

Caracterización morfológica y evaluación de resistencia a *Fusarium oxysporum* en especies silvestres del género *Solanum* sección *Lycopersicon*

Morphological characterization and resistance evaluation to *Fusarium oxysporum* in wild species *Solanum* genera *Lycopersicon* section

María Natalia Morales Palacio^{*}, Georgina Espinosa López^{**}, Ángel Rafael Morales Astudillo^{***}, Byron Rafael Sánchez Masache^{****}, Ángel Miguel Jiménez Castillo^{****}, Yoamel Milián-García^{*****}

Resumen

Con el objetivo de evaluar la variación morfológica y la resistencia a *Fusarium oxysporum* en la colección del banco de germoplasma de la Universidad Nacional de Loja (UNL), 146 accesiones de cuatro especies silvestres fueron seleccionadas (*Solanum pimpinellifolium*, *S. neorickii*, *S. habrochaites*, *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*); y, 20 accesiones de tomate cultivado (*S. lycopersicum*). Un total de 723 plántulas se transplantaron al campo y se evaluaron morfológicamente durante todo su ciclo biológico, con un descriptor que incluyó 20 caracteres cuantitativos y 25 cualitativos. Se estimó la variabilidad morfológica y se detectaron diferencias fenotípicas relacionadas con el fruto, características vegetativas de las plantas y los componentes del rendimiento. Las variables morfológicas mostraron que *S. habrochaites* es la especie más diferenciada con relación a las restantes. La podredumbre vascular causada por *F. oxysporum* es responsable de enormes pérdidas en la producción de tomate en el mundo; sin embargo, las especies silvestres que originaron las variedades cultivadas poseen genes de interés agronómico, utilizados por décadas para la generación de variedades resistentes. Por ello, entre 64 y 228 individuos por especie, se evaluaron por tres procedimientos de inoculación. Todas las especies fueron significativamente diferentes en los niveles de resistencia, tolerancia o susceptibilidad. *S. neorickii* fue más resistente y tolerante, seguida de *S. pimpinellifolium* y *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, mientras que todas las variedades cultivadas (*S. lycopersicum*) fueron susceptibles. Tales circunstancias permitieron determinar sin lugar a dudas, que las plantas sobrevivientes y tolerantes poseen un genotipo particular que determina esa característica.

Palabras clave: Ecuador, tomate, tolerancia, susceptibilidad, inoculación.

Abstract

In order to evaluate the morphological variation and *Fusarium oxysporum* resistance in the National University of Loja (UNL) genebank collection, 146 wild accessions of four species were selected (*Solanum pimpinellifolium*, *S. neorickii*, *S. habrochaites*, *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*) and 20 accessions of cultivated tomato (*S. lycopersicum*). For a total of 723 seedlings were transplanted to the field and evaluated morphologically throughout its life cycle, with a descriptor that included 20 quantitative and 25 qualitative characters. Morphological variability was estimated were detected phenotypic differences related the fruit, plant vegetative characteristics and yield components. Morphological variables showed that *S. habrochaites* is the most differentiated with respect to the others. Vascular rot caused by *F. oxysporum* is responsible for huge losses in tomato production in the world, but the wild species that gave rise to the cultivated varieties have agronomic interest

^{*} Ingeniera Agrónoma, Magister en Biotecnología, Centro de Biotecnología, Universidad Nacional de Loja, Ciudadela "Guillermo Falconí Espinosa" sector La Argelia, Loja-Ecuador, Teléfono (593) 0998885879, nataliamorales88@yahoo.es

^{**} Bióloga, PhD en Ciencias Biológicas, Facultad de Biología, Universidad de la Habana, Ciudad de la Habana- Cuba, Teléfono (537-830 9821), georgina@fbio.uh.cu

^{***} Ingeniero Agrónomo, PhD en Ciencias Naturales, Profesor Titular, Universidad Nacional de Loja, Teléfono (593) 2579077, amoralesastudillo@yahoo.es

^{****} Ingeniero Agrónomo, Universidad Nacional de Loja.

^{*****} Licenciado en Bioquímica, Magister en Bioquímica, Facultad de Biología, Universidad de la Habana, Ciudad de la Habana- Cuba, Teléfono (537-830 9821), yoamel@fbio.uh.cu

genes used for decades to generate resistant varieties. Therefore, between 64 and 228 individuals per species were evaluated for three inoculation procedures. All species were significantly different levels of resistance, susceptibility or tolerance. *S. neorickii* was more resistant and tolerant, followed by *S. pimpinellifolium* and *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, while all cultivars (*S. lycopersicum*) were susceptible. Such circumstances allowed undoubtedly determine that survivors and tolerant plants have a particular genotype that determines the characteristic.

Key words: Ecuador, tomatoe, tolerance, susceptibility, inoculation.

Recibido: agosto 5 de 2013

Aprobado: abril 21 de 2014

Introducción

El centro primario de origen del tomate y de las especies silvestres emparentadas se halla en las regiones situadas a lo largo de la Cordillera de los Andes de Ecuador y Perú. Particularmente el Ecuador reconocido como "mega diverso", es custodio de una parte considerable de la variabilidad genética de especies de interés económico y social; no obstante, dicha diversidad es poco conocida, miles de especies continúan desconocidas para la ciencia o subutilizadas para la humanidad y sólo aprovechadas por la fauna silvestre, desconociéndose su potencialidad como fuente de alimento, materia prima y medicamentos (Bernal y Correa 1990).

Un caso puntual en donde reside toda la variabilidad genética disponible y fundamental para el desarrollo de programas de mejora genética, lo constituyen las especies silvestres de la sección *Lycopersicon*. Estas han sido y continúan siendo utilizadas de forma potencial para el mejoramiento genético de las variedades cultivadas por investigadores de otros países. Las potencialidades de su empleo estriba en características de gran interés agronómico tales como: tolerancia a la humedad, resistencia a hongos e insectos, mejora del color de los frutos, tolerancia a la salinidad del suelo, tolerancia a heladas, resistencia a la sequía, alto contenido de licopeno, entre otros (Nuez 1995).

En Ecuador el tomate se cultiva ampliamente, tanto en la costa como en la sierra, donde constituye única fuente de ingresos para muchos agricultores; sin embargo las semillas que se emplean provienen por lo general de variedades generadas en países europeos.

El principal problema con estas variedades ha sido durante décadas, la incidencia de plagas y enfermedades, situación que ha llevado al abuso de productos pesticidas en su mayoría de alta peligrosidad, realizándose entre 30 y 35 aplicaciones por ciclo (INIAP 2001). Este manejo irracional del cultivo, conlleva un alto riesgo tanto para los consumidores, como para la salud del agricultor, ruptura del equilibrio biológico, falta de efectividad de los insecticidas por el desarrollo de resistencia, y encarecimiento de los costos de producción (Valarezo 2002). Particularmente, *Fusarium oxysporum* es un hongo cosmopolita que existe en muchas formas patogénicas, parasitando más de 100 especies de

plantas gimnospermas y angiospermas, gracias a los diversos mecanismos que tiene el hongo para vencer las defensas de muchas plantas (Bosland 1988).

La marchitez vascular del tomate producida por el hongo, es una enfermedad importante en el mundo (Hartman y Fletcher 1991). El patógeno causa pudrición radical y lesiones necróticas extensivas en el cuello y base del tallo, marchitez y muerte. Las lesiones necróticas con frecuencia ascienden hasta 30 cm a partir del cuello de la planta, las cuales mueren generalmente al inicio de la maduración de los frutos, causando la pérdida total de la producción (Jarvis 1988).

Tomando en cuenta que las variedades actualmente comercializadas en el mundo, provienen de especímenes silvestres colectados desde su hábitat natural Peralta *et al.* (2006), y que en el proceso, se han relegado genes de enorme interés agronómico y de resistencia específica a las razas fisiológicas locales, este material puede ser empleado para incorporar a los cultivos comerciales genes de resistencia específicos para las condiciones del país.

