



GENÉTICA DE LA RESISTENCIA A *Phytophthora capsici* DE LA LÍNEA DE CHILE 41-1 (*Capsicum annuum*)

GENETICS OF RESISTANCE TO *Phytophthora capsici* OF THE CHILLI PEPPER (*Capsicum annuum*) LINE 41-1

Hernán Villar-Luna¹, Tarsicio Corona-Torres¹, Fernando Castillo-González¹, Olga Gómez-Rodríguez², Obdulia Segura-León² y Víctor H. Aguilar-Rincón^{1*}

¹Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo (CP-CM), Programa de Recursos Genéticos y Productividad-Genética, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. ²CP-CM, Instituto de Fitosanidad, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.

*Autor de correspondencia (aheber@colpos.mx)

RESUMEN

La marchitez del chile (*Capsicum annuum* L.), causada por *Phytophthora capsici* L., es la enfermedad más destructiva de este cultivo. Una alternativa de manejo eficaz y amigable con el ambiente es el uso de variedades con resistencia genética. La nueva fuente de resistencia a *P. capsici* que recientemente se ha detectado es la línea de chile tipo Serrano 41-1. El objetivo de esta investigación fue determinar la herencia de la resistencia a *P. capsici* de la línea de chile 41-1. La evaluación de la resistencia a *P. capsici* de los progenitores Tampiqueño 74 (P_1 susceptible) y Serrano 41-1 (P_2 resistente) y las generaciones F_1 , F_2 , RCP_1 , RCP_2 y F_3 se realizó 7 d después de la inoculación, cuando todas las plántulas del progenitor susceptible mostraron susceptibilidad. Las segregaciones en plántulas resistentes y susceptibles en las generaciones F_2 , RCP_1 y RCP_2 se ajustaron a través de una prueba de chi-cuadrada a las proporciones 7 resistentes:9 susceptibles, 0 resistentes:todas susceptibles y 3 resistentes:1 susceptible, respectivamente, y en la generación F_3 la segregación en familias resistentes, segregantes y susceptibles a la proporción 7:8:1. Estas proporciones indican que el carácter de resistencia a *P. capsici* de la línea 41-1 está determinada por dos genes recesivos duplicados.

Palabras clave: Chiles nativos, fuente de resistencia a *P. capsici*, genes recesivos duplicados, resistencia genética.

SUMMARY

Chilli pepper (*Capsicum annuum* L.) wilt, induced by *Phytophthora capsici* L., is the most destructive disease of this crop. An effective and environmentally friendly management alternative is the use of varieties with genetic resistance. The new source of resistance to *P. capsici* that has recently been detected is the Serrano type pepper line 41-1. The aim of this research was to determine the inheritance of resistance to *P. capsici* of the chilli pepper line 41-1. An evaluation of resistance to *P. capsici* of parents Tampiqueño 74 (P_1 susceptible) and Serrano 41-1 (P_2 resistant), along with generations F_1 , F_2 , BCP_1 , BCP_2 and F_3 was carried out 7 d after inoculation, when all seedlings from the susceptible parent showed susceptibility. The segregations in resistant and susceptible seedlings in the F_2 , BCP_1 and BCP_2 generations were adjusted through a chi-squared test to the proportions 7 resistant:9 susceptible, 0 resistant:all susceptible and 3 resistant:1 susceptible, respectively, and in the F_3 generation, segregation in resistant, segregating and susceptible to the 7:8:1 ratio. These proportions indicate that the trait of resistance to *P. capsici*

of line 41-1 is determined by two duplicated recessive genes.

Index words: Duplicated recessive genes, genetic resistance, native chilli peppers, source of resistance to *P. capsici*.

INTRODUCCIÓN

Desde el punto de vista económico, el chile (*Capsicum annuum* L.) es una de las hortalizas más importantes a nivel mundial y uno de los principales condimentos, sus frutos se consumen en fresco, deshidratados o procesados (Bosland y Votava, 2012; López, 2003). También posee importancia nutraceutica por su alto contenido de vitaminas C y A; además, los capsaicinoides, propios del género *Capsicum*, se han utilizado en la industria farmacéutica y los frutos maduros para la extracción de pigmentos utilizados en la industria de los alimentos procesados (Aguirre y Muñoz, 2015; Bosland y Votava, 2012; Reyes-Escogido et al., 2011). El chile en México constituye uno de los principales productos de exportación, siendo este país el segundo productor y principal exportador de chile verde a nivel mundial (Caro et al., 2014; FAO, 2021).

De las distintas especies del género *Capsicum*, *C. annuum* es la de mayor importancia económica, y México cuenta con la más alta diversidad de esta especie (Aguilar, et al., 2010; Kraft et al., 2014). No obstante, el cultivo de esta hortaliza se enfrenta a una serie de problemas que afectan su rendimiento, dentro de los cuales se encuentran los daños por insectos plaga y enfermedades; entre estas últimas, la de mayor importancia es "la marchitez del chile" causada por el oomiceto *Phytophthora capsici*, que produce pérdidas que pueden alcanzar hasta el 100 % (Barchenger et al., 2018). Para el control de este fitopatógeno se recurre con frecuencia al uso de fungicidas sintéticos, que resultan ser poco efectivos, altamente nocivos para la

salud humana y para el ambiente (Barchenger *et al.*, 2018; Majid *et al.*, 2016), y si bien, se han intentado desarrollar nuevas estrategias de manejo, en la actualidad no se cuenta con medidas eficaces para su control (Castro *et al.*, 2012); por tanto, una alternativa a largo plazo, competitiva, redituable y ambientalmente amigable para el control de fitopatógenos es el uso de genotipos con resistencia genética (Barchenger *et al.*, 2019; Castro *et al.*, 2012; Majid *et al.*, 2016).

