

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin
– Państwowy Instytut Badawczy w Radzikowie

Marta Janiszewska

Autoreferat rozprawy doktorskiej pt.:

**Zróżnicowanie genetyczne i fenotypowe izolatów *Phytophthora infestans* (Mont.)
de Bary z ziemniaka *Solanum tuberosum* L.**

Promotor:

prof. dr hab. Jadwiga Śliwka,

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin
– Państwowy Instytut Badawczy, Oddział Młochów,
Zakład Genetyki i Materiałów Wyjściowych Ziemniaka

Recenzenci:

prof. dr hab. Magdalena Arasimowicz-Jelonek,

Zakład Ekofizjologii Roślin, Wydział Biologii,
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu

dr hab. Tomasz Kulik, prof. UWM,

Katedra Botaniki i Ochrony przyrody,
Wydział Biologii i Biotechnologii,
Uniwersytet Warmińsko-Mazurski w Olsztynie

Radzików, 2021

WYKAZ PUBLIKACJI WCHODZĄCYCH W SKŁAD ROZPRAWY DOKTORSKIEJ

1. Brylińska Marta, Sobkowiak Sylwester, Stefańczyk Emil, Śliwka Jadwiga (2016)
Potato cultivation system affects population structure of *Phytophthora infestans*
Fungal Ecology 20: 132 – 143
DOI 10.1016/j.funeco.2016.01.001
IF₂₀₁₆ (impact factor): 3,23
5-letni IF: 3,95
2. Brylińska Marta, Sobkowiak Sylwester, Stefańczyk Emil, Śliwka Jadwiga (2018)
Evaluation of PCR markers for *Phytophthora infestans* mating type determination
European Journal of Plant Pathology 152: 33 – 44
DOI 10.1007/s10658-018-1445-4
IF₂₀₁₈ (impact factor): 1,66
5-letni IF: 1,73
3. Janiszewska Marta, Sobkowiak Sylwester, Stefańczyk Emil, Śliwka Jadwiga (2020)
Population structure of *Phytophthora infestans* from a single location in Poland over a long period of time in context of weather conditions
Microbial Ecology, w druku
DOI 10.1007/s00248-020-01630-6
IF₂₀₁₉ (impact factor): 3,36
5-letni IF: 3,86

WPROWADZENIE

Phytophthora infestans (Mont.) de Bary, grzybopodobny patogen należący do klasy Oomycetes, powoduje jedną z najważniejszych pod względem ekonomicznym chorób ziemniaka (*Solanum tuberosum* L.) – zarazę ziemniaka. W sprzyjających warunkach wysokiej wilgotności powietrza i temperatury w zakresie 15 – 18 °C zaraza ziemniaka może w ciągu tygodnia całkowicie zniszczyć rośliny ziemniaka. Globalne straty związane z obniżeniem plonu i kosztami ochrony chemicznej przeciwko *P. infestans* wynoszą ponad 6 mld dolarów (Haverkort i in., 2008). Większość uprawianych odmian ziemniaka jest podatna na zarazę ziemniaka. Aby ochrona chemiczna przeciwko zarazie ziemniaka była skuteczna, wymagane jest wielokrotne stosowanie fungicydów podczas jednego sezonu wegetacyjnego, co podwyższa koszty upraw i ma negatywny wpływ na środowisko (Cooke i in., 2011; Sułowicz i Piotrowska-Seget, 2016).

Za miejsce pochodzenia *P. infestans* uważana jest dolina Toluca w Meksyku, gdzie odkryto największe na świecie zróżnicowanie tego patogenu (Goss i in., 2014). *Phytophthora infestans* jest organizmem heterotallicznym, z dwoma typami kojarzeniowymi nazwanymi A1 i A2 (Gallegly i Galindo, 1958). Patogen ten może rozmnażać się zarówno wegetatywnie jak i płciowo. W wyniku rozmnażania wegetatywnego powstają miliony zarodników przenoszonych przez wiatr na duże odległości. W konsekwencji rozmnażania płciowego powstają oospory, które mogą przetrwać w glebie przez wiele lat i być źródłem inokulum (Fry i in., 2013). Efektem rozmnażania płciowego w populacji jest wzrost zróżnicowania genetycznego. Zrekombinowane szczepy *P. infestans* mogą szybciej przystosować się do zmieniających się warunków środowiska, odpornych odmian ziemniaka i stosowanych środków ochrony roślin.

