

INFLUENCIA DE LA LUZ Y LA TEMPERATURA EN LA GERMINACION DE ESPORANGIOS Y EN LA ESPORULACION DE *Peronospora sparsa* BERKELEY, EN ROSA CULTIVAR Charlotte

Effect of light and temperature on sporangia germination and on the sporulation of *Peronospora sparsa* Berkeley on rose cultivar Charlotte

Sandra Liliana Giraldo Buitrago¹, Celsa García Domínguez² y Fanny Restrepo Cardona³

RESUMEN

Se evaluó la influencia de la luz y la temperatura en la germinación de esporangios en agar agua, y en la esporulación en folíolos de rosa con mildew vellosa *Peronospora sparsa* Berkeley. Los mayores porcentajes de germinación, 83, 87 y 87 %, se obtuvieron después de 4, 6 y 8 horas de incubación, bajo condiciones de oscuridad y 15 °C. En las primeras horas de incubación, el efecto de la luz en la germinación de los esporangios fue diferencial dependiendo de la temperatura. Después de 12 horas de incubación a 15 °C, la tasa germinativa se incrementa a 93% y la iluminación no afecta dicha tasa. Incubación de los esporangios a 20 °C resultó en una germinación menor que a los 15 °C. El efecto en la esporulación se evaluó en folíolos cortados infectados. Los folíolos inoculados se incubaron en cámaras de crecimiento a 15 y 20 °C con distintas condiciones de luz. La esporulación en oscuridad fue menor a la esporulación bajo luz continua o bajo fotoperíodo. La esporulación a 15 °C fue más baja que a 20 °C. La incubación con fotoperíodo y a 20 °C produjo la esporulación más alta.

Palabras clave: Peronosporales, mildew vellosa, ciclo de patogénesis.

SUMMARY

The influence of light and temperature on sporangia germination, and on the sporulation of infected leaflets of rose with the downy mildew *Peronospora sparsa* Berkeley was evaluated. The greatest percentages of sporangia germination, 83, 87 and 87 % were obtained after 4, 6 and 8 hours of incubation under dark conditions and 15 °C. During the first hours of incubation, the light effect on sporangia germination depended on the temperature. After 12 h of incubation at 15 °C sporangia germination increased to 93%, illumination did not have an effect. There was a reduction on germination of sporangia at 20 °C compared to the germination at 15 °C. The effect of light and temperature on sporulation was evaluated on cut infected leaflets. Inoculated leaflets were placed on Petri dishes with moist paper, and incubated in plant growth chambers at 15 and 20 °C

with different regimens of light. Sporulation was lower at 15 °C than at 20 °C. It was also lower under continuous darkness than under continuous light or 12 h light period. The highest sporulation was obtained when incubated at 20 °C and with photoperiod.

Key words: Peronosporales, downy mildew, pathogenicity cycle.

INTRODUCCION

Desde hace aproximadamente 35 años el mildew vellosa en los cultivos de rosa se ha convertido en un problema fitosanitario de la Sabana de Bogotá, afectando la calidad del producto, los costos de producción y la productividad de las plantas. Para el manejo del mildew vellosa se ha tenido que recurrir a un alto uso de fungicidas costosos y al empleo de mayor mano de obra para el manejo cultural de la enfermedad generando sobrecostos de producción. Los costos adicionales en control químicos en una variedad susceptible se pueden incrementar hasta en un 300%. El cálculo de pérdidas por mildew vellosa en las 1950 hectáreas en producción de rosa en la Sabana de Bogotá en 1999 se estiman en US\$ 5.675.670 (Suárez, 1999).

La enfermedad fue descrita por Berkeley por primera vez en Inglaterra en 1862, donde causó un daño considerable a cultivos de rosa en invernaderos. Posteriormente se ha conocido en la mayoría de los países europeos y en los Estados Unidos, particularmente durante la última parte del siglo XIX (Gill, 1977; Horst, 1995). El mildew vellosa de la rosa es causado por el Oomycete *Peronospora sparsa* Berkeley. El patógeno es un parásito obligado, produce pocas enzimas extracelulares, escasa maceración de los tejidos y no produce toxinas, las hifas crecen de manera intercelular ocasionando poco daño en el hospedante. La penetración ocurre en forma directa a través de la cutícula y epidermis.