La resistencia genética se encuentra principalmente en las variedades nativas, especies afines, mutantes y parientes silvestres (Khan *et al.*, 2020; Steuernagel *et al.*, 2016). En el caso del chile, se han detectado diversas fuentes de resistencia genética a *P. capsici* (Barksdale *et al.*, 1984; Candole *et al.*, 2010; Gómez-Rodríguez *et al.*, 2017; Guerrero y Laborde, 1980; Kim *et al.*, 2010; Mo *et al.*, 2014; Morán-Bañuelos *et al.*, 2010; Pochard *et al.*, 1983; Retes-Manjarrez *et al.*, 2020; Wartono *et al.*, 2019), algunas de ellas han mostrado una resistencia poco efectiva, y en el caso de la variedad resistente Criollo de Morelos 334 (CM334), considerada como la fuente de resistencia más importante a nivel mundial, su resistencia ha resultado compleja (Oelke *et al.*, 2003; Sy *et al.*, 2008), dado que los estudios de su genética han arrojado diferentes resultados, que van desde genes recesivos (Guerrero y Laborde, 1980), diferentes genes dominantes (Gil *et al.*, 1991; Monroy-Barbosa y Bosland, 2008; Reifschneider, *et al.*, 1992; Walker y Bosland, 1999; Sy *et al.*, 2005), hasta un carácter poligénico con efectos epistáticos (Bonnet *et al.*, 2007; Chunthawodtiporn *et al.*, 2019; Lefebvre y Palloix, 1996; Siddique *et al.*, 2019); esta complejidad ha limitado su uso en programas de mejoramiento (Thabuis *et al.*, 2003).

Se ha demostrado que esta resistencia depende de diferentes QTLs (Quantitative Trait Loci) presentes en distintos cromosomas (Bartual *et al.*, 1993; Bonnet *et al.*, 2007; Chunthawodtiporn *et al.*, 2019; Lefebvre y Palloix, 1996; Reifschneider, *et al.*, 1992; Siddique *et al.*, 2019). De estos QTLs, el que se ubica en el cromosoma 5 aporta el mayor efecto a la resistencia en esta línea, de ahí el interés para usarlo en mejoramiento genético a través de selección asistida por marcadores moleculares (Barka *et al.*, 2020; Chunthawodtiporn *et al.*, 2019; Kim *et al.*, 2019; Lozada *et al.*, 2021; Minamiyama *et al.*, 2007; Ogundiwin *et al.*, 2005; Quirin *et al.*, 2005; Siddique *et al.*, 2019; Sugita *et al.*, 2006; Truong *et al.*, 2012).

Recientemente se ha detectado a la línea de chile tipo Serrano 41-1 como una nueva fuente de resistencia a *P. capsici*, que además presenta resistencia contra los nematodos agalladores *Meloidogyne incognita* y *Nacobbus aberrans*, (Gómez-Rodríguez *et al.*, 2017). Determinar la genética de la resistencia de esta línea es

de gran importancia para utilizarla eficientemente en programas de mejoramiento genético de Chile. El objetivo de la presente investigación fue determinar la herencia de la resistencia a *P. capsici* de la línea de Chile Serrano 41-1.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal e incremento de inóculo

Se utilizó la línea de Chile nativo tipo Serrano 41-1 como progenitor resistente (P_2), producto de tres autofecundaciones de una planta resistente de la recolecta 41, realizada en el estado de Puebla, y la variedad comercial tipo Serrano Tampiqueño 74 (T-74) como progenitor susceptible (P_1). Para el estudio de la herencia de la resistencia se realizaron cruces utilizando a la variedad T-74 (P_1) como hembra y a la línea 41-1 (P_2) como macho, y se desarrollaron las generaciones F_1 , F_2 , RCP_1 , RCP_2 y F_3 del año 2018 al 2020 bajo condiciones de invernadero, la generación F_3 estuvo compuesta por 65 familias.

Por otra parte, se cultivó el aislado PCT-17 de *P. capsici* proporcionado por el Laboratorio de Patología Vegetal del Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. El crecimiento del oomiceto se realizó en cajas de Petri con medio agar V8 durante 7 días a 28 °C, transcurrido este tiempo, a cada caja se le agregaron 10 mL de solución isotónica de NaCl 0.9 % durante 10 min; posteriormente, se decantó la solución y el medio de cada caja se dividió en cuatro partes, y se transfirieron a otras cajas de Petri estériles (dos partes por caja) agregando agua destilada estéril hasta cubrir completamente el medio; las cajas se incubaron bajo luz blanca a 24 °C por 48 h, y posteriormente en oscuridad a 28 °C por 24 h para favorecer la formación de esporangios. Para estimular la liberación de zoosporas se colocaron las cajas a 4 °C por 30 min y en seguida a temperatura ambiente por 30 min. La suspensión de zoosporas de cada caja se colectó en un matraz y se determinó la concentración utilizando la cámara de Neubauer; posteriormente, se ajustó a una concentración de 1×10^5 zoosporas mL^{-1} .

