

Genética de la resistencia a *Phytophthora capsici* LEÓN en pimiento *

R. BARTUAL, J. I. MARSAL, E. A. CARBONELL, J. C. TELLO Y T. CAMPOS

La posibilidad de que en poblaciones naturales de *Phytophthora* se produzca de forma continua una variabilidad en la patogenicidad de la población como consecuencia de la aparición de nuevos patotipos que surgen a través de mecanismos sexuales, constituye un motivo suficiente para estudiar la forma en que se gobierna genéticamente la resistencia a *Phytophthora capsici* L. en pimiento (*Capsicum annuum*), para poder controlar la misma eficaz y permanentemente.

Una primera valoración de la resistencia de diez líneas de pimiento supuestamente resistentes frente a 15 aislamientos de *P. capsici*, obtenidos a través de una prospección a lo largo de la franja costera mediterránea, permitió detectar que se trata de una combinación de dos tipos de resistencia: una resistencia específica o vertical y otra inespecífica u horizontal. Por otra parte, el análisis de la resistencia que ofrecía la descendencia obtenida por cruzamiento entre siete líneas locales altamente sensibles a *P. capsici* y las supuestamente resistentes indica que existe dominancia parcial, así como que el genotipo de la línea sensible influye en el nivel de resistencia de los híbridos derivados del mismo.

Finalmente, el análisis de la variabilidad entre híbridos simples y tres vías, obtenidos a partir de siete líneas seleccionadas por su resistencia a *P. capsici*, desvela que la epistasia tipo aditivo x aditivo contribuye significativamente a dicha variabilidad, habiendo una correlación entre el grado en que contribuye a la misma y la agresividad de la cepa del patógeno.

Así pues, dada la complejidad del carácter desde el punto de vista genético, un método tal como el de selección recurrente resultaría más eficaz que los aplicados tradicionalmente hasta el presente, a la hora de llevar a cabo un programa de mejora de la resistencia a *P. capsici*.

R. BARTUAL y J. I. MARSAL. IVIA, Unidad de Horticultura (Moncada).
E. A. CARBONELL. IVIA, Gabinete de Bioestadística e Informática (Moncada).
J. C. TELLO. INIA, Departamento de Protección Vegetal (Madrid).
T. CAMPOS. IVIA, Departamento de Protección Vegetal (Moncada).

Palabras clave: Agresividad, aislamiento, *Capsicum annuum*, componentes, efectos genéticos, horizontal, *Phytophthora*, resistencia, selección recurrente, vertical.

El progresivo descenso de la superficie cultivada de pimiento en la Comunidad Valenciana ha sido casi continuo. Así lo confirman los datos proporcionados por los anuarios estadísticos de la producción agra-

ria correspondientes a la década 1976-1986, pasando de 3.100 Ha en 1976 a 1.030 Ha en 1986.

Varios han sido los motivos por los que se ha experimentado tal descenso. Por una parte debemos considerar el desplazamiento del cultivo hacia zonas situadas más al Sur, como son Murcia y provincias de An-

* Trabajo galardonado con el "Premio Jorge Pastor, 1990".

dalucía Oriental, que por sus condiciones climáticas permiten alcanzar una mayor competitividad. Ello produjo una mayor competitividad que se inclinaba en favor de estas últimas comarcas.

Por otra parte, podemos destacar la incidencia de enfermedades tales como la «Tristeza» o «Seca» del pimiento que han causado un descenso acusado en los rendimientos y por ende en la superficie destinada a su cultivo.

Uno de los principales causantes de dicha enfermedad es el fomiceto *Phytophthora capsici* LEÓN, como así lo demuestran los resultados publicados por J. TELLO y M. GARCÍA en 1977. Este hecho, junto con la información aportada por otros estudios que indican que los medios basados exclusivamente en la lucha química eran insuficientes para controlar eficazmente dicha enfermedad (J. J. TUSET, 1973; GARCÍA *et al.*, 1981; PALAZÓN *et al.*, 1981), hizo que nos planteáramos un proyecto de investigación cuyo principal objetivo era conocer la forma en que se gobernaba genéticamente la resistencia a esta enfermedad y poder recomendar el método de mejora más aconsejable para la obtención de genotipos resistentes a la misma.

A la hora de afrontar el problema, deberemos de considerar varios aspectos: los concernientes al patógeno y los relativos al huésped. Por ello hemos diferenciado dos partes que integran este trabajo:

1.^a Aproximación al conocimiento de las poblaciones naturales de *Phytophthora de BARY* en los pimentonales españoles.

2.^a Genética de la resistencia a *Phytophthora capsici* en pimiento.

APROXIMACION AL CONOCIMIENTO DE LAS POBLACIONES NATURALES DE *PHYTOPHTHORA DE BARY* EN LOS PIMENTONALES ESPAÑOLES

INTRODUCCION

Phytophthora capsici LEÓN es un hongo fitopatógeno grave en los cultivos de pi-

miento de España. Su importancia ha sido recogida recientemente por PALAZÓN (1988) y GIL ORTEGA (1988) en amplios y documentados trabajos. Causante de la enfermedad denominada «Seca» o «Tristeza», no es el único hongo del suelo que concurre para producir mermas en los pimentonales, y así lo ha puesto en evidencia PALAZÓN (1988), quien asegura una mayor incidencia de *Verticillium dahliae* que del fomiceto en cuestión en el Valle del Ebro. En los numerosos campos que hemos tenido ocasión de muestrear desde 1976 hasta 1986, *P. capsici* se ha comportado como productor de podredumbres del cuello y de las raíces de las plantas, exteriorizándose por una llamativa marchitez de los hospedadores, que es completamente irreversible después de la aparición de las primeras epinastias. Nunca hemos tenido ocasión de ver ataques a la parte aérea (frutos, ramas, hojas), como han sido descritos para los ambientes tropicales (MALAGUTI y PONTIS, 1950).

Durante el decenio de muestreos en el Levante (Tarragona y Valencia), en el Sureste (Alicante, Murcia y Almería) y en la Submeseta Sur (Ciudad Real y Toledo), ha sido *Phytophthora* el hongo del suelo más frecuentemente encontrado, mientras que *Verticillium dahliae* se ha exteriorizado muy esporádicamente, hecho sorprendente por cuanto tomates, berenjenas, melones y sandías comparten el suelo con los pimientos, bien sea como alternativa o como cultivos asociados, y algunas de estas especies sufren la «Verticiliosis» permanentemente (tomate y berenjena) y otras la padecen más esporádicamente (melón y sandía) (TELLO, 1984). Otro apunte epidemiológico sobre *P. capsici* concierne a su especificidad parasitaria sobre pimiento, carácter muy comentado en algunas publicaciones antes y después de que SATOUR y BUTLER (1967) subrayasen su capacidad para enfermar a los tomates, o de que CLERJEAU (1973) la describiese como parásito de los melones. Durante el decenio de observaciones nunca hemos encontrado al fomiceto produciendo enfermedad en estos cultivos, aun-

que sí se hallaron ataques aislados en algunas plantas de sandía. Sin embargo, las inoculaciones en condiciones controladas permitieron comprobar su poder patógeno sobre sandía (LEGAZ, 1985), tomate y melón (LACASA, 1989).

A lo largo de los años, *P. capsici* no se ha constituido en el parásito casi limitante en el Sureste peninsular, como auguraba la desaparición de los pimentonales en la Vega del Segura durante los años setenta. Su gravedad en los invernaderos de las nuevas zonas de regadío de Murcia y Alicante hacía temer por el futuro del cultivo, al comenzar la década de los ochenta (TELLO *et al.*, 1978). Afortunadamente no fue así, como tampoco lo fue en los cultivos de pimiento para pimentón, a pesar del pesimismo que dejaba entrever el trabajo de GARCÍA SOLANO (1978). La sanidad de los semilleros, la eliminación del inóculo en el suelo antes de plantar, los tratamientos a las plantas con fungicidas generales y específicos de acuerdo con un calendario ajustado a la epidemiología del patógeno en la zona y, sobre todo, el control del agua de riego gracias a las nuevas técnicas de irrigación, hicieron de *P. capsici* un problema soportable pero no resuelto, más aun si tenemos en cuenta que una variedad resistente es el medio de lucha menos contaminante del ambiente y el más económico normalmente. Esta panorámica no es comparable ni por ahora aplicable a los pimentonales de la Submeseta Sur, aunque en esta zona el problema es más puntual por las mismas características del cultivo.

Interesa señalar aquí que los *Fusaria* —fundamentalmente *Fusarium solani*—, aunque asiduos colonizadores de las raíces de pimiento en todo el Sureste Peninsular, no se han mostrado como patógenos para las plantas de pimiento, habiéndonos sido imposible aislar *Fusarium oxysporum* f. sp. *vasinfectum* a partir de dichas plantas, si bien ORTUÑO *et al.* (1972) atribuyeron a este patógeno las muertes de plantas en los cultivos de la región de Murcia.

Estas necesarias precisiones etiológicas y epidemiológicas permiten dibujar con ma-

yor nitidez el papel de *Phytophthora* en los pimentonales de las zonas muestreadas, posibilitando la presentación del trabajo de identificación de las cepas aisladas a lo largo de los años.

Por lo que al patógeno respecta, las investigaciones se han fundamentado en dos ideas básicas que ayudarán a delimitar el valor de la introducción de resistencia genética en los cultivares de pimiento:

a) Parece que las técnicas actuales podrán permitir una identificación más exacta de las especies del género *Phytophthora* (RICCI, 1989; NWAGA y RICCI, 1989; DI SAN LIO *et al.*, 1989). Sin embargo, hoy por hoy, la taxonomía clásica sigue siendo necesaria, a pesar de presentar problemas no desdeñables. Así, ante un aislamiento obtenido de una planta enferma, la elección en las claves entre dos posibilidades vecinas no está siempre fundamentada sobre criterios enteramente objetivos, o al menos objetivables. Diversos autores han subrayado este hecho, entre los que cabe citar BOCAS (1978), ERWIN (1983), SATOUR y BUTLER (1968) y WATERHOUSE *et al.* (1983). Esta dificultad nos animó a estudiar 63 aislamientos obtenidos de los pimentonales de diferentes comarcas.

b) ¿Qué variabilidad genética es esperable en las especies de *Phytophthora*? Las poblaciones del fomiceto evolucionan en función de la presión selectiva del ambiente en el que el hospedador es un componente esencial. Mientras que la población del hospedante es homogénea y genéticamente fijada para la resistencia, el patógeno se encuentra en condiciones de explotar todas las fuentes de diversificación inscritas en su genoma. Una población homogénea de plantas aplica una presión uniforme sobre una población natural del patógeno. Como consecuencia de ello, a más o menos largo plazo, no se producirá una ruptura del equilibrio en el interior del conjunto. Esta situación resulta más complicada si tenemos en cuenta que los miembros del género *Phytophthora* disponen de un genoma diploide, del que podría decirse que es me-

nos «variable» pero más «adaptable» al compararlo con un haploide (BOCCAS, 1978).

MATERIALES Y METODOS

Aislamientos estudiados

Su enumeración detallada, así como algunas características, se han resumido en el Cuadro 1. Las cepas de Zaragoza y Rioja fueron suministradas por el Departamento de Protección Vegetal del SIA de la Diputación General de Aragón. Los restantes aislamientos se obtuvieron de zonas geográficas y ecológicas diferentes: la zona costera mediterránea y la submeseta sur.

El estudio más pormenorizado se efectuó con las cepas codificadas P1M, P2M, P3M, P4M, P5M, P6M, P7M, P8M, P9M, P10M, P11M, P12M, P14M, P20M y P25M, obtenidas de un cultivo monozoospórico que asegurase su procedencia de un solo núcleo (MAIA *et al.*, 1976).

