

Evaluación de resistencia a *Phytophthora infestans* en poblaciones silvestres de *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme**

Evaluation of the resistance against *Phytophthora infestans* of wild populations of *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*

Luis Javier Arellano Rodríguez^{1§}, Eduardo Rodríguez Guzmán¹, José Ron Parra¹, José Luis Martínez Ramírez¹, Héctor Lozoya Saldaña², José Sánchez Martínez¹ y Rogelio Lépiz Ildefonso¹

¹Departamento de Producción Agrícola, CUCBA, Universidad de Guadalajara. Las Agujas Zapopan, Jalisco. México. A. P. 129. Tel. 0133 37 77 11 50. Ext. 33190.

²Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma de Chapingo, México. §Autor para correspondencia: larella@cucba.udg.mx.

Resumen

El tizón tardío causado por *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary ha causado severas pérdidas en la producción de jitomate (*Solanum lycopersicum*) en zonas productoras como Sinaloa, donde se han reportado pérdidas hasta de 100%. Las especies silvestres son fuentes de resistencia a enfermedades. En diferentes regiones de México, como las planicies costeras del Golfo y del Pacífico y en valles intermontanos en altitudes cercanas a los 2 000 msnm se colectaron poblaciones silvestres de *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*, por lo que durante los ciclos agrícolas 2008, 2009 y 2010 se evaluaron 19 poblaciones de esta variedad para determinar si presentan resistencia al patógeno. Se utilizó como testigo susceptible la variedad Río Grande y como resistente la accesión LA2533 (*S. pimpinellifolium*). Se estimó la severidad de la enfermedad a través de las variables: área bajo la curva de desarrollo de la enfermedad (AUDPC), AUDPC relativo, tiempo de aparición de síntomas (TAS), tasa de desarrollo de la enfermedad (bi) y evaluación final del daño (EF). Los resultados mostraron variación en las poblaciones silvestres, desde susceptibilidad hasta resistencia a la enfermedad. La respuesta de resistencia al patógeno se mostró consistente a través de años de evaluación en donde las poblaciones V115, 319, 327 y 330 se destacaron por presentar valores más bajos de AUDPC, AUDPCr, bi y EF similares a LA2533 y los síntomas aparecieron 10 días después de las

Abstract

Late blight caused by *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary has caused severe losses in the production of tomato (*Solanum lycopersicum*) in growing areas such as Sinaloa, where losses of up to 100% have been reported. Wild species are a source of disease resistance. Wild populations of *Solanum lycopersicum* var. *cerasiformis* were collected in different regions of Mexico, such as the Gulf and Pacific coastal plains, and in intermountain valleys at altitudes around 2000 masl. During the growing seasons of 2008, 2009 and 2010, 19 populations of this variety were evaluated to determine if they have resistance against the pathogen. The Rio Grande variety was used as susceptible control and the LA2533 accession (*S. pimpinellifolium*) as resistant. We estimated the severity of the disease through the variables: area under the disease progress curve (AUDPC), relative AUDPC, time of onset of symptoms (TAS), rate of disease development (bi) and final evaluation of damage (FE). The results showed variation in the wild populations, from susceptibility to disease resistance. The pathogen resistance response was consistent across the assessment years in which the populations V115, 319, 327 and 330 were noteworthy for presenting the lowest values of AUDPC, AUDPCr, bi and FE, similar to those of LA2533; also, the symptoms appeared 10 days later than in all other populations (longer

* Recibido: septiembre de 2012
Aceptado: mayo de 2013

demás poblaciones (TAS más largos). El testigo Río Grande manifestó daños considerables en todas las evaluaciones, que alcanzaron inclusive 100% de daño en la planta. Éstas cuatro poblaciones se constituyen como fuentes de resistencia a tizón tardío en programas de mejoramiento genético.

Palabras clave: jitomate, especies silvestres, resistencia a enfermedades, tizón tardío.

Introducción

El jitomate (*Solanum lycopersicum* Mill.) es una de las hortalizas más cultivadas en el mundo. En México es la segunda especie hortícola con mayor superficie cultivada y la principal por su producción, en la década 2000-2009 ocupó el décimo lugar en el mundo en cuanto a producción, con 2, 774, 214 t (FAOSTAST, 2011). Sin embargo, las plagas y enfermedades merman la producción y elevan los costos del mismo y una de las enfermedades más importantes la constituye el tizón tardío. Para su control a nivel mundial anualmente se invierte de uno a tres billones de dólares (Grünwald *et al.*, 2000; Judelson y Blanco, 2005; Barbosa *et al.*, 2008).

El agente causal, *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary adquirió la habilidad de infectar las plantas de manera independiente de los hongos verdaderos (Irzhansky y Cohen, 2006). Los períodos húmedos y nublados con temperaturas frescas son propicios para el desarrollo de esta enfermedad, la infección por el patógeno es óptima en condiciones de alta humedad (80 a 100%) y bajas temperaturas (18 a 22 °C) (Henfling, 1987; Rick y Chetelat, 1995); por lo que se producen graves epifitias en zonas con clima fresco y húmedo, ocasionando pérdidas hasta de 100% (Fontem *et al.*, 2005).

El patógeno se reproduce tanto asexual como sexualmente, es un organismo que requiere dos tipos de apareamiento denominados A1 y A2 (Tooley *et al.*, 1985; Goodwin *et al.*, 1998). La aparición de ambos tipos de apareamiento fuera de México ha contribuido a la rápida dispersión y presencia de razas más virulentas de *P. infestans* en el mundo (Niederhauser, 1991; Spielman *et al.*, 1991; Fry *et al.*, 1993; Goodwin *et al.*, 1994; Bautista *et al.*, 1997; Goodwin y Drenth, 1997; Páez *et al.*, 2005).

En Jalisco, México, cuando se presentan las condiciones favorables para la expresión del patógeno, se impacta fuertemente la producción de jitomate en las principales

TAS). The Río Grande control showed considerable damage in all evaluations, up to 100% damage to the plant. These four populations are established as sources of late blight resistance in breeding programs.

Keywords: late blight, resistance to disease, tomato, wild species.

Introduction

The tomato (*Solanum lycopersicum* Mill.) is one of the most widely cultivated vegetables in the world. In Mexico, it is the horticultural species with the second largest cultivated area, and the first with respect to production; in the decade of 2000-2009 it ranked tenth among all the horticultural species of the world in terms of production, with 2 774 214 t (FAOSTAST, 2011). However, pests and diseases undermine production and elevate its costs. One of the most important diseases is the late blight; worldwide, between one and three billion dollars are spent annually to control this disease (Grünwald *et al.*, 2000; Judelson and Blanco, 2005; Barbosa *et al.*, 2008).

The causal agent, *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, acquired the ability to infect plants independently of the true fungi (Irzhansky and Cohen, 2006). Wet and cloudy periods with cool temperatures are conducive to the development of this disease; the infection by this pathogen is optimal in conditions of high humidity (80-100%) and low temperatures (18-22 °C) (Henfling, 1987; Rick and Chetelat, 1995), so that serious epiphytotic outbreaks occur in areas with cool, wet weather, causing losses of up to 100% (Fontem *et al.*, 2005).

This pathogen reproduces both asexually and sexually; it is an organism that requires two types of mating called A1 and A2 (Tooley *et al.*, 1985; Goodwin *et al.*, 1998). The appearance of both types of mating outside Mexico has contributed to the rapid worldwide dispersion and the presence of more virulent strains of *P. infestans* (Niederhauser, 1991; Spielman *et al.*, 1991; Fry *et al.*, 1993; Goodwin *et al.* 1994; Bautista *et al.*, 1997; Goodwin and Drenth, 1997; Paez *et al.*, 2005).

