

Capacidad de producción de progenie homotática y oosporas mediante aislamientos homotáticos de *Phytophthora infestans*

C.A. López-Orona^{1,*}, A.R. Martínez-Campos², C.G. Peñuelas-Rivas³,
G.A. López-Urquidez¹, D. Palmero⁴ y J.C. Tello-Marquina⁵

¹ Universidad Autónoma de Sinaloa. Facultad de Agronomía. Carretera Culiacán-Eldorado Km. 17.5. Culiacán de Rosales, Sinaloa. C.P. 80398. México

² Universidad Autónoma del Estado de México. Instituto de Ciencias Agropecuarias y Rurales. Km. 14.5 Autopista Toluca-Atlacomulco. San Cayetano de Morelos. Toluca, Estado de México. C.P. 50295. México

³ Universidad Autónoma del Estado de México. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. El Cerrillo Piedras Blancas, Toluca, Estado de México. C.P. 50090. México

⁴ Universidad Politécnica de Madrid. EUIT Agrícola. Ciudad Universitaria s/n. C.P. 28040. Madrid, España

⁵ Universidad de Almería (UAL), Dpto. Producción Vegetal, Cañada de San Urbano s/n. 04120 15 Almería, España

Resumen

El tizón tardío de la patata, causado por el patógeno *Phytophthora infestans*, es una enfermedad grave en muchas partes del mundo, entre ellas México. En el presente trabajo se obtuvo progenie monospórica a partir de zoosporas individuales obtenidas de los aislamientos homotáticos y cada uno de los aislamientos monospóricos fue enfrentado con los aislados de referencia J104 (A1) y J204 (A2) para determinar su tipo de apareamiento. Se observó que el 56% de la progenie monospórica (zoosporas) de los aislamientos homotáticos de *Phytophthora infestans* fue homotática. No se encontró descendencia del tipo de apareamiento A1A2, cuya característica es producir oosporas al ser enfrentado con los tipos de apareamiento A1 y A2 pero no es capaz de producir oosporas por sí solo. Los seis aislamientos homotáticos produjeron una proporción 1:1 en los tipos de apareamiento A1 y A2. La capacidad que presentan los aislamientos homotáticos de *P. infestans* para producir progenie homotática a través de zoosporas hace que aumente rápidamente el tamaño de la población homotática en el cultivo, y permite propagarse a parcelas vecinas, y así aumentar la fuente de inóculo del tizón tardío. El número de oosporas en los cruzamientos entre los aislamientos homotáticos y los heterotáticos del tipo A1 fue 1,8 veces mayor que el número de oosporas producidas en los cruzamientos estrictamente heterotáticos (A1 × A2). Lo anterior indica que las poblaciones de *P. infestans* con homotáticos probablemente producen mayor cantidad de oosporas que una población donde sólo se encuentran cepas heterotáticas y aumentan la probabilidad de que ocurra la reproducción sexual en campo con lo cual se generan genotipos recombinantes que son más patogénicos.

Palabras clave: Homotático, oospora, progenie.

* Autor para correspondencia: orona_25@hotmail.com

<http://dx.doi.org/10.12706/itea.2015.013>

Abstract

Capacity production of homothallic progeny and oospores by homothallic isolates of *Phytophthora infestans*

Potato or late blight, caused by the pathogen *Phytophthora infestans* is an important disease worldwide, and in Mexico too. In the present work monosporic progeny was obtained from single zoospores obtained from homothallic isolates and each of the single-spore isolates was met with reference isolates J104 (A1) and J204 (A2) to determine their mating type. We found that 56% of the progeny monosporic (zoospores) of homothallic isolates of *Phytophthora infestans* were homothallic. No progeny of A1A2 mating type was found whose characteristic is to produce oospores when faced with mating types A1 and A2, but is not able to produce oospores alone. Six homothallic isolates produced a 1:1 ratio in the mating types A1 and A2. The ability of the homothallic isolates of *P. infestans* to produce homothallic progeny through zoospores causes a quickly increase in the size of the population homothallic in the crop, allowing spreading to neighboring plots and thus increase the inoculum source of late blight. The number of oospores in crosses between homothallic isolates and heterothallic type A1 was 1.8 times greater than the number of oospores strictly produced in heterothallic crosses (A1 x A2). This indicates that populations of *P. infestans* probably produce a greater amount of homothallic oospores than a population where only heterothallic strains are found and increase the probability of sexual reproduction occurs in field and generate recombinant genotypes that are more pathogenic.