Observaciones morfológicas, fisiológicas y culturales

Se han seleccionado aquellas que parecen más características de las especies *P. capsici* y *P. parasitica*, preconizadas por WATERHOUSE (1963), NEWHOOK *et al.* (1978), TUCKER (1931), FREZZI (1950) y SHEPHERD y PRATT (1973), basándose en los siguientes criterios: I) características del micelio; II) presencia de clamidosporas; III) producción y morfología de esporangios; IV) homotalismo y heterotalismo; V) estudio de las temperaturas máximas letales; VI) crecimiento en verde de malaquita.

Los medios de cultivo utilizados han sido: agar de papa glucosado (PDA), agar-V8 y agar harina de maíz (CMA) según las recetas descritas por ECHANDI (1971). La producción de órganos sexuales se ensayó, además, sobre un agar extracto de colza preparado según las indicaciones de SATOUR y BUTLER (1968).

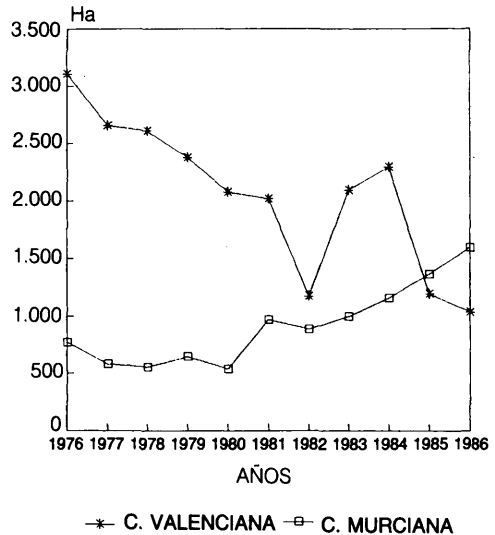


Fig. 1.—Superficie cultivada de pimiento (Ha.). Comunidades Valenciana y Murciana.

Por cada aislamiento se midieron 100 esporocistos, induciendo su formación cortando fragmentos del cultivo en agar-V8 de la cepa a estudiar y colocándolos sumergidos en una solución de agua estéril con nitrato potásico (1 p. 1000), incubándose durante ocho días bajo luz fluorescente continua.

La producción de órganos sexuales se ensayó con dos cepas procedentes de la biblioteca de la Station de Botanique et de Pathologie Végétale. INRA. Antibes (Francia). Estas fueron las siguientes:

- a) El aislamiento número 50 (obtenido de *Capsicum annuum*), que era del tipo de compatibilidad A2.
- b) El señalado con el número 59 (obtenido de *Cucumis melo*), que era del tipo A1.

Las autofecundaciones se ensayaron entre sesenta y noventa días sobre medios agarizados y sobre un extracto de raíces de pimiento (cultivares Nora y Yolo Wonder) preparado según las indicaciones dadas para *P. cinnamomi* por ECHANDI (1971). La micrometría se elaboró en base a 50 mediciones por cada cepa.

Cuadro 1.—Cepas de *Phytophthora* estudiadas

Código del aislamiento	Lugar de procedencia	Año de aislamiento	Hospedador del que se aisló (cultivares)
PhPi2, PhPi3, PhPi4, PhPi5, PhPi6, PhPi7, PhPi8, PhPi9, PhPi10, PhPi11, Pc11	Almería (El Ejido)	1981 a 1984	Pimiento (Clovis, Heldor, Lamuyo)
Pc13	Almería (El Ejido)	1981 a 1984	Sandía (Sugar baby)
PcR1, PcR2, PcR3, PcR4, PcR5, PcR6, PcR7	Ciudad Real (Villanueva de los Infantes)	1986	Pimiento (Infantes)
Pc1, Pc2, Pc9, Pc10, Pc14, Pc16, Pc18, Pc19, Pc20, Pc21, Pc22, Pc23, Pc26, Pc27, Pc28, Pc29, P20M, P25M	Murcia (Totana, Puerto Lumbreras, S. Pedro del Pinatar, S. Javier, Torre Pacheco, Beniel, Mazarrón)	1977 a 1984	Pimiento (Ñora, Sonar, Lamuyo)
P12M	Málaga (Algarrobo Costa)	1977	Pimiento
PcZ3	Rioja (Calahorra)	—	Pimiento
PTo1, PTo2, PTo3, PTo4, PTo5, PTo6, PTo7, 91	Toledo (Talavera de la Reina, Carpio de Tajo)	1986	Pimiento (Infantes)
P1M, P2M, P3M, P4M, P5M, P6M, P7M, P8M, P9M, P10M, P11M, Pc7	Valencia (Moncada, Beniparrell, Benifayó, El Perelló, Cárcer, Tabernes de Valldigna, Masalavés, Alcudia de Carlet)	1976 a 1979	Pimiento (Largo Valenciano, Lamuyo)
PcZ1, PcZ4, PcZ5	Zaragoza	—	Pimiento

Los crecimientos a diferentes temperaturas (5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40 °C) se estudiaron sobre PDA según el procedimiento empleado por TELLO (1984). La letalidad de las temperaturas extremas (38, 39, 40, 41, 42, 43, 44 °C) fue ensayada para diferentes tiempos (2, 4, 6, 8, 10, 12 h) según la técnica indicada por DELANUY (1970).

La acción del verde de malaquita se experimentó según la metodología de DELANUY (1970). Las concentraciones (ppm) ensayadas fueron 0,125, 0,250, 0,500, 0,625, 1,000, 1,125, 1,250, 1,500, 1,625, 2,000, 2,125, 2,250.

RESULTADOS

Forma de la colonia y morfología del micelio

Todas las cepas, exceptuando las aisladas en Ciudad Real y Toledo, así como la Pc16 de Murcia, exhibieron hifas lisas con paredes paralelas. Las excepciones citadas presentaron hifas irregulares, de aspecto coralino, que bien podrían asimilarse con los denominados hinchamientos hifales (hifal swellings) coraloides descritos por NEWHOOK *et al.* (1978).

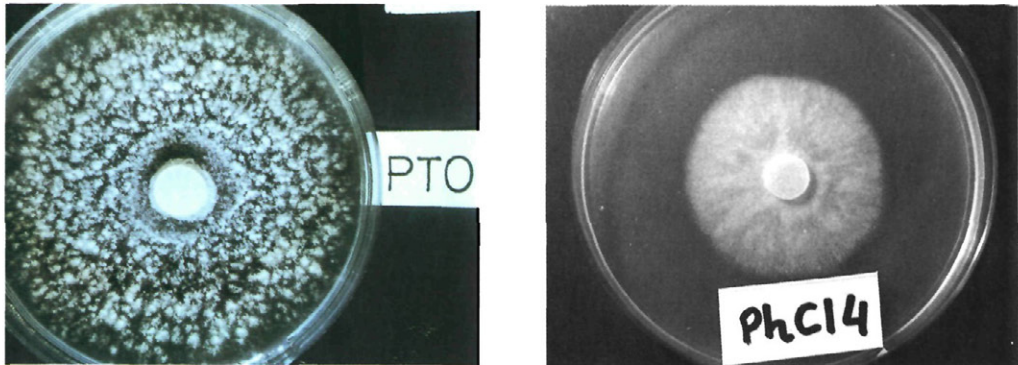


Fig. 2.—Aspectos de las colonias: a) Cepas aisladas de Toledo y Ciudad Real. b) Cepas aisladas del litoral mediterráneo y Valle del Ebro.

El aspecto de las colonias difirió ostensiblemente. Mientras las cepas procedentes de la submeseta sur (Toledo y Ciudad Real) presentaron un borde irregular y casi todo el micelio sumergido (Fig. 2a), las restantes mostraron abundante micelio aéreo, colonias de aspecto radiado y borde regular (Fig. 2b).

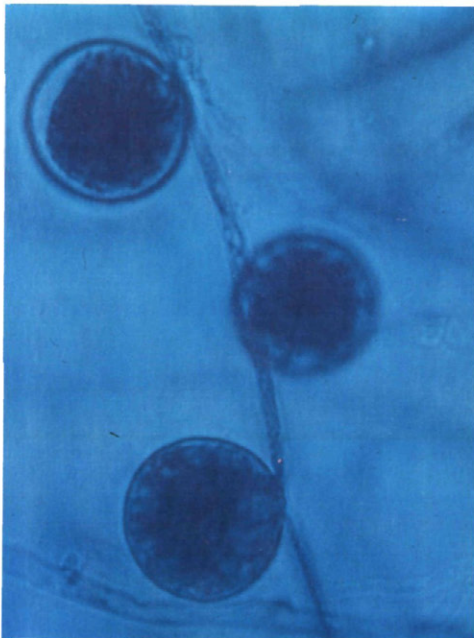


Fig. 3.—Clamidosporas de *Phytophthora capsici* LEÓN producidas por las cepas aisladas de Toledo y Ciudad Real.

Clamidosporas

Sólo fueron producidas por todas las cepas de Ciudad Real y Toledo (Fig. 3). En el resto no fueron observadas ni en cultivos senescentes de ciento ochenta días.

Morfología de los esporangios

En todas las cepas fueron netamente papilados y pedicelados. En los aislamientos procedentes de Ciudad Real y Toledo, la forma predominante fue más o menos esférica. Por el contrario, en el resto fueron de forma variable, pero se presentaron con mayor abundancia los elipsoides (Figs. 4 a y b), y ocasionalmente los bipapilados más o menos esféricos (Fig. 4c) y con formas distorsionadas.

Las características micrométricas de los esporangios de todas las cepas monozoosporicas se recogen en el Cuadro 2. La comparación entre dos medios de cultivo para la máxima longitud del esporocisto y la aplicación de un análisis de la varianza (las medidas afectadas con la misma letra no difieren significativamente al nivel del 5 %) ponen en evidencia el poco valor de la biometría para el carácter considerado. En el Cuadro 2 las cepas P2M y P3M no produjeron esporangios en PDA, al igual que Pc1 y Pc13. Sin embargo todas ellas los formaron en medio agar-V8.

Cuadro 2.—Características biométricas de los esporocistos de *P. capsici*

Código de cepa	E esporangios obtenidos en PDA		Código de cepa	E esporangios obtenidos en solución de NO ₃ K (1 p. 1000)	
	L/A	L *		L/A	L **
P20M	1,54(0,16)	35,32(0,23)a	P8M	1,63(0,15)	34,57(0,18)a
P5M	1,66(0,13)	39,44(0,16)a	P14M	1,50(11)	36,11(0,24)a
P25M	1,81(0,18)	41,17(0,22)ab	P9M	1,57(0,16)	37,23(0,25)ab
P12M	1,57(0,16)	45,17(0,24)abc	P20M	1,63(0,15)	38,68(0,26)abc
P8M	2,21(0,15)	51,89(0,20)bcd	P11M	1,57(0,12)	40,70(0,18)bcd
P6M	1,99(0,14)	52,12(0,26)bcd	P25M	1,58(0,12)	42,22(0,19)cde
P11M	1,98(0,47)	52,72(0,23)bcd	P7M	1,75(0,13)	43,23(0,24)de
P14M	1,80(0,13)	55,87(0,10)cd	P3M	1,80(0,15)	43,61(0,17)de
P10M	2,17(0,14)	56,32(0,19)cd	P5M	1,86(0,05)	44,17(0,21)de
P1M	1,99(0,25)	57,57(0,24)d	P2M	1,75(0,55)	44,26(0,19)de
P4M	2,29(0,18)	57,97(0,20)d	P12M	1,54(0,13)	45,26(0,28)ef
P7M	2,04(0,16)	58,96(0,13)d	P1M	1,75(0,15)	45,46(0,24)ef
P9M	2,19(0,18)	60,14(0,20)d	P4M	1,88(0,11)	48,52(0,21)fg
			P10M	1,63(0,12)	50,23(0,15)g
			P6M	1,74(0,12)	50,83(0,15)g

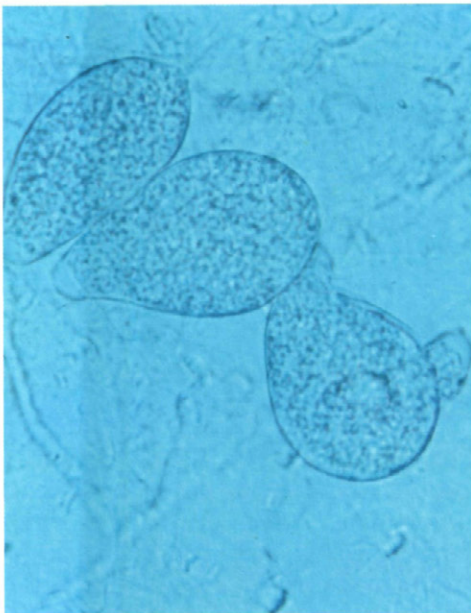
L = longitud en micras.

