

IDENTIFICACION DE COMPATIBILIDAD SEXUAL Y
GENES DE VIRULENCIA DE *Phytophthora infestans*
(Mont)By Y EVALUACION DE RESISTENCIA EN 18
MATERIALES A LOS TIZONES TARDIO Y
TEMPRANO DE PAPA EN LA REGION DE
COAHUILA Y NUEVO LEON

JUAN ARNULFO MUÑOZ VASQUEZ

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
EN PARASITOLOGIA AGRICOLA



BIBLIOTECA
EGIDIO G. REBONATO
BANCO DE TESIS
U.A.A.A.N.



Universidad Autónoma Agraria
Antonio Narro

PROGRAMA DE GRADUADOS

Buenavista, Saltillo, Coah.

JUNIO DE 1998

059902

UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA
ANTONIO NARRO

SUBDIRECCION DE POSTGRADO

IDENTIFICACION DE COMPATIBILIDAD SEXUAL Y GENES DE VIRULENCIA DE
Phytophthora infestans (Mont) By Y EVALUACION DE RESISTENCIA EN 18
MATERIALES A LOS TIZONES TARDIO Y TEMPRANO DE PAPA EN LA REGION
DE COAHUILA Y NUEVO LEON

TESIS

POR

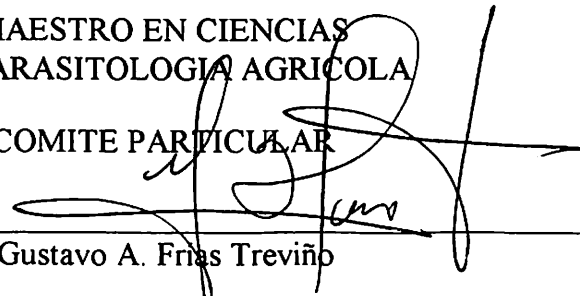
JUAN ARNULFO MUÑOZ VASQUEZ

Elaborada bajo la supervisión del Comité Particular de Asesoría y aprobada como requisito
parcial, para optar al grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
EN PARASITOLOGIA AGRICOLA

COMITE PARTICULAR

Asesor principal:


Dr. Gustavo A. Frias Treviño

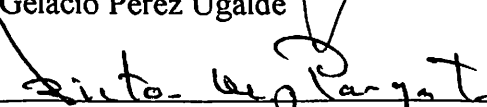
Asesor:


Ing. M.C. Alberto Flores Olivas

Asesor:

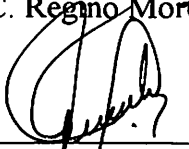

Dr. Gelacio Pérez Ugalde

Asesor:


Ing. M.C. Víctor Manuel Parga Torres

Asesor:


Ing. M.C. Regino Morones Reza


Dr. Jesús M. Fuentes Rodríguez
Subdirector de Postgrado

Buenavista, Saltillo, Coahuila, Junio 1998

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por haber brindado apoyo financiero para la culminación de mis estudios de Postgrado.

Al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, por haber colaborado gentilmente con su personal e instalaciones para la realización del trabajo de tesis.

A la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, por permitirme formarme como profesionista en sus aulas, campos y laboratorios.

Al M.C. Alberto Flores Olivas, por su asesoría en esta investigación, así como por sus valiosos comentarios siempre críticos que ayudaron a mejorar este trabajo.

Al M.C. Víctor Manuel Parga por toda la valiosa ayuda y colaboración que brindó en los trabajos de campo, así como por punto de vista siempre práctico que sirvieron para la realización de esta investigación.

A todos los Maestros del Departamento de Parasitología quienes siempre compartieron desinteresadamente sus conocimientos y amistad.

A todos mis compañeros de Maestría, con quienes se compartieron grandes momentos y de quienes queda una gran amistad.

A la familia Reyna Longoria que siempre tuvo una palabra de aliento o una acción de ayuda.

Agradezco muy especialmente al Dr. Gustavo Frías Treviño por su invaluable ayuda, orientación y dirección entregada para que este trabajo de tesis se realizara y concluyera, pero principalmente le agradezco por su amistad, por su gran calidad humana y profesional y por ser el mejor ejemplo que conozco como persona y técnico.

En general, a todas aquellas personas que de una u otra manera contribuyeron a la culminación de este trabajo.

DEDICATORIA

A mis padres, Arnulfo y Dolores, por darme mi vida y su vida, y con ello la enorme oportunidad de amar y luchar, porque la vida es lucha, pero una lucha donde siempre debe prevalecer el amor, como ellos me lo demostraron con su ejemplo.

A mis hermanos, Arturo Alejandro, Rosa María y Dolores Susana, compañeros y confidentes inseparables con quienes he vivido tantos momentos gozosos y tristes.

Especialmente a los cuatro amores con los que he sido premiado y que son quienes dan sentido a esta vida: mi bella y amada esposa María de la Luz, que ha compartido conmigo tantos momentos difíciles y con quién tengo una deuda enorme de felicidad y mis hijos Samantha, Edgar e Ivan, que son la alegría de nuestro hogar.

COMPENDIO

Identificación de Compatibilidad Sexual y Genes de Virulencia de *Phytophthora infestans* y Evaluación de Resistencia en 18 Materiales a los Tizones Tardío y Temprano de la Papa en la Región Productora de Coahuila y Nuevo León.

POR:

JUAN ARNULFO MUÑIZ VASQUEZ

MAESTRIA EN

PARASITOLOGIA AGRICOLA

UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA "ANTONIO NARRO"
BUENAVISTA, SALTILLO, COAHUILA, JUNIO 1998

Dr. Gustavo Alberto Frías Treviño. -Asesor-

Palabras clave: Papa, *Phytophthora infestans*, *Alternaria solani*, Resistencia genética, Estado sexual, Grupos de compatibilidad, Plantas diferenciales.

Los objetivos de esta investigación fueron: analizar el comportamiento sexual de cepas *Phytophthora infestans* aisladas en la región productora de Coahuila y Nuevo León, identificar, con variedades diferenciales sembradas en campo, los genes de virulencia presentes en dicha región y evaluar los niveles de resistencia de 18 genotipos de papa a Tizón Tardío y Temprano bajo condiciones de infección natural.

Se aislaron 26 cepas de *Phytophthora infestans* de la región papera de Coahuila y Nuevo León. Al aparear todas las cepas entre sí, se observaron tres tipos de respuesta. Este comportamiento corresponde a los tipos de compatibilidad A1 y A2, así como a cepas con comportamiento A1+A2, que producen oosporas cuando se aparean con cualquier aislamiento.

Se identificaron seis genes de virulencia presentes en la población de esta región, estos fueron, r1, r2, r3, r4, r6 y r7. Para realizar esta determinación se usaron plantas diferenciales sembradas en campo. Las plantas diferenciales con un solo gen de resistencia fueron infectadas primero que las que poseen dos o tres genes.

Se detectaron diferencias significativas entre materiales, con respecto al porcentaje de tejido afectado por tizón tardío o temprano. Los materiales que presentaron mayor resistencia a ambas enfermedades fueron las variedades Atzimba y Tollocan, así como los clones 575049, 750489 y 750815, en cuanto a resistencia al tizón tardío se distinguieron también las variedades Greta, y Mexiquense y los clones I-1039 e I-1150, la variedad López mostró una resistencia intermedia al tizón temprano. El testigo, la variedad Alpha, y la variedad Atlantic fueron los más susceptibles a ambas enfermedades.

Las variedades más usadas en la región, Alpha y Atlantic, son muy susceptibles a ambas enfermedades; en la evaluación se identificaron materiales destacados como los clones 750489 y 750815, que además presentan características agronómicas aceptables para el mercado.

ABSTRACT

Identification of Mating Type and Virulence Genes of *Phytophthora infestans* and Assessment of Resistance of 18 Genotypes to Late and Early Blight of Potato in Coahuila and Nuevo León production growing region.

BY

JUAN ARNULFO MUÑIZ VASQUEZ

MASTER DEGREE

AGRICULTURAL PARASITOLOGY

UNIVERSIDAD AUTONOMA AGRARIA "ANTONIO NARRO"
BUENAVISTA, SALTILLO, COAHUILA, JUNE 1998

Ph. D. Gustavo Alberto Frias Treviño -Advisor-

Keys Words: Potato, *Phytophthora infestans*, *Alternaria solani*, Genetic Resistance, Sexual Stage, Mating Type, Differential Plants.

The objectives of this research were: to analyze the sexual behavior of *Phytophthora infestans* isolates from the potato growing region of Coahuila and Nuevo

León; to identify in this region *Phytophthora infestans* virulence genes with a set of differentials planted in the field and evaluate the levels of resistance of 18 genotypes of potato to Late and Early Blight under natural field infection.

A total of 26 isolates of *Phytophthora infestans* were obtained from potato plants and tubers. Three types of behavior were observed when the isolates were paired against each other, these corresponded to A_1 and A_2 , mating type, the third type of response may be referred to as A_1A_2 , which produced oospores when paired with any isolate, but itself.

Six virulence genes were identified in the population of this area, these were, r_1 , r_2 , r_3 , r_4 , r_6 y r_7 . These virulence genes were identified based in the infection of differential plants in field. Differentials with one resistance gene were infected earlier than those with two or three gene.

Varieties and clones with the highest resistance to both, late and early blight disease were Atzimba, Tollocan, 575049, 750489 and 750815. Varieties Greta and Mexiquense and clones I-1039 and I-1150, showed high levels of resistance to late blight. López was moderately resistant to early blight.

The more common varieties used in the region, Alpha and Atlantic were very susceptible to both diseases; in this study, genotypes such as 750489 and 750815, were identified as materials with high levels of resistance, additionally they have acceptable quality characteristics for the market .

INDICE DE CONTENIDO

	Página:
INDICE DE CUADROS.....	xii
INTRODUCCION.....	1
OBJETIVOS.....	3
REVISION DE LITERATURA.....	4
RESISTENCIA A <i>Phytophthora infestans</i>	4
IMPORTANCIA.....	4
TIPOS DE RESISTENCIA USADOS EN PAPA.....	4
DESARROLLO DE VARIEDADES RESISTENTES.....	6
REPORTES DE EVALUACION DE RESISTENCIA.....	8
TENDENCIAS EN LOS PROGRAMAS DE MEJORAMIENTO.....	9
VARIACION PATOGENICA EN <i>Phytophthora infestans</i>	10
IMPORTANCIA.....	10
TIPOS Y FUENTES.....	11
DESCUBRIMIENTO.....	13
REPORTES DE RAZAS FISIOLOGICAS EN EL MUNDO.....	13
REPORTES DE RAZAS FISIOLOGICAS EN MEXICO.....	15
ESTADO SEXUAL DE <i>Phytophthora infestans</i>	16
IMPORTANCIA.....	16
DESCUBRIMIENTO DE OOSPORAS.....	16

DESCUBRIMIENTO DE GRUPOS DE COMPATIBILIDAD.....	17
REPORTES DEL ESTADO SEXUAL EN MEXICO.....	19
OCURRENCIA DEL ESTADO SEXUAL DE <i>Phytophthora infestans</i> FUERA DE MEXICO.....	20
RESISTENCIA A <i>Alternaria solani</i>	23
IMPORTANCIA.....	23
TIPOS DE RESISTENCIA.....	23
EVALUACION.....	24
MEJORAMIENTO.....	24
VARIACION PATOGENICA EN <i>Alternaria solani</i>	25
MATERIALES Y METODOS.....	26
ANALISIS DE COMPATIBILIDAD SEXUAL.....	26
COLECTA DE MATERIAL VEGETAL ENFERMO.....	26
AISLAMIENTO DEL HONGO.....	26
APAREAMIENTO DE CEPAS.....	28
CONSERVACION DE CEPAS.....	28
IDENTIFICACION DE GENES DE VIRULENCIA.....	29
DIFERENCIALES USADAS.....	29
EVALUACION DE TIZON TARDIO EN DIFERENCIALES.....	29
EVALUACION DE RESISTENCIA A TIZON TARDIO Y TEMPRANO	30
GENOTIPOS EVALUADOS.....	30
ESTABLECIMIENTO DEL CULTIVO.....	30
DISEÑO EXPERIMENTAL.....	31
TOMA DE DATOS EN CAMPO.....	31
ANALISIS DE DATOS.....	31
RESULTADOS.....	32
ANALISIS DE COMPATIBILIDAD SEXUAL.....	32

DISTRIBUCION Y FRECUENCIA DE LOS GRUPOS DE APAREAMIENTO.....	35
IDENTIFICACION DE LOS GENES DE VIRULENCIA.....	35
GENES IDENTIFICADOS.....	35
SECUENCIA CRONOLOGICA DE INFECCION EN DIFERENCIALES.....	36
EVALUACION DE RESISTENCIA.....	36
RESISTENCIA A TIZON TARDIO.....	36
RESISTENCIA TIZON TEMPRANO.....	38
DISCUSION.....	41
ANALISIS DE COMPATIBILIDAD SEXUAL.....	41
IDENTIFICACION DE GENES DE VIRULENCIA.....	42
EVALUACION DE RESISTENCIA A TIZON TARDIO.....	43
EVALUACION DE RESISTENCIA TIZON TEMPRANO.....	45
CONCLUSIONES.....	46
RESUMEN.....	47
LITERATURA CITADA.....	49

INDICE DE CUADROS

Cuadro No.		Página:
2.1	Reportes de la aparición del grupo de compatibilidad A2 en diferentes países.....	22
3.1	Diferenciales utilizadas para detectar genes de virulencia en la población de <i>Phytophthora infestans</i>	29
3.2	Materiales usados en la evaluación de resistencia.....	30
4.1	Cepas de <i>Phytophthora infestans</i> aisladas de diferentes localidades y hospederos.....	33
4.2	Producción de oosporas como resultado del apareamiento entre 26 cepas de <i>Phytophthora infestans</i> aisladas de Coahuila y Nuevo León	34
4.3	Distribución y frecuencia de los grupos de apareamiento de <i>P. infestans</i> en las diferentes localidades de muestreo.....	35

Cuadro No.		Página:
4.4	Diferenciales dañadas por <i>P. infestans</i> y fecha de inicio del tizón tardío en las localidades de Buenavista (B) y Emiliano Zapata (EZ).....	37
4.5	Severidad del tizón tardío en 18 genotipos de papa evaluados en Buenavista y Emiliano Zapata.....	39
4.6	Daño foliar causado por <i>Alternaria solani</i> en los materiales evaluados en la localidad de Navidad, N. L.....	40

INTRODUCCION

El Tizón Tardío de la papa es causado por *Phytophthora infestans*. Este patógeno es importante, no solo por ser el agente causal de la enfermedad más destructiva de este cultivo, sino también porque durante su estudio y la búsqueda de su control se han desarrollado muchas áreas de la fitopatología.