El Centro de Biotecnología de la Universidad de Loja, provincia de Loja-Ecuador, posee uno de los bancos de germoplasma de especies silvestres del género *Solanum* más grandes y completos del mundo, cuyo material ha sido caracterizado parcialmente a nivel morfológico.

Es así que este trabajo se propone caracterizar desde el punto de vista morfológico, cuatro especies silvestres del género *Solanum* y evaluar su comportamiento ante la inoculación controlada de *Fusarium oxysporum*.

Materiales y métodos

Material vegetal

La diversidad morfológica fue estimada en un total de 166 accesiones de la colección del banco de germoplasma del Centro de Biotecnología de la Universidad Nacional de Loja-Ecuador (UNL). La colección incluyó 146 accesiones colectadas en Ecuador y Perú, pertenecientes a cuatro especies silvestres del género *Solanum* sección *Lycopersicon* [dos del grupo *Lycopersicon* (*Solanum pimpinellifolium* L., *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* Dunal), una del grupo *Eriopersicon* (*Solanum habrochaites* S. Knapp and D.M. Spooner) y una

del grupo *Arcanum* (*Solanum neorickii* D.M. Spooner, G.J. Anderson and R.K.Jansen)]; y, 20 accesiones de variedades comerciales de tomate cultivado (*Solanum lycopersicum* L.), provenientes de cinco países (Chile, Brasil, España, Francia y Holanda).

Análisis morfológico

Dependiendo de la disponibilidad, entre dos y diez semillas (medios hermanos) de cada una de las accesiones, fueron germinadas en condiciones controladas bajo invernadero a 2134 msnm. Las plántulas con cuatro a cinco hojas verdaderas, fueron posteriormente trasplantadas a campo abierto en el Centro Binacional de Formación Técnica-Zapotepamba, provincia de Loja-Ecuador de la UNL, ubicado a 950 msnm, en la zona de vida Bosque muy seco Tropical (bms-T), con temperaturas entre 18 a 24° C y precipitación media anual de 600 mm.

En una área total de 1000 m² las plantas fueron sembradas en un diseño completamente aleatorizado a distancias de 1.0 x 1.5 m, bajo riego por goteo, sin fertilización, con tutorado.

De un total de 997 plantas, se raleó hasta dejar 723 plantas pertenecientes a 166 accesiones (en promedio 4 plantas por accesión), evaluándose cada carácter durante cinco meses.

Los caracteres morfológicos cuantitativos (20) y cualitativos (25), fueron medidos desde el inicio de la floración hasta el final del ciclo. Los caracteres fueron seleccionados de Rick (1983) y de observaciones personales que incluyeron caracteres de la planta en general, tallo, hojas, inflorescencias, frutos, plagas y enfermedades (tabla 1).

Evaluación de la resistencia a *Fusarium oxysporum*

El inóculo fue colectado en cultivares de tomate con síntomas de la enfermedad, en las principales zonas productoras de la provincia de Loja-Ecuador (Nangora, El Carmen, La Era, El Tambo y San Francisco). Las plantas enfermas fueron arrancadas de raíz, empacadas en papel húmedo y en plástico. El hongo fue aislado, purificado e identificado Barnett y Hunter (1972); Puhalla (1985); Nelson *et al.*, (1994) y posteriormente fue masificado en sustrato de arroz, incubándose a 25 °C durante 15 a 20 días, hasta que el micelio cubrió la superficie total del sustrato.

La caracterización e identificación del patógeno a nivel de género y especie se realizó en el laboratorio de Fitopatología de la UNL, mediante observaciones microscópicas y comparación con claves taxonómicas Leslie y Summerell (2006). Para obtener datos cruzados, réplicas de cada una de las cepas madre fueron analizadas en el laboratorio de fitopatología de la Agencia Ecuatoriana de aseguramiento de la calidad del agro (AGROCALIDAD).

Paralelamente y bajo condiciones de invernadero, se germinaron tres semillas previamente desinfectadas (carboxín 0,3 %) y sometidas a imbibición con ácido giberélico (0,1 %) por 24 horas. Se utilizó un sustrato 1:2:1 (suelo:arena:humus) desinfectado químicamente con Captan 80 % y Carbofurán 20 %.

Posterior a la germinación, se raleó hasta dejar una plántula por accesión. Cuando las plántulas desarrollaron tres hojas verdaderas, se inoculó mediante inyección Okiror (1998), una suspensión conidial concentrada a 2x10⁶ conidios/ml. Las plantas fueron mantenidas en baldes plásticos a 2134 msnm, a cielo abierto, con temperatura promedio de 16 ± 6° C, 800 mm de precipitación y humedad relativa de 60-70 %.

Debido a la ausencia de sintomatología con el método antes descrito, se realizó la inoculación por inmersión, en plántulas germinadas y raleadas bajo las condiciones antes descritas, en un sustrato de turba desinfectado con calor a 100° C. Cuando las plántulas desarrollaron tres hojas verdaderas, fueron inoculadas por inmersión con 200 ml de un macerado de raíces de plantas con síntomas de la enfermedad (200 g de raíces lavadas y desinfectadas para un volumen final de un litro de agua destilada). Las plantas fueron mantenidas bajo condiciones de invernadero, a temperatura diurna de 25 ± 1° C con diferencias de -8° C durante la noche, humedad relativa del 60 % y fotoperiodo de 10 horas por día.

Para ratificar los resultados obtenidos con el método antes descrito, se probó el método de inoculación en medio hidropónico, para lo cual, tres semillas por accesión fueron germinadas entre dos papeles filtro (sándwich) humedecido con una solución enriquecida con micro y macronutrientes. Siete días después de la germinación, se adicionaron 200 ml de inóculo (200 g de raíces lavadas y desinfectadas para un volumen final de un litro de agua destilada) y se mantuvieron en estufa bajo condiciones controladas: temperatura 28° C, humedad relativa 60% y luz artificial 200 lux (ciclo alternado: 12 horas luz-12 horas oscuridad).

La resistencia, tolerancia o susceptibilidad a *F. oxysporum*, se evaluó diariamente a partir del tercer día de inoculación. Según la sintomatología presentada y el avance de la enfermedad, se evaluó cada planta en escala del 1 al 3: Resistente (1) sin sintomatología; Tolerante (2) flácida o amarillamiento de hojas; y, Susceptible (3) muerte de la planta.

Porciones de raíz y cuello de las plantas muertas procedentes de los diferentes ensayos, fueron aisladas para ratificar que el agente causal de la sintomatología fuera efectivamente *F. oxysporum*.

Análisis estadístico

Cada uno de los datos cuantitativos fue sometido al test de normalidad, y, al comprobar su incumplimiento, se realizó un ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis, y se aplicó el test de comparación múltiple de Dunn's,

Tabla 1. Caracteres cuantitativos y cualitativos empleados para la caracterización morfológica de especies silvestres del género *Solanum* sección *Lycopersicon*.