Evaluación de la resistencia a *P. capsici* de las generaciones P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RCP_1 , RCP_2 y F_3

Se obtuvieron plántulas de las semillas germinadas en cámara húmeda de cada generación, las cuales se trasplantaron en recipientes plásticos de 25 mL que contenían arena estéril como sustrato, y se establecieron en una cámara de ambiente controlado (Warren Sherer®, Columbus, Georgia, EUA) a 27 ± 1 °C con un fotoperíodo de 13 h luz, y una intensidad luminosa de 6768 lux (luz fluorescente). En la evaluación de los progenitores se

utilizaron 42 plántulas para P_1 , 38 plántulas para P_2 , 41 para la generación F_1 , 102 plántulas para las generaciones F_2 , RCP_1 y RCP_2 y 10 plántulas para cada una de las familias F_3 .

La inoculación se realizó con ayuda de una micropipeta, aplicando 1 mL de la suspensión de zoosporas a cada una de las plántulas cuando éstas presentaron de cuatro a seis hojas verdaderas. La variable de severidad en tallo se registró en cada una de las plántulas de cada generación a los 7 d después de la inoculación (ddi) cuando todas las plántulas del progenitor susceptible mostraron susceptibilidad, para lo cual se utilizó la escala de valores de 1 a 7 propuesta por Sanogo (2006), con las modificaciones propuestas por Gómez-Rodríguez et al. (2017) (Cuadro 1). Con base en las evaluaciones, las plántulas se agruparon en dos clases: resistentes, con valores ≤ 3 y susceptibles, con valores ≥ 4 (Cuadro 1). En el caso de las familias F_3 , éstas se clasificaron como resistentes, susceptibles y segregantes, la primera categoría con todas las plántulas resistentes, la segunda con todas susceptibles, y la última integrada por familias con plántulas de las dos clases.

Análisis estadístico

Para realizar el análisis de la resistencia de la línea 41-1 se consideró la severidad observada a los 7 ddi, ya que en esta fecha todas las plántulas del progenitor susceptible presentaron una severidad de 5 a 7. Con el número de plántulas resistentes y susceptibles de las generaciones P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RCP_1 y RCP_2 se determinó, a través de una prueba de chi-cuadrada (χ^2), el ajuste de las proporciones fenotípicas esperadas, con lo cual se definió el grado de dominancia y el número de genes de resistencia. Para el caso de las familias F_3 , la prueba de χ^2 se realizó con el número de familias resistentes, segregantes y susceptibles. Se utilizó para el análisis el software estadístico R Project 4.0.3. (R Core Team, 2020).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las fuentes de resistencia a *P. capsici* en Chile reportadas a la fecha son limitadas (Barksdale et al., 1984; Candole et al., 2010; Gómez-Rodríguez et al., 2017; Guerrero y Laborde, 1980; Kim et al., 2010; Mo et al., 2014; Morán-Bañuelos et al., 2010; Pochard et al., 1983; Retes-Manjarrez et al., 2020; Wartono et al., 2019); sin embargo, considerando que la diversidad de *C. annuum* es muy amplia, sobre todo en México (Aguilar et al., 2010; Kraft et al., 2014), existe la posibilidad de encontrar nuevas fuentes de resistencia a este fitopatógeno, mismas que puedan aprovecharse de una forma eficaz en programas de mejoramiento genético. La línea 41-1, obtenida de una colecta de Chile nativo tipo Serrano, tiene el potencial para ser utilizada como fuente de resistencia por el comportamiento que presenta, de acuerdo con lo reportado por Gómez-Rodríguez et al. (2017) (Figura 1), y la determinación de la herencia de este carácter permitirá que sea utilizada de manera adecuada en un programa de mejoramiento.

En el Cuadro 2 se muestran los resultados de la evaluación de la resistencia de las distintas generaciones, en éste se presentan el número de plantas resistentes y susceptibles en cada generación evaluada, con excepción de la F_3 , donde las clases analizadas fueron las familias resistentes, susceptibles y segregantes; además, se presentan los valores de la prueba de χ^2 , según su ajuste a las proporciones estimadas correspondientes al número de genes de resistencia. Los valores de severidad de 1 a 3 que presentaron las plántulas del progenitor P_2 confirmaron la resistencia observada por Gómez-Rodríguez et al. (2017) en la línea 41-1, y en el caso del progenitor P_1 , todas las plántulas fueron susceptibles, con valores de severidad de 5 a 7. En el caso de la generación F_1 , todas las plántulas fueron susceptibles, con una severidad de 4 a 7, lo que indica que el carácter de la resistencia es de herencia recesiva (Cuadro 2, Figura 1). Resultados similares han

Cuadro 1. Escala de severidad de la enfermedad causada por *P. capsici* en plantas de Chile (Gómez-Rodríguez et al., 2017; Sanogo, 2006).