Pierwsze epidemie zarazy ziemniaka w Europie w 1845 roku spowodowane były przez szczepy o typie kojarzeniowym A1. W Irlandii ogromne straty spowodowane przez zarazę ziemniaka i nawrót choroby w kolejnych latach doprowadziły do „Wielkiego Głodu”, w wyniku którego zmarło ponad milion ludzi, a około dwa miliony emigrowało (Ristaino, 2002). Izolaty typu kojarzeniowego A2 w Europie wykryto w 1982 roku w Szwajcarii (Hohl i Iselin, 1984), natomiast w Polsce jego obecność została stwierdzona wśród izolatów zebranych w 1988 roku przez Sujkowskiego i in. (1994). Z Europy wraz z sadzoniakami typ kojarzeniowy A2 rozprzestrzenił się do Ameryki Południowej, Azji i Afryki (Fry i in., 1993). W konsekwencji pojawienia się szczepów typu kojarzeniowego A2 nastąpiły zmiany w strukturze populacji *P. infestans* w wielu regionach na świecie. Populacje *P. infestans* w takich krajach jak Wielka

Brytania, Szwajcaria (Flier i in., 2007), Francja (Montarry i in., 2010), Holandia (Li i in., 2012), Indie (Chowdappa i in., 2015), Chiny (Wu i in., 2012) są klonalne z kilkoma dominującymi genotypami. Genetycznie zróżnicowane populacje *P. infestans* i prawdopodobnie występowanie rozmnażania płciowego, odnotowane zostało w Danii, Norwegii, Szwecji, Finlandii (Brurberg i in., 2011; Sjöholm i in., 2013), Estonii (Runno-Paurson i in., 2016), na Łotwie (Aav i in., 2015) i w Rosji (Statsyuk i in., 2014). Strukturę populacji *P. infestans* kształtuje wiele różnych czynników, np. warunki klimatyczne, zróżnicowanie geograficzne, typ kojarzeniowy izolatów, rozmnażanie płciowe, migracje patogenu związane np. z przemieszczaniem sadzeniaków, dominujący system uprawy, intensywność ochrony chemicznej i cechy agronomiczne uprawianych odmian ziemniaka. Aby monitorować zmiany zachodzące w populacjach *P. infestans*, w tym pojawianie się nowych genotypów, różnice w frekwencji występowania genotypów, poszczególne izolaty są charakteryzowane w oparciu o wybrane cechy fenotypowe i genetyczne. Badania populacyjne *P. infestans* i innych patogenów roślin mają na celu poznanie lokalnych populacji, aby dostosować do nich adekwatne środki ochrony np. przeciwko zarazie ziemniaka i prowadzenie ukierunkowanej hodowli odpornościowej.

CEL BADAŃ

Celem badań było poznanie zróżnicowania fenotypowego i genetycznego izolatów *P. infestans* oraz wpływu czynników kształtujących strukturę populacji tego patogenu w wybranych regionach Polski.

Cele szczegółowe:

1. Analiza zróżnicowania fenotypowego i genetycznego izolatów *P. infestans* z trzech regionów Polski różniących się dominującym systemem uprawy ziemniaka w latach 2010 – 2012.
2. Weryfikacja skuteczności markerów PCR służących do identyfikacji typu kojarzeniowego *P. infestans* w porównaniu do metody krzyżowania na szalkach Petriego.
3. Analiza zróżnicowania fenotypowego i genetycznego izolatów *P. infestans* z jednego pola eksperymentalnego w Boguchwale w długim okresie czasu (lata 2000 – 2014) w kontekście danych pogodowych.

Hipotezy naukowe:

1. System uprawy ziemniaka oraz intensyfikacja ochrony chemicznej wpływają na strukturę populacji *P. infestans* w Polsce.
2. Markery PCR mogą służyć do identyfikacji typu kojarzeniowego *P. infestans*.
3. Warunki pogodowe, takie jak mroźne zimy czy upalne lata, powodują wzrost różnorodności genetycznej w populacji *P. infestans*, przy jednoczesnym ograniczeniu udziału linii klonalnych.

