

Pathosystem *Solanum lycopersicum*-*Phytophthora infestans* in Chapingo, Mexico. Expected, observed and simulated

Patosistema *Solanum lycopersicum*-*Phytophthora infestans* en Chapingo, México. Esperado, observado y simulado

Lucio Delesma-Morales, Héctor Lozoya-Saldaña*, J. Enrique Rodríguez-Pérez, Departamento de Fitotecnia, Universidad Autónoma Chapingo, Km 38.5 Carretera México-Texcoco, Chapingo, Estado de México, C.P. 56230, México; Jaime B. Díaz-de la Cruz, Probiobiodiversidad AC, Manuel Gonzalez 219A, Texcoco, Estado de México, C.P. 56116, México. * Autor para correspondencia: picti87@gmail.com

Recibido: 29 de Octubre, 2019.

Aceptado: 27 de Noviembre, 2019.

Delesma-Morales L, Lozoya-Saldaña H, Rodríguez-Pérez JE and Díaz-de la Cruz JB. 2020. Pathosystem *Solanum lycopersicum*-*Phytophthora infestans* in Chapingo, Mexico. Expected, observed and simulated. Mexican Journal of Phytopathology 38(1): 40-61.

DOI: 10.18781/R.MEX.FIT.1910-5

Primera publicación DOI: 09 de Diciembre, 2019.

First DOI publication: December 09, 2019.

Resumen. *Phytophthora infestans* es afectado por factores bióticos y abióticos que pueden hacer variar su patogenicidad. En tierras altas de México, la variabilidad genética de *P. infestans*, bajas temperaturas, alta humedad relativa y luz favorecen su expresión e influyen en la eficacia de la infección. Este trabajo analizó el progreso de infección de *P. infestans* respecto a lo esperado, observado y simulado durante dos ciclos de campo en Chapingo, México, con el objetivo de documentar y cuantificar el progreso de la infección foliar por *P. infestans* en diferentes líneas de jitomate con diferentes niveles de resistencia. Así como validar un modelo predictivo.

Abstract. *Phytophthora infestans* is affected by biotic and abiotic factors that can vary its pathogenicity. In the highlands of Mexico, the genetic variability of *P. infestans*, low temperatures, high relative humidity and light favor its expression and influence the efficacy of the infection. This work analyzed the progress of infection of *P. infestans* with respect to the expected, observed and simulated during two field cycles in Chapingo, Mexico, with the objective of documenting and quantifying the progress of foliar infection by *P. infestans* in different lines of Tomato with different levels of resistance. As well as validate a predictive model. With the record of 10 years of meteorological data, five situations were predicted with four to ten cycles of infection from 8 to 13 h each. Compared to the predictions, the observed effect of area under the disease progress curve (AUDPC) and its components (RAUDPC and RaRAUDPC) were significant, with low coefficient of variation. It is concluded that among the expected, observed and simulated scenarios there is a close relationship to predict epidemics of *P. infestans*. This confirms that LATEBLIGHT is useful for simulating and

Con el registro de 10 años de datos meteorológicos, se predijeron cinco situaciones con cuatro a diez ciclos de infección de 8 a 13 h cada uno. En comparación con las predicciones, el efecto observado de área bajo la curva de progreso de la enfermedad (AUDPC) y sus componentes (RAUDPC y RaRAUDPC) fueron significativos, con bajo coeficiente de variación. Se concluye que entre los escenarios esperados, observados y simulados existe una estrecha relación para predecir epidemias de *P. infestans*. Esto confirma que LATEBLIGHT es útil para simular y predecir la epidemia de tizón tardío, en condiciones atmosféricas de Chapingo.

Palabras clave: susceptibilidad, resistencia, tizón tardío, escenarios de infección

La cantidad y calidad de la producción en el cultivo de jitomate disminuye por efecto de las enfermedades provocando pérdidas millonarias (Johnson *et al.*, 2015; Collinge *et al.*, 2010; Saville *et al.*, 2015; Childers *et al.*, 2015). La interacción patógeno-hospedero es afectada por factores bióticos y abióticos. Los primeros incluyen resistencia, heterogeneidad y demografía del hospedero, así como densidad, frecuencia y relación genética de genotipos del patógeno coexistente (Zhan y McDonald, 2013). El principal patógeno del jitomate es *Phytophthora infestans* y diversos factores pueden incrementar su patogenicidad (Dudler, 2013; Schornack *et al.*, 2013; Berdúo-Sandoval *et al.*, 2019). La migración de sus dos tipos de apareamiento (A1 y A2) provocan su reproducción sexual incrementando su variabilidad genética (Skelsey *et al.*, 2009). En tierras altas de México, la variabilidad genética de *P. infestans*, bajas temperaturas (10-15 °C) y alta humedad relativa (> 90% 10 h día⁻¹) son favorables para su expresión patogénica (Díaz *et al.*, 2014). El patrón de dispersión del patógeno también depende

predicting the late blight epidemic, under Chapingo atmospheric conditions.

Key words: Resistance, Susceptibility, Lateblight, Scenario of infection

The amount and quality of production in tomato crops has diminished due to diseases, causing extremely costly losses (Johnson *et al.*, 2015; Collinge *et al.*, 2010; Saville *et al.*, 2015; Childers *et al.*, 2015). The pathogen-host interaction is affected by biotic and abiotic factors. The former include resistance, heterogeneity and demography of the host, as well as density, frequency, and the genetic relation between genotypes of the coexisting pathogen (Zhan and McDonald, 2013). The main pathogen of the tomato is *Phytophthora infestans* and diverse factors can increase its pathogenicity (Dudler, 2013; Schornack *et al.*, 2013; Berdúo-Sandoval *et al.*, 2019). The migration of its two mating types (A1 and A2) lead to its sexual reproduction, increasing its genetic variability (Skelsey *et al.*, 2009). In the highlands of Mexico, the genetic variability of *P. infestans*, low temperatures (10-15 °C) and high relative humidity (> 90% 10 h día⁻¹) are favorable for its pathogenic expression (Díaz *et al.*, 2014). The dispersal pattern of the pathogen also depends on the location of the field, spatial distribution, duration of the survival of spores (Skelsey *et al.*, 2010), and solar radiation (Skelsey *et al.*, 2009). The release of sporangia is broadly and directly related to low levels of solar radiation, temperature and a high relative humidity (Díaz *et al.*, 2014).

Temperature and relative humidity have a significant impact on the development of late blight. Differential effects such as rainfall, wind, relative humidity, temperature and light can influence the efficiency of sporangia to trigger the infection (Ojiambo *et al.*, 2015), and are therefore important

de la ubicación del campo, distribución espacial, duración de supervivencia de esporas (Skelsey *et al.*, 2010), y radiación solar (Skelsey *et al.*, 2009). La liberación de esporangios está correlacionada estrecha y directamente con niveles bajos de radiación solar, temperatura y alta humedad relativa (Díaz *et al.*, 2014).

La temperatura y humedad relativa tienen un impacto significativo en el desarrollo del tizón tardío. Los efectos diferenciales, como lluvia, viento, humedad relativa, temperatura y luz pueden influir en la eficacia de esporangios para iniciar la infección (Ojiambo *et al.*, 2015) siendo importantes para la epidemiología y manejo de la enfermedad (Danies *et al.*, 2013). En condiciones climáticas favorables para el patógeno, el cultivo de jitomate puede destruirse en cuestión de días (Hu *et al.*, 2012) y cuando las condiciones son desfavorables puede reducirse su incidencia y/o severidad (Bostock *et al.*, 2014). Predecir la enfermedad necesita una sólida comprensión de la relación entre datos climáticos y desarrollo de la enfermedad (Yuen y Mila, 2015). “LATEBLIGHT” es un modelo predictivo que evalúa enfermedades policíclicas de hojas y predice el nivel de resistencia genética (Forbes *et al.*, 2008; Yuen y Forbes, 2009). Estudios no definen el momento y la cantidad de infección inicial por varias razones, incluidas las limitaciones de tiempo relacionadas con el inicio de la epidemia después del trasplante (Andrade-Piedra *et al.*, 2005a; Díaz *et al.*, 2014). El área bajo la curva de progreso de la enfermedad (AUDPC) permite cuantificar el grado de resistencia genética a *P. infestans* en condiciones de campo, a través de la estimación del área bajo la curva de infección real. AUDPC relativo (RAUDPC) se usa para comparar el progreso de la enfermedad en diferentes condiciones ambientales o cuando se comparan más de una estación de crecimiento (Díaz *et al.*, 2014).

Phytophthora infestans exhibe un amplio rango de diversidad genética en Chapingo, México

for the epidemiology and the management of the disease (Danies *et al.*, 2013). Under favorable weather conditions for the pathogen, the tomato crop can be destroyed in a matter of days (Hu *et al.*, 2012) and when conditions are unfavorable, its incidence and/or severity can be reduced (Bostock *et al.*, 2014). Predicting the disease requires a solid comprehension of the relation between weather data and the development of the disease (Yuen and Mila, 2015). “LATEBLIGHT” is a predictive model that evaluates polycyclic leaf diseases and predicts the level of genetic resistance (Forbes *et al.*, 2008; Yuen and Forbes, 2009). Studies do not define the moment and amount of initial infection for several reasons, including the time limitations related to the beginning of the epidemic after transplanting (Andrade-Piedra *et al.*, 2005a; Díaz *et al.*, 2014). The Area Under the Disease Progress Curve (AUDPC) helps quantify the genetic resistance to *P. infestans* under field conditions, by estimating the real area under the curve of the disease. The Relative AUDPC (RAUDPC) is used to compare the progress of the disease under different environmental conditions, or when comparing more than one growth season (Díaz *et al.*, 2014)

Phytophthora infestans displays a wide range of genetic diversity in Chapingo, Mexico (Alarcón-Rodríguez *et al.*, 2014). This region has a wide season of constant summer rains, which guarantees the natural infection of late blight. Under these conditions and evaluating the genetic resistance of various tomato lines, the present study was carried out with the aim of documenting the progress of the foliar infection caused by *P. infestans* in different lines of tomato with different levels of genetic resistance under three scenarios: (1) expected, based on the AUDPC derived from the historical means of variables; (2) direct observations in the field and (3) simulated, using the predictive mathematical model “LATEBLIGHT,” version LB2004.

(Alarcón-Rodríguez *et al.*, 2014). Esta región tiene una temporada de lluvias de verano constante, lo que garantiza la infección natural del tizón tardío. Bajo estas condiciones y evaluando la resistencia genética de varias líneas de jitomate, se realizó el presente estudio con el objetivo de documentar y cuantificar el progreso de la infección foliar por *P. infestans* en diferentes líneas de jitomate con diferentes niveles de resistencia genética, bajo tres escenarios: (1) esperado, basado en el AUDPC derivado de promedios históricos de variables; (2) observaciones directas de campo, y (3) simulado, utilizando el modelo matemático predictivo “LATEBLIGHT” versión LB2004.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio. Chapingo se encuentra a 2,250 m sobre el nivel del mar (19° 30' latitud norte y 98° 53' longitud oeste) en el Estado de México. Tiene clima Cb (Wo) con temperatura anual promedio de 15.2 °C y precipitación anual de 635.5 mm (García, 1987). Las temporadas de cultivo en esta región dependen de la lluvia y se extienden desde mediados de junio hasta mediados de octubre.