Escala de severidad	Síntomas	Reacción a la enfermedad
1	Plantas completamente sanas, sin ningún síntoma de enfermedad	R
2	Necrosis en la base sin rodear al tallo	R
3	Necrosis en la base que rodea al tallo	R
4	Necrosis que rodea el tallo con ≤ 50 % de defoliación	S
5	Necrosis que rodea el tallo con > 50 % de defoliación	S
6	Planta marchita	S
7	Planta completamente muerta	S

R: resistente, S: susceptible

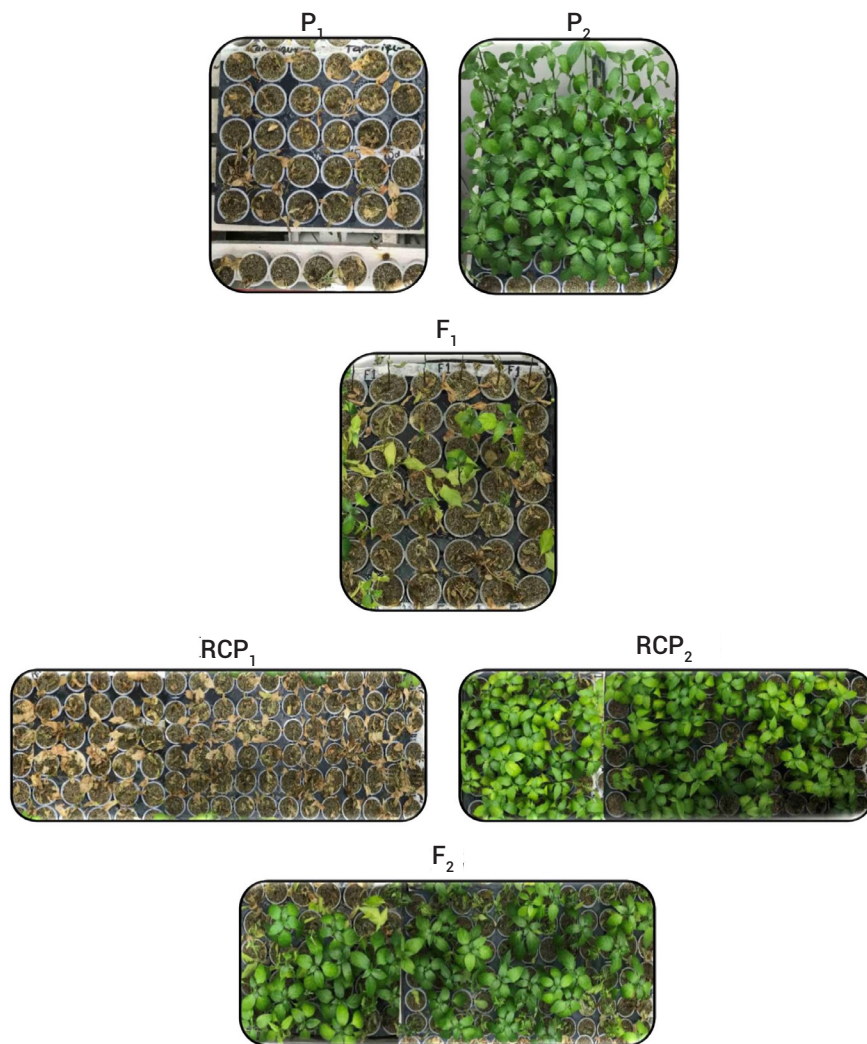


Figura 1. Severidad de los progenitores (P_1 y P_2) y segregación de la resistencia a *P. capsici* en las generaciones F_1 , RCP_1 , RCP_2 y F_2 .

sido obtenidos con la variedad CM334 (Guerrero y Laborde, 1980). Por otro lado, en la generación F_2 , con valores de $\chi^2 = 1.74$ y $P = 0.19$, la segregación observada en plántulas resistentes y susceptibles se ajustó a la proporción 3:1, lo que corresponde a la presencia de dos genes recesivos duplicados. Los resultados en las generaciones RCP_1 y RCP_2 concuerdan con la presencia de dos genes recesivos, ya que, en el primer caso no hubo segregación, todas las plántulas fueron susceptibles, y en la RCP_2 el número de plantas resistentes y susceptibles se ajustaron respectivamente a la proporción 3:1 con valores de $\chi^2 = 0.11$ y de probabilidad $P = 0.73$ (Cuadro 2, Figura 1). Estas generaciones segregantes han sido las más utilizadas para estudiar la genética de la resistencia a *P. capsici* (Lee *et al.*, 2012; Reifschneider, *et al.*, 1992; Soh *et al.*, 2012; Sy *et al.*, 2005; Walker y Bosland, 1999) para el caso de genes simples, en tanto que, para la determinación de QTLs de resistencia a este fitopatógeno se han utilizado

generaciones más avanzadas como F_3 , F_7 y F_8 (Bonnet, *et al.*, 2007; Chunthawodtiporn, *et al.*, 2019; Ogundiwin *et al.*, 2005; Siddique, *et al.*, 2019).

Para el análisis de la resistencia genética de la línea 41-1 también se utilizó la generación segregante F_3 , tal como se ha señalado en los análisis de la genética de la resistencia de genes simples en otras enfermedades (Aguilar-Rincón *et al.*, 2000; Ashkani *et al.*, 2015; Loladze *et al.*, 2014). La utilización de familias F_3 hace que los resultados sean más robustos; en este caso, la segregación de las familias F_3 se ajustó a las proporciones 7:8:1 (resistentes, segregantes y susceptibles), con una $\chi^2 = 3.47$ y una $P = 0.18$, lo que corresponde también a la segregación de dos genes recesivos duplicados (Cuadro 2).