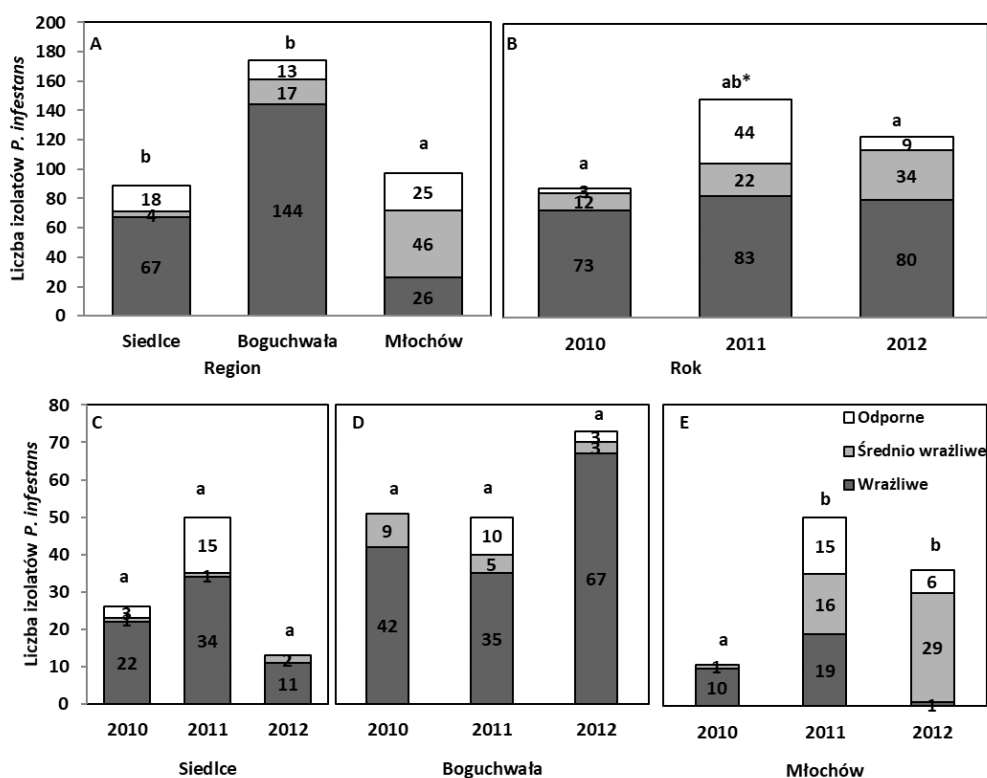
WYNIKI BADAŃ

W prezentowanych pracach przeprowadzona została fenotypowa i genetyczna analiza laboratoryjna 554 izolatów *P. infestans* z kolekcji IHAR-PIB O/ Młochów zbieranych z pojedynczej plamy chorobowej na listku ziemniaka. Oceniono typ kojarzeniowy, haplotyp mitochondrialny, odporność na metalakstyl, wirulencję i polimorfizm 14 markerów SSR (Simple Sequence Repeats).

W publikacji Brylińskiej i in. (2016) oceniono wpływ dominującego systemu uprawy ziemniaka na strukturę populacji *P. infestans*. Materiałem badawczym było 365 izolatów *P. infestans* zbieranych z trzech regionów Polski, które określono nazwami Boguchwała, Młochów i Siedlce, w latach 2010 - 2012. Boguchwała (podkarpackie) to region obejmujący 11 lokalizacji w odległości do 42 km od siebie nawzajem, w którym przeważały ogródki przydomowe, małe i eksperymentalne pola, gdzie środki ochrony roślin nie są stosowane, zaś plony są wykorzystywane na potrzeby własne. W regionie Młochów (mazowieckie) w wybranych 13 lokalizacjach w odległości do 35 km od siebie, dominowały intensywnie chronione i nawożone duże pola, a ziemniaki uprawiane są na potrzeby przemysłu przetwórczego i do supermarketów. Siedlce (mazowieckie) to obszar, w którym zbiór pochodził z 15 lokalizacji w odległości 52 km pomiędzy polami, z których były zbierane próbki. W regionie tym uprawiane są odmiany wczesne i skrobiowe, a liczba stosowanych zabiegów ochronnych jest umiarkowana.

W oparciu o wyniki uzyskane w analizie polimorfizmu 14 markerów SSR zidentyfikowano 299 unikatowych genotypów wśród 365 badanych izolatów *P. infestans*, z których 263 genotypy były reprezentowane tylko przez jeden izolat. Zróżnicowanie genetyczne pomiędzy regionami w poszczególnych latach badań określono w oparciu o współczynnik F_{ST} . Wartość współczynnika F_{ST} , która wyniosła 0,172, wskazywała na wysoki poziom zróżnicowania pomiędzy populacją *P. infestans* z regionu Młochów z 2012 roku (linie klonalne), a populacją z Boguchwały z 2012 roku (różnorodne izolaty). Identyczne wyniki