El parásito se alimenta de las células del parénquima mediante haustorios (Michelmores et al, 1988). Como es característico de los Oomycetes, *P. sparsa* se reproduce asexualmente por medio de esporangios, los

- Fecha de recepción 4 de marzo de 2002.
- Aceptado para publicación 16 de diciembre de 2002.

¹ Ingeniero de Producción Agroindustrial, Universidad de la Sabana. E-mail: lgiraldob@yahoo.com.

² Profesor asociado Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia.

³ Bióloga M. Sc. Microbiología. Jefe de Investigación en Fitopatología, Americaflor Ltda.

cuales se forman sobre esporangióforos. En el género *Peronospora*, los esporangios se comportan como conidias y al germinar producen directamente un tubo germinativo (Agrios, 1996; Carlile *et al.*, 1994). En Colombia no se ha observado reproducción sexual de *P. sparsa* (Arbeláez, 1999).

Las condiciones que favorecen la producción de esporangios y su posterior germinación varían considerablemente entre las especies de *Peronospora*. Esta información es particularmente escasa para *P. sparsa*. Horst (1995) encontró que el patógeno no tolera temperaturas inferiores a 5 °C o superiores a 27 °C, y que la temperatura óptima para germinación de esporangios es de 18 °C. La esporulación no ocurre cuando la humedad relativa está por debajo del 85 %. Cuando las noches son frías y los días calurosos el patógeno se presenta con mayor fuerza (Chase, 1995). Los esporangios se forman en la noche, maduran en la mañana y se diseminan durante el día (Giraldo, 1999). Baker (1953) reportó que la esporulación del hongo es profusa bajo condiciones de alta humedad relativa; produciendo abundantes esporangios sobre el envés de la hoja. Las investigaciones realizadas en el laboratorio de Sanidad Vegetal de Ameriflor Ltda. (No publicado), han determinado que se necesitan 24 horas en cámara húmeda totalmente oscura para efectuarse la germinación y penetración del patógeno en la planta, y transcurren aproximadamente de 6 a 9 días después de la inoculación para que se inicie la esporulación.

Una de las estrategias para el control del mildew veloso en rosas es el manejo del clima bajo el invernadero para evitar la condensación de agua sobre los tejidos de las plantas y en consecuencia la germinación de los esporangios sobre los mismos. Por lo tanto, el presente trabajo está orientado a encontrar las condiciones de iluminación que favorece el mayor porcentaje de germinación bajo temperaturas de 5, 10, 15 y 20 °C. Igualmente determinar la condición de iluminación y la influencia de 15 y 20 °C en la esporulación del hongo.

MATERIALES Y METODOS

Lugar de realización de la investigación

El presente trabajo se desarrolló en el Laboratorio de Sanidad Vegetal propiedad de la Empresa AMERICA-FLOR LTDA y en el Laboratorio de Cultivo de Tejidos de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Colombia en Bogotá.

Producción de inóculo

El inóculo inicial se obtuvo de folíolos de rosa "Charlotte" provenientes de una finca comercial.

Los folíolos infectados se colocaron en un recipiente de vidrio con agua destilada desionizada estéril, adicionada

de Tween 80 en solución al 0,1%. El recipiente se agitó en vortex para desprender los esporangios. El líquido se filtró a través de una tela doble de muselina. El filtrado contenía la suspensión de esporangios, con la cual se inocularon folíolos desprendidos sanos, de rosas "Charlotte". Para la inoculación, se seleccionaron folíolos de aproximadamente 10 días de edad, los cuales se lavaron para eliminar las impurezas. En cajas de Petri se colocó papel toalla que se humedeció con agua destilada estéril. Los folíolos lavados y secos se sumergieron en el inóculo preparado con una concentración de 40.000 a 80.000 esporangios.ml⁻¹ y se colocaron en las cajas.

Éstas se llevaron a incubación a 18 °C y oscuridad constante. Para el mantenimiento de este inóculo inicial, se hicieron pases a folíolos nuevos cada siete días.

Germinación de esporangios

Breese *et al.*, en 1994 determinaron las temperaturas para germinación in vitro de los esporangios de mildew veloso en Rubus y Rosa. Esta metodología se usó como base para desarrollar este trabajo.

