un desarrollo importante en países como Ecuador, Colombia y Perú (Boletín Semanal de la Red del sector productivo del de-

partamento de Casanare, 2005). Comúnmente se conocen dos especies de esta fruta: *S. quitoense*, lulo con espinas caracterizado por un tamaño pequeño y menor peso, y *S. septentrionale*, el cual presenta espinas en ramas, tallo, peciolo y nervadura y tiene un tamaño un poco mayor. En Colombia, se destaca la comercialización del lulo La Selva, el cual fue el resultado del mejoramiento genético realizado por Corpoica Regional 4.

Los problemas fitosanitarios más limitantes en la producción son la antracnosis del fruto, ocasionada por *Colletotrichum gloeosporioides*, los nemátodos del nudo radical *Meloidogyne javanica* y *M. incógnita* y la pudrición blanca, ocasionada por *Sclerotinia sclerotiorum*. También se han reportado enfermedades asociadas a *Phytophthora infestans* y *Ralstonia solanacearum* (Zuluaga, s.f.).

El control de las principales enfermedades de este cultivo se realiza mediante la aplicación de productos químicos y prácticas agronómicas adecuadas. No obstante, en regiones como Antioquia, donde las condiciones de cultivo son propicias para el desarrollo de ciertos patógenos, se ha hecho necesario el trabajo de selección de variedades resistentes. Actualmente en el Centro de Investigación La Selva se realizan pruebas de tamizado para encontrar materiales de lulo resistentes al ataque de *Phytophthora infestans* (Zapata, José Luis, comunicación personal, 2006).

Tomate de árbol

El cultivo de tomate de árbol representa el 5,3% de la producción frutícola nacional, y se constituye una de las actividades frutícolas más importantes, convirtiendo a Colombia en primer exportador de esta fruta en el mundo (Bernal *et al.*, 2003).

Dentro de las enfermedades asociadas a su cultivo, la antracnosis del fruto, causada por *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz & Sacc y *Colletotrichum acutatum* Simmonds, es la enfermedad más importante debido a su amplia distribución y a la magnitud de las pérdidas que ocasiona (Bernal *et al.*, 2003). Otras enfermedades asociadas son la mancha zonada (*Alternaria* Nees) y dormidera o marchitez del tomate de árbol, causada por *Ralstonia solanacearum* (Smith).

Ají y pimentón

El género *Capsicum* es originario de las regiones tropicales y subtropicales de Suramérica. En Colombia, el pimentón es una hortaliza que ha venido aumentando su popularidad por sus propiedades nutricionales, la buena rentabilidad y las amplias posibilidades de exportación (Barreto *et al.*, 2002). Sin embargo se conoce muy poco sobre las enfer-

medades asociadas a su cultivo. Algunos de los patógenos reportados asociados son: *Phytophthora capsici* (Quemazón), *Ralstonia solanacearum*, *Alternaria tenuis*, *A. solani* y *A. capsici* (Podredumbre por *Alternaria*) (Zubieta *et al.*, 1974), *A. alternata* (Barreto *et al.*, 2002), entre otros.

Tabaco

Debido a la altísima importancia en la calidad final de la hoja de tabaco, el control de las enfermedades de este cultivo siempre ha constituido un renglón fundamental en las investigaciones de los países productores de tabaco. Algunas de las patologías más comunes reportadas a nivel mundial son: *Phytophthora parasitica* var. *Nicotianae* (pata prieta o Black Sank), *Alternaria alternata* (mancha parda) y *Ralstonia solanacearum* (marchitez bacteriana) (Georgia IPM, Tobacco Diseases, s.f.). En Colombia, durante los años 1968 a 1970, el ICA y la Compañía Colombiana de Tabaco, en un proyecto conjunto, determinaron la presencia de la raza 0 de *P. parasitica* (ICA, 1969) y lograron lanzamiento de la variedad de tabaco negro ICA Servita, con buenas características de calidad, producción y resistencia a la “pata prieta” (Moreno *et al.*, 1992).

Por otro lado, desde 1957, los productores de tabaco reportaron la existencia de la enfermedad conocida como “dormidera del tabaco” que ocasionaba pérdidas hasta del 30% en la cosecha. El ICA y Coltabaco identificaron que el agente asociado era la raza I de la bacteria *R. solanacearum* y se establecieron ensayos de evaluación en los que se encontraron cuatro variedades de tabaco que presentaron porcentajes de resistencia moderada cuando eran inoculados con la raza I de la bacteria (ICA, 1969).