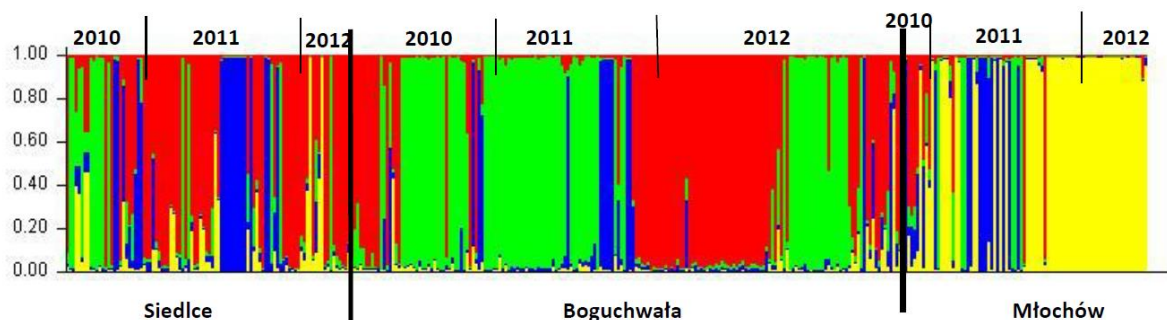
uzyskano dla podobieństwa genetycznego Nei'a, które było najniższe (0,598) pomiędzy populacjami z regionów Młochów i Boguchwała w 2012 roku. W poszczególnych latach badań zaobserwowano wzrost występowania izolatów odpornych i średnio wrażliwych na metalaksyl oraz szerzenie się linii klonalnych w regionie Młochów, w którym produkcja jest nastawiona na jakość i wysokość plonu ziemniaka, w porównaniu do pozostałych regionów (Rys. 1). Próby izolatów *P. infestans* zebrane w trzech regionach różniły się istotnie między sobą w teście Kruskala-Wallisa pod względem typu kojarzeniowego, haplotypu mitochondrialnego, odporności na metalaksyl i wirulencji.



Rys. 1. Odporność na metalaksyl 360 izolatów *P. infestans* z trzech regionów Polski (A), trzech lat zbioru (B) oraz każdego regionu i roku (C, D, E). Kolumny z tymi samymi literami (a, b) nie różnią się istotnie według testu Kruskala-Wallisa

Przy użyciu oprogramowania STRUCTURE izolaty *P. infestans* zostały podzielone na cztery klaster (Rys. 2). Trzydzieści izolatów mogło zostać zaklasyfikowane do dwóch lub trzech klasterów z prawdopodobieństwem od 0,40 do 0,60. Większość z nich pochodziła z regionu Siedlce, gdzie proporcja izolatów o typach kojarzeniowych A1 i A2 nie różniła się istotnie od 1:1 ($\chi^2 = 0,91$; $p = 0,34$).

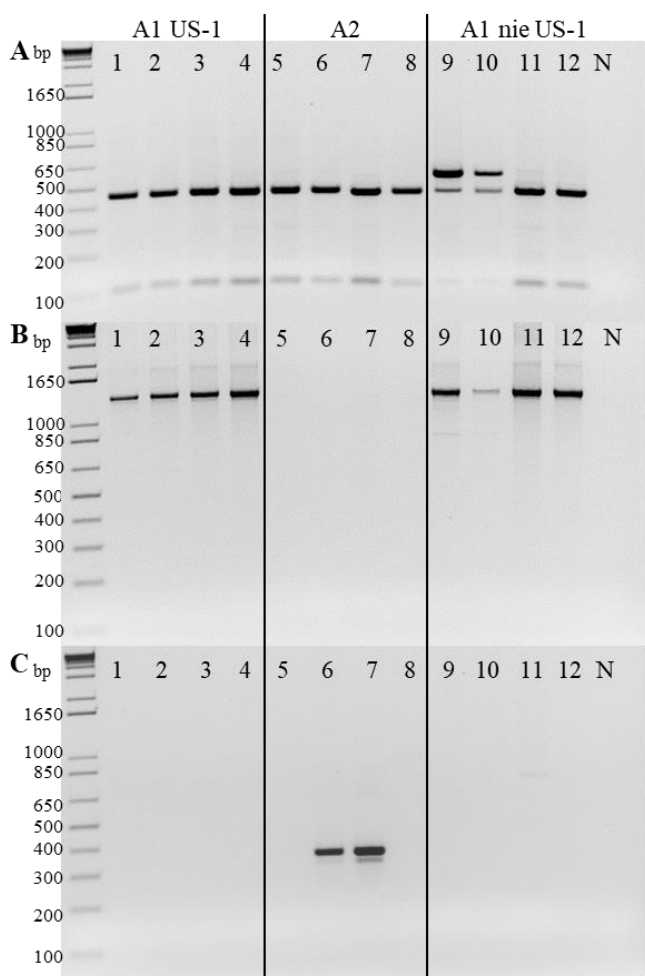
Przeprowadzone badania umożliwiły określenie zmian w populacji *P. infestans* w Polsce, które zachodzą w agroekosystemach, m.in. w wyniku intensywnej ochrony chemicznej i nawożenia.