Los esporangios se pusieron a germinar en cajas de Petri con agar agua (1,2% p/v). A cada caja se le agregó 300 µl de una suspensión de esporangios de siete días de edad con una concentración de 10³ esporangios.ml⁻¹, que se esparció en el agar mediante una vara de vidrio doblada esterilizada. Las cajas se llevaron a una cámara de crecimiento (LAB-LINE: Plant growth chambers. Modelo No. 850) provista de tubos de luz blanca fluorescente con una intensidad lumínica de 19 W/m², previamente acondicionada a 5, 10, 15 o 20 °C, según correspondiera. Cada temperatura se evaluó independientemente de manera secuencial. Los tratamientos con oscuridad se efectuaron cubriendo las cajas de Petri con papel aluminio.

Las cajas cubiertas y sin cubrir se aleatorizaron en la cámara de incubación, con tres repeticiones por tratamiento. La germinación de los esporangios se evaluó a las 2, 4, 6, 8, 12 y 24 horas de incubación. El número de esporangios germinados en 100 esporangios se registró por la observación en microscopio de un trozo de agar de 2 x 2 cm del centro de la caja. Se consideró que un esporangio había germinado cuando la longitud del tubo germinativo era al menos igual a la mitad de la anchura del esporangio.

Los datos se sometieron a un análisis de varianza para cada uno de los tiempos de lectura. De acuerdo a éste análisis se hizo uso de los contrastes ortogonales para observar los diferentes efectos de los tratamientos y sus interacciones.

Efecto de temperatura e iluminación en la esporulación

Se seleccionaron folíolos sanos con una edad aproximada de diez días, que se lavaron para eliminar las

impurezas. En cajas de Petri se colocó papel toalla que se humedeció con agua destilada estéril. Los folíolos lavados y secos se sumergieron en inóculo y se colocaron en las cajas. Estos folíolos se colocaron con el lado abaxial hacia arriba. Se usaron diez cajas por tratamiento donde cada caja tenía tres folíolos.

Estas cajas se llevaron a tres cámaras de crecimiento (HACEB: refrigerador clase T, serie E 99, modelo N9-1L) provistas de bombillas de luz blanca fluorescente con una intensidad lumínica de 14 W/m² acondicionadas para los tratamientos de luz constante, oscuridad o fotoperíodo (Es un concepto que se refiere a los regímenes de luz/oscuridad a los que fueron sometidos los tratamientos) de 12 horas luz y 12 horas oscuridad. Se hicieron dos ensayos de temperatura, a 15 y 20 °C. El inóculo consistió en una suspensión de esporangios a una concentración de 20 - 25 x 10³ esporangios.ml⁻¹.

La esporulación se estimó a los seis y a los siete días después de la inoculación (d.d.i). Para esto, los tres folíolos de cada caja se colocaron en tubos de ensayo con tres ml de agua destilada estéril adicionada de Tween 80 al 0,1%. Los tubos se agitaron en vortex por 30 segundos. Los folíolos se sacaron y los esporangios se contaron en cámara de Neubauer.

Se realizó un análisis de varianza con comparación de promedios mediante la prueba de comparación múltiple al 95%.

RESULTADOS Y DISCUSION

Germinación de esporangios

La germinación de los esporangios se aumentó al incrementar la temperatura de 5 a 15 °C pero disminuyó entre 15 y 20 oC (Figura 1 y 2).

A las 2 horas de incubación, la germinación fue relativamente baja en todas las temperaturas (Figura 1.A), independientemente de la condición de luz. Entre las 4 y 6 horas de incubación se observó efecto de luz. La condición de luz estimuló significativamente la germinación en temperaturas bajas, pero el efecto se invierte, aunque no estadísticamente, en las dos temperaturas mas altas (Figuras 1.B y 1.C). A las 8 horas de incubación aún se observa este efecto en la temperatura mas baja, 5 °C (Figura 2.A). Después de las 8 horas, los esporangios han alcanzado su potencial de germinación y la germinación en temperaturas bajas es comparable a la de los 15 °C, aunque se observa todavía la disminución entre 15 y 20 °C.