Estudios de diversidad genética usando marcadores fenotípicos, moleculares y enzimáticos en Colombia

Phytophthora infestans

Este patógeno que se encuentra distribuido en todas las zonas productoras de papa del mundo. Su carácter heterotálico determina que su reproducción sexual requiera dos tipos de apareamiento, A1 y A2. Este patógeno, anteriormente incluido dentro de los hongos verdaderos, en la actualidad se encuentra más relacionado con algas no fotosintéticas, debido a la composición de su pared celular y producción de propágulos móviles flagelados (Agrios, 2006).

Las primeras migraciones del patógeno a partir de su centro de origen supuesto México, mostraron una reducida variabilidad genética que llevó a pensar que en esta migración solo estaba involucrado el tipo de apareamiento A1. Sin

embargo, en una segunda migración se detectó la presencia de A2 con la posibilidad de convertir al patógeno en un organismo más complejo genéticamente y más resistente a las prácticas de control utilizadas (García, 1997). En Colombia, los estudios sobre la composición de las poblaciones del patógeno, estuvieron enfocados en un principio a la identificación de las razas fisiológicas. Sin embargo la urgencia de investigar más a fondo la estructura genética de las poblaciones colombianas de *P. infestans* promovió la realización de proyectos que evaluarán la variabilidad genética y patogénica del oomicete.

Razas fisiológicas

Desde 1949, se han llevado a cabo estudios sobre la reacción de las especies y variedades de la Colección Central Colombiana de Papa a diferentes aislamientos del patógeno *P. infestans*. Los primeros experimentos fueron realizados por De Rojas Peña *et al.* (1953), quienes reportaron una amplia distribución de la raza A, la cual afecta solo a uno de los diferenciales empleados para la evaluación (*S. tuberosum*), y una muy poco frecuente y fragmentada distribución de la raza D que afecta dos de los diferenciales empleados para la evaluación (*S. tuberosum* y 2LY-13) y que parece estar relacionada con la raza A. Estos resultados fueron confirmados por Guzmán (1962, citado por Mazo *et al.*, 1995), quien encontró además el primer registro de la raza 3,4.

Actualmente se conocen 12 genes de resistencia (R) que permiten llevar a cabo la caracterización de las razas. Teóricamente, tales genes pueden estar presentes en 4096 (12^{12}) posibles combinaciones, incrementando la posibilidad de encontrar diferentes razas de *P. infestans*, igual al número de combinaciones anteriormente descritas (Henfling, 1987, citado por Mazo *et al.*, 1995), de las cuales en Colombia, han sido reportadas hasta 19 razas provenientes de poblaciones con una altísima complejidad patogénica (Mazo *et al.*, 1995; Marín *et al.*, 1998; Gilchrist, 2001).

Tipo de apareamiento

En Colombia se han realizado monitoreos temporales de aislamientos colectados de papa y de otros hospederos para determinar el tipo de apareamiento presente. Hasta el año 2004, los estudios realizados solamente han detectado la presencia del tipo de apareamiento A1, indicando que el oomicete se reproduce asexualmente, evitando el incremento de mayores proporciones en su variabilidad. Sin embargo, la presencia del tipo de apareamiento A2 en otros países y en consecuencia, la reproducción sexual de este, permitió el desarrollo de razas nuevas, diferentes y más diversas que en Colombia (Mazo *et al.*, 1995; González, 1997; Marín *et al.*, 1998; Gilchrist, 2001; León, 2004).

Aloenzimas

Para la caracterización de poblaciones de *Phytophthora infestans*, se han identificado la glucosa-6-fosfato isomerasa (GPI) E.C. 5.3.1.9, la peptidasa (PEP) E.C. 3.4.3.1, la enzima málica (ME) E.C. 1.1.1.40, la manosa fosfato isomerasa (MPI) E.C. 5.3.1.8 y la xantina deshidrogenasa (XDH) E.C. 1.2.1.37, como enzimas con alto nivel de polimorfismo y factibilidad de resolución en geles de agarosa (Fry *et al.*, 1992 y Koh *et al.*, 1994, citados por Gualtero, 1997) para la evaluación de poblaciones del patógeno.

