

1158

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON

FACULTAD DE AGRONOMIA



EL TIZON TARDIO DE LA PAPA CAUSADO POR
Phytophthora infestans (MONT) DE BARY

S E M I N A R I O

(OPCION III-A)

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
INGENIERO AGRONOMO FITOTECNISTA

PRESENTA

Rolando Barboza Montoya

T
SB608
.P8
B3
c.1

04
FA
19

MARIN, N. L.

SEPTIEMBRE DE 1984

U

04
FA
19

T
SB608
.P8
B3
C.1

A



1080060885



BIBLIOTECA
DE APLICADOS

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON

FACULTAD DE AGRONOMIA

DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA



**EL TIZON TARDIO DE LA PAPA CAUSADO POR
Phytophthora infestans (MONT) DE BARY**

S E M I N A R I O

(OPCION II-A)

**QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
INGENIERO AGRONOMO FITOTECNISTA**

PRESENTA

Rolando Barboza Montoya

MARIN, N. L.

SEPTIEMBRE DE 1984

T
5B608
.P8
B3

Q40.635
FA 8
1984


Biblioteca Central
Magna Solidaridad
F. Tesis


BU Raúl Ral-gal Fries
UANL
FONDO
TESIS LICENCIATURA

DEDICATORIAS

A dios:

Señor, gracias

A mi madre:

Con todo mi amor a quien debo todo lo que soy y quien ha sido y seguirá siendo el motivo de mi superación.

A la memoria de mi padre:

A tí padre mío, espero haberte dado una gran satisfacción.

A mis hermanos:

Ma. del Refugio
José Angel
Alfonso Carlos
Juan Antonio
Guillermina

Con mucho cariño, a todos ustedes hermanos en quienes siempre he encontrado apoyo y un constante estímulo para llegar a esta etapa de mi vida.

A mis cuñadas:

Silveria y Martha
con cariño.

Especialmente a mis sobrinos:

Alfonso Carlos Jr. y

José Angel Jr.

A todos mis amigos:

Con profundo afecto.

AGRADECIMIENTOS

Al Ing. M.C. Alfonso Tovar Rodríguez

Por su valioso asesoramiento para el desarrollo de este trabajo.

Al Ing. M.C. Apolinar Aguillón Galicia

Con profundo respeto y admiración por su acertada guía y ejemplo.

Al Biol. Hazael Gutiérrez Mauleón

Por la atención prestada en la revisión del presente escrito.

A mi escuela:

El Alma Mater de mi educación, por haberme brindado la oportunidad de llegar a una etapa más de mi vida.

A mis maestros:

Por la aportación que han dado a mi formación.

A todos mis compañeros:

Gracias por su amistad.

A la Sra. Yolanda Díaz Torres

Por la ayuda desinteresada que me brindó para corregir y mecanografiar el presente trabajo.

A TODOS GRACIAS.

I N D I C E

	Página
DEDICATORIAS.....	<i>i</i>
AGRADECIMIENTOS.....	<i>iii</i>
INTRODUCCION.....	1
REVISION DE LITERATURA.....	5
Antecedentes históricos.....	5
Origen.....	5
Primeras apariciones y disemina- ción posterior.....	5
Distribución actual.....	5
Taxonomía.....	6
Sinonimia.....	6
Clasificación taxonómica.....	7
Hospederas.....	7
Características morfológicas del hongo.	7
Formas de reproducción.....	9
Asexual.....	9
Sexual.....	12
Ciclo de la Enfermedad.....	14
Infección.....	14
Formas invernantes del hongo.....	15
Ciclo completo del hongo.....	16
Sintomatología.....	16
En hojas.....	16
En tallos.....	19
En tubérculos.....	20

	Página
Razas fisiológicas del hongo.....	22
Especialización fisiológica.....	22
Evidencia en México de razas fisiológicas.....	23
El origen de las razas fisiológicas.	25
Requerimientos climáticos.....	25
Evasión, Prevención y Erradicación del Patógeno.....	27
Control Genético.....	28
Control químico.....	29
Productos preventivos y de con- tacto.....	29
Productos curativos o sistémi- COS.....	30
Control cultural o fitosanitario...	31
CONCLUSIONES.....	32
SUGERENCIAS.....	33
BIBLIOGRAFIA.....	34
APENDICE.....	40

INDICE DE FIGURAS

	Página
1. Principales zonas productoras de papa en México.....	2
2. Esporangióforo saliendo a través de un estoma.....	8
3. A. Ramificaciones de un esporangióforo (Barra = 50 micras). B. Esporangióforo mostrando hinchamientos C. Esporangios.....	9
4. D. Germinación por zoosporas (Barra = 10 micras) E. Esporangio germinando directamente (Barra = 10 micras).....	10
5. Arriba. Penetración a través de la cutícula. Abajo. Penetración a través de un estoma.....	11
6. Emisión de un haustorio (Barra=10 micras).....	12
7. Oogonio con anteridio en la base.....	13
8. Ciclo biológico del <i>Phytophthora infestans</i> en papa.....	17
9. Daño por tizón tardío en el folíolo de una hoja.....	18

10. Lesiones por tizón tardío mostrando marcadamente el halo o borde clorótico.....	18
11. Hojas y tallos mostrando las zonas necróticas, nótese la esporulación blanquecina en el envés de las hojas.....	19
12. Daño interior y exterior en tubérculos infectados por <i>Phytophthora infestans</i>	21

INDICE DE TABLAS

	Página
1. Sistema internacional de nomenclatura de genotipos y razas fisiológicas de <i>Phytophthora infestans</i>	24
1A. Composición química media de tubérculos de papa.....	41
2A. Principales países productores de papa por Continente, producción 1978-1980	42
3A. Distribución de la superficie cosechada en 1978-1980 de los principales países productores de papa por Continente.....	44
4A. Epocas de siembra y cosecha de papa en los ciclos agrícolas de Primavera-Ver <u>a</u> no y Otoño-Invierno en México.....	46

INTRODUCCION

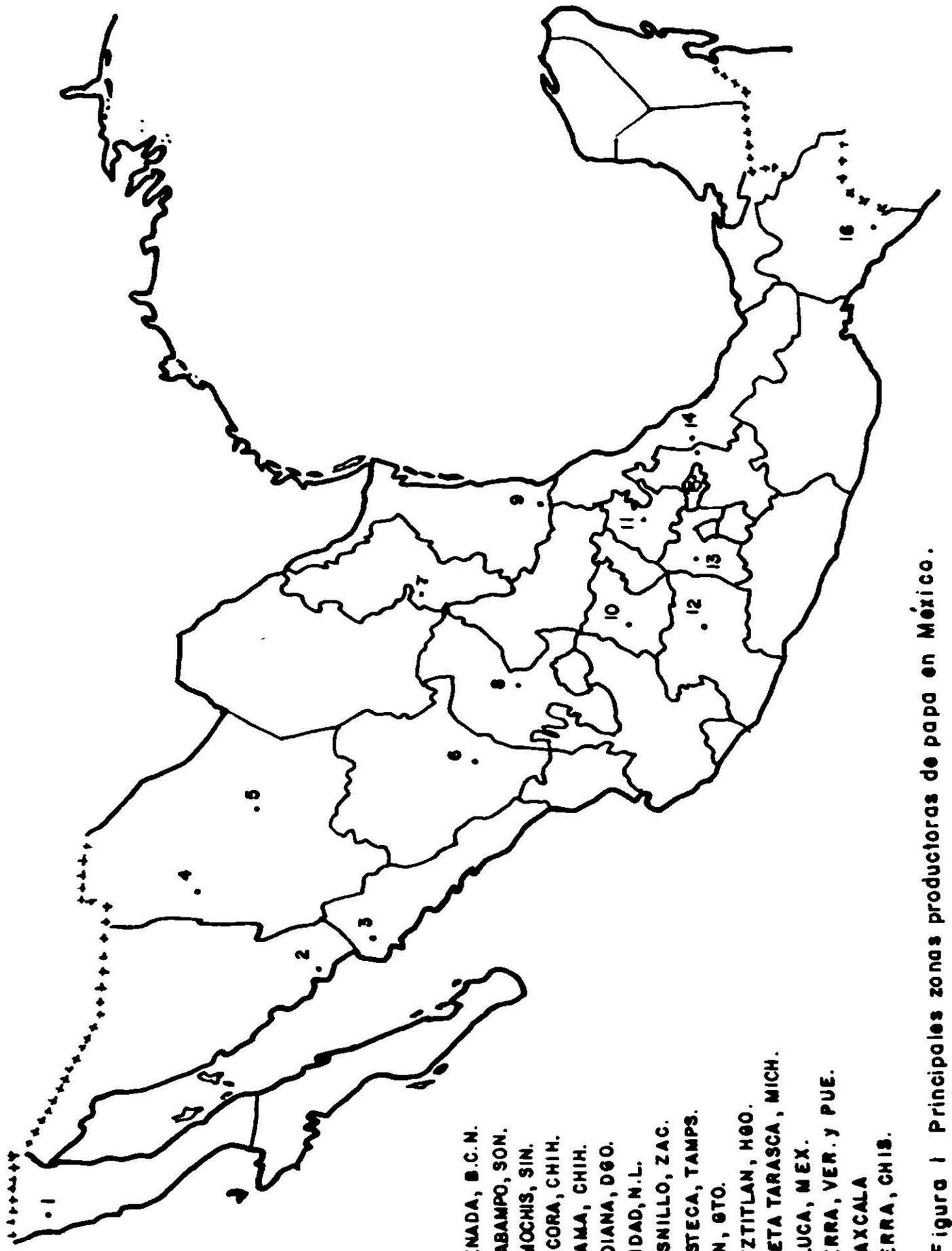
La papa es originaria de los Andes entre Perú y Bolivia. De esta zona proviene la papa cultivada. Estudios arqueológicos demuestran que se cultivó en Perú mucho antes de la época de los Incas, expresado esto a través de su artesanía (vasijas en forma de tubérculo). (21)

La papa especie tuberífera del género *Solanum* es muy importante por su potencial como alimento, figurando en la dieta de más de 100 países. Ocupa el cuarto lugar en importancia económica mundial, después del arroz, maíz y trigo (19, 50). En producción de calorías diarias ocupa el primer lugar por unidad de superficie cosechada y el segundo después de la soya en la de proteínas (50). Provee también cantidades significativas de hierro, magnesio, potasio y algunas vitaminas esenciales como C, B₁ y B₂. (Tabla 1A) (22)

El área mundial del cultivo de papa ocupa unos 20 millones de hectáreas anualmente, produciéndose unos 300 millones de toneladas métricas (50% corresponde a la producción anual en Europa, el 35% a la URSS, y el 8.5% al Continente Americano). (Tabla 2A y 3A) (52)

En la República Mexicana la superficie dedicada al cultivo se estima en 69 mil hectáreas (75% de temporal y 25% de riego). La producción total fue de 916 mil toneladas, con una producción media de 13.3 ton/ha y un valor total del orden de 5,500 millones de pesos, correspondiente a los ciclos agrícolas primavera-verano 1980 y otoño invierno 1980-1981 (50). Este cultivo se siembra en la mayoría de los estados de la República, en altitudes que van desde los 20 a los 4000 msnm, y en diferentes épocas del año (Figura 1).