Patosistema Jitomate/Tizón. El patosistema de *P. infestans*-jitomate se estudió bajo condiciones climáticas de Chapingo, Estado de México durante dos ciclos de cultivo (2017 y 2018) en un periodo de cinco semanas que comprendieron los meses de agosto y septiembre, utilizando tres escenarios: (1) esperado, (2) observado y (3) simulado. En el experimento se utilizó un control (río grande) y seis líneas de jitomate (L-03, L-51, L-72, L-92, L-43, L-77). El escenario esperado consiste en la obtención de la cantidad de posibles ciclos de infección de *P. infestans* que podrían existir durante el ciclo de cultivo. Este se obtiene del análisis

MATERIALS AND METHODS

Site of study. Chapingo is located at 2,250 m over sea level (19° 30' latitude north and 98° 53' longitude west), in the State of Mexico. Its weather is Cb (Wo) with an annual average temperature of 15.2 °C and an annual rainfall of 635.5 mm (García, 1987). Planting seasons in this region depend on rainfalls and last from mid-June to mid-October.

Tomato/blight pathosystem. The *P. infestans*-tomato pathosystem was studied under the weather conditions in Chapingo, State of Mexico during two planting cycles (2017 and 2018) in a period of five weeks, which ran between the months of August and September, using three scenarios: (1) expected, (2) observed and (3) simulated. In the experiment, we used a control (Rio grande) and six tomato lines (L-03, L-51, L-72, L-92, L-43, L-77). The expected scenario consisted in obtaining the amount of possible *P. infestans* infection cycles that could exist during the planting cycle. This is obtained from analyzing the association of weather variables with factors that influence the progress of *P. infestans* (Díaz *et al.*, 2014). The observed scenario is the progress of the real infection of *P. infestans* during a particular plantation cycle. This consists of the evaluation of readings of the infection of the foliage using the Henfling scale to obtain the AUDPC (Henfling, 1987). The simulated scenario consists of the prediction of the AUDPC using the “LATEBLIGHT” algorithm, which is executed with the supply of data on weather parameters, resistance of the host and epidemiological variables (Díaz *et al.*, 2014; Andrade-Piedra *et al.*, 2005b; Andrade-Piedra *et al.*, 2005c).

Agronomic crop management. In 2017, seeds were planted on May 23 and transplanted on June 21. On both dates, seeds were planted in

de la asociación de variables meteorológicas con factores que influyen en el progreso de *P. infestans* (Díaz *et al.*, 2014). El escenario observado es el progreso de infección real de *P. infestans* durante un ciclo de cultivo determinado. Este consiste en la evaluación de lecturas de infección del follaje utilizando la escala de Henfling para así obtener el AUDPC (Henfling, 1987). El escenario simulado consiste en la predicción del AUDPC utilizando el algoritmo “LATEBLIGH” el cual se ejecuta con el suministro de datos de parámetros climáticos, resistencia del hospedero y variables epidemiológicas (Díaz *et al.*, 2014; Andrade-Piedra *et al.*, 2005b; Andrade-Piedra *et al.*, 2005c).

Manejo agronómico del cultivo. En 2017 la semilla se sembró el 13 de mayo y fueron trasplantadas el 16 de junio. En 2018 la semilla se sembró el 14 de mayo y trasplanto el 21 de junio. En ambas fechas la semilla se plantó en charolas de unicel de 200 cavidades. El trasplante para ambas fechas se realizó en unidades experimentales conformadas por tres surcos con un área de 12 m² de cada unidad experimental. El experimento se ubicó en el lote X-2 del campo agrícola experimental Xaltepa de la Universidad Autónoma Chapingo. Se realizaron riegos de auxilio cuando el cultivo lo requería mediante la utilización de cintilla (calibre ocho mil, con goteros cada 20 cm y con un gasto por emisor de 1.02 litro•h⁻¹.); se aplicó fertilización granulada N, P, K (46-00-00; 18-46-00; 00-00-60). Se aplicó fertilización foliar de micro elementos (Tradecorp AZ). Para el control de plagas se aplicó flonicamid y cipermetrina. El control de malezas fue manual. De acuerdo a la etapa fenológica del cultivo se le dio soporte a la planta con rafias de nilón.

Escenario esperado. Se analizaron seis variables meteorológicas sobre el desarrollo del tizón tardío (Cuadro 1), mediante la aplicación regresión lineal

styrofoam trays with 200 holes. The transplants for both dates were carried out in experimental units composed of three furrows, with an area of 12 m² in each experimental unit. The experiment was located in lot X-2 of the Xaltepa experimental field of the Autonomous University Chapingo. The auxiliary irrigations were performed using a drip tape (caliber eight thousand, with drippers every 20 cm and a flow of 1.02 L h⁻¹ per emitter) when required by the crop; granulated N, P, K fertilizer was applied (46-00-00; 18-46-00; 00-00-60). Foliar fertilizer of microelements was applied (Tradecorp AZ). For pest control, we applied flonicamid and cypermethrin. Weed control was performed by hand. Depending on the phenological stage of the crop, the plant was provided support with nylon raffias.

Expected scenario. Six weather variables (Table 1) on the development of late blight were analyzed by multiple linear regression (SAS, 2002). The selection of the best model, with a minimum independence variability, was based on the criterion of the highest determination coefficient. The weather data were related with conditions that can impact the survival, permanence and dissemination of *P. infestans* (Andrade-Piedra *et al.*, 2005c; Iglesias *et al.*, 2010; Johnson *et al.*, 2009; Morales *et al.*, 2011; Nowicki *et al.*, 2012; Skelsey *et al.*, 2009; Skelsey *et al.*, 2010). Temperature (T), relative humidity (RH) and solar radiation (SR) were chosen to determine the expected scenarios, considering their greatest contribution to the development of the disease.

Observed scenario. Six tomato lines were evaluated, along with a control and two levels of susceptibility (S = susceptible, R = resistant, C= control); L-03 (S), L-51 (S), L-72 (S), L-92(S), L-43 (R), L-77(R), and Rio grande (C) (Leyva *et*

Cuadro 1. Valores límites mínimos y máximos de los intervalos de las variables meteorológicas registradas de Junio 1 a septiembre 30, de 2007 a 2016 en Chapingo, México.

Table 1. Maximum and minimum limit values of the intervals of the weather variables registered between June 1 and September 30, 2007 to 2016 in Chapingo, Mexico.

Variable	Abreviación	Unidad	80%≤HR≤90% Rango	HR>90% Rango
Temperatura	T	°C	12.7-17.6	12.7-16.3
Punto de rocío	PR		12.1-16.7	12.3-16
Precipitación	PP	mm	0-47.1	2.8-21.4
Velocidad del viento	VV	ms ⁻¹	0-1	0-1.5
Velocidad máxima del viento	VMV	ms ⁻¹	0-1	0-6.3
Radiación solar acumulada	RS	W m ²	3018 ^y	1701 ^z

^y acumulado durante 23.5 h, de 00:00 a 23:30, 3,606 W m⁻² ≈ 12.982 MJ m⁻² ♦ ^y acumulado durante 23.5 h, de 00:00 a 23:30, 3,606 W m⁻² ≈ 12.982 MJ m⁻²

^z acumulado durante 3 h, de 06:00 a 09:00, 1,025 W m⁻² ≈ 3.69 MJ m⁻² ♦ ^z acumulado durante 3 h, de 06:00 a 09:00, 1,025 W m⁻² ≈ 3.69 MJ m⁻²

múltiple (SAS, 2002). La selección del mejor modelo, con variabilidad mínima de independencia, se basó en el criterio del coeficiente de determinación más alto. Los datos meteorológicos se asociaron con condiciones que influyen en la supervivencia, permanencia y diseminación de *P. infestans* (Andrade-Piedra *et al.*, 2005c; Iglesias *et al.*, 2010; Johnson *et al.*, 2009; Morales *et al.*, 2011; Nowicki *et al.*, 2012; Skelsey *et al.*, 2009; Skelsey *et al.*, 2010). Temperatura (T), humedad relativa (HR) y radiación solar (RS) fueron seleccionadas para determinar los escenarios esperados considerando su mayor contribución al desarrollo de la enfermedad.

Escenario observado. Se evaluaron seis líneas de jitomate y un control con dos niveles de susceptibilidad (S = susceptible, R = resistente, C= control); L-03 (S), L-51 (S), L-72 (S), L-92(S), L-43 (R), L-77(R), y río grande (C) (Leyva *et al.*, 2013). Durante el ciclo del cultivo se fertilizaron las plantas, se realizó el control de malezas y plagas. En campo fueron evaluados con un diseño experimental de bloques completos al azar con cuatro repeticiones (5 m de largo, 0.80 m entre filas y 0.40 m entre plantas). Las lecturas semanales de infección de follaje

al., 2013). During the planting cycle, the plants were fertilized and the pest and weed controls were carried out. They were evaluated in the field with a complete random block experimental design with four repetitions (5 m in length, 0.80 m between furrows and 0.40 m between plants). The weekly readings of foliar infection were evaluated with the Henfling scale (Henfling, 1987) for a five-week period between August and September, 2017 and 2018, once the pathogen appeared naturally. Based on the initial symptoms after transplanting, the AUDPC was calculated progressively (Shaner and Finney, 1977). The values derived from AUDPC were used to calculate the RAUDPC (Fry, 1978; Bonierbale *et al.*, 2010). Finally, the RAUDPC values were used to calculate the RaAUDPC, using line 92 as the reference, which was possible during the experiment, following the procedure described by Yuen and Forbes (2009) and Taipe *et al.* (2011).

Simulated scenario. An algorithm named LATEBLIGH was produced using “SAS for Windows 9.0” (SAS, 2002) considering the weather parameters and the level of the host

se evaluaron con la escala de Henfling (Henfling, 1987) en un periodo de cinco semanas comprendidas entre agosto y septiembre de los años 2017 y 2018 una vez que el patógeno se presentó de forma natural. Con base en síntomas iniciales después del trasplante, el AUDPC se calculó progresivamente (Shaner y Finney, 1977). Los valores derivados del AUDPC se usaron para calcular RAUDPC (Fry, 1978; Bonierbale *et al.*, 2010). Finalmente, los valores de RAUDPC se usaron para calcular RaAUDPC, utilizando como referencia la línea 92 que fue susceptible durante el experimento, siguiendo el procedimiento descrito por Yuen y Forbes (2009) y Taipe *et al.* (2011).

Escenario simulado. Se elaboró un algoritmo denominado LATEBLIGH en el “Sistema SAS para Windows 9.0” (SAS, 2002) considerando parámetros climáticos y nivel de resistencia del hospedero dentro de 2.4 m² de plantas de jitomate, basado en formularios reportados por Díaz *et al.* (2014).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Escenarios esperados. Al seleccionar el modelo de regresión lineal múltiple para la realización de los escenarios esperados se encontró que temperatura (T), humedad relativa (HR) y radiación solar (RS) fueron variables independientes que presentaron el mayor coeficiente de determinación ($R^2 = 0.44$). Estas variables están asociadas con la presencia, diseminación y efectividad de *P. infestans*. Se registraron variables meteorológicas en un periodo de 10 años (2007-2016) y se promediaron en el gráfico de tendencia. En el Cuadro 1, se muestran los registros promedio mínimo y máximo de variables meteorológicas derivadas de la aplicación de dos criterios de selección para HR ($80\% \leq HR \leq 90\%$ y $HR > 90\%$). El límite superior de los registros promedio

resistente del hospedero dentro de 2.4 m² de plantas de jitomate, basado en los datos reportados por Díaz *et al.* (2014).