La historia del uso de variedades resistentes a la enfermedad inicio con la selección de las plantas que sobrevivieron a la gran epifitía del siglo XIX. A finales de ese siglo iniciaron los trabajos de la búsqueda de fuentes de resistencia a esta enfermedad, sobre todo en especies silvestres de México y algunos países de Sudamérica; con esto inició, lo que propiamente es el mejoramiento de la resistencia a tizón tardío de papa.

En este siglo, el descubrimiento de los genes R, que conferían una alta resistencia a la enfermedad, alentó la esperanza de lograr la inmunidad. A este tipo de resistencia se le llamó Resistencia Vertical. Desafortunadamente el éxito de esta resistencia solo fue temporal, ya que tan pronto como los genes R se incorporaban a variedades comerciales, y éstas llegaban a ser populares, se generaban y/o incrementaban las poblaciones de razas fisiológicas del hongo que podían vencer la resistencia dada por los genes R.

Debido a la poca duración de la resistencia vertical, pronto se intentó conseguir una resistencia que pudiera ofrecer altos niveles de protección contra todas las razas y que fuera más duradera, así se regresó a trabajar con la llamada resistencia horizontal, la

cual tiene varios inconvenientes y entre ellos están el hecho de que su manifestación es muy afectada por las condiciones ambientales y también, aunque en menor grado que la resistencia vertical, por la variación del patógeno.

Respecto al efecto de las condiciones ambientales es conocido que algunas variedades, como Alpha por ejemplo, que posee únicamente resistencia horizontal, es reportada en algunas regiones como resistente, pero en otras es completamente susceptible; por esto, es necesario realizar evaluaciones de resistencia regionales. Por la diversidad de razas de *Phytophthora infestans*, el Valle de Toluca, es una buena opción para evaluar resistencia al tizón tardío, sin embargo estas evaluaciones no permiten estimar la estabilidad de la resistencia o de su adaptabilidad a la mayoría de los ambientes.

Phytophthora infestans es un organismo que presenta gran variación patogénica lo que ocasiona el surgimiento de razas fisiológicas, las cuales dificultan los programas de mejoramiento para resistencia. Por lo tanto, es indispensable conocer la variación que presenta el patógeno, esto es, las razas que prevalecen en una región dada.

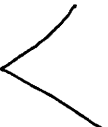
La reproducción sexual es uno de los mecanismos de variación patogénica y tal vez es el más importante. Al respecto se debe mencionar que *Phytophthora infestans* es un hongo heterotálico, es decir, para que se reproduzca sexualmente requiere de la presencia de sus dos grupos de compatibilidad, A1 y A2.


El grupo de compatibilidad A1 es de distribución mundial y hasta inicios de los 80's el grupo de compatibilidad A2 había sido reportado sólo en el centro de México. Actualmente el grupo A2 esta reportado en Norteamérica, Europa y Asia.

En vista de lo anterior es importante determinar la presencia de los grupos de compatibilidad y los genes de virulencia del *Phytophthora infestans* presentes en una región dada, esto con el propósito de tener una idea del comportamiento de la resistencia de los materiales sembrados en la región y determinar si ésta es adecuada para implementar programas de mejoramiento de resistencia al Tizón tardío.


Aunado a lo anterior, la creciente importancia que toma la enfermedad conocida como Tizón Temprano, causada por *Alternaria solani*, debido a la expansión del cultivo de papa a áreas con condiciones de alta temperatura y humedad, generan la necesidad de conocer la resistencia genética que presentan las variedades a esta enfermedad, como una alternativa de control, que permitirá disminuir el alto uso de agroquímicos en este cultivo.

Por lo anterior, en este trabajo se plantearon los siguientes objetivos:

- 

A. Analizar la compatibilidad sexual entre cepas de *Phytophthora infestans* en la población de este patógeno en Coahuila y Nuevo León.
- 

B. Identificar los genes de virulencia de *Phytophthora infestans* presentes en la población de este patógeno en Coahuila y Nuevo León.

en que difieren una población de la otra
- 

C. Evaluar la resistencia de 18 genotipos de papa a Tizón Tardío y Temprano bajo condiciones de infección natural en campo.

REVISION DE LITERATURA

Resistencia a *Phytophthora infestans*

Importancia

La papa tiene más características de importancia económica que necesitan ser consideradas por el mejorador que cualquier otro cultivo (Thomson, 1987).

En cuanto a resistencia a enfermedades, a nivel mundial se han dado las más altas prioridades al Tizón Tardío (*Phytophthora infestans*), las enfermedades virosas (particularmente las causadas por el virus del Enrollamiento y el virus Y) y los nemátodos formadores de quistes (*Globodera rostochiensis* y *G. pallida*) (Jellis, 1992).

Tipos de resistencia usados en papa

Van der Plank (1957) menciona que hay tres clases de resistencia a tizón tardío. La primera es la racial, conferida por los genes mayores. La segunda es la asociada con la madurez tardía, aunque no necesariamente siempre correlacionada. Esta resistencia parece ser razonablemente estable y sin serias complicaciones raciales. Por último, la tercera clase de resistencia, en ausencia de resistencia racial, puede ser inferida de las diferencias en susceptibilidad entre variedades de semejante escala de madurez. Este autor menciona también, que pudiera ser que la segunda y tercera clases de resistencia no

fueran totalmente independientes una de la otra.

Hodgson (1961) señala que la resistencia en papa al tizón tardío generalmente es de dos tipos: una controlada por genes dominantes los cuales son llamados genes mayores o genes R y la otra gobernada por un sistema poligénico, la cual es llamada de genes menores. Van der Plank (1966) le llama al primer tipo resistencia vertical y al segundo resistencia horizontal.

Henfling (1987) dice que generalmente se distinguen dos tipos de resistencia a tizón tardío, la resistencia específica a razas y la resistencia general.

Son muchos los nombres que se dan a los tipos de resistencia y estos en muchos casos se usan como sinónimos; así a la resistencia horizontal también se le conoce como resistencia general, resistencia de campo, resistencia parcial, resistencia poligénica, resistencia de genes menores, resistencia no-específica y resistencia multigénica entre otros (Browing, *et al*, 1979, Niederhauser, *et al*, 1954, Thurston, 1971 y Van der Plank, 1966 y 1982). A la resistencia vertical se le llama también resistencia específica, resistencia de genes mayores, resistencia hipersensitiva, resistencia monogénica, resistencia racial y resistencia de genes R, entre otros (Fry, 1982, Niederhauser, *et al*, 1954 y Singh, 1986).

Con el fin de uniformizar los nombres dados a los tipos de resistencia usaremos los descritos y aceptados por Van der Plank (1963), (1968) y (1982) esto es resistencia vertical y resistencia horizontal. Bajo sus definiciones, la resistencia vertical implica una interacción diferencial entre variedades del hospedero y razas del patógeno por lo que una variedad con resistencia vertical es más resistente a algunas razas del patógeno que a otras. En la resistencia horizontal no hay interacción diferencial y la resistencia de una

variedad es igual contra todas las razas del patógeno.

La resistencia vertical retrasa el inicio de una epidemia. Su acción es reducir la cantidad efectiva del inóculo inicial con el cual inicia la epidemia (Van der Plank, 1968 y 1982). Esta resistencia es controlada por genes dominantes llamados R, a la fecha se conocen 12 de ellos, estos genes causan una reacción hipersensitiva en los tejidos de la planta (Henfling, 1987), aún cuando la reacción hipersensitiva no es una característica general de esta resistencia (Van der Plank, 1978).

La resistencia horizontal reduce la velocidad de incremento de la epidemia después de que ella ha iniciado (Van der Plank, 1968 y 1982). Esta resistencia es cuantitativa y es controlada por muchos genes, cada uno de los cuales contribuye en mayor o menor grado (Henfling, 1987). Este tipo de resistencia tiene varios componentes, entre ellos tenemos: la resistencia a la infección, crecimiento más lento de la lesión después de la infección y esporulación reducida entre otros (Niederhauser, 1986). Además la resistencia horizontal es grandemente afectada por diferencias en las condiciones ambientales (Hodgson, 1962).

Desarrollo de variedades resistentes

El mejoramiento para resistencia al tizón tardío causado por el hongo *Phytophthora infestans* fue iniciado poco después de la seria epifitía causada por este patógeno en papas en Europa y Norteamérica durante 1845 y 1846 (Umaerus, *et al*, 1983).

Robertson (1991) menciona que hay evidencia histórica que indica que después de la gran epifitía de tizón tardío en 1845, algunas variedades seleccionadas por los

productores, fueron más resistentes al ataque del patógeno que otras.

Wastie (1991) señala que en los años iniciales de mejoramiento de papa, alguna resistencia de campo estuvo disponible, la cual fue desarrollada de las plantas sobrevivientes de la epifitía de mediados del siglo XIX.

De acuerdo a Reddick, (1928) y Peterson y Mills (1953), en E.U., Goudrich, durante la segunda mitad del siglo XIX, importó diversas variedades de papa de Sudamérica y aunque falló en encontrar resistencia a tizón, mostró la existencia de la variación de otras características de papa y que las variedades mejoradas pueden ser producidas por métodos de mejoramiento de plantas.

Aunque la búsqueda para obtener variedades resistentes a tizón tardío había estado progresando desde la gran epifitía, no fue sino hasta 1909, cuando el Dr. Salaman demostró la naturaleza heredable de la resistencia en una especie silvestre *S. edinense* y con esto la posibilidad de vencer a la enfermedad se sustentó en una base científica (Black, 1954).

En la década de 1920 se vio surgir el uso de genes de resistencia de *S. demissum*, como fuente para producir variedades resistentes al Tizón tardío. En 1925, iniciaron en Alemania ensayos de campo con las llamadas variedades "W", que fueron derivadas de *S. tuberosum* y *S. demissum*, y tenían un gene dominante para resistencia, el gene R1. Las variedades "W" se mostraron como inmunes al tizón tardío y para 1927 estas variedades se distribuyeron a mejoradores del extranjero. Fue hasta inicios de los 30's cuando en Alemania se liberaron diversos cultivares con el gene R1, entonces surgieron las razas de *Phytophthora infestans* que vencieron la resistencia dada por este gene. En Norteamérica, las variedades con el gene R1 fueron liberadas a inicios de los 50's y estas

permanecieron inmunes hasta que la raza 1 se hizo más común y venció la resistencia de estas variedades, lo cual comprendió un período de seis años. Los genes R2 y R3 se usaron poco después que el gene R1 y la historia se volvió a repetir, las nuevas variedades con estos genes se comportaron primero como inmunes, pero pronto aparecieron las razas que vencieron la resistencia de estos genes (Van der Plank, 1968).

El intento de lograr inmunidad al tizón tardío mediante el uso de la resistencia vertical ha sido ilusorio. Plantas con cada uno de los genes R han sucumbido a nuevas razas del altamente variable y prolífico patógeno. La búsqueda para una forma estable de resistencia a esta enfermedad se ha dirigido otra vez a la resistencia horizontal, el primer tipo reconocido, pero no apreciado en el siglo XIX (Main y Gallegly, 1964).

Reportes de evaluación de resistencia.

Niederhauser, *et al*, (1954) relatan lo sucedido con las primeras evaluaciones de materiales de papa hechas en México; al respecto mencionan que en 1948 se probó la resistencia de diversas variedades desarrolladas en E.U. Estas variedades fueron plantadas en el Valle de México donde rápidamente fueron severamente atacadas y después murieron. En 1949 y 1951 otras variedades fueron probadas sucediendo lo mismo del caso anterior. En 1952 se probaron 143 clones que tenían los genes R1 y R2 y se habían manifestado resistentes en ensayos hechos en E.U. Cuando fueron plantados en el Valle de Toluca las plantas desarrollaron tizón y la mayoría murieron. En este ensayo se notó variación en susceptibilidad y los clones más resistentes se guardaron para ensayos posteriores. En 1953 cerca de 4,000 líneas fueron probadas en Toluca, estas líneas se habían comportado como resistentes en E. U. Solo seis semanas después de plantadas, el 94 por ciento de estas líneas estaban seriamente atizonadas o muertas, de estos materiales se seleccionaron aquellos que mostraron resistencia para estudios posteriores.