El uso de la producción nacional se describe a continuación (39): Consumo en fresco 65.1%; semilla, 15.8%; industria,



- 1.- ENSENADA, B.C.N.
- 2.- HUATABAMPO, SON.
- 3.- LOS MOCHIS, SIN.
- 4.- BABICORA, CHIH.
- 5.- ALDAMA, CHIH.
- 6.- GUADIANA, DGO.
- 7.- NAVIDAD, N.L.
- 8.- FRESNILLO, ZAC.
- 9.- HUASTECA, TAMPS.
- 10.- LEON, GTO.
- 11.- METZITILAN, HGO.
- 12.- MESETA TARASCA, MICH.
- 13.- TOLUCA, MEX.
- 14.- SIERRA, VER. Y PUE.
- 15.- TLAXCALA
- 16.- SIERRA, CHIS.

Figura 1 Principales zonas productoras de papa en México.

8.5%; exportación, 0.6% y mermas, 10.0%.

La superficie total dedicada a este cultivo está localizada en dos amplias zonas ecológicas (39):

- a). Valles. Estas son regiones que van desde los 20 a los 2600 msnm, muchas de las cuales son llamadas valles altos, en esta zona trabajan aproximadamente el 20% de los agricultores y producen el 75% del total de la producción nacional aplicándose tecnología avanzada, aquí se encuentran los estados de México, Tlaxcala, Puebla y Chihuahua sembrándose de temporal además, Coahuila, Nuevo León, Sinaloa y Zacatecas y otros que son de riego. En estos valles (44% del área total) se siembran variedades mejoradas introducidas como: Alpha, Patrones, White Rose y otras.
- b). Sierras. Son áreas localizadas desde 2600 hasta 4000 msnm (eje volcánico principalmente), en estas zonas trabajan alrededor del 80% de los agricultores y producen el 25% de la producción total, predominando el sistema de producción tradicional, siendo la mayor parte de temporal. Aquí se cultiva el otro 56% de la superficie total (estados de Tlaxcala, Puebla y Veracruz), sembrándose variedades criollas como la López y mejoradas como Rosita, Montsama, Rojita, Atzimba, Greta, Yema y ultimamente Tollocan.

La diversidad de climas encontrados en México han permitido la producción de papa para semilla y para consumo durante la mayor parte del año en la mayoría de las entidades federativas (Tabla 4A) (50)

Como se ha visto este cultivo es de gran importancia, tanto mundial como nacional. Requiriéndose para este cultivo una alta inversión, sobre todo por los costos que implica el control de las diferentes plagas y enfermedades,

Entre las enfermedades más importantes del cultivo de la papa en México se encuentran las causadas por hongos como el tizón tardío [*Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary], el tizón temprano [*Alternaria solani* (Ellis y Martin)] y la viruela de la papa [*Rhizoctonia solani* (Kühn)]; por bacterias como la marchitez bacteriana ó pudrición bacteriana [*Pseudomonas solanacearum* (E.F., Smith)] y la pudrición blanca o pierna negra [*Erwinia carotovora* (L.R. Jones)]; por virus como el enrollamiento de la hoja (causada por el virus *Corium solani*) transmitido por áfidos principalmente el pulgón Mizus (*Mizus persicae*), el mosaico común (VXP), el mozaico rugoso (VYP) y la punta morada (causada por un micoplasma) y las causadas por parásitos del suelo como el nemátodo dorado *Globodera rostochiensis*. (11, 20). De todas, la más destructiva y que causa las mayores pérdidas en la producción de papa, es la denominada "tizón tardío" ó "Chahuixtle". Se ha visto que esta enfermedad principalmente durante el verano se convierte en un factor limitante en los rendimientos de papa por los daños que causa, pudiendo (si no hay medidas preventiva y existen condiciones climáticas favorables) acabar con el cultivo en unos cuantos días. (53)

Actualmente, en la zona papera de Nuevo León (Municipio de Galeana), se invierten alrededor de 50 mil pesos por hectárea esto solamente por la compra de productos fungicidas para combatirlo. Por tal motivo, el presente trabajo tiene como finalidad el presentar en forma breve y consisa aspectos relevantes de esta enfermedad que proporcionen información a los agricultores y técnicos relacionados con el tema.

REVISION DE LITERATURA

Antecedentes históricos de la enfermedad denominada Tizón Tardío
Phytophthora infestans (Mont.) De Bary

Origen

Se considera que la República Mexicana es el lugar de origen de esta enfermedad, ya que ciertas condiciones especiales de clima, y la existencia de especies silvestres hospedantes así lo hace considerar. (41)

Primeras apariciones y diseminación posterior

Los primeros reportes de sus apariciones fueron hechos en 1830, apareciendo simultáneamente en Europa y Estados Unidos (51). Su introducción a Europa, se considera procedente de México, donde se encontraba en forma endémica en las especies silvestres de papa (37). Posterior a 1830, la enfermedad ha aumentado en extensión y severidad, hecho que culminó con una de las epifitias más severas de las que se tiene memoria. En Irlanda en 1845, el tizón tardío destruyó los cultivos de papa que se habían convertido en parte vital de la alimentación de sus habitantes, lo cual trajo como consecuencia la muerte de aproximadamente un millón de personas, y la emigración de muchas otras a consecuencia del hambre o de las enfermedades consecuentes (34, 43). Siendo a partir de entonces una de las enfermedades más importantes de las regiones frías y húmedas de las zonas templadas. (51)

Distribución actual

a). Mundial. Se presenta en todas las regiones paperas del mundo cuando las condiciones ambientales son propicias para su desarrollo. Puede ser diseminada en condiciones de campo por el hombre, viento, agua de riego, lluvia e insectos, siendo estos últimos los de menor importancia (22). Por mencionar algunos países en los que se presenta dicha en-

fermedad, se cita a: Inglaterra, Francia y Polonia en Europa; Kenia en Africa; la URSS, y la India en Asia; Australia y Nueva Zelanda en Oceanía; Estados Unidos, México, Perú, Colombia y Argentina en América. (41)

- b). Nacional. Como ya se mencionó anteriormente, esta enfermedad es endémica de nuestro país, reportándose por primera vez en 1930 por Reddick (41), siendo algunos lugares endémicos Toluca; Tlaxcala; Puebla; Culiacán, Sin.; Navidad, N.L., etc.

Taxonomía

El organismo causante del tizón tardío de la papa, es un hongo cuyo nombre científico es: *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary (1876).

Sinonimia (51):

<i>Gangraena tuberum solani</i>	Mart.,	1842
<i>Botrytis devastatrix</i>	Lib.,	1845
<i>Botrytis infestans</i>	Mont.,	1845
<i>Botrytis fallax</i>	Desm.,	1845
<i>Peronospora trifurcata</i>	Ung.,	1846
<i>Peronospora fintelmani</i>	Casp.,	1852
<i>Peronospora devastatrix</i>	(Lib.) Casp.,	1855
<i>Peronospora infestans</i>	(Mont.) D By.,	1863

El hongo fue descrito por Montagne en 1845 como *Botrytis infestans*. Luego por algún tiempo fue tratado dentro del género *Peronospora*, hasta que en 1876 De Bary propuso el nuevo género *Phytophthora* (del griego Phytón-planta, phteiros-destructor) (41). Desde entonces, lleva por nombre *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary.

Clasificación taxonómica (1):

Reino	Miceteae
División	Mastigomycota
Subdivisión	Diplomastigomycotina
Clase	Oomycetes
Orden	Peronosporales
Familia	Pythiaceae
Género	Phytophthora
Especie	Infestans

Hospederas

Aparte de la papa, existen otras especies de importancia comercial que son atacadas por *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary, como son: el tomate ó jitomate, que es a menudo severamente atacado por este hongo y ocasionalmente la berenjena. (6)

Además de que todas las especies silvestres de papa son susceptibles, podemos esperar que muchos otros miembros de la familia de las Solanáceas lo sean también. Muchas de estas especies silvestres del género *Solanum* han sido y seguirán siendo fuente de resistencia dentro de los programas de mejoramiento genético, sin alcanzar la inmunidad. Esto demuestra que dichas especies han sabido coexistir con el patógeno en su lugar de origen a través del tiempo (Rivera, P.A. 1984, comunicación personal). También en Inglaterra se aisló de *Petunia hybrida*, y de *Datura stramonium*. (4)

Características Morfológicas del Hongo

El hongo causante del "tizón tardío", se caracteriza por tener un micelio cenocítico intra e intercelular hialino y ramificado, en medios de cultivo es blanco algodonoso o aplanado. Los esporangióforos salen a través de los estomas en las hojas

y por las lenticelas en los tubérculos (Figura 2). (43, 49)

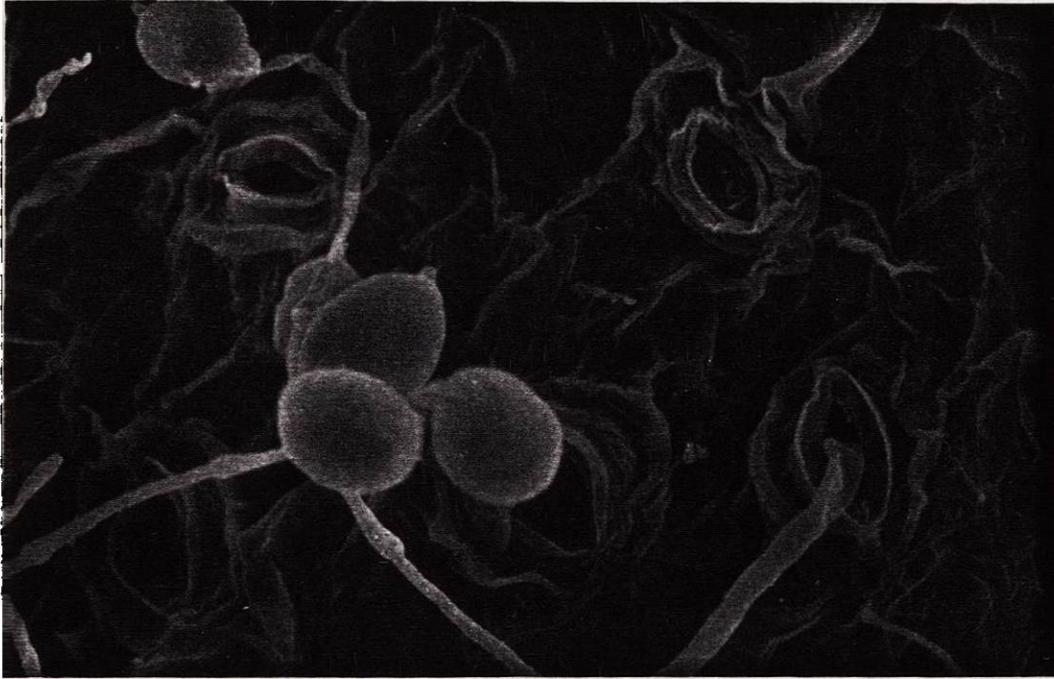


FIGURA 2. Esporangióforo saliendo a través de un estoma.

Fuente: La Papa, Control de sus Enfermedades y Plagas en América Latina. Compendio. Rohm and Hass. 1980.