RESULTS AND DISCUSSION

Expected scenarios. When selecting the multiple regression model for the execution of the expected scenarios, temperature (T), relative humidity (RH) and solar radiation (SR) were found to be independent variables that presented the highest coefficient of determination ($R^2 = 0.44$). These variables are related to the presence, dissemination and effectiveness of *P. infestans*. Weather variables were recorded for a 10-year period (2007-2016) and averaged out in the tendency graph. Table 1 shows the minimum and maximum average records for weather variables derived from the application of two selection criterion for RH ($80\% \leq RH \leq 90\%$ and $RH > 90\%$). The upper limit of the average T, RH and SR records under the criterion of the $80\% \leq RH \leq 90\%$ was used to explain both the variability and the effect of these variables on the development of late blight. This comparison was made using the weather parameters for the expected scenarios with RH for 23.5 h and T 15.9 °C favoring the presence, dissemination and effectiveness of *P. infestans*, in comparison with the upper levels of the mean (Andrade-Piedra, *et al.*, 2005c; Iglesias *et al.*, 2010). Based on the conditions obtained through T, RH and SR as the best multiple linear model, highest peak fluctuation and selection criterion $80\% \leq RH \leq 90\%$, five expected scenarios were identified, with ranges of four to ten infection cycles of variable lengths ranging from 6 to 12 h by night, dawn and sunrise (19:00 to 08:00). Figure 1 shows the infection cycles of the expected scenarios (I to V). The tendency curves (high and low peaks) are joined for the three variables (T, RH and SR). Both the beginning and the end of each

de T, HR y RS bajo el criterio del $80\% \leq RH \leq 90\%$ se utilizó para explicar tanto la variabilidad como el efecto de estas variables en el desarrollo del tizón tardío. Esta comparación se hizo utilizando los parámetros meteorológicos para los escenarios esperados con HR durante 23.5 h y T 15.9 °C favoreciendo la presencia, difusión y efectividad de *P. infestans*, en comparación con los límites superiores de la media (Andrade-Piedra, *et al.*, 2005c; Iglesias *et al.*, 2010). Basado en las condiciones obtenidas a través de T, HR y RS como el mejor modelo lineal múltiple, mayor pico fluctuación y selección de criterio $80\% \leq RH \leq 90\%$, se identificaron cinco escenarios esperados con rangos de cuatro a diez ciclos de infección de longitud variable de 6 a 12 h por la noche, en la madrugada y al amanecer (19:00 a 08:00). En la Figura 1, se presentan los ciclos de infección de los escenarios esperados (I a V). Las curvas de tendencia (picos altos y bajos) se unen para las tres variables (T, HR y RS). El principio como el final de cada ciclo de infección está determinado por la disminución de la HR e incremento en la T, basado en intervalos diarios de 60 min. Se requiere clima frío y húmedo para el desarrollo de una mayor cantidad de inóculo en un corto período de Tiempo (Kamoun y Smart, 2005). La oscuridad favorece la esporulación (Nowicki *et al.*, 2012) y la expresión de los patógenos en Chapingo (Díaz *et al.*, 2014). La severidad fue favorecida con T de 9.9 a 16.1 °C y HR de 80.4 a 100% durante 8 h en el cultivo de jitomate desde el 1 de junio hasta el 18 de septiembre (Cuadro 2). Estas condiciones favorecen el inicio de una epidemia con temperaturas nocturnas por debajo del punto de condensación durante al menos 4 h y baja temperatura nocturna igual o superior a 10 °C (Díaz *et al.*, 2014; Morales *et al.*, 2011; Nowicki *et al.*, 2012). Se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los registros promedio para las variables meteorológicas T y HR en los cinco escenarios esperados analizados.

cycle are determined by the reduction of the RH and the increase in T, based on daily intervals of 60 min. A cold and humid weather is required for the development of a greater amount of inoculant in a short timeframe (Kamoun and Smart, 2005). Darkness favors sporulation (Nowicki *et al.*, 2012) and the expression of the pathogens in Chapingo (Díaz *et al.*, 2014). The severity was favored with a T of 9.9 to 16.1 °C and an RH of 80.4 to 100% for 8 h in the tomato crop between June 18 and September 18 (Table 2). These conditions favor the beginning of an epidemic with temperatures at night below the condensation point for at least 4 h and a low temperature at night of 10 °C or below (Díaz *et al.*, 2014; Morales *et al.*, 2011; Nowicki *et al.*, 2012). Significant differences ($p < 0.05$) were observed between average registers for weather variables T and RH in the five expected scenarios analyzed.

Observed scenarios. In 2017 the genetic tolerance of Río grande and Line 77 was better than that of the tolerant Lines (Line 92 and Line 72), which were used as references in the initial progress of *P. infestans*, and in 2018, the expression of the tolerant line (Río grande) was greater to that of susceptible lines (Line 43, Line 51). In 2017, the infection observed in the field began on that same day, which led to the idea that both lines are susceptible to *P. infestans* under favorable conditions of RH and TR. Likewise, in 2018, the infection in lines 92 and Río grande began on the same day with a similar infection speed in comparison with 2017 according to the weather plan of conditions of that year (Figure 2). Weather conditions were favorable for the infection of leaves in susceptible lines. On days 90-91 after transplanting (ddt), plants of susceptible lines were infected by 73 % in 2017. A similar lag in the infection rates was also reported by Cadena-Hinojosa *et al.* (2007).

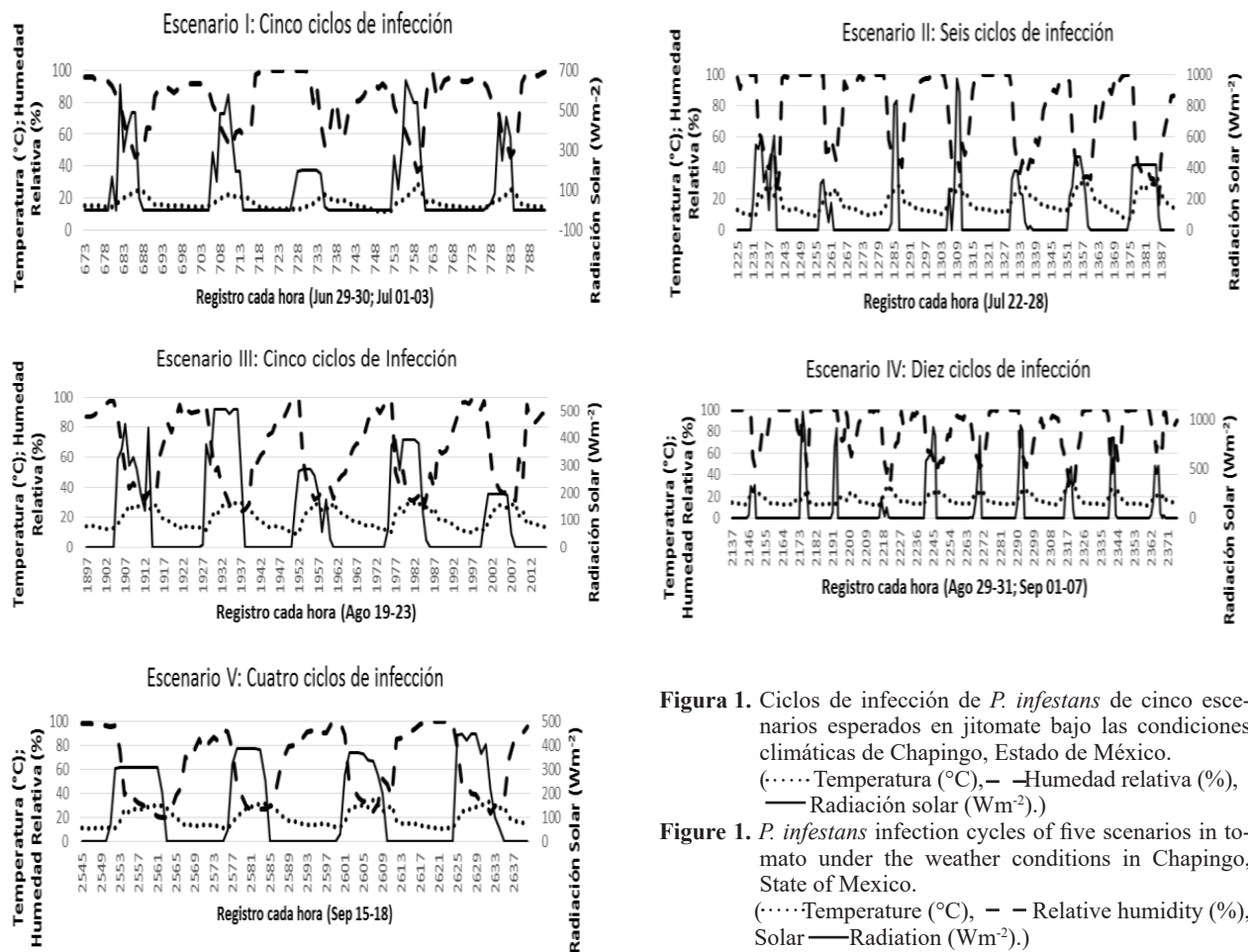


Figura 1. Ciclos de infección de *P. infestans* de cinco escenarios esperados en jitomate bajo las condiciones climáticas de Chapingo, Estado de México. (···· Temperatura (°C), - - Humedad relativa (%), — Radiación solar (Wm⁻²).

Figure 1. *P. infestans* infection cycles of five scenarios in tomato under the weather conditions in Chapingo, State of Mexico. (····Temperature (°C), - - Relative humidity (%), Solar —Radiation (Wm⁻²).

Escenarios observados. En 2017, la tolerancia genética de Río grande y Línea 77 fue mejor a las Líneas susceptibles (Línea 92 y Línea 72) las cuales fueron utilizadas como referencias en el progreso inicial de *P. infestans* y en 2018, la expresión de la línea tolerante (Río Grande) fue mayor a líneas susceptibles (Línea 43, Línea 51). En 2017, la infección observada en campo inició el mismo día, dando la idea de que ambas líneas son susceptible a *P. infestans* bajo condiciones favorables de HR y TR. De igual manera en 2018, la infección en la línea 92 y Río grande inició el mismo día con una velocidad similar de infección en comparación con 2017 acorde con el plan meteorológico de con-

The progress of the infection of Line 92 (plants dead 100–104 ddt displayed the presence of favorable weather conditions for the dissemination of the pathogen, with a temperature of 10.6-15.4 °C, RH of 83-98% for 12 h during the night, dawn and part of the morning (20:00 to 08.00 h) coinciding with the expected VI-4 scenario. However, in 2018, the infection began and progressed later (in approximately 79-81 ddt) in comparison to 2017, with 12-16.2 °C, 90-99% RH, which coincides with scenarios 6, 7, 8 (Table 3).

In 2018, plants present no infection at 95-96 ddt, 10-14.6 °C, and 100 % RH for 12 h in the nighttime, dawn and sunrise (20:00-08:00 h), making it similar

Cuadro 2. Escenarios esperados y ciclos de infección por escenario para *P. infestans* en jitomate bajo las condiciones climáticas de Chapingo.**Table 2.** Expected scenarios and infection cycles by scenario for *P. infestans* in tomato under the weather conditions in Chapingo.