En Colombia se han realizado caracterizaciones a partir del estudio de patrones aloenzimáticos, que han revelado poblaciones de origen clonal presentando genotipos 100/100 para análisis de la enzima glucosa-6-fosfato isomerasa (GPI), y genotipo 92/101 en el locus de peptidasa-1. El análisis de las enzimas alfa y beta estereasas han presentado en el gel bandas iguales para todos los aislamientos evaluados (Castañeda *et al.*, 1996; Gualtero, 1997; Morales *et al.*, s.f.), indicando que con respecto a los patrones isoenzimáticos se presentan poblaciones no muy diversas y con las mismas características propias de las poblaciones evaluadas.

Sensibilidad al Metalaxyl

En 1981, Navarro *et al.*, reportaron la disminución de la efectividad del producto químico Metalaxyl en las regiones productoras de papa de Antioquia, lo cual incrementó la incidencia de la enfermedad en la zona. Los estudios realizados hasta ahora revelan un aumento de poblaciones tolerantes al Metalaxyl, tanto en el departamento de Antioquia (Rave *et al.*, 1998; Cortes, 1999) como en el Altiplano Cundiboyacense (González, 1997; Espitia, 2005).

Estudios moleculares

Las variables mitocondriales hasta ahora reportadas en el mundo para *P. infestans* son llamadas: Ia, Ila, Ib y IIb. En las poblaciones colombianas del patógeno sólo se ha reportado la ocurrencia de los haplotipos II-a y I-b (Jaramillo, 2003; Gilchrist, 2001; León, 2004).

Perspectivas moleculares

P. infestans es uno de los patógenos más estudiados y una de las metas ha sido la secuenciación completa de su genoma que consta de 237 Mb. Desde una perspectiva molecular, el conocimiento de esta secuencia reviste una gran importancia en el entendimiento de los procesos involucrados en la patogenicidad y puede convertirse en una valiosa fuente de información para identificar los genes que participen en la infección, determinar blancos químicos de ataque y entender más claramente la estructura poblacional y la evolución de este importante patógeno (Ohio State University, s.f.).

Por otro lado, para *R. solanacearum* en un proyecto conjunto entre el Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), y el Institut Scientifique de Recherche Agronomique (INRA), se logró secuenciar el genoma completo de la cepa GMI1000 de esta bacteria Gram negativa. La información obtenida ha servido como modelo determinante en el conocimiento de los procesos moleculares de la patogenicidad de las bacterias, identificando varios genes involucrados en la infección, así como regiones y proteínas determinantes en la virulencia del patógeno (Complete genome sequence of the plant pathogen bacterium..., 2002).

Conclusiones

La investigación de las enfermedades en solanáceas causadas por los géneros *Phytophthora*, *Alternaria* y *Ralstonia* se ha centrado en el control de *P. infestans* en papa, que se constituye como el patógeno de mayor importancia en el cultivo de este tubérculo en nuestro país. Los géneros *Alternaria* y *Ralstonia*, a pesar de ser patógenos potenciales de esta familia de plantas, no se han presentado como problemas de importancia en cuanto a producción y rendimiento. Es importante subrayar que los reportes de los estudios se han efectuado en su mayoría a partir de trabajos docentes, tesis de grado, informes, publicaciones, cartillas y boletines. También se identifica un gran vacío en el estudio molecular de las enfermedades y en la investigación de enfermedades en frutas tropicales como la uchuva, el lulo y el tomate de árbol, que constituyen alternativas importantes para mejorar la exportación de productos agrícolas nacionales.