L/A = longitud/anchura

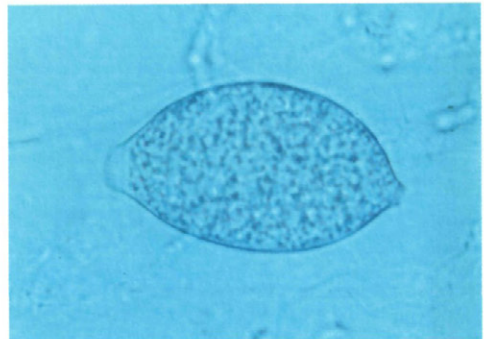
Entre paréntesis se indica el coeficiente de variación respecto a la media.

* La mínima diferencia significativa al nivel del 5 % es de 12,16 u.

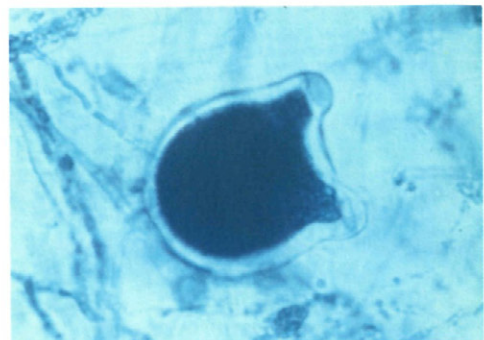
** La mínima diferencia significativa al nivel del 5 % es de 4,22 u.



a



b



c

Fig. 4.—E esporangios en *Phytophthora capsici* LEÓN: a) y b) E esporangios más abundantes. c) E esporangios más o menos esféricos y bipapilados.

Cuadro 3.—Homotalismo y heterotalismo en cepas de *Phytophthora* aisladas de pimiento

Código de aislamiento	Lugar de procedencia	Tipo de compatibilidad
PhPi2, PhPi3, PhPi4, PhPi5, PhPi6, PhPi7, PhPi8, PhPi9, PhPi10, PhPi11, Pc11, Pc13	Almería	A1
PcR1, PcR2, PcR3, PcR4, PcR5, PcR6, PcR7	Ciudad Real	A2
Pc1, Pc2, Pc9, Pc10, Pc14, Pc18, Pc19, Pc20, Pc21, Pc22, Pc23, Pc26, Pc27, Pc28, Pc29, P20M, P25M	Murcia	A1
Pc16	Murcia	A2
P12M	Málaga	A1
PcZ3	Rioja	A1
P14M	Tarragona	A1
PTo1, PTo2, PTo3, PTo4, PTo5, PTo6, PTo7	Toledo	A2
91	Toledo	homotámica
P1M, P2M, P3M, P4M, P5M, P6M, P7M, P8M, P9M, P10M, P11M, Pc7	Valencia	A1
PcZ1, PcZ4, PcZ5	Zaragoza	A1

Organos sexuales. Homotalismo y heterotalismo

Los tipos de compatibilidad genética y el homotalismo se han detallado en el Cuadro 3.

Los anteridios estuvieron siempre en posición anfigina, y las oosporas fueron pleróticas (Fig. 5). En el Cuadro 4 se expresa el dimensionado de órganos sexuales para las cepas monozoospóricas. El análisis estadístico para el diámetro de los oogonios puso de manifiesto que, al nivel de significación del 5 %, hay diferencias significativas entre medios de cultivo y entre aislamientos, así como una interacción entre

ambos, lo que puede dar una idea de su valor taxonómico.

Las temperaturas cardinales

La Figura 6 recoge las curvas correspondientes a tres aislamientos, que de forma general podrían representar a la totalidad de los estudiados. La Figura 6 no estaría completa sin añadir algunas precisiones: la temperatura de 5 °C no permitió el crecimiento de ninguna cepa pero no fue letal en ningún caso; por el contrario, 40 °C fue letal para todos los aislamientos excepto para PhPi10 (Almería); Pc20 y Pc23 (Mur-

Cuadro 4.—Biometría de órganos sexuales de *P. capsici* en dos medios de cultivo

Código de Cepa	Agar extracto de semillas de colza		Agar harina de maíz	
	Diámetro del oogonio (u.)	Diámetro de la oospora (u.)	Diámetro del oogonio (u.)	Diámetro de la oospora (u.)
P1M	25,83(0,09)	21,41(0,11)	25,98(0,11)	21,61(0,12)
P2M	26,62(0,08)	22,61(0,11)	25,94(0,10)	21,93(0,12)
P3M	25,64(0,08)	20,69(0,11)	27,89(0,09)	23,68(0,40)
P4M	23,81(0,09)	19,94(0,10)	25,27(0,09)	21,11(0,11)
P5M	25,57(0,07)	22,04(0,08)	23,51(0,09)	20,32(0,10)
P6M	25,91(0,08)	22,76(0,11)	24,67(0,08)	20,96(0,09)
P7M	24,56(0,08)	20,81(0,09)	23,84(0,09)	20,90(0,10)
P8M	23,21(0,12)	20,50(0,12)	25,19(0,11)	23,09(0,10)
P9M	24,67(0,09)	21,14(0,11)	24,22(0,10)	20,51(0,11)
P10M	25,27(0,02)	23,09(0,11)	24,22(0,09)	20,69(0,10)
P11M	28,04(0,10)	21,74(0,10)	24,44(0,10)	20,81(0,12)
P12M	25,94(0,09)	23,77(0,10)	26,51(0,11)	22,87(0,13)
P14M	27,56(0,10)	23,81(0,11)	23,58(0,07)	19,91(0,09)
P20M	27,86(0,07)	24,59(0,08)	25,19(0,11)	21,63(0,13)
P25M	27,33(0,07)	23,58(0,08)	23,92(0,12)	20,17(0,15)

cia). Un interés mayor presentó el crecimiento a 35° C, temperatura letal para 2 aislamientos de Murcia, como puede comprobarse en el Cuadro 5, del que hay que resaltar la variabilidad expresada para este carácter por las cepas de Almería y Murcia. Variabilidad que de alguna manera estuvo presente al ensayar las 15 cepas monozoospóricas a las temperaturas de 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43 y 44° C y 2, 4, 6, 8, 10 y 12 h de exposición. En estas condiciones, a 36, 37 y 38 °C las 15 cepas crecieron cualquiera que fuese el tiempo de exposición, siendo 44 °C letal para todas ellas. Todos los aislamientos tuvieron un desarrollo apreciable a 42 °C y 2 h, mientras que a 43 °C y 2 h sólo crecieron 4 de ellos tenuemente.

Crecimiento en presencia de verde de malaquita

Las 15 cepas monozoospóricas son un exponente detallado del comportamiento del resto. Los resultados se han detallado en el Cuadro 6.

Cuadro 5.—Crecimientos a 35 °C de cepas de *Phytophthora* spp. (9 h. incubación en PDA)

Procedencia de las cepas	Núm. cepas estudiadas	Número de cepas que se desarrollaron a 35 °C
Almería	12	10
Ciudad Real	7	7
Murcia	18	11
Málaga	1	1
Rioja	1	1
Tarragona	1	1
Toledo	8	8
Valencia	12	12
Zaragoza	3	3

Cuadro 6.—Número de cepas de *P. capsici* que crecieron en presencia de verde de malaquita

Núm. de cepas estudiadas	Concentraciones ensayadas (ppm)						
	0,625	1,000	1,250	1,500	2,000	2,125	2,250
15	15	15±	10±	9±	8±	1±	0

±Indica que crecieron como máximo en dos repeticiones sobre cinco.

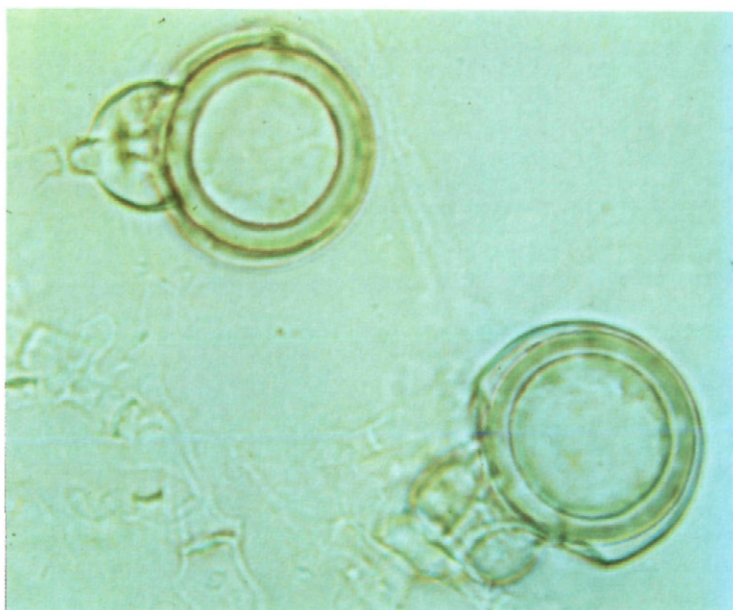


Fig. 5.—Organos sexuales de *P. capsici* obtenidos en cruzamientos interespecíficos.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

La identificación de los 63 aislamientos de *Phytophthora* obtenidos de los pimentonales de diferentes regiones españolas, ha evidenciado la afirmación que se hacía en la introducción de este trabajo: la elección entre caracteres taxonómicos vecinos en las claves no está siempre fundada sobre criterios enteramente objetivos. Una somera revisión de los resultados permite detectar esa variabilidad en el dimensionado de esporocistos, oogonios y oosporas, en el desarrollo a temperaturas extremas o en el crecimiento en presencia de verde de malaquita. Sin embargo, una cierta uniformidad en los resultados permite, con cierta holgura, afirmar que los pimentonales muestreados no están todos afectados por la misma especie de *Phytophthora*, de manera que en los cultivos de la submeseta sur (Toledo y Ciudad Real) es *Phytophthora parasitica* (sensu TUCKER, 1931, y FREZZI, 1952) la que se ha aislado de forma uniforme y exclusiva, con unas características bien marcadas: producción de hinchamientos hifales coraloides y de clamidosporas, zoosporangios predominantemente casi esféricos y ne-

tamente papilados y anteridios siempre anfiginos. La población de aislamientos procedente del Valle del Ebro (Zaragoza y Rioja) y de la franja costera del Mediterráneo (Tarragona, Valencia, Murcia, Almería y Málaga), ha presentado un micelio con hifas de paredes paralelas, ausencia de cla-

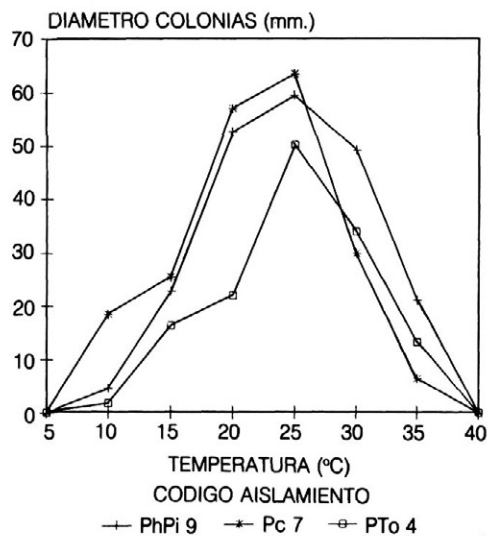


Fig. 6.—Curvas de crecimiento. Diferentes cepas de *Phytophthora*.

midosporas y de hinchamientos hifales, esporocistos predominantemente elipsoides y papilados y con anteridios netamente anfiginos, caracteres que evocan con nitidez a *Phytophthora capsici*.