Caracteres cuantitativos	Nomenclatura	Caracteres cualitativos	Nomenclatura
Altura de la planta (cm)	AP	Tipo de crecimiento (determinado, indeterminado)	TC
Diámetro del tallo principal (cm)	DTP	Volumen de follaje (pequeño, grande)	VF
Número de ramificaciones (presente, ausente)	NR	Forma del borde de la hoja (entero, dentado,)	FBOH
Distancia de entrenudos (cm)	DE	Forma de base de la hoja (abierta, cerrada)	FBAH
Ancho de la hoja (cm)	AH	Ápice de la hoja (agudo, acuminado)	AH
Longitud del nervio principal (cm)	LNP	Color de la hoja (verde claro, verde intenso)	CH
Longitud del pecíolo (cm)	LPEC	Tipo de inflorescencia (simple, bifurcada)	TI
Longitud de la inflorescencia (cm)	LI	Disposición de sépalos (gamosépalos, dialisépalos)	DS
Flores por inflorescencia (número)	NFI	Disposición de pétalos (gamosépalos, dialisépalos)	DP
Inflorescencias por planta (número)	NIP	Disposición del ovario (súpero, ínfero)	DO
Altura a la primera inflorescencia (mm)	API	Pistilo (exerto, inserto)	P
Longitud de sépalos (mm)	LS	Forma transversal del fruto (redondeada, irregular)	FTF
Longitud de pétalos (mm)	LPET	Forma longitudinal del fruto (aplastada, alargada)	FLF
Frutos por racimo (número)	NFR	Color de fruto inmaduro (verde claro, verde intenso)	CFI
Peso promedio de 20 frutos (g)	PPF	Color de fruto maduro (verde claro, rojo)	CFM
Lóculos por fruto (número)	NL	Color de la pulpa (verdosa, roja)	CP
Longitud del fruto (mm)	LF	Intensidad de hombros (ligero, mediano)	IH
Diámetro del fruto (mm)	DF	Acostillado (ausente, medio)	A
Frutos por planta (número)	NFP	Cicatriz peduncular (la tapa el cáliz, deprecia el fruto)	CP
Peso de campo (kg/planta)	PFC	Cicatriz estilar (apenas se ve, se aprecia muy claramente)	CE
		Áfidos (presente, ausente)	AF
		<i>Prodiplosis longiifila</i> (presente, ausente)	LI
		<i>Meloidogyne</i> sp. (presente, ausente)	NE
		<i>Fusarium</i> sp. (presente, ausente)	FU
		<i>Oidium lycopersicum</i> (presente, ausente)	OI

mediante el paquete GraphPad InStat (GraphPad Software, San Diego, California, USA), determinando las variables no correlacionadas. A los datos cuantitativos de medios hermanos se calculó la media aritmética y se generó un valor medio para cada accesión. Se realizó un análisis de clasificación de componentes principales y otro de coordenadas principales, mediante el paquete estadístico PAST (Hammer *et al.*, 2007).

Con las variables cualitativas se elaboró una matriz binaria y se obtuvo la moda de los datos de medios hermanos, generándose así un dato por cada accesión. Se realizó un análisis de agrupamiento por coordenadas principales a través del programa PAST (Hammer *et al.*, 2007).

Se estimaron las frecuencias relativas de las plantas resistentes, tolerantes y susceptibles a *F. oxysporum* para las diferentes especies, mediante una prueba de Chi cuadrado (X^2) aleatorizada por el método de Monte Carlo para 1000 repeticiones, utilizando el programa CHIRXC (Zaykin y Pudovkin 1993).

Resultados

Análisis Morfológico

Caracteres cuantitativos

La evaluación del material vegetal, considerando las 45 variables descritas, permitieron estimar la variabilidad morfológica en las especies analizadas, donde se detectaron diferencias fenotípicas relacionadas con el fruto y las características vegetativas de las plantas, así como en los componentes del rendimiento.

Según se informa en la tabla 2, las variables cuantitativas que caracterizan morfológicamente la planta en general, muestran que *S. habrochaites* es la más diferenciada. Las variedades cultivadas son las de menor altura y tienen el menor número de ramificaciones, en comparación con *S. habrochaites* que presenta más del doble de ramificaciones, así como mayor cantidad

Tabla 2. Medias y su error estándar para las variables cuantitativas, en cuatro especies del género *Solanum*. Se muestran los valores por especie y variable cuantitativa. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p \leq 0.05$). El significado de las abreviaturas se muestra en la tabla 1.

Variables	Especies				
	<i>S. l. var. cerasiforme</i>	<i>S. habrochaites</i>	<i>S. neorickii</i>	<i>S. pimpinellifolium</i>	<i>S. lycopersicum</i>
AP	147,43±2,357b	242,28±4,129a	150,17±2,448b	221,15±3,669 ^a	115,06±3,061c
DTP	8,75±0,134bc	8,84±0,075ab	7,36±0,150d	8,24±0,108c	9,70±0,249a
DE	6,24±0,164c	9,40±0,097a	6,03±0,098c	7,07±0,074b	6,36±0,109c
NR	9,51±0,230c	15,03±0,232a	14,42±0,429ab	12,85±0,233b	6,17±0,266d
AH	8,46±0,155b	12,70±0,116a	6,21±0,109d	7,42±0,115c	12,48±0,498a
LNP	16,68±0,236b	21,95±0,212a	11,29±0,196d	13,60±0,219c	23,65±0,636a
LPEC	3,12±0,080b	3,86±0,045a	2,04±0,078d	2,74±0,065c	4,29±0,174a
LPET	1,00±0,010c	1,37±0,009a	0,77±0,008d	1,08±0,017b	1,07±0,021bc
LS	0,74±0,009c	0,80±0,010b	0,47±0,006d	0,48±0,006d	0,92±0,022a
API	32,38±0,492b	49,45±0,555a	30,03±1,022b	23,52±0,436c	30,83±0,821b
LI	9,55±0,135b	11,20±0,159a	8,70±0,187bc	10,60±0,145 ^a	8,20±0,267c
NFI	7,22±0,136c	16,81±0,198a	7,41±0,138c	9,24±0,109b	5,52±0,235d
NIP	57,63±1,761c	104,41±2,562b	150,89±8,465a	153,93±5,530a	22,75±0,828d
NFP	151,27±5,010c	558,00±16,645a	422,45±22,485a	300,04±14,754b	40,64±4,405d
NFR	4,51±0,097b	8,86±0,150a	4,72±0,129b	3,78±0,099c	2,73±0,240d
LF	21,30±0,217b	10,65±0,072c	8,43±0,057d	10,64±0,087c	54,78±2,184a
DF	24,21±0,288b	10,55±0,071d	8,96±0,063e	11,41±0,097c	53,39±2,264a
NL	2,39±0,038b	2,00±0,000c	2,00±0,000d	2,00±0,000cd	3,50±0,175a
PFC	1,55±0,054b	0,76±0,024c	0,33±0,017d	0,49±0,029d	3,36±0,256a
PPF	223,86±7,710b	27,62±0,423c	16,32±0,267d	31,76±0,714c	2592,00±203,993a

de frutos por racimo, frutos por planta y mayor tamaño de la planta.

Las distancias de entrenudos son mayores en *S. habrochaites*; mientras que en *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, *S. neorickii* y en las variedades cultivadas, estos son más cortos y no hay diferencias significativas entre estas especies.

Las variables que caracterizan morfológicamente la hoja, muestran diferencias significativas para *S. neorickii*, *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* y *S. pimpinellifolium*.

S. habrochaites presenta pétalos de mayor longitud, mientras que los más pequeños se encuentran en *S. neorickii*, que a su vez posee los sépalos más pequeños, al igual que *S. pimpinellifolium*, ya que el resto los duplican en tamaño.

S. pimpinellifolium presenta la primera inflorescencia a menor altura con respecto al suelo, en relación al resto de especies, sin embargo *S. habrochaites* la presenta al doble de altura. La inflorescencia de estas dos especies es también más larga y muestran el más alto número de flores por inflorescencia, en contraste con las variedades cultivadas que presentan valores menores.

S. neorickii y *S. pimpinellifolium* producen la mayor cantidad de inflorescencias por planta y se diferencian significativamente de las variedades cultivadas, quienes producen una cantidad reducida tanto de flores por inflorescencia como de frutos por racimo. Sin embargo, *S. habrochaites* presenta el doble de frutos por racimo, en relación a las dos especies silvestres antes mencionadas.