Si bien existen diversos estudios de la genética de la resistencia a *P. capsici* en Chile (Barksdale *et al.*, 1984; Gil

Cuadro 2. Valores de χ^2 y probabilidad de ajuste a las proporciones estimadas para dos genes recesivos en la resistencia a *P. capsici* de las generaciones F_1 , F_2 , RCP_1 , RCP_2 y F_3 .

Generación	n	Observados			Esperados			Proporción mendeliana	χ^2	P
		R	Seg.	S	R	Seg.	S			
P_1	42	0	--	42	0	--	42	--	--	--
P_2	38	38	--	0	38	--	0	--	--	--
F_1	41	0	--	41	0	--	41	--	--	--
F_2	102	38	--	64	44.6	--	57.4	7:9	1.74	0.19
RCP_1	102	0	--	102	0	--	102	--	--	--
RCP_2	102	78	--	24	76.5	--	25.5	3:1	0.11	0.73
F_3 (Familias)	65	22	40	3	28.4	32.5	4.1	7:8:1	3.47	0.18

F_1 : primera generación filial, F_2 : segunda generación filial, F_3 : familias de la tercera generación filial, RCP_1 : retrocruza hacia el progenitor susceptible y RCP_2 : retrocruza hacia el progenitor resistente, n: número de individuos evaluados. R: resistente, Seg: segregante, S: susceptible, χ^2 : valor estimado de chi-cuadrado con 1 grado de libertad para las generaciones F_1 , F_2 , RCP_1 y RCP_2 y para la generación F_3 2 grados de libertad, y P: probabilidad.

et al., 1990; 1991; Monroy-Barbosa y P. W. Bosland, 2008; Reifschneider, et al., 1992; Walker y Bosland, 1999; Zhang et al., 2011;), en el caso de la variedad resistente CM334, que por su efectividad ha sido considerada como un modelo de resistencia (Oelke et al., 2003; Sy et al., 2008), los resultados de la genética de la resistencia en ésta han sido variables, desde genes simples de herencia recesiva o dominante hasta una herencia poligénica con efectos epistáticos (Bonnet et al., 2007; Guerrero y Laborde, 1980; Gil et al., 1991; Lefebvre y Palloix, 1996; Ogundiwin et al., 2005; Reifschneider, et al., 1992; Sy et al., 2005; Walker y Bosland, 1999); una posible explicación de esto es la falta de uniformidad del material, ya que en algunos casos se ha considerado que la variedad CM334 estaba conformada por una población heterogénea, y en otros casos, lo que se usó fue una selección de esta población (Bosland y Lindsey, 1991; Reifschneider, et al., 1992). Otras explicaciones dadas a la variación de los resultados es la diversidad que puede existir en los distintos aislados de *P. capsici* (Barchenger et al., 2018; Palloix et al., 1988; Reifschneider et al., 1986).

Estas variaciones encontradas en CM334 posiblemente no se presenten en la línea 41-1, ya que ésta es una línea uniforme producto de la selección de una planta de una colecta, con la que se realizaron tres autofecundaciones, y que previamente ha sido evaluada con nueve aislados de *P. capsici* de diferentes regiones de México y una de Estados Unidos (Gómez-Rodríguez et al., 2017).

Lo anterior representa una clara ventaja de la línea 41-1 para emplearla en programas de mejoramiento genético, ya que el manejo de genes simples es más sencillo, y no tendría la misma complejidad que ha mostrado la variedad

CM334, en la cual la presencia de varios QTLs en distintos cromosomas dificulta su manejo en los programas de mejoramiento (Bonnet et al., 2007; Chunthawodtiporn et al., 2019; Kim et al., 2019; Lozada et al., 2021; Minamiyama et al., 2007; Ogundiwin et al., 2005; Quirin et al., 2005; Sugita et al., 2006; Thabuis et al., 2003; Truong et al., 2012). Una ventaja adicional que presenta la línea 41-1 es que también cuenta con resistencia a los nematodos *M. incognita* y *N. aberrans* (Gómez-Rodríguez et al., 2017) que, para el caso de este último, hasta la fecha no se ha detectado alguna fuente de resistencia.

CONCLUSIONES

Las segregaciones en plántulas resistentes y susceptibles de las generaciones F_1 , F_2 , RCP_1 y RCP_2 , y familias F_3 en resistentes, segregantes y susceptibles indican que el carácter de resistencia a *P. capsici* de la línea 41-1 de Chile Serrano está determinada por dos genes recesivos duplicados.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar R. V. H., T. Corona T., P. López L., L. Latournerie M., M. Ramírez M., H. Villalón M. y J. A. Aguilar C. (2010) Los Chiles de México y su Distribución. SINAREFI, Colegio de Postgraduados, INIFAP, IT-Conkal, UANL, UAN. Montecillo, Texcoco, Estado de México. 114 p.
- Aguilar-Rincón V. H., P. R. Singh, J. D. Molina-Galán y J. Huerta-Espino (2000) Herencia de la resistencia a la roya de la hoja en cuatro trigos sintéticos hexaploides. *Agrociencia* 34:235-246.
- Aguirre H. E. y V. Muñoz O. (2015) El chile como alimento. *Ciencia* 66:16-23.
- Ashkani S., M. R. Yusop, M. Shabanmofrad, A. R. Harun, M. Sahebi and M. A. Latif (2015) Genetic analysis of resistance to rice blast: a study on the inheritance of resistance to the blast disease pathogen in an F_3 population of rice. *Journal of Phytopathology* 163:300-