Escenario	Ciclo de infección	Número de horas ^y	Días Julianos	Horario	Variables meteorológicas			
					H_h ^z	T	HR	RS
I	1	673-681	11-12	24:00-08:00	8	14.4-15.2	84.6-96	166.8
	2	692-704	12-13	19:00-07:00	12	14.3-15.5	85.7-92.9	289.4
	3	716-727	13-14	19:00-06:00	11	13-14.5	98.4-100	83.7
	4	743-753	15-16	22:00-08:00	10	12.5-15.5	80.4-91.7	269
	5	766-777	16-17	21:00-08:00	11	14.1-15.6	90.8-94.8	16.6
Promedio					10.4	13.6b-15.2a	87.9a-95b	165.1
II	1	1244-1257	35-36	19:00-08:00	13	10.3-13.9	100-100	298.4
	2	1268-1281	36-37	19:00-08:00	13	12.1-14.3	91.1-97.9	46.05
	3	1293-1306	37-38	20:00-09:00	13	12.1-14.4	91.3-99.5	264.65
	4	1318-1330	38-39	21:00-09:00	12	12-13.7	98.5-100	331.85
	5	1341-1352	39-40	20:00-07:00	11	12.7-15.2	82.2-97.2	219.95
	6	1365-1375	40-41	20:00-07:00	11	12-16.1	83.3-94.7	91.02
Promedio					12	11.8b-14.6a	91a-98.2ab	190.04
III	1	1897-1905	62-63	00:00-09:00	8	11.9-15.3	85.4-97.6	323.84
	2	1916-1927	63-64	19:00-06:00	11	11.4-15.2	85-95.9	8.39
	3	1943-1951	64-65	22:00-06:00	8	8.9-14.2	80.1-99.1	166.28
	4	1967-1975	65-66	22:00-06:00	8	10.2-14.8	85.1-96.1	65.7
	5	1992-2000	66-67	23:00-06:00	8	10.3-13.7	85.2-99.7	97.02
Promedio					8.6	10.5C-14.6a	84.1a-97.6ab	137.246
IV	1	2137-2146	73	00:00-09:00	9	13-15.1	97.1-100	31.63
	2	2157-2169	73-74	20:00-07:00	11	12.7-15.6	80.8-100	0
	3	2181-2191	74-75	20:00-06:00	10	12.5-13.3	99.6-100	60.76
	4	2204-2216	75-76	19:00-07:00	12	10.8-16.2	81.8-99.7	6.9
	5	2228-2241	76-77	19:00-08:00	13	12.2-16	89.5-99.4	575.75
	6	2254-2265	77-78	21:00-08:00	11	12.9-14.7	88.4-96.7	16.3
	7	2277-2290	78-79	20:00-09:00	13	12.9-14.5	99.1-100	134.21
	8	2301-2313	79-80	20:00-08:00	12	12.7-17	81.2-93.6	0
	9	2325-2337	80-81	20:00-08:00	12	12.8-15.9	87.3-100	0
	10	2349-2362	81-82	20:00-09:00	13	11.6-13.9	99.4-100	32.37
Promedio					12.2	12.4b-15.2a	90.4a-98.9a	36.57
V	1	2545-2551	90	00:00-06:00	6	9.9-14.9	81.1-98.3	66.48
	2	2567-2576	90-91	22:00-07:00	9	10.9-13.9	82.7-93.1	45.02
	3	2589-2600	91-92	20:00-07:00	11	11.5-15.7	86.1-99.3	30.8
	4	2613-2625	92-93	20:00-08:00	12	10.3-17.4	85.2-100	441.03
Promedio					10.5	10.6c-15.4a	83.7a-97.6ab	123.98

* Los promedios con letras similares no son significativamente diferentes (prueba t de relación K de Waller-Duncan, $p < 0.05$) ♦ * Averages with similar letters are not significantly different (Waller-Duncan t test for relation K, $p < 0.05$).

^y No. 0.5 h = número de segmentos de 30 min acumulados, del 1 de junio al 18 de septiembre (104 días) de cada año ♦ No. 0.5 h = number of 30-minute segments, accumulated between June 1 and September 18 (104 days) of each year.

^z H_h horas acumuladas para RH > 80%, temperatura mínima y máxima T (°C), humedad relativa mínima y máxima HR (%), RS Radiación solar acumulada (Wm⁻²) ♦ ^z H_h hours accumulated for RH > 80%, highest and lowest temperatures T (°C), maximum and minimum relative humidity RH (%), SR Solar radiation accumulated (Wm⁻²).

diciones de ese año (Figura 2). Las condiciones climáticas fueron favorables para la infección de hojas en líneas susceptibles. A los 90-91 días después del trasplante (ddt), las plantas de las líneas susceptibles fueron 73% infectadas durante 2017.

to expected scenario IV-4. In general, during both planting cycles (2017 and 2018), the progress of the infection by *P. infestans* was favored by scenarios with T of 10-16.7 °C and an RH 80-100% for 8-13 h at night, dawn and part of the morning (19:00-

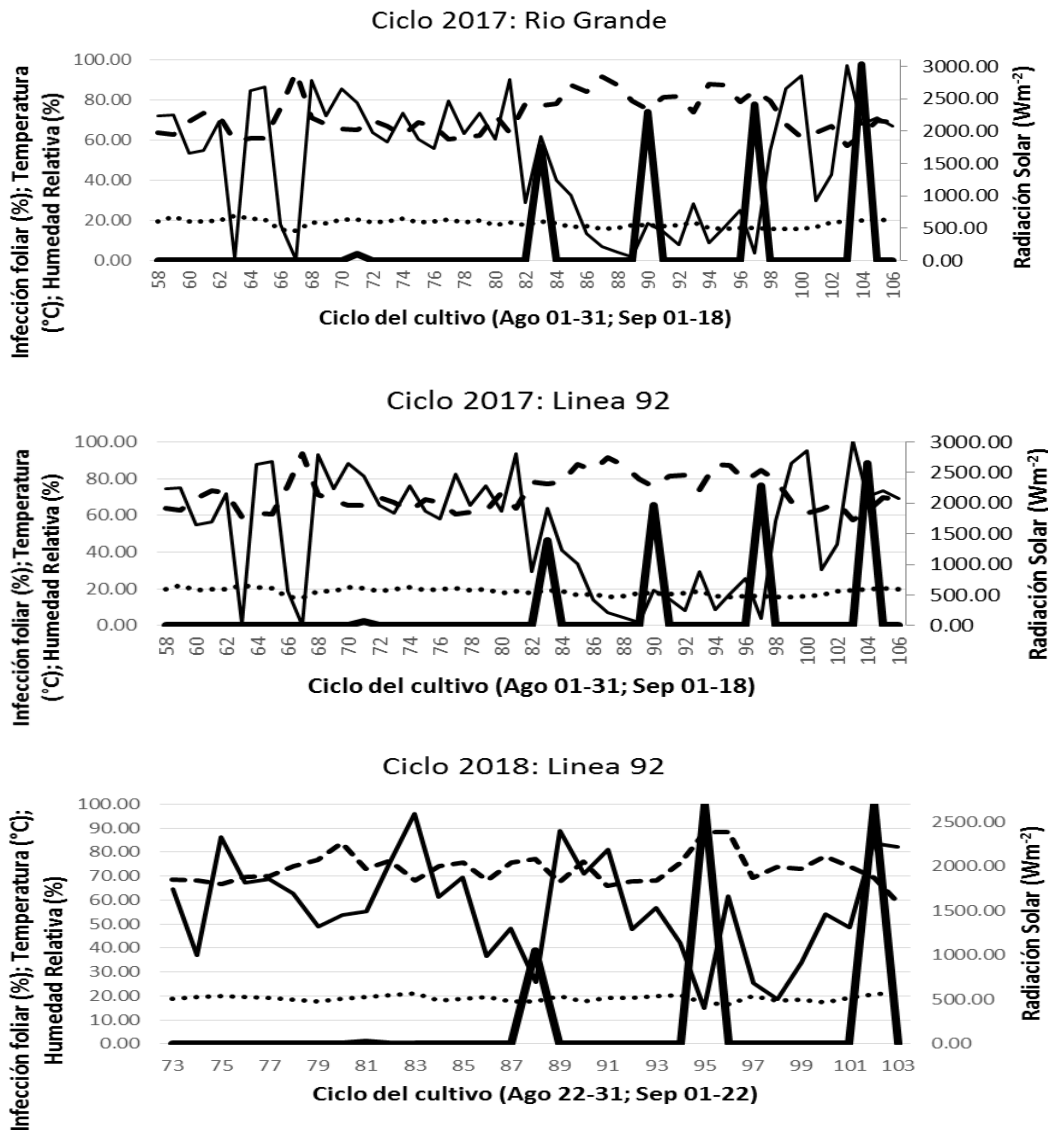


Figura 2. Progreso de la infección por *P. infestans* en una línea de jitomate susceptible durante dos temporadas de campo (2017, 2018) y una tolerante (2017) bajo las condiciones climáticas de Chapingo. (.....Temperatura (°C), - -Humedad relativa (%), —Radiación solar (Wm⁻²), — *P. infestans*).

Figure 2. Progress of the infection by *P. infestans* on a line of susceptible tomato during two seasons (2017, 2018) and one tolerant line (2017) under the weather conditions in Chapingo. (.....Temperatura (°C), - -Relative humidity (%), —Solar radiation (Wm⁻²), — *P. infestans*).

Un retraso similar en las tasas de infección también fue informado por Cadena-Hinojosa *et al.* (2007).

El progreso de la infección en la Línea 92 (plantas muertas en 100–104 ddt demostró la presencia de condiciones ambientales favorables para la propagación del patógeno, con temperatura de 10.6–15.4 °C, HR entre 83–98% durante 12 h, durante la noche, madrugada y parte de la mañana (20:00 a 08.00 h) coincidiendo con el escenario VI-4 esperado. Sin embargo, en 2018, la infección inició y progresó más tarde (en aproximadamente 79–81 ddt) en comparación a 2017, con 12–16.2 °C, 90–99% HR, que coincide con el escenario 6, 7, 8 (Cuadro 3).

En 2018, las plantas no presentan infección a los 95–96 ddt, 10–14.6 °C, y 100% HR durante 12 h en la noche, madrugada y al amanecer (20:00–08:00 h) siendo similar al escenario esperado IV-4.

08:00 h) (Andrade-Piedra, *et al.*, 2005c; Iglesias *et al.*, 2010). The average of 60-minute registers during the 102- to 104-day planting cycles in 2017 and 2018, displayed no significant differences between magnitudes of T (14.6 °C vs 15.4 °C) and RH (80% vs 83%). However, favorable conditions for the natural progression of the disease were observed and expected (based on the scenarios modelled). In 2017, the observed beginning of the infection coincided with scenarios I-2; in 2018, it coincided with scenarios II-3 and IV-5. In 2017, the point observed in which plants present no infection coincides with scenario IV-6, and in 2018, with scenario II-1 (Table 3).

The AUDPC, RAUDPC and RaRAUDPC were evaluated in a randomized experimental design with four blocks during 2017 and 2018. The results validated the proposed model, which was

Cuadro 3. Progreso de los niveles de infección por *P. infestans* en los escenarios observados y esperados en jitomate Línea 92, bajo las condiciones ambientales de Chapingo, México.