Las variables para caracterizar morfológicamente el tamaño del fruto y el rendimiento, muestran diferencias no significativas entre *S. habrochaites* y *S. pimpinellifolium*, mientras que el resto de las especies son diferentes. El diámetro del fruto, varía significativamente en todas las especies.

La matriz de correlación generada por comparación de las medias de las variables cuantitativas, muestra que las variables que caracterizan la hoja (ancho de la hoja, longitud del nervio principal, longitud del pecíolo) están alta y significativamente correlacionadas, al igual que aquellas que caracterizan el fruto (número de lóculos, longitud del fruto, diámetro del fruto, peso de frutos en campo, número de flores por planta). Sin embargo, las variables cuantitativas que caracterizan la planta en general (altura de la planta, diámetro del tallo principal), muestran muy baja correlación con

aquellas que caracterizan la hoja y la inflorescencia (longitud de la nervadura principal, longitud del peciolo, longitud de sépalos, altura a la primera inflorescencia). De igual manera, las variables que caracterizaron la hoja (ancho de la hoja, longitud del nervio principal, longitud de peciolo), están correlacionadas con valores bajos, respecto de aquellas que caracterizaron la inflorescencia, el fruto y el rendimiento (longitud de la inflorescencia, número de frutos por planta, número de lóculos, longitud del fruto, diámetro del fruto, número de frutos por inflorescencia, número de frutos por planta, número de frutos por racimo, peso promedio de 20 frutos).

Los caracteres no correlacionados fueron: longitud de la inflorescencia y altura a la primera inflorescencia; y, los correlacionados con un valor inferior a 0.7 fueron: diámetro del tallo principal, distancia de entrenudos, número de flores por inflorescencia, número de inflorescencias por planta, longitud de sépalos, longitud de pétalos, número de frutos por racimo, número de lóculos por fruto. Las relaciones entre las especies, construidas con las variables no correlacionadas se muestran en la figura 1 (A y B).

Los análisis de componentes y coordenadas principales, realizados con la media de los medios hermanos para los datos cuantitativos (figura 1, A y B) separaron únicamente a *S. habrochaites*, el cual forma un conglomerado bien diferenciado, mientras que las especies restantes se encuentran muy relacionadas morfológicamente.

Caracteres cualitativos

De un total de 24 variables cualitativas analizadas, siete de ellas fueron monomórficas para todas las especies silvestres y las variedades cultivadas; así, todas presentaron la base de la hoja en forma abierta, el ápice de la hoja en forma aguda, tanto la disposición de sépalos como de pétalos fue gamosépala, la disposición del

ovario súpero, todos los frutos inmaduros fueron de color verde claro; y, la cicatriz peduncular se observó siempre tapada por el cáliz.

Para las variables cualitativas restantes que presentaron diferentes categorías, se calcularon sus frecuencias relativas para cada una de las especies, así como se estimó el valor de chi cuadrado (X^2) y su probabilidad, los cuales resultaron diferentes para todas las variables (tabla 3).

Las variedades cultivadas (*S. lycopersicum*) presentan un tipo de crecimiento determinado, y en menor frecuencia lo presenta también *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, mientras que el resto de especies silvestres, son de tipo indeterminado.

S. neorickii y *S. lycopersicum* presentan el follaje más pequeño, mientras que todas las plantas de *S. habrochaites* se destacaron por presentar follaje grande.

Todas las especies mostraron el borde de la hoja dentado y el color de la hoja verde intenso, mientras que la variedad *cerasiforme* y la mayoría de *S. pimpinellifolium* tienen el borde entero (85 %) y color verde claro (100 %).

En general, todas las especies presentan un tipo de ramificación de la inflorescencia simple, diferenciándose únicamente *S. habrochaites* con su inflorescencia de tipo bifurcada y su pistilo exerto, mientras que las especies restantes presentan pistilos insertos.

En las especies silvestres se encuentran más frecuentemente frutos con forma redonda, tanto en el corte transversal como en el longitudinal, mientras que *S. lycopersicum* es de forma redonda y alargada y *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* redonda y aplastada.

Todos los frutos maduros de *S. lycopersicum* y *S. pimpinellifolium* son rojos, mientras que el color naranja lo presentan con mayor frecuencia *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*. Los frutos maduros de *S. habrochaites* y *S. neorickii* son de color verde claro, al igual que su pulpa.

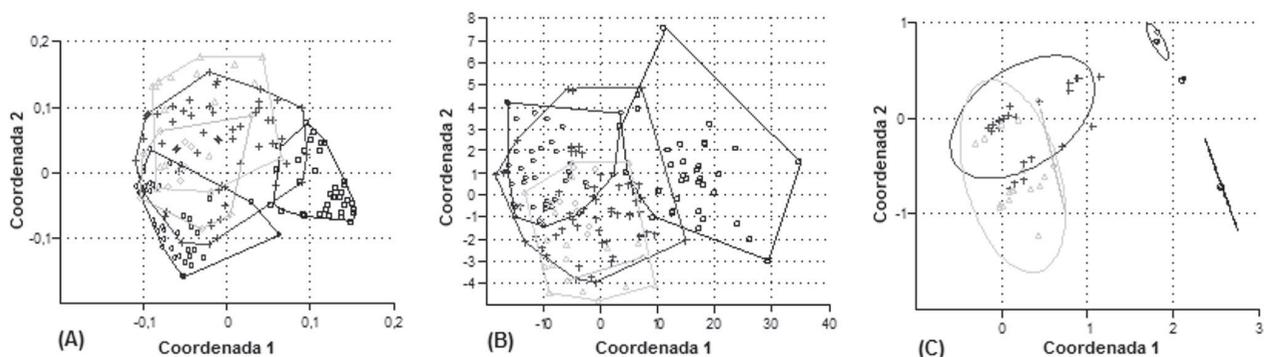


Figura 1. Análisis de agrupamiento para los datos morfológicos de 166 accesiones pertenecientes a cinco especies silvestres del género *Solanum* sección *Lycopersicon*: *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* (+), *S. habrochaites* (□ negro), *S. neorickii* (◇ gris), *S. pimpinellifolium* (◇ negro) y *S. lycopersicum* (Δ gris). (A) Coordenadas principales datos cuantitativos. (B) Componentes principales datos cuantitativos. (C) Componentes principales datos cualitativos, generados con el programa PAST (Hammer *et al.*, 2007).

Tabla 3. Frecuencias de las variables cualitativas por categoría, en especies del género *Solanum*. Valores de χ^2 y su probabilidad (p).