Tendencias en los programas de mejoramiento

De inicios de la década de los 20's a inicios de los 70's, el énfasis principal de la mayoría de los programas de mejoramiento fue obtener inmunidad por medio del uso de los genes R. Pero, como menciona Jellis (1992), la falla de la resistencia vertical para controlar la enfermedad permitió un renovado interés en la resistencia horizontal. Al respecto Niederhauser, *et al* (1954), mencionan que la experiencia de campo en México ha mostrado repetidamente que la resistencia vertical sola no es de mucho valor.

Los trabajos de mejoramiento y evaluación de resistencia realizados en México basados en la resistencia horizontal han producido variedades que se han vuelto comerciales, como la Anita, Bertita, Conchita (Niederhauser y Cervantes, 1959), y la Eréndira (Niederhauser, *et al*, 1959); estas variedades y otras han mantenido altos niveles de resistencia por más de 10 años (Cervantes, 1965).

Aunque muchos cultivares con resistencia vertical se han producido, desde inicios de la década de los 70's, este tipo de resistencia está siendo abandonada y se tiene como objetivo lograr resistencia general en la creencia de que es más duradera (Wastie, 1991).

El Centro Internacional de la Papa (CIP), dentro de sus estrategias de mejoramiento durante el primer período (1973-1980), tenía como objetivos principales desarrollar una población mejorada con resistencia horizontal incrementada y seleccionar clones resistentes de buenas características agronómicas de los materiales avanzados de diferentes programas de mejoramiento. En esta etapa se tuvieron dos inconvenientes, primero que se obtuvieron materiales con los dos tipos de resistencia mezclados, en los cuales la resistencia vertical no permitía evaluar la resistencia horizontal y el hecho de que aparentemente Toluca, a pesar de ser la mejor opción como lugar de evaluación, no

asegura completamente la estabilidad de la resistencia o su adaptabilidad a la mayoría de los ambientes (Landeo, 1989).

Durante el segundo período (1980-1986), el CIP creó un nuevo esquema de pruebas; en éste, algunos puntos importantes fueron, incluir un tamizado masal de plántulas en invernaderos, pruebas de campo y selección en dos diferentes ambientes. Este esquema también presentó sus debilidades, entre ellas el hecho de que el tamizado de plántulas tiende a acumular genes R, a expensas de la eliminación de los genes de resistencia horizontal, y el efecto de ciertos genes R interfieren con la evaluación de la resistencia horizontal. Estos genes (R11, R10 y en menor grado el R2 y R4) en la presencia de razas incompatibles, muestran incompatibilidad parcial simulando la expresión de la resistencia horizontal. Como solución a lo referente a el tamizado de plántulas se recomendó usar una raza compleja compatible, así como eliminar los materiales altamente susceptibles y los que se mostraran como inmunes. Para solucionar el efecto enmascarador de algunos genes R se recomendó desarrollar una población mejorada libre de genes R, la cual se obtiene usando en el tamizado la raza 0 de *Phytophthora infestans*, que únicamente ataca a variedades sin genes R (Landeo, 1989).

Variación Patogénica en *Phytophthora infestans*

Importancia.

Variación es la propiedad o capacidad que tienen los organismos para cambiar sus características de generación en generación (Agrios, 1985). McDonald (1989) dice que la cantidad de variación en las poblaciones afecta su habilidad para adaptarse a condiciones ambientales fluctuantes; en general, poblaciones altamente variables son más hábiles para adaptarse a condiciones cambiantes que aquellas con poca variación. Si la

variación en el patógeno le permite infectar una variedad considerada resistente a la cepa progenitora, el patógeno variante abatirá la resistencia de la variedad (Agrios, 1985).

Umaerus, *et al* (1983) mencionan que, de la capacidad de variación de la población, depende muy a menudo, el éxito o falla de los esfuerzos de mejorar para resistencia a patógenos.

Por su parte, Singh (1986) dice que una precondition para el desarrollo de variedades resistentes a enfermedades, es que el fitomejorador sea capaz de entender los mecanismos de variabilidad con los que se confrontará.

Tipos y fuentes

Brasier (1992) menciona que muestras de especies de *Phytophthora* manifiestan a menudo una amplia variación en muchos caracteres, dice también que el sistema genético en este género presenta una amplia gama de mecanismos para la expresión de variación.

Agrios (1985) señala que en la mayoría de los fitopatógenos la variación en la progeñie es debida a la segregación y recombinación de genes ocasionada por la reproducción sexual.

Robertson (1991) puntualiza que se han realizado múltiples esfuerzos para entender las bases de la variabilidad en *Phytophthora infestans* y el respaldo genético de tal variación. Señala también que, por si sola, la reproducción sexual normal no explica la gran variación de este hongo.

Se menciona que la abundante variación en fenotipos encontrados dentro de las colecciones de *Phytophthora infestans* del tipo de compatibilidad A1, fuera de México, sugiere que una forma desconocida de recombinación sin sexo es responsable (Shaw, 1991).

Son varios los mecanismos diferentes a la reproducción sexual, que se mencionan como responsables de la variación en *Phytophthora infestans*; así, se menciona a la mutación (Gallegly y Eichenmuller, 1959, Mills y Peterson, 1952, Howatt y Grainger, 1955, y Van der Plank, 1963), recombinación somática (Leach y Richl, 1969 y Malcolmson, 1970).

Dentro de las manifestaciones de variación en *Phytophthora infestans*, se reportan las siguientes: en requerimientos nutricionales (Cantino y Turian, 1959 y Holh, 1991), morfología colonial (Caten, and Jenkins, 1968 y Shattock, *et al*, 1990), en comportamiento sexual (Galindo y Gallegly, 1960), germinación de esporangios (Anderson y Barnett, 1957), morfología del anteridio (Shaw, 1991), en isoenzimas (Mosa, *et al*, 1993 y Tooley, *et al*, 1985), resistencia a metalaxyl (Staub, *et al*, 1979) en contenido de DNA del núcleo (Spielman, *et al*, 1990) y en patogenicidad (Caten, 1960, Giddings y Berg 1919, Galindo, 1958 y Sujkowski, 1991), entre otros.

Para el presente estudio es de nuestro interés la variación en patogenicidad y por lo tanto no hay que olvidar lo que menciona McDonald (1989), la variación en patogenicidad o virulencia no están necesariamente correlacionadas con la cantidad de variación genética en el genoma del patógeno como un todo.

Descubrimiento

Tan pronto como el mejoramiento para resistencia al Tizón Tardío de la papa inició, la especialización fisiológica de *Phytophthora infestans* se convirtió en un problema (Pristou y Gallegly, 1956).

Giddings y Berg (1919) fueron los primeros que notaron la variación patogénica en *Phytophthora infestans*. En su trabajo se inocularon plantas de papa y jitomate con cepas aisladas de estas especies, con lo anterior encontraron que la cepa proveniente de papa, a la que llamaron "raza de papa" fue incapaz de atacar plantas de jitomate, mientras que la cepa aislada de jitomate, "raza de tomate" atacó tanto a jitomate como a papa.

Aun después de haber notado esta especialización con respecto a papa y tomate, pasaron 13 años para que se encontrara especialización en papa exclusivamente. Así, Galindo y Romero (1958) mencionan que para 1932 Shick, encontró por primera vez la presencia de razas fisiológicas en este patógeno en el cultivo de papa.

Reportes de razas fisiológicas en el mundo

A inicios de la década de los 50s diferentes grupos de investigadores, en varias partes del mundo, descubrieron razas de *Phytophthora infestans*. Black, 1952, identificó en estudios realizados en Escocia , 10 razas fisiológicas a las que llamó B¹, B² , C, D, E, F, G, H, I y J, y postuló la existencia de seis más, esto basado en el descubrimiento de cuatro genes para resistencia todos dominantes e independientes a los que llamó R1, R2, R3 y R4. A la raza común que no podía vencer la resistencia dada por ningún gen le llamó raza A, que corresponde a la raza 0.

Mastenbroek (1953) identificó en Holanda ocho razas fisiológicas del hongo, a las que él llamó N1, N2,...N8. Este descubrimiento lo basó en el hallazgo de cuatro genes de resistencia a los que les dio el nombre de R7, R8, R9 y R2,5.

En Estados Unidos, Mills y Peterson (1952), identificaron seis razas fisiológicas de este patógeno a las que nombraron B, C, D, BC, BD y CD, de acuerdo a el gen o genes de resistencia que poseían los hospederos de los que se aislaron. A la raza común de campo, la que no podía infectar ninguna planta que tuviera los genes de resistencia, le llamó raza A.

Con el fin de uniformizar la información generada en diversas partes del mundo, Black, *et al* (1953) proponen un sistema internacional de nomenclatura para los genes de resistencia de la planta y las razas del hongo, en el que las razas son denominadas con números de acuerdo al genotipo más complejo de la planta a la que es capaz de atacar, así la raza que solo puede infectar a planta con genotipos r y R1, se le llamara raza 1, si ataca a plantas con el gen R2 se le llamará raza 2, a las razas que solo pueden infectar plantas que no tienen genes R de resistencia, se les llama raza cero. Henfling, (1987), señala que hay 4096 razas posibles en base a las combinaciones de 12 genes R conocidos (2^{12}).

Gallegly (1968), menciona que el descubrimiento de razas fue posible solo hasta que marcadores genéticos en la forma de genes de resistencia fueron identificados. En el mismo sentido, Erwin, *et al*, (1963), señala que la aparición universal de razas de *Phytophthora infestans*, o al menos su detección, no ocurrió hasta que los genes de resistencia de *Solanum demissum* fueron transferidos dentro de la papa comercial, *Solanum tuberosum*.

Reportes de razas fisiológicas en México

Mills y Niederhauser (1953) al sembrar 134 selecciones de papa conteniendo el genotipo R1R2, más un grupo de plantas diferenciales, determinaron la existencia en México de razas fisiológicas de *Phytophthora infestans* más complejas que las presentes en E.U.

Estudios posteriores realizados por Servin (1954) y Fuente, De la (1955) encontraron las 16 razas posibles del hongo para ese tiempo.

Durante 1955-1957, Graham, *et al*, (1959) colectaron en México aislamientos de *Phytophthora infestans* de diferentes hospederos, como variedades de papa cultivadas, híbridos entre variedades cultivadas y especies silvestres mexicanas, *Solanum demissum* en su hábitat natural y tomate; de 131 aislamientos encontraron 31 como raza cero, 18 tuvieron un solo gen de patogenicidad, 23 aislamientos tuvieron dos genes, 34 tuvieron tres genes y 25 aislamientos poseían los cuatro genes de patogenicidad conocidos a la fecha, esto demostraba la complejidad de las razas presentes en México.

En México los reportes de determinación de razas más recientes son los de Huerta, (1977), Huerta y Galindo (1989), Fernández (1985), Rivera (1988) y Pérez, *et al* (1991). Este último autor menciona que no encontró la raza cero, las razas complejas fueron prevalecientes y los aislamientos con ocho genes de virulencia fueron los más comunes.

Estado sexual de *Phytophthora infestans*

Importancia.

La reproducción sexual proporciona a este patógeno dos ventajas biológicas importantes: la formación de nuevas y más virulentas razas a través de la recombinación genética que permiten al hongo atacar un mayor número de variedades de papa y la producción de oosporas incrementan la probabilidad de sobrevivencia del hongo durante el invierno, en regiones donde las condiciones climáticas son adversas al desarrollo del patógeno, así mismo el suelo puede servir como fuente de inóculo inicial (Fry, *et al*, 1989).

Descubrimiento de Oosporas.

Los primeros reportes del hallazgo de oosporas presumiblemente de *Phytophthora infestans*, datan de finales del siglo pasado. Smith, en 1875 fue el primero en reportar estos cuerpos, sin embargo después de examinar sus dibujos se llega a la conclusión de que probablemente observó oosporas de hongos muy relacionados. En 1890 Smorawski describe oogonios con anteridios paraginos en tubérculos enfermos de papa. Jones (1990) y después Jones, *et al*, (1927), obtuvieron cuerpos semejantes a oogonios sin anteridios en cultivos puros. El primer reporte de oogonios con anteridios anfigenos y oosporas, en cultivo puro, fue hecho por Clinton en 1911 (Smoot, *et al*, 1958).

Después de los reportes de Clinton numerosos investigadores realizaron trabajos buscando obtener las oosporas de este hongo. Al respecto Galindo y Romero (1958) mencionan que la formación de oosporas reportadas por los diferentes investigadores

siempre se caracterizó por ocurrir en números muy reducidos y en forma ocasional e inconsistente. Esto trajo como consecuencia la sospecha de que *Phytophthora infestans* fuera más bien un hongo heterotálico, o sea que requiere de la participación de dos talos para que la reproducción sexual se efectúe.

Descubrimiento de Grupos de Compatibilidad.

En estudios iniciados en 1955 y culminados en 1957, para determinar si existía heterotalismo en este hongo, se realizaron cruzas entre 105 aislamientos provenientes de Estados Unidos, Canadá, Europa Oriental, Sudáfrica y las Indias Orientales. Estas cruzas produjeron pocas oosporas viables (Gough, *et al*, 1957 y Smoot, *et al*, 1957).

Posteriormente se incluyeron cuatro aislamientos mexicanos 26 M, 42 M, 43 M y el 66 M, los cuales se cruzaron con los 105 aislamientos anteriores. De los resultados de estas cruzas se encontró que existen dos grupos de apareamiento sexualmente compatibles. Al cruzarse cualquier aislamiento de un grupo con cualquiera del otro, se formaban oosporas con anteridios anfigenos en gran abundancia y cuando se realizaron cruzamientos entre los aislamientos de un mismo grupo no se formaron oosporas en abundancia. Tres de los cuatro aislamientos mexicanos el 26 M, 42 M y 43 M formaron un grupo de apareamiento, mientras que el aislamiento 66 M se comportó como cualquiera de los 105 y conformaron otro grupo. Con lo anterior fue evidente que los dos grupos de compatibilidad estaban presentes solo en México (Smoot, *et al*, 1958).