In Jalisco, Mexico, when there are favorable conditions for the expression of the pathogen, it hits hard the tomato production in the major producing areas, as 84% of the

áreas productoras, dado que 84% de los productores utiliza el sistema a campo abierto y 8% bajo invernadero (Cih *et al.*, 2011). Reportes de técnicos y productores señalan que debido a la reducida o nula disponibilidad de variedades resistentes a *P. infestans*, para su control dependen del uso de fungicidas elevando los costos de producción del cultivo, por lo que la resistencia genética en plantas representa una alternativa viable (Brouwer y St. Clair, 2004).

De acuerdo a reportes sobre resistencia a *P. infestans* en especies silvestres de jitomate, actualmente se han identificado cinco genes en *S. pimpinellifolium* que condicionan la resistencia a razas específicas contra *P. infestans*, denominados *Ph1*, *Ph2*, *Ph3*, *Ph4* y *Ph5* (Moreau *et al.*, 1998; Chunwongse *et al.*, 1998; Kole *et al.*, 2006; Foolad *et al.*, 2008). En el caso de *P. infestans*, esta resistencia cualitativa no es durable debido a la rápida evolución de razas compatibles del patógeno. Y recientemente se ha señalado en *Solanum habrochaites* la existencia de resistencia en la accesión LA1033 (Scott y Gardner, 2007) y LA1777 (Li *et al.*, 2011); en tanto que en *L. pennellii* se encontró resistencia cuantitativa (Smart *et al.*, 2007).

En México, es muy poca la información científica que se puede encontrar respecto a generación o descubrimiento de variedades resistentes de jitomate. Sin embargo, existe un gran potencial en *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, cuya dispersión se da mayormente en altitudes entre 0 y 1 200 m (Sánchez *et al.*, 2006; Álvarez *et al.*, 2009). Reportes de investigación y publicaciones formales hechas en México señalan que este tomate silvestre se distribuye desde Sinaloa hasta la Península de Yucatán (Chávez *et al.*, 2011). Por lo anterior, el objetivo de esta investigación fue identificar fuentes de resistencia en condiciones naturales a *P. infestans* en poblaciones de *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* colectadas en México.

Materiales y métodos

Material vegetal

Se incluyeron 19 poblaciones silvestres de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* colectadas en México entre los años 2002-2006 (Cuadro 1). Durante el ciclo primavera-verano de los años 2008, 2009 y 2010 se evaluaron estas poblaciones, y durante el primer año se compararon con la variedad de polinización libre Río Grande, como testigo comercial

farmers use the open field system, and only 8% use greenhouses (Cih *et al.*, 2011). Reports from technicians and producers indicate that, due to the reduced or null availability of tomato varieties resistant to *P. infestans*, they depend, for controlling the disease, on the use of fungicides, which raises crop production costs. Therefore, developing genetic resistance in the plants would be a very convenient alternative (Brouwer and St. Clair, 2004).

According to reports on resistance to *P. infestans* in wild tomato species, five genes have been identified in *S. pimpinellifolium* that condition the resistance against specific strains of *P. infestans*; these are: *Ph1*, *Ph2*, *Ph3*, *Ph4* and *Ph5* (Moreau *et al.*, 1998; Chunwongse *et al.*, 1998; Kole *et al.*, 2006; Foolad *et al.*, 2008). In the case of *P. infestans*, this qualitative resistance is not durable, due to the rapid development of compatible strains of the pathogen. The existence of resistance in the accession LA1033 of *Solanum habrochaites* has been recently pointed out (Scott and Gardner, 2007), as has been in the accession LA1777 (Li *et al.*, 2011), whereas quantitative resistance was found in *L. pennellii* (Smart *et al.*, 2007).

In Mexico, very little scientific information can be found regarding the generation or discovery of resistant tomato varieties. However, there is great potential in *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, the dispersion of which occurs mostly at altitudes from 0 to 1200 m (Sánchez *et al.*, 2006, Álvarez *et al.*, 2009). Research reports and formal publications made in Mexico indicate that this wild tomato is distributed from Sinaloa to the Yucatán Peninsula (Chávez *et al.*, 2011). Therefore, the objective of this research was to identify natural sources of resistance to *P. infestans* in populations of *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* collected in Mexico.

Materials and methods

Plant material

We included 19 wild populations of *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* collected in Mexico between 2002 and 2006 (Table 1). These populations were evaluated during the spring-summer cycle of the years 2008, 2009 and 2010; during the first year they were compared with the open-pollinated Río Grande variety as susceptible commercial control. In the assessments conducted during 2009 and

susceptible. En las evaluaciones realizadas durante 2009 y 2010 se adicionó la accesión LA2533 de la especie *S. pimpinellifolium* con resistencia a *P. infestans* razas 0 y 1, proporcionada por Tomato Genetics Resource Center (TGRC) de la Universidad de California, Davis (Chetelat y Rick, 1998).

2010, we added the accession LA2533 of the species *S. pimpinellifolium*, which has resistance to *P. infestans* strains 0 and 1; it was provided by the Tomato Genetics Resource Center (TGRC) of the University of California, Davis (Chetelat and Rick, 1998).

Cuadro 1. Poblaciones de *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* utilizadas en la investigación.

Table 1. Populations of *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* used in the research.

Población	Localidad/estado	Clima/temperatura y precipitación medias anuales
44	Chapala/ Jalisco	Semicálido semihúmedo / 19.4 °C; 934 mm
69	Tequila/ Jalisco	Semicálido semihúmedo / 21.3 °C; 910 mm
81	Techaluta de Montenegro/ Jalisco	Semiárido semicálido / 18.7 °C; 800 mm
84	Cuauhtémoc/Colima	Cálido subhúmedo/ 23.7 °C; 1 336 mm
90	Ixtlán del Río/ Nayarit	Semicálido subhúmedo/ 18°C, 800-1 200 mm
102	Tecolotlán./Jalisco	Semicálido semihúmedo / 20.3 °C; 903 mm
114	Autlán de Navarro/Jalisco	Semicálido semihúmedo/ 21.2 °C; 967 mm
128	La Huerta/Jalisco	Cálido subhúmedo/ 26.1 °C; 1 080 mm
132	Tecalitlán/Jalisco	Semicálido semihúmedo/ 20.4 °C; 997 mm
135	Ayutla/Jalisco	Semicálido semihúmedo/ 19 °C; 967 mm
260	Tanhuato de Guerrero/Michoacán	Templado/ 21 °C; 801 mm
267	Tamazula/Jalisco	Semicálido semihúmedo/ 20.4 °C; 1094 mm
280	Sayula/Jalisco	Semicálido semihúmedo/ 18.6 °C; 928 mm
285	Mascota/Jalisco	Semicálido semihúmedo/ 17.4 °C 1 121 mm
287	San Sebastián del oeste/Jalisco	Cálido subhúmedo/ 19.5 °C; 1 189 mm
319	Tecuala/Nayarit	Cálido subhúmedo/ 18-26 °C; 1 200 mm,
327	Tuxpan/Nayarit	Cálido subhúmedo/ 18-26 °C; 1 400 mm
330	Compostela/Nayarit	Clima semicálido/ 22.9 °C; 968 mm
V115	Coxquihui/Veracruz	Cálido húmedo/ 24.2 °C; 2 110 mm

Ubicación

Los experimentos se llevaron a cabo en el Campo Experimental del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA) de la Universidad de Guadalajara, ubicado en Nextipac, Zapopan, Jalisco, México, a 20° 44' 42.5" latitud norte y 103° 30' 52.5" longitud oeste, con una altitud de 1 650 m, y con un clima templado semiseco, con temperatura media anual de 23.5 °C y una precipitación media anual de 906 milímetros con régimen de lluvia en los meses de junio a octubre.

Experimentos

La producción de plántula se realizó bajo invernadero, depositando las semillas en charolas de poliestireno de 200 cavidades rellenas con una mezcla de peatmoss (*Sphagnum*) y fibra de coco 50-50% vol/vol. Al inicio se regó con agua simple (una semana) y después de emergidas las plántulas se

Location

The experiments were conducted in the Experimental Field of the University Center for Biological and Agricultural Sciences (CUCBA) of the University of Guadalajara, located in Nextipac, Zapopan, Jalisco, Mexico, at 20° 44' 42.5" N and 103° 30' 52.5" W and an altitude of 1650 m, with a semi-temperate climate, average annual temperature of 23.5 °C and an average annual rainfall of 906 millimeters, with a rainfall regime in the months of June to October.