Esta dualidad de patógenos para un mismo cultivo proporciona un primer enfoque sobre la validez de la introducción de la resistencia genética a *Phytophthora* en pimiento.

Los tipos de compatibilidad genética van a permitir unas reflexiones que acoten, nuevamente, el valor de los genes de resistencia. Del Cuadro 3 puede inferirse que la población de *P. parasitica* es de tipo A2, con cierta tendencia al homotalismo, mientras que las cepas de *P. capsici* son, casi uniformemente, del tipo A1 y parecen fuertemente heterotálicas.

Una primera consecuencia de índole epidemiológica puede extraerse de esta distribución del heterotalismo en cepas de *Phytophthora* que son, potencialmente, hermafroditas: la conservación del hongo. En el caso de *P. parasitica* parece lógico pensar que las clamidosporas posibilitarían su permanencia en el suelo. Pero no sería ésta la única vía, puesto que el homotalismo detectado permitiría una conservación a partir de las oosporas; incluso el tipo de compatibilidad (A2) podría proporcionar una vía para ello, puesto que se ha comprobado cómo diferentes cepas heterotálicas de tipo A2, pertenecientes a distintas especies, producen oosporas en cultivo puro bajo el efecto de estímulos diversos. *P. cinnamomi* la forma cuando se cultiva en presencia de raíces de aguacate (ZENTMYER, 1952). A este respecto nuestros intentos para inducir en cepas de *P. parasitica* y de *P. capsici* la formación de órganos sexuales, incubándolas en un extracto de raíces de pimiento, han sido infructuosos. Otras especies pueden formar oosporas en presencia del hongo del suelo *Trichoderma viride* (BRASIER, 1975 a, b). El fungicida cloroneb permite la formación de anteridios y oogonios de *P. capsici* (NOON y HICKMAN, 1974). Y, en fin, ciertas cepas pueden diferenciar oosporas como reacción a un trau-

matismo miceliar de origen mecánico (REEVES y JACKSON, 1974). Estos hechos posibilitan una explicación a los resultados obtenidos sobre la permanencia en el suelo de *P. parasitica*, que alcanza, como mínimo, a 12 meses en ausencia de plantas (TELLO, datos no publicados). Sin embargo, la permanencia en los suelos de *P. capsici*, en ausencia de hospedador alguno, no alcanza más allá de ciento veinte días (TELLO, 1984). Esta diferencia, aparte la carencia de clamidosporas, podría ser explicada por el tipo de compatibilidad A1 generalizado para *P. capsici*. Tipo de compatibilidad cuya autofecundación sólo parece ser desencadenada por la presencia de una cepa compatible A2 (BOCCAS, 1978).

La segunda reflexión sobre los tipos de compatibilidad genética va a girar en torno a *P. capsici*, puesto que es para esta especie para la cual se han introducido genes de resistencia.

Admitiendo, como parece generalizado, que *Phytophthora* tiene un genoma diploide y de manera natural son microorganismos heterocigóticos y heterocarióticos (ERWIN, 1983), en muchas especies del género puede explicarse con cierta facilidad la aparición de nuevos patotipos y la heterogeneidad hallada en las poblaciones naturales por la realización del ciclo sexual, gracias a la presencia de los tipos de compatibilidad (A1 y A2) complementarios. Así, SATOUR y BUTLER (1968) obtienen de cruzamientos entre cepas de *P. capsici*, que 33 sobre 55 cultivos monoespóricos no fueron patógenos sobre pimiento, cuando se mostraron como tales los parentales. O, desde otro punto de vista, la autofecundación de cepas de tipo A1 sólo producen descendencia del mismo tipo de compatibilidad, mientras que las de tipo A2 segregan progenies de los dos tipos (BOCCAS, 1978). Entonces, si la población de *P. capsici* estudiada es prácticamente uniforme en cuanto a su tipo de compatibilidad, cabría plantearse la pregunta, ¿qué fuentes de variación son esperables en los tipos de compatibilidad A1? Este planteamiento ha sido matizado para *P. infestans* por LE GRAND-PERNOT

(1986), y estimamos que sus razones sirven a los propósitos de este trabajo.

En un genoma haploide, todo cambio en un carácter fenotípico puede implicar una modificación del genotipo. Así, una mutación, por ejemplo, puede traducirse inmediatamente en la aparición de un nuevo tipo, que corre el riesgo en la naturaleza de ser contraseleccionado y eliminado si esa característica es desfavorable. Por el contrario, un genoma diploide puede poner en reserva, bajo forma de heterocigoto, potencialidades genéticas originales, cualquiera que sea su forma de introducción (mutación o hibridación) para expresarlas, eventualmente, como respuesta a una modificación de la presión de selección del medio. Expresión que hipotéticamente puede hacerse a partir de los esporangios y de la producción de órganos sexuales por autofecundación. La condición multinucleada y el doble origen de los núcleos del esporangio (migración nuclear y divisiones mitóticas) unida a su forma de germinación, ofertan dos posibilidades trascendentales para la epidemiología. Si la germinación es directa (emisión de una hifa), ello permitirá mantener la estructura heterocariótica de la hifa de la que procede el zoosporangio; pero si la germinación es indirecta (diferenciación del contenido protoplasmático en zoosporas) se asegurará la separación de diferentes genotipos y aumentará la diversidad, ya que cada corpúsculo nadador es portador de un núcleo (en el caso de *P. infestans* se ha comprobado que el 34 % de las zoosporas son binucleadas).

La expresión de la variación genómica a partir de los órganos sexuales en cepas de tipo de compatibilidad A1 podría razonarse de la siguiente manera: en la naturaleza, la diferenciación de órganos sexuales en cepas de tipo A1 puede ser inducida por las de tipo A2 de cualquier otra especie de *Phytophthora* (SAVAGE *et al.*, 1968). En estos cruzamientos interespecíficos se produce, fundamentalmente, una autofecundación, siendo inviables los híbridos (BOCCAS, 1978). Esta posible confrontación en los cultivos tiene un importante papel en un

doble sentido: favorecer la recombinación genética y ser el origen de formación de órganos de conservación. Dado que las oosporas tienen un núcleo diploide, la fusión de dos gametos puede dar lugar a un nuevo genotipo homocigótico a partir de caracteres mantenidos en heterocigosis. En *P. infestans* se ha demostrado que la expresión de nuevas virulencias ocurre a partir de los aislamientos originales (heterotáticos, tipo de compatibilidad A1). Esta constatación explicaría, tal vez, el mantenimiento del poder patógeno de las cepas de *P. capsici* estudiadas, con el transcurso de los años.

Así pues, dada la posibilidad de que en las poblaciones naturales de *Phytophthora* se produzca de forma continua una variabilidad de la patogenicidad mediante mecanismos sexuales explicados anteriormente, estimamos conveniente tratar de averiguar en qué forma se gobierna genéticamente la resistencia a dicho patógeno y, de este modo, poder concretar más el procedimiento a seguir para la introducción de la resistencia, de forma que se alcancen niveles aceptables y se mantenga estable con el resurgimiento de nuevos patotipos.

INTRODUCCION AL PROBLEMA DE LA RESISTENCIA A *PHYTOPHTHORA CAPSICI* LEÓN EN PIMIENTO

Dos son los entes a tener en cuenta al afrontar el problema de la resistencia a enfermedades. Por una parte, hay que considerar el huésped y por otra el parásito. Así pues, conviene disponer de un conocimiento sobre los mecanismos genéticos que intervienen en la resistencia a enfermedades a la hora de diseñar y ejecutar un programa de mejora para incorporar la misma a variedades comerciales que resultan ser sensibles. Por ello consideramos de interés esbozar previamente una serie de ideas básicas, con objeto de facilitar la comprensión de la genética de la resistencia a enfermedades en general.

En la agricultura moderna, la dinámica de la relación huésped-parásito es obvia,

dada la frecuencia con que el parásito supera las resistencias introducidas en los diversos cultivos hortícolas. La pérdida de resistencia ha venido observándose desde 1916 (KOMMENDAHL *et al.*, 1970), pero se precisaron del orden de cuarenta años hasta que este fenómeno comenzara a tenerse en consideración. VAN DER PLANK (1963, 1968 y 1975) elaboró una hipótesis que permitiera dar una explicación a la dinámica de la relación huésped-parásito. Su teoría fue objeto de una considerable polémica, dando lugar a opiniones muy divergentes (NELSON, 1975; ROBINSON, 1976; PARLEVLIEET y ZADOKS, 1977; PARLEVLIEET, 1977). Básicamente, VAN DER PLANK clasificó en dos los posibles tipos de resistencia, a saber: resistencia horizontal y resistencia vertical. La primera de ellas se caracteriza por la ausencia de interacciones entre variedades del huésped y aislamientos del parásito, estando gobernada por poligenes que le confieren un carácter inespecífico, si bien estable. Por el contrario, la resistencia vertical se caracteriza por la presencia de interacciones diferenciales entre los genotipos del huésped (variedades) y los genotipos del parásito (aislamientos, cepas, razas, etcétera), confiriéndole un carácter específico aunque inestable.

Sin embargo, NELSON (1975) afirmaba que las resistencias vertical y horizontal no son el resultado de la acción de distintos tipos de genes sino más bien las expresiones de esos mismos genes en distintas combinaciones, llegando a la conclusión de que los genes de resistencia actúan verticalmente cuando están aislados y horizontalmente cuando se encuentran agrupados.

Las resistencias y las patogenidades pueden clasificarse de acuerdo con su nivel de especificidad únicamente cuando las poblaciones del huésped y del parásito ofrecen variabilidad para la resistencia o patogenidad, respectivamente. El nivel de resistencia o de patogenidad se valorará de acuerdo con la incidencia de la enfermedad (% de plantas afectadas), su severidad (proporción del área de tejido afectado por el parásito) u otros criterios de valoración.

Cuando un número de genotipos del huésped (variedades) son testados frente a un número de genotipos del parásito (aislamientos), la variabilidad genética de los parámetros empleados en la valoración de la enfermedad puede ser discontinua o continua. La variabilidad discontinua en la resistencia va asociada a variación en la patogenidad, permitiendo la clasificación de los cultivares en base a la resistencia que presentan al aislamiento del patógeno que se emplee, detectándose una interacción significativa entre cultivares y aislamientos. Por el contrario, una variación continua de la resistencia hace que el ranking de los distintos cultivares sea en principio el mismo para los distintos aislamientos, de forma que la resistencia del huésped varía con independencia de la patogenidad del parásito.