A raíz del descubrimiento de Smoot, en México se iniciaron trabajos para determinar las reacciones de apareamiento de un gran número de aislamientos, con el propósito de determinar si existían otros tipos de apareamiento, en adición a los dos ya descritos y también para esclarecer si el estado sexual de *Phytophthora infestans* ocurría

en la naturaleza en México. Así tras realizar cruces entre 95 aislamientos mexicanos, se encontró que los dos tipos de apareamiento se presentaban en México en una relación aproximada de 1:1. Otro hallazgo importante fue el realizado en el Valle de Toluca donde sobre hojas de papa de la variedad Katahdin, infectadas naturalmente, se encontraron oosporas, las cuales fueron semejantes en todos los aspectos a las formadas en cultivo puro (Gallegly y Galindo, 1957 y 1958).

El hecho de que para una abundante formación de oosporas se requiera de dos cepas, indicaba la existencia de heterotalismo en esta especie, más no se descartaba la posibilidad de que la formación de oosporas tuviera otras causas (Galindo y Romero, 1958).

En un estudio realizado para determinar si los grupos de apareamiento eran formados a causa de la existencia de cepas unisexuales o por incompatibilidad sexual entre ellas, y tras determinar el origen de los gametangios que participaron en la formación de 184 oosporas se encontró que cada cepa es bisexual. Los aislamientos usados en este estudio, de acuerdo a sus tendencias masculinas o femeninas, variaron desde cepas altamente masculinas, hasta cepas regularmente femeninas. Observaciones preliminares sugirieron que la reacción sexual de una cepa podía ser influenciada por su vigor de crecimiento. Así cuando a las hifas de una cepa A1 se les hizo pasar por una condición de inanición, éstas produjeron solamente anteridios para formar oosporas con otra cepa que no había pasado inanición (Galindo y Gallegly, 1958 y 1960).

Aunque estudios anteriores demostraron que *Phytophthora infestans* es principalmente heterotálico, de forma ocasional algunos investigadores lo han observado como homotálico, en este caso están Graham y Romero (1958) quienes de 88 aislamientos encontraron 53 del grupo A1, 33 del A2 y 2 se comportaron como

homotáticos. Para descartar la posibilidad de que las cepas homotáticas se debieran a una mezcla de talos de signo diferente, de una de las cepas, la N-53, se realizaron 40 cultivos monozoospóricos y se les determinó su grupo de compatibilidad, así 25 reaccionaron como A2, 3 como A1 y 12 se siguieron comportando como homotáticas. Se continuó el reanálisis de esta cepa hasta la tercera generación y los resultados fueron similares, pero se notó además que algunos cultivos del grupo A2 cambiaron a homotáticos, mientras que los del grupo A1 permanecían constantes en su reacción.

Reportes del Estado Sexual en México.

A partir del reporte de Smoot, *et al* en 1958, en el cual se establece la presencia del grupo de compatibilidad A2 y de la confirmación de esto, por Gallegly y Galindo, en 1958, los trabajos realizados en México solo involucraban cepas del centro de la república, esto debido a que era la única localidad en la cual se sabía que existían ambos tipos de apareamiento.

Han sido pocos los estudios realizados en otras áreas productoras de papa y/o tomate del país, que tengan el fin de determinar la presencia del grupo de compatibilidad A2, así como su frecuencia. En este aspecto, Huerta y Galindo (1989) trabajaron con 35 cepas con el fin de determinarles la raza y grupo de compatibilidad. De las cepas usadas, 31 fueron obtenidas del Estado de México, tres procedían de jitomates en Sinaloa y una de E. U. Huerta obtuvo 22 cepas A1, 10 A2 y una homotática. Desafortunadamente, a dos de las cepas de Sinaloa no se les determinó su grupo de apareamiento, la cepa restante de Sinaloa y la de E. U. fueron A1.

Goodwin, *et al* (1992), analizaron mas de 200 aislamientos tomados de campos de papa y tomate infectados naturalmente; la toma de muestras se realizó entre 1983 y

1989 y fueron muestreadas cuatro localidades: a) Los Mochis, Sinaloa, con 88 muestras, b) Saltillo, Coahuila, con 44 muestras, c) Toluca, México, 52 muestras y d) Chapingo, México, con 17 muestras. Los dos tipos de apareamiento fueron encontrados en las cuatro localidades. Para el caso de las muestras de Chapingo y las de Toluca de los años 1983 y 1986, la frecuencia del grupo de apareamiento A2 fue aproximadamente del 50 por ciento. En lo que respecta a los Mochis, se obtuvieron 63 aislamientos A1 y 25 A2, todos los aislamientos A2 pertenecieron a papa. En lo referente a las 44 muestras de la localidad Saltillo (Noreste), cuatro muestras de tubérculo, tomadas en febrero de 1988 en Santiago, N. L., aproximadamente a 80 Km de Saltillo, fueron todas A1. En agosto de 1988 se tomaron 40 muestras de dos lugares separados por aproximadamente 15 Km., de las siete muestras tomadas del Rancho Veracruz, seis fueron A1 y 1 A2, por último del Bayonero de 33 muestras, seis fueron A1, 26 A2 y una fue homotática. En total, de las tres áreas cercanas a Saltillo se obtuvieron 16 A1, 27 A2 y 1 homotática. Este trabajo marcó el antecedente de la presencia del grupo de apareamiento A2 en esta región y en la zona del noroeste.

Ocurrencia del Estado Sexual de *Phytophthora infestans* Fuera de México.

Por más de un cuarto de siglo fue aceptado generalmente que *Phytophthora infestans* solo se reproducía sexualmente en México, debido a que era el único lugar donde se había encontrado el grupo de compatibilidad A2 y las oosporas se encontraban sobre el follaje de cultivos de papa en forma natural. Además de acuerdo a Reddick (1943), México es el centro de origen del hongo.

Muchos países en sus regulaciones cuarentenarias intentaban excluir el grupo de apareamiento A2 y así, la reproducción sexual, resultante en esporas de reposo y progenie recombinante, se mantendría confinada en México (Shaw, *et al*, 1985).

El primer reporte de la presencia del grupo de compatibilidad A2, fuera de México, provino de Suiza en 1984 (Hohl, y Iselin, 1984). Después de este reporte, investigadores de varios países se dieron a la tarea de revisar los aislamientos de sus colecciones y los que obtenían en campo, con el propósito de determinar la presencia o ausencia del grupo A2 en sus países.

Lo anterior ocasionó que surgieran reportes de varios países, en los que se constataba la presencia o ausencia de este grupo. En el Cuadro 2.1 se mencionan algunos de estos reportes.

Otros países reportan también la presencia del Grupo de Compatibilidad A2, así tenemos a Holanda (Fry, *et al*, 1991 y Therrien, *et al*, 1989), Polonia (Ritch, 1990, Ritch, 1991 y Sujkowsky, *et al*, 1994), Inglaterra y Gales (Shattock, *et al*, 1990), Japón (Therrien y Daggett, 1990 y Mosa, *et al*, 1993), Alemania Oriental (Daggett y Gotz, 1991) y la U.R.S.S. (Vorob'eba, *et al*, 1991).

Aun cuando no se tiene una respuesta exacta para explicar la aparición abrupta del Grupo de Apareamiento A2 en diferentes partes del mundo. Se manejan varias hipótesis, entre estas tenemos:

Entre 1977-1978, *P. infestans* "escapó" de nuevo de su hogar en México, probablemente en un embarque de papas de México a Europa. Esta vez fue la cepa A2. De Europa esta nueva cepa se ha diseminado y llegado a establecer en todo el mundo (Niederhauser, 1993).

Cuadro 2.1 Reportes de la aparición del Grupo de compatibilidad A2 en diferentes países.

Colecta	País	A1	A2	A1A2	Referencia
1981	Suiza	2	2	0	Hohl and Iselin, 1984
1981	UK	5	2	0	Tantius, <i>et al</i> , 1986
1981-1982	E.U.	54	0	2	Vartanian and Endo, 1985
1982	UK	110	24	4	Tantius, <i>et al</i> , 1986
1982	Suiza	-	2	0	Hohl and Iselin, 1984
1983	UK	3	2	0	Tantius, <i>et al</i> , 1986
1983	UK	22	2	0	Malcolmson, 1985
1983	Israel	0	4	0	Grinberger, <i>et al</i> , 1989
1984	UK	6	0	1	Tantius, <i>et al</i> , 1986
1984	Egipto	0	88	0	Shaw, 1985
1984	Israel	0	3	0	Grinberger, <i>et al</i> , 1989
1984	Perú	15	0	0	Tooley, <i>et al</i> , 1989
1985	UK	207	10	3	Tantius, <i>et al</i> , 1986
1985	Perú	17	0	0	Tooley, <i>et al</i> , 1989
1985	Israel	0	4	0	Grinberger, <i>et al</i> , 1989
1985	E. U.	4	0	0	Deahl, <i>et al</i> , 1991
1986	Perú	2	0	0	Tooley, <i>et al</i> , 1989
1986	Israel	1	10	0	Grinberger, <i>et al</i> , 1989
1987	Israel	0	14	0	Grinberger, <i>et al</i> , 1989
1987	E.U.	0	1	0	Deahl, <i>et al</i> , 1991
1988	Israel	0	2	0	Grinberger, <i>et al</i> , 1989
1989	Canadá	0	1	0	Deahl, <i>et al</i> , 1991

Aislamientos A1 pudieron haber sufrido mutación produciendo aislamientos A2 y después migraron de su lugar de origen (Spielman, *et al*, 1991)

Los aislamientos A2 pudieron haber estado a muy bajos niveles en lugares como Europa, y a finales de los 1970's su frecuencia se incrementó hasta hacerse detectables (Spielman, *et al*, 1991).

Resistencia a *Alternaria solani*

Importancia

Se considera al Tizón Temprano, causado por *Alternaria solani*, como una de las enfermedades fungosas más importantes de papa, especialmente bajo condiciones de alta temperatura y humedad (Martin, C. y D. Thurston, 1989).

La creciente importancia que está tomando esta enfermedad se debe principalmente a la expansión del cultivo de papa a áreas cálidas, en las cuales se usa el sistema de riego por aspersión (Martin, C. y D. Thurston, 1989).

Tipos de Resistencia

Todas las enfermedades causadas por *Alternaria* son caracterizadas por un corto período de susceptibilidad en estado de plántula, un período largo de resistencia en plantas de jóvenes a maduras y la susceptibilidad aumenta, conforme se incrementa la edad de la planta. La excepción a esta regla la presenta *Alternaria solani*, ya que la papa en estado juvenil es resistente, pero la susceptibilidad se incrementa a medida que madura la planta. Así, los cultivares de madurez tardía son más resistentes, que los de madurez temprana (Roteman, J. 1994).

A este tipo de resistencia se le llegó a llamar Resistencia Temporal, ya que se manifiesta solo en plantas jóvenes. En contraste, la Resistencia Permanente no es influenciada por el estado de desarrollo del hospedero (Rowell, 1953).

Pelletier y Fry, (1989 y 1990), al caracterizar y evaluar los componentes de resistencia de papa a *Alternaria solani*, encontraron que la infección fue más fuerte en las hojas bajas, más viejas, que en las superiores, más nuevas, esto debido tal vez, a que las hojas viejas tienen menor contenido de azúcares que las hojas nuevas. Se encontró también que son más resistentes las variedades de madurez tardía que las tempranas.

Evaluación

Dentro de la evaluación un factor importante es el establecer los componentes a evaluar, así como la forma de evaluarlos. De esta forma Pelletier y Fry, (1989 y 1990), caracterizaron los siguientes componentes: receptividad, eficiencia de infección, longitud del período de incubación, tasa de expansión de la lesión y tasa de producción de esporas. Otros investigadores han medido otros componentes, como en los casos de Horsfall and Dimond, (1957), Douglas and Pavek, (1972), Rowell, (1953), Arzuaga, (1985), Nunes, *et al*, (1983) y Reifschneider *et al*, (1984). Ellos mismos han usado diversas escalas para medir el nivel de resistencia. Se ha usado también la escala internacional del CIP para Tizón Tardío.

Mejoramiento

No existe inmunidad a la enfermedad en cultivares comerciales de papa, ni en sus parientes silvestres. Sin embargo, entre las especies silvestres existen diferencias en los niveles de resistencia (Roteman, 1994).

Variación patogénica en *Alternaria solani*.

Aún cuando es bien conocida la variación patogénica, morfológica y fisiológica de este hongo y esto ha permitido suponer la presencia de razas del patógeno; la identificación de las mismas ha sido abandonada en años recientes y su existencia permanece incierta (Roteman, 1994).

El CIP inició sus trabajos de mejoramiento de resistencia a *Alternaria solani* en 1985 (Mendoza, H.A. y Martín, C., 1989). Actualmente se continúa con la selección y evaluación de materiales

MATERIALES Y METODOS

Análisis de Compatibilidad Sexual

Colecta de Material Vegetal Enfermo

La colecta de material vegetal enfermo se inició en el ciclo Primavera-Verano de 1990 y continuó en el ciclo de 1991. Así durante el transcurso de la enfermedad se realizaron colectas de hojas y tallos enfermos para realizar aislamientos del hongo y posteriormente realizar los apareamientos. Al finalizar el ciclo se colectaron tubérculos afectados por este patógeno y de ellos se obtuvieron aislamientos.