Rys. 2. Analiza struktury populacji *P. infestans* z trzech regionów Polski z lat 2010 – 2012 na podstawie 14 markerów SSR wykonana za pomocą programu STRUCTURE v.2.3.4

Drugim celem pracy doktorskiej była weryfikacja przydatności markerów PCR (W16, S1, PHYB) do identyfikacji typu kojarzeniowego, w porównaniu do klasycznej metody krzyżowania z izolatami kontrolnymi na szalkach Petriego. W badaniach wykorzystano

146 polskich izolatów *P. infestans* zebranych z roku 2011 i 25 zagranicznych izolatów z Ekwadoru, Meksyku, Węgier, Holandii, Francji, Wielkiej Brytanii, Stanów Zjednoczonych Ameryki oraz jeden izolat innego gatunku, *Phytophthora andina*.



Rys. 3. Żele agarozowe z produktami PCR amplifikowanymi za pomocą następujących zestawów starterów: A - W16 (Judelson i in. 1995), produkty po trawieniu enzymem restrykcyjnym BsuRI, B - S1 (Judelson 1996) i C - PHYB (Kim i Lee 2002). 1 – 4: izolaty US-1 o typie kojarzeniowym A1, 5 – 8: izolaty o typie kojarzeniowym A2, 9 – 12: izolaty o typie kojarzeniowym A1 nienależące do genotypu US-1, 12: izolat *P. andina*, N– kontrola negatywna

Uzyskane wyniki wśród 146 polskich izolatów oraz w grupie badanych 25 zagranicznych izolatów *P. infestans* wykazują zgodność obu metod w 96% dla markera S1, w 95% dla markera W16, a w 86% dla markera PHYB. Ponadto w grupie badanych 25 zagranicznych izolatów *P. infestans* zaobserwowano błędnie zaklasyfikowane przez marker W16, jako A2, izolaty o genotypie US-1 i typie kojarzeniowym A1 (Rys. 3). Wykonano sekwencjonowanie produktów PCR markera W16 dla 12 izolatów *P. infestans* i jednego izolatu *P. andina*. Analiza sekwencji potwierdziła specyficzność markera W16, otrzymane produkty pochodziły z regionu sprzężonego z docelowym locus, a błędne wyniki były najprawdopodobniej skutkiem rekombinacji (utrąty sprzężenia) pomiędzy markerem a locus typu kojarzeniowego. Marker W16 błędnie identyfikuje typ kojarzeniowy izolatów o genotypie US-1 (A1), dlatego nie powinien być stosowany w populacjach, gdzie odnotowywane jest występowanie tego genotypu.