Los esporangióforos que se levantan a través de los estomas y de las lenticelas, son hialinos, ramificados e indeterminados (Figura 3A). (42)

Los esporangios son hialinos, tienen forma de limón, de pared delgada, con un tamaño de 21 a 38 x 12 a 23 micras, con una papila apical (Figura 3C). Al formarse el esporangióforo, éste se hincha, ligeramente empuja al esporangio a un costado y continua creciendo. El esporangióforo se caracteriza así por la presencia sucesiva de hinchamientos en los puntos donde se formaron los esporangios (Figura 3B) (6). Este tipo de rama fructif

fera es característica de *Phytophthora infestans* para distinguir lo de los géneros y especies intimamente relacionados con él. (51)

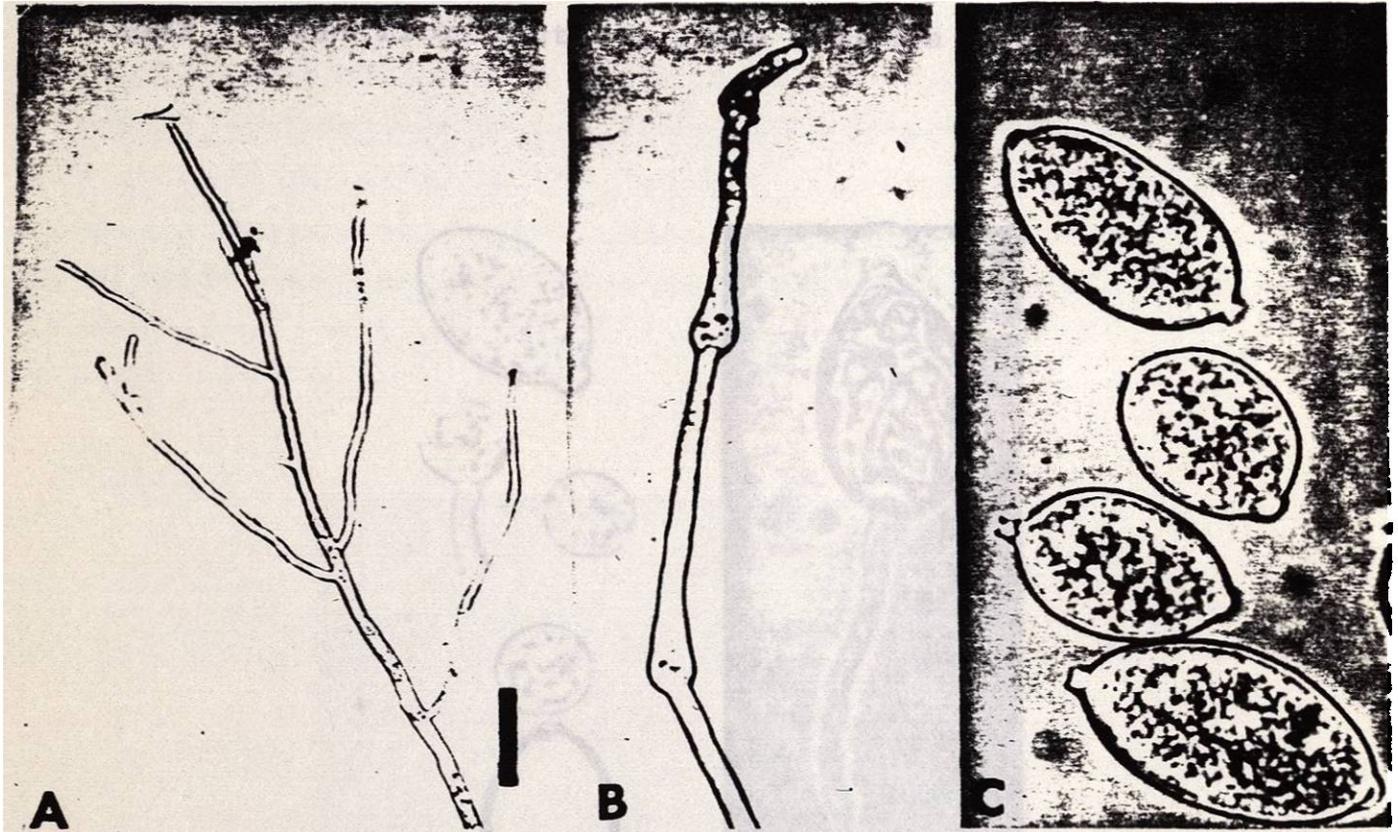


FIGURA 3. A. Ramificaciones de un esporangi6foro (Barra = 50 micras)
 B. Esporangi6foro mostrando hinchamientos.
 C. Esporangios

Fuente: Compendio de Enfermedades de la Papa. CIP. 1980

Formas de Reproducci6n

Asexual

El hongo se reproduce asexualmente por dos maneras:

- a). El esporangio puede germinar directamente, dependiendo de la temperatura (18 a 24°C). Emitiendo un tubo germinativo (germinaci6n directa), aunque se menciona que este tipo de germinaci6n debe de ser rara, ya que necesita condiciones de temperatura que no son comunes en el cultivo (Figura 4E). (16)

b). Por medio de corpúsculos nucleados móviles y biciliados, llamados zoosporas, las cuales son producidas y liberadas por un esporangio. Generalmente el número es de alrededor de ocho, aunque éste puede variar, las cuales al ser liberadas, nadan libremente en agua (Figura 4D). (6, 26)

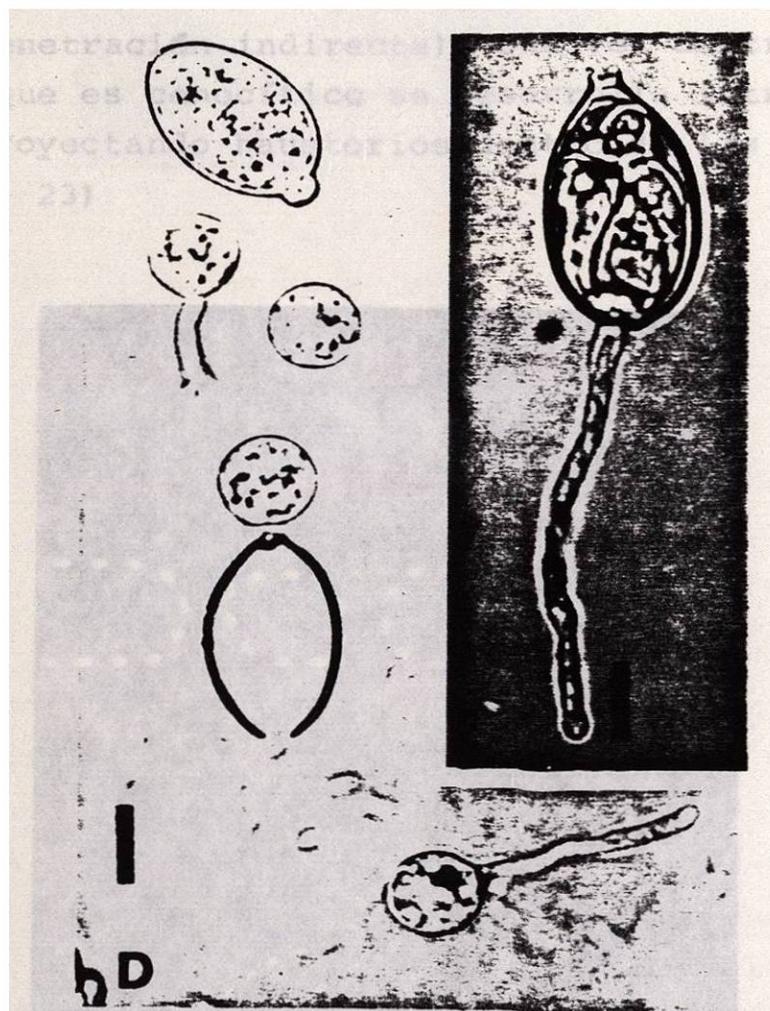


FIGURA 4. D. Germinación por zoosporas. (Barra = 10 micras)
 E. Esporangio germinando directamente (Barra = 10 micras)
 Fuente: Compendio de Enfermedades de la Papa. CIP. 1980.

Las zoosporas son móviles durante un corto tiempo, dependiendo de la temperatura. Posteriormente, pierden las cilias, se redondean y enquistan. sobre las superficies sólidas. Las zoosporas enquistadas germinan a un óptimo de temperatura de 12°C, emitiendo un tubo germinativo (germinación indirecta), el cual puede penetrar a la hoja por los estomas (penetración directa). Generalmente, se forma un apresorio de tal manera que la hifa de penetración ingresa directamente a través de la cutícula (penetración indirecta). Una vez dentro de la planta, el micelio que es cenocítico se desarrolla intra e intercelularmente, proyectando haustorios dentro de las células (Figuras 5 y 6). (6, 23)

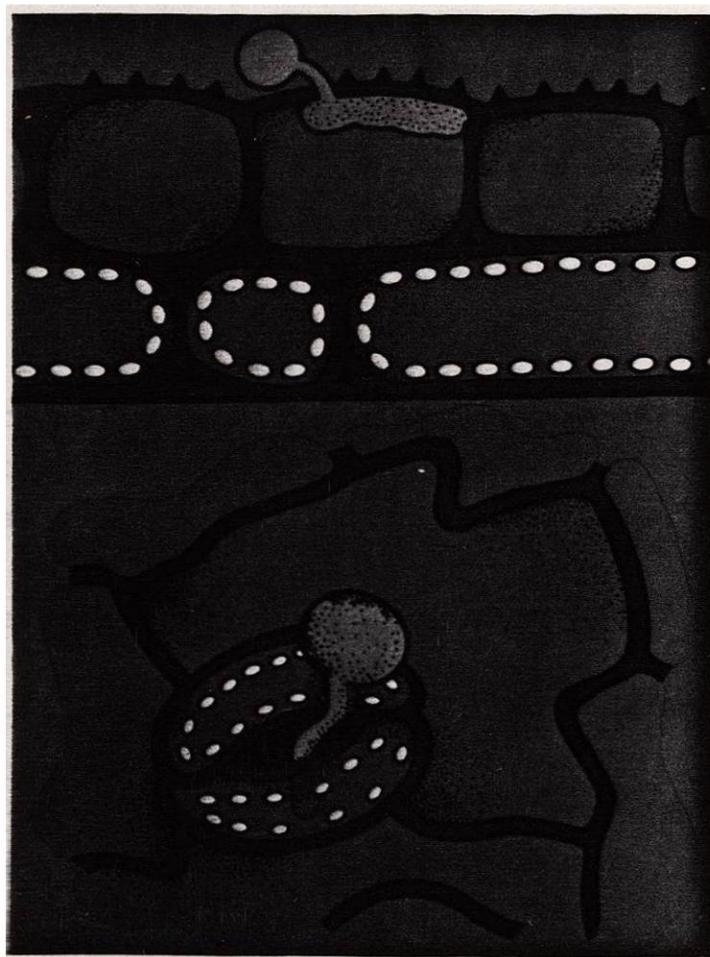


FIGURA 5. Arriba: Penetración a través de la cutícula
Abajo : Penetración a través de un estoma

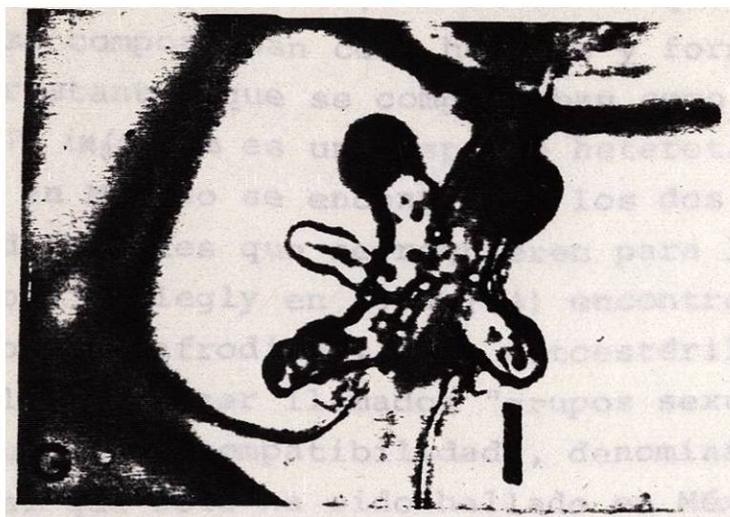


FIGURA 6. Emisión de un haustorio (Barra = 10 micras)