Literatura citada

- Aguirre, V. 2003. Evaluación de la cepa P₁₁F₁₂ de la Rizobacteria *Pseudomonas* sp. Como inductora de resistencia sistémica para el control de *Phytophthora infestans* en papa *Solanum tuberosum* var. Parda Pastusa. Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Agrios, G. 2006. Plant pathology. 15th edition. Elsevier Academic Press, California.
- Aldana, J.F. 1989. Respuesta de cultivos celulares de papa (*Solanum tuberosum* L.) var. Diacol-Monserrate a diferentes agentes de presión de selección del hongo *Phytophthora infestans* Mont de Bary. Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Angulo, R.C. 2000. Siembra, soporte, poda y fertilización. pp. 41-49. En: Flórez V.J., G. Fischer y A.D. Sora (eds.). Producción, poscosecha y exportación de uchuva (*Physalis peruviana* L.). Unibiblos, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Barreto J.D., M.C. Aguirre, A.M. Caicedo, D. Miranda, L.A. Echeverri y Y.Y. Campos. 2002. Manual: El cultivo del tomate tipo milano, pimentón, maíz dulce y frijol en el sistema de siembra de camas plásticas bajo las condiciones agroecológicas de la meseta de Ibagué. Editorial El Poirá, Ibagué.
- Bernal, J.A y C.A. Díaz. 2003. Tecnología para el cultivo del tomate de árbol. Manual Técnico 3. Ecorregión Andina Centro de Investigación La Selva. Rionegro, Antioquia.
- Blanco, J.O. 2000. Manejo de enfermedades. pp. 57-65. En: Flórez V.J., G. Fischer y A.D. Sora. (eds.). Producción, poscosecha y exportación de uchuva (*Physalis peruviana* L.). Unibiblos, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Boletín Semanal de la Red de información del sector productivo del departamento del Casanare. 2005. En: http://www.casanare.gov.co/esp/descarga/BOLETIN13_2005.pdf; consulta: 14 de junio de 2006.
- Bolívar, R. de J. y G.A. López. 1985. Resistencia de clones diploides de papa a *Phytophthora infestans* (Mont) De Bary y producción de polen 2n. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Bulla, A. 1967. Resistencia de cuatro variedades de tomate (*Lycopersicon esculentum* M.) a *Alternaria solani* (Ell. & Mart.) L.R. Jones & Grout. Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad del Tolima, Ibagué.
- Cañola, G. y M. Saldarriaga. 1971. Comparación de dos funguicidas a diferentes dosis de aplicación para el control de la "gota" del tomate (*Phytophthora infestans*) en el Valle de Medellín. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Castañeda, D. y J.G. Morales. 1996. Caracterización de aislamientos monospóricos de *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary por análisis de zimodemas. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Carrillo, L. s.f. Los hongos de los alimentos y forrajes. 7. Alternaria. En: <http://www.unsa.edu.ar/matbib/hongos/07htextoalternaria>; consulta: 13 de diciembre de 2006.
- Castaño, J. y R. Castro (s.f.). Efecto de once extractos vegetales sobre el tizón tardío de la papa (*Phytophthora infestans* (Mont) de Bary) en papa (*Solanum phureja* Juz. et Buk.). En: <http://www.cevipapa.org.co/verproyectos.php?id=162>; consulta 5 de junio de 2006.
- Chavarro, E. y J.E. Ángel. 2005. Reacción en cadena de la polimerasa 16S DNAr y Amplificación aleatoria de polimorfismos de ADN para la detección y diferenciación molecular de *Ralstonia solanacearum* en plantas de *Musa* sp. Memorias II Seminario Internacional sobre Producción, Comercialización e Industrialización de Plátano. Manizales.
- Cifuentes, J.M. y N.U. Rojas. 1987. Evaluación del control químico de la gota *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary en el cultivo de papa *Solanum tuberosum* en dos zonas del departamento de Boyacá. Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja.
- Complete genome sequence of the plant pathogen bacterium *Ralstonia solanacearum* sheds light on the mechanisms governing pathogenicity. 2002. En: <http://www.cnrs.fr/cw/en/pres/compres/Ralstonia.htm>; consulta 19 de junio de 2006.
- Cortés, W.E y Y.N. Madrid. 1999. Comparación de dos metodologías para estimar la sensibilidad a funguicidas en poblaciones