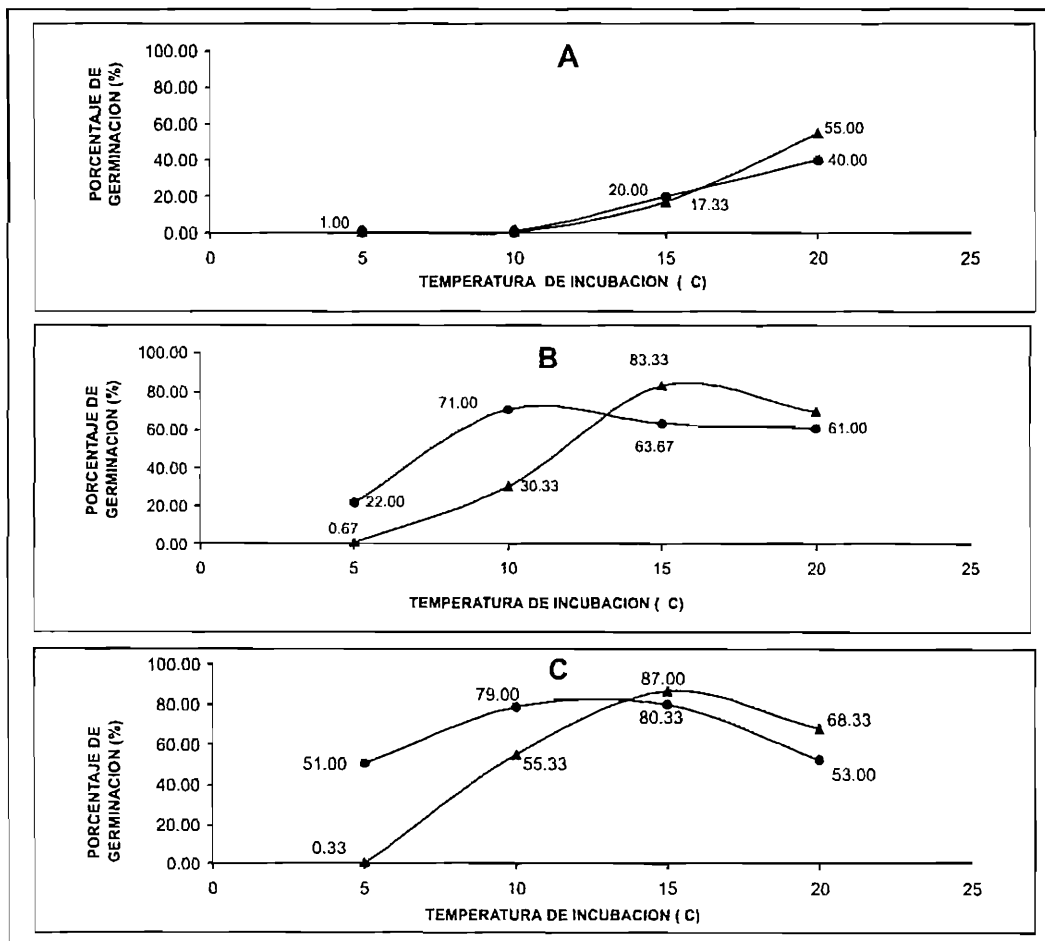


Figura 1. Porcentaje de germinación de esporangios de *Peronospora sparsa* en función de la temperatura bajo condiciones de luz (□) y oscuridad (●). A, Tiempo de incubación de 2 horas. B, Tiempo de incubación de 4 horas. C, Tiempo de incubación de 6 horas.