Experiments

The production of seedlings was carried out under a greenhouse, depositing the seeds in trays of polystyrene with 200 cavities filled with a mixture of peatmoss (*Sphagnum*) and coconut fiber 50-50% vol/vol. Initially, plain water was used for irrigation (one week); after the seedlings emerged, irrigation water was added with

adicionó al riego la solución nutritiva Universal de Steiner (Steiner, 1984) a 0.3 atm de concentración hasta su trasplante, aproximadamente a los 35 a 40 días. Distribuyéndose bajo un diseño de bloques completos al azar, con dos repeticiones. La parcela experimental fue de 10 plantas separadas a 0.4 m en línea y surcos a 1 m de ancho. Se aplicó fertirriego (riego por goteo), con una solución nutritiva de Steiner a 0.72 atm, desde el trasplante hasta cosecha, complementado con aspersiones de micronutrientes (Fertilizante foliar Gro-Green 25 ml L⁻¹) rociados semanalmente. No se hicieron aplicaciones de fungicidas.

Variables medidas

En los tres ciclos de evaluación el tizón tardío se presentó a finales de agosto y durante los meses de septiembre y octubre en donde predominaron temperaturas mínimas durante 2008 de 16.5, 15.6 y 13.6 °C, y humedades relativas a 83, 81 y 74%, respectivamente. Para 2009 se presentaron temperaturas mínimas de 15.7, 14.6 y 12.7 °C, y humedades relativas de 77, 84 y 81% respectivamente. En 2010 durante éstos meses se registraron temperaturas mínimas de 17.1, 14 y 9.1 °C y lecturas de humedad relativa de 84, 86 y 60%.

En todas las plantas de cada parcela, cada siete días se tomaron lecturas visuales del porcentaje de severidad de tizón tardío de acuerdo a la escala del Centro Internacional de la Papa (Henfling, 1987): 1=0%, 2=0-5%, 3=5-15%, 4=15-35%, 5=45-65%, 6=65-85%, 7=85-95%, 8=95-100%, y 9=100%. Para cada ciclo la evaluación final del daño al follaje se hizo cuando la variedad Río Grande alcanzó 95% del área foliar dañada por *P. infestans* (Frias *et al.*, 2001). Con el fin de comparar el comportamiento de cada material, con los datos obtenidos cada semana se calculó el área bajo la curva de desarrollo de la enfermedad (AUPDC por sus siglas en inglés) utilizando la fórmula propuesta por Shaner y Finney (1977) aplicando el método de integración trapezoidal (Campbell y Madden, 1990) y usando la ecuación:

$$AUDPC = \sum_{i=1}^n \left[\frac{Y_{i+1} + Y_i}{2} \right] [X_{i+1} - X_i]$$

Donde: n es el número de mediciones de la enfermedad en el tiempo; el término $(Y_i + Y_{i+1}) / 2$ es el punto medio entre $(Y_i + Y_{i+1})$ que representa la cantidad de enfermedad en un intervalo de tiempo, correspondiente a la altura de cada rectángulo; y el término $(X_{i+1} - X_i)$ representa el tiempo (d) entre dos evaluaciones de la enfermedad e indica la anchura de cada rectángulo.

Steiner's universal nutrient solution (Steiner, 1984) at a concentration of 0.3 atm until transplant, approximately 35 to 40 days later. We used a randomized block design with two replicates. The experimental plot contained lines of 10 plants spaced 0.4 m apart and 1 m wide furrows. Fertigation (drip irrigation), with the addition of Steiner's nutrient solution, was applied at 0.72 atm, from transplant to harvest, supplemented with sprays of micronutrients (Foliar Fertilizer Gro-Green 25 ml L⁻¹) and applied weekly. No fungicide applications were made.

Measured variables

In the three evaluation cycles, late blight appeared in late August and during the months of September and October, when minimum temperatures of 16.5, 15.6 and 13.6 °C predominated during 2008, with relative humidity at 83, 81 and 74%, respectively. For 2009 there were minimum temperatures of 15.7, 14.6 and 12.7 °C, and relative humidities of 77, 84 and 81% respectively. During the same months of 2010, minimum temperatures of 17.1, 14 and 9.1 °C, and relative humidity readings of 84, 86 and 60% were recorded.

Visual readings of the percentage of late blight severity were taken every seven days in all the plants in each plot, according to the scale of the International Potato Center (Henfling, 1987): 1=0%, 2=0-5%, 3=5-15%, 4=15-35%, 5=45-65%, 6=65-85%, 7=85-95%, 8=95-100%, and 9=100%. For each cycle, the final assessment of the damage to foliage was done when the Río Grande variety had 95% of its leaf area damaged by *P. infestans* (Frias *et al.*, 2001). In order to compare the behavior of each material, the area under the disease progress curve (AUPDC) was calculated with the data obtained each week using the formula proposed by Shaner and Finney (1977) and applying the trapezoidal integration method (Campbell and Madden, 1990) with the equation:

$$AUDPC = \sum_{i=1}^n \left[\frac{Y_{i+1} + Y_i}{2} \right] [X_{i+1} - X_i]$$

Where: n is the number of measurements of the disease over time; the term $(Y_i + Y_{i+1}) / 2$ is the middle point between $(Y_i + Y_{i+1})$, which represents the amount of disease in a time interval corresponding to the height of each rectangle, and the term $(X_{i+1} - X_i)$, which represents the time (d) between two assessments of the disease and indicates the width of each rectangle.

Además se estimó la variable área relativa bajo la curva de desarrollo de la enfermedad (rAUDPC), para lo cual se dividió el valor promedio de AUDPC de cada genotipo por el máximo potencial de AUDPC de cada experimento (el valor registrado para el genotipo testigo susceptible); el valor se calculó como: número de días entre la última lectura menos número de días de la primera lectura por 100 (Fry, 1978) de tal manera que su valor no tiene unidades al ser un valor estandarizado.

A la par se incluyeron otras variables indicadoras de resistencia: a) tiempo de aparición de síntomas (TAS), número de días desde el establecimiento del cultivo hasta la aparición de los primeros síntomas; b) tasa de desarrollo de la enfermedad, definida por el coeficiente de regresión (bi) del porcentaje del follaje dañado observado en cada lectura sobre el número de días transcurridos en cada lectura por medio de un análisis de regresión lineal simple (Fry, 1978); y c) evaluación final (EF) de la enfermedad o porcentaje de daño cuando ya no se observó progreso de la enfermedad (Zúñiga *et al.*, 2000).

Análisis de datos

En la variable AUDPC se realizaron pruebas de normalidad utilizando el procedimiento Univariate de SAS 8.1 y la opción NORMAL que usa la prueba Shapiro-Wilks, y cuando los análisis de normalidad de los datos fueron significativos, se procedió a realizar una serie de transformaciones en los datos de AUDPC, en donde la raíz cuadrada de AUDPC+1 fue la que logró que los valores fueran normales. Se realizaron análisis de varianza por experimento (año) de los tres años para todas las variables estimadas. Los valores promedio de cada variable observada se compararon mediante una prueba múltiple de medias de Tukey al 5% de probabilidad.

Adicionalmente se realizó un análisis de correlación utilizando la prueba de Spearman entre las variables estimadas para estimar su asociación a la variable AUDPC como indicadoras del grado de resistencia de campo. Se utilizó el paquete estadístico SAS versión 8.1 (SAS Institute, 1999).