- del hongo *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Cufiñ, J. y J.E. Pedraza. 1990. Prueba y selección de clones de papa (*Solanum tuberosum* L.) por su resistencia a *Phytophthora infestans* (Mont) De Bary y sus características para papa frita. Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Del Valle Estrada, A. 1997. La gota. Revista Papa 17, 3.
- De Rojas, E. y N. Estrada. 1953. Efecto de la N-triclorometil-tiotetrahidroftalamida, en el control del *Phytophthora infestans* de la papa. Agricultura Tropical 10(3), 43-44.
- Durán, J.C y G. Sánchez. 2002. Evaluación de la inducción química de resistencia sistémica contra la gota (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary) en tomate (*Lycopersicon esculentum*. Mill). Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Espitia, R.X. 2005. Sensibilidad in vitro de 32 aislamientos de *Phytophthora infestans* Mont de Bary de papa en Cundinamarca, Nariño y Boyacá al funguicida Metalaxyl. Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Estrada, N. 1952. Mejoramiento genético de la papa en Colombia, para resistencia a la "gota" causada por el *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Estrada, N., L.A Varón y E. Pérez (s.f.). Selección de clones de papa con resistencia a la dormidera, causada por *Pseudomonas solanacearum*. VII Reunión Latinoamericana de la Papa. 16 Reunión del Programa Nacional de Tuberosas. ICA, Bogotá.
- Estrada, N. 2000. Mejoramiento genético de la papa para resistencia al tizón. Papas Colombianas 2000 con el mejor entorno ambiental 3(1-2), 38-39.
- Flórez, M.A. e I. Cuervo, 1967. Resistencia en tomate a tres razas de *Pseudomonas solanacearum* E.F. Sm. Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- García, C. 1997. A propósito de la introducción de aislamientos de *Phytophthora infestans* para la investigación en Colombia. Agron. Colomb. 14(2), 154-157.
- Georgia IPM, Tobacco Diseases (s.f.). En: <http://www.gaipm.org/id/tobaccod.html>; consulta: 3 de mayo de 2006.
- Gilchrist, E. 2001. Evaluación de la diversidad genética y patogénica de las poblaciones del hongo *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary en Antioquia. Tesis de posgrado. Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Girata, I.E. y A.M. Martínez. 1992. Estudios orientados a la selección in vitro de somaclones de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) var. Chonto Santa Cruz tolerantes a *Alternaria solani*. Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- González, G.P. 1997. Caracterización de las poblaciones de *Phytophthora infestans* en el Altiplano Cundiboyacense con base en el tipo de apareamiento y sensibilidad al funguicida Metalaxyl. Tesis de posgrado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Granada, G.A y R. Navarro. 1978. Marchitez bacterial por *Pseudomonas solanacearum* en tomate (*Lycopersicon esculentum*). Ascolfi Informa 4(2), 4-5.
- Gualtero, E.J. 1997. Caracterización aloenzimática de poblaciones de *Phytophthora infestans* en papa en el altiplano Cundiboyacense de los Andes de Colombia. Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Guzmán, J., H.D. Thurston y L.E. Heidrick 1960 Resultados sobre la naturaleza de la resistencia parcial de tres clones de papa a *Phytophthora infestans* (Mont) De Bary. Agricultura Tropical 16(2), 89-99.
- Hardy, B., B. Trognitz y G. Forbes. 1996. Mejoramiento para el tizón tardío. Progresos hasta hoy. Revista Papas colombianas con el mejor entorno ambiental, pp. 190-194.
- Hernández, E.R. 2000. Análisis comparativo de la inducción de resistencia sistémica adquirida (RSA) con un elicitador fúngico en plantas de papa *Solanum tuberosum* L. bajo dos tipos de manejo agrícola (orgánico y convencional). Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Huertas, G. y M.J. Lara, 1985. Evaluación de 11 materiales de tomate *Lycopersicon esculentum* por su resistencia frente a la gota *Phytophthora infestans* en la región de Santagueda Caldas. Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad de Caldas, Manizales
- ICA Programa Nacional de Fitopatología. 1966, 1967, 1968, 1969 y 1970. Informe Anual de Labores. Bogotá.
- Jaramillo, S. 2003. Monografía sobre *Phytophthora infestans* (Mont) De Bary. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- León, H.J. 2004. Evaluación de aislamientos de *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary colectados en Antioquia mediante tipo de apareamiento y haplotipos mitocondriales. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Ligarreto, G.A, D.S. Bonilla y G.A. Martín. 1997. Evaluación de la Colección Central Colombiana de *Solanum tuberosum* spp andigena por su resistencia a *Phytophthora infestans* y calidad industrial en la localidad de San Jorge. Informe anual de Convenio Especial de Cooperación Técnica y Científica entre el Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural y Corpoica. Centro de Investigación Tibaitatá.
- Ligarreto, G.A, N. Espinosa y M.A. Méndez. 2004. Recursos genéticos y cultivo de ají y pimentón *Capsicum* sp. Trabajo docente. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- López, N.R. y R. Saldarriaga. 1981. Efecto del encalamiento en la marchitez (*Pseudomonas solanacearum*) de la papa (*Solanum tuberosum*) en un suelo de la estación experimental La Selva (Rionegro). Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Maldonado, S.Y., M.C. Delgado y C. García. s.f. Estudio de la estructura genética de las poblaciones de *Phytophthora infestans* en las regiones productoras de papa Colombia. En: <http://www.redepapa.org/infestans3.pdf>; consulta: 13 de junio de 2006.