Fuente: Compendio de Enfermedades de la Papa. CIP. 1980

Sexual

Por muchos años, los fitopatólogos consideraron a la especie del hongo como carente del estado sexual. Este tipo de reproducción ha interesado a los fitopatólogos de todo el mundo desde que De Bary efectuó los primeros trabajos sobre el hongo, siendo hasta 1910, cuando Clinton (14) describió la fase sexual de *P. infestans*, cuando encontró en cultivos viejos del hongo, oosporas (esporas sexuales) que coincidían con la descripción teórica que había dado De Bary, a las cuales describió como un oogonio con un anteridio anfigeno, observando que ambos provenían de hifas distintas. Posteriormente, Murphy (31) en 1927, las encontró en tubérculos de papa (primer reporte de oosporas en un huésped natural), señalando la dificultad de su obtención. Después, en 1956 Smoot et al. (44) reunieron 104 aislamientos o cepas de *P. infestans* provenientes de diferen

tes partes del mundo, incluyendo cuatro de México, haciendo todas las combinaciones posibles, encontrando que tres de las cepas mexicanas se comportaban como hembras y formaban oosporas con las cepas restantes que se comportaban como machos. De esto, se dedujo que *P. infestans* es una especie heterotálica y que posiblemente, solo en México se encontraban los dos grupos ó líneas sexuales diferentes que se requieren para la reproducción sexual. Galindo y Gallegly en 1958 (24) encontraron que todos los cultivos son hermafroditos, pero autoestériles, por lo que los grupos en lugar de ser llamados "grupos sexuales", fueron denominados grupos de "compatibilidad", denominándose A_1 al cosmopolita y A_2 al que solo ha sido hallado en México. Por lo que si en una caja de Petri colocamos dos hongos y éstos son del mismo grupo, las hifas no se mezclaran y éstas crecen en espiral; pero si son de diferente grupo, las hifas se mezclarán entre sí y producirán muchas oosporas (3). Las oosporas formadas por la unión de estos dos grupos son lisas, appleróticas, de 30 micrones de diámetro (tamaño promedio). Los oogonios son terminales, lisos y esféricos; los anteridios son globosos a claviformes, terminales y anfigenos. (Figura 7) (28)

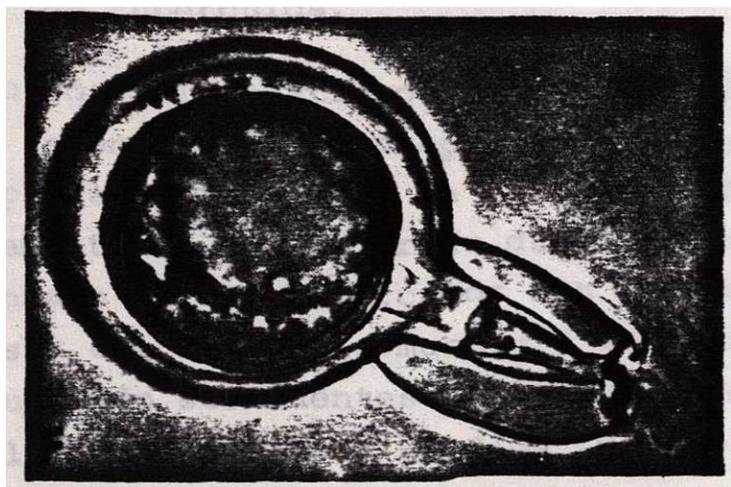


FIGURA 7. Oogonio con anteridio en la base.

Fuente: Compendio de Enfermedades de la Papa. CIP. 1980

De todo lo anterior, se deduce que el estado sexual del hongo en la mayoría de los países productores de papa carece de importancia, produciéndose en raras ocasiones oosporas. Excepto en México, donde se encontró la forma sexual de *P. infestans* (22) y donde se produce con frecuencia.

Romero cita (4), que en 1959 en México se estudió la germinación de oosporas de *P. infestans*, encontrándose que al germinar producen un tubo que termina en un esporangio parecido al de la fase asexual. Este produce zoosporas y otro tubo germinativo los que a su vez, penetran directamente en la epidermis o por los estomas. Aunque la germinación de las oosporas no es constante, aún en medios diversos como los usados por Gallegly. (Figura 8) (41)

Ciclo de la Enfermedad

Infección

Speerschnider demostró en 1857 (51) que el mismo hongo causante del tizón tardío en el follaje podía también causar la pudrición de los tubérculos.

Jones y otros (51) mostraron que el porcentaje de tubérculos podridos se encuentra en proporción inversa a la profundidad de la capa de suelo arriba de ellos. Así mismo, ha sido muchas veces demostrado que el grado de la infección está grandemente relacionado si los tubérculos son cosechados cuando el follaje no está completamente muerto y presenta lesiones fructificando, pudiendo ser fuentes de inóculo. No sucediendo esto cuando el follaje ha muerto o ha sido cortado una o dos semanas antes de la cosecha.

Los tubérculos, particularmente aquellos que no están adecuadamente cubiertos, pueden infectarse en el campo, por medio

de las esporas que caen de las hojas como consecuencia del lavado que ejerce el agua de irrigación o de lluvia. El crecimiento rápido de los tubérculos provoca frecuentemente el agrietamiento del suelo, exponiéndolos a la infección. Cuando se realiza la cosecha bajo condiciones de humedad, la infección puede producirse por contacto de los tubérculos con esporangios provenientes de la planta madre o del aire. En condiciones óptimas de almacenaje, la diseminación de *P. infestans* es muy limitada a nula. (6)

Cuando en un campo se siembre papa por primera vez, la infección generalmente puede ir en la misma semilla (7). De ahí, la importancia del uso de semillas sanas que no muestren síntomas de la enfermedad.

Para concluir, cabe aclarar que la infección ocurre por la penetración del inóculo a través de los estomas en el follaje y por las lenticelas en los tubérculos o bien, por heridas en ambos.

Formas invernantes del hongo

En aquellas áreas templadas donde se cultiva papa todo el año, la fase invernante de *P. infestans* no tiene importancia; sin embargo, en aquellas donde la diferencia de las estaciones es marcada, la invernación de *P. infestans* se lleva a cabo en forma de micelio, ya sea en los tubérculos de plantas voluntarias o en los tubérculos desechados que se apilan cerca del campo de cultivo y de almacenes. (6)

Como ya se ha mencionado, en la naturaleza solo se han encontrado oosporas en nuestro país, donde existen ambos tipos compatibles de apareamiento (A_1 y A_2). Las hojas que tocan el suelo son las primeras en infectarse, lo que sugiere que las oosporas probablemente juegan un papel importante en la supervivencia de *P. infestans* bajo condiciones adversas. (6)

Ciclo completo del hongo

Después de que la planta emerge, el patógeno puede invadir algunos de los brotes en desarrollo y esporula siempre que las condiciones de humedad sean favorables, produciendo así el inóculo primario. Una vez realizada la infección primaria, la diseminación se realiza por medio de los esporangios que son transportados por el agua y por el viento.

Frecuentemente, los tubérculos de desecho y enfermos brotan en los montones formando una masa succulenta y densa que es fácilmente infectada por esporas de *P. infestans*. La esporulación en el follaje produce un gran número de esporas que infectan los campos vecinos (Figura 8). (6)

Sintomatología

En hojas

Los síntomas iniciales típicos en el follaje consisten en unas manchitas pequeñas de color verde claro a verde oscuro de forma irregular (6). Bajo condiciones favorables del medio ambiente, las lesiones progresan y crecen muy rápido, convirtiéndose en lesiones necróticas grandes de color castaño a parduzco o negro purpúreo (Figura 9) (6, 48). Ahora bien, si la temperatura y humedad relativa son marginales, aparecen lesiones en las partes de las plantas más cercanas al suelo, pero cuando las condiciones óptimas se presentan con cierta continuidad, aparece un marchitamiento rápido y generalizado del follaje (48). En el borde de la mancha o zona necrótica de la hoja se localiza un halo de color verde claro a amarillo (halo clorótico) (Figura 10) (6, 41). Las manchas que aparecen en el haz de las hojas, se corresponden con otras situadas en el envés (47); en éstas últimas cuando las condiciones ambientales son propicias (alta humedad) se puede observar, en el borde de las lesiones a simple vista o bien con una lupa de poco aumento

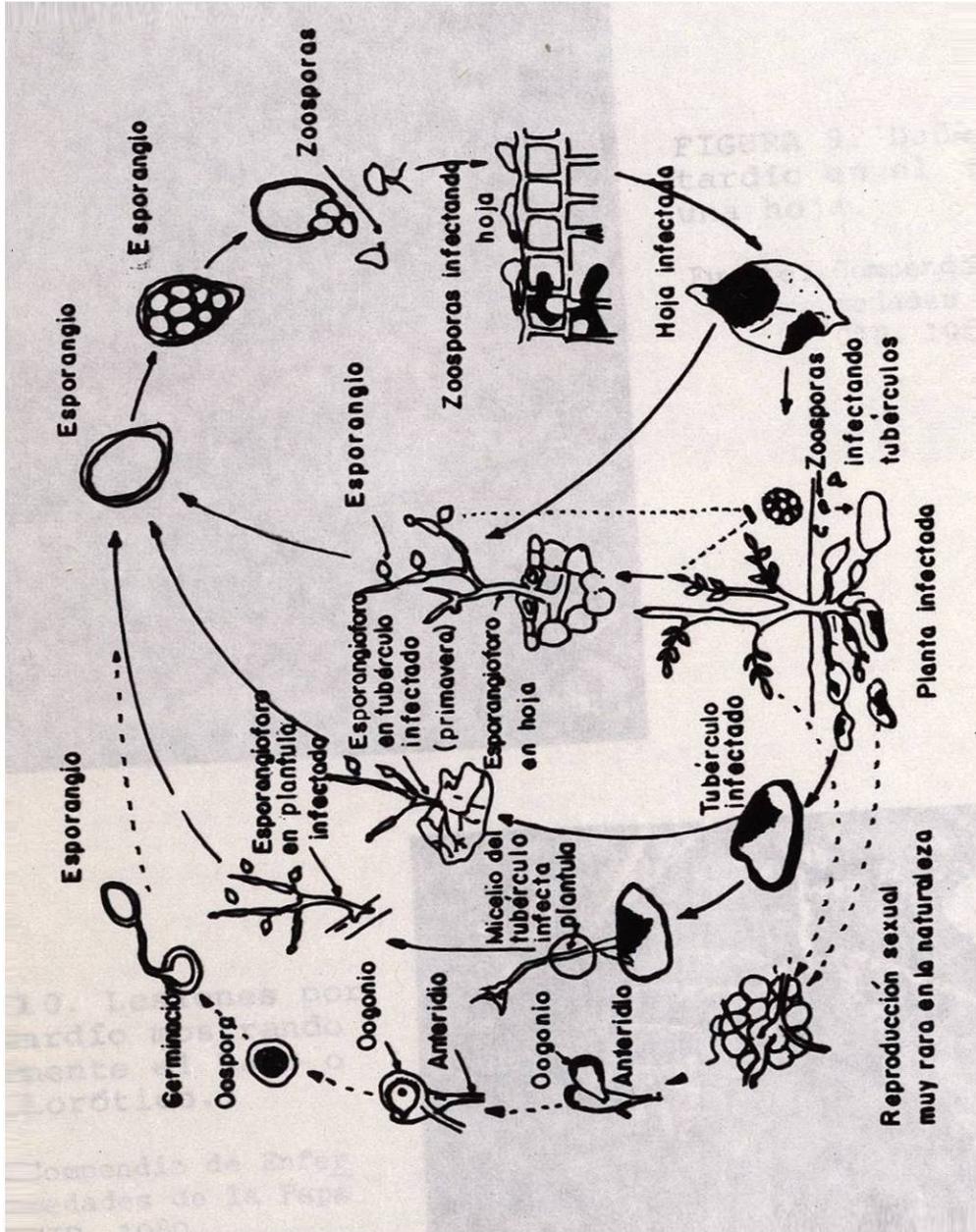


Figura 8 Ciclo biológico de Phytophthora infestans en papa.

un vello blanco o moho blanquecino que es la fructificación del patógeno (Figura 11). (6, 45, 47).