Table 3. Progress of levels on infection by *P. infestans* in the observed and expected scenarios in Line 92 tomato, under the weather conditions observed in Chapingo, Mexico.

Ciclo del cultivo ^x	DAT _{t1} ^y	Horario	Variables meteorológicas ^z			Infección (%)	Escenario Esperado
			h	T	HR		
2017 I	70-71	19:00-07:00	12	9.8-17	84.4-100	3.1	I-2
2017 M1	82-83	19:00-08:00	13	12.2-16	87.2-100	56.6	IV-4, IV-5
2017 M2	89-90	19:00-08:00	13	11.8-16	83.8-99.2	73.8	
2017 M3	96-97	19:00-08:00	13	12.1-15	83.3-100	77.5	
2017 F	103-104	21:00-08:00	11	11.5-16.7	83-99.3	97.5	IV-6
2018 I	80-81	19:00-08:00	13	12-16.2	82.8-98.7	0.9	II-3, IV-5
2018 MI	87-88	19:00-08:00	13	11.9-15.8	83-100	39.1	II-2
2018 F	94-95	19:00-08:00	13	10-14.6	98.9-100	100	II-1

^x I Fase temprana de la infección, M fase intermedia de la infección, F Fase final de la infección, 2017 I= 14 agosto 2017; 2017 M1= 25 al 26 agosto; 2017 M2= 1 al 2 septiembre; 2017 M3= 08-09 septiembre; 2017 F= 15 al 16 septiembre; 2018 i= 29 al 30 agosto; 2018 M= 05 al 06 septiembre; 2018 F= 12 al 13 septiembre ♦

^x I Early infection phase, M intermediate infection phase, F Final infection phase, 2017 I= 14 August 2017; 2017 M1= August 25 to 26; 2017 M2= September 1 to 2; 2017 M3= September 08-09; 2017 F= September 15 to 16; 2018 i= August 29 to 30; 2018 M= September 05 to 06; 2018 F= September 12 to 13.

^y DAT_{t1} = primera evaluación cuando se observaron lesiones causadas por *P. infestans* (número de días después del trasplante) ♦ ^y DAT_{t1} = first evaluation when lesions caused by *P. infestans* were observed (number of days after emergence).

^z H_h rango diario de horas con RH≥80%, rango de temperatura diaria de T (°C), rango de humedad relativa diaria de HR (%) ♦ ^z H_h daily range of hours with RH≥80%, daily temperature range for T (°C), range of relative humidity for RH (%).

En general, durante los dos ciclos de cultivo (2017 y 2018), el progreso de la infección por *P. infestans* fue favorecido por escenarios con T de 10-16.7 °C y HR 80–100% durante 8-13 h en la noche, madrugada y parte de la mañana (19:00–08:00 h) (Andrade-Piedra, *et al.*, 2005c; Iglesias *et al.*, 2010). El promedio de registros de 60 minutos durante el ciclo de cultivo de 102-104 días en 2017 y 2018, no mostraron diferencias significativas entre magnitudes de T (14.6 °C vs 15.4 °C) y HR (80% vs 83%). Sin embargo, condiciones favorables para la progresión natural de la enfermedad fueron observados y esperados (basado en los escenarios modelados). En 2017, el inicio observado de la infección coincidió con los escenarios I-2; en 2018, coincidió con los escenarios II-3 y IV-5. En 2017, el punto observado donde las plantas no presentan infección coincide con el escenario IV-6, y en 2018 con el escenario II-1 (Cuadro 3).

El AUDPC, RAUDPC y RaRAUDPC fueron evaluados en un diseño experimental aleatorizado con cuatro bloques durante 2017 y 2018. Los resultados validaron el modelo propuesto, siendo este confirmado por el desempeño homogéneo de la varianza a través de un análisis de residuos y la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk, (SAS, 2002) (Cuadros 4 y 5).

En 2017, la estadística de las pruebas produjo el valor de 0.45 para AUDPC, RAUDPC y RaRAUDPC con $Pr < W 0.0001$ y en 2018, los tres valores fueron de 0.94. La normalidad de Shapiro-Wilk valida el modelo propuesto con un rendimiento homogéneo de varianza durante las dos temporadas de campo. AUDPC, RAUDPC, y RaRAUDPC fueron analizados individualmente sin encontrar diferencias entre tratamientos con $P < 0.0001$. Durante cada ciclo de cultivo, el efecto de orden de mérito AUDPC, RAUDPC, y RaRAUDPC fue mayor en las líneas susceptibles (línea 92) en comparación con tolerantes (Río grande). El t-test (LSD) y

confirmed by the homogenous performance of the variance through an analysis of residues and the Shapiro-Wilk normality test, (SAS, 2002) (Tables 4 and 5).

In 2017, the statistics of the tests produced the value of 0.45 for AUDPC, RAUDPC and RaRAUDPC with $Pr < W 0.0001$ and in 2018 the tree values were of 0.94. The Shapiro-Wilk normality validates the proposed model with a homogenous variance yield during both seasons. AUDPC, RAUDPC and RaRAUDPC were analyzed individually, although no differences were found between treatments with $P < 0.0001$. During each planting cycle, the effect of the order of merit AUDPC, RAUDPC, and RaRAUDPC was greater in susceptible lines (line 92) in comparison with tolerant lines (Río grande). The t-test (LSD) and Tukey's Honestly Significant Difference (HSD) Test for the variable AUDPC and its derivatives indicate that all possible comparisons between tolerant and susceptible lines were important in 2017.

RaRAUDPC was used to generate a susceptibility scale (1-8) for the degree of resistance or susceptibility of lines in two planting cycles (Yuen and Forbes, 2009). This scale system is practical and easy to use, since it allows the minimum difference between observed averages of 7.6 vs 7.7 in the 2017 and 2018 cycles, respectively. This value becomes the maximum value (≤ 8) for susceptible and intermediate lines and the minimum value (< 1) for the resistant cultivar (Tables 4 and 5). The minimum value was not observed in the two planting cycles, due to their being no statistical differences in the RaRAUDPC of the lines due to their high AUDPC value.

Simulated scenario. The model "LATEBLIGHT" involved the use of specific procedures, including magnitudes of parameters and epidemiological

Cuadro 4. Valores medios de AUDPC, RAUDPC, y RaRAUDPC de las líneas de jitomate evaluadas en el campo temporada 2017 en Chapingo, México.**Table 4.** Mean values for AUDPC, RAUDPC, and RaRAUDPC in the tomato lines evaluated in the field, 2017 season in Chapingo, Mexico.

Línea	AUDPC	Dev St	RAUDPC	Dev St	RaRAUDPC	Std. Dev.
Río grande (RG)	1752.9a	156.7	0.53a	0.05	7.1a	0.64
Línea 3	1819.3a	106.6	0.55a	0.03	7.4a	0.44
Línea 51	1866.4a	214.3	0.57a	0.06	7.6a	0.88
Línea 72	1932.3a	151.1	0.59a	0.05	7.9a	0.62
Línea 92	1956.0a	86.5	0.59a	0.03	8.0a	0.35
Línea 43	1920.0a	223.7	0.58a	0.07	7.8a	0.92
Línea 77	1775.3	146.4	0.54a	0.04	7.2a	0.60
Media	1860.3		0.56		7.6	
DSM	372.4		0.1		1.5	
CV	8.7		8.7		8.7	
R2	0.2		0.2		0.2	

* Los promedios con letras similares no son significativamente diferentes (Waller- Prueba t de relación K de Duncan, $p < 0,05$) DMS diferencia significativa mínima ♦ * Averages with similar letters are not significantly different promedios con letras similares no son significativamente diferentes (Waller-Prueba t de relación K de Duncan, $p < 0,05$) DMS diferencia significativa mínima.

Cuadro 5. Valores medios de AUDPC, RAUDPC, y RaRAUDPC de las líneas de jitomate evaluadas en el campo temporada 2018 en Chapingo, México.**Cuadro 5.** Mean values for AUDPC, RAUDPC, and RaRAUDPC of tomato lines evaluated in the field, season 2018 in Chapingo, Mexico.

Línea	AUDPC	Dev St	RAUDPC	Dev St	RaRAUDPC	Std.Dev.
Río grande (RG)	1333.2a	79.8	0.4a	0.03	7.4a	0.45
Línea 3	1380.3a	90.4	0.4a	0.03	7.7a	0.51
Línea 51	1410.9a	47.4	0.5a	0.02	7.9a	0.27
Línea 72	1354.5a	140.6	0.4a	0.05	7.6a	0.79
Línea 92	1330.0a	48.9	0.4a	0.02	7.4a	0.27
Línea 43	1426.2a	115.8	0.5a	0.04	8.0a	0.65
Línea 77	1362.8a	59.9	0.4a	0.02	7.6a	0.34
Media	1371.1		0.4		7.7	
DSM	205.6		0.07		1.1	
CV	6.5		6.5		6.5	
R2	0.1		0.1		0.1	

* Los promedios con letras similares no son significativamente diferentes (Waller- Prueba t de relación K de Duncan, $p < 0,05$) DMS diferencia significativa mínima ♦ * Averages with similar letters are not significantly different (Waller-Duncan t test for relation K, $p < 0,05$) DMS minimum significant difference.

Tukey's Valores de Studentized Test (HDS) para la variable AUDPC y sus derivados indican que todas las posibles comparaciones entre líneas tolerantes y susceptibles fueron importantes en 2017.

variables (Table 6), weather parameters from the specific surroundings, and the estimation of the initial inoculant of the pathogen (Andrade-Piedra *et al.*, 2005c). These procedures helped obtain

RaRAUDPC se utilizó para generar una escala de susceptibilidad (1–8) del grado de resistencia o susceptibilidad de las líneas en dos ciclos de cultivo (Yuen y Forbes, 2009). Este sistema escalar es práctico y fácil de usar porque permite la mínima diferencia entre los promedios observados de 7.6 vs 7.7 en el ciclo 2017 y 2018, respectivamente. Este valor se convierte en el valor máximo (≤ 8) para las líneas susceptibles e intermedias y el valor mínimo (<1) para el cultivar resistente (Cuadros 4 y 5). El valor mínimo no se observó en los dos ciclos de cultivo debido a que no existieron diferencias estadísticas en RaRAUDPC de las líneas por su valor alto de AUDPC.

Escenario simulado. El modelo “LATEBLIGHT” involucró el uso de Procedimientos específicos, incluyendo magnitudes de parámetros y variables epidemiológicas (Cuadro 6), parámetros meteorológicos del entorno específico, y la estimación del inóculo inicial del patógeno (Andrade-Piedra *et al.*, 2005c). Estos procedimientos hicieron posible obtener valores de AUDPC observados y simulados, además de predecir epidemias en condiciones naturales de infección en Chapingo. En 2017, se utilizó el modelo para obtener valores de AUDPC simulado y observado para cada tratamiento (Figura 3). Además, el modelo predijo la incidencia de epidemias días antes del inicio de la infección natural en el campo, lo que permite la implementación de medidas de control integral. Por lo tanto, al predecir la epidemia, el modelo incluye magnitudes de variables y parámetros epidemiológicos (Cuadro 6) además de los parámetros meteorológicos de T entre 10.6 y 15.4 °C, HR entre 80 y 100% para períodos continuos de 9 a 13 h durante la noche, madrugada y mañana.