Según VANDER PLANK la acción de la resistencia vertical es reducir la efectividad de la concentración de inóculo inicial a partir de la cual comienza la epidemia y por ende retrasar el comienzo de la misma, pero que una vez se manifiesta no se paraliza. Por el contrario, la resistencia horizontal actúa disminuyendo los efectos de la epidemia tras haber comenzado la misma. Según NELSON (1975), los términos de resistencia vertical y horizontal no son los más adecuados, pues ninguno de ellos describe siquiera sucintamente el tipo de respuesta del huésped inducida por un parásito o la efectividad relativa de la resistencia a diferentes razas del mismo. Por otra parte, los términos resistencia específica e inespecífica puede que no sean universalmente aceptados pero delimitan las respuestas del huésped. La resistencia específica es absolutamente efectiva frente a una o más razas de un patógeno y totalmente ineficaz frente a otras razas. La expresión de este tipo de resistencia es en la forma de hipersensibilidad a la raza o razas frente a las que dicha resistencia es eficaz, evitando que se produzca la infección. Genéticamente, este tipo de resistencia se comporta como un carácter monogénico dominante y por consiguiente fácilmente manejable desde este punto de

vista. La incapacidad de las razas de un patógeno para superar la resistencia específica es generalmente un carácter dominante, mientras que la capacidad para superarla es recesiva. El hecho de que la resistencia específica se verifica únicamente cuando se produce la interacción entre un huésped resistente y un parásito incapacitado para atacarlo, dio lugar a que FLOR (1955, 1971) propusiera la teoría de gen a gen, según la cual para cada gen de resistencia específica en el huésped existe un gen específico en el patógeno que condiciona la capacidad de superar esa resistencia o incapacidad de afectar al huésped. Sin embargo, el único criterio para explicar la resistencia específica según NELSON (1978) se basará en la reacción diferencial que se produce frente a distintas razas.

Se admite de forma general, que cualquier tipo de resistencia específica puede verse mermado cuando aparecen nuevas razas con nuevas posibilidades de atacar y que surgen por mutación, heterocariosis o recombinación genética. Basta un sencillo cambio en la dotación génica del patógeno para superar el efecto de un gen de resistencia.

La resistencia inespecífica, por el contrario, viene determinada normalmente por la acción conjunta de varios genes. Su naturaleza poligénica es posiblemente la razón de su relativa estabilidad por prolongados períodos de tiempo ya que es menos probable que surjan nuevas razas con la estructura genética necesaria para superar dicha resistencia, pues sería preciso que tuvieran lugar varios cambios en la dotación génica del patógeno para superar una resistencia que es poligénica por naturaleza. La estabilidad de este tipo de resistencia se basa en las probabilidades de que se sucedan una serie de cambios en el patógeno. La pérdida de la resistencia inespecífica normalmente es gradual y raramente completa.

Las resistencias valoradas cualitativamente, como es el caso de los efectos específicos de razas del parásito, pueden expresarse mediante proporciones sencillas. No ocurre así cuando la resistencia se valora

cuantitativamente, resultando más difícil la interpretación en términos genéticos. Separar o diferenciar claramente efectos de tipo vertical y de tipo horizontal resulta fácil únicamente cuando dos o más genes del huésped y dos o más genes del parásito con efectos mayores repercuten en la interacción entre ambos entes. Con tan sólo un gen en el huésped y en el parásito no pueden hacerse distinciones. Cuando se trata de genes menores, los efectos diferenciales no pueden distinguirse del error, debido a su pequeña magnitud.

PARLEVIET y ZADOKS (1977) llegaron a la conclusión de que todos los genes de resistencia de la población huésped y de agresividad en la población del parásito constituyen un sistema integrado. Genes mayores y menores de resistencia interaccionan siguiendo la teoría de gen a gen con genes mayores y menores de agresividad, de forma que se pueden detectar fácilmente las interacciones huésped-parásito cuando sólo unos pocos genes actúan, correspondiéndose con una situación de resistencia vertical o específica. En el caso de que sean muchos los genes con pequeños efectos los que condicionen conjuntamente el sistema resistencia/patogenidad, resulta difícil separar las interacciones diferenciales de los errores experimentales, correspondiéndose con una situación de resistencia horizontal o inespecífica.

Varios autores han realizado una revisión completa sobre la herencia de la resistencia de la planta huésped a los agentes patógenos (HOOKER y SAXENA, 1971; PERSON y SINDHU, 1971; SIMONS, 1972; DAY, 1974; EENINK, 1976; NELSON, 1978). Un examen detenido de dichas revisiones permite afirmar que la resistencia a enfermedades puede estar controlada por un número indefinido de genes cuyos efectos pueden ser desde muy notables hasta mínimos y que los genes de resistencia pueden interaccionar entre sí ya sea de forma aditiva o epistática. La resistencia vertical se hereda a través de oligogenes o genes mayores con efectos específicos gracias a los cuales se pueden diferenciar distintos genes de agresivi-

dad en el patógeno. Por el contrario, la genética de la resistencia horizontal es más compleja, pudiéndose explicar por dos motivos: 1) cuando los genes del huésped no actúan según la teoría de gen a gen con los genes del parásito, no existiendo interacciones diferenciales (VAN DER PLANK, 1975, 1978; PARLEVLIET y ZADOKS, 1977); 2) cuando varios o un número elevado de genes de la población huésped, cada uno contribuyendo en una pequeña magnitud, actúan de acuerdo con la teoría de gen a gen con un número similar de genes en la población del parásito, produciendo una interacción indetectable pero cuyo efecto conjunto aparentemente es similar al de la resistencia horizontal (PARLEVLIET y ZADOKS, 1977). Estos mismos autores afirman que la resistencia poligénica se corresponde con una de tipo horizontal, independientemente de que los genes implicados operen según la teoría de gen a gen o no.

En resumen, supuesto que se cumpla la teoría de gen a gen propuesta por FLOR (1955), las resistencias vertical y horizontal corresponderían a los dos extremos de una distribución continua. Si son pocos los genes operativos, aportando cada uno un efecto específico, las interacciones huésped-parásito son fácilmente detectables y el resultado es una resistencia tipo vertical. A medida que aumenta el número de genes implicados, siendo el grado de aportación de resistencia distinto (en unos mayor que en otros), las interacciones diferenciales son más difíciles de detectar y el resultado final es una combinación de resistencias vertical y horizontal. Finalmente, si son numerosos los genes con efectos pequeños cada uno, dichas interacciones no podrán detectarse y la resistencia predominante será de tipo horizontal o poligénica.

Ciñéndonos al caso que nos ocupa, es decir, a tratar de conocer los efectos genéticos que regulan la resistencia a *Phytophthora capsici* L. en pimiento, varias fueron las etapas que constituyeron el estudio, pudiéndoles resumir en las siguientes:

1.^a) Valoración de la resistencia a *P. capsici* L. de líneas comerciales supuesta-

mente resistentes y posterior selección de aquellas que ofrecieran mejores resultados frente a las cepas aisladas en la prospección.

2.^a) Hibridación de líneas locales de carne gruesa (pimientos valencianos) y altamente sensibles a *Phytophthora* con las selecciones verificadas en la primera fase, seguida de las pruebas de resistencia en cámara climatizada frente a la cepa más agresiva, así como de una valoración en campo de la totalidad del material vegetal, cultivado al aire libre en una parcela contaminada de *Phytophthora capsici* L.

3.^a) Cruzamiento múltiple entre las líneas seleccionadas en la primera fase y posterior obtención de todos los híbridos tres vías posibles con objeto de poder averiguar la naturaleza genética de la resistencia a *Phytophthora capsici*.

4.^a) Valoración de la resistencia de todo el material vegetal obtenido en la tercera etapa (42 híbridos simples y 105 híbridos tres vías) frente a tres cepas representativas de una agresividad alta, media y baja, respectivamente.

5.^a) Valoración de la resistencia de una muestra del material vegetal indicado en el apartado anterior en una parcela cuyo análisis micológico del suelo confirmó la presencia de *Phytophthora capsici* LEÓN.

VALORACION DE LA RESISTENCIA A *PHYTOPHTHORA CAPSICI* LEÓN EN DIEZ LINEAS DE PIMIENTO SUPUESTAMENTE RESISTENTES

La progresiva obtención por varios investigadores de líneas de pimiento que las han caracterizado como portadoras de genes de resistencia a *Phytophthora capsici*, junto con la elevada incidencia que este hongo ha tenido en el cultivo de pimiento en zonas tradicionalmente productoras del mismo con diversos destinos, hicieron que considerásemos de sumo interés realizar las pruebas pertinentes de resistencia de estas nuevas líneas frente a las distintas cepas aisladas en la prospección.

MATERIALES EMPLEADOS

Material criptogámico

La elección de cepas a incluir en este estudio consistió en separar aquellas procedentes de plantas de pimiento de las del resto detectadas en otros cultivos incluidos en la misma prospección, tales como berenjena, fresa, clavel, tomate y sandía. El total de cepas fue de 15, cuyo código y procedencia fueron los siguientes:

Cuadro 7

Código del aislamiento	Procedencia
P1M	Beniparrell (Valencia)
P2M	Beniparrell (Valencia)
P3M	Beniparrell (Valencia)
P4M	Benifayó (Valencia)
P5M	Perelló (Valencia)
P6M	Moncada (Valencia)
P7M	Valencia
P8M	Cárcer (Valencia)
P9M	Tabernes de Valldigna (Valencia)
P10M	Masalavés (Valencia)
P11M	L'Alcudia (Valencia)
P12M	Mayora (Málaga)
P14M	Casas de Alcanar (Tarragona)
P20M	Beniel (Murcia)
P25M	Mazarrón (Murcia)

Material vegetal

Las líneas comerciales supuestamente resistentes que se incluyeron para ser testadas fueron 10. Además se consideró un testigo como base de comparación, siendo el mismo la línea Yolo Wonder, que, como es sabido, resulta altamente sensible a *Phytophthora capsici*. Dichas líneas fueron las Phyto 636, Smith 3, Smith 4, Smith 5, Mirasol 810-3, Línea 29, Jalopeño 163-3, Güero 517-1, Tipo Ancho 187-1-6 y Bola.

METODOLOGIA

Para proceder al testaje de cada una de las líneas y conocer su reacción ante cada

cepa, se sembraron un total de 200 semillas de cada línea en jiffys que contenían una mezcla de turba y arena previamente desinfectada al vapor (80-90 °C durante 1 hora). Dichos jiffys se dispusieron en bancadas en un invernadero a temperatura que oscilaba entre 18° y 25 °C. El trasplante a maceta con la misma mezcla de suelo se realizó cuando la plántula disponía de 2-3 hojas verdaderas, permaneciendo en el invernadero hasta el estado fenológico de primer botón floral (Fig. 8a). En ese momento se escogían 160 plantas de cada línea, que se ajustaran lo más posible al estado fenológico antes citado. Dicho número de plantas se distribuyó en 16 grupos de 10 plantas con objeto de asignar cada grupo a cada cepa y un grupo testigo, introduciéndolas en cámara semiclimatizada con ciclo de día y noche (14 horas luz y 3.000 a 4.000 lux) a una temperatura de 22° ± 1 °C y una humedad relativa entre el 50-60 %.

Para el mantenimiento de las plantas en invernadero, el abonado aplicado en el semillero estuvo en función de la época del año en que se realizó la plantación, pues la frecuencia de riego era mayor cuando las temperaturas ambientales ascendían, requiriendo un mayor número de aplicaciones hasta que eran trasplantadas a maceta. Las dosis empleadas vienen expresadas por metro cuadrado de superficie.