Resultados y discusión

La parcela experimental se ubica aproximadamente a 120 km de la zona papera de Tapalpa, Jalisco, considerada como fuente de inoculo primario de *P.infestans*. En este lugar, las condiciones climáticas favorecen su reproducción vegetal o la reproducción sexual, lo que permite incrementar la

Furthermore, we estimated the variable "relative area under the disease progress curve" (rAUDPC), which was done by dividing the average AUDPC value of each genotype by the maximum AUDPC potential of each experiment (the value recorded for the susceptible control genotype); the value was calculated as: number of days between the last reading and the number of days of the first reading multiplied by 100 (Fry, 1978); in this way, this value becomes a standardized value with no units.

Along with this, other variables that serve as indicators of resistance were included: a) time of onset of symptoms (TAS); number of days since the establishment of the crop until the appearance of the first symptoms; b) rate of disease development, defined by the regression coefficient (bi) between the percentage of damaged foliage observed in each reading and the number of days passed when each reading was done, calculated by a simple linear regression analysis (Fry, 1978); and c) final evaluation (FE) of the disease or percentage of damage observed when no disease progression was observed anymore (Zuniga *et al.*, 2000).

Data analysis

Normality tests were done on the AUDPC variable using the Univariate procedure of SAS 8.1 and the NORMAL option used by the Shapiro-Wilks test; when the normality analyses of the data were significant, we proceeded to do a series of transformations on the AUDPC data, wherein the square root of AUDPC +1 was the transformation that succeeded in normalizing the values. Analysis of variance were performed per experiment (year) of the three years for all the estimated variables. The average values of each observed variable were compared using a multivariate Tukey test with a probability of 5%.

Additionally, we performed a correlation analysis between the estimated variables using the Spearman test in order to estimate their association to the AUDPC variable as indicators of the degree of field resistance. We used the statistical package SAS, version 8.1 (SAS Institute, 1999).

Results and discussion

The experimental plot is located about 120 km from the potato growing zone of Tapalpa, considered as a source of the primary inoculum of *P.infestans*. In this place, climate conditions favor both vegetative reproduction and sexual

variabilidad del patógeno y su patogenicidad (Jaime *et al.*, 2001). El micelio presente en los tubérculos infectados bajo condiciones ambientales favorables, produce esporangios, los que son transportados por la neblina, las nubes y el viento a distancias considerables (CIP, 2002). Y a la par, durante el desarrollo de las evaluaciones se presentaron condiciones favorables para la expresión del patógeno, ambiente húmedo (> 80%) y baja temperatura durante la noche y primeras horas del día (12 a 16 °C).

Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.01$) entre genotipos sometidos a infecciones naturales de *Phytophthora infestans* en los tres años de evaluación para las variables AUDPC, rAUDPC, TAS, bi y EF (Cuadro 2 y 3).

reproduction, which allows to increase the variability of the pathogen and its pathogenicity (James *et al.*, 2001). The mycelium present in the infected tubers produces, under favorable environmental conditions, sporangia, which are transported by fog, clouds and wind over considerable distances (CIP, 2002). During the assessments done in this study there were favorable conditions for the expression of the pathogen: humid environment (> 80%) and low temperature during the night and early morning hours (12-16 °C).

Significant differences ($p < 0.01$) in the variables AUDPC, rAUDPC, TAS, bi and EF were found between the genotypes subjected to natural infections of *Phytophthora infestans* in the three years assessed (Table 2 and 3).

Cuadro 2. Cuadrados medios (CM) del análisis de varianza y significancia estadística para 19 genotipos (Gen) evaluados en tres ciclos (P.V. 2008-2010) para las variables AUDPC y rAUDPC.

Table 2. Mean squares (MS) analysis of variance and statistical significance for 19 genotypes (Gen) evaluated in three cycles (P.V. 2008-2010) for variables AUDPC and rAUDPC.

FV	G.L.			C.M. AUDPC			C.M. rAUDPC		
	2008	2009	2010	2008	2009	2010	2008	2009	2010
Rep.	1	1	1	20.66 ^{ns}	148.95**	7.982 ^{ns}	0.0286 ^{ns}	0.016 ^{ns}	0.011 ^{ns}
Gen	19	20	20	114.81**	138.91**	165.24**	0.0948**	0.0435**	0.136**
Error	19	20	20	7.680	15.150	2.805	0.008206	0.00471	0.0051
Total	39	41	41						
Media				37.8	17.41	53.8	0.6452	0.18309	0.450
C.V. %				7.33	22.34	15.81	14.04	37.51	15.81

Ns= no significativo; **= diferencia significativa al 0.01 de probabilidad; C.V.= coeficiente de variación.

Cuadro 3. Cuadrados medios (CM) del análisis de varianza y significancia estadística para 19 genotipos (Gen) evaluados en tres ciclos (primavera- verano 2008-2010) para las variables TAS, bi y EF.

Table 3. Mean squares (SM) analysis of variance and statistical significance for 19 genotypes (Gen), evaluated in three cycles (spring-summer 2008-2010) for variables TAS, bi and EF.

FV	C.M. TAS			C.M. bi			C.M. EF		
	2008	2009	2010	2008	2009	2010	2008	2009	2010
Rep.	0.62 ^{ns}	59.5**	0.21 ^{ns}	0.049 ^{ns}	0.05 ^{ns}	0.02 ^{ns}	99.2 ^{ns}	1405*	180.2 ^{ns}
Gen	29.8**	54.3**	23.9**	0.12**	0.07**	0.31**	535**	1163**	1841**
Error	14.67	4.673	0.664	0.012	0.015	0.011	87.11	310.1	72.4
Media	66.57	83.28	60.21	0.762	0.306	0.683	73.07	47.59	53.78
C.V.%	5.75	2.59	1.35	14.79	40.04	15.23	12.77	37.00	15.81

Ns=no significativo; ***= diferencia significativa al 0.05 y 0.01 de probabilidad respectivamente; C.V.= porcentaje de coeficiente de variación.

Las poblaciones V115, 319 y 327 demostraron los valores más bajos de AUDPC, seguidas por el testigo LA2533 en los dos años en que se incluyó, seguida de la población 330 (Cuadro 4). El testigo comercial Río Grande en los tres años de evaluación mostró alta susceptibilidad al patógeno y como lo consigna CIP (2010), el AUDPC es una variable que calcula el área bajo la curva de infección real. Cuanto más alto es el AUDPC, más susceptible es la variedad.

Populations V115, 319 and 327 showed the lowest AUDPC values, followed by the control LA2533 in the two years in which it was included, and by the 330 population (Table 4). The commercial control Rio Grande showed a high susceptibility to the pathogen in the three assessed years. As is recorded by CIP (2010), the AUDPC is a variable that calculates the area under the curve of actual infection; the higher the AUDPC is, the more susceptible is the variety.

Cuadro 4. Medias de cinco variables indicadoras de resistencia a *Phytophthora infestans* de 19 poblaciones silvestres y dos testigos evaluados durante el ciclo agrícola primavera-verano, en los años 2008, 2009 y 2010. Zapopan, Jalisco, México.
Table 4. Means of five variables indicative of resistance to *Phytophthora infestans* of 19 wild populations and two controls evaluated during the spring-summer agricultural cycle, in the years 2008, 2009 and 2010. Zapopan, Jalisco, Mexico.