Key words: Homothallic, oospore, progeny.

Introducción

El mildiu o tizón tardío, enfermedad de la papa causada por el patógeno *Phytophthora infestans* (Fry y Goodwin, 1997), ocasiona pérdidas económicas aproximadas a 6700 millones de dólares anuales en todo el mundo (Haverkort et al., 2008). *Phytophthora infestans* se reproduce de manera asexual (mediante la producción de esporangios y zoosporas, y fragmentación de micelio) y sexual (mediante la producción de oosporas). Se ha observado que las cepas de *P. infestans* colectadas en el Valle de Toluca son genéticamente diversas (Grunwald et al., 2001), donde la reproducción sexual juega un papel importante vía la producción de oosporas, las cuales son capaces de sobrevivir en el suelo por años, resistiendo condiciones ambientales adversas y mejoran la aptitud del patógeno al generar genotipos recombinantes que pueden ser más patogénicos (Gavino et al., 2000). En muchos agroecosistemas, las oosporas germinan al inicio de una temporada, lo cual representa el inóculo inicial para las epidemias en los cultivos (Grün-

wald y Flier, 2005). Existen dos sistemas de apareamiento en los omicetes, denominados homotálico y heterotálico. Los aislamientos homotálicos son capaces de llevar a cabo la reproducción sexual en un solo talo, mientras que los heterotálicos requieren la interacción de ambos tipos de apareamiento, denominados A1 y A2 (Judelson, 2009). Los aislamientos homotálicos son capaces de producir oosporas por sí solos, y tienen la capacidad de actuar como A1 y A2 en los enfrentamientos heterotálicos (Guo et al., 2010; Han et al., 2013; Alarcón-Rodríguez et al., 2013.). La reproducción asexual a partir de zoosporas le permite a *P. infestans* una rápida propagación en el tejido de la planta, así como hacia nuevas plantas y parcelas vecinas (Fry 2008; Hu et al., 2012; Kalischuk et al., 2012).

El objetivo del presente trabajo fue determinar el porcentaje de progenie homotálica que pueden producir los aislados homotálicos a partir de zoosporas individuales, y su capacidad de producir oosporas por sí solos y al ser enfrentados con aislados heterotálicos.

Material y métodos

Origen de los aislamientos

Los aislamientos de *Phytophthora infestans* utilizados en este estudio (Tabla 1) fueron obtenidos de follaje infectado de cultivos comerciales de patata (*Solanum tuberosum*) del Municipio de Zinacantepec (México).

Tabla 1. Código y tipo de apareamiento de los aislamientos de *Phytophthora infestans* utilizados en el estudio

Table 1. Code and mating type of the *Phytophthora infestans* isolates used in the study

Aislamiento	Tipo de apareamiento
RT1	Homotálico
LPT3	Homotálico
RR1	Homotálico
LPT2	Homotálico
LP5	Homotálico
LP2	Homotálico
LPT6	A1
BV2	A1
LP4	A1
LP3	A1
RR2	A1
LPT4	A1
LP1	A1
BV1	A1
BVT2	A1
LPT1	A2
LPT5	A2
BVT3	A2
BVT1	A2
RT2	A2