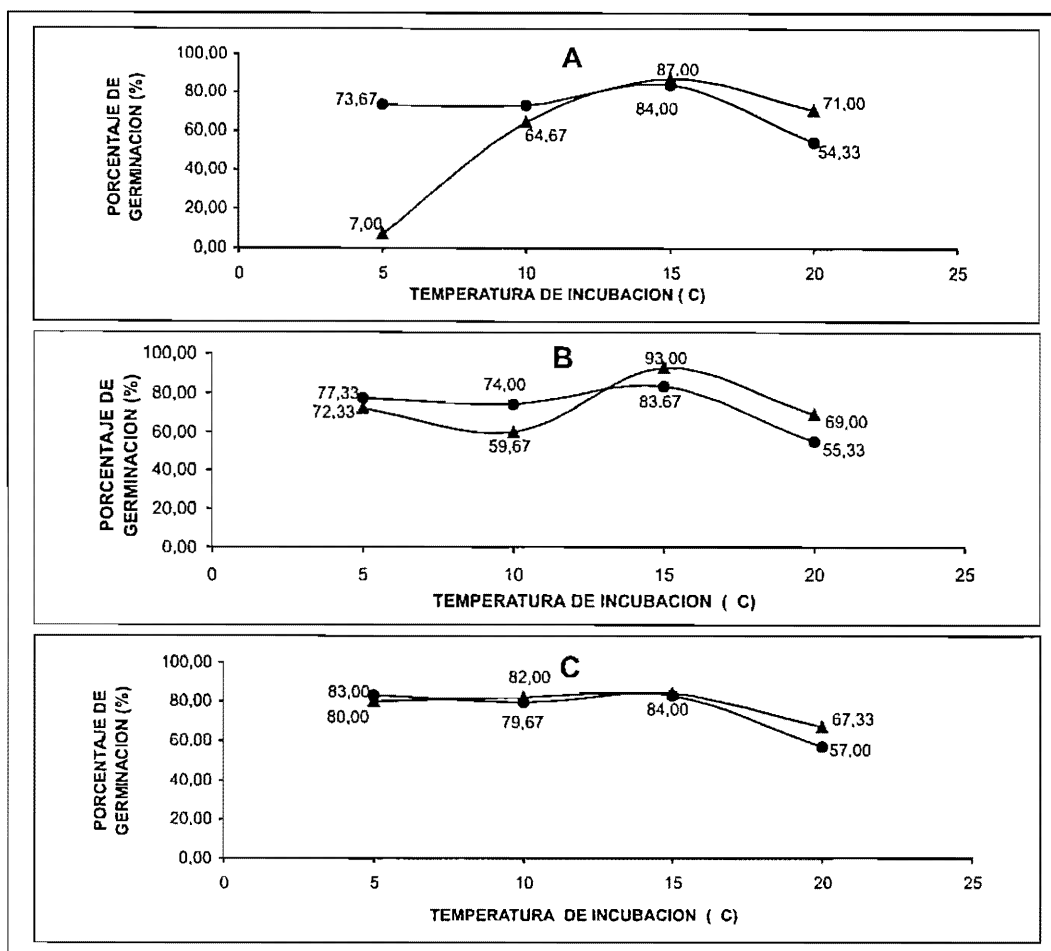


Figura 2. Porcentaje de germinación de esporangios de *Peronospora sparsa* en función de la temperatura bajo condiciones de luz (□) y oscuridad (●). A, Tiempo de incubación de 8 horas. B, Tiempo de incubación de 12 horas. C, Tiempo de incubación de 24 horas.

La máxima germinación se observó a los 15°C en oscuridad a las 12 horas d.d.i (Figura 2.B).

Después de 24 horas de incubación el nivel de germinación es mayor al 80%, para tratamientos de luz y oscuridad y para temperaturas entre 5 y 15 grados centígrados (Figura 2.C). Por lo tanto, se concluye que la evaluación de germinación de los esporangios de *P. sparsa* puede hacerse entre las 4 y 6 horas de incubación a 15 °C bajo oscuridad. Bajo las condiciones del ensayo, no es recomendable evaluar la germinación a temperaturas superiores a 15 °C. Es decir, la germinación de esporangios de este patógeno a temperatura ambiente de laboratorio no es conveniente.

El comportamiento de la temperatura durante 24 horas en un invernadero comercial de producción de flores en la Sabana de Bogotá, fluctúa entre 8 y 25 °C (Giraldo, 2001 y Giraldo 1999). Dependiendo de la época del año la fluctuación puede variar en uno o dos grados.

Debido a los requerimientos de agua libre sobre las hojas para la germinación de los esporangios, se espera-

ría que la germinación de éstos se diera durante la noche. Las temperaturas típicas de los invernaderos (Figura 3.A) que son favorables para la germinación ocurren entre las 6 de la tarde y las 8 de la mañana.

Según los resultados de este ensayo (Figura 1.B y 1.C) estas temperaturas favorecerían la germinación entre un 30 a 50 % de los esporangios, proporción suficiente para que la enfermedad alcance niveles destructivos bajo la situación de abundante inóculo. Sin embargo, es necesario que exista agua libre sobre las hojas por lo menos 2 a 4 horas.

Un fenómeno importante dentro de los invernaderos es la condensación del vapor de agua en las plantas, en las mañanas el invernadero se calienta y al mismo tiempo el aire absorbe el agua que transpiran las plantas y que se evapora de las cubiertas, aumentando su contenido de humedad, mientras que las flores son cuerpos fríos que se calientan menos rápido.