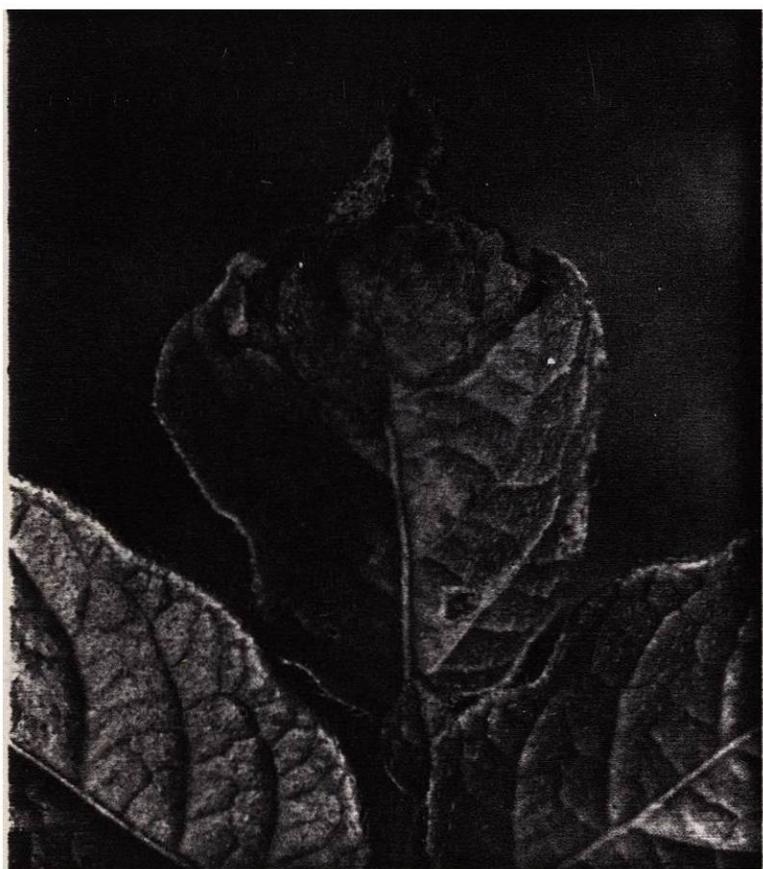


FIGURA 9. Daño por Tizón tardío en el folíolo de una hoja.

Fuente: Compendio de Enfermedades de la Papa.
CIP. 1980

FIGURA 10. Lesiones por tizón tardío mostrando marcadamente el halo o borde clorótico.

Fuente: Compendio de Enfermedades de la Papa
CIP. 1980





FIGURA 11. Hojas y tallos mostrando las zonas necróticas, nótese la esporulación blanquecina en el envés de las hojas.

Fuente: Compendio de Enfermedades de la Papa. CIP, 1980.

Cuando las condiciones ambientales son desfavorables (secas) una vez aparecida la mancha, el hongo frena su actividad, la lesión no progresa y queda de un color castaño, seca y quebradiza. Si posteriormente se tienen condiciones favorables (humedad), el hongo reanuda su actividad y la enfermedad nuevamente se desarrolla con rapidez. (2, 41)

En tallos

Se observan manchas alargadas del mismo color que las de las hojas (casi negras), pudiendo aparecer antes que en éstas, el tallo toma una consistencia vítrea, y se quiebra con poco esfuerzo (41), esto último se presenta cuando ocurre un ataque severo. Al igual que en las hojas, las lesiones en los tallos se cubren de un vello blanco (micelio) siempre y cuando existan condiciones favorables de humedad y temperatura (Figura 11). (28)

A manera de resumir los dos puntos anteriores, podemos concluir que (47): El ataque a la parte aérea de la planta comienza generalmente por la base del tallo y hojas más bajas, y su avance depende de las condiciones atmosféricas. Cuando el tiempo es frío y seco, al aparecer los primeros síntomas, la infección avanza lentamente, las hojas atacadas se arrugan y muestran menos manifiestas las zonas blanquecinas de esporangióforos o no se observan en absoluto, las manchas además, no avanzan en su desarrollo. Pero si por el contrario, el tiempo se torna húmedo y caluroso (ligeramente), que es más favorable a la enfermedad, entonces, hojas, ramas y tallos continúan ennegreciéndose, se mustian y acaban por marchitarse completamente o podrirse, ocurriendo esto con tanta mayor rapidéz cuanto mayores sean las condiciones que le son favorables.

La difusión del tizón se realiza con tanta rapidez, cuando las condiciones ambientales le son favorables, que en pocos días, en una semana por ejemplo, pueden quedar completamente destruídas parcelas enteras de papas, que poco tiempo antes na die hubiera dicho que iban a enfermarse. (47)

En el campo, las plantas severamente afectadas emiten un olor característico. Este se debe a la rápida descomposición del tejido foliar (similar al que se desprende después de una aplicación de productos químicos que maten las plantas). (6)

En tubérculos

Cuando el ataque del hongo afecta el follaje con marchitamiento solo de parte de la planta, se ocasiona un daño indirecto a los tubérculos, reduciendo las funciones vegetativas con un desequilibrio nutritivo, reflejado en una disminución del número y tamaño de los tubérculos, aun cuando esten sanos (47). La infección puede llegar a los mismos tubérculos que se encuentran bajo tierra, al ir creciendo el hongo por el interior de la planta, siendo muy poco frecuente (47). Mas frecuente es la infección de los tubérculos por contacto con el follaje

atacado (esporangios que caen al terreno), sobre todo en caso de ataque tardío.

En variedades susceptibles, la parte externa de los tubérculos afectados presenta áreas irregulares ligeramente hundidas, cuyo tamaño varía de acuerdo con la extensión infectada. En estas, la cáscara del tubérculo toma una coloración castaña a rojiza (6). Dentro del tubérculo hasta una profundidad de 10-15 mm por debajo de su superficie, se presenta una pudrición seca de color canela castaño (o pardusca), variando de acuerdo a la temperatura, tiempo de la infección y variedad (6, 51). Los tejidos sanos y enfermos no están muy diferenciados, pudiéndose observar prolongaciones delgadas en forma de clavijas de color castaño que penetran a diferentes profundidades (Figura 12).

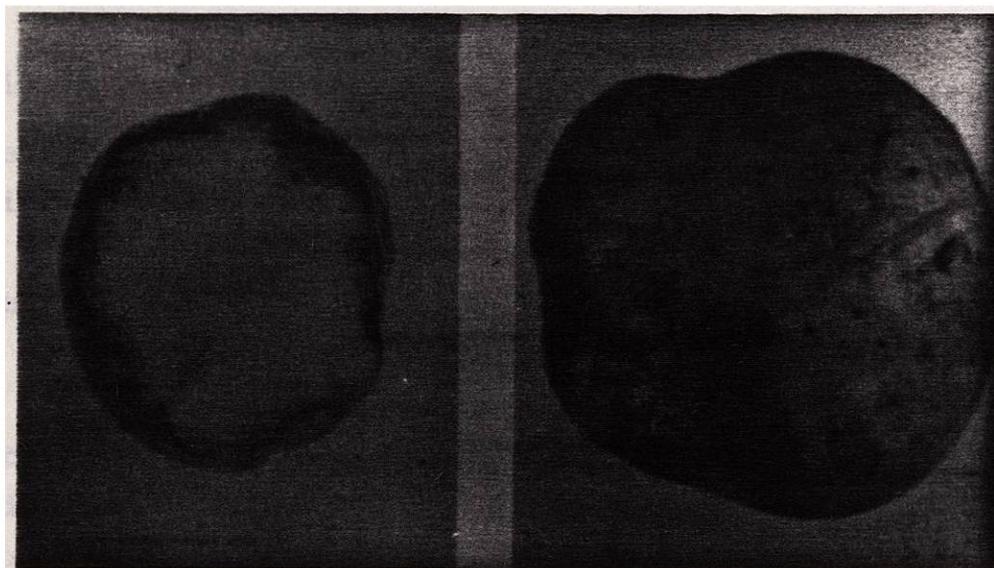


FIGURA 12. Daño interior y exterior en tubérculos infectados por *Phytophthora infestans*

Fuente: Compendio de Enfermedades de la Papa. CIP, 1980.

En condiciones de almacenamiento frío y húmedo, las lesiones se desarrollan lentamente y pueden volverse ligeramente hundidas después de varios meses. (6)

Si las lesiones causadas por *P. infestans* en los tubérculos son invadidas por microorganismos secundarios (generalmente muy a menudo) como bacterias y otros hongos, el tejido se reblandece y ocasiona un olor fétido, pudiendo ocurrir una completa desintegración, dificultando la diagnosis. (6, 28)

Los tubérculos invadidos en forma leve, que no manifiesten lesiones de campo pueden desarrollar y presentar el daño, al estar en las condiciones húmedas de las bodegas donde se almacenan, igualmente puede ocurrir esto en su trayecto al mercado. (51)

Razas Fisiológicas del Hongo

Especialización fisiológica

Desde el principio en la obtención de variedades resistentes al tizón tardío, se ha recurrido al cruzamiento entre variedades comerciales y silvestres de origen americano, donde *P. infestans* es endémico (28). De esta manera, se obtuvieron variedades como la Kennebec y la Essex con resistencia y buena calidad. Pero estas no duraron muchos años y pronto sucumbieron al ataque del hongo (30). Esto sirve para reforzar la conclusión de que *P. infestans* [desde 1919 (27)] es capaz de cambiar su poder patogénico, bien por mutación u otros mecanismos creadores de nuevas razas fisiológicas (formas del mismo hongo diferentes solamente en patogenicidad). La prueba final de esta hipótesis fue lograda por Black (12), Mills et al. (29), quienes mediante cruza con *Solanum demissum* sintetizaron una serie de diferenciales en base a cuatro genes mayores de resistencia (R1, R2, R3 y R4). La incorporación de estos genes en todas las combinaciones posibles dió como resultado una serie

compuesta de 16 plantas diferenciales y la posibilidad de identificar hasta 16 razas fisiológicas de *P. infestans* [planta diferencial por raza fisiológica que posea el gen(es) de patogenicidad correspondientes]. Así, una cepa del hongo de la raza "o" solamente ataca la diferencial sin genes de resistencia (r). Similarmente, otra será denominada raza 1 si atacara a las diferenciales r y R1, etc., de acuerdo al sistema internacional de nomenclatura propuesto por Black en 1953 (13) según se ve en la Tabla 1.