Variables	Categoría	<i>S. l. var. cerasiforme</i> N=228	<i>S. habrochaites</i> N=208	<i>S. neorickii</i> N=76	<i>S. pimpinellifolium</i> N=147	<i>S. lycopersicum</i> N=64	χ^2 (p)
Tipo de Crecimiento	Determinado	0.292	0.000	0.000	0.000	0.708	9.488 (0)
	Indeterminado	0.318	0.316	0.116	0.223	0.027	
Volumen de follaje	Pequeño	0.090	0.000	0.623	0.000	0.287	15.507 (0)
	Medio	0.554	0.000	0.000	0.371	0.076	
	Grande	0.023	0.954	0.000	0.023	0.000	
Forma del borde de la hoja	Entero	0.312	0.000	0.000	0.688	0.000	9.488 (0)
	Dentado	0.315	0.301	0.110	0.181	0.093	
Color de la hoja	Verde claro	0.552	0.010	0.010	0.376	0.051	9.488 (0)
	Verde Intenso	0.036	0.614	0.217	0.000	0.133	
Tipo de Inflorescencia	R Simple	0.427	0.008	0.153	0.296	0.117	9.488 (0)
	R Bifurcado	0.071	0.903	0.000	0.000	0.027	
Pistilo	Exerto	0.042	0.550	0.201	0.196	0.011	15.507 (0)
	Normal	0.571	0.000	0.000	0.265	0.164	
	Inserto	0.786	0.000	0.000	0.000	0.214	
Forma Transversal	Redondo	0.319	0.278	0.108	0.204	0.091	9.488 (0.004)
	Irregular	0.190	0.619	0.000	0.190	0.000	
Forma Longitudinal	Aplastado	0.754	0.000	0.000	0.058	0.188	15.507 (0)
	Redondeado	0.286	0.338	0.123	0.232	0.021	
	Alargado	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	
Color del fruto maduro	Verde claro	0.000	0.732	0.268	0.000	0.000	15.507 (0)
	Naranja	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
	Rojo	0.508	0.000	0.000	0.343	0.149	
Color de la pulpa	Verdoso	0.000	0.732	0.268	0.000	0.000	15.507 (0)
	Amarillo	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	
	Rojo	0.508	0.000	0.000	0.343	0.149	
Intensidad de hombros	Sin hombros	0.313	0.299	0.109	0.211	0.068	15.507 (0)
	Ligero marcado	0.556	0.000	0.000	0.000	0.444	
	Mediano marcado	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	
Acostillado	Ausente	0.306	0.303	0.111	0.214	0.067	15.507 (0)
	Ligero	0.581	0.000	0.000	0.000	0.419	
	Medio	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	
Cicatriz Estilar	Apenas se nota	0.310	0.305	0.112	0.216	0.057	9.488 (0)
	Aprecia claramente	0.405	0.000	0.000	0.000	0.595	
Áfidos	Presente	0.134	0.403	0.147	0.285	0.031	9.488 (0)
	Ausente	0.768	0.000	0.000	0.000	0.232	
<i>Prodiplosis longifila</i>	Presente	0.085	0.536	0.000	0.379	0.000	9.488 (0)
	Ausente	0.582	0.000	0.227	0.000	0.191	
<i>Meloidogyne</i> sp.	Presente	0.011	0.579	0.000	0.409	0.000	9.488 (0)
	Ausente	0.615	0.000	0.209	0.000	0.176	
<i>Fusarium</i> sp.	Presente	0.000	0.586	0.000	0.414	0.000	9.488 (0)
	Ausente	0.620	0.000	0.207	0.000	0.174	
<i>Oidium lycopersicum</i>	Presente	0.025	0.571	0.000	0.404	0.000	9.488 (0)
	Ausente	0.610	0.000	0.212	0.000	0.178	

La intensidad de hombros y acostillado de los frutos de *S. lycopersicum* es media, en *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* ligera; y, el resto de especies silvestres mostraron ausencia para éstas dos variables.

La cicatriz estilar apenas se nota en *S. neorickii*, *S. habrochaites* y *S. pimpinellifolium*, mientras que en las restantes se aprecia claramente.

Finalmente los áfidos estuvieron presentes en todas las plantas de todas las especies, presentándose en menor frecuencia únicamente en *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* (30,26 % de las plantas).

Prodidiplosis longifila (liendrilla) y *Oidium lycopersicum* (oidio) no estuvieron presentes en *S. neorickii* ni *S. lycopersicum*. Sin embargo todas las plantas de *S. habrochaites* y *S. pimpinellifolium* estuvieron infectadas.

S. lycopersicum y las especies silvestres *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, y *S. neorickii* no presentaron incidencia de *Fusarium* sp. ni *Meloidogyne* sp.; sin embargo todas las plantas de *S. habrochaites* y *S. pimpinellifolium* fueron infectadas por los dos patógenos.

Las relaciones entre las especies, construidas sobre la base de presencia y ausencia de las variables cualitativas analizadas mediante componentes principales, separa dos especies del resto: *S. habrochaites* y *S. pimpinellifolium* y se muestran en la figura 1 (C).

Evaluación de la resistencia a *Fusarium oxysporum*

Con las plantas colectadas con síntomas de la enfermedad, provenientes de cinco localidades de la provincia de Loja, se realizaron dos aislamientos por sector, para un total de diez. Todos los aislados fueron identificados dentro del género *Fusarium*, especie *oxysporum*, en base a sus características coloniales a nivel macroscópico (forma del micelio y color) y microscópico (morfología de conidias) (figura 2).

A nivel macroscópico, el micelio joven presentó un aspecto transparente incoloro, posteriormente tornó hacia un color crema; y, finalmente adquirió una tonalidad púrpura, acorde a lo descrito por Agrios (2007).

Con la inoculación por inyección, los primeros síntomas observables se presentaron 15 días post inoculación; de forma generalizada para las cinco especies se inició con un leve marchitamiento, seguido de amarillamiento en las hojas bajas, hasta que alrededor del día 32 se produjo una ligera defoliación de las hojas más bajas, acompañada de marchitamiento generalizado de la planta en las horas más calurosas, recuperándose lentamente hacia el final del día, sin producir la muerte de ninguna planta.

Además de los síntomas antes mencionados, algunas plantas presentaron un halo oscuro en la zona de inyección; sin embargo ninguna de ellas llegó a morir, categorizándose en total como resistentes el 47 % de

las plantas y como tolerantes el 53 %. A nivel de especie, *S. habrochaites* presentó la mayor cantidad de plantas resistentes (133 entre 209 plantas), *S. neorickii* de plantas tolerantes (48 entre 76); mientras que por el contrario, las variedades cultivadas de *S. lycopersicum* fueron las menos resistentes (13 entre 77 plantas).

Con la inoculación por inmersión, los primeros síntomas se observaron a partir del día 10 posterior a la inoculación, con similar sintomatología a la descrita anteriormente; sin embargo a partir del día 17, un elevado número de plantas desarrolló síntomas de mayor gravedad. Se observaron chancros a nivel de cuello y raíz principal, contabilizando el 57,8 % de plantas susceptibles que terminaron muriendo, y, el 34,2 % resistentes; las restantes se categorizaron como tolerantes. A nivel de especie, la mayoría de las plantas de *S. lycopersicum* fueron susceptibles (66 entre 77 plantas), mientras que la mayor resistencia se observó en *S. habrochaites* (150 entre 209 plantas).

Para la inoculación bajo hidroponía, entre los 5 y 8 días posteriores a la inoculación, se observaron los primeros síntomas que incluyeron marchitez y amarillamiento generalizados. Estos aumentaron exponencialmente, hasta que finalmente entre los días 12 y 20 se produjo la muerte de la mayoría de plantas.

La reacción de la patogenicidad fue rápida para éste método, en el que se produjo una generalizada colonización del hospedante en los haces vasculares del hospedero, que llevó a la obstrucción del xilema, necrosis a nivel de cuello y muerte de las plantas.

El 78,9 % del total de las plantas fueron susceptibles, mientras que el 13,7 % resultaron tolerantes y solamente el 7,4 % fueron resistentes. La mayor frecuencia de plantas resistentes resultaron pertenecer a *S. pimpinellifolium* (16 entre 147 plantas), *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* (26 entre 242) y *S. neorickii* (8 entre 76 plantas), mientras que ninguna planta de *S. lycopersicum* sobrevivió. La mayor frecuencia de plantas tolerantes correspondieron a *S. neorickii* y *S. habrochaites* (16 entre 76 y 44 entre 209 plantas, respectivamente).

Por lo antes mencionado, el método hidropónico fue más eficaz y rápido y por tanto el más adecuado para la evaluación de material vegetal a la patogenicidad de *Fusarium oxysporum*.

A nivel de especie, entre el 68 y el 78 % de las plantas pertenecientes a las especies silvestres fueron susceptibles, sin embargo las variedades cultivadas resultaron susceptibles en un 97,4 %, las cuales terminaron muriendo en su totalidad (tabla 4).

Las frecuencias más altas y a su vez similares de plantas resistentes se observaron en *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, *S. neorickii* y *S. pimpinellifolium*. De igual manera, comparten frecuencias de plantas más tolerantes *S. habrochaites* y *S. neorickii* (tabla 4).