Geno-tipo	2008					2009					2010				
	AUDPC	rAUDPC	TAS (días)	bi	EF (%)	AUDPC	rAUDPC	TAS (días)	Bi	EF (%)	AUDPC	rAUDPC	TAS (días)	bi	EF (%)
V115	18.1a ¹	0.14 a	71.5 a	0.2 a	25 a	3.7ab	0.02ab	95 a	0.01 a	3 a	1.9 a	0.01 a	69 a	0.01 a	1ab
319	24.8ab	0.26ab	71.5 a	0.3ab	50ab	4.1ab	0.01ab	92ab	0.01 a	8ab	3.6 a	0.01 a	66ab	0.01 a	2 a
327	25.1ab	0.27ab	68.5 a	0.3ab	50ab	2.3 a	0.01 a	94 a	0.01 a	3 a	4.5ab	0.02 a	66ab	0.01ab	3.5 a
330	28.7ab	0.35abc	68.5 a	0.5abc	70bc	6.9abcd	0.06ab	92ab	0.1 a	25ab	17.5c	0.25ab	60cd	0.4abcd	32abcd
LA2533	-	-	-	-	-	12.5abcd	0.07ab	85bc	0.1 a	27ab	10.4b	0.09ab	63bc	0.1abc	12ab
114	36.1bcd	0.57bcd	67.0ab	0.7bcd	60ab	22.9 e	0.25ab	76de	0.5ab	62abc	19.6cd	0.32bcd	60cd	0.5cdef	20abc
84	39.8cde	0.69cde	65.5ab	0.8cde	74bc	22.5de	0.24ab	80cde	0.4ab	75bc	28.3efg	0.67efg	60cd	1.0ghi	77fg
102	39.4cde	0.67cde	64.0ab	0.7bcd	75bc	19.9cde	0.19ab	83cde	0.4ab	57abc	28.0efg	0.65efg	55ef	1.0ghi	75fg
128	39.5cde	0.67cde	67.0ab	0.8bcd	75bc	15.5abcd	0.11ab	85bc	0.2 a	45abc	25.5def	0.54cde	60cd	0.8efgh	65def
287	38.8cde	0.65cde	65.5ab	0.8bcd	67bc	22.7de	0.24ab	80cde	0.4ab	65abc	22.0cde	0.41cde	60cd	0.6defg	55cdef
44	42.7de	0.79de	65.5ab	0.9de	85bc	21.8ef	0.22ab	80cde	0.4ab	67abc	26.3def	0.57def	60cd	0.9efgh	67efg
69	42.9de	0.80de	67.0ab	0.9cde	82bc	17.4de	0.15ab	85bc	0.3 a	42abc	23.9cde	0.47cdef	60cd	0.7defg	62def
81	40.9de	0.72de	65.5ab	0.9cde	82bc	19.3bcde	0.18ab	80cde	0.3ab	45abc	28.7efg	0.69efg	57def	1.0ghi	80fg
90	40.7de	0.72de	65.5ab	0.8cde	80bc	19.4bcde	0.19ab	83cde	0.4ab	50abc	24.9def	0.51cdef	60cd	0.8defg	65def
132	41.7de	0.75de	67.0ab	0.9cde	80bc	19.9abcd	0.19ab	83cde	0.4ab	62abc	29.3fg	0.71fg	57def	1.0hi	85fg
135	43.7de	0.83de	67.0ab	1.0de	85bc	20.4abcd	0.20ab	83cde	0.4ab	62abc	27.8efg	0.65efg	58de	1.0ghi	80fg
260	41.0de	0.73de	68.5ab	0.8cde	80bc	18.5bcde	0.18ab	85bcd	0.3ab	52abc	23.1cde	0.44cdef	60cd	0.7defg	55cdef
267	40.7de	0.72cde	67.0ab	0.9cde	77bc	18.1abcd	0.17ab	83cde	0.3ab	45abc	26.9efg	0.60def	60cd	0.9fgh	70efg
280	41.2de	0.74de	70.0ab	0.9cde	80bc	14.3bcde	0.10ab	80cde	0.2 a	35abc	18.0c	0.27abc	60cd	0.4abcd	40bcde
285	42.4de	0.78de	67.0ab	1.0de	82bc	24.4cde	0.28 b	78cde	0.5ab	62abc	27.6def	0.63efg	58de	1.0gh	80fg
R. GDE	48.0e	1.00 e	52.5 b	1.1 e	100bc	39.0 f	0.72 c	75 e	0.8 b	100c	33.2 g	0.92 g	54 f	1.4 i	100 g
DSH	11.37	0.37	15.6	0.46	38	15.9	0.28	8.8	0.5	71.7	6.8	0.29	3.3	0.42	34.6

¹/DSH= valor de diferencia significativa honesta según prueba de Tukey ($\alpha \leq 0.05$); AUDPC= área relativa bajo la curva de desarrollo de la enfermedad, rAUDPC= área relativa bajo la curva de desarrollo de la enfermedad; TAS= tiempo de aparición de síntomas, bi: coeficiente de regresión y EF= evaluación final (días). % Medias con letras iguales, no difieren según prueba de Tukey ($\alpha \leq 0.05$).

Las demás poblaciones no fueron consistentes, ya que presentaron variación entre los ciclos evaluados con valores de AUDPC inferiores a la variedad Río Grande. El genotipo 114, presentó valores bajos en la variable AUDPC en 2008, valores altos en 2009 y valores intermedios en 2010 (Cuadro 4). Como lo indican Pérez *et al.* (2001) la resistencia y la variabilidad expresada en la resistencia sugieren también la presencia de genes mayores. Esta variación de la severidad en la infección de tizón tardío entre individuos es típica de las especies silvestres, independientemente de su nivel de resistencia al patógeno (Barbosa *et al.*, 2008).

Los valores de AUDPC, rAUDPC, TAS, bi y EF, estimados en las 19 poblaciones silvestres y en los dos testigos (Cuadro 4), claramente permiten separar los grupos con resistencia, tolerancia y susceptibilidad. Las colectas V115, 319, 327 y 330, se manifestaron como poblaciones de alta resistencia por las calificaciones inferiores obtenidas en estas variables, comparadas con el testigo. Y como se observa en el Cuadro 1, estas poblaciones fueron colectadas en Veracruz y Nayarit; en donde el clima predominante es de tipo cálido húmedo, con condiciones climáticas favorables para que tizón tardío se presente; originando que las poblaciones silvestres convivan con el patógeno y desarrollen genes de resistencia para lograr sobrevivir (Goodwin *et al.*, 1994; Grünwald *et al.*, 2000).

Y en el caso específico de las poblaciones que mostraron mayor susceptibilidad o resistencia baja, el clima predominante en las áreas donde fueron colectadas es de tipo seco y semiseco, lo que posiblemente genere que el patógeno tenga un comportamiento irregular durante los ciclos agrícolas, no permitiendo una convivencia específica de planta-patógeno que favorezca la acumulación de genes de resistencia durante la evolución de las poblaciones silvestres.

La variable TAS, apoya el comportamiento de las poblaciones resistentes, dado que los valores obtenidos indican que en este grupo los síntomas iniciales en respuesta al ataque de *P. infestans* se presentaron 10 días más tarde, con respecto de los otros genotipos incluyendo al testigo Río Grande. Esto puede indicar que se pueden tratar de poblaciones con resistencia no específica, de campo o resistencia horizontal. En general, la resistencia horizontal no evita que las plantas sean infectadas, sino que retarda el desarrollo de cada uno de los loci de infección en la planta, y por lo tanto, retrasa la propagación de la enfermedad y el desarrollo de epifitias en el campo (Lemus, 2009).

Other populations were not consistent, showing variation between the evaluated cycles, with lower AUDPC values than the Rio Grande variety. The genotype 114 presented low values for the AUDPC variable in 2008, high values in 2009 and intermediate values in 2010 (Table 4). As indicated by Pérez *et al.* (2001), the resistance, and the variability that is expressed in the resistance, suggest the presence of major genes. This variation in the severity of late blight infection among individuals is typical of wild species, regardless of their level of resistance to the pathogen (Barbosa *et al.*, 2008).

The AUDPC, rAUDPC, TAS, bi and FE values, estimated in the 19 wild populations and in the two controls (Table 4), clearly allow to distinguish the groups with resistance, tolerance and susceptibility. The collections V115, 319, 327 and 330 showed to be high resistance populations by the lower scores obtained for these variables, compared with the control. And, as shown in Table 1, these populations were collected in Veracruz and Nayarit, where the predominant climate is warm and humid, with climatic conditions favorable for the appearance of late blight, which forces wild populations to coexist with the pathogen and to develop resistance genes in order to survive (Goodwin *et al.*, 1994; Grünwald *et al.*, 2000).