La colecta de material vegetal enfermo para obtención de las cepas, se realizó en las áreas donde se estableció el experimento, así como en otras áreas productoras de papa.

Aislamiento del Hongo

El aislamiento de las cepas y la determinación de los grupos de compatibilidad se llevó a cabo en los laboratorios del Departamento de Parasitología de la Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro".



Para aislar este patógeno se partió de las muestras obtenidas en campo. Se utilizaron los medios V8-agar y Avena-agar. El procedimiento para aislar el hongo fue el siguiente:

- lavar las muestras enfermas con agua destilada
- tratarlas por 5 min. con hipoclorito de sodio al 2 por ciento
- Dar tres enjuagues a las muestras en agua destilada estéril
- Secarlas en papel absorbente estéril
- Sembrar las muestras en las cajas petri con medios de cultivo, bajo condiciones asépticas
- Identificar las cajas petri con la fecha de siembra, anotando además la clave de la muestra
- Colocar las cajas petri a 15 °c y en oscuridad.
- realizar revisiones cada tercer día de las cajas para identificar el crecimiento del hongo
- Cuando se tenía crecimiento del hongo este se verificaba bajo el microscopio, transfiriéndolo después a nuevas cajas petri con medios de cultivo

En este aspecto se tuvieron muchos problemas de contaminación por hongos y bacterias, por lo que se recurrió al manejo del pH del medio y al uso de antibióticos. El pH se ajustó a 4.5 usando ácido láctico al 25 por ciento, el cual se vaciaba al medio antes de esterilizarlo. En cuanto a los antibióticos se usaron los siguientes:

Estreptomina	100 ppm
Nystatina	50 ppm
Penicilina	100 ppm
Polimixina	100 ppm
PCNB	100 ppm

Apareamiento de Cepas

Las cepas puras se aparearon todas contra todas, esto se hizo de la manera siguiente: De los cultivos de cada cepa en crecimiento activo (8-10 días), se cortaron discos del micelio y se pusieron en un extremo de la caja petri y en el otro se colocaba un disco de una segunda cepa, de esta manera se cruzaron todas las cepas contra todas. Una vez colocados los discos de las diferentes cepas en las cajas petri, estas se sellaron y se etiquetaron con los datos de fecha del apareamiento y cepas usadas. Las cajas selladas y etiquetadas se colocaron a temperatura ambiente en semioscuridad.

La revisión de los apareamientos se hizo cada tercer día, después de que los micelios de las cepas estaban próximos a unirse, esto se hizo bajo el microscopio estereoscópico y se buscó la presencia de oosporas. Cada cruce se repitió cuatro veces.

Conservación de cepas

Las cepas usadas en el presente trabajo se conservaron en frascos Gerber sellados con aproximadamente 25 ml de agua destilada estéril y 3-4 granos estériles de maíz. Discos de micelio de las diferentes cepas se transfirieron a los frascos, en donde se desarrollaron e invadieron las semillas. Para reaislar al hongo se transfirieron los granos de maíz a medio V8 y se incubaron las cajas para tener desarrollo del hongo.

Identificación de Genes de Virulencia

Diferenciales usadas

Se sembraron en Emiliano Zapata, Navidad y Buenavista tubérculos de 16 plantas diferenciales (Cuadro 3.1), las cuales fueron donadas por el Programa Mexicano de la Papa (INIFAP). El objetivo de esta siembra fue el de detectar los genes de virulencia del patógeno y la secuencia de infección de las diferenciales.

Las diferenciales se sembraron entre parcelas de 18 genotipos de papa una vez que estas últimas habían brotado. Las diferenciales se distribuyeron en forma de cruz entre las parcelas, en las que se evaluaron los 18 genotipos.

Cuadro 3.1 Diferenciales utilizadas para detectar genes de virulencia en la población de *Phytophthora infestans*

1.-R1	5.-R5	9.-R10	13.-R2R4
2.-R2	6.-R6	10.-R1R3	14.-R3R4
3.-R3	7.-R7	11.-R1R4	15.-R4R5
4.-R4	8.-R8	12.-R2R3	16.-R1R2R3

Evaluación de Tizón Tardío en Diferenciales

Las diferenciales fueron revisadas cada vez que se visitaban las parcelas experimentales, buscando los síntomas de la enfermedad, en este caso no se tomaron datos de intensidad de daño, sino que solo se registró la fecha de inicio del mismo, en las diferenciales.

Evaluación de Resistencia a Tizón Tardío y Temprano

Genotipos evaluados

En el presente trabajo se evaluó la resistencia de 18 genotipos de papa a *Phytophthora infestans* y *Alternaria solani* en tres localidades, Buenavista, Emiliano Zapata y Navidad. En el Cuadro 3.2 se muestran los 18 materiales evaluados, de estos 11 son variedades comerciales y siete clones. Se usó la variedad Alpha como testigo por ser la que más se cultiva en la región.

Cuadro 3.2 Materiales usados en la evaluación de resistencia.

1.-Alpha	7.-Mexiquense	13.-575049
2.-Atlantic	8.-Patrones	14.-720088
3.-Atzimba	9.-Russet Burbank	15.-750489
4.-Granola	10.-Tollocan	16.-750815
5.-Greta	11.-Utatlan	17.-I-1039
6.-López	12.-573272	18.-I-1150

Establecimiento del Cultivo

El trabajo se realizó en el ciclo primavera-verano (P/V) de 1991, la fecha de siembra fue tardía (finales de mayo), con el fin de exponer a los materiales por más tiempo a la enfermedad. El manejo que se dio a las plantas fue el que hacen los productores, con la diferencia de no realizar aplicación alguna de fungicidas.

El cultivo se estableció, bajo condiciones de riego, en tres localidades. La primera se ubicó en el Campo Agrícola Experimental de la Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro" de Navidad, Municipio de Galeana, N.L. La segunda se localizó en el

Campo Agrícola Experimental de la Sierra de Arteaga del INIFAP, ubicado en el Ejido Emiliano Zapata, Municipio de Arteaga, Coahuila. La tercera localidad se estableció en el Campo Experimental del Bajío de la Universidad Autónoma Agraria "Antonio Narro", en Buenavista, Municipio de Saltillo, Coahuila.

Diseño experimental

Los materiales se sembraron en un diseño de Bloques al Azar con cuatro repeticiones. La parcela fue de 1.5 m, dejando una distancia entre plantas de 30 cm y 92 cm entre surcos, sembrándose seis tubérculos de cada variedad por parcela.

Toma de Datos en Campo

La evaluación del daño para estos dos patógenos se hizo de manera visual en base a porcentaje de área foliar dañada. Al principio las parcelas experimentales se visitaron una vez por semana, con el fin de detectar las primeras infecciones. Una vez que se encontró la primera infección, la evaluación del daño en campo se realizó cada tercer día, o bien cada siete días.

Análisis de Datos

Los datos en porcentajes de daño foliar, se analizaron obteniendo los promedios de las lecturas registradas para cada material en cada localidad y se hicieron comparaciones.

RESULTADOS

Análisis de Compatibilidad Sexual.

En el Cuadro 4.1 se muestran las 26 cepas de *Phytophthora infestans* aisladas. Las cepas fueron obtenidas a partir de 10 genotipos de papa, entre los que se incluyen plantas diferenciales, variedades comerciales y clones. Estas cepas se obtuvieron de cinco localidades muestreadas, Buenavista (cinco cepas), Emiliano Zapata (ocho cepas), Los Lirios (cuatro cepas), Mesa de las Tablas (cinco cepas) y Navidad (cuatro cepas). De las 26 cepas obtenidas, las primeras nueve se aislaron en 1990 y las 17 restantes en 1991.

En el Cuadro 4.2 se muestran los resultados del apareamiento de todas las cepas. Se observaron tres grupos en base a su respuesta al apareamiento. El grupo 1 formado por las cepas 1 a la 15, el grupo 2 formado por las cepas 16 a la 24 y el grupo 3 que comprende dos cepas, la 25 y la 26.

El grupo 1 formó oosporas al aparearse con cualquier aislamiento del grupo 2, pero no al cruzarse con las de su mismo grupo; el grupo 2 produjo oosporas al cruzarse con cualquier cepa del grupo 1, pero al igual que el anterior no formó oosporas cuando se cruzaron con las de su mismo grupo; por último el grupo 3 produjo oosporas al cruzarse con cualquier cepa, ya sea del grupo 1 o del grupo 2, y también formó oosporas al aparearse entre las dos cepas que formaron este grupo. Ninguna cepa, ni las del grupo 3, formó oosporas cuando se apareó contra ella misma.

Cuadro 4.1. Cepas de *Phytophthora infestans* aisladas de diferentes localidades y hospederos

CEPA	HOSPEDERO	LUGAR DE ORIGEN
1.	DIFERENCIAL R1	EMILIANO ZAPATA
2.	DIFERENCIAL R2R4	BUENAVISTA
3.	DIFERENCIAL R3R4	EMILIANO ZAPATA
4.	VARIEDAD LOPEZ	BUENAVISTA
5.	CLON 750815	BUENAVISTA
6.	CLON 750815	MESA DE LAS TABLAS
7.	CLON 759815	MESA DE LAS TABLAS
8.	VARIEDAD ATLANTIC	LOS LIRIOS
9.	VARIEDAD ATLANTIC	LOS LIRIOS
10.	VARIEDAD ATLANTIC	LOS LIRIOS
11.	VARIEDAD ATLANTIC	LOS LIRIOS
12.	VARIEDAD ATLANTIC	EMILIANO ZAPATA
13.	VARIEDAD ATLANTIC	EMILIANO ZAPATA
14.	CLON B-71	EMILIANO ZAPATA
15.	DESCONOCIDO	EMILIANO ZAPATA
16.	DIFERENCIAL R1	BUENAVISTA
17.	DIFERENCIAL R1	BUENAVISTA
18.	VARIEDAD ALPHA	NAVIDAD, N.L.
19.	VARIEDAD ALPHA	NAVIDAD, N.L.
20.	VARIEDAD ALPHA	NAVIDAD, N. L.
21.	VARIEDAD ALPHA	NAVIDAD, N.L.
22.	VARIEDAD GIANT	EMILIANO ZAPATA
23.	VARIEDAD ALPHA	MESA DE LAS TABLAS
24.	VARIEDAD ALPHA	MESA DE LAS TABLAS
25.	DIFERENCIAL R2R4	EMILIANO ZAPATA
26.	VARIEDAD ALPHA	MESA DE LAS TABLAS

Cuadro 4.2. Producción de oosporas como resultado del apareamiento entre 26 cepas de *Phytophthora infestans* aisladas de Coahuila y Nuevo León.

CEPA	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
17	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
18	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
19	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
20	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
21	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
22	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
23	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
24	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
25	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
26	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

GRUPO I: Cepas 1-15

GRUPO II: Cepas 16-24

GRUPO III: Cepas 25-26

Distribución y Frecuencia de los Grupos de Apareamiento

En el Cuadro 4.3 se muestra la distribución y frecuencia, por localidad, de los grupos identificados en este estudio. Sólo en dos localidades de colecta, Emiliano Zapata y Mesa de las Tablas, se aislaron los tres grupos. En Buenavista se aislaron los grupos 1 y 2, pero no el tres, en la localidad de los Lirios se aisló el grupo 1, por último en Navidad sólo se aisló el grupo 2. Respecto a la frecuencia de los tres grupos se observó que el grupo más frecuente fue el 2 con 57.7 por ciento, el grupo 1 tuvo una frecuencia de 34.6 por ciento, el grupo 3 fue el menos frecuente, ya que de los 26 aislamientos solo dos correspondieron a este grupo, su frecuencia fue de 7.7 por ciento. La frecuencia de los grupos en las localidades donde se aislaron dos o tres de ellos fue muy similar, excepto en Emiliano Zapata en donde prevaleció el grupo 1.

Cuadro 4.3. Distribución y frecuencia de los grupos de apareamiento de *P. infestans* en las diferentes localidades de muestreo

LOCALIDAD	GRUPO 1	GRUPO 2	GRUPO 3	TOTAL/LOCALIDAD
Buenavista	3	2	0	5
Emiliano Zapata	6	1	1	8
Lirios	4	0	0	4
Mesa de las Tablas	2	2	1	5
Navidad	0	4	0	4

Identificación de Genes de Virulencia

Genes Identificados

Con los nueve genes de resistencia presentes en el juego de diferenciales usado en este trabajo, se identificaron seis genes de virulencia, estos fueron el r1, r2, r3, r4, r6 y r7.

No se detectaron los genes, el r5, r8 y r10.

Secuencia Cronológica de Infección en Diferenciales

De las 16 variedades diferenciales sembradas en Emiliano Zapata y Buenavista, nueve presentaron síntomas de Tizón Tardío en la primera localidad y ocho en la segunda. En el Cuadro 4.4 se registra la fecha de inicio del daño, así como las diferenciales dañadas por localidad. Las diferenciales con un solo gen de resistencia se enfermaron 9-25 días antes que las diferenciales con 2-3 genes de resistencia.

En el Cuadro anteriormente señalado se observa también que la enfermedad apareció primero en la localidad de Emiliano Zapata. La diferencia entre la fecha de infección de las diferenciales fue considerable. Así, en los extremos se encuentran diferencias de 23 días, como en el caso de las diferenciales R4 y R7 y de 0 días en la diferencial R2, o bien de tres días en el caso de las diferenciales R2R3 y la R2R4. Las diferenciales sembradas en Navidad, N.L. murieron a causa del Tizón Temprano y por lo tanto esta localidad no fue considerada en el experimento.