Producción de progenie asexual

Se obtuvo progenie monospórica a partir de zoosporas individuales obtenidas de los aislamientos homotálicos siguiendo la metodología de Han et al., (2013). Los esporangios fueron desprendidos de la superficie del micelio por adición de 10 ml de agua estéril a cada placa Petri con el aislamiento homotálico de 10 días de edad de *P. infestans* crecido en medio de cultivo agar-jugo V8 con centeno (agar marca "BDBioxon", jugo V8 marca "Herdez"). Las zoosporas fueron obtenidas por exposición de la suspensión de esporangios a estrés térmico durante dos horas a 4°C y posterior transferencia a temperatura ambiente durante 30 minutos. La suspensión de esporas se homogeneizó por agitación mecánica durante 30 segundos. Un ml de la concentración homogénea de zoosporas se depositó en cada placa Petri con medio de cultivo agar-jugo V8 con centeno. Las placas Petri fueron incubadas durante 30 horas a 17°C para inducir la germinación de las zoosporas (incubadora marca "Novatech"), las cuales fueron transferidas individualmente a medio de cultivo agar-jugo V8 con centeno para su germinación.

Determinación de tipo de apareamiento de la progenie

Se determinó el tipo de apareamiento de la progenie monospórica siguiendo la metodología descrita por Erwin y Ribeiro (1996). Cada uno de los aislamientos monospóricos fue enfrentado con los aislados de referencia J104 (A1) y J204 (A2), que fueron proporcionados por la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (México) para determinar su tipo de apareamiento. Los aislamientos que produjeron oosporas con ambos tipos de apareamiento (A1 y A2) fueron cultivados por sí solos para comprobar su capacidad de producir oosporas por sí mismos. Los enfrentamientos se realizaron bajo temperatura de 15°C y en oscuridad (incu-

badora marca "Novatech"), utilizando medio de cultivo agar-jugo V8 con centeno (agar marca "BDBioxon", jugo V8 marca "Herdez"). A partir del tercer día de contacto entre los aislamientos de referencia y la progenie, se realizaron observaciones diarias hasta que se encontraron órganos sexuales (oogonios y anteridios anfiginos) y oosporas. Los aislamientos que sólo produjeron estructuras sexuales y oosporas al ser enfrentados con el aislado de referencia J104 (A1) fueron determinados como tipo de apareamiento A2, y los que sólo produjeron estructuras sexuales y oosporas al ser enfrentados con el aislado de referencia J204 (A2) fueron determinados como tipo de apareamiento A1. Los aislamientos que produjeron oosporas con ambos tipos de apareamiento (A1 y A2) y por sí solos, fueron determinados como homotáticos (Guo *et al.*, 2010; Han *et al.*, 2013). Como ensayos control se realizó la prueba de cultivar solos los aislados heterotáticos y el enfrentamiento entre los aislados de referencia A1 y A2.

Enfrentamientos para la producción de oosporas

Los enfrentamientos se realizaron bajo la metodología descrita por Erwin y Ribeiro (1996). Discos de micelio (5 mm de diámetro) de los aislamientos de *Phytophthora infestans* (Tabla 1) fueron enfrentados por separado con discos de micelio (5 mm de diámetro) de los aislados de referencia J104 (A1) y J204 (A2) y de los aislamientos BV2 (A1) y LPT5 (A2) en placas Petri (9 cm de diámetro) con medio de cultivo agar-jugo V8 con centeno. Los seis aislamientos homotáticos fueron enfrentados con los aislados de referencia J104 y J204 del tipo de apareamiento A1 y A2 respectivamente, y con los aislados BV2 (A1) y LPT5 (A2). Los nueve aislamientos heterotáticos del tipo de apareamiento A1 fueron enfrentados con el aislado de referencia J204 del tipo de apareamiento A2 y con el aislado LPT5 (A2). Los cinco aislados hetero-

táticos del tipo de apareamiento A2 fueron enfrentados con el aislado de referencia J104 del tipo de apareamiento A1 y con el aislado BV2 (A1). Los ensayos para evaluar la producción de oosporas fueron realizados bajo las mismas condiciones que la prueba de determinación de tipo de apareamiento. Como controles se realizó la prueba de cultivar solos los aislados heterotáticos y el enfrentamiento entre los aislados de referencia J104 (A1) y J204 (A2).