In the specific case of the populations that showed a greater susceptibility or low resistance to the pathogen, the predominant climate in the areas where they were collected was of the dry and semi-dry types, which possibly makes the pathogen to behave irregularly during the agricultural cycles, not allowing a specific plant-pathogen coexistence that favors the accumulation of resistance genes during the evolution of wild populations.

The variable TAS supports the behavior of resistant populations, since the values obtained indicate that in this group the initial symptoms in response to the attack by *P. infestans* appeared 10 days later with respect to the other genotypes, including the Rio Grande control. This might indicate that populations with nonspecific field or horizontal resistance cannot be treated. In general, horizontal resistance does not prevent the plants from becoming infected, but retards the development of each of the loci of infection in the plant, and, therefore, delays the propagation of the disease and the development of epiphytotic outbreaks in the field (Lemus, 2009).

When comparing the percentage of disease severity reflected in the AUDPC across the three years assessed, it was observed that during 2008 the genotypes showed higher

Al comparar el porcentaje de severidad reflejado en la AUDPC mostrada a través de los tres años de evaluación por el ataque de *P. infestans*, se observó que durante 2008 los genotipos presentaron los valores más altos de severidad por el ataque de tizón tardío (Figura 1). En este año la mayoría de genotipos iniciaron con un porcentaje de severidad mayor al 50% en el primer muestreo realizado, y en la última evaluación alcanzaron una severidad promedio 80%. Mientras que en 2010 se inició con porcentajes de severidad promedio menores de 10% y mayores al 50%. En 2009 la mayoría de genotipos tuvieron una disminución de la severidad menor 10% durante el primer muestreo y 50% en el segundo muestreo; y a partir del tercer muestreo los genotipos susceptibles tuvieron una severidad mayor a 80%.

values of severity of late blight (Figure 1). Most genotypes began this year with a severity percentage greater than 50% in the first sampling, while in the last sampling the severity percentage had an average of 80%. 2010 began with average severity percentages lower than 10% and higher than 50%. In 2009 most genotypes showed a percentage severity lower than 10% in the first sampling and 50% in the second, while in the third sampling the susceptible genotypes had a severity percentage higher than 80%.

In 2009, 37.4 mm of rainfall were recorded during the month of August, 159.8 in September and 39.6 in October, while in 2008 these same months had 130.2, 226 and 50.2 mm rainfall respectively; for 2010 the values were 143, 178 and

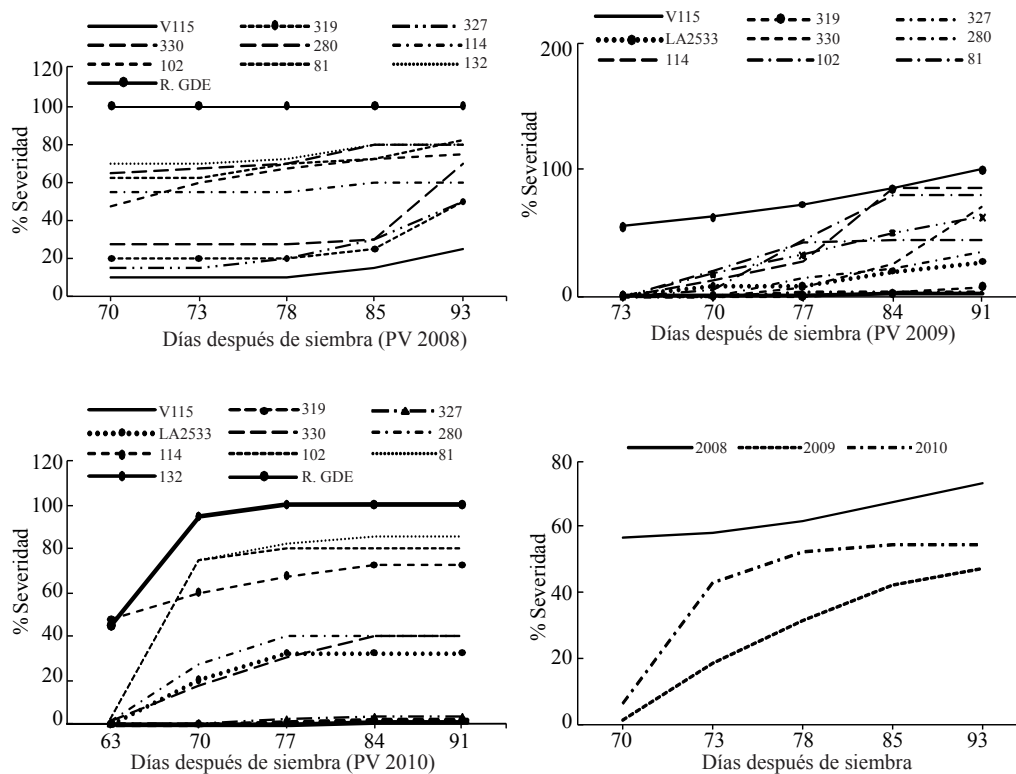


Figura 1. Porcentaje de severidad de algunos genotipos evaluados a diferentes tiempos de muestreo (2008, 2009 y 2010) y comportamiento medio del total de genotipos durante los tres ciclos agrícolas.

Figure 1. Percentage of severity of some genotypes evaluated at different sampling times (2008, 2009 and 2010), and average behavior of all genotypes during the three agricultural cycles.

En este año se registraron precipitaciones durante el mes de agosto de 37.4 mm, en septiembre de 159.8 y en octubre de 39.6; mientras que en 2008 en estos mismos meses se tuvieron precipitaciones de 130.2, 226 y 50.2 respectivamente y en 2010, la precipitación fue de 143, 178 y 7.20 mm respectivamente. Por lo que, estas diferencias en cantidad de lluvia, pueden haber influenciado para 2009 la severidad mostrada por los genotipos fueran menores en

7.20 mm of rainfall respectively. These differences in rainfall may have been a factor on the lower severity percentages shown by the genotypes in the first sampling dates of 2009 (Figure 1). In this year the blocking of the experiment was perpendicular to the entrance of the pathogen (south-north), which allowed the greater severity of the pathogen to be observed first in the border furrows, and, once the inoculum was established, the pathogen spread to the experiment blocks.

las primeras fechas de muestreo (Figura 1). Y debido a que en este año el bloqueo del experimento se hizo en forma perpendicular a la entrada del patógeno (orientación sur-norte), permitió que la mayor severidad del patógeno se observara primeramente dentro de los surcos borderos, y una vez establecido el inoculo, el patógeno se fue dispersando a los bloques del experimento.

En tanto que, en 2008 y 2010, las precipitaciones registradas durante estos meses favoreció la presencia de mañanas lluviosas y frías, creando un ambiente propicio para el desarrollo de tizón tardío y una mayor producción y diseminación de esporangios del patógeno (CIP, 2002).

Lo anterior, se justifica al encontrarse diferencias significativas entre bloques (repeticiones), así como el error experimental y coeficiente de variación más altos que los ciclos 2008 y 2010 (Cuadro 2). Al respecto Horneburg y Becker (2011), señalan que en pruebas de campo cuando las condiciones climáticas son desfavorables para *P. infestans* tiene un comportamiento irregular

Análisis de correlación

La variable AUDPC presentó correlaciones positivas y altamente significativas con las variables rAUDPC, y bi (Cuadro 5); con TAS y EF correlacionó con signo negativo y de manera significativa. Se presentó una alta correlación positiva entre rAUDPC y bi, confirmando alta asociación entre el área bajo la curva y el coeficiente de regresión lineal, por lo que ambas variables indican el comportamiento de la enfermedad y la respuesta de la planta, mientras que el patógeno y planta conviven hasta que el testigo susceptible muere.

Meanwhile, the rainfall recorded in the months of august, September and October of both 2008 and 2010 favored cold and rainy mornings, creating an environment conducive to the development of late blight and an increased production and dissemination of the pathogen sporangia (CIP, 2002).