Evaluación de resistencia

Resistencia a Tizón Tardío

En la evaluación de resistencia al Tizón Tardío se observó que en la localidad de Navidad N.L. no se presentó la enfermedad. La resistencia mostrada por los materiales, en Buenavista y Emiliano Zapata, fue muy variada, encontrándose desde 100 por ciento de daño hasta plantas sin daño alguno.

Cuadro 4.4. Diferenciales dañadas por *Phytophthora infestans* y fecha de inicio del Tizón Tardío en Buenavista (B) y Emiliano Zapata (EZ).

DIFERENCIAL	FECHA DE DETECCION DE SINTOMAS		DIFERENCIA DE DETECCION DE SINTOMAS ENTRE LOCALIDADES (DIAS)
	EZ	B	
R1	2 Ago.	18 Ago.	16
R2	18 Ago.	18 Ago.	0
R3	2 Ago.	18 Ago.	16
R4	2 Ago.	25 Ago.	23
R5	S D	S D	
R6	18 Ago.	25 Ago.	7
R7	2 Ago.	25 Ago.	23
R8	S D	S D	
R10	S D	S D	
R1R3	S D	S D	
R1R4	S D	S D	
R2R3	27 Ago.	30 Ago.	3
R2R4	27 Ago.	30 Ago.	3
R3R4	S D	S D	
R4R5	S D	S D	
R1R2R3	27 Ago.	-	-

S. D. Sin daño

- No se evaluó

En el Cuadro 4.5 se ve que los materiales que presentaron mayor resistencia al tizón tardío fueron las variedades Atzimba, Greta, Mexiquense y Tollocan, que tuvieron

un porcentaje de daño promedio en las dos localidades de 2.5, 0, 1.5, y 0 por ciento respectivamente, así como los clones 575049, 750489, 750815, I-1039 y I-1150, que presentaron porcentajes de daño de 20, 0, 5, 5 y 0 por ciento respectivamente. Los materiales que mostraron resistencia intermedia fueron López, Russett Burbank, con porcentajes de daño de 72.5 y 70, respectivamente. Cuatro materiales mostraron poca resistencia al Tizón Tardío, las variedades Granola, López y Uatlan, así como el clon 573272, con porcentajes de daño de 95.5, 82.5, 97.5 y 80 por ciento respectivamente. El testigo, la variedad Alpha, fue totalmente susceptible al patógeno, ya que en las dos localidades sufrió el 100 por ciento de daño, al igual que la variedad Atlantic y el clon 720088. No se encontraron diferencias notables en la resistencia manifestada por los materiales entre las dos localidades evaluadas.

Resistencia a Tizón Temprano

En la localidad de Navidad no hubo presencia de Tizón tardío, debido a que las condiciones climáticas no fueron propicias para esta enfermedad. En cambio se presentó el Tizón Temprano, causado por el hongo *Alternaria solani*.

El daño causado en los materiales por este patógeno fue evaluado en base al porcentaje de área foliar enferma. Todos los materiales fueron afectados considerablemente por esta enfermedad.

En el Cuadro 4.6 se ve que los genotipos que mostraron mayor resistencia al tizón temprano fueron Atizaba, López y Tollocan, 570489, 750489 y 750815, con porcentajes promedio de daño de 64, 51, 64 76, 78 y 68 por ciento, respectivamente. El resto tuvieron porcentajes de daño muy similares al testigo, la variedad Alpha, que presento un 95 por ciento de daño.

Cuadro 4.5. Severidad del Tizón Tardío en 18 genotipos de papa evaluados en Emiliano Zapata y Buenavista.

GENOTIPO	% DE FOLLAJE ENFERMO		PROMEDIO DE 2 LOCALIDADES
	B	EZ	
Alpha	100 *	100	100
Atlantic	100	-	100
Atzimba	5	0	2.5
Granola	100	91	95.5
Greta	0	0	0
López	75	70	72.5
Mexiquense	3	0	1.5
Patrones	90	75	82.5
R. Burbank	70	-	70
Tollocan	0	0	0
Utatlan	100	95	97.5
573272	80	-	80
575049	30	10	20
720088	100	100	100
750489	0	0	0
750815	10	0	5
I-1039	5	-	5
I-1150	0	0	0

B Buenavista, Saltillo, Coahuila

- No se evaluó

EZ Emiliano Zapata, Arteaga, Coahuila

*Promedio 4 repeticiones

Cuadro 4.6. Daño foliar causado por *Alternaria solani* en los materiales evaluados en la localidad de Navidad.

GENOTIPO	% DAÑO FOLIAR
Alpha	95
Atlantic	-
Atzimba	64
Granola	93
Greta	89
López	51
Mexiquense	80
Patrones	90
R. Burbank	100
Tollocan	64
Utatlan	88
573272	97
575049	76
720088	87
750489	78
750815	68
I-1039	-
I-1150	95

- No se evaluó

DISCUSION

Análisis de Compatibilidad Sexual

La presencia de tres grupos de respuesta al apareamiento en las cepas probadas, confirma la existencia en esta región productora de los grupos de compatibilidad A_1 y A_2 reportados para este patógeno por Goodwin, *et al.*, (1992). Este mismo autor encontró también cepas homotáticas, pero en nuestro estudio se encontró la presencia de dos aislamientos cuyo comportamiento no es típico, ya que producen oosporas al aparearse con cualquier aislamiento probado, pero no al aparearse consigo mismo, debido a esto no se puede decir que los dos aislamientos del grupo 3 sean homotáticos. El comportamiento de las cepas 25 y 26 fue inesperado, además en cultivos sin aparear, de más de un mes de edad, no se produjeron oosporas, se puede pensar que estas cepas pudieran ser aislamientos con comportamiento A_1 y A_2 , que le permite formar oosporas al cruzarse con los aislamientos de los otros grupos.

La frecuencia de aparición de los grupos encontrada en este estudio, de casi 2:1, no concuerda con lo reportado por Galindo, 1958, para el centro de México, este autor mencionaba una proporción de 1:1, ($A_1:A_2$). Por otra parte, concuerda con lo reportado por Goodwin, (1992), quien encontró una frecuencia de 0.317 para el grupo de compatibilidad A_1 , 0.659 para el grupo A_2 y 0.024 para aislamientos homotáticos, este autor trabajó con 44 aislamientos colectados en 1989 en esta región.

Dado que en tres de las cinco localidades de colecta de cepas, se encontraron los dos grupos de apareamiento y que en las dos localidades donde sólo se presentó un grupo de apareamiento fueron pocas las muestras tomadas y del mismo lugar y hospedero, esto es, cuatro muestras de la variedad Atlantic para los Lirios y cuatro muestras de la variedad Alpha de Navidad, es de esperarse que los dos tipos de apareamiento estén ampliamente distribuidos y que sean motivo de la amplia diversidad genética del patógeno en esta región productora.

Identificación de Genes de Virulencia

Considerando que solo las variedades con los genes R5, R8 y R10 no presentaron tizón tardío en campo, es decir que seis de los nueve genes de resistencia usados en el experimento fueron atacados y por otra parte los resultados del trabajo realizado por Pérez, *et al.*, (1991), con las cepas aisladas en esta investigación, en el cual mediante la inoculación en laboratorio de hojas de variedades diferenciales de papa, con cinco cepas del patógeno, logro identificar 10 genes de virulencia, excepto el gene R7, el cual fue identificado en nuestro estudio, se llega a la conclusión que en esta región productora se encuentran presentes todos los genes de virulencia de *Phytophthora infestans* y por lo tanto, las razas complejas del patógeno están presentes; esta complejidad y diversidad del patógeno es encontrada también en los resultados de Goodwin, *et al.*, 1992. El hecho de que algunas diferenciales no fueran atacadas en campo indica que algunos genes de virulencia se encuentran en una proporción de la población muy baja y escapan a la detección en campo. En virtud de la alta variabilidad genética del patógeno, esta región podría servir para establecer programas de mejoramiento, o como un buen sitio de evaluación de variedades, siempre y cuando se considere la frecuencia cronológica de aparición de las razas para evitar escapes, consideración que debe hacerse en cualquier sitio en el que se evalúa resistencia.

La secuencia de aparición de daño en las diferenciales siguió el patrón reportado por Huerta, 1977, es decir razas simples se presentan al inicio del ciclo del cultivo y las razas complejas se presentan al final. En este estudio se observó que primero se enfermaron las diferenciales con genes de resistencia sencillos y al final las diferenciales con dos y tres genes de resistencia. Sin embargo, el hecho de que primero fueran afectadas las diferenciales con genes simples no indica que fueron atacadas por razas simples, ya que pudieron haber sido atacadas por razas complejas que tuvieran el gene adecuado.

La diferencia en tiempo de la aparición del daño entre las dos localidades considerando genotipos iguales es explicada por las condiciones climáticas prevalentes en cada localidad, así como el manejo del cultivo. En este caso en Emiliano Zapata, donde inició primero el daño la precipitación fue más abundante, con nublados y temperaturas frescas, además del riego por aspersión.

Evaluación de Resistencia al Tizón Tardío

En la evaluación del porcentaje de Tizón Tardío en los 18 materiales se puede observar una gran variación en los niveles de resistencia a la enfermedad, esto se debe, en gran parte, a los genotipos, ya que se evaluaron materiales con genes R de resistencia vertical al patógeno, como la variedad Greta, que de acuerdo a Cervantes, 1965, cuenta con los genes R1, R3 y R4, y altos niveles de resistencia horizontal, así como materiales sin genes R, como las variedades Alpha y Atzimba, pero con diferentes niveles de resistencia horizontal. Otra causa de la variación en los niveles de resistencia mostrada sobre todo por los materiales con resistencia horizontal es la influencia de los factores ambientales en la expresión de este tipo de resistencia. Niederhauser, (1986), menciona el ejemplo de la variedad Atzimba que en climas cálidos, como en Costa Rica, no ha

mostrado la resistencia esperada, en cambio bajo las condiciones de nuestro experimento mostró niveles altos de resistencia.

El comportamiento susceptible de la variedad Alpha, usada como testigo, es el que se ha observado comúnmente en la región y en el resto del país, y contrasta con el reporte de Niederhauser, (1986), en el que menciona que esta variedad, y otras europeas, han mostrado buen nivel de resistencia horizontal que ha persistido más o menos constante por un período de 60 años.

Los materiales del Programa Nacional evaluados, superan al testigo en la resistencia horizontal y pueden remplazar a la variedad Alpha, siempre y cuando se promuevan entre los consumidores las bondades de las variedades mexicanas.

De los clones evaluados destacan el 750815 y el 750489, el primero se ha liberado como variedad comercial con el nombre de Norteña. Estos dos materiales en evaluaciones regionales de resistencia han presentado altos niveles de resistencia y características agronómicas aceptables. Al respecto del clon 750815, se debe señalar que sufrió infección en la localidad de Buenavista, esto en etapas tardías del cultivo, de aquí se puede pensar que este clon fue afectado por una raza compleja que aparece tarde en el ciclo y la cual debe tener baja frecuencia, pero por los ejemplos vividos con otras variedades, en otros países, se puede esperar que de incrementarse la superficie sembrada con este clon, se incremente la frecuencia de la raza que lo afecta, por lo que en un período corto de tiempo, este clon, ahora variedad, puede volverse más susceptible a la enfermedad.

Evaluación de Resistencia a Tizón Temprano

El hecho de que la mayoría de los materiales fueran afectados severamente por el Tizón Temprano en la localidad de Navidad Nuevo León, se pudo deber a las condiciones climáticas que se presentaron en esta localidad durante la realización del experimento, al respecto Martin y Thurston, (1989), mencionan que alta temperatura y humedad, así como el uso de riego por aspersión favorecen la enfermedad, y esto fue precisamente lo que se tuvo en esta localidad. Además el autor observó en campos comerciales aledaños al experimento graves daños causados por este patógeno. En estos campos se tenía sembrada la variedad Atlantic, la que no fue evaluada en esta localidad y los porcentajes de severidad que sufrió correspondieron a los reportados por Mendoza y Martin, (1989), en Perú con daños de 75 por ciento o más. Las variaciones ligeras entre los materiales evaluados se deben a la diferencia genética en la resistencia al Tizón Temprano que existe entre los materiales.

Los bajos niveles de resistencia a Tizón Temprano, detectados en los genotipos evaluados, puede ser debido a la falta de trabajo para obtener resistencia a esta enfermedad, esto debido a que la gran mayoría del esfuerzo de los fitomejoradores de papa se dirigen al Tizón Tardío. Sin embargo, la importancia que el Tizón Temprano está adquiriendo en las áreas donde se siembra papa y el incremento en los costos de producción, así como los daños ecológicos ocasionados por el alto número de aplicaciones de fungicidas, motiva a iniciar trabajos de investigación al respecto para esta región.

CONCLUSIONES

En la región productora de Coahuila y Nuevo León se encuentran ampliamente distribuidos los dos grupos de compatibilidad sexual de *Phytophthora infestans*, así como cepas con tipo de respuesta sexual A₁ A₂.

La población de *Phytophthora infestans* en Coahuila y Nuevo León es compleja en cuanto a genes de virulencia pues por lo menos existen r1, r2, r3, r4, r6 y r7.

Las diferenciales con un solo gen de resistencia fueron infectadas primero que las diferenciales con dos o tres genes en ambas localidades evaluadas, lo que indica que las razas complejas están en más baja población que las simples.