Sin embargo, la magnitud del umbral de humedad relativa no se mantuvo fijo en 85 o 90% en este modelo, debido a la variación causada por

Cuadro 6. Factores y niveles de condición de los parámetros utilizados para el modelo epidemiológico LATEBLIGHT para simular y predecir las epidemias de tizón tardío en Chapingo.

Table 6. Factors and levels of condition of the parameters used for the LATEBLIGHT epidemiological model to simulate and predict the late blight epidemics in Chapingo.

Factor ^y	Nivel de condiciones para <i>Phytophthora infestans</i> ^z		
	0	0.5	1
LP	2.8	3.1	3.4
LGR	4.1	3.7	3.4
SR	2.9	2	1.2
IE	1	0.9	0.8
IL	500	50	5
DOI	1	11	21

^y LP Tiempo de latencia mínimo (días), LGR proporción máxima de desarrollo de la lesión ($m \text{ día}^{-1}, \times 10^{-3}$), SR proporción máxima de esporulación (esporangio $m^{-2} \text{ día}^{-1}, \times 10^8$), factor de eficiencia de infección IE (La proporción de esporangios y zoosporas que infectan al huésped con un máximo de 0,1 infecciones por esporangio por día y de 0,01 infecciones por zoosporas germinadas por día), la lesión inicial de IL (lesiones m^{-2} del suelo) no se aplica en condiciones de infección natural y el día de la inoculación DOI (días después de la emergencia) no se aplica en condiciones de infección natural ^z LP Minimum latency time (days), LGR maximum proportion of lesion development ($m \text{ día}^{-1}, \times 10^{-3}$), SR maximum proportion of sporulation (sporangium $m^{-2} \text{ día}^{-1}, \times 10^8$), infection efficiency factor IE (the proportion of sporangia and zoospores that infect the host with a maximum of 0,1 infections per sporangium every day and 0,01 infections per germinated zoospores every night), initial lesion of IL (lesions m^{-2} of the soil) does not apply under conditions of natural infection and the day of inoculation DOI (two days after emergence) does not apply under conditions of natural infection.

^z 0 = favorable (cultivar Tomasa susceptible); 0.5 = intermedio (cultivar intermedio Yungay); 1 = menos favorable (cultivar resistente Amarilis) Andrade-Piedra *et al.* 2005c ^z 0 = favorable (susceptible cultivar Tomasa); 0.5 = intermediate (intermediate cultivar Yungay); 1 = less favorable (resistant cultivar Amarilis) Andrade-Piedra *et al.* 2005c.

observed and simulated AUDPC values, as well as to predict epidemics under natural infection conditions in Chapingo. In 2017, the model was used to obtain simulated and observed AUDPC values for each treatment. In addition, the model predicted the incidence of epidemics days before

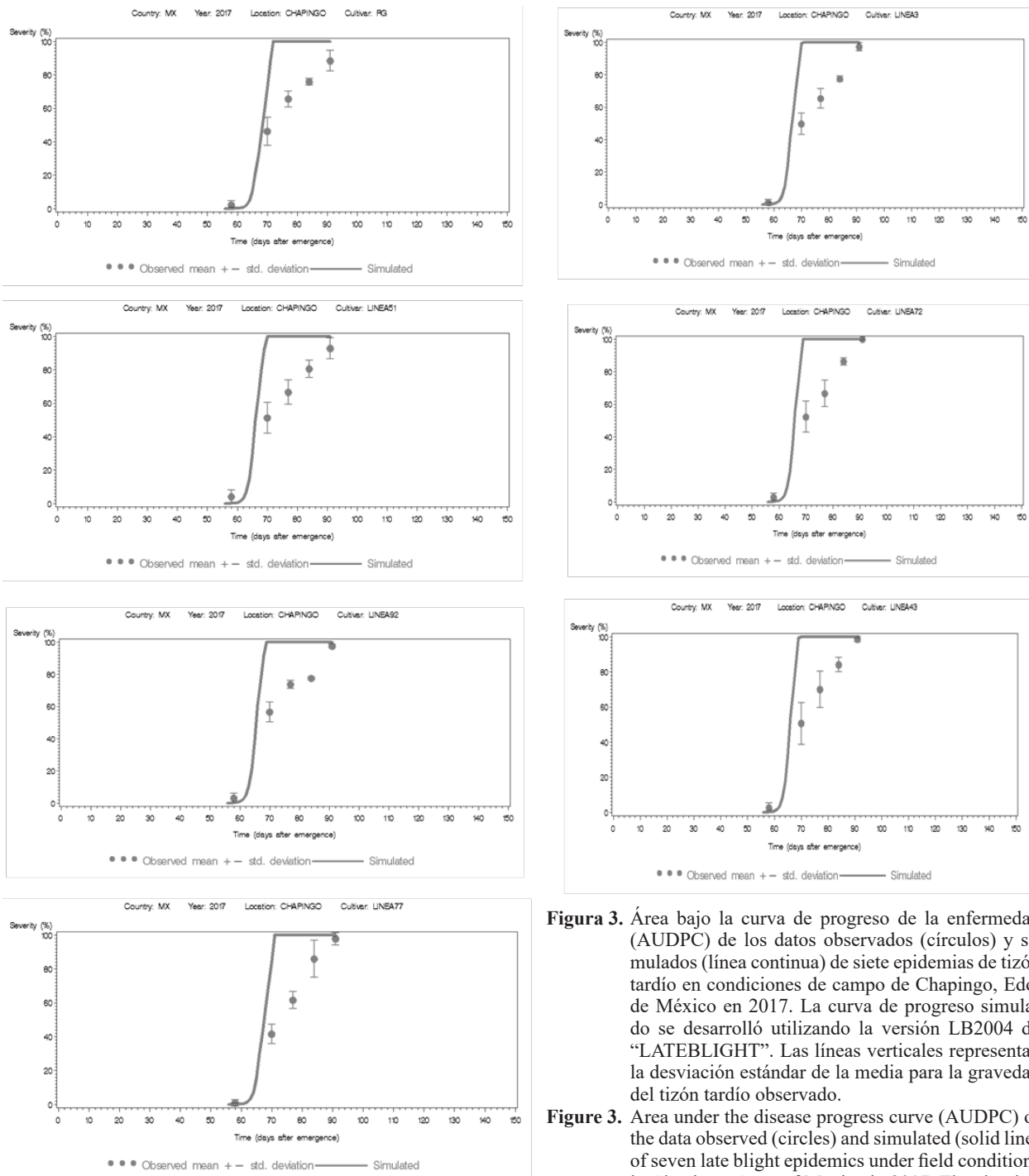


Figura 3. Área bajo la curva de progreso de la enfermedad (AUDPC) de los datos observados (círculos) y simulados (línea continua) de siete epidemias de tizón tardío en condiciones de campo de Chapingo, Edo. de México en 2017. La curva de progreso simulado se desarrolló utilizando la versión LB2004 de “LATEBLIGHT”. Las líneas verticales representan la desviación estándar de la media para la gravedad del tizón tardío observado.

Figure 3. Area under the disease progress curve (AUDPC) of the data observed (circles) and simulated (solid line) of seven late blight epidemics under field conditions in Chapingo, State of Mexico in 2017. The simulated progress curve was developed using the LB2004 version of “LATEBLIGHT”. Vertical lines represent the standard deviation of the mean for the observed severity of late blight.

las condiciones ambientales de Chapingo. La HR requiere calibración dependiendo del grado de susceptibilidad de los cultivares; específicamente, al 80% para cultivares susceptibles, y al 88% para cultivares resistentes. El límite superior del 88% existe porque la humedad no supera el 90% dentro del dosel de la hoja (Andrade-Piedra *et al.*, 2005b). Las líneas susceptibles tienen valores de AUDPC > 1956 comparado a la línea tolerante (AUDPC < 1753) (Cuadro 7).

Durante el ciclo 2018, la aplicación del algoritmo del modelo generó valores de AUDPC simulados cercanos a los observados en el campo (Figura 4), el modelo predijo la incidencia de epidemias dos días antes de la infección natural observada en el campo. La predicción epidémica se desarrolló con las magnitudes de las variables y parámetros epidemiológicos (Cuadro 6), así como los parámetros meteorológicos de T entre 10.6 y 15.4 °C, HR

the natural infection in the field, which helps implement thorough control measures. Therefore, when predicting the outbreak, the model includes magnitudes of epidemiological variables and parameters (Table 6), as well as the weather parameters of T between 10.6 and 15.4 °C, RH between 80 and 100% for continuous periods of 9 to 13 h in the nighttime, dawn and morning.

However, the magnitude of the relative humidity threshold did not remain fixed on 85 or 90% in this model, due to the variation caused by the weather conditions in Chapingo. The RH requires calibration, depending on the degree of susceptibility of the cultivars; specifically, at 80% for susceptible cultivars, and 88% for resistant cultivars. The top limit of 88% exists because humidity does not surpass 90% inside the canopy (Andrade-Piedra *et al.*, 2005b) (Table 7). The susceptible lines have values for AUDPC > 1956

Cuadro 7. Parámetros y variables LATEBLIGHT para AUDPC en el ciclo de cosecha 2017.
Table 7. Parameters and LATEBLIGHT variables for AUDPC in plantation cycle 2017

Línea ^w	AUDPC ^x		LB2004 Variables ^y					Variables meteorológicas ^z			
	Obs.	Sim.	HR	Mic	t0	t1	Eval0	Horario	H_h	T	HR
Línea92 S	1956.1	2559	80	209	50-51	58	Ago. 06	19:00-04:00	9	10.1-17	84.4-100
Línea72 I	1932.3	2531	80	190	50-52	58	Ago. 06	19:00-04:00	9	10.1-17	84.4-100
Línea43 I	1920	2523	80	160	50-53	58	Ago. 06	19:00-04:00	9	10.1-17	84.4-100
Línea51 I	1866.4	2494	80	130	50-54	58	Ago. 06	19:00-04:00	9	10.1-17	84.4-100
Línea03 I	1819.4	2446	80	98	50-55	58	Ago. 06	19:00-04:00	9	10.1-17	84.4-100
Línea77 I	1775.3	2363	80	59	50-56	58	Ago. 06	19:00-04:00	9	10.1-17	84.4-100
RG R	1753	2285	80	37	50-57	58	Ago. 06	19:00-04:00	9	10.1-17	84.4-100

^w S susceptible, I intermedio, R resistente ♦ ^w S susceptible, I intermediate, R resistant.

^x obs = AUDPC observado; sim = AUDPC simulado ♦ ^x obs = AUDPC observed; sim = AUDPC simulated.

^y HR = RH_threshold = umbral de humedad relativa para estimar el período diario de humedad de la hoja (%); Mic = InMicCol = microcolonias iniciales utilizadas en la simulación, t0 = última evaluación de lesiones no observadas de *P. infestans* (días después de la emergencia) para estimar el inóculo inicial, t1 = primera evaluación de lesiones observadas de *P. infestans* (días después de la emergencia) para estimar el inóculo inicial; Eval0 = fecha de evaluación de la gravedad del patógeno sin lesiones observadas en el campo ♦ ^y RH = RH_threshold = relative humidity threshold to estimate the daily period of humidity of the leaf (%); Mic = InMicCol = initial microcolonies used in the simulation, t0 = last evaluation of unobserved lesions in *P. infestans* (days after emergence) to estimate the initial inoculum, t1 = first evaluation of lesions observed in *P. infestans* (days after emergence) to estimate the initial inoculum; Eval0 = date of evaluation of the severity of the pathogen without lesions observed in the field.