This is supported by the finding of significant differences between blocks (replicates), and because the experimental error and the coefficient of variation is higher in 2009 than in the 2008 and 2010 cycles (Table 2). In this regard, Horneburg and Becker (2011) point out that *P. infestans* shows an irregular behavior in field tests when weather conditions are unfavorable to it.

Correlation analysis

The AUDPC variable showed positive and highly significant correlations with the rAUDPC and bi variables (Table 5); with TAS and FE it correlated negatively and significantly. There was a high positive correlation between rAUDPC and bi, confirming the existence of a high association between the area under the curve and the linear regression coefficient; hence, both variables indicate the behavior of the disease and the response of the plant while the pathogen and the plant coexist and until the susceptible control dies.

The correlations of TAS with AUDPC, rAUDPC and bi are highly significant but negative, indicating a high degree of association between the development of the disease and the time at which the genotypes start to show symptoms. Thus, long TAS imply low values of AUDPC, rAUDPC and bi. TAS serves as an indicator of the genotypes susceptible to the disease. The variable FE presented a highly significant

Cuadro 5. Coeficientes de correlación obtenidos en las variables AUDPC, TAS, Bi y rAUDPC, de los 19 genotipos evaluados para resistencia a *P. infestans* durante tres ciclos de evaluación.

Table 5. Correlation coefficients for the AUDPC, TAS, Bi and rAUDPC variables of the 19 genotypes evaluated for resistance to *P. infestans* during three evaluation cycles.

	TAS	Bi	rAUDPC	EF
AUDPC	-0.47321**	0.90429**	0.96702**	-0.39314**
TAS	---	-0.61332**	-0.60915**	0.17261 ^{ns}
bi		---	0.94629**	-0.41908**
rAUDPC			---	-0.41344**

AUDPC= área bajo la curva de desarrollo de la enfermedad; rAUDPC= área relativa bajo la curva de desarrollo de la enfermedad TAS= tiempo de aparición de síntomas; bi= coeficiente de regresión y EF= evaluación final. Ns= *,** $p \leq 0.001$ (no significativo, significativo y altamente significativo, respectivamente).

Las correlaciones de TAS con AUDPC, rAUDPC y bi, son altamente significativas pero de valor negativo lo que indica alto grado de asociación entre el desarrollo de la

and negative value with respect to AUDPC, rAUDPC and bi, so there was no close association between the final percentage of damage and the development of the disease,

enfermedad y el tiempo en que los genotipos comienzan a presentar síntomas. Así TAS largos implican valores bajos de AUDPC, rAUDPC y bi. La TAS funciona como indicador de aquellos genotipos susceptibles a la enfermedad. La variable EF, presentó un valor de alta significancia y negativa con AUDPC, rAUDPC y bi por lo que no hubo asociación estrecha entre porcentaje final de daño alcanzado y desarrollo de la enfermedad, posiblemente porque el desarrollo de la enfermedad no se da a la misma velocidad en el testigo susceptible que en las poblaciones, y de acuerdo a lo observado, la enfermedad avanza rápidamente en el testigo susceptible; mientras que en las poblaciones silvestres se presentó más paulatinamente.

Entre las variables EF y TAS no se encontró correlación, esto indica que el inicio de aparición de síntomas (TAS) no tiene una relación directa con la severidad final mostrada por los genotipos, ya que durante las evaluaciones se presentan un amplio rango de condiciones ambientales, deteniendo la enfermedad en la primera etapa y favoreciéndola cuando las condiciones sean favorables al desarrollo del patógeno.

Conclusiones

En el presente estudio se demostró que *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* es una especie que posee una amplia gama de poblaciones con bajo, medio y alto potencial de resistencia a *P. infestans*.

En las 19 poblaciones silvestres sometidas a infecciones naturales a *P. infestans*, las poblaciones V115, 319, 327 y 330 obtuvieron los niveles más altos de resistencia, las tres primeras alcanzaron los TAS más largos y valores menores en las otras variables, comparados con el testigo resistente LA2533. Dichas poblaciones identificadas como resistentes representan nuevas fuentes de resistencia para ser usadas en programas de mejoramiento genético de la especie.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Sistema Nacional de Recursos Fitogenéticos (SINAREFI) por el apoyo y confianza depositados a la red de jitomate. Al Tomato Genetics Resource Center University of California, Davis por facilitar la accesión LA2533.

possibly because in the susceptible control the development of the disease does not occur with the same speed than in the populations, and, according to what was observed, the disease progresses rapidly in the susceptible control, whereas in wild populations it occurs more gradually.

No correlation was found between the variables FE and TAS, which indicates that the onset of symptoms (TAS) has no direct bearing on the final disease severity shown by the genotypes, as there were a wide range of environmental conditions during the evaluations, some stopping the disease in the first stage and favoring it when the conditions were favorable to the development of the pathogen.

Conclusions

The present study showed that *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* is a species that has a wide range of populations with low, medium and high potential for resistance to *P. infestans*.

In the 19 wild populations subjected to natural infection with *P. infestans*, populations V115, 319, 327 and 330 had the highest levels of resistance; the first three had the longest TAS and the lowest values for the other variables, compared with the resistant control LA2533. These populations, identified as resistant, represent new sources of resistance for use in breeding programs for the species.

End of the English version



Literatura citada

- Álvarez, H. J. C.; Cortez, M. H. y García, R. I. 2009. Exploración y caracterización de poblaciones de jitomate (*Solanaceae*) en tres regiones de Michoacán, México. *Polibotánica*. 28:139-159.
- Barbosa, A. F.; Henriques da S, D. J.; Damiano, C. C. and Gomide, M. E. S. 2008. Inheritance of resistance to *Phytophthora infestans* (Peronosporales, Pythiaceae) in a new source of resistance in tomato (*Solanum* sp. (formerly *Lycopersicon* sp.)), Solanales, Solanaceae). *Genetics and Molecular Biology*. 31(2):493-497.
- Bautista, L. J.; Márquez, M. E.; Jaramillo, S.; Zapata, J. L.; Mazo, J. J. y Patiño, L. F. 1997. Determinación de Razas Fisiológicas y tipo de apareamiento de aislamientos de *Phytophthora infestans* (Mont) De Bary. *Revista Latinoamericana de la Papa*. 9(10):156-170.