Las variedades y clones desarrollados por el Programa Nacional de Papa (Atzimba, Greta, Mexiquense, Tollocan, 575094, 750489, 750815) mostraron mayor resistencia al Tizón Tardío que la variedad Alpha.

En los materiales evaluados no se encontraron niveles altos de resistencia al Tizón Temprano, las variedades Atzimba, López y Tollocan, además de los clones 575049, 750489, y 750815 mostraron ser menos susceptibles a esta enfermedad.

Los materiales que mostraron mayor resistencia a ambas enfermedades son las variedades Atzimba y Tollocan, junto con los clones 575049, 750489 y 750815.

RESUMEN

El uso de variedades resistentes es una de las soluciones a la problemática fitosanitaria que presenta el cultivo de papa, sin embargo, para que sea eficiente, es necesario conocer los niveles de resistencia a las enfermedades, así como la variación patogénica del agente causal de la enfermedad y más en el caso de patógenos como *Phytophthora infestans*, que es altamente variable; es muy recomendable conocer además las fuentes de la variación patogénica, sobre todo la reproducción sexual, que en el caso de *Phytophthora infestans* es considerada la más importante y está representada por la existencia de diferentes tipos de reacción al apareamiento sexual. Por lo anterior, los objetivos de este trabajo fueron: analizar la compatibilidad sexual entre cepas de *Phytophthora infestans* en la población de este hongo en Coahuila y Nuevo León, identificar los genes de virulencia de *Phytophthora infestans* presentes en la población de este patógeno y evaluar la resistencia de 18 genotipos de papa al Tizón Tardío y Temprano bajo condiciones de infección natural en campo. Se obtuvieron 26 aislamientos de *Phytophthora infestans* de cinco localidades, con estos se realizaron apareamientos de cada cepa contra cada una de las otras, esto se realizó en medio jugo V8–agar, las cruizas se revisaron bajo el microscopio para registrar la producción o no de oosporas. De los apareamientos de las 26 cepas se identificaron tres grupos de respuesta; los grupos 1 y 2, produjeron oosporas al aparearse con cepas del otro grupo, pero no al aparearse entre las cepas del mismo grupo, estos grupos equivalen a los grupos de apareamiento A1 y A2 reportados para este hongo; el grupo tres, formado por sólo dos cepas, produjo oosporas al aparearse con cualquier otra cepa, inclusive entre ellas dos. Nueve de las 16 diferenciales usadas fueron infectadas, las diferenciales con un solo gen de resistencia

fueron las que presentaron primero la enfermedad, las diferenciales con dos o tres genes fueron infectadas posteriormente, este comportamiento se presentó en Buenavista y en Emiliano Zapata. Seis de los nueve genes de resistencia presentes en las diferenciales fueron vencidos por los genes de virulencia del patógeno. De los 18 materiales sembrados para evaluar su resistencia al Tizón Tardío y al Tizón Temprano, los que mostraron mejor resistencia al Tizón Tardío fueron las variedades Atzimba, Greta, Mexiquense y Tollocan y los clones 575049, 750489, 750815, I-1039 e I-1150. Los 18 materiales probados tuvieron niveles considerables de daño por Tizón temprano, los que presentaron menor susceptibilidad fueron las variedades Atzimba, López y Tollocan , junto con los clones 575049, 750489 y 750815. La variedad Alpha, usada como testigo, y la variedad Atlantic fueron las más susceptibles a ambas enfermedades. La presencia de los dos grupos de apareamiento, así como el daño a seis de las nueve diferenciales con gen de resistencia sencillo, indican una alta variabilidad patogénica del hongo en la región de estudio, la cual puede ser aprovechada para seleccionar materiales con resistencia horizontal efectiva en las condiciones climáticas de la región.

LITERATURA CITADA

Agrios, G.N. 1985. Fitopatología. Limusa. México. 756 p.

Anderson, C.D. and H.L. Barnett. 1957. Variation in germination of isolates of *Phytophthora infestans*. Am. Potato Journ. 34, 56. New Brunswick, N.J., USA.

Arzuaga, J. 1985. Comparación de diferentes métodos para evaluar la resistencia a *Alternaria solani* en variedades de papa. Cultivos Tropicales (Cuba) 7: 141-146. La Habana, Cuba.

Black, W. 1952. A genetical basis for the classification of strains of *Phytophthora infestans*. Proc. Roy. Soc. Edinburgh Sec. B., 65, 36-51. Great Britain.

Black, W., C. Mastenbroeck, W.R. Mills and L.C. Peterson. 1953. A proposal for an international nomenclature of races of *Phytophthora infestans* and of genes controlling immunity in *Solanum demissum* derivatives. Euphytica 2, 173-179. Netherlands.

Black, W. 1954. Late blight resistance work in Scotland. Am. Potato Journ. 31, 93-100. New Brunswick, N.J., USA.

Brasier, C.M. 1992. Evolutionary biology of *Phytophthora*. Part I: Genetic system, sexuality and the generation of variation. Annu. Rev. Phytopathology. 30: 153-171. Palo Alto, California, USA.

Browning, J.A., M.D. Simons, and E. Torres. 1979. Managing host genes: epidemiology and genetic concepts. Pathology, an advanced treatise. J.G. Horsfall and A. E. Diamond, Eds. Vol. 3 pp.191-212. Academic Press, New York.

- Cantino, E.C. y G.F. Turian. 1959. Physiology and development of lower fungi (*Phycomycetes*). *Annu. Rev. Microbiol.* 13:97-124. California, USA.
- Caten, C.E. 1970. Spontaneous variability of single isolates of *Phytophthora infestans*. II Pathogenic variation. *Can. J. Bot.* 48: 897-905. Canadá.
- Caten, C.E. and J.L. Jinks. 1968. Spontaneous variability of single isolates of *Phytophthora infestans*. I Cultural variation. *Can. J. Bot.* 46: 329-348. Canadá
- Cervantes, J. 1965. Late blight resistance of nine mexican potato varieties in ten years of field trials. *Am. Potato Journ.* 42: 258. New Brunswick, N.J., USA.
- Clinton, G.P. 1911. Oospores of potato blight, *Science* 33: 744-47. USA.
- Daggett, S.S. and E. Gotz. 1991. *Phytophthora infestans* in Eastern Germany from 1976-1990: analysis of mating type, allozyme phenotype, and metalaxyl sensitivity. *Phytopathology* 81: 1180-1181. St. Paul, Mn., USA.
- Deahl, K.L., R.W. Goth, R. Young, S.L. Sinden, and M.E. Gallegly. 1991. Occurrence of the A2 mating type of *Phytophthora infestans* in potato fields in the United States and Canada. *Am. Potato Journ.* 68, 717-725. New Brunswick, N.J., USA.
- Douglas, D.R. and J.J. Pavek. 1972. Screening potatoes for field resistance to early blight. *Am. Potato J.* 149: 1-6. New Brunswick, N.J., USA.
- Erwin, D.C., G.A. Zentmyer, J. Galindo, and J.S. Niederhauser. 1963. Variation in the genus *Phytophthora*. *Annu. Rev. Phytopathol.* 1: 375-396. Palo Alto, California, USA.
- Fernández- Pavia, S. P. 1985. Caracterización de la resistencia en diversos clones de papita güera (*Solanum cardiophyllum* y *S. ehrenergii* Bitt) al ataque de *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Tesis Maestro en Ciencias, Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.

- Fuente, G.J. De la, 1955. Razas fisiológicas de *Phytophthora infestans* de la papa en México Tesis profesional Esc. Nal. de C. Biol., Inst. Politéc. Nal. México. 46 pp.
- Fry, W.E. 1982. Principles of plant disease management. Academic Press, Inc. USA.
- Fry, W.E., A. Drenth, L.J. Spielman, B.C. Mantel, L.C. Davidse and S.B. Goodwin. 1991. Population genetic structure of *Phytophthora infestans* in the Netherlands. *Phytopathology* 81: 1330-1336. St. Paul, Mn., USA.
- Fry, W.E., P.W. Tooley and L.J. Spielman. 1989. The importance of the perfect stage of *Phytophthora infestans* from the standpoint of epidemiology and adaptation. In: *Fungal Diseases of the Potato Report of the Planning Conference on Fungal Diseases of the Potato. Held at CIP, Lima, September 21-25, 1987.*
- Galindo, J. 1958. Razas fisiológicas de *Phytophthora infestans* (Mont) DBY. Memoria del Primer Congreso Nacional de Entomología y Fitopatología, celebrado del 15 al 21 de noviembre de 1958 en la Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México.
- Galindo A.J. y M.E. Gallegly. 1958. Sexualidad en *Phytophthora infestans*. II Grupos de compatibilidad, Grados sexuales y determinación del sexo. Memoria del Primer Congreso Nacional de Entomología y Fitopatología, celebrado del 15 al 21 de noviembre de 1958 en la Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México.
- _____. 1960. The Nature of Sexuality in *Phytophthora infestans* *Phytopathology* 50:123-128. St. Paul, Mn., USA.
- Galindo. A.J. y S. Romero C. 1958. Sexualidad en *Phytophthora infestans* I. Grupos sexuales complementarios, oosporas en la naturaleza y heterotalismo. Memoria del Primer Congreso Nacional de Entomología y Fitopatología, celebrado del 15 al 21 de noviembre de 1958 en la Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México.

- Gallegly, M.E. and J.J. Eichenmuller. 1959. The spontaneous appearance of the potato race 4 character in cultures of *Phytophthora infestans*. Am. Potato Journ. 36, 45-51. New Brunswick, N.J., USA.
- Gallegly, M.E. and J. Galindo. 1957. The sexual stage of *Phytophthora infestans* in México. Am. Potato Journ. 34:58 New Brunswick, N.J., USA.
- _____. 1958. Mating Types and Oospores of *Phytophthora infestans* in nature in México. Phytopathology 48:274-277. St. Paul, Mn., USA.
- Gallegly, M.E. 1968. Genetics of pathogenicity of *Phytophthora infestans*. Annual Review of Phytopathology 6:375-396. Palo Alto, California, USA.
- Giddings, N.J. and A. Berg. 1919. A comparison of late blights of tomato and potato. A preliminary report. Phytopathology 9: 209-210. St. Paul, Mn., USA.
- Goodwin, S.B., L.J. Spielman, J. M. Matuszak, S.N. Bergeron and W.E. Fry. 1992. Clonal Diversity and genetic differentiation of *Phytophthora infestans* populations in northern and central México. Phytopathology 82:955-961. St. Paul, Mn., USA.
- Gough. F.J. J.J. Smoot , H.A. Lamey and J.J. Eichenmuller. 1957. Germination of oospores of *Phytophthora* Am. Potato Journ. 34,58. New Brunswick, N.J., USA.
- Graham, K., y Sebastian Romero Cova. 1958. Sexualidad en *Phytophthora infestans* (Mont) de By. III. Homotalismo y su discusión. Memoria del Primer Congreso Nacional de Entomología y Fitopatología, celebrado del 15 al 21 de noviembre de 1958 en la Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, México.
- Graham, K.M., J.S. Niederhauser and Sebastian Romero. 1959. Observations on races of *Phytophthora infestans* in México during 1956-1957. Am. Potato Journ. 36, 196-203. New Brunswick, N.J., USA.

- Grinberger, M., D. Kadish and Y. Cohen. 1989. Occurrence of the A2 mating type and oospores of *Phytophthora infestans* in potato crops in Israel. *Phytoparasitica* 17(3):197-204. Israel.
- Henfling, J. W. 1987. Late blight of potato: *Phytophthora infestans*. Technical Information Bulletin 4. International Potato Center, Lima, Peru. 25 pp. (Second edition, revised).
- Hodgson, W.A. 1961. Laboratory testing of the potato for partial resistance to *Phytophthora infestans*. *Am. Potato Journ.* 38, 259-264. New Brunswick, N.J., USA.
- _____. 1962. Studies on the nature of partial resistance in the potato to *Phytophthora infestans*. *Am. Potato Journ.* 39, 8-13. New Brunswick, N.J., USA.
- Hohl, H.R. 1991. Nutrition. En *Phytophthora infestans*, the cause of late blight of potato. *Advances in Plant Pathology*. Eds. D. S. Ingram y P.H. William. Academic Press. pp 53-84. San Diego, CA, USA.
- Hohl, H.R. and K. Iselin. 1984. Strains of *Phytophthora infestans* from Switzerland with A2 mating type behaviour. *Transactions of the British Mycological Society* 83, 529-531. Great Britain.
- Horsfall, J.G., and A.E. Dimond. 1957. Interaction of tissue sugars, growth substances and disease susceptibility. *Z. pflanzenkund pflanzenhutz* 64: 416-421. Germany.
- Howatt, J.L. and P.N. Grainer. 1955. Some new findings concerning *Phytophthora infestans* (Mont) de By. *American Potato Journal*. 32: 180-188. New Brunswick, N.J., USA.
- Huerta, M.E. 1977. Aparición cronológica de razas de *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary causante del tizón tardío de la papa y del tomate. Tesis Profesional, IPN.