El aire caliente al encontrarse con estos cuerpos fríos, se enfría llegando rápidamente al punto de rocío con

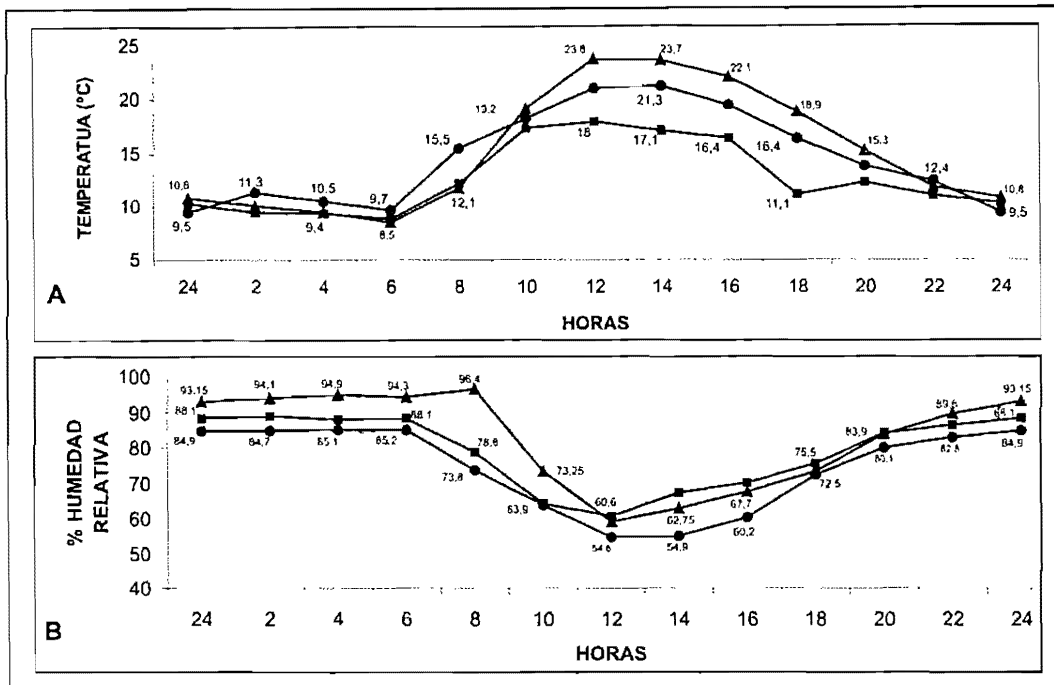


Figura 3. Patrón de comportamiento de la A, temperatura y B, humedad relativa durante 24 horas en dos invernaderos de una finca comercial. Bloque 27 (●-), Bloque 5B (□-) y exterior (-■-) (Giraldo, 2001).

condensación en el follaje. Por lo tanto, en aquellos invernaderos que posean humedades relativas entre 93 y 97% y temperaturas entre 7 y 11 °C, se llega fácilmente al punto de rocío si la temperatura baja ligeramente un grado, mientras que bajo condiciones de humedad relativa entre 80 y 85% y temperaturas entre 9 y 13 °C se requiere la disminución de dos o tres grados para llegar al punto de rocío. De acuerdo con lo anterior y con las figuras 3.A y 3.B durante aproximadamente 2 a 6 horas en la noche coinciden la temperatura y agua libre en los invernaderos típicos de la Sabana para la germinación de esporangios.

Esporulación

Bajo el sistema de inoculación e incubación usado en este trabajo, *P. sparsa* esporula abundantemente sobre el envés de los folíolos.

Después de la infección, los folíolos se mantienen verdes por unos días y no hay una necrosis evidente. Si acaso, se puede observar un cambio leve de coloración hacia verde más opaco sin degradación de los tejidos. Por esta razón, el efecto de la temperatura y la luz en el desarrollo de la infección se evaluó no en el tamaño o en el avance de la lesión sino en términos de producción de esporangios. La evaluación a los seis y siete días se realizó con la intención de conocer el momento en que se produce la mayor cantidad de esporangios. No se hicieron evaluaciones antes de los seis días ni después de los siete por resultados previos de otros bioensayos.