Los aislamientos BV2 (A1) y LPT5 (A2) fueron seleccionados al azar para evaluar si existía diferencia en la cantidad de oosporas producidas en los enfrentamientos entre los aislamientos a estudiar y los aislados de referencia. Se hizo una sola repetición de los enfrentamientos ya que se observó que el número de oosporas producidas en los enfrentamientos entre los aislamientos estudiados del mismo tipo de apareamiento y los aislados de referencia no presentaron diferencias.

Cuantificación de oosporas

Con ayuda de un microscopio óptico se contó el número total de oosporas que se encontraban entre y sobre la superficie del micelio en cada placa Petri (9 cm de diámetro) veinte días después del enfrentamiento entre los aislamientos homotáticos y los aislados de referencia heterotáticos (Groves y Ristaino, 2000; Han *et al.*, 2013). De igual manera, se cuantificaron las oosporas producidas por los aislamientos homotáticos por sí solos.

Análisis estadístico

Se comprobó la normalidad de los datos del número de oosporas producidas obtenidos para cada uno de los ensayos y la homogeneidad de las varianzas con el paquete Excel, y posteriormente los datos se sometieron a análisis de varianza y prueba de comparación de medias de Tukey ($P < 0.05$), con el paquete estadístico SAS versión 9.0 (SAS Institute, 2002).

Resultados

Progenie de los aislados homotáticos

Los ensayos de valoración de la progenie monospórica de los seis aislados homotáticos demuestran que la mayor parte del total de su progenie fue homotática (Tabla 2). El aislamiento LPT2 presentó el menor porcentaje de progenie homotática, en contraste los porcentajes de progenie homotática de los aislados RT1 y LP5 fueron los más altos con valores mayores a 62 % (Tabla 2).

El porcentaje de descendencia estéril para los seis aislados fue del 2% al 4,8%. No se encontró descendencia del tipo de apareamiento A1A2, cuya característica es producir oosporas al ser enfrentado con los tipos de apareamiento A1 y A2 pero no es capaz de producir oosporas por sí solo.

Los seis aislamientos homotáticos produjeron en promedio 9,5 aislamientos del tipo de apareamiento A1, y 9,2 del tipo de apareamiento A2, dando una proporción 1:1 en los tipos de apareamiento A1 y A2. El aislamiento LPT2

Tabla 2. Numero de aislamientos totales y tipo de apareamiento de la progenie de los aislamientos homotáticos (%) a partir de zoosporas individuales
Table 2. Number of total isolates and mating type of the progeny of the homothallic isolates (%) from single zoospores

Aislamiento homotático	Aislamientos totales (n)	Tipo de apareamiento de la progenie (%)			
		A1	A2	Estéril	Homotático
RT1	52	19,0	17,0	2,0	62,0
RR1	46	22,0	26,0	4,0	48,0
LP5	51	19,6	15,7	2,0	62,7
LPT3	40	17,5	22,5	2,5	57,5
LPT2	42	28,6	19,0	4,8	47,6
LP2	44	18,2	20,5	2,3	59,1
Media	45,8	21	20	3	56

fue el que produjo el mayor número de progenie del tipo de apareamiento A1 con 12 aislamientos, en contraste el aislamiento LPT3 fue el que produjo menor progenie del tipo A1. El aislamiento RR1 fue el que mayor progenie del tipo de apareamiento A2 produjo, mientras que los aislamientos LP5 y LPT2 fueron los que presentaron los menores porcentajes de progenie del tipo A2 (Tabla 2).

Producción de oosporas

El análisis de varianza indicó que no había diferencias en el número de oosporas producidas en los cruzamientos entre los aislamientos homotáticos y el aislado de referencia J104 (A1) y entre los aislamientos homotáticos y el aislamiento BV2 (A1). Sin embargo, sí se encontró diferencia significativa al compa-

rarse con los cruzamientos entre los aislamientos homotálicos y el aislado de referencia J204 (A2) y con el aislamiento BV2 (A2) (Tabla 3).