Tabla 4. Frecuencia relativa de plantas resistentes, tolerantes o susceptibles a *Fusarium oxysporum*, para la inoculación mediante hidroponía, en cuatro especies silvestres del género *Solanum* sección *Lycopersicon*, y algunas variedades comerciales de tomate de mesa. Se muestran los valores de χ^2 y su probabilidad (p).

Especies	N	Resistentes	Tolerantes	Susceptibles	χ^2 (p)
<i>S. lycopersicum</i> var. <i>cerasiforme</i>	228	0.107	0.107	0.785	15.507 (0)
<i>S. habrochaites</i>	76	0.048	0.211	0.742	
<i>S. lycopersicum</i>	147	0.000	0.026	0.974	
<i>S. neorickii</i>	64	0.105	0.211	0.684	
<i>S. pimpinellifolium</i>	208	0.109	0.129	0.762	

Las colectas de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* de Loja y de Ica (Perú) presentaron mortalidad en todas las plantas, mientras que las de Morona Santiago resultaron ser las más resistentes.

En cuanto a las colectas de *S. pimpinellifolium*, Carchi y Esmeraldas fueron en su totalidad susceptibles, mientras que las colectas peruanas, seguidas de Imbabura y Manabí resultaron más frecuentemente resistentes. Las plantas de Galápagos fueron las más tolerantes (tabla 5).

Discusión

Todas las especies silvestres de tomate son nativas del oeste de Sur América y están distribuidas desde Ecuador central, a través del Perú hasta el norte de Chile, incluyendo las Islas Galápagos (Darwin *et al.*, 2003). Estas plantas crecen en una gran variedad de hábitats, desde el nivel del mar en la costa árida del Pacífico, hasta sobre los 3300 msnm en numerosos valles del lado oeste de los Andes (Rick 1973; Taylor 1986).

El Centro de Biotecnología de la Universidad Nacional de Loja, en colaboración con el Parque Nacional

de Galápagos, la Universidad Nacional de Piura, la Universidad Nacional Pedro Ruiz Gallo (Lambayeque, Perú), y el Instituto de Conservación y Mejora de la Agrodiversidad Valenciana (COMAV), ejecutaron varias colectas de especies silvestres del género *Solanum*, desde su hábitat natural. Esta colección incluye una gran cantidad de accesiones ecuatorianas, que han sido tradicionalmente subrepresentadas en estudios previos Rick *et al.*, (1977); Caicedo y Schaal (2004); Sifres *et al.*, (2010) y que han mostrado diferencia en relación a las accesiones colectadas en territorio peruano (Zuriaga *et al.*, 2009).

El presente trabajo incluyó entre 76 y 228 individuos de cada una de las cuatro especies silvestres colectadas en su hábitat natural en territorio ecuatoriano, cuya caracterización morfológica permitió examinar la variabilidad existente entre las especies analizadas. Se detectaron diferencias fenotípicas relacionadas con el fruto, el rendimiento, y las características vegetativas de las plantas.

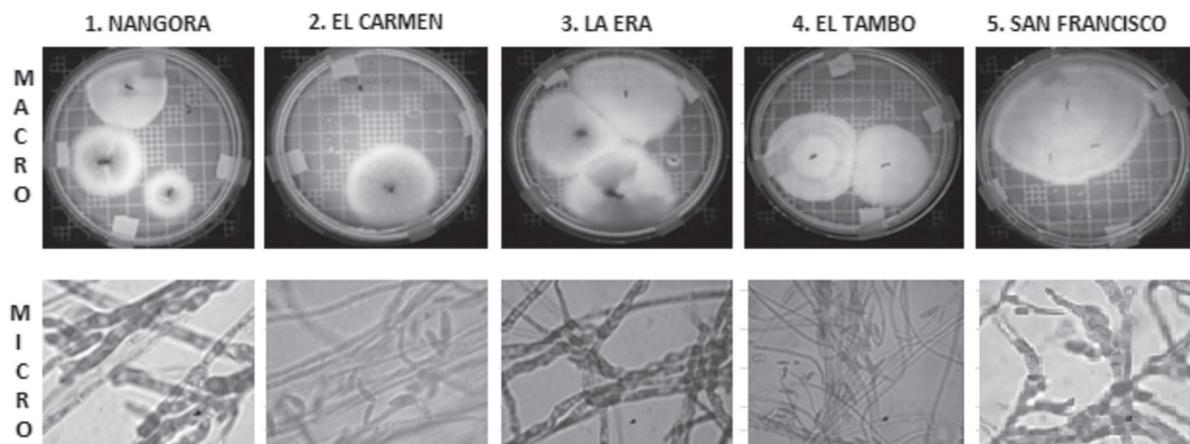


Figura 2. Aislados de *Fusarium oxysporum* a partir de raíz y cuello de plantas con síntomas de la enfermedad, provenientes de las principales zonas productoras de Loja y Catamayo (Nangora, El Carmen, La Era, El Tambo, San Francisco). En la fila superior se observan las estructuras a nivel macroscópico, mientras que en la inferior se pueden ver las estructuras a nivel microscópico.

Las variables morfológicas, muestran que *S. habrochaites* es la especie más diferenciada con relación a las otras analizadas. Dicha especie desarrolla plantas más altas, con mayor follaje, distancias de entrenudos más largas, el doble de altura a la primera inflorescencia y más del doble de ramificaciones. Las plantas de esta especie producen inflorescencias más largas, con mayor cantidad de flores por inflorescencia, frutos por racimo y de frutos por planta. Estos resultados son concordantes con los reportados por Peralta *et al.* (2008), quienes señalan que esta especie es fácil de distinguir del resto de las especies silvestres de tomate. Plantas más altas, muy robustas y pubescentes caracterizan a *S. habrochaites* (Peralta y Spooner 2005).

S. neorickii produce un alto número de frutos por planta (segundo después de *S. habrochaites*), sin embargo el peso total de los frutos por planta es el menor de todos, debido a que su fruto es el más pequeño, así como también su follaje, hojas y flores. Los resultados antes mencionados son coincidentes con la caracterización previa de la especie en que se informa que en general *S. neorickii* puede ser reconocido por sus pequeñas flores e inflorescencias y por su alto número de flores y plantas menos robustas Peralta *et al.* (2008), presentando las partes florales más pequeñas y estigmas incluidos en el tubo de la antera (Peralta y Spooner 2005).

Las variedades cultivadas (*S. lycopersicum*) presentan un tipo de crecimiento determinado, y en menor frecuencia lo presenta también *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, mientras que el resto de especies silvestres, son de tipo indeterminado, situación que coincide con

lo previamente descrito por Nuez (1995), para estas especies silvestres.

S. lycopersicum y *S. pimpinellifolium* están estrechamente relacionadas, sugiriendo un reciente origen y rápida diferenciación morfológica (Peralta y Spooner 2001). *S. pimpinellifolium* puede ser diferenciada por el tipo de flor (Darwin *et al.*, 2003). En los individuos analizados, los pétalos de *S. pimpinellifolium* tienen la misma longitud que los de *S. lycopersicum*, sin embargo los sépalos tienen la mitad de longitud al igual que las de sus congénicas silvestres, variable que permite diferenciar la especie.

Un estudio de accesiones peruanas encuentra que *S. pimpinellifolium* está muy estrechamente relacionada con *S. lycopersicum*, con la cual hibrida libremente y su identificación puede ser problemática debido a la introgresión mutua de genes, lo cual requiere el uso de caracteres diagnóstico para identificar a *S. pimpinellifolium* (Peralta *et al.*, 2008). Sin embargo, las poblaciones autóгамas de *S. pimpinellifolium* tienen flores más pequeñas que aquellas alógamas, producto de entrecruzamiento (Georgiady y Lord 2002). Los genotipos alógamos de *S. habrochaites*, *S. pennellii*, y *S. pimpinellifolium*, también despliegan caracteres de atracción para la polinización. Corolas más largas, amarillo brillante, anteras curvadas y asimétricas y estilos exsertos son características que probablemente se correlacionan con las altas tasas de cruzamiento interespecífico encontrado en *S. peruvianum* (Rick *et al.*, 1977).