^z T Rango diario de la temperatura mínima del aire (°C), H_h período diario cuando la humedad relativa > 80%, calculado de 24:00 a 24:00, RH rango diario de humedad relativa ≥ 80% ♦ ^z T Daily range of the minimum air temperature (°C), H_h daily period when relative humidity > 80%, calculated de 24:00 to 24:00, RH daily range of relative humidity ≥ 80%.

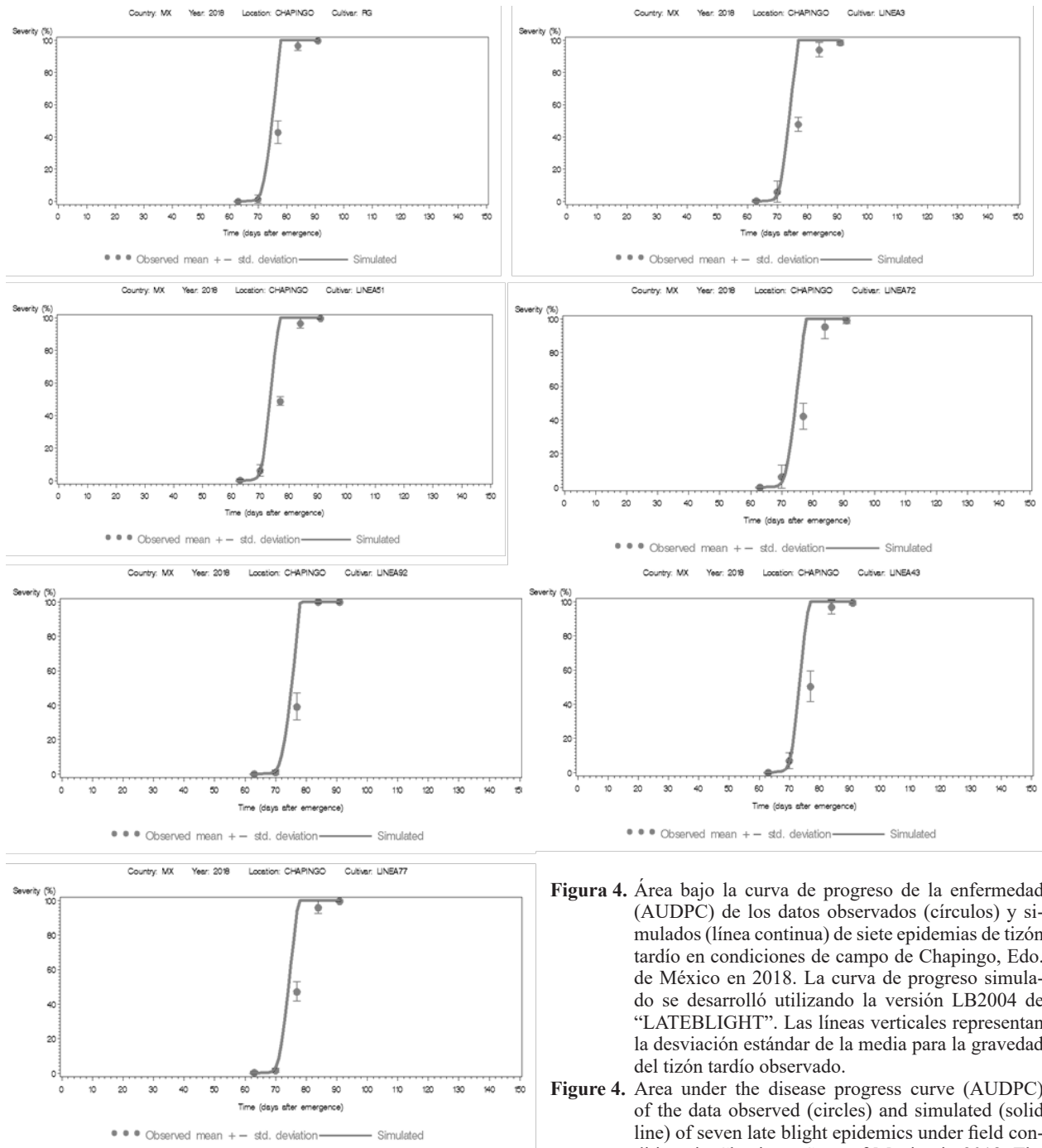


Figura 4. Área bajo la curva de progreso de la enfermedad (AUDPC) de los datos observados (círculos) y simulados (línea continua) de siete epidemias de tizón tardío en condiciones de campo de Chapingo, Edo. de México en 2018. La curva de progreso simulado se desarrolló utilizando la versión LB2004 de “LATEBLIGHT”. Las líneas verticales representan la desviación estándar de la media para la gravedad del tizón tardío observado.

Figure 4. Area under the disease progress curve (AUDPC) of the data observed (circles) and simulated (solid line) of seven late blight epidemics under field conditions in Chapingo, State of Mexico in 2018. The simulated progress curve was developed using the LB2004 version of “LATEBLIGHT”. Vertical lines represent the standard deviation of the mean for the observed severity of late blight.

entre 80 y 100% para una longitud continua de 5 a 13.5 h en la noche y parte del amanecer. Sin embargo, la magnitud umbral de la humedad relativa no se mantuvo fija en 85 o 90%, según el modelo, por la variación causada por las condiciones ambientales en Chapingo. Como resultado, la HR se calibró a 80–85% para las líneas susceptibles y 86% para las líneas tolerantes. Este valor se utilizó porque la HR máxima no superaba el 90% de humedad dentro del dosel foliar (Andrade-Piedra *et al.*, 2005b). El AUDPC distingue a las líneas susceptibles (AUDPC > 1426) de las líneas tolerantes (AUDPC < 1333) (Cuadro 8).

Los escenarios esperados se basaron en (1) un mejor modelo de regresión lineal múltiple; (2) Un gráfico de tendencia, curvas; y (3) criterio de selección $80\% \leq RH \leq 90\%$ de T y RH. Estos criterios llevaron a la identificación de cinco escenarios favorables para epidemias de *P. infestans* con cuatro a

in comparison to the tolerant line (AUDPC < 1753) (Table 7).

During the 2018 cycle, the application of the model's algorithm generated simulated AUDPC values near to those observed in the field, and in turn, the model predicted the incidence of epidemics two days before the natural infection observed in the field. The epidemic prediction was developed with the magnitudes of the epidemiological variables and parameters (Table 6), as well as the weather parameters of T between 10.6 and 15.4 °C, an RH of between 80 and 100% for a continuous period of 5 to 13.5 h in the nighttime and part of the dawn. However, the threshold magnitude of relative humidity did not remain fixed on 85 to 90% according to the model, due to the variation caused by weather conditions in Chapingo. As a result, RH was calibrated to 80-85% for susceptible lines and 86% for tolerant lines. This value was used because

Cuadro 8. Parámetros y variables LATEBLIGHT para AUDPC en el ciclo de cosecha 2018.
Table 8. Parameters and LATEBLIGHT variables for AUDPC in harvest cycle 2018.

Línea ^w	AUDPC ^x		LB2004 Variables ^y				Eval0	Horario	Variables meteorológicas ^z		
	Obs.	Sim	HR	Mic	t0	t1			H_h	T	HR
Línea 43	1426.2	1789	80	77	55-56	63	Ago. 16	22:00-08:00	10	12.8-15.4	82.1-96.3
Línea 51	1410.9	1773	80	69	55-56	63	Ago. 16	22:00-08:00	10	12.8-15.4	82.1-96.3
Línea 03	1380.3	1736	80	53	55-56	63	Ago. 16	22:00-08:00	10	12.8-15.4	82.1-96.3
Línea 77	1362.8	1697	80	41	55-56	63	Ago. 16	22:00-08:00	10	12.8-15.4	82.1-96.3
Línea 72	1354.5	1670	80	34	55-56	63	Ago. 16	22:00-08:00	10	12.8-15.4	82.1-96.3
RG	1333.2	1637	80	27	55-56	63	Ago. 16	22:00-08:00	10	12.8-15.4	82.1-96.3
Línea 92	1330	1615	80	23	55-56	63	Ago. 16	22:00-08:00	10	12.8-15.4	82.1-96.3

^w S susceptible, yo intermedio, R resistente ♦ ^w S susceptible, yo intermediate, R resistant.

^x Obs = AUDPC observado; sim = AUDPC simulado ♦ ^x Obs = AUDPC observed; sim = AUDPC simulated.

^y HR = RH_threshold = umbral de humedad relativa para estimar el período diario de humedad de la hoja (%); Mic = InMicCol = microcolonias iniciales utilizadas en la simulación, t0 = última evaluación de lesiones no observadas de *P. infestans* (días después de la emergencia) para estimar el inóculo inicial, t1 = primera evaluación de lesiones observadas de *P. infestans* (días después de la emergencia) para estimar el inóculo inicial; Eval0 = fecha de evaluación de la gravedad del patógeno sin lesiones observadas en el campo ♦ ^y RH = RH_threshold = relative humidity threshold to estimate the daily period of humidity of the leaf (%); Mic = InMicCol = initial microcolonies used in the simulation, t0 = last evaluation of unobserved lesions in *P. infestans* (days after emergence) to estimate the initial inoculum, t1 = first evaluation of lesions observed in *P. infestans* (days after emergence) to estimate the initial inoculum; Eval0 = date of evaluation of the severity of the pathogen without lesions observed in the field.

^z T Rango diario de la temperatura mínima del aire (°C), H_h período diario cuando la humedad relativa > 80%, calculado de 24:00 a 24:00, RH rango diario de humedad relativa ≥ 80% ♦ ^z T Daily range of the minimum air temperature (°C), H_h daily period when relative humidity > 80%, calculated de 24:00 to 24:00, RH daily range of relative humidity ≥ 80%.

diez ciclos de infección por *P. infestans* con una duración de 5 a 12 h para las condiciones ambientales en Chapingo. Las tasas de infección observadas durante los ciclos de cultivo 2017 y 2018 confirmaron que la incidencia real de condiciones favorables de *P. infestans* fue influenciado por condiciones ambientales (T y HR). Se encontró que la infección por *P. infestans* en el ciclo observado en campo en 2017 coincidió con los escenarios esperados IV-4 y III-1, y en el 2018 coincidió con el escenario V-2. El modelo del experimento de campo es válido con un coeficiente de variación de <16%.

CONCLUSIONES

El número de ciclos de infección del escenario esperado se relacionó de manera directa con la severidad que presentó *P. infestans* en los escenarios observados. Entre mayor es el número de ciclos de infección asociados con las condiciones ambientales favorables, mayor es la severidad de tizón tardío. Los escenarios simulados con el modelo LATEBLIGHT predijeron la severidad de los escenarios observados con dos días de antelación. De esta manera se obtuvo que entre los escenarios esperados, observados y simulados existe una estrecha relación para predecir epidemias de *P. infestans* en el cultivo de jitomate en Chapingo. En conclusión, el modelo demostró ser capaz de predecir epidemias de la infección en el campo, facilitando la aplicación oportuna de los métodos de control integral, lo que generaría beneficios económicos y reducir los impactos ambientales de agroquímicos.