- Marín, M. y J.J. Mira. 1998. Caracterización de razas fisiológicas y tipo de apareamiento en aislamientos de *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, en diferentes pisos térmicos y hospederos en el departamento de Antioquia. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Mazo, J.J. y L.F. Patiño. 1995. Determinación de razas fisiológicas y tipo de apareamiento en aislamientos de *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Méndez, R.A. y L.A. Rojas. 1997. Evaluación de la Colección Colombiana de *Solanum tuberosum andigena* por resistencia a *Phytophthora infestans* y calidad industrial en la localidad de San Jorge. Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Morales, J.G., L.F. Patiño, S. Jaramillo, M.E. Márquez, J.B. López, D. Castañeda y J.L. Zapata, (s.f.). Patrones aloenzimáticos de varios aislamientos de *Phytophthora infestans* de Antioquia. Facultad de Ciencias y Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Moreno, P.A. y R.A. Coronado. 1992. Variedad mejorada de tabaco negro resistente a pata prieta ICA Servita. Plegable de divulgación N.º 251. Subgerencia de Investigación División Producción de Cultivos. Sección Nacional de Cultivos Industriales Especiales. Grupo Multidisciplinario Tabaco. Regional 7. Centro de Investigación El Arsenal. Enciso, Santander.
- Moreno, Y.A. 2000. Análisis diferencial de las -(1,3)-glucanasas de tomate (*Lycopersicon esculentum cerasiforme*) y de su patógeno *Phytophthora infestans*. Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Navarro, R. 1975. Supervivencia de *Pseudomonas solanacearum* E.F. Smith en suelos cultivados con papa. Noticias Fitopatológicas 4(2), 160-166.
- Navarro, R., O.D. Puerta y O. Pérez. 1981. Resistencia de *Phytophthora infestans* al fungicida sistémico Metalaxil. Ascolfi Informa 7(1), 2.
- Núñez, C.E. 1990. Selección de híbridos de especies de papa por resistencia a *Phytophthora infestans* (Mont) De Bary, fertilidad masculina y potencial productivo. Tesis de maestría. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Núñez, C.E. 1996. La investigación en papa en la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Colombia. Herencia y futuro. Papas colombianas con el mejor entorno ambiental, pp. 27-30
- Ohio State University (s.f.). Towards the Complete genome sequence of the oomycete *Phytophthora infestans*. En: <http://www.oardc.ohio-state.edu/phytophthora/genome.htm>; consulta: 16 de junio de 2006.
- Orozco, J.I. y M.I. López. 2001. Evaluación de características agromónicas, de calidad industrial y resistencia a *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary en 19 clones de papa *Solanum tuberosum* L. en Santa Rosa de Osos (Antioquia). Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Paredes M. 1997. Efecto de fungicidas biológicos en el control de *Phytophthora infestans* en cultivos de papa. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.
- Pedraza G. 1973. Estado de la investigación sobre enfermedades fungosas y bacteriales en el cultivo de la papa en Colombia. Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Peever, T.L., G. Su, L. Carpenter-Bogs y L.W. Timmer. 2004. Molecular systematics of citrus-associated *Alternaria* species. Mycologia 96(1), 119-134.
- Phytophthora Functional Genomics Database. s.f. En: <http://www.pfgd.org/>; consulta 13 de diciembre de 2005.
- Piña, N. y A.J. Sanabria. 1998. Evaluación de alternativas de manejo biológico para el control de gota (*Phytophthora infestans*) sobre papa (*Solanum* sp.) en Toca (Boyacá). Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja.
- Programa Andino Cooperativo de Investigación en papa (Pracipa). 1994. Tercera Fase. Fitomejoramiento. Informe final. Obtención de variedades resistentes a *Phytophthora infestans* y otros caracteres deseables. Tibaitatá.
- Priou, S. 2001. Entrevista. Boletín de papa 3(13). En: <http://www.redepapa.org/boletincuarentatres.html>; consulta: 30 de abril de 2006.
- Ramos, L.G. y L.F. Ruiz. 1985. Evaluación de fungicidas para el control de la gota *Phytophthora infestans* (Mont) De Bary de papa (*Solanum tuberosum*). Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Rave, M.I. y P.E. Roldán. 1998. Evaluación de la resistencia in vitro e in vivo de *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary al fungicida Metalaxyl, en aislamientos del departamento de Antioquia. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Rodríguez, E. 2000. Efecto de la combinación de un fungicida protectante y la resistencia poligénica a *Phytophthora infestans* en el manejo de la gota en papa. Tesis de posgrado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Sánchez, C.I. 2001. *Pseudomonas* spp. fluorescentes y su relación con los mecanismos de defensa de plantas de papa (*Solanum tuberosum* L.) contra *Phytophthora infestans* bajo dos tipos de manejo agrícola (convencional y orgánico). Tesis de posgrado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Sistema de Información y de Precios del Sector Agropecuario (Sipsa), Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. Boletín mensual, diciembre 12 de 2004.
- The International Solanaceae Genome Project (SOL). 2004. Systems Approach to Diversity and adaptation. En: <http://www.sgn.cornell.edu/solanaceae-project/>; consulta: 21 de febrero de 2006.
- Urrea A.I., R. Gómez, P.A. Orellana, L. Herrera, N. Veitia y Y. Alvarado. 2000. Estudio de parámetros para la selección in vitro empleando medios derivados de *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary para inducir respuesta de resistencia en papa (*Solanum tuberosum* L.) Actualidades Biológicas 22(72), 5-15.