El riego fue frecuente, como así lo demuestran el número de aplicaciones y el su-

Cuadro 8

Componentes	Número de aplicaciones	
	5	10
Complejo 10-10-10	9,00 cc./m ²	4,50 cc./m ²
Nitrato cálcico	20,40 g./m ²	10,20 g./m ²
Nitrato potásico	12,50 g./m ²	6,25 g./m ²
Sulfato magnésico	3,10 g./m ²	1,54 g./m ²
Bundolin-Mg	40,59 g./m ²	20,30 g./m ²
Bundolin-Zn	0,16 g./m ²	0,08 g./m ²
Bundolin-Mn	0,25 g./m ²	0,13 g./m ²
Quelato de hierro	0,24 g./m ²	0,12 g./m ²
Foliboro	0,22 g./m ²	0,11 g./m ²
Bundolin-Ca	54,82 g./m ²	27,41 g./m ²
Bundolin-AZ	0,20 g./m ²	0,10 g./m ²

ficiente en cantidad de agua para que el semillero mantuviera el tempero óptimo.

El abonado en las primeras fases de crecimiento para las plantas, una vez trasladadas a maceta con sustrato a base de turba y arena desinfectadas, fue el siguiente:

Sulfato magnésico	8,5 g.
Nitrato potásico	8,5 g.
Fosfato monoamónico.....	8,5 g.
Nutrel (complejo de micro- elementos).....	8,0 g.
Quelato de Cal	4,5 g.

Esta mezcla se disolvía en 10 litros de agua desionizada y se utilizaba para 100 macetas, empleando 100 cc./maceta, regándolas diariamente.

Las plantas en maceta se dispusieron en bancadas dentro del invernadero a una temperatura que oscilaba igualmente entre 18 y 25 °C hasta el momento de trasladarlas a la cámara climatizada para someterlas a las pruebas de resistencia a *P. capsici*.

Para la caracterización de las cepas e inoculación sobre las distintas líneas anteriormente citadas, se partió de un cultivo monoespórico, con el fin de garantizar la uniformidad del material criptogámico. Los aislamientos se sembraron en medio de cultivo PDA (patata-glucosa agarizado). La composición del medio era a base de 250 g. de patata y 20 g. de D-glucosa, completando hasta un litro con agua destilada. Para su preparación se lavaban las patatas y se cortaban en pequeños trozos sin pelar. Estos se introducen en una olla con el agua, calentando una hora a 60 °C. Transcurrido este tiempo, se filtra el caldo resultante a través de cuatro paños de muselina, ajustando el pH a 6,2. Una vez vertido en los recipientes definitivos y añadido el agar (17 g.), se procede a la esterilización por autoclave a 120 °C durante veinte minutos y se introducen en estufa a la temperatura de 23 ± 1 °C durante siete días, tras haber sembrado los aislamientos.

Las pruebas de resistencia se hicieron frente a cada cepa individualmente, con ob-

jeto de facilitar la diferenciación entre las resistencias de tipo horizontal y vertical, ya que una mezcla de los aislamientos dificultaría e incluso imposibilitaría tal diferenciación (PARLEVLIE, 1983).

Como método de inoculación a emplear se siguió el propuesto por POCHARD *et al.* (1976) por su posibilidad de cuantificación, permitiendo conocer en cualquier momento a partir del de la inoculación la progresión de la infección en cada planta. El número de plantas testadas frente a cada aislamiento fue de diez. El método se conoce habitualmente como el de decapitación, consistiendo en seccionar transversalmente el tallo de la planta por encima de la sexta o séptima hoja verdadera una vez alcanzado el estado fenológico de diferenciación del primer botón floral (Fig. 8b). A continuación se extrae un disco de cuatro mm. de diámetro del medio agarizado de cultivo del hongo (Fig. 7) y se coloca en la sección transversal practicada (Fig. 8c) para, seguidamente, cubrir con papel de aluminio tanto la sección como la porción de tallo próxima al área seccionada (Fig. 8d), con objeto de evitar su posible desecación por acción de la circulación forzada de aire en la cámara climatizada. Transcurridos nueve días cabe esperar que las plantas sensibles hayan muerto por el progresivo avance de la infección a lo largo del tallo, mientras que las plantas resistentes tienen lesiones necrosadas reducidas (Fig. 9), siendo capaces de rebrotar y ser definitivamente resistentes.

La principal razón por la que las plantas se testan una vez alcanzado el estado fenológico de primer botón floral se debe a que la resistencia no se manifiesta plenamente hasta que las plantas hayan alcanzado un desarrollo próximo al estado adulto, ya que decapitarlas cuando son más jóvenes conduciría a la destrucción de una parte del material resistente (GIL, 1988). Por otra parte, el hongo es capaz de invadir tejidos en plantas portadoras de genes de resistencia hasta que haya transcurrido el tiempo necesario (3-4 días) para que los mecanismos responsables de la resistencia actúen

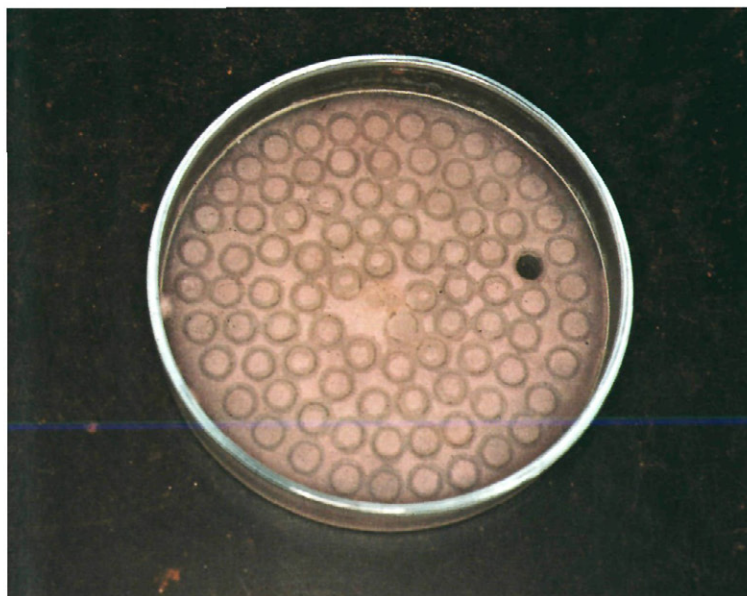


Fig. 7.—Medio agarizado de cultivo del hongo.

por inducción del parásito y sean efectivos (MOLOT y MAS, 1983).

Para estudiar la dinámica o progreso de la infección, se realizaron un total de 3 lecturas correspondiéndose con el 3.º, 6.º y 9.º día después de inocular, ya que a partir del noveno día por regla general las plantas de la línea testigo (Yolo Wonder) quedaban totalmente necrosadas. Las medidas de las sucesivas lecturas se expresaron en milímetros con una apreciación de ± 1 mm. Este método tiene la ventaja de proporcionar unos datos de naturaleza cuantitativa ya que se miden caracteres métricos como son la longitud de tallo afectado por la infección o la extensión de la necrosis, con lo que se facilita el posterior análisis estadístico de los mismos.

El diseño estadístico empleado se corresponde con un factorial en el que se incluyen tres factores fijos, a saber: cepas (C), líneas (L) y tiempo (T). El modelo es el siguiente:

$$Y_{ijkl} = u + C_i + L_j + CL_{ij} + T_k + CT_{ik} + LT_{jk} + e_{ijk}$$

donde

$$i = 1 \text{ a } 15; j = 1 \text{ a } 11; k = 1 \text{ a } 3; \\ \text{y } l = 1 \text{ a } 30$$

Dado que en la prueba de resistencia se incluyeron diversas líneas que cabría esperar que ofrecieran diferencias en cuanto a resistencia y cepas que difirieran en cuanto a agresividad, se procedió a realizar un test de comparación múltiple de acuerdo con el criterio establecido por Newman-Keuls. El proceso de datos, trazado de gráficas y análisis estadísticos se llevaron a cabo mediante la utilización de un sistema PC-640 A tipo compatible IBM.

RESULTADOS Y DISCUSION

El comportamiento de las diez líneas y del testigo en las pruebas de valoración de la resistencia frente a las 15 cepas de *Phytophthora capsici* L. queda reflejado en la Figura 10. Un somero examen de estos resultados permite presumir que existen di-

Fig. 8.—Inoculación por decapitación. Operaciones:

- Estado de desarrollo de la planta antes de la inoculación.
- Sección del tallo efectuada al nivel de la 6.ª-7.ª hojas para su inoculación.
- Disco colocado en la sección transversal del tallo.
- Encubrimiento del disco y sección del tallo con papel aluminio.



a



b



c



d



Fig. 9.—Necrosis del tallo producida por el avance del hongo.

ferencias entre líneas en cuanto a su nivel medio de resistencia, siendo unas más resistentes que otras y, en general, más resistentes que el testigo (Yolo Wonder). Por otra parte, el nivel de resistencia que cada línea ofrece frente a cada cepa en particular es distinto, de forma que parece poderse detectar una interacción diferencial entre líneas y cepas.

Como cabría esperar, el nivel medio en que las distintas cepas afectan al material vegetal testado no es el mismo, dando a entender que existen diferencias entre cepas en cuanto a la agresividad que caracteriza a cada una de ellas.

Finalmente, el avance de la infección, valorado mediante las lecturas realizadas al tercer, sexto y noveno días después de la inoculación, difiere entre cepas así como entre las distintas líneas.

Todo ello son meras apreciaciones que pueden extraerse de un análisis de valores medios que queda plasmado en unas gráficas. El único modo de poder constatarlas es mediante el examen de resultados proporcionados por un análisis de la varianza que se corresponda con el modelo estadís-

tico expuesto en la sección de métodos. Los resultados de dicho análisis se corresponden con los indicados en el Cuadro 9.

Cuadro 9.—Análisis de la varianza según el diseño factorial de $15 \times 11 \times 3$.