LITERATURA CITADA

Alarcón-Rodríguez NM, Valadez-Moctezuma E and Lozoya-Saldaña H. 2014. Molecular Analysis of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary from Chapingo, Mexico.

the maximum RH did not surpass 90% within the foliar canopy (Andrade-Piedra *et al.*, 2005b) (Table 8). The AUDPC distinguishes susceptible lines (AUDPC > 1426) from tolerant lines (AUDPC < 1333) (Table 8).

The expected scenarios were based on (1) a better multiple linear regression model; (2) a tendency graph, curves; and (3) selection criterion $80\% \leq RH \leq 90\%$ for T and RH. These criteria helped identify five favorable scenarios for *P. infestans* epidemics with four to ten *P. infestans* infection cycles with a duration of 5 to 12 h for the weather conditions in Chapingo. The infection rates observed during the 2017 and 2018 planting cycles confirmed that the real incidence of conditions favorable to *P. infestans* was influenced by (1) weather conditions (T and RH). The infection caused by *P. infestans* in the cycle observed in the field in 2017 was observed to coincide with expected scenarios IV-4 and III-1, and in 2018, it coincided with scenario V-2. The field experiment model is valid with a coefficient variation of <16%.

CONCLUSIONS

The number of infection cycles in the expected scenario was directly related with the severity presented by *P. infestans* in the scenarios observed. The higher the number of infection cycles related to favorable weather conditions, the higher the severity of late blight will be. The scenarios simulated with the LATEBLIGHT model predicted the severity of the scenarios observed two days in advance. This led to expected, observed and simulated scenarios having a broad relation for the prediction of *P. infestans* epidemics in tomato crops in Chapingo. In conclusion, the model proved to be able to predict infection epidemics in the field, facilitating the timely application of the thorough

- Phylogeographic Referential. American journal of potato research 91:459-466. DOI 10.1007/s12230-014-9375-y
- Andrade-Piedra JL, Hijmans RJ, Forbes GA, Fry WE and Nelson RJ. 2005a. Simulation of potato late blight in the Andes I: Modification and parameterization of the LATEBLIGHT model. *Phytopathology* 95:1191–1199. DOI: 10.1094/PHYTO-95-1191
- Andrade-Piedra JL, Hijmans RJ, Juarez HS, Forbes GA, Shtienberg D and Fry WE. 2005b. Simulation of potato late blight in the Andes II: Validation of the LATEBLIGHT model. *Phytopathology* 95:1200–1208. DOI: 10.1094/PHYTO-95-1200
- Andrade-Piedra JL, Forbes GA, Shtienberg D, Grünwald NJ, Chacon MG, Yaipe MV, Hijmans RJ and Fry WE. 2005c. Qualification of a plant disease simulation model: Performance of the LATEBLIGHT model across a broad range of environments. *Phytopathology* 95:1412–1422. DOI: 10.1094/PHYTO-95-1412
- Berdúo-Sandoval JE, Ruiz-Chután JA and Sánchez-Pérez A. 2019. Evaluación de la resistencia de genotipos de tomate frente a aislados de *Phytophthora infestans* provenientes de Guatemala. *Ciencia, Tecnología y Salud* 6:36-47. <https://digi.usac.edu.gt/ojsrevistas/index.php/cytes/article/view/672/562>
- Bonierbale MW, Haan SD, Forbes A and Bastos C. 2010. Procedimientos para pruebas de evaluación estandar de clones avanzados de papa: Guía para cooperadores internacionales. 151pp. <https://cgspace.cgiar.org/bitstream/handle/10568/73221/73331.pdf?sequence=2>
- Bostock RM, Pye MF and Roubtsova TV. 2014. Predisposition in plant disease: exploiting the nexus in abiotic and biotic stress perception and response. *Annual review of phytopathology* 52:517-549. DOI.org/10.1146/annurev-phyto-081211-172902
- Cadena-Hinojosa MA, Diaz-Valasis M, Guzman-Plazola RA, Fernandez-Pavia S and Grunwald NJ. 2007. Late blight resistance of five mexican potato cultivars in the eastern sierra of the state of the Mexico. *American Journal of Potato Research* 84:385–392. <https://pubag.nal.usda.gov/pubag/downloadPDF.xhtml?id=13571&content=PDF>
- Childers R, Danies G, Myers K, Fei Z, Small IM and Fry WE. 2015. Acquired Resistance to Mefenoxam in Sensitive Isolates of *Phytophthora infestans*. *Phytopathology* 105:342–349. dx.DOI.org/10.1094/PHYTO-05-14-0148-R
- Collinge DB, Jorgensen HJ, Lund OS and Lyngkjaer MF. 2010. Engineering pathogen resistance in crop plants: current trends and future prospects. *Annu Rev Phytopathology* 48:269–291. DOI.org/10.1146/annurev-phyto-073009-114430
- Danies G, Small IM, Myers K, Childers R and Fry WE. 2013. Phenotypic Characterization of Recent Clonal Lineages of *Phytophthora infestans* in the United States. *Plant Disease* 97:873–881. dx.DOI.org/10.1094/PDIS-07-12-0682-RE
- Díaz CJB, Lozoya-Saldaña H, Sahagún-Castellanos J and Peña-Lomelí A. 2014. The Pathosystem *Solanum tuberosum* L.-*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary in Chapingo, Mexico. Expected, Observed, and Simulated. *American journal of potato research* 91:312-326. DOI 10.1007/s12230-013-9351-y
- control methods, which would produce economic benefits and reduce the environmental impacts of agrochemicals.
- ~~~~~ End of the English version ~~~~~
- Dudler R. 2013. Manipulation of host proteasomes as a virulence mechanism of plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology* 51:521–42. DOI.org/10.1146/annurev-phyto-082712-102312
- Forbes GA, Fry WE, Andrade-Piedra JL and Shtienberg D. 2008. Simulation models for potato late blight management and ecology. *Integrated management of diseases caused by fungi, phytoplasma and bacteria*. Pp: 161–177. Springer, Dordrecht.
- Fry WE. 1978. Quantification of general resistance of potato cultivars and fungicide effects for integrated control of late blight. *Phytopathology* 68:1650–1655. https://www.apsnet.org/publications/phytopathology/backissues/Documents/1978Articles/Phyto68n11_1650.PDF
- García E. 1987. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koppen para adaptarlo a condiciones de México. Editorial de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Distrito Federal de México. 246 pp.
- Henfling JW. 1987. Late blight of potato: *Phytophthora infestans*. Technical information bulletin 4. International Potato Center, Lima, Peru. (Second edition, revised). 25 pp. <https://books.google.com.mx/books>
- Hu CH, Perez FG, Donahoo R, McLeod A, Myers K, Ivors K, Ristaino JB. 2012. Recent Genotypes of *Phytophthora infestans* in the Eastern United States Reveal Clonal Populations and Reappearance of Mefenoxam Sensitivity. *Plant Disease* 96:1323–1330. dx.DOI.org/10.1094/PDIS-03-11-0156-RE
- Iglesias I, Escudero O, Seijo C and Mendez J. 2010. *Phytophthora infestans* prediction for a potato crop. *American Journal of Potato Research* 87:32–40. DOI 10.1007/s12230-009-9114-y
- Johnson DA, Cummings TF, Ghanem RA and Alldredge JR. 2009. Association of solar irradiance and days of precipitation with incidence of potato late blight in the semiarid environment of the Columbia Basin. *Plant disease* 93:272-280. DOI:10.1094/PDIS-93-3-0272
- Johnson ACS, Jordan SA, Gevens AJ, Pathology P and Madison W. 2015. Efficacy of Organic and Conventional Fungicides and Impact of Application Timing on Control of Tomato Late Blight Caused by US-22, US-23 and US-24 Isolates of *Phytophthora infestans*. *Plant Disease* 99:641–647. DOI.org/10.1094/PDIS-04-14-0427-RE
- Kamoun S and Smart CD. 2005. Late blight of potato and tomato in the genomics era. *Plant Disease* 89:692–699. DOI: 10.1094/PD-89-0692
- Leyva-Mir SG, González-Solano CM, Rodríguez-Pérez JE and Montalvo-Hernández D. 2013. Behavior of advanced lines of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) to phytopathogens at

- Chapingo, Mexico. Revista Chapingo. Serie Horticultura 19:301-313. DOI: 10.5154/r.rchsh.2012.12.070
- Morales W, Taïpe P and Forbes GA. 2011. Concentración e infección de esporangios de *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary en pre-emergencia de tubérculos de papa (*Solanum tuberosum*). <https://cgspace.cgiar.org/bitstream/handle/10568/67656/74877.pdf?sequence=1>
- Nowicki M, Foolad MR, Nowakowska M and Kozik EU. 2012. Potato and tomato late blight caused by *Phytophthora infestans*: an overview of pathology and resistance breeding. Plant Disease 96:4-17. dx.DOI.org/10.1094/PDIS-05-11-0458
- Ojiambo PS, Gent DH, Quesada-Ocampo LM, Hausbeck MK and Holmes GJ. 2015. Epidemiology and Population Biology of *Pseudoperonospora cubensis*: A Model System for Management of Downy Mildews. Annual Review of Phytopathology 53:223-246. DOI.org/10.1146/annurev-phyto-080614-120048
- SAS Institute Inc. Cary. 2002. SAS Online Doc® 9. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Saville A, Graham K, Grünwald NJ, Myers K, Fry WE and Ristaino JB. 2015. Fungicide Sensitivity of U.S. Genotypes of *Phytophthora infestans* to Six Oomycete-Targeted Compounds. Plant Disease 99:659-666. DOI.org/10.1094/PDIS-05-14-0452-RE
- Schornack S, Moscou MJ, Ward ER and Horvath DM. 2013. Engineering Plant Disease Resistance Based on TAL Effectors. Annual Review of Phytopathology 51:383-406. DOI.org/10.1146/annurev-phyto-082712-102255
- Shaner G and Finney RE. 1977. The effect of nitrogen fertilization on the expression of slow-mildewing resistance in Knox wheat. Phytopathology 67:1051-1056.
- Skelsey P, Rossing WAH, Kessel GJT and Van der Werf W. 2009. Scenario approach for assessing the utility of dispersal information in decision support for aerially spread plant pathogens, applied to *Phytophthora infestans*. Phytopathology 99:887-895. DOI:10.1094/PHYTO-99-7-0887
- Skelsey P, Rossing WAH, Kessel GJT and Van der Werf W. 2010. Invasion of *Phytophthora infestans* at the landscape level: how do spatial scale and weather modulate the consequences of spatial heterogeneity in host resistance? Phytopathology 100:1146-1161. DOI.org/10.1094/PHYTO-06-09-0148
- Taïpe A, Forbes G and Andrade-Piedra J. 2011. Estimación del nivel de susceptibilidad a *Phytophthora infestans* en genotipos de papa. <https://cgspace.cgiar.org/bitstream/handle/10568/67655/74876.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Yuen JE and Forbes GA. 2009. Estimating the level of susceptibility to *Phytophthora infestans* in potato genotypes. Phytopathology 99:782-786. DOI:10.1094/PHYTO-99-6-0782
- Yuen J and Mila A. 2015. Landscape-scale disease risk quantification and prediction. Annual Review of Phytopathology 53:471-484. DOI: 10.1146/annurev-phyto-080614-120406
- Zhan J and McDonald BA. 2013. Experimental measures of pathogen competition and relative fitness. Annual Review of Phytopathology 51:131-53. DOI.org/10.1146/annurev-phyto-082712-102302.