Los aislamientos homotálicos produjeron oosporas por sí solos, no encontrándose diferencia significativa con el número de oosporas producidas en los cruzamientos estrictamente heterotálicos. Al enfrentar los aislamientos heterotálicos del tipo A1 con el aislado de referencia J204 (A2) se obtuvo un promedio de oosporas por cruzamiento similar al número de oosporas obtenidas en los ensayos de cruzamiento con el aislamiento LPT5 (A2) (Tabla 3), no encontrándose diferencia significativa al compararse con los enfrentamientos entre los aislamientos heterotálicos del tipo A2 con el aislado de referencia J104 (A1) y con el aislamiento BV2 (A1) (Tabla 3).

Discusión

La mayor parte de la progenie monozoospórica de los aislamientos homotálicos de *P. infestans* fue homotálica. Cada aislamiento monozoospórico homotálico mostró la capacidad de actuar como A1 y A2 durante el apareamiento heterotálico y fue capaz de producir estructuras sexuales (oogonios y anteridios anfiginos) y oosporas por sí solo, un fenómeno no observado en los aislamientos estrictamente heterotálicos. La capacidad que presentan los aislamientos homotálicos de *P. infestans* para producir progenie homotálica a través de zoosporas le permite al patógeno aumentar rápidamente el tamaño de la población homotálica en el cultivo, y poder propagarse a parcelas vecinas, y así aumentar la fuente de inóculo de la enfermedad del tizón tardío.

En el presente estudio se encontró que el número de oosporas producidas en los cruzamientos entre los aislamientos homotálicos

y los heterotálicos del tipo A1 fue mayor que las producidas en los cruzamientos entre los aislamientos homotálicos y los heterotálicos del tipo A2, así como también por el número de oosporas producidas por autofertilización de los aislamientos homotálicos (Tabla 3). La cantidad de oosporas producidas por los aislamientos homotálicos lo determina el tipo de apareamiento con el que se cruzan, ya que el análisis de varianza indicó que no hay diferencias significativas en la cantidad de oosporas producidas en los cruzamientos entre los aislamientos homotálicos y los heterotálicos del mismo tipo de apareamiento (Tabla 3). El número de oosporas en los cruzamientos entre los aislamientos homotálicos y los heterotálicos del tipo A1 fue 1,8 veces mayor que el número de oosporas producidas en los cruzamientos estrictamente heterotálicos (A1 x A2) (Tabla 3), y lo esperado era que produjeran igual número de oosporas, como sí lo fue el número de oosporas producidas por autofertilización de los aislamientos homotálicos. Lo anterior indica que las poblaciones de *P. infestans* con aislados homotálicos probablemente producen mayor cantidad de oosporas que una población donde sólo se encuentran aislados heterotálicos. Debido a las oosporas, la rotación del cultivo de patata es ahora parte importante del control integrado del tizón tardío en Europa (Cooke, 2011)

La presencia de cepas homotálicas de *P. infestans* no se limita al Valle de Toluca. Recientemente, Alarcón-Rodríguez et al. (2013) determinaron el tipo de apareamiento de una población de 88 aislamientos de *P. infestans* obtenidos de cultivo de patata en Chapingo, Estado de México (México), donde predominó la población homotálica con una frecuencia de 0,761, y las frecuencias de los tipos A1 y A2 fueron 0,125 y 0,114, respectivamente. Han et al. (2013) estudiaron una población de 85 aislamientos de *P. infestans* obtenidos de cultivo de patata en la Provincia de Gansu (China), donde encontraron 15

Tabla 3. Cantidad de oosporas producidas en los cruzamientos entre los aislamientos estudiados y aislados heterotálicos, y por autofertilización
 Table 3. Number of oospores produced in crosses between studied isolates and heterothallic isolates, and self-fertilization