- Brouwer, D. J. and St. Clair, D. A. 2004. Fine mapping of three quantitative trait loci for late blight resistance in tomato using near isogenic lines (NILs) and sub-NILs. *Theor Appl Genet.* 108:628-638.
- Campbell, C. L. and Madden, L.V. 1990. Introduction to plant disease epidemiology. John Wiley and Sons. New York, USA. 532 p.
- Cih, D. I. R.; Jaramillo, V. J. L.; Tomero, C. M.A. y Schwentesius, R. R. 2011. Caracterización de los sistemas de producción de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill) en el estado de Jalisco, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems.* 14(2):501-512.
- Centro Internacional de la Papa (CIP). 2002. Manual de las enfermedades más importantes de la papa en el Perú. International Potato Center, Lima, Perú. 5-13 pp.
- Centro Internacional de la Papa (CIP). 2010. Procedimientos para pruebas de evaluación estándar de clones avanzados de papa. Guía para Cooperadores Internacionales. International Potato Center, Lima, Perú. 48-52 pp.
- Chávez, S. J. L.; Carrillo, R. J. C.; Vera, G. A. M.; Rodríguez, G. E. y Lobato, O. R. 2011. Utilización actual y potencial del jitomate silvestre en México. Subsistema Nacional de Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura (SINAREFI), Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, CIIDIR-Unidad de Oaxaca del Instituto Politécnico Nacional e Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca, Oaxaca, México. 72 p.
- Chetelat, R. T. and Rick, C. M. 1998. Wild species stock list. *Rep Tomato Genetics Coop.* 48:71-92.
- Chunwongse, J.; Chunwongse, C.; Black, L. and Hanson, P. 1998. Mapping of the Ph-3 gene for late blight from *L. pimpinellifolium* L3708. *TGC Reports.* 48:13-16.
- Estadísticas de producción de cultivos. (FAOSTAT). 2011. <http://faostat.fao.org/site/567/DesktopDefault.aspx?PageID=567> (consulta mayo, 2011).
- Fontem, D. A.; Olanyab, O. M.; Tsopmbeng, G. R. and Owona, M. A. P. 2005. Pathogenicity and metalaxyl sensitivity of *Phytophthora infestans* isolates obtained from garden huckleberry, potato and tomato in Cameroon. *Crop Protection.* 24:449-456.
- Foolad, M. R.; Merk, H. L. and Ashrafi, H. 2008. Genetics, genomics and breeding of late blight and early blight resistance in tomato. *Crit. Rev. Plant. Sci.* 27(2):75-107.
- Frías, T. G. A.; Muñiz, V. J. A.; Parga, T. V. M. y Flores, O. A. 2001. Reacción de 18 genotipos de papa (*Solanum tuberosum*) a los tizones tardío y temprano y evaluación de la diversidad de razas de *Phytophthora infestans* en Coahuila y Nuevo León. *Rev. Mex. Fitopatol.* 19:19-22.
- Fry, W. E. 1978. Quantification of general resistance of potato cultivars and fungicide effects for integrated control of potato late blight. *Phytopathology.* 68:1650-1655.
- Fry, W. E.; Goodwin, S. B.; Dyer, A. T.; Matuszak, J. M.; Drenth, A.; Tooley, P. W.; Sujkowski, L. S.; Koh, Y. J.; Cohen, B. A.; Spielman, L. J.; Deahl, K. L.; Inglis, D. A. and Sandlan, K. P. 1993. Historical and recent migrations of *Phytophthora infestans*, chronology, pathways, and implications. *Plant Dis.* 77:653-661.
- Goodwin, B. S.; Cohen, A. B.; Deahl, K. L. and Fry, W. E. 1994. Migration from Northern Mexico as the probable cause of recent genetic changes in populations of *Phytophthora infestans* in the United States and Canada. *Phytopathology.* 84:553-558.
- Goodwin, B. S. and Drenth, A. 1997. Origin of the A2 mating type of *Phytophthora infestans* outside México. *Phytopathology.* 87(10):992-999.
- Goodwin, B. S.; Smart, C. D.; Sandrock, R. W.; Deahl, K. L.; Punja, Z. K. and Fry, W. E. 1998. Genetic change within populations of *Phytophthora infestans* in the United States and Canada during 1994 to 1996: role of migration and recombination. *Phytopathology.* 88:939-949.
- Grünwald, N. J.; Rubio, C. O. A. and Fry, W. E. 2000. Potato late-blight management in the Toluca Valley: Forecasts and resistant cultivars. *Plant Dis.* 84:410-416.
- Henfling, J. W. 1987. Late Blight of potato: *Phytophthora infestans*. Technical Information Bulletin 4. International Potato Center, Lima, Peru. 25 p.
- Horneburg, B. and Becker, H. C. 2011. Selection for *Phytophthora infestans* field resistance in the F2 generation of organic outdoor tomatoes. *Euphytica.* 180:357-367.
- Irzhansky, I. and Cohen, Y. 2006. Inheritance against *Phytophthora infestans* in *Lycopersicon pimpinellifolium* L3707. *Euphytica.* 149:309-316.
- Jaime, G. R.; Oru, T. V.; Félix, G. R.; Trinidad, C. H.; Van Etten, D. and Nelson, M. R. 2001. Spatial analysis of *Phytophthora infestans* genotypes and late blight severity on tomato and potato in the Del Fuerte Valley using geostatistics and geographic information systems. *Phytopathology.* 91:1156-1165.
- Judelson, H. S. and Blanco, F. A. 2005. The spores of *Phytophthora*: weapons of the plant destroyer. *Nature Rev. Microbiol.* 3:47-58.
- Kole, C.; Ashrafi, H. and Foolad, M. 2006. Identification and molecular mapping of new R gene, Ph-4, conferring resistance to late blight in tomato. *Solanaceae Conference*, University of Wisconsin, Madison. Abstract 449.
- Lemus, I. Y. 2009. Genética de la resistencia a las enfermedades en plantas hortícolas. *Temas de Ciencia y Tecnología.* 39(13):41-44.
- Li, J.; Liu, L.; Bai, Y.; Finkers, R.; Wang, F.; Du, Y.; Yang, Y.; Xie, B.; Visser, G. F. R. and Van Heuden, W. A. 2011. Identification and mapping of quantitative resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in *Solanum habrochaites* LA1777. *Euphytica.* 179:427-438.
- Moreau, P.; Thoquet, P.; Olivier, J.; Laterrot, H. and Grimsley, N. 1998. Genetic mapping of Ph-2, a single locus controlling partial resistance to *Phytophthora infestans* in tomato. *Molecular Plant-Microbe Interactions.* 11:259-269.
- Niederhauser, J. S. 1991. *Phytophthora infestans*: The Mexican connection. In: *Phytophthora*. J. A. Lucas, R.C. Shattock, D.S. Shaw, and L.R. Cooke (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. 24-45 pp.
- Páez, O.; Valverde, R.; Gómez, L. y Brenes, A. 2005. Diversidad genética de aislamientos de *Phytophthora infestans* en plantaciones de papa en Costa Rica con el uso de RAPDS. *Agronomía Costarricense.* 29:41-55.
- Pérez, W.; Salas, A.; Raymundo, R.; Huaman, Z.; Nelso, R. and Bonierbale, M. 2001. Evaluation of wild potato species for resistance to late blight. Lima, Peru. CIP Program report 1999-2000. 49-62 pp.
- Rick, C. and Chetelat, R. 1995. Utilization of related wild species for tomato improvement. *Acta Hort.* 412:21-38.
- Sánchez, P. P.; Oyama, K.; Nuñez, F.; Formoni, J.; Hernández, V. S.; Márquez, G. J. and Garzón, T. J. A. 2006. Sources of resistance to whitefly (*Bemisia* spp.) in wild populations of *Solanum lycopersicon* var. *cerasiforme* (Dunal). Spooner, G. J. and Anderson, R. K. Jansen in Northwestern México. *Genetic Res. Crop Evol.* 53:711-719.

- Statistical Analysis System (SAS) Institute. 2001. SAS Institute, Inc. 2001. Statistical Analysis System for window. Release 8.1. Cary, N.C. USA.
- Scott, J. W. and Gardner, R. G. 2007. Breeding for resistance to fungal pathogens. *In*: Razdan, M. K. and Mattoo, A. K. (eds.). Genetic Improvement of Solanaceous Crops. 2:422-485.
- Shaner, G. and Finney, R. E. 1977. The effect of nitrogen fertilization on the expression of slow-mildewing resistance in Knox wheat. *Phytopathology*. 67:1051-1056.
- Smart, C. D.; Tanksley, S. D.; Mayton, H. and Fry, W. E. 2007. Resistance to *Phytophthora infestans* in *Lycopersicon pennellii*. *Plant Dis.* 91:1045-1049.
- Spielman, L. J.; Drenth, A.; Davidse, L. C.; Sujkowski, L. J.; Gu, W.; Tooley, P. W. and Fry, W. E. 1991. A second worldwide migration and population displacement of *Phytophthora infestans*. *Plant Pathology*. 40:422-430.
- Steiner, A. A. 1984. The universal nutrient solution. *In*: Proc 6th Int. Cong. Soilless Cult. 633-649 pp.
- Tooley, P. W.; Fry, W. E and Villareal, M. J. 1985. Isozyme characterization of sexual and asexual *Phytophthora infestans* population. *J. Hered.* 76: 431-435.
- Zúñiga, L. N. L.; Molina, G. J. D.; Cadena, H. M. A. y Rivera, P. A. 2000. Resistencia al tizón tardío de la papa (*Phytophthora infestans*) en cruzamientos de cultivares y clones de papa (*Solanum tuberosum* L.). *Rev. Mex. Fitopatol.* 18:1-9.