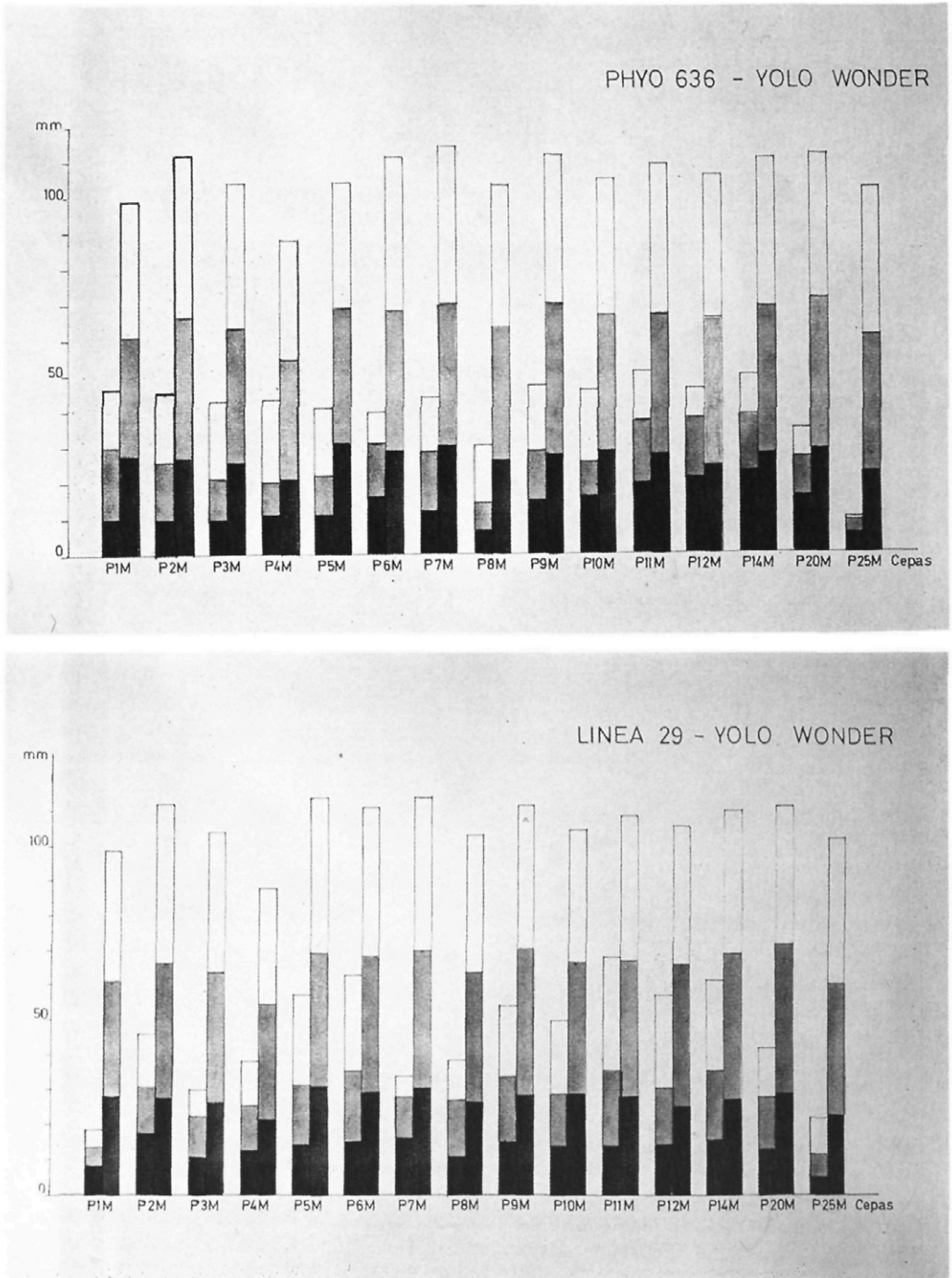
Origen de la variabilidad	Grados de libertad	Cuadrado medio
Modelo:	214	2.005,090 *
Cepas	14	1.000,057 *
Líneas	10	15.660,988 *
Tiempos	2	96.973,175 *
Cepas \times Líneas	140	113,826 *
Cepas \times Tiempos	28	81,253 *
Líneas \times Tiempos	20	2.316,075 *
Error	280	19,361

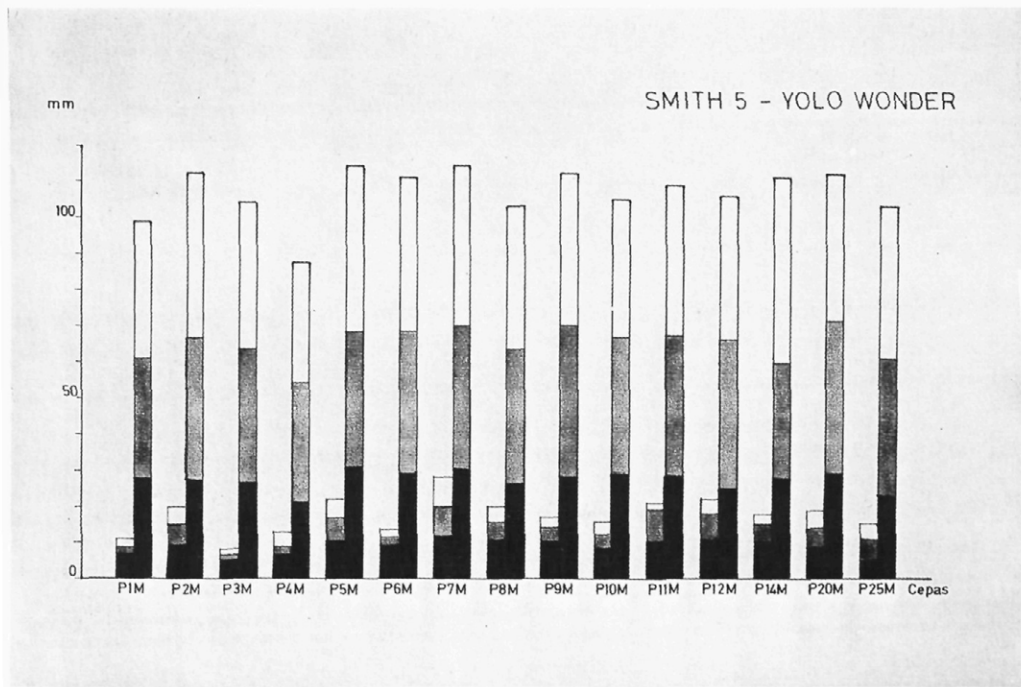
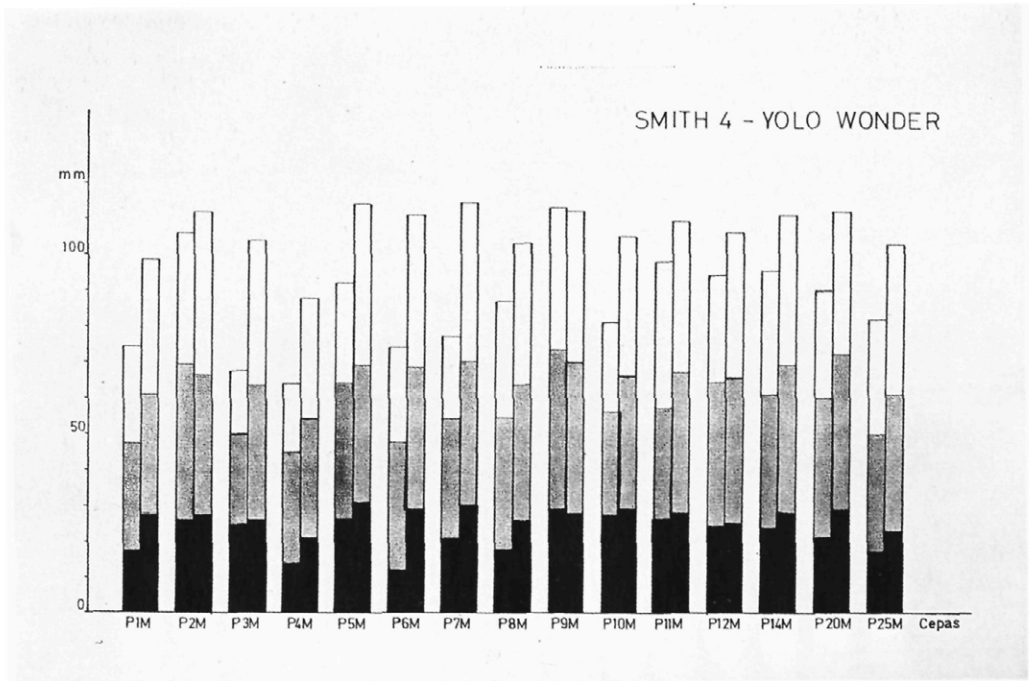
* Valores significativos al nivel de significación del 1 %.

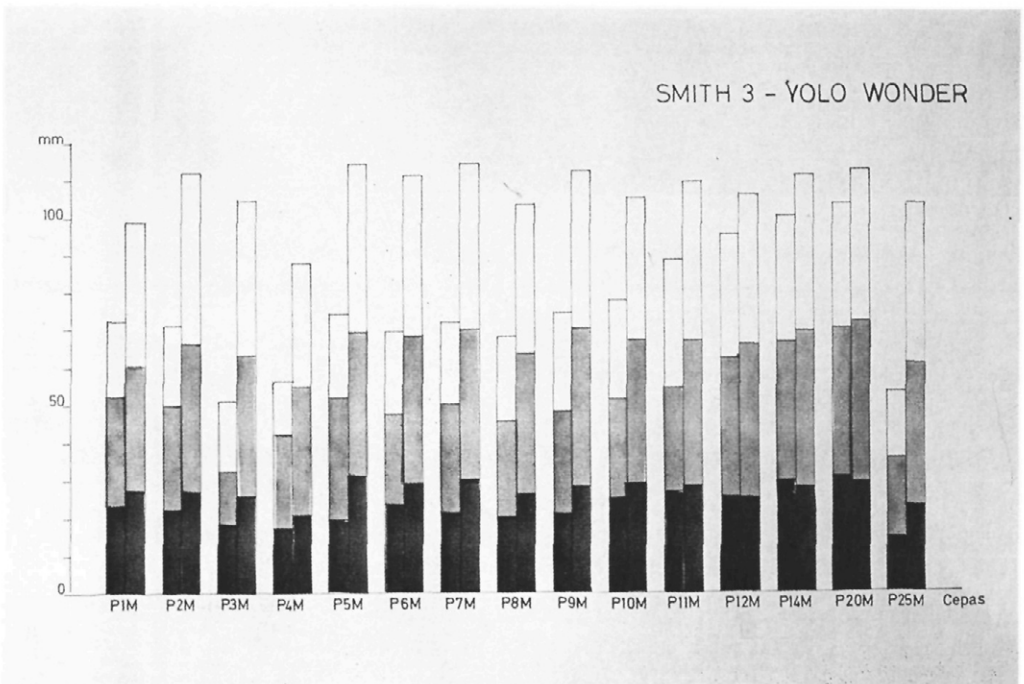
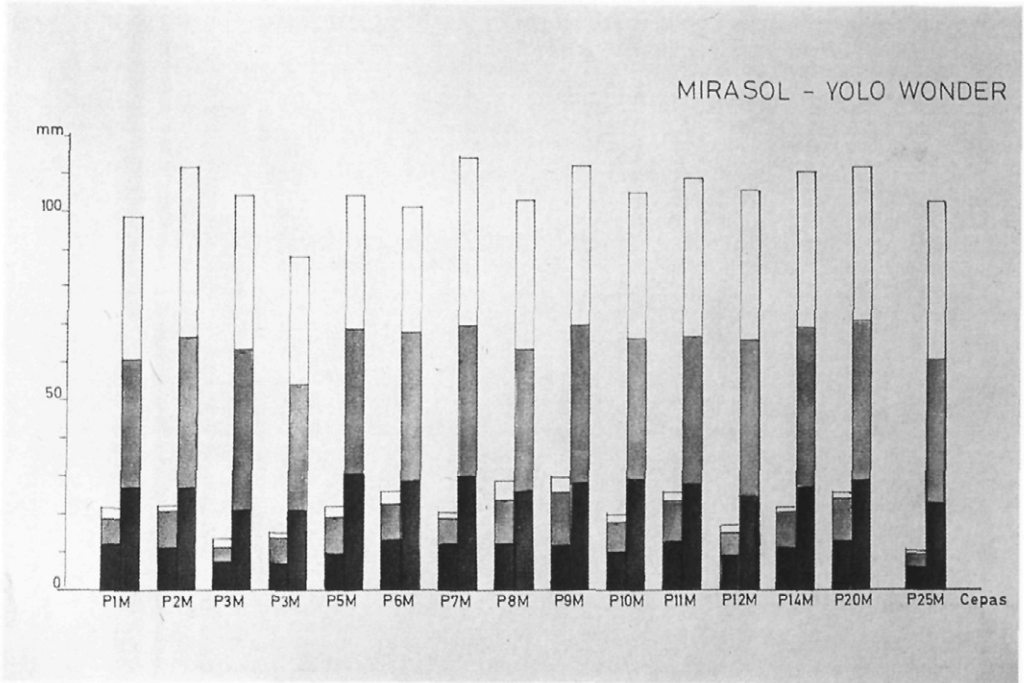
De los resultados contenidos en el Cuadro 9 se deduce que existen unas diferencias altamente significativas entre cepas, líneas y tiempos. Ello indica en primer lugar que existe un distinto grado de agresividad entre las cepas, al propio tiempo que distintos niveles de resistencia por parte de las líneas consideradas en el estudio. Sin embargo hay que poner de manifiesto que ninguna de las 10 líneas supuestamente resistentes ofrecieron un nivel de resistencia total frente a cualquiera de las 15 cepas en las condiciones ambientales citadas en la sección de métodos, basándose esta afirmación en el hecho de que las plantas testigo de cada línea sin inocular no sufrieron daño alguno. Esta observación coincide con la afirmación hecha por POCHARD y CHAMBONNET (1972) en el sentido de que no habían detectado ningún caso en el que se diera una resistencia total sino solamente algunas formas de tolerancia que se daban en plantas en estado adulto cultivadas al aire libre. Con ello se da a entender que existe una componente horizontal poligénica, circunstancia que ya apuntaron POCHARD y DAUBEZE (1980) en sus estudios sobre la resistencia a *P. capsici* en la línea PM217, así como por BARTUAL y CAMPOS (1984).