La mayor cantidad de esporangios se registró al séptimo d.d.i, a una temperatura de 20 °C y con ilumina-

ción en fotoperíodo superando las restantes condiciones evaluadas, entre las cuales no se detectaron diferencias significativas. Al sexto d.d.i no se detectaron diferencias de concentración de esporangios entre los tratamientos de iluminación en ambas temperaturas. En el séptimo d.d.i a 15 °C no se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos de iluminación. Al promediar los dos días se detectó mayor concentración de esporangios con temperatura de 20 °C e iluminación en fotoperíodo respecto a las otras combinaciones de estos dos factores (Cuadro 1), cuando se promediaron las dos temperaturas, la mayor concentración de esporangios se encontró al séptimo día con fotoperíodo. Cuando se promedió sobre iluminación, la mayor concentración de esporangios se encontró al séptimo d.d.i y temperatura 20 °C.

La presente evaluación permite concluir que la iluminación es un factor fundamental en el desarrollo de la infección del patógeno, estimula o inhibe su esporulación, al igual que la temperatura; el fotoperíodo y 20 °C estimulan la esporulación de *P. sparsa*.

El patrón de comportamiento de la temperatura durante 24 horas (Figura 3.A) en un invernadero comercial de producción de flores en la Sabana de Bogotá es aproximadamente 14 horas diurnas entre 15 y 24 °C y 10 horas nocturnas entre los 8 y 15 grados centígrados (Giraldo, 2001 y Giraldo 1999). Dependiendo de la época del año la fluctuación puede variar en uno o dos grados. El patrón de la humedad relativa (Figura 3.B) comprende una fase nocturna de 12 horas con una humedad superior al 85% y una fase diurna en las 12 horas siguientes cuando la humedad oscila entre 55% y 85% (Giraldo, 2001; Giraldo, 1999).

Cuadro 1. Producción de esporangios de *Peronospora sparsa* en hoja cortada de rosa bajo diferentes condiciones de temperatura e iluminación.

D.D. ¹	Temperatura ° C	Iluminación	Promedio de Esporangios ³ (Esporangios/ml/cm ² de folíolos)	
6	20	Luz continua	3256.02	bc
6	20	Oscuridad continua	1564.96	bc
6	20	Fotoperíodo ²	6072.87	bc
6	15	Luz continua	223.31	c
6	15	Oscuridad continua	1621.73	bc
6	15	Fotoperíodo	134.78	c
7	20	Luz continua	4675.31	bc
7	20	Oscuridad continua	599.90	c
7	20	Fotoperíodo	16710.03	a ⁴
7	15	Luz continua	2365.71	bc
7	15	Oscuridad continua	2631.40	bc
7	15	Fotoperíodo	835.42	c
<u>Promedio para dos factores</u>				
6	20	-	3631.28	abc
6	15	-	659.91	c
7	20	-	7328.41	abc
7	15	-	1944.18	abc
6	-	Luz continua	1739.67	abc
6	-	Oscuridad continua	1593.34	bc
6	-	Fotoperíodo	3103.83	bc
7	-	Luz continua	3520.51	bc
7	-	Oscuridad continua	1615.65	bc
7	-	Fotoperíodo	8772.73	abc
-	20	Luz continua	3965.66	abc
-	20	Oscuridad continua	1082.43	bc
-	20	Fotoperíodo	11391.45	abc
-	15	Luz continua	1294.47	abc
-	15	Oscuridad continua	2126.56	abc
-	15	Fotoperíodo	485.10	abc

¹ Días después de inoculación

² 12 horas de luz.

³ Promedio de 30 folíolos.

⁴ Letras diferentes indican diferencia significativa entre los tratamientos según prueba de Tukey (P<0.05).

Bajo estas condiciones, las fincas productoras de rosas presentan altas probabilidades de ser atacadas por este patógeno, lo que implica que deben tomar medidas de control tanto físicas, químicas como culturales inmedias una vez se detecten focos de contaminación.

Aún cuando la esporulación se dió bajo luz continua, oscuridad continua y fotoperíodo, la iluminación tiene un efecto estimulante. La esporulación en luz continua fue más alta que en oscuridad continua. Sin embargo el fotoperíodo promovió la mayor esporulación independiente de la temperatura. En el caso de *P. destructor* también se ha reportado un efecto de los ciclos diarios de luz y oscuridad (Yarwood, en 1937 y 1943). Hildebrand y Sutton (1982) encontraron además que la oscuridad induce la

maduración de las esporas. Cuando la oscuridad se inicia dos horas mas temprano y se mantiene al menos por 5 horas las esporas maduran dos horas más rápido.