Evidencia en México de razas fisiológicas

El primer reporte de la presencia de razas fisiológicas en México, fue dado por Reddick en 1948, cuando sembró algunas variedades conteniendo el gen R1 y vio que rápidamente eran atacadas y muertas por el tizón tardío (33). Posteriormente, Mills y Niederhauser (34) sembrando variedades que eran consideradas inmunes en los Estados Unidos, y viendo que éstas fueron severamente atacadas, determinaron que en México existe un mayor número de razas fisiológicas que en E.U.A., incluyendo razas que podrían atacar todos los clones provenientes de *S. demissum*.

Más tarde, De la Fuente (18), Servin (42), y otros, encontraron las 16 razas que teóricamente podían existir. En 1952, Niederhauser et al. (33) encontraron que existía una raza adicional que aparte de atacar a todas las diferenciales hasta en tonces conocidas, también causaba daño al clon S-74 de *S. demissum* que se había determinado como inmune a la raza 1.2.3.4. Estudios posteriores han demostrado la presencia en nuestro país de razas más especializadas que las anteriores. Se ha encontrado que una raza 1.2.3.4. de Canadá no es igual en la patogenicidad a su homóloga de México. Indicando que al ampliar el rango de hospedantes se puede encontrar un mayor número de razas especializadas. (28)

TABLA 1. Sistema Internacional de nomenclatura de genotipos y razas fisiológicas de *P. infestans* (Black et al., 1953).

GENOTIPOS	RAZAS FISIOLÓGICAS																
	0	1	2	3	4	1.2	1.3	1.4	2.3	2.4	3.4	1.2.3.	1.2.4.	1.3.4.	2.3.4.	1.2.3.4.	
r	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
R1	-	*	-	-	-	*	*	*	-	-	-	*	*	*	*	*	*
R2	-	-	*	-	-	*	-	-	*	*	-	*	*	-	*	*	*
R3	-	-	-	*	-	-	*	-	*	-	*	*	-	*	*	*	*
R4	-	-	-	-	*	-	-	*	-	*	*	-	*	*	*	*	*
R1R2	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	*	*	-	-	-	*
R1R3	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	*	-	*	-	-	*
R1R4	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	*	*	-	-	*
R2R3	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	*	-	-	*	*	*
R2R4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	*	-	*	*	*
R3R4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	*	*	*	*
R1R2R3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-	*
R1R2R4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	*
R1R3R4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	*
R2R3R4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	*	*
R1R2R3R4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*

* = indica que la planta con el genotipo correspondiente es susceptible a tal raza del hongo.

- = indica que la planta con el genotipo correspondiente es resistente a tal raza del hongo.

El origen de las razas fisiológicas

En los Valles Altos de México, donde *P. infestans* vive libremente en un gran número de especies silvestres con diferentes grados de resistencia se han encontrado muchas razas fisiológicas de este hongo. Por el contrario, en otros países como Estados Unidos e Inglaterra, el número ha sido muy limitado (28). De acuerdo a esta situación, el origen de las razas fisiológicas en México es explicado en diferentes formas: por mutación [a partir de una o algunas zoosporas mutantes (27, 38, 46)]; ya que se han encontrado cambios de razas en cepas del hongo que han estado viviendo por dos y tres años en medio de cultivo (25), ó por hibridación (por los dos grupos de compatibilidad) (35). Investigaciones hechas confirmaron en 1967 que la recombinación genética en el ciclo sexual de *P. infestans* es un factor importante que influye en la aparición de nuevas razas del hongo. (28)

Requerimientos Climáticos

Las condiciones climáticas que favorecen la producción, diseminación y germinación tanto de los esporangios, como de las zoosporas son fundamentales, ya que ellas determinan la extensión y severidad del daño sobre una plantación. Sobre estas condiciones climáticas, numerosos investigadores han dirigido su atención. Crosier (16) en 1934 proporcionó información muy completa sobre el desarrollo del hongo en diferentes medios de cultivo artificiales. Los esporangios se formaron a partir de un mínimo de humedad relativa del 91%, y un óptimo de 100%, con un intervalo de temperaturas de 3 a 26°C, y un óptimo entre los 18 a 22°C. Esporangios formados a 15°C alcanzan un máximo de formación de zoosporas, en condiciones favorables de temperatura (12°C), en una a dos horas, los formados a 25°C, necesitan de cinco a siete horas para alcanzar este máximo. La temperatura óptima para la formación de zoosporas (germinación

indirecta) es de 12°C, y la de formación de tubos germinativos, a partir de los esporangios (germinación directa) es de 25°C. Las zoosporas germinan con mayor rapidez entre los 12 y 15°C, aunque puede ocurrir entre los 3 y 28°C. Después de la germinación, los tubos germinativos de las zoosporas crecen mejor entre 21 y 24°C. Por lo tanto, se puede deducir que las noches y días frescos y con clima húmedo favorecen la rápida producción de las zoosporas, pero no su diseminación. En cambio, una temperatura ligeramente alta favorece la diseminación y penetración de las zoosporas en los tejidos, pero no su producción. (19, 51)

Cabe aclarar, que la producción de esporangios no se ve alterada por la luz o la obscuridad, cuando las condiciones de temperatura y humedad son óptimas. (41)

Las condiciones para una infección de campo son: a) En presencia de baja temperatura y alta humedad es más efectiva, pudiendo realizarse bajo un amplio rango de condiciones ambientales; b) La producción de esporangios es más rápida y prolífica a 100% de humedad relativa y 21°C, siendo muy sensibles a la desecación después de la diseminación; c) La temperatura óptima para la germinación indirecta (por zoosporas) es de 12°C, mientras que la directa (por los esporangios) es de 24°C, a pesar de ello, pueden realizarse en condiciones similares de temperatura; d) Las zoosporas producen tubo germinativo y apresorio en presencia de agua libre y la penetración se realiza a temperaturas entre 10 y 29°C; e) Después de la infección, el desarrollo subsiguiente se realiza con mayor rapidez a 21°C no resistiendo la falta de agua. (6)

Varios países han estudiado la interrelación que tiene la aparición de la enfermedad y la severidad de su ataque con el objeto de predecir el daño y disminuir el número de tratamientos químicos (20). El primero fue Holanda, quien publicó cuatro reglas básicas (17):

- 1). Temperaturas nocturnas por debajo del punto de rocío, al menos durante cuatro horas.
- 2). Temperatura mínima de 10°C o más (nocturna).
- 3). Nubosidad media del día siguiente de 0.8 ó más.
- 4). Al menos 0.1 mm de lluvia durante 24 horas.

En Inglaterra fueron simplificadas después de manifestar irregularidades, quedando (17):

- 1). Temperatura mínima de 10°C ó más, y
- 2). Humedad relativa no menos del 75%, al menos durante 10 días

Para previsiones de este tipo, es necesario estudiar los datos climatológicos de un período de varios años, en relación con los brotes epidémicos de tizón. Eventualmente se puede establecer un sistema que analice día a día los cambios estacionales de humedad y temperatura. (51)

Un sistema de pronóstico que combina los dos métodos antes citados es el "Blitecast" (Kause et al.) que se usa en el Noroeste de Estados Unidos para establecer el momento oportuno de aplicación de fungicidas. (6)

Evación, Prevención y Erradicación del Patógeno

En México, una forma de evadir las condiciones apropiadas para el desarrollo del tizón tardío, es la siembra (de material susceptible) bajo riego. Sin embargo, en aquellas regiones donde a pesar de estar el cultivo bajo condiciones de riego, coincidiendo el desarrollo del cultivo con algunas lluvias la forma de prevenir la presencia del patógeno es a través de la aplicación de productos químicos con acción preventiva, el uso de variedades resistentes, prácticas culturales y fitosa-

nitarias. Siendo la erradicación una medida que se trata de llevar a cabo en aquellas regiones donde el patógeno es endémico a través del uso de variedades mejoradas, la aplicación de productos químicos curativos con acción sistémica y medidas fitosanitarias, pero cabe hacer notar la falta de estudios genéticos, así como del conocimiento de la dinámica poblacional del hongo para tratar de prevenirlo o erradicarlo.

Control genético

Existe una manera de controlar el tizón tardío, que puede ser considerada como genética, aunque de una manera indirecta este es el caso de la evasión al tizón tardío a través de la siembra bajo condiciones de riego en la estación seca (como es el caso de Sinaloa y Guanajuato), con lo cual se logra que el patógeno no interactue favorablemente con el ambiente. Sin embargo, existen regiones (zonas paperas de Nuevo León y Zacatecas) donde el cultivo se establece bajo riego, coincidiendo este con algunas lluvias, por lo que es segura la presencia del patógeno, al igual que en zonas temporaleras (Sierra de Tlaxcala, Puebla y Toluca), por lo que las diferencias en el rendimiento son posible reflejo de las diferentes condiciones en las que se establece el cultivo en las diferentes regiones paperas. Siendo una de las posibles medidas para controlar al hongo el uso de variedades resistentes.

El método que resulta más económico y apropiado para controlar el tizón tardío es el aprovechar la resistencia que presentan en forma natural algunas especies silvestres que existen en el área central de México (32), principalmente *Solanum demissum* Lind.

En el cultivo de la papa se reconocen dos tipos de resistencia a *P. infestans* (6):

- 1). La resistencia específica, llamada también vertical, oligogénica o monogénica, esta dirigida contra razas especí-

ficas del patógeno, y se debe a la condición hipersensitiva del protoplasma originada por la presencia de genes mayores.

- 2). La resistencia general, llamada también de campo, horizontal o poligénica, y que no es específica a las diferentes razas del patógeno. En este caso, cualquier raza del hongo puede infectar al hospedante, pero el período de incubación se alarga, la esporulación es escasa y las hojas más viejas y cercanas al suelo son las que se ven afectadas, en esta forma, las plantas no son seriamente dañadas. (28)

Antes de que se conociera la resistencia específica, el único tipo de resistencia que se tenía era la resistencia general, con la cual se obtuvieron niveles de resistencia relativamente altos. Por varias décadas, desde el descubrimiento de resistencia específica en *Solanum demissum*, los mejoradores han incorporado a las nuevas variedades uno o más genes de *S. demissum*.

Sin embargo, se ha tratado mundialmente sin éxito actual lograr una variedad comercial con resistencia vertical estable (a las mutaciones del patógeno). Lo anterior justifica el uso actual de la resistencia horizontal o de campo. La cual involucra varios genes, todos ellos contribuyendo con efectos relativamente pequeños que dificultan la identificación de materiales resistentes y susceptibles, presentándose gran cantidad de materiales intermedios. Los segregantes interactúan fuertemente con el ambiente, dificultando la selección de material resistente. Aunque no se ha estimado el número de genes que participan en esta resistencia, se parte de que son cinco (5):

Control Químico

- a). Productos preventivos o de contacto

Huerta (28) cita que de los fungicidas que se han probado en México como: el caldo bordeles, Cobre A, Trioxil, Zineb, Maneb, Captan. Difolatán, etc., el que protege mejor es el

Manzate-D. El uso de este se ha generalizado. Este producto (Etilen-bis-ditio-carbamato de manganeso) es un polvo humectable con un compuesto de zinc como adherente. Se aplica a razón de 4gk/ha en 800 litros de agua cada 4-5 días desde que las plantas emergen del suelo (28), o bien, la primera aplicación de fungicida debe hacerse a partir de la fecha en que se esperan las primeras lluvias o cuando las plantas tengan entre 5-10 cm de altura. (9, 10, 28).

b). Productos curativos o sistémicos

Recientemente se ha introducido al mercado un fungicida de acción sistémica y de alta selectividad, actuando específicamente sobre hongos patógenos de la clase Oomicetes principalmente Peronosporales, tal es el caso del Rimodil, el cual no evita la germinación y penetración de las esporas, sino que actúa exclusivamente contra el hongo penetrado.