- 309, <https://doi.org/10.1111/jph.12323>
- Barchenger D. W., K. H. Lamour and P. W. Bosland (2018) Challenges and strategies for breeding resistance in *Capsicum annuum* to the multifarious pathogen, *Phytophthora capsici*. *Frontiers in Plant Science* 9:628, <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00628>
- Barchenger D. W., P. Naresh and S. Kumar (2019) Genetic resources of *Capsicum*. In: *The Capsicum Genome. Compendium of Plant Genomes*. N. Ramchiary and C. Kole (eds.). Springer. Cham, Switzerland. pp:9-23, https://doi.org/10.1007/978-3-319-97217-6_2
- Barka G. D. and J. Lee (2020) Molecular marker development and gene cloning for diverse disease resistance in pepper (*Capsicum annuum* L.): current status and prospects. *Plant Breeding and Biotechnology* 8:89-113, <https://doi.org/10.9787/PBB.2020.8.2.89>
- Barksdale T. H., G. C. Papavizas and S. A. Johnston (1984) Resistance to foliar blight and crown rot of pepper caused by *Phytophthora capsici*. *Plant Disease* 68:506-509, <https://doi.org/10.1094/PD-68-506>
- Bartual R., A. Lacasa, J. I. Marsal y J. C. Tello (1993) Efectos epistáticos en la resistencia a *Phytophthora capsici* Leon en pimiento (*Capsicum annuum*). *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas* 19:485-490.
- Bonnet J., S. Danan, C. Boudet, L. Barchi, A. M. Sage-Palloix, B. Caromel, ... and V. Lefebvre (2007) Are the polygenic architectures of resistance to *Phytophthora capsici* and *P. parasitica* independent in pepper? *Theoretical and Applied Genetics* 115:253-264, <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0561-x>
- Bosland P. W. and D. L. Lindsey (1991) A seedling screen for *Phytophthora* root rot of pepper, *Capsicum annuum*. *Plant Disease* 75:1048-1050, <https://doi.org/10.1094/PD-75-1048>
- Bosland P. W. and E. J. Votava (2012) Peppers: Vegetable and Spice Capsicums. 2nd edition. CAB. Wallingford, UK. 230 p, <https://doi.org/10.1079/9781845938253.0000>
- Candole B. L., P. J. Conner and P. Ji (2010) Screening *Capsicum annuum* accessions for resistance to six isolates of *Phytophthora capsici*. *HortScience* 45:254-259, <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.45.2.254>
- Caro E. M., C. Leyva M. y J. Ríos S. (2014) Competitividad mundial de la producción de chile verde de México. *Revista de Economía* 31:95-128, <https://doi.org/10.33937/reveco.2014.50>
- Castro R. A., S. P. Fernández P. y P. Osuna Á. (2012) Mecanismos de defensa del chile en el patosistema *Capsicum annuum*-*Phytophthora capsici*. *Revista Mexicana de Fitopatología* 30:49-65.
- Chunthawodtiporn J., T. Hill, K. Stoffel and A. Van Deynze (2019) Genetic analysis of resistance to multiple isolates of *Phytophthora capsici* and linkage to horticultural traits in bell pepper. *HortScience* 54:1143-1148, <https://doi.org/10.21273/HORTSCI13359-18>
- FAO, Food and Agriculture Organization (2021) Crop statistics reports for the world. Food and Agriculture Organization. Rome. <http://www.fao.org/faostat/es> (February 2021)
- Gil O. R., C. Palazón E. and J. Cuartero Z. (1990) Genetics of resistance to *Phytophthora capsici* in the Mexican pepper 'Line 29'. *EPPO Bulletin* 20:117-122, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.1990.tb01187.x>
- Gil O. R., C. Palazón E. and J. Cuartero Z. (1991) Genetics of resistance to *Phytophthora capsici* in the pepper line 'SCM 334'. *Plant Breeding* 107:50-55, <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1991.tb00527.x>
- Gómez-Rodríguez O., T. Corona-Torres and V. H. Aguilar-Rincón (2017) Differential response of pepper (*Capsicum annuum* L.) lines to *Phytophthora capsici* and root-knot nematodes. *Crop Protection* 92:148-152, <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.10.023>
- Guerrero A. and J. A. Laborde (1980) Current status of pepper breeding for resistance to *Phytophthora capsici* in Mexico. Synopses of the IVth Meeting of the Capsicum. Working Group of Eucarpia I.V.T. Wageningen, The Netherlands. pp: 52-56.
- Khan A. H., M. Hassan and M. N. Khan (2020) Conventional plant breeding program for disease resistance. In: *Plant Disease Management Strategies for Sustainable Agriculture through Traditional and Modern Approaches. Sustainability in Plant and Crop Protection*. Vol. 13. I. U. Haq and S. Ijaz (eds.). Springer. Cham, Switzerland. pp:27-51, https://doi.org/10.1007/978-3-030-35955-3_3