La humedad relativa también tiene un efecto en la esporulación de *P. destructor*, particularmente en el período de oscuridad (Yawood, 1937 y 1943, Hildebrand et al, 1982). Una demora en el inicio de la alta humedad ($\geq 95\%$) durante el período de oscuridad produce, dependiendo de la temperatura, reducción en la tasa de desarrollo de los esporangioforos, esporangios y en el total de esporangios producidos. Un bloqueo en el proceso de esporulación por una breve (0.5 hr) exposición de los esporangioforos y esporas a un ambiente de baja saturación de aire (HR 80 - 85%) indicaron que la esporulación

probablemente requiere atmósferas que están continuamente saturadas o cercanamente saturadas (Hildebrand et al, 1984). Hartmann *et al.*, demostró que *Peronospora parasitica* esporula cuando la humedad relativa es superior o igual al 97% y la temperatura es 15 °C.

AGRADECIMIENTOS

Al laboratorio de cultivo de tejidos de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Bogotá.

AL doctor JULIO AMADOR por su apoyo y a todo el equipo de trabajo del laboratorio de SANIDAD VEGETAL de AMERICAFLOR LTDA.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- AGRIOS, G. 1996. Fitopatología. Segunda edición. Editorial Limusa. México D.C.
- ARBELAEZ, T. G. 1999. El mildew vellosa del rosal ocasionado por *Peronospora sparsa* Berkeley. Rev. Acopafior. Vol. 6(4). p. 37 - 39.
- BAKER, K.F. 1953. Recent epidemics of downy mildew of rose. Plant Disease Rep. Vol.37. p. 331 - 339.
- BREESE, W.A; SHATTOCK, R.C; WILLIAMSON, B; HACKETT, C. 1994. In vitro spore germination and infection of cultivars of *Rubus* and *Rosa* by downy mildews from both hosts. Annals of Applied Biology. Vol. 125(1) p. 73 - 85.
- CARLILE, M.J; WATKINSON, S.C. 1994. The fungi. Academic Press, London.
- CHASE, A.R. 1995. Managing powdery mildew and downy mildew in floricultural crops. Memorias: Simposio Internacional "El Manejo Integrado de Plagas y Enfermedades en Floricultura". Bogotá (Colombia). 136 - 139 p.
- GILL, D.L. 1977. Downy mildew of roses in Georgia. Plant Disease Rep. Vol.61. p. 230 - 231.
- GIRALDO, C. 1999. Control cultural del mildew vellosa y la ecocultura de la capacitación. Rev. Acopafior, Vol. 6(6) p. 4 - 12.
- GIRALDO, S.L. 2001. Determinar la influencia de la luz y la temperatura en las etapas de germinación y latencia del mildew vellosa, *Peronospora sparsa*, en plantas de rosa variedad *charlotte*, para evaluar las pruebas de control in vitro y establecer su control físico en campo. Tesis de grado. Ingeniero de Producción Agroindustrial. Universidad de la Sabana. p. 86 - 88.
- HARTMANN, H; SUTTON, J.C.; PROCTER, R. 1983. Effects of atmospheric water potentials, free water, and temperature on production and germination of sporangia in *Peronospora parasitica*. Canadian Journal Plant Pathology. Vol.5. p. 70 - 74..
- HILDEBRAND, P.D; SUTTON, J.C. 1982. Weather variables in relation to an epidemic of onion downy mildew. Phytopathology. Vol. 72. p. 219 - 224.
- HILDEBRAND, P.D; SUTTON, J.C. 1984.. Interactive effects of the dark period, humid period, temperature, and light on sporulation of *Peronospora destructor*. Phytopathology. Vol. 74(12) p. 1444 - 1449.
- HORST, R. 1995. Compendium of Rose Diseases. APS PRESS, the American Phytopathological Society. St. Paul. Minnesota.
- MICHELMORE, R.W; ILOTT, T; HULBERT, S.H; FARRARA, B. 1988. The downy mildews. Advances in Plant Pathology. Vol. 6. p. 53 - 79.
- SUAREZ G, J. 1999. Problemática actual del mildew vellosa en Rosa. VIII Congreso Acopafior - Asociflores. Santafé de Bogotá.
- YARHOOD, C.E. 1937. Relation of light to the diurnal cycle of sporulation of certain downy mildews. J. Agric. Vol. 54. p. 365 - 373.
- YARHOOD, C.E. 1943. Onion downy mildew. Hilgardia. Vol. 14. p. 595 - 691.