Las variables morfológicas cuantitativas permiten en general diferenciar las especies más eficazmente que

Tabla 5. Frecuencia relativa de plantas resistentes, tolerantes o susceptibles a *Fusarium oxysporum*, para las diferentes localidades de colecta de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* y *S. pimpinellifolium*. Se muestran los valores de χ^2 y su probabilidad (p). Método hidropónico.

Especie	Localidad	N	Resistente	Tolerante	Susceptible	χ^2 (p)
<i>S. l.</i> var. <i>cerasiforme</i>	Galápagos	13	0.000	0.154	0.846	21.026 (0.175)
	Morona	49	0.224	0.143	0.633	
	Zamora	140	0.100	0.107	0.793	
	Loja	8	0.000	0.000	1.000	
	Napo	12	0.083	0.083	0.833	
	Ica	10	0.000	0.000	1.000	
	Oro	10	0.000	0.100	0.900	
<i>S. pimpinellifolium</i>	Galápagos	18	0.111	0.222	0.667	23.685 (0.376)
	Perú	21	0.238	0.095	0.667	
	Imbabura	13	0.154	0.154	0.692	
	Loja	20	0.050	0.100	0.850	
	Manabí	32	0.156	0.156	0.688	
	Oro	23	0.043	0.174	0.783	
	Carchi	9	0.000	0.000	1.000	
	Esmeraldas	12	0.000	0.000	1.000	

las variables cualitativas, no obstante la importancia de aquellas relacionadas con el tamaño y color del fruto, así como el tamaño y posición de los componentes florales Garzón (2011), que constituyen el primer medio para definir la especie en campo.

En este estudio se ratificó la resistencia, tolerancia o susceptibilidad a *F. oxysporum* de cada una de las plantas, mediante tres procedimientos distintos.

La inoculación por inyección a la planta con suspensión conidial, producto del aislamiento y masificación del hongo causó una leve sintomatología y ninguna mortalidad, sin embargo esto es en extremo inconcebible, dada la agresividad del hongo, quien en estado de plántula causa la muerte masiva de individuos. La pérdida de la virulencia del patógeno por el proceso de aislamiento pudo haber sido la causa principal, agravada por la falta de condiciones climáticas para el desarrollo del hongo, ya que las plantas se mantuvieron en baldes plásticos a cielo abierto. En general, con este método se observaron marchitez, amarillamiento y decoloración del xilema. Resultados similares reporta Velásquez et al. (2002) en un estudio realizado en frijol (*Phaseolus vulgaris*) inoculado con *F. oxysporum* f. sp. *phaseoli*, atribuyéndole tales síntomas a la variación de temperatura entre el suelo (16-26° C) y la del aire (21-32° C), cuya oscilación pudo haber afectado la expresión de síntomas, así como la extensión de la decoloración del xilema.

En los otros dos métodos de inoculación ensayados no se empleó el hongo aislado, y de esta forma se descartó la posibilidad de pérdida de virulencia del patógeno. El macerado de raíces de plantas con síntomas de la enfermedad provenientes de campos infestados, causaron la muerte de un considerable número de plantas, tanto por el método de inmersión como el de hidroponía. Sintomatología similar se ha observado en tabaco (*Nicotiana tabacum*) inoculado con *F. oxysporum* f. sp. *nicotinae*, en las que los síntomas de marchitez, amarillamiento y muerte eventual de hojas se asociaron con el rápido movimiento del hongo a través de la planta Mueller y Morgham (1996), de manera que la expresión de síntomas foliares estuvo relacionada con la infección de los pecíolos (Gao et al., 1995).

La inoculación en condiciones de hidroponía sirvió para confirmar los resultados, ya que permitió incluir los 723 individuos al mismo tiempo en las mismas condiciones estrictamente controladas para el desarrollo del hongo. El inóculo en estas condiciones, presenta un micelio con los cuerpos fructíferos del hongo Carrillo (2003) y su desarrollo e infección se garantiza con las condiciones controladas específicamente para ello.

La caracterización morfológica de los aislados de las plantas muertas provenientes de los métodos evaluados, fueron coincidentes con las estructuras morfológicas de *Fusarium oxysporum*, tanto en el laboratorio de fisiología vegetal de la UNL, como en el laboratorio de

AGROCALIDAD, lo cual garantizó que la muerte de las plantas fue producida por el hongo en cuestión. Según Obreque y Mabel (2004), el color de las colonias en medio PDA varía a medida que el cultivo envejece, así, en los cultivos jóvenes una tonalidad rosa pálida, y los más envejecidos con una coloración púrpura, estos se presentan coincidente con lo observado en este estudio.

En todos los casos, a nivel microscópico se observaron microconidias con su forma redonda típica, constituidas por una o dos células; y, las macroconidias en forma de media luna, integradas por tres a cinco células, coincidentes con las claves taxonómicas de Barnett y Hunter (1972) y con lo descrito por Agrios (1998), para estructuras propias de *F. oxysporum*. Tales circunstancias permitieron determinar sin lugar a dudas, que las plantas sobrevivientes y tolerantes poseen un genotipo particular que determina esa característica.

Todas las especies fueron significativamente diferentes en los niveles de resistencia, tolerancia o susceptibilidad al hongo, observándose una mortalidad generalizada. Sin embargo, *S. habrochaites* y *S. neorickii* presentaron mayor frecuencia de plantas tolerantes, respecto de las especies restantes.

En el estudio se consideraron entre 2 y 7 individuos de una misma accesión (medios hermanos), de los cuales la mayoría murieron durante los tres primeros días, otros resistieron al ataque del parásito y después de 20 días murieron; y, finalmente una gran minoría venció el poder patógeno de *F. oxysporum*, presentando gran vitalidad a los 20 días post inoculación. Esta situación es consistente en el caso de un carácter controlado por varios genes donde cada uno de ellos tiene una función, sea complementaria o diferente, pero cada uno aportando a la tolerancia o a la resistencia; favorecida por la alogamia que presentan las especies silvestres, lo cual genera una alta heterocigosidad y por tanto genes en segregación entre los medios hermanos.

Esta situación nos permite plantear la hipótesis de que hay varios genes responsables de la resistencia a *F. oxysporum* y a sus distintas razas fisiológicas, las cuales actualmente no están bien determinadas en el caso de Ecuador, donde su condición topográfica y variados climas, permiten seleccionar nuevas mutaciones en los seres vivos, incluyendo los parásitos. Sería necesario en el futuro definir cuáles son esos genes de resistencia y cuáles los genes del patógeno que están en juego.

Conclusiones

Los caracteres morfológicos cuantitativos y cualitativos analizados en las especies *Solanum pimpinellifolium*, *S. neorickii*, *S. habrochaites*, *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* en su conjunto, sólo diferencian a la especie *S. habrochaites*.

Entre las especies evaluadas la más resistente y tolerante a *Fusarium oxysporum* fue *Solanum neorickii*,

seguida de *S. pimpinellifolium*, y *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*. Todas las accesiones de las variedades cultivadas (*S. lycopersicum*) fueron susceptibles a *Fusarium oxysporum*.

Recomendación

Se recomienda el empleo de marcadores moleculares para comparar las especies silvestres de tomate *Solanum pimpinellifolium*, *S. neorickii*, *S. habrochaites*, *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*.