(5)

El Ridomil [Ester metílico del ácido N (2.6 dimetil fenil) N (metoxiacetil) Alinínico], también conocido como Metalaxil, ejerce una acción fungicida sistémica curativa, ésta implica una detención del desarrollo de la enfermedad, evitando su diseminación o dispersión (8). Este fungicida penetra rápidamente a las plantas y es transportado por dentro en sentido acropétalo (hacia arriba y horizontalmente), se absorbe a través de las hojas, tallos y raíces, protegiéndose internamente a los brotes o nuevos crecimientos (Escobedo, L. 1984, comunicación personal).

El Ridomil puede ser aplicado tanto al follaje como al suelo, dando protección a las plantas de papa bajo condiciones de invernadero por un período de 90 días (aplicado al suelo) y en campo, hasta 60 días después de la siembra. (40)

En aplicaciones foliares, los intervalos son marcadamente más amplios que los convencionales, para el Rimodil-MZ58 (polvo humectable presentación comercial) se recomiendan aplicaciones a razón de 2-3 kg/ha en 400-700 litros de agua, a intervalos de 5 a 7 días en las dos primeras

ocasiones. Posteriormente, se alternará la aplicación con otros fungicidas convencionales y terminar con tres aplicaciones del producto a intervalos de 7 a 14 días, dependiendo de las condiciones climáticas apropiadas para la enfermedad.

Control cultural y fitosanitario

1. Practicas sanitarias.

- i). Uso de semilla libre de enfermedades
- ii). Destrucción de las fuentes potenciales de inóculo tales como montones de descarte, plantas voluntarias, etc.

2. Protección del tubérculo contra la infección.

- i). Manteniendo una buena cobertura de los tubérculos por medio de aporque apropiado.
- ii). Protegiendo adecuadamente el follaje para reducir la producción de inóculo sobre las hojas.
- iii). Matando las plantas dos semanas antes de la cosecha, de tal manera que:
 - (a). Los esporangios que se encuentran en las hojas se deshidraten y mueran.
 - (b). Los tubérculos afectados se pudran, permitiendo por lo tanto, su identificación y descarte antes de llevar el producto al almacén.

3. Prevenir la pudrición en almacenaje por:

- i). Remoción de los tubérculos afectados antes de almacenarlos.
- ii). Circulación adecuada de aire en el almacen, manteniendo además la temperatura tan baja como lo permita su compatibilidad con otros factores.

CONCLUSIONES

El tizón tardío de la papa es importante en nuestro país desde los siguientes puntos de vista:

1. Económico

En este aspecto cabe notar los grandes costos que implica el prevenirlo y controlarlo con la aplicación de productos químicos, lo cual genera una merma en el margen de ganancias netas por hectárea que obtendría el agricultor si no existiera este patógeno, esto solo representa una pequeña pérdida en las ganancias comparado con la pérdida total de la cosecha en caso de que no se previniera o controlara su ataque bajo condiciones propicias a su desarrollo, lo que podría representar una nula ganancia y hasta pérdida de lo invertido. De ahí que esta enfermedad represente un serio problema para los agricultores paperos porque aparte de aumentar los costos de producción, implica también un gran esfuerzo humano, al tener que permanecer en constante alerta para evitar sus daños.

2. Científico

Desde este punto de vista, el tizón tardío en México ha hecho que muchos de los países productores de papa pongan sus ojos sobre áreas específicas nacionales, ya que por existir aquí un gran número de razas fisiológicas del hongo se ha permitido que nuestro país (específicamente la región papera de Toluca), se convierta en un centro de prueba de resistencia al tizón tardío, para los diferentes materiales que actualmente se generan en el mundo, de ahí, que México sea un centro científico de primera línea en este aspecto.

SUGERENCIAS

Debido a la gran dificultad que dentro de los diferentes tipos de papa cultivada implica el obtener resistencia a *Phytophthora infestans*, así como el alto costo que representa el control de la enfermedad con el uso de diferentes fungicidas, se sugiere el empleo de nuevas técnicas para erradicar el hongo, o bien disminuir su patogenicidad, una de ellas es el inicio de estudios para conocer la manera de utilizar la genética del hongo como una posible medida para disminuir su daño o lograr su erradicación, dado que es notoria la falta de investigaciones sobre la dinámica poblacional (genética del hongo), las cuales sean encaminadas a utilizar el grado de patogenicidad y comportamiento de las diferentes razas fisiológicas existentes en nuestro país y en el mundo entero.

BIBLIOGRAFIA

1. Alexopoulos, C.J. and C.W. Mims. 1979. Introductory Mycology. Ed. John Wiley and Sons. U.S.A. pags. 37, 165-169.
2. Anónimo. 1970. Plagas y Enfermedades de la Papa. Folleto de Divulgación de Extensión Agrícola, DGA, SAG. 20-21.
3. _____. 1975. Informe del Curso de Entrenamiento sobre "Tecnología de la Producción de Papa". Programa Regional Mexicano de Papa. DGA,SNICS. CIP. 12-17.
4. _____. 1978. Informe de las Actividades del Programa de Papa. 4a. parte. Proyecto 1. Mejoramiento Genético de Papa. Temporal 1978. CIDAGEM-INIA-SARH.
5. _____. 1979. Octavo Curso de Tecnología y Almacenamiento de Papa. Centro Internacional de Agricultura, Wageningen Holanda.
6. _____. 1980. Compendio de Enfermedades de la Papa. CIP. Lima, Perú. 56-60.
7. _____. 1980. La Papa, control de sus enfermedades y plagas en América Latina. Compendio. Rohm and Hass. Agricultural Business. Team-Latin American Region. Florida, USA
8. _____. 1983. Boletín Técnico. CIBA-GEIGY Mexicana, División Agropecuaria.
9. _____. 1983. Manual del horticultor, guía para la identificación y control de enfermedades. DU PONT. Departamento Agroquímico. México, D.F.
10. _____. 1983. Boletín Técnico. Maneb. VIMSA, S.A., San Luis Potosí, Méx.
11. _____. 1983. Manual Fitosanitario de la Papa. Bayer de México.

12. Black, W. 1952. Inheritance of resistance to blight (*Phytophthora infestans*) in potatoes; Inter-relationships of genes and strains; Rpt. Proc. Roy. Soc. Edin. 64:312-352.
13. _____. 1953. A proposal for an international nomenclature of *Phytophthora infestans* and genes controlling immunity in *Solanum demissum* derivatives. Euphytica. 2:173-178.
14. Clinton, G.P. 1910. Oospores of potato blight, *Phytophthora infestans*. Conn. (State) Agr. Exp. Sta. Ann. Rpt. 1909-1910.
15. Cox, A.E. and E.C. Large. 1960. Potato blight epidemics throughout the world. Wanshington, D.C. USDA. Agriculture Handbook No. 174.
16. Crosier, W. 1934. Studies on the biology of *Phytophthora infestans* (Mont) de Bary. N.Y. (Cornell) Agr. Exp. Sta. Mem. 155.
17. Chester, K.S. 1950-51. Validity and value of plant disease forecasting. The plant disease reporter, Supplement. 190:5-8.
18. De la Fuente, G.J. 1955. Razas Fisiológicas de *Phytophthora infestans* de la Papa en México. Tesis Profesional, Esc. Nac. de C. Biol. I.P.M. México, D.F.
19. Fernández, B.J. 1955. Prueba de fungicidas para el control del Tizón tardío de la Papa, durante 1952, 1953 y 1954, en el Valle de México. Tesis Profesional, Escuela Superior de Agricultura "Antonio Narro".
20. Fernández, B.J. 1975. La Producción y Certificación de Semilla de Papa en México. SAG, DGA, SNICS.
21. Fernández, B.J. 1980. Breve Monografía de la Papa. SARH, DGA, SNICS. (Hojas menacnografiadas).

22. Fernández, E.J. 1981. Efecto de la densidad de siembra sobre la resistencia de campo al tizón tardío de la papa *Phytophthora infestans* (Mont.) DBy, y el rendimiento en cuatro variedades de papa. Tesis Profesional U.A.A.A. N.
23. Fuentes, V.O. 1952. Elementos de fitopatología, recopilación y arreglo especial para el curso de fitopatología Escuela Superior de Agricultura "Antonio Narro" 3-4 y 40 - 44.
24. Galindo, A.J. y M.E. Gallegly. 1958. Sexualidad en *Phytophthora infestans*. II. Grupos de compatibilidad, grados sexuales y determinación del sexo. Memoria del 1er. Congreso de Entomología y Fitopatología. México: 416-429.
25. Galindo, A.J. 1958. Razas fisiológicas de *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary. Memoria del 1er. Congreso Nacional de Entomología y Fitopatología. México 392-397.
26. Gandara, G. 1908. El añublo o tizón tardío de la papa (*Phytophthora infestans*). Estación Agrícola Central. Boletín No. 2. Imprenta y Fotocopia de la Secretaría de Fomento. México.
27. Giddings, N.J. and A. Berg. 1920. A comparison of late blight of tomato and potato. *Phytopath.* 9:209-210.
28. Huerta, M.E. 1977. Aparición cronológica de razas fisiológicas de *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary, causante del tizón tardío de la papa y el tomate. Tesis Profesional, Instituto Politécnico Nacional.
29. Mills, W.R. and L.C. Peterson. 1952. The development of races of *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary on potato hybrids. *Phytopath.* 42:26.

30. Mills, W.R. and J.S. Niederhauser. 1953. Observations on races of *Phytophthora infestans* in Mexico. *Phytopath.* 43(8):454-455.
31. Murphy, P.A. 1927. The production of the resting spores of *Phytophthora infestans* on potato tubers. *Sci. Proc. Roy. Soc. Dublin. n.s.* 18:407-412.
32. Niederhauser, J. and W.R. Mills. 1953. Resistance of *Solanum* species to *Phytophthora infestans* in Mexico. *Phytopath.* 43:456-457.
33. Niederhauser, J., J. Cervantes and L. Servin. 1954. Late blight in Mexico and its implications. *Phytopath.* 44:406-408.
34. Niederhauser, J. 1956. The blight, the blighter and the blighted. *N.Y. Acad. Sci. Trans.* 19:55:63.
35. Niederhauser, J. and W.C. Cobb. 1959. The late blight of potatoes. *Scientific American.* Mayo.
36. Reddick, D. 1932. Some diseases of wild potato in Mexico. *Phytopath.* 22:609-612.
37. Reddick, D. and W. Crosier. 1933. Biological especialization in *Phytophthora infestans*. *American Potato Journal.* 10:129-134.
38. Reddick, D. and W. Wills. 1938. Building up virulence in *P. infestans*. *Amer. Pot. Jour.* 15(2):29-34.
39. Rivera, P.A. 1983. Mejoramiento genético de papa en México e Implicaciones en la producción (Curso Producción de Papa, 1983). CIAMEC-INIA-SARH.
40. Rowe, R.C. 1982. Translocation of metalaxyl and RE26745 in potato and comparision o foliar and soil application for control of *Phytophthora infestans*. *Plant disease* 66:989.