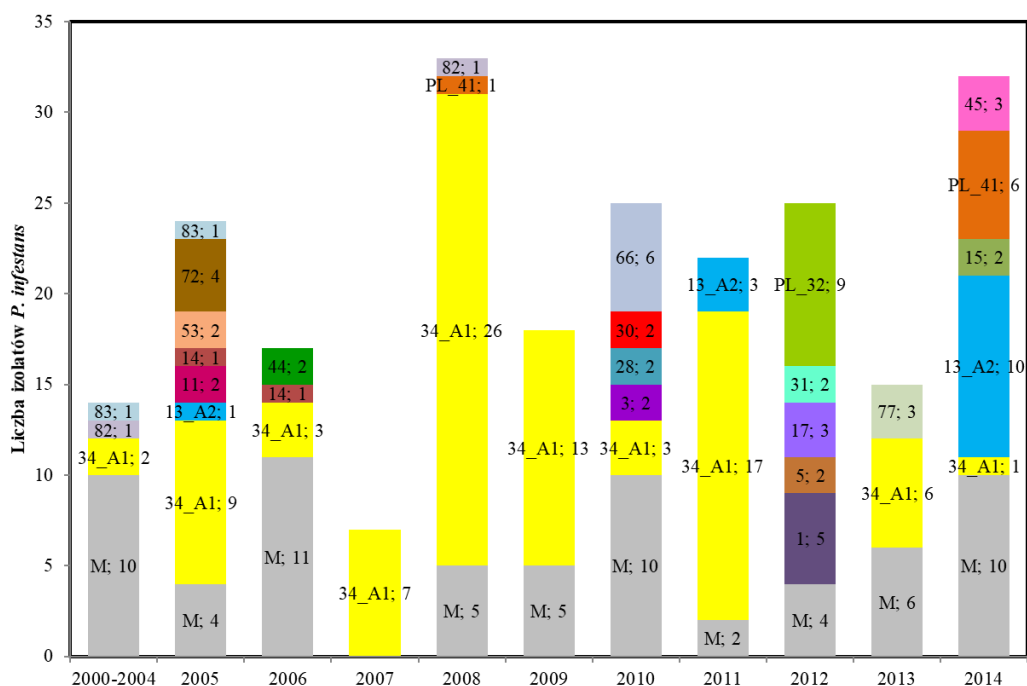
W publikacji Janiszewskiej i in. (2020) wybranym materiałem badawczym było 237 izolatów *P. infestans* zebranych z jednego niechronionego pola eksperymentalnego w Boguchwale w województwie podkarpackim w latach 2000 - 2014. Charakterystyka tych izolatów pozwoliła określić strukturę populacji *P. infestans* w długim okresie czasu. Analiza izolatów zbieranych w tej samej lokalizacji w 15 kolejnych latach, połączona z analizą danych pogodowych, pozwoliła na ocenę wpływu warunków pogodowych na strukturę populacji patogenu. Jest to szczególnie ważne przy prognozowaniu adaptacji *P. infestans* do zmieniającego się klimatu.

Wśród 237 badanych izolatów *P. infestans* zidentyfikowano 89 różnych genotypów SSR. Osiemdziesiąt siedem izolatów *P. infestans* należało do genotypu 34_A1, który był najliczniej występującym wśród wszystkich badanych izolatów i wykrywany był we wszystkich latach badań z wyjątkiem roku 2012 (Rys. 4). Genotyp ten był wykryty po raz pierwszy w 2004 roku w Słowenii (EuroBlight network, www.euroblight.net). W naszym materiale badawczym pierwszy izolat tego genotypu pochodzi z roku 2002. W publikacji wykazano zróżnicowanie pod względem wirulencji i odporności na metalaksyl pomiędzy izolatami należącymi do genotypu 34_A1. Zidentyfikowano znany, agresywny, odporny na metalaksyl genotyp *P. infestans* 13_A2, który w trzech latach był reprezentowany łącznie przez 14 izolatów (Rys. 4).

Przeprowadzona analiza molekularna wykazała, że izolaty zebrane w poszczególnych latach nie różniły się pomiędzy sobą. Wskaźnik różnorodności Shannon'a był najwyższy w 2014 roku (0,93) a najniższy w latach 2007 i 2008 (0,53 i 0,68, odpowiednio). Podobieństwo genetyczne Nei'a było najwyższe pomiędzy latami 2008 i 2011 (0,97) a najniższe pomiędzy

latami 2007 (wszystkie izolaty genotypu 34_A1) i 2012 (brak izolatów genotypu 34_A1) i wyniosło 0,72. Analiza programem STRUCTURE podzieliła badaną grupę izolatów *P. infestans* na trzy klastera, z których 43 izolaty należały do więcej niż jednego klastera.

Warunki pogodowe takie jak mroźne zimy np. z najniższą średnią temperaturą (-3,7 °C), najniższą minimalną temperaturą (-24,6 °C) i największą liczbą dni poniżej 0 °C (67 dni) odnotowana na przełomie lat 2006/2007 nie wpływają na zmianę struktury populacji *P. infestans*, na co wskazuje występowanie izolatów tego samego genotypu (34_A1) w poszczególnych latach badań.



Rys. 4. Dystrybucja genotypów *P. infestans* wśród izolatów zebranych w latach 2000 – 2014 w Boguchwale. Szary kolor wskazuje na różne genotypy wykryte w pojedynczych izolatach. Różnymi kolorami zaznaczono genotypy wykryte więcej niż raz w próbie populacyjnej. Etykiety numeryczne na kolumnie pokazują nazwę genotypu i liczbę izolatów o danym genotypie

WNIOSKI

- Wykazano wysokie genetyczne zróżnicowanie izolatów *P. infestans* z trzech regionów Polski, zidentyfikowano 299 unikatowych genotypów wśród 365 badanych izolatów z lat 2010 – 2012. Proporcja obu typów kojarzeniowych w regionie Siedlce nie różniła się istotnie od 1:1 ($\chi^2 = 0,91$; $p = 0,34$), co może wskazywać na wysokie prawdopodobieństwo rozmnażania płciowego populacji *P. infestans* na tym terenie.