- Huerta . M.G. y J. Galindo A. 1989. Determinación de razas parasíticas y tipos de compatibilidad de aislamientos de *Phytophthora infestans* de diferentes localidades. XIX Congreso Nacional de la Sociedad Mexicana de Fitopatología. (Resumen). pp:99. Montecillo, México.
- Jellis, G.J. 1992. Multiple resistance to diseases and pest in potatoes. In Breeding for disease resistance. R. Johnson y G.J. Jellis, Eds. Euphytica 63:51-58. Netherlands.
- Jones, L.R. 1909. Resting spores of the potato fungus, *Phytophthora infestans*. Science 30: 813-814. USA.
- Jones, L.R., N.J. Giddings, and B.F. Lutman. 1912. Investigations of the potato fungus, *Phytophthora infestans*. Vermont Univ. Expt. Sta. Bull. 168, 100 p. USA.
- Landeo, J. 1989. Late breeding strategy at CIP. In Fungal diseases of the potato. Report of the Planning Conference fungal diseases of the potato. Held at CIP, Lima, September 21-25, 1987.
- Leach, S.S. and A.E. Rich. 1969. The posible role of parasexuality and cytoplasmic variation in race differentiation in *Phytophthora infestans*. Phytopathol. 59: 1360-1365. St. Paul, Mn., USA.
- Main, C.E. and M.E. Gallegly. 1964. The disease cycle in relation to multigenic resistance of potato to late blight. Am. Potato Journ. 41, 387-400. New Brunswick, N.J., USA.
- Malcolmson, J.F. 1970. Vegetative hybridity in *Phytophthora infestans*. Nature (London) 225: 971-972.
- _____. 1985. *Phytophthora infestans* A2 compatibility type recorded in Great Britain. Trans. Br. Mycol. Soc. 85:531. Great Britain.
- Martin, C., and H.D. Thurston. 1989. Factors affecting resistance to *Phytophthora infestans* and progress in early blight research at CIP. In Fungal diseases of the potato. Report of the Planning Conference fungal diseases of the

potato. Held at CIP, Lima, September 21-25, 1987.

- Mastenbroek, C. 1953. Experiments on the inheritance of blight immunity in potatoes derived from *Solanum demissum* Lindl. *Euphytica* 2:197-206. Netherlands.
- McDonald, B.A. 1989. The population biology of host-pathogen interactions. *Annu. Rev. Phytopathol.* 27:77-94. Palo Alto, California, USA.
- Mendoza, H.A. and C. Martin. 1989. Breeding for resistance to Early Blight (*Alternaria solani*). In: *Fungal Diseases of the Potato Report of the Planning Conference on Fungal Diseases of the Potato. Held at CIP, Lima, September 21-25, 1987.*
- Mills, W.R. and J. S. Niederhauser. 1953. Observations on races of *Phytophthora infestans* in México. *Phytopathol.* 43:454-455. St. Paul, Mn., USA.
- Mills, W. R. and L. C. Peterson. 1952. The development of races of *Phytophthora infestans* (Mont) deBary on potato hybrids. (Abstr.) *Phytopathol* 42:26. St. Paul, Mn., USA.
- Mosa, A.A., K. Kobayashi and A. Ogoshi. 1993. Isoenzyme polymorphism and segregation in isolates of *Phytophthora infestans* from Japan. *Plant Pathology*, 42:26-34.
- Niederhauser, J. S. 1986. Tizón tardío de la papa en México, su lugar de origen y de la solución. *Rev. Mex. de Fitopatología* 4(1) 31-36.
- _____. 1993. International cooperation in potato research and development. *Annu. Rev. Phytopathol.* 31:1-21. Palo Alto, California, USA.
- Niederhauser, J.S. and J. Cervantes. 1959. Anita, Bertita y Conchita, three new blight-resistant potato varieties developed in central México. *Am. Potato Journ.* 36, 301. New Brunswick, N.J., USA.

- Niederhauser, J.S., J. Cervantes and L. Servin. 1954. Late blight in México. *Am. Potato Journ.* 31, 233-237. New Brunswick, N.J., USA.
- Niederhauser, J.S., R. W. Buck and R.V. Akeley. 1959. Erendira a new blight-resistant potato variety for the highlands of central México. *Am. Potato Journ.* 36,300. New Brunswick, N.J., USA.
- Nunes, M.A.L., L. Zambolin, A. Mizubuti, and G.M. Chavez. 1983. Parameters that express the resistance of the potato plant at early blight (Abstr.) *Fitopatología Brasileira* 8: 545. Brasil.
- Pelletier, J.R. and W.E. Fry. 1989. Characterization of resistance to early blight in three potato cultivars: Incubation period, lesion expansion rate, and espore production. *Phytopathology* 79: 511-517. St. Paul, Mn., USA.
- _____. 1990. Characterization of resistance to early blight in three potato cultivars: Receptivity. *Phytopathology* 80: 361-366. St. Paul, Mn., USA.
- Pérez, P.R., G.A. Frías y V.M. Parga. 1991. Evaluación de resistencia al tizón tardío en variedades de papa inoculadas con cepas de *Phytophthora infestans* presentes en Coahuila. XVIII Congreso Nacional de la Sociedad Mexicana de Fitopatología. Puebla de los Angeles, Pue. (Resumen). pp:106.
- Peterson, L.C. and W.R. Mills. 1953. Resistance of some american potato varieties to the late blight. *Am. Potato Journ.* 30, 65-70. New Brunswick, N.J., USA.
- Pristou, R. and M. E. Gallegly. 1956. Differential reaction of potato hosts to foreign and domestic potato physiologic races of *Phytophthora infestans*. *Am. Potato Journ.* 33, 287-295. New Brunswick, N.J., USA.
- Reddick, D. 1928. Blight-resistant potatoes. *Phytopathology* 18: 483-502., Mn., USA.
- _____. 1943. Development of bligh immune varieties. *Am. Potato Journ.* 20, 118-126. New Brunswick, N.J., USA.

- Reifschneider, F.J., O. Furumoto, and F.A.R. Filgueira. 1984. Illustrated key for the evaluation of early blight of potatoes. *FAO Plant Protection Bull.* 32: 91-94. Roma, Italia.
- Ritch, D.L. 1990. The nuclear DNA content, mating type and metalaxyl sensitivity of fifty three isolates of *Phytophthora infestans* from Poland. *Phytopathology* 80:123. St. Paul, Mn., USA.
- _____. 1991. *Phytophthora infestans* in Poland from 1987-1989. Nuclear DNA content, mating type and response to metalaxyl. *Phytopathology* 81: 1190. St. Paul, Mn., USA.
- Rivera, P. A. 1988. Interactions between wild tuber-bearing and *Phytophthora infestans*. in a natural habitat and implications of the results for potato breeding. Dissertation, Uppsala, Swedish University of Agricultural Science.
- Robertson, N.F. 1991. The challenge of *Phytophthora infestans*. In *Phytophthora infestans*, the cause of late blight of potato. Eds. D.S. Ingram and P.H. Williams. *Advances in Plant Pathology*, Vol. 7. Academic Press. pp. 1-30. San Diego, CA, USA.
- Rotman, J. 1994. The Genus *Alternaria*. Biology, Epidemiology, and Pathogenicity. APS Press St. Paul, Minnesota, U.S.A. Pags. 201-207
- Rowell, J.B. 1953. Leaf blight on tomato and potato plants. *Rhode Island Agr. Exp. Sta. Bull.* 320. 29 pp.
- Servin, S.L.F. 1954. Estudio preliminar de las razas fisiológicas del tizón tardío *Phytophthora infestans* de la papa en México. Tesis Profesional, U.A.A.A.N. Saltillo, Coah.
- Shattock, R.C., D.S. Shaw, A.M. Fyfe, J.R. Dunn, K.H. Loney and J.A. Shattock. 1990. Phenotypes of *Phytophthora infestans* collected in England and Wales from 1985 to 1988: mating type, response to metalaxyl and isoenzyme analysis. *Plant Pathology* 39, 242-248. Oxford, Great Britain.

- Shaw, D.S. 1991. Genetics. In *Phytophthora infestans*, the cause of late blight of potato. Eds. D.S. Ingram and P.H. Williams. Advances in Plant Pathology Vol. 7 Academic Press pp. 131-170. San Diego, CA, USA.
- Shaw, D. S., A. M. Fyfe and P. G. Hibberd. 1985. Occurrence of the rare A2 mating type of *Phytophthora infestans* on imported Egyptian potatoes and the production of sexual progeny with A1 mating types from the UK. Plant Pathology 34,552-556. Oxford, Great Britain.
- Singh, D. L. 1986. Breeding for resistance to diseases and insect pests. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg. New York.
- Smith, W. G. 1875. The resulting spores of the potato fungus. Gardenr's Chronicle 4: 68-70.
- Smoot, J. J., F. J. Gough, H.A. Lamey, J. J. Eichenmuller, and M. E. Gallegly. 1958 Production and germination of oospores of *Phytophthora infestans*. Phytopathol. 48: 165-171. St. Paul, Mn., USA.
- Smoot, J. J., F. J. Gough and M. E. Gallegly. 1957. Oospore formation in *Phytophthora infestans* (Abstr) Phytopathol. 47: 33. St. Paul, Mn., USA.
- Smorawski, J. 1890. Zur Entwick-lungsgeschichte der *Phytophthora infestans*. Landwirtsch. Jahrb. 19:1-12
- Spielman, L.J., A. Drenth, L.C. Davidse, L.J. Sujkowsky, W.Gu, P.W. Tooley and W.E. Fry. 1991. A second world-wide migration and population displacement of *Phytophthora infestans*?. Plant Pathology 40,422-430. Oxford, Great Britain.
- Spielman, L.J., W.K. Gu and W.E. Fry. 1990. Genetic relationships among *Phytophthora infestans* populations from Europe, North America and Japan. (Abstract) Phytopathology 80: 1006. St. Paul, Mn., USA.
- Staub, T., H. Dahmen, P. Urech and F. Schwinn. 1979. Failure to select for in vivo *Phytophthora infestans* to acylalanine fungicides. Plant Dis. Rep. 63, 385-

389. St. Paul, Mn., USA.

- Sujkowsky, L.S. 1991. Variability in virulence and the race concept in *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. *Acta Mycol.* 25: 145-157.
- Sujkowsky, L.S., S.B. Goodwin, A.T. Dyer, and W.E. Fry. 1994. Increased genotypic diversity via migration and possible occurrence of sexual reproduction of *Phytophthora infestans* in Poland. *Phytopathology* 84: 201-207. St. Paul, Mn., USA.
- Tantius, P. H., A.M. Fyfe, D. S. Shaw and R. C. Shattock. 1986. Occurrence of the A2 mating type and self-fertile isolates of *Phytophthora infestans* in England and Wales. *Plant Pathology* 35, 578-581. Oxford, Great Britain.
- Therrien, C.D., D.L. Ritch, L.C. Davidse, B.K. Jespers and L.J. Spielman. 1989. Nuclear DNA content, mating type and metalaxyl sensitivity of eighty-three isolates of *Phytophthora infestans* from Netherlands. *Mycol. Res.* 92: 140-146.
- Therrien, C.D. and S.S. Daggett. 1990. Mating type, nuclear DNA content and isozyme composition of thirty-three isolates of *Phytophthora infestans* from Japan. (Abstract) *Phytopathology* 80: 124. St. Paul, Mn., USA.
- Thomson, A.J. 1987. A practical breeder's view of the current state of potato breeding and evaluation. In *The production of new potato varieties: Technological Advances*. G.J. Jellis y D.E. Richardson, Eds. pp 336-346. Cambridge.
- Thurston, H.D. 1971. Relationship of general resistance: late blight of potato. *Phytopathology* 61: 620-626. St. Paul, Mn., USA.
- Tooley, P.W., W.E. Fry, and Villarreal-Gonzalez, M.J. 1985. Isozyme characterization of sexual and asexual *Phytophthora infestans* populations. *J. Heredity* 76, 431-435.
- Tooley, P. W., C. D. Therrien, and D. L. Ritch. 1989. Mating type, race composition, nuclear DNA content, and isozyme analysis of Peruvian isolates of *Phytophthora infestans*. *Phytopathology* 79: 478-481. Mn., USA.

- Umaerus, V., M. Umaerus, L. Erjefalt, and B.A. Nilsson. 1983. Control of *Phytophthora* by host resistance: Problems and Progress. En *Phytophthora* its biology, taxonomy, ecology and pathology. Erwin, D.C., S. Bartnicki-Garcia y P.H. Tsao, Eds. The American Phytopathological Society. St. Paul, Minnesota. pp. 317.
- _____. 1963. Plant Diseases: Epidemics and Control. Academic Press. New York, USA.
- _____. 1966. Horizontal (polygenic) and vertical (oligogenic) resistance against blight. Am. Potato Journ. 43,43-51. New Brunswick, N.J., USA.
- _____. 1968. Disease resistance in plants. Academic Press, New York, U.S.A.
- _____. 1978. Genetic and molecular basis of plant pathogenesis. Springer-Verlag. Berlin y New York.
- _____. 1982. Disease resistance in plants. Academic Press Florida, U.S.A.
- Vartanian, V. G., and R.M. Endo. 1985. Overwintering hosts, compatibility types, and races of *Phytophthora infestans* on tomato in Southern California. Plant Disease. 69: 516-519. St. Paul, Mn., USA.
- Vorob'eba, Yu.V., V.V. Gridnev, E.G. Bashaeva, L.A. Pospelova, N. Ya. Kuasnyuk, L.N. Zherebtsuba, and V.V. Rozal'eva. 1991. Occurrence of A2 mating type isolates of *Phytophthora infestans* (Mont.) D By. in the USSR. Mikologiya-i-Fitopatologiya 25(1), 62-67. USSR.
- Wastie, R.L. 1991. Breeding for resistance. In *Phytophthora infestans*, the cause of late blight of potato. Eds. D.S. Ingram and P.H. Williams. Advances in Plant Pathology: 193-224. San Diego, CA, USA.