- Urrea A.I., Veitía N. e I. Bermúdez. 2001. Selección in vitro de callos de papa (*Solanum tuberosum*) Var. Diacol Capiro empleando el filtrado crudo de *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary. Actualidades Biológicas 23(74), 5-13.
- Vallejo, F.A. 1999. Mejoramiento genético y producción de tomate en Colombia. Trabajo docente. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Palmira.
- Van Den Enden, R. 1965. Combate de la gota (*Phytophthora infestans* (Mont) de Bary) en la papa (*Solanum tuberosum*) con diferentes funguicidas. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad de Caldas, Manizales.
- Van der Waals, J.E., L. Korsten y B. Slippers. 2004. Genetic Diversity among *Alternaria solani* Isolates from potatoes in South Africa. Plant Dis. 88(9), 959-964.
- Vargas, A., A. Correa, D. Lozano, A. González, A. Bernal, S. Restrepo y P. Jiménez. 2007. First report of late blight caused by *Phytophthora infestans* on cape gooseberry (*Physalis peruviana*) in Colombia. Plant Dis. 91(4).
- Velásquez, J.J. y C. Sierra. 1974. Efecto de cuatro herbicidas sobre la población de *Pseudomonas solanacearum* E.F. Smith, agente causal del marchitamiento de la papa. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Velásquez, E.R. 2003. Caracterización parcial de quitinasas en espacios intercelulares de plantas de tomate resistentes (*Lycopersicon esculentum cerasiforme*) y susceptibles (*Lycopersicon esculentum* Mill) a *Phytophthora infestans*. Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Villegas, C. 1996. Manejo químico. Papas colombianas con el mejor entorno ambiental. pp. 260-261.
- Zapata, J.L., Trillos y I.D. Rave. 1997. Evaluación de la resistencia y compatibilidad al patógeno *Phytophthora infestans* de genotipos de la Colección Central Colombiana de Papa. Revista Actualidades Corpoica 15(112), 57-63.
- Zapata, J.L., A. Saldarriaga, M. Londoño y C. Díaz. 2002. Manejo del cultivo de la uchuva en Colombia. Boletín Técnico 14. Centro de Investigación La Selva, Corpoica. Rionegro, Antioquia.
- Zuluaga, M.L. (s.f.). Plagas y enfermedades del lulo (*Solanum quitoense* Lam.). Corpoica, Bogotá.
- Zubieta, D.F. y P.A. Alarcón. 1974. Evaluación de las enfermedades del pimentón (*Capsicum annum* L.) en el Valle del Cauca, Colombia. Trabajo de grado. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, Palmira.