- Kim J. S., W. I. Kim, H. J. Jee, J. G. Gwang, C. K. Kim and C. K. Shim (2010) Evaluation of resistance in hot pepper germplasm to *Phytophthora* blight on biological assay. *Korean Journal of Horticultural Science and Technology* 28:802-809.
- Kim N., W. H. Kang, J. Lee and S. I. Yeom (2019) Development of clustered resistance gene analogs-based markers of resistance to *Phytophthora capsici* in chili pepper. *BioMed Research International* 2019:1093186, <https://doi.org/10.1155/2019/1093186>
- Kraft K. H., C. H. Brown, G. P. Nabhan, E. Luedeling, J. J. Luna R., G. C. d'Eeckenbrugge, ... and P. Gepts (2014) Multiple lines of evidence for the origin of domesticated chili pepper, *Capsicum annuum*, in Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111:6165-6170, <https://doi.org/10.1073/pnas.1308933111>
- Lee J., W. P. Lee, B. C. Kang and J. B. Yoon (2012) Inheritance of resistance to *Phytophthora* root rot in chili pepper depending on inoculum density and parental genotypes. *Korean Journal of Breeding Science* 44:503-509, <https://doi.org/10.9787/KJBS.2012.44.4.503>
- Lefebvre V. and A. Palloix (1996) Both epistatic and additive effects of QTLs are involved in polygenic induced resistance to disease: a case study, the interaction pepper-*Phytophthora capsici* Leonian. *Theoretical and Applied Genetics* 93:503-511, <https://doi.org/10.1007/BF00417941>
- Loladze A., D. Kthiri, C. Pozniak and K. Ammar (2014) Genetic analysis of leaf rust resistance in six durum wheat genotypes. *Phytopathology* 104:1322-1328, <https://doi.org/10.1094/PHYTO-03-14-0065-R>
- López R. G. O. (2003) Chilli. Especia del nuevo mundo. *Ciencias* 69:66-75.
- Lozada D. N., L. Whelpley and A. Acuña-Galindo (2021) Genetic architecture of chile pepper (*Capsicum* spp.) QTLome revealed using meta-QTL analysis. *Research Square* 1:1-18, <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-153361/v1>
- Majid M. U., M. F. Awan, K. Fatima, M. S. Thair, Q. Ali, B. Rashid, ... and T. Husnain (2016) *Phytophthora capsici* on chilli pepper (*Capsicum annuum* L.) and its management through genetic and bio-control: a review. *Zemdirbyste-Agriculture* 103:419-430, <https://doi.org/10.13080/z-a.2016.103.054>
- Minamiyama Y., M. Tsuro, T. Kubo and M. Hirai (2007) QTL analysis for resistance to *Phytophthora capsici* in pepper using a high density SSR-based map. *Breeding Science* 57:129-134, <https://doi.org/10.1270/jsbbs.57.129>
- Mo H., S. Kim, K. P. P. Wai, M. I. Siddique, H. Yoo and B. S. Kim (2014) New sources of resistance to *Phytophthora capsici* in *Capsicum* spp. *Horticulture, Environment and Biotechnology* 55:50-55, <https://doi.org/10.1007/s13580-014-0016-7>
- Monroy-Barbosa A. and P. W. Bosland (2008) Genetic analysis of *Phytophthora* root rot race-specific resistance in chile pepper. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 133:825-829, <https://doi.org/10.21273/JASHS.133.6.825>
- Morán-Bañuelos S. H., V. H. Aguilar-Rincón, T. Corona-Torres y E. Zavaleta-Mejía (2010) Resistencia a *Phytophthora capsici* Leo. de chiles nativos del sur de Puebla, México. *Revista Fitotecnica Mexicana* 33(Esp. 4):21-26, <https://doi.org/10.35196/rfm.2010.Especial.4.21>
- Oelke L. M., P. W. Bosland and R. Steiner (2003) Differentiation of race specific resistance to *Phytophthora* root rot and foliar blight in *Capsicum annuum*. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 128:213-218, <https://doi.org/10.21273/JASHS.128.2.0213>
- Ogundiwin E. A., T. F. Berke, M. Massoudi, L. L. Black, G. Huestis, D. Choi, ... and P. J. Prince (2005) Construction of 2 intra-specific linkage maps and identification of resistance QTLs for *Phytophthora capsici* root-rot and foliar-blight diseases of pepper (*Capsicum annuum* L.). *Genome* 48:698-711, <https://doi.org/10.1139/g05-028>
- Palloix A., A. M. Daubeze and E. Pochard (1988) *Phytophthora* root rot of pepper influence of host genotype and pathogen strain on the inoculum density disease severity relationships. *Journal of Phytopathology* 123:25-33, <https://doi.org/10.1007/BF00417941>