2. Stwierdzono zróżnicowanie populacji *P. infestans* w regionach różniących się dominującym systemem uprawy ziemniaka. W regionie Młochów stwierdzono istotny wzrost liczby izolatów odpornych i średnio odpornych na metalaksyl oraz wzrost liczby izolatów linii klonalnych. Wskazuje na to również wskaźnik różnorodności Shannon'a, którego najniższa wartość 1,072 była odnotowana w regionie Młochów w porównaniu do regionów Siedlce (1,208) i Boguchwała (1,193).
3. Zweryfikowano wyniki oceny typu kojarzeniowego z użyciem trzech markerów PCR w porównaniu z metodą krzyżowania izolatów na szalkach Petriego w grupach izolatów *P. infestans*: 146 polskich i 25 z różnych krajów. Uzyskano zgodne wyniki w 96% izolatów dla markera S1, 95% izolatów dla markera W16 i 86% izolatów dla markera PHYB.
4. Izolaty *P. infestans* genotypu US-1 i typu kojarzeniowego A1 posiadają sekwencję markera W16 charakterystyczną dla izolatów typu kojarzeniowego A2, co sprawia, że marker ten jest nieprzydatny do oceny w populacjach, gdzie występuje genotyp US-1.
5. Charakterystyka izolatów *P. infestans* pochodzących z jednej lokalizacji w Polsce w długim okresie czasu (2000 – 2014) w kontekście warunków pogodowych pokazała, że po mimo występowania mroźnych zim z najniższą temperaturą -24 °C linie klonalne patogenu są w stanie przetrwać z roku na rok. Oospory nie są jedynym sposobem na przezimowanie *P. infestans*, zimują również sporangia i/lub grzybnia, choć nie można wykluczyć przezimowania linii klonalnych w sadzeniakach lub samosiewach na innych polach w danym regionie.
6. Określenie przynależności izolatów *P. infestans* do genotypu i ustalenie, czy zróżnicowanie alleli wynika z rekombinacji czy raczej powstaje w wyniku mutacji jest trudne w populacjach tego patogenu, w których zachodzi rozmnażanie płciowe, w przeciwieństwie do populacji gdzie obserwujemy dominację linii klonalnej.
7. Wśród 237 izolatów *P. infestans* z Boguchwały z lat 2000 – 2014 zidentyfikowano 87 izolatów należących do genotypu 34_A1, który był również odnotowywany w populacjach tego patogenu w innych krajach Europy jak np. Słowenia. Wśród izolatów tego genotypu odnotowano zróżnicowane reakcje na metalaksyl, różnice w wirulencji oraz zróżnicowanie alleli SSR.