	Aislados heterotálicos				Autofertilización
	Tipo de apareamiento A1		Tipo de apareamiento A2		
	J104 ¹	BV2 ²	J204 ¹	LPT5 ²	
Aislamiento homotálico					
RT1	48	50	35	36	28
LPT3	49	48	36	37	28
RR1	49	47	37	34	28
LPT2	50	49	34	35	29
LP5	51	50	36	36	28
LP2	47	49	37	38	29
Media	49,00 ^a	48,83 ^a	35,83 ^b	36,00 ^b	28,33 ^c
Apareamiento A1					
LPT6	–	–	27	28	–
BV2	–	–	28	28	–
LP4	–	–	30	27	–
LP3	–	–	28	27	–
RR2	–	–	25	26	–
LPT4	–	–	26	27	–
LP1	–	–	27	26	–
BV1	–	–	28	27	–
BVT2	–	–	29	29	–
Media			27,55 ^c	27,22 ^c	
Apareamiento A2					
LPT1	28	28	–	–	–
LPT5	28	27	–	–	–
BVT3	27	27	–	–	–
BVT1	29	28	–	–	–
RT2	27	28	–	–	–
Media	27,80 ^c	27,60 ^c			

¹ Aislados de referencia proporcionados por la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

² Aislados obtenidos de follaje infectado de patata. Su tipo de compatibilidad fue determinado al enfrentarlos con los aislados de referencia J104 y J204.

Medias con diferente letra, diferencias $P < 0,05$ según Tukey.

aislamientos homotáticos y 70 del tipo A1. Fernández-Pavía et al. (2005) estudiaron una población de 27 aislamientos obtenidos de cultivo de patata en el Estado de Michoacán (México), donde encontraron 2 aislamientos homotáticos, y una proporción 1:1 en los tipos A1 y A2. Segura et al. (2007) estudiaron tres aislamientos de *P. infestans* obtenidos de cultivo de tomate en Almería y Granada (España), donde encontraron dos aislamientos homotáticos y uno del tipo A1A2.

El ciclo sexual mejora la aptitud del patógeno mediante la generación de genotipos recombinantes que pueden ser más patogénicos, virulentos y resistentes a los productos químicos (Gavino et al., 2000), por lo cual la existencia en campo de aislamientos homotáticos de *P. infestans* dificulta el control de la enfermedad del tizón tardío al aumentar la probabilidad de que ocurra la reproducción sexual en campo al ser capaces de actuar como A1 y A2 en los apareamientos heterotáticos. Por otra parte los aislamientos homotáticos son capaces de producir oosporas por sí solos, aumentando así la fuente de inóculo de la enfermedad de tizón tardío dentro de la misma parcela y en parcelas vecinas puesto que los aislamientos homotáticos de *P. infestans* tienen la capacidad de producir progenie homotática a través de zoosporas. Las poblaciones homotáticas son altamente virulentas y genéticamente variables, lo cual les permite adaptarse a diferentes condiciones ambientales (Alarcón-Rodríguez et al., 2013). Por todo lo anterior, es probable que el tizón tardío de la patata continúe siendo un importante problema para la producción de este cultivo.

Agradecimientos

Los autores agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada a López Orona para la realización de sus estudios de Doctorado, a la Uni-

versidad Autónoma del Estado de México por el financiamiento al proyecto de investigación, a la Universidad Autónoma de Sinaloa por el apoyo otorgado a López Orona a través del Programa de Doctores Jóvenes.