- org/10.1111/j.1439-0434.1988.tb01033.x
- Pochard E., P. M. Molot oui G. Dominguez (1983) Etude de deux nouvelles sources de résistance à *Phytophthora capsici* Leon. chez le piment: confirmation de l'existence de trois composantes distinctes dans la résistance. *Agronomie* 3:333-342, <https://doi.org/10.1051/agro:19830406>
- Quirin E. A., E. A. Ogundiwin, J. P. Prince, M. Mazourek, M. O. Briggs, T. S. Chlanda, ... and M. M. Jahn (2005) Development of sequence characterized amplified region (SCAR) primers for the detection of *Phyto. 5.2*, a major QTL for resistance to *Phytophthora capsici* Leon. in pepper. *Theoretical and Applied Genetics* 110:605-612, <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1874-7>
- R Core Team (2021) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Reifschneider F. J. B., L. S. Boiteux, P. T. Della Vecchia, J. M. Poulos and N. Kuroda (1992) Inheritance of adult-plant resistance to *Phytophthora capsici* in pepper. *Euphytica* 62:45-49, <https://doi.org/10.1007/BF00036086>
- Reifschneider F. J. B., A. C. Café-Filho and A. M. Rego (1986) Factors affecting expression of resistance in pepper (*Capsicum annuum*) to blight caused by *Phytophthora capsici* in screening trials. *Plant Pathology* 35:451-456, <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.1986.tb02042.x>
- Retes-Manjarrez J. E., W. A. Rubio-Aragón, I. Márques-Zequera, I. Cruz-Lachica, R. S. García-Estrada and O. Sy (2020) Novel sources of resistance to *Phytophthora capsici* on pepper (*Capsicum* sp.) landraces from Mexico. *The Plant Pathology Journal* 36:600-607, <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.07.2020.0131>
- Reyes-Escogido M. L., E. G. Gonzalez-Mondragon and E. Vázquez-Tzompantzi (2011) Chemical and pharmacological aspects of capsaicin. *Molecules* 16:1253-1270, <https://doi.org/10.3390/molecules16021253>
- Sanogo S. (2006) Predispositional effect of soil water saturation on infection of chile pepper by *Phytophthora capsici*. *HortScience* 41:172-175, <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.41.1.172>
- Siddique M. I., H. Y. Lee, N. Y. Ro, K. Han, J. Venkatesh, A. M. Solomon, ... and B. C. Kang (2019) Identifying candidate genes for *Phytophthora capsici* resistance in pepper (*Capsicum annuum*) via genotyping-by-sequencing-based QTL mapping and genome-wide association study. *Scientific Reports* 9:9962, <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46342-1>
- Soh J., K. S. Han, S. C. Lee and J. S. Lee (2012) Inheritance of resistance to *Phytophthora capsici* by inoculums in Korean hot pepper. *Research in Plant Disease* 18:317-323, <https://doi.org/10.5423/RPD.2012.18.4.317>
- Steuernagel B., S. K. Periyannan, I. Hernández-Pinzón, K. Witek, M. N. Rouse, G. Yu, ... and B. B. H. Wulff (2016) Rapid cloning of disease-resistance genes in plants using mutagenesis and sequence capture. *Nature Biotechnology* 34:652-655, <https://doi.org/10.1038/nbt.3543>
- Sugita T., K. Yamaguchi, T. Kinoshita, K. Yuji, Y. Sugimura, R. Nagata, ... and A. Todoroki (2006) QTL analysis for resistance to *Phytophthora* blight (*Phytophthora capsici* Leon.) using an intraspecific doubled-haploid population of *Capsicum annuum*. *Breeding Science* 56:137-145, <https://doi.org/10.1270/jsbbs.56.137>
- Sy O., P. W. Bosland and R. Steiner (2005) Inheritance of phytophthora stem blight resistance as compared to phytophthora root rot and phytophthora foliar blight resistance in *Capsicum annuum* L. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 130:75-78, <https://doi.org/10.21273/JASHS.130.1.75>
- Sy O., R. Steiner and P. W. Bosland (2008) Recombinant inbred line differential identifies race-specific resistance to *Phytophthora* root rot in *Capsicum annuum*. *Phytopathology* 98:867-870, <https://doi.org/10.1094/PHYTO-98-8-0867>
- Thabuis A., A. Palloix, S. Pflieger, A. M. Daubèze, C. Caranta and V. Lefebvre (2003) Comparative mapping of *Phytophthora* resistance loci in pepper germplasm: evidence for conserved resistance loci across Solanaceae and for a large genetic diversity. *Theoretical and Applied Genetics* 106:1473-1485, <https://doi.org/10.1007/s00122-003-1206-3>
- Truong H. T. H., K. T. Kim, D. W. Kim, S. Kim, Y. Chae, J. H. Park, ... and M. C. Cho (2012) Identification of isolate specific resistance QTLs to phytophthora root rot using an intraspecific recombinant inbred line population of pepper (*Capsicum annuum*). *Plant Pathology* 61:48-56, <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2011.02483.x>
- Walker S. J. and P. W. Bosland (1999) Inheritance of *Phytophthora* root rot and foliar blight resistance in pepper. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 124:14-18, <https://doi.org/10.21273/JASHS.124.1.14>
- Wartono, S. Wiyono, M. Syukur and P. Lestari (2019) Resistance of *Capsicum annuum* genotypes against various isolates of *Phytophthora capsici* from Java, Indonesia. *Biodiversitas* 20:3723-3730, <https://doi.org/10.13057/biodiv/d201235>
- Zhang X. F., H. L. Han, B. Chen, S. S. Geng and L. H. Geng (2011) Inheritance of resistance to *Phytophthora* blight in sweet pepper line N1345. *Journal of Plant Genetic Resources* 12:816-819.