41. Sarasola, A.A. 1975. Fitopatología, curso moderno. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires, Argentina. 115-125.
42. Servin, S.L. 1954. Estudio preliminar de las razas fisiológicas del tizón tardío *Phytophthora infestans* (Mont.) DBy de la papa en México. Tesis Profesional, Escuela Superior de Agricultura "Antonio Narro"-
43. Schultz, E.S. 1953. La expresión de las enfermedades de las papas. The Yearbook of Agriculture, U.S. Dept. Agric. Trad. 505-507.
44. Smoot, J.F. et al. 1958. Production and germination of oospores of *Phytophthora infestans*. Phytopath. 48:165-171
45. Swainathan, M.S. and H.W. Howard. 1953. The cytology and genetics of the potato (*Solanum tuberosum*) and related species, Remps. Bibliografía Genética. 16:1-192.
46. Toxopeus, H.J. 1956. Reflections on the origin of new physiologic races in *P. infestans* and breeding for resistance in potatoes. Euphytica. 5:221-237.
47. Urquijo, L.P. et al. 1971. Patología Vegetal Agrícola. Ediciones Mundí-Prensa, Madrid.
48. Villarreal, G.M.J. 1971. Problemas fitopatológicos de campo. (Hojas mecanografiadas).
49. Villarreal, G.M.J. 1972. Informe del Primer Curso Internacional sobre Producción de Papa. Wageningen, Holanda. Abril-Julio, 1972. 9:61-66.
50. Villarreal, G.M.J. 1982. La Investigación del Cultivo de la Papa en México. CIAMEC-INIA-SARH.
51. Walker, J.Ch. 1973. Patología Vegetal. Ediciones Omega, Barcelona. 239-252.

52. Webster, J.M. 1972. *Economic nematology*. Academic Press
London, N.Y. 17
53. Wood, J.I. 1953. Tres mil millones de dolares al año.
The yearbook of agriculture, U.S. Dept. Agric. Trad.
5.

APENDICE

TABLA 1A. Composición química media de tubérculos de papa.

100 gramos Contienen	Prótidos g	Lípidos g	Glúcidos g	Parte Comestible g
Papa nueva	2,1	0,2	15,4	90
Papa de seis meses	1,7	0,1	16,2	85
Papa de un año	2,1	0,3	17,2	85

100 gramos Contienen	SALES MINERALES			VITAMINAS			
	Calcio mg	Fósforo mg	Hierro mg	Vit A mg	Vit B ₁ mg	Vit B ₂ mg	Vit. C mg
Papa de un año	8	56	0,7	0	0,1	0,03	10
Papa nueva	8	56	0,7	0	0,1	0,03	28

Fuente: Hortalizas de Bulbo, Raíz y Tubérculo como, donde, cuando.
Ed. De Vecchi, S.A. Barcelona. 1978.

TABLA 2A. Principales países productores de papa por Continente, producción 1978-1980.

CONTINENTE Y PAIS	Miles de toneladas				RELATIVOS EN 1980 CON RESPECTO AL TOTAL		POR CONTINENTE
	1969-71	1978	1979	1980	MUNDIAL		
	275 982	275 511	283 542	225 718	100.00		
Total Mundial:					100.00		
Europa ¹	220 440	207 362	213 322	158 389	70.17		100.00
URSS	93 739	86 124	90 956	66 900	29.64		42.24
Polonia	45 013	46 648	49 572	26 400	11.70		16.66
Alemania R.D.	10 432	10 777	12 243	8 568	3.80		5.41
Francia	8 569	7 467	7 450	7 485	3.32		4.73
Alemania R.F.	15 804	10 510	8 716	6 694	2.97		4.23
Reino Unido	7 359	7 339	6 485	6 327	2.80		3.99
Países Bajos	5 367	6 231	6 277	6 267	2.77		3.96
España	4 985	5 364	5 637	5 876	2.60		3.71
Rumania	2 671	4 465	4 562	4 000	1.77		2.53
Italia	3 632	2 843	3 020	3 072	1.36		1.94
Checoslovaquia	4 864	3 995	3 725	2 713	1.20		1.71
Yugoslavia	3 020	2 501	2 724	2 387	1.06		1.51
Hungría	1 874	1 883	1 512	1 400	0.62		0.88
Austria	2 787	1 401	1 494	1 264	0.56		0.80
Bélgica-Luxemburgo	1 631	1 575	1 236	1 240	0.55		0.78
Suecia	1 221	1 339	1 284	1 153	0.51		0.73
Portugal	1 222	1 225	1 012	1 115	0.49		0.70
Otros	6 250	5 684	5 417	5 528	2.45		3.49
Asia	25 342	32 866	35 521	34 434	15.26		100.00
China	11 029	12 529	12 536	12 537	5.56		36.41
India	4 482	8 135	10 125	8 306	3.68		24.12
Japón	3 490	3 316	3 381	3 364	1.49		9.77
Turquía	1 984	2 750	2 870	3 300	1.46		9.58
Corea FDP.	960	1 450	1 500	1 550	0.69		4.50
Otros	3 397	4 686	5 109	5 377	2.38		15.62

Continúa. -

Continúa Tabla 2A.

CONTINENTE Y PAIS	1969-71	1978	1979	1980	RELATIVOS EN 1980 CON RESPECTO AL TOTAL MUNDIAL	
						FOR CONTINENTE
América	26 189	29 958	28 998	26 779	11.86	100.00
Estados Unidos	14 483	16 616	15 535	13 653	6.05	50.89
Canadá	2 312	2 518	2 769	2 523	1.12	9.42
Colombia	871	1 996	1 966	2 038	0.90	7.61
Brasil	1 557	2 014	2 149	1 932	0.85	7.21
Argentina	2 212	1 593	1 694	1 568	0.69	5.86
Perú	1 877	1 713	1 716	1 480	0.66	5.53
México	489	923	1 049	1 053	0.47	3.93
Otros	2 388	2 585	2 129	2 532	1.12	9.46
Africa	2 942	4 275	4 666	4 918	2.18	100.00
Egipto	496	773	1 019	1 157	0.51	23.52
Sudáfrica	583	717	653	650	0.29	13.22
Argelia	253	473	501	500	0.22	10.17
Marruecos	283	250	340	390	0.17	7.93
Kenya	206	361	360	360	0.16	7.32
Otros	1 121	1 701	1 793	1 861	0.83	37.84
Oceanía	1 069	1 051	1 034	1 199	0.55	100.00
Australia	782	772	795	913	0.41	76.15
Nueva Zelandia	284	273	234	280	0.12	23.35
Otros	3	6	5	6	(-)	0.50

* Incluye a la Unión de Repúblicas Socialistas Soviéticas

Fuente: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.- Anuario FAO de Producción.- Año 1980. Vol. 34. P. 113-114.

TABLA 3A. Distribución de la superficie cosechada en 1978-1980 de los principales países productores de papa por Continente.

CONTINENTE Y PAIS	Miles de hectáreas				RELATIVOS EN 1980 CON RESPECTO AL TOTAL		POR CONTINENTE
	1969-71	1978	1979	1980	MUNDIAL		
Total Mundial	20 086	18 444	18 380	18 030	100.00		
Europa ¹	15 191	13 020	12 836	12 590	69.83		100.00
URSS	8 019	7 042	6 970	6 933	38.45		55.07
Polonia	2 707	2 360	2 441	2 336	12.96		18.55
Alemania RD.	643	579	549	519	2.88		4.12
Francia	376	277	273	254	1.41		2.02
Alemania RF.	580	355	276	260	1.44		2.07
Reino Unido	270	214	204	205	1.14		1.63
Países Bajos	153	162	166	173	0.96		1.37
España	289	371	355	360	2.00		2.86
Rumanía	310	305	294	300	1.66		2.38
Italia	277	172	169	166	0.92		1.32
Checoslovaquia	331	220	213	190	1.05		1.51
Yugoslavia	328	298	296	286	1.59		2.27
Hungría	169	116	105	90	0.50		0.72
Austria	109	57	58	53	0.29		0.42
Bélgica-Luxemburgo	46	37	38	38	0.21		0.30
Suecia	52	45	42	42	0.23		0.33
Portugal	117	130	113	110	0.61		0.88
Otros	315	280	274	275	1.53		2.18
Asia	2 672	3 042	3 201	3 129	17.35		100.00
China	1 403	1 453	1 454	1 464	8.12		46.79
India	501	665	790	693	3.85		22.15
Japón	164	128	125	123	0.68		3.93
Turquía	160	179	169	175	0.97		5.59
Corea RDP	90	118	120	125	0.69		3.99
Otros	354	499	543	549	3.04		17.55

Continúa.-

Continúa Tabla 3A.

CONTINENTE Y PAIS	1969-71	1978	1979	1980	RELATIVOS EN 1980 CON RESPECTO AL TOTAL	
					MUNDIAL	POR CONTINENTE
América	1 800	1 801	1 739	1 670	9.26	100.00
Estados Unidos	571	556	514	468	2.60	28.02
Canadá	121	111	113	107	0.59	6.41
Colombia	84	142	148	168	0.93	10.06
Brasil	214	211	203	181	1.00	10.84
Argentina	190	115	110	105	0.58	6.29
Perú	293	255	255	250	1.39	14.97
México	46	69	87	79	0.44	4.73
Otros	281	342	309	312	1.73	18.68
Africa	370	535	561	595	3.30	100.00
Egipto	30	55	60	78	0.43	13.11
Sudáfrica	44	50	50	50	0.28	8.40
Argelia	43	73	77	80	0.44	13.44
Marruecos	28	20	24	27	0.15	4.54
Kenya	29	48	48	48	0.27	8.07
Otros	196	289	302	312	1.73	52.44
Osceanía	52	46	43	46	0.26	100.00
Australia	43	36	35	38	0.21	82.61
Nueva Zelanda	1	9	8	8	0.05	17.39
Otros	--	--	--	--	--	--

1 Incluye a la Unión de Repúblicas Socialistas Soviéticas

Fuente: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.- Anuario FAO de Producción.- Año 1980. Vol. 34. p. 113-114.

TABLA 4A. Epocas de siembra y cosecha de papa en los ciclos agrícolas de primavera - verano y otoño - invierno en Mexico.

ENTIDADES PRODUCTORAS	ENE.	FEB.	MAR.	ABR.	MAY.	JUN.	JUL.	AGO.	SEP.	OCT.	NOV.	DIC.
OTOÑO - INVIERNO												
BAJA CALIF. SUR
SONORA
SINALOA
NAYARIT.
MICHOACAN
GUANAJUATO
QUERETARO
HIDALGO.
EDO. DE MEXICO
PUEBLA
TLAXCALA
VERACRUZ
PRIMAVERA - VERANO												
BAJA CALIF. NTE.
CHIHUAHUA
DURANGO.
COAHUILA
NUEVO LEON
MICHOACAN
ZACATECAS
AGUASCALIENTES
GUANAJUATO
EDO. DE MEXICO
TLAXCALA
PUEBLA
VERACRUZ
CHIAPAS.

..... SIEMBRA

..... COSECHA