SPIS LITERATURY

- Aav A, Skrabule I, Bimšteine G, Kaart T, Williams IH, Runno-Paurson E (2015) The structure of mating type, metalaxyl resistance and virulence of *Phytophthora infestans* isolates collected from Latvia. *Zemdirbyste* 102:335-342
- Brurberg MB, Elameen A, Le VH, Nærstad R, Hermansen A, Lehtinen A, Hannukkala A, Nielsen B, Hansen J, Andersson B, Yuen J (2011) Genetic analysis of *Phytophthora infestans* populations in the Nordic European countries reveals high genetic variability. *Fungal Biol* 115:335-342
- Chowdappa P, Kumar BJN, Madhura S, Kumar MSP, Myers KL, Fry WE, Cooke DEL (2015) Severe outbreaks of late blight on potato and tomato in South India caused by recent changes in the *Phytophthora infestans* population. *Plant Pathol* 64:191-199
- Cooke LR, Schepers HTAM, Hermansen A, Bain RA, Bradshaw NJ, Ritchie F, Shaw DS, Evenhuis A, Kessel GJT, Wander JGN, Andersson B, Hansen JG, Hannukkala A, Nærstad R, Nielsen BJ (2011) Epidemiology and integrated control of potato late blight in Europe. *Potato Res* 54:183-222
- Flier W, Kroon L, Hermansen A, Van Raaij H, Speiser B, Tamm L, Fuchs J, Lambion J, Razzaghian J, Andrivon D (2007) Genetic structure and pathogenicity of populations of *Phytophthora infestans* from organic potato crops in France, Norway, Switzerland and the United Kingdom. *Plant Pathol* 56:562-572
- Fry WE, Goodwin SB, Dyer AT, Matuszak JM, Drenth A, Tooley PW, Sujkowski LS, Koh YJ, Cohen BA, Spielman LJ, Deahl KL, Inlis DA, Sanlan KP (1993) Historical and recent migrations of *Phytophthora infestans*: chronology, pathways, and implications. *Plant Dis* 77:653-661
- Fry WE, McGrath MT, Seaman A, Zitter TA, McLeod A, Danies G, Small IM, Myers K, Everts K, Gevens AJ, Gugino BK, Johnson SB, Judelson H, Ristaino J, Roberts P, Secor G, Seebold K, Snover-Clift K, Wyenandt A, Grünwald NJ, Smart CD (2013) The 2009 late blight pandemic in the Eastern United States - causes and results. *Plant Dis* 97:296-306
- Gallegly ME, Galindo J (1958) Mating types and oospores of *Phytophthora infestans* in nature in Mexico. *Phytopathology* 48:274-277
- Goss EM, Tabima JF, Cooke DEL, Restrepo S, Fry WE, Forbes GA, Fieland VJ, Cardenas M, Grünwald NJ (2014) The Irish potato famine pathogen *Phytophthora infestans* originated in central Mexico rather than the Andes. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111: 8791–8796
- Haverkort AJ, Boonekamp PM, Hutten R, Jacobsen E, Lotz LAP, Kessel GJT, Visser RGF, van der Vossen EAG (2008) Societal costs of late blight in potato and prospects of durable resistance through cisgenic modification. *Potato Res* 51:47-57
- Hohl HR, Iselin K (1984) Strains of *Phytophthora infestans* with A2 mating type behavior. *Trans Br Mycol Soc* 83:529-530
- Judelson HS (1996) Chromosomal heteromorphism linked to the mating type locus of the oomycete *Phytophthora infestans*. *Mol Gen Genet* 252:155-161
- Judelson HS, Spielman LJ, Shattock RC (1995) Genetic mapping and non-Mendelian segregation of mating type loci in the Oomycete, *Phytophthora infestans*. *Genetics* 141:503-512

- Kim KJ, Lee YS (2002) Genetic DNA marker for A2 mating type in *Phytophthora infestans*. J Microbiol 40:254-259
- Li Y, van der Lee TAJ, Evenhuis A, van den Bosch GBM, van Bekkum PJ, Förch MG, van Gent-Pelzer MPE, van Raaij HMG, Jacobsen E, Huang SW, Govers F, Vleeshouwers VGAA, Kessel GJT (2012) Population dynamics of *Phytophthora infestans* in the Netherlands reveals expansion and spread of dominant clonal lineages and virulence in sexual offspring. Genes Genom Genet 2:1529-1540
- Montarry J, Andrivon D, Glais I, Corbiere R, Mialdea G, Delmotte F (2010) Microsatellite markers reveal two admixed genetic groups and an ongoing displacement within the French population of the invasive plant pathogen *Phytophthora infestans*. Mol Ecol 19:1965–1977
- Ristaino JB (2002) Tracking historic migrations of the Irish potato famine pathogen, *Phytophthora infestans*. Microbes Infect 4:1369-1377
- Runno-Paurson E, Kiiker R, Joutsjoki T, Hannukkala A (2016) High genotypic diversity found among population of *Phytophthora infestans* collected in Estonia. Fungal Biol 120:385-392
- Sjöholm L, Andersson B, Högberg N, Widmark AK, Yuen J (2013) Genotypic diversity and migration patterns of *Phytophthora infestans* in the Nordic countries. Fungal Biol 117:722-730
- Statsyuk NV, Semina YV, Perez FGM, Larsen MM, Kuznetsova MA, Kozlovskaya IN, Morozova EV, Deahl KL, Grünwald NJ (2014) Characterization of Russian *Phytophthora infestans* populations: DNA fingerprinting and SSR analysis. PPO – Special report 16:255-266
- Sujkowski LS, Goodwin SB, Dyer AT, Fry WE (1994) Increased genotypic diversity via migration and possible occurrence of sexual reproduction of *Phytophthora infestans* in Poland. Phytopathology 84:201-207
- Sułowicz S, Piotrowska-Seget Z (2016) Oddziaływanie fungicydów na mikroorganizmy w środowisku glebowym. Post Mikrobiol 55:12-8
- Wu Y, Jiang J, Gui C (2012) Low genetic diversity of *Phytophthora infestans* population in potato in north China. Afr J Biotechnol 11:15636-15642