Bibliografía

- Alarcón-Rodríguez NM, Lozoya-Saldaña H, Valadez-Moctezuma E, García-Mateos MR, Colinas-León MT (2013). Genetic diversity of potato late blight [*Phytophthora infestans* (Mont) de Bary] at Chapingo, México. *Agrociencia* 47: 593-607.
- Cooke LR, Schepers HTAM, Hermansen A, Bain RA, Bradshaw NJ, Ritchie F, Shaw DS, Evenhuis A, Kessel GJT, Wander JGN, Andersson B, Hansen JG, Hannukkala A, Nærstad R, Nielsen BJ (2011). Epidemiology and integrated control of potato late blight in Europe. *Potato Research* 54: 183-222.
- Erwin DC, Ribeiro OK (1996). *Phytophthora* diseases Worldwide. The American Phytopathological Society. St. Paul, EE. UU. 562 p.
- Fernández-Pavía SP, Rodríguez-Alvarado G, Garay-Serrano E, Belmar-Díaz CR, Sturbaum AK, Flier W, Lozoya-Saldaña H (2005). Caracterización de aislamientos de *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary provenientes de Michoacán, México. *Revista Mexicana de Fitopatología* 23: 191-197.
- Fry WE, Goodwin SB (1997). Resurgence of the Irish potato famine fungus. *Bioscience* 47: 363-371.
- Fry W (2008). *Phytophthora infestans*: the plant (and R gene) destroyer. *Molecular Plant Pathology* 9: 385-402.
- Gavino PD, Smart CD, Sandrock RW, Miller JS, Hamm PB, Lee TY, Davis RM, Fry WE (2000). Implications of sexual reproduction for *Phytophthora infestans* in the United States: generation of an aggressive lineage. *Plant Disease* 84: 731-735.
- Groves CT, Ristaino JB (2000). Commercial fungicide formulations induce in vitro oospore formation and phenotypic change in mating type in *Phytophthora infestans*. *Phytopathology* 90: 1201-1208.

- Grünwald NJ, Flier WG (2005). The biology of *Phytophthora infestans* at its center of origin. Annual Review of Phytopathology 43:171-190.
- Grunwald NJ, Flier WG, Sturbaum AK, Garay-Serrano E, van den Bosch TBM, Smart CD, Matuszak JM, Lozoya-Saldaña H, Turkensteen LJ, Fry WE (2001). Population structure of *Phytophthora infestans* in the Toluca valley region of central Mexico. Phytopathology 91: 882-890.
- Guo L, Zhu XQ, Hu CH, Ristaino JB (2010). Genetic structure of *Phytophthora infestans* populations in China indicates multiple migration events. Phytopathology 100: 997-1006.
- Han M, Liu G, Li JP, Govers F, Zhu XQ, Shen CY, Guo LY (2013). *Phytophthora infestans* field isolates from Gansu province, China are genetically highly diverse and show a high frequency of self fertility. Journal of Eukaryotic Microbiology 60: 79-88.
- Haverkort AJ, Boonekamp PM, Hutten R, Jacobsen E, Lotz LAP, Kessel GJT, Visser RGF, van der Vossen EAG (2008). Societal costs of late blight in potato and prospects of durable resistance through cisgenic modification. Potato Research 51:47-57.
- Hu CH, Perez FG, Donahoo R, McLeod A, Myers K, Ivors K, Secor G, Roberts PD, Deahl KL, Fry WE, Ristaino JB (2012). Recent genotypes of *Phytophthora infestans* in eastern United States reveal clonal populations and reappearance of mefenoxam sensitivity. Plant Disease 96: 1323-1330.
- Judelson HS (2009). Sexual reproduction in oomycetes: Biology, diversity and contributions to fitness. En: Oomycete genetics and genomics: diversity, interactions and research tools (Ed. Lamour K, Kamoun S), pp. 121-138. Wiley-Blackwell.
- Kalischuk ML, Al-Mughrabi KI, Peters RD, Howard RJ, Platt HW, Kawchuk LM (2012). Genetic composition of *Phytophthora infestans* in Canada reveals migration and increased diversity. Plant Disease 96: 1729-1735.
- SAS (Statistical Analysis System Institute). 2002. SAS/STAT User's Guide, Software version 9.0. SAS Institute Inc. Cary, N.C. 27513. USA.
- Segura JM, de Cara M, Santos M, Tello J (2007). *Phytophthora infestans* mating types on tomato (*Solanum lycopersicum*) in southern Spain. Plant Disease 91:109.
- (Aceptado para publicación el 5 de noviembre de 2014)