Se recomienda el empleo de *Solanum neorickii* como progenitor, para programas de cruzamiento interespecíficos, que permitan la generación y selección de híbridos con resistencia y tolerancia a *Fusarium oxysporum*.

Referencias bibliográficas

- Agrios, G.N. 1998. *Fitopatología*. México D.F: Limusa, p. 67-91, 93-107, 109-125, 425 – 427, 444.
- Agrios, G.N. 2007. Plant Pathology, 5e. San Diego, California, Elsevier (A Division of Reed Elsevier India Pvt. Limited): *Academic Press*. p. 238.
- Barnet, H.L., y Hunter, B.B. 1972. *Illustrated Genera of Imperfect Fungi*. Burgess Publishing Company. Minneapolis. Minnesota, USA. p. 241.
- Bernal, H; Correa, J. 1990. Especies promisorias vegetales de los países del Convenio Andrés Bello. Tomo IV. SECAB Ciencia y Tecnología. pp. 149-322.
- Bosland, P.1988. *Fusarium oxysporum* a pathogen of many plant species. *Advances in plant pathology*. 6: 281-289.
- Caicedo, A.L. Schaal, B.A. 2004. Heterogeneous evolutionary processes affect R gene diversity in natural populations of *Solanum pimpinellifolium*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101: 17444-17449.
- Carrillo L. 2003. Los hongos de los alimentos y forrajes. Universidad Nacional de Salta ISBN 987-9381-19.
- Darwin C. S.; Knapp S.; Peralta E. I. 2003. Taxonomy of tomatoes in the Galápagos Islands: native and introduced species of *Solanum* section *Lycopersicon* (*Solanaceae*). *Systematics and Biodiversity*. 1 (1): 29–53.
- Gao, H.; Beckman, C.H.; Mueller, W. C. 1995. The role of vascular colonization as a measure of the genotypic interaction between various cultivars of tomato and various former or races of *Fusarium oxysporum*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 46: 29-43.
- Garzón, J.P. 2011. Caracterización y evaluación morfoagronómica de la colección de tomate tipo cherry de la Universidad Nacional de Colombia sede Palmira. Tesis Magister en Ciencias Agrarias. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Colombia. Palmira. 35-4456.
- Georgiady, M. S. y Lord, M. 2002. Evolution of the inbred form in the currant tomato, *Lycopersicon pimpinellifolium*. *Int. J. Plant Sci.* 163: 531-541.
- Hammer, O., D. A. T. Harper y P. D. Ryan. 2007. PAST- Paleontological Statistics software package. ver. 1.75.
- Hartman, J.R.; Fletcher, J.J. 1991. *Fusarium* crown and root rot of tomatoes in the U.K. *Plant Pathology*. 40:85-92.
- INIAP. 2001. Proyecto diagnóstico, biotecnología y manejo sostenible de la negrita *Proclipsis longifila* en el Ecuador. Informe anual. Convenio. INIAP-PROMSA - CEDEGE. Departamento Nacional de protección vegetal. Sección Entomología. Estación Experimental Portoviejo. Ecuador. p. 13.
- Jarvis, W.R. 1988. *Fusarium* crown and root rot of tomatoes. *Phytoprotection*. 69:49-64.
- Leslie, J.F., Summerell, B.A. 2006. *The Fusarium laboratory manual*. Blackwell Publishing: Iowa, USA.
- Mueller, W.C.; Morgham, A.T. 1996. Ultrastructure of the vascular responses of tobacco to *Fusarium oxysporum* f. sp. *nicotianae*. *Canadian Journal of Botany*.74: 1273-1278.
- Nelson, P.E., Digman, M.C., y Anaissie, E.J. 1994. Taxonomy, Biology, and Clinical Aspects of *Fusarium* Species. *Clinical Microbiology Reviews*. 7: 479-504.
- Nuez, F.1995. El Cultivo del Tomate, obra colectiva. España. Ediciones Mundi Prensa, p. 27-28, 65-67.
- Obreque D., Mabel X. 2004. Evaluación de aplicaciones preinfección del fungicida Benomilo y del Bicontrolador *Trichoderma harzianum* en el control de *Fusarium* sp. en proteáceas. Universidad de Talca-Chile. p. 96.
- Okiror, M.A. 1998. Screening techniques for *Fusarium* wilt of pigeon pea. *African Crop Science Journal*. 1021-9730, p. 345-350.
- Peralta, I.; Spooner, D.M. 2001. Granule-bound starch synthase (GBSSI) gene phylogeny of wild tomatoes (*Solanum* L. section *Lycopersicon* [Mill.] Wettst. Subsection *Lycopersicon*). *American Journal of Botany*. 88: 1888–1902.
- Peralta, I.E. y Spooner, D.M. 2005. Morphological characterization and relationships of wild tomatoes (*Solanum* L. section *Lycopersicon*) Monogr. Syst. Bot. *Missouri Bot Gard*. 104: 227-257.
- Peralta, I.E., Knapp, S. y Spooner, D.M. 2006. (en línea). Nomenclature for wild and cultivated tomatoes (Vol. 26). University of Wisconsin. <http://ddr.nal.usda.gov/bitstream/10113/2773/1/IND43943768> (consulta: 18 de noviembre 2012).
- Peralta, I.E.; Spooner, D.M. y Napp, S. 2008. The Taxonomy of tomatoes: a revision of wild tomatoes (*Solanum* L. section *lycopersicon*) and their outgroup relatives in sections *juglandifolium* and *lycopersicoides*. *Syst. Bot. Monogr.* 84: 1-186.
- Puhalla, J.E. 1985. Classification of strains of *Fusarium oxysporum* on the basis of vegetative compatibility. *Canadian Journal of Phytopathology*. 63: 179-183.
- Rick, C.M. 1973. Potential genetic resources in tomato species: Clues from observations in native habitats. Genes, Enzymes, and Populations. Plenum, New York, pp. 255–269.
- Rick, C.M., Fobes, J.F. y Holle, M. 1977. Genetic variation in *Lycopersicon pimpinellifolium*: Evidence of evolutionary change in mating systems. *Plant Systematics and Evol.* 127: 139-170.
- Rick, C.M. 1983. Genetic variation and evolution of Galápagos tomatoes. In Bowman, R.I., Berson, M. & Leviton, A.E. (eds), *Patterns of Evolution in Galápagos Organisms*. Pacific Division, AAAS, San Francisco, California. pp. 97–106.
- Síffres, A.; Blanca, J. y Nuez, F. 2010. Pattern of genetic variability of *Solanum habrochaites* in its natural area of distribution. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 58:347-360
- Taylor, I. B. 1986. Biosystematics of the tomato. *The Tomato Crop: A Scientific Basis for Improvement*. *Chapman and Hall*. pp. 1–34.
- Valarezo, O. E. 2002. Recomendaciones para el manejo de la negrita en el tomate en el Ecuador. Convenio INIAP-PROMSA-CEDEGE. Departamento Nacional de protección vegetal. Sección Entomología. Estación Experimental Portoviejo-Ec., 2002. Plegable divulgativo. 191.
- Velásquez V. R.; Medina A. M.; Schwartz, H. 2002. Expresión de síntomas y decoloración vascular en líneas de fréjol inoculadas con aislamientos de *Fusarium oxysporum* f. sp. *phaseoli* de diferente origen geográfico. *Revista Mexicana de Fitopatología*. Vol. 20: 1, p. 8-11.
- Zaykin, D. V., and A. I. Pudovkin. 1993. 2 Programs to Estimate Significance of Chi-2 Values Using Pseudo-Probability Tests. *J. Hered.* 84:152-152
- Zuriaga, E.; Blanca J.M.; Cordero, L.; Síffres, A.; Blas-Cerdán W.G.; Morales, R. y Nuez, F. 2009. Genetic and bioclimatic variation in *Solanum pimpinellifolium*. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 56:39-51.