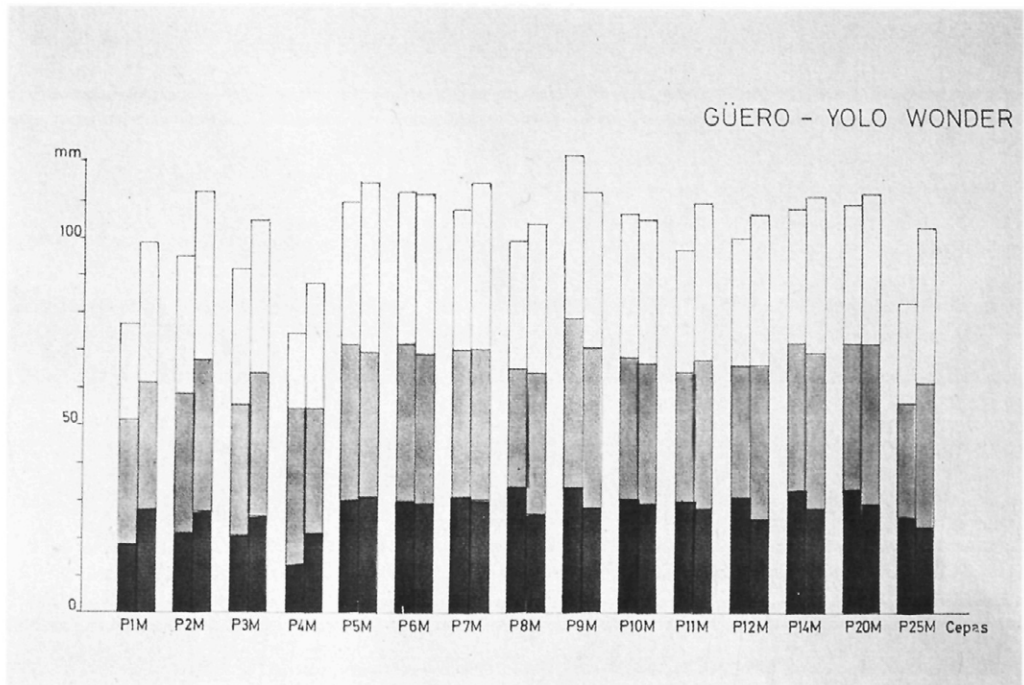
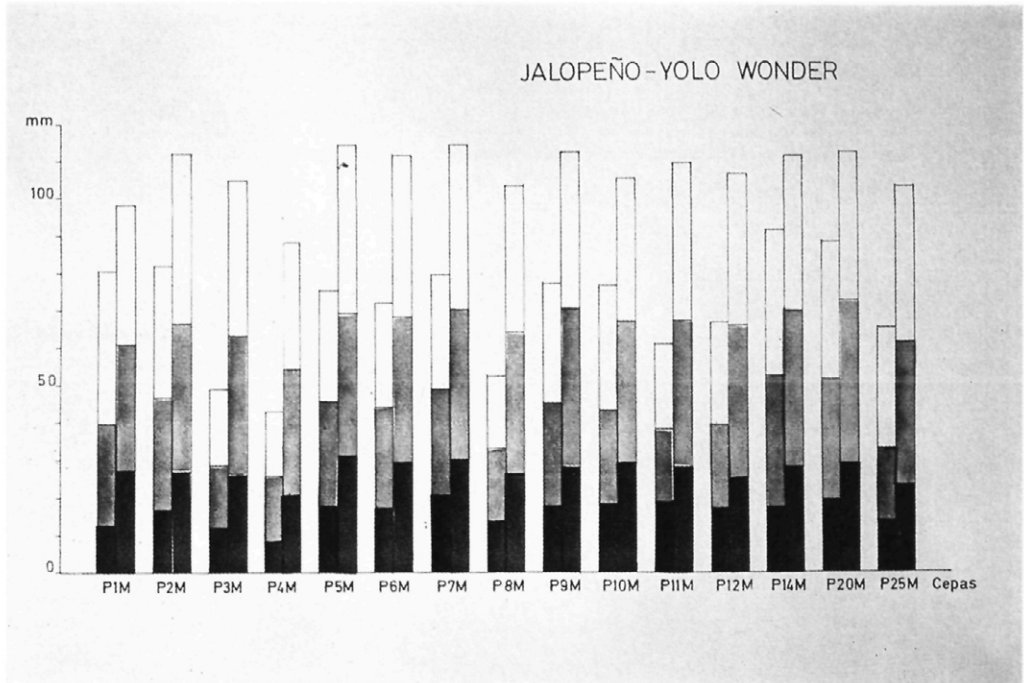
Por otra parte, el análisis estadístico detecta una interacción significativa entre ce-

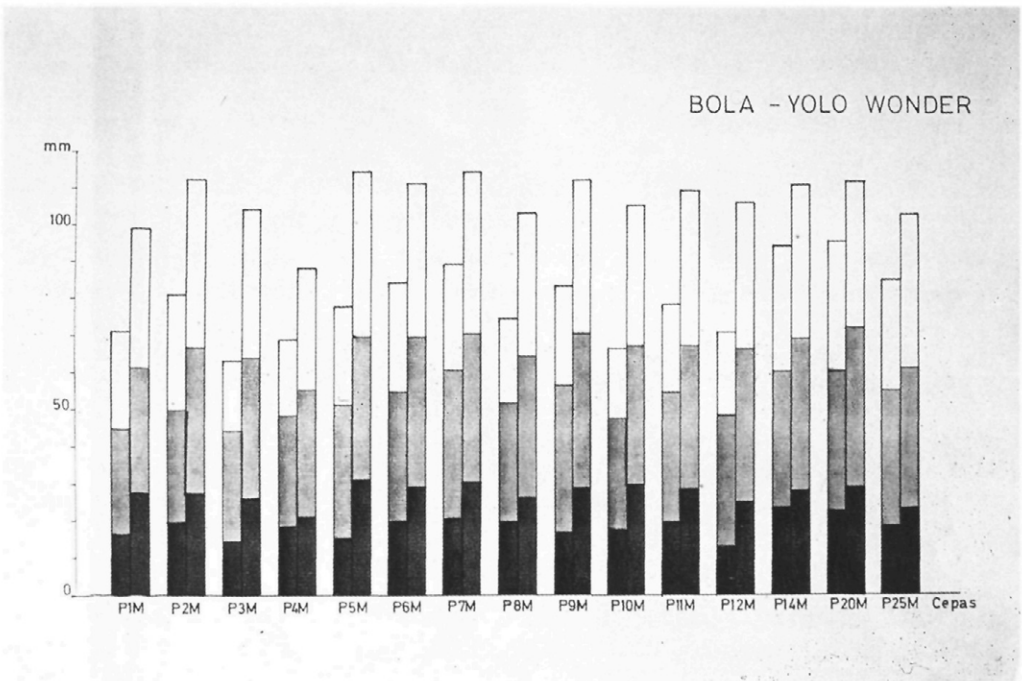
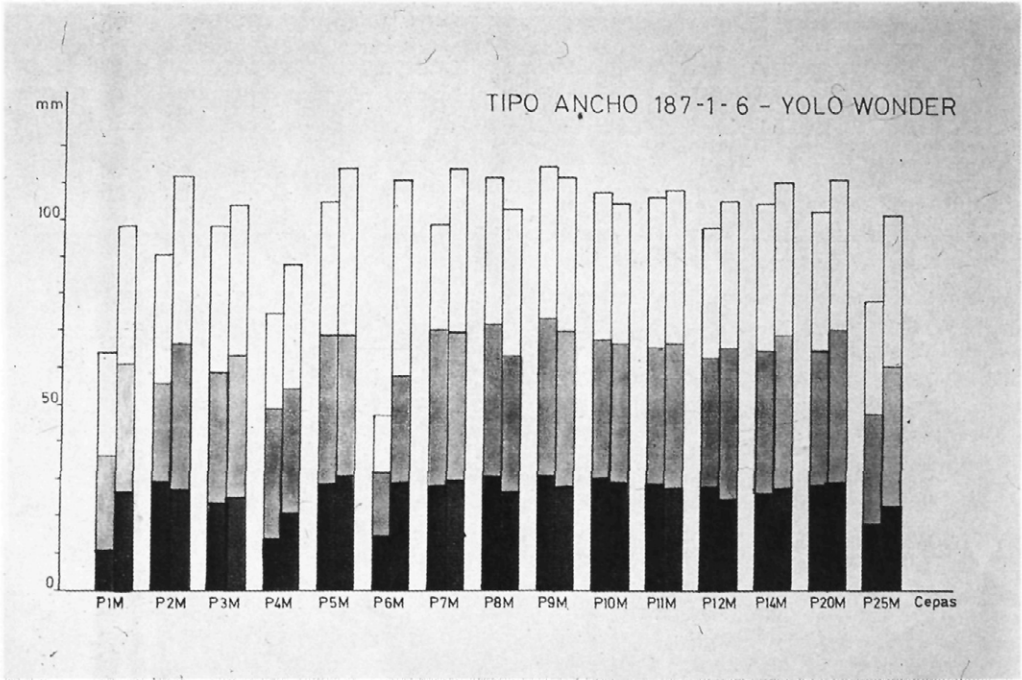
Fig. 10.—Progresión de la infección experimentada a los tres, seis y nueve días, tras la inoculación por decapitación en cada una de las 10 líneas y en el testigo con cada una de las 15 cepas.











pas y líneas. La interpretación de este hecho es que la resistencia que ofrecen las distintas líneas frente a una cepa determinada no es la misma o que el grado de agresividad de las distintas cepas no es el mismo para una determinada línea. Ello equivale a afirmar que se detecta una interacción diferencial entre aislamientos y líneas, coincidiendo con los resultados obtenidos por POLACH y WEBSTER (1972), REDONDO (1974), REIFSCHNEIDER *et al.* (1986b) y GIL (1988). Estos resultados nos permiten afirmar de forma más contundente que existe una componente de naturaleza vertical o específica en la resistencia. Nos encontramos, pues, en condiciones de reforzar la posibilidad que vislumbraban CLERJEAU, PITRAT y NOURRISEAU (1976) en el sentido de que la resistencia a *P. capsici* en pimiento se trata de una combinación de resistencias de tipo horizontal (poligénica o inespecífica) y vertical (oligogénica o específica).

En el mismo análisis se detecta una interacción significativa entre cepas y tiempo así como entre líneas y tiempo. La interpretación o significado de dicha interacción en el primer caso es de que, transcurrido un tiempo determinado tras la inoculación, el progreso medio de la infección producida por cada cepa no es similar, avanzando unas más rápidamente que otras, si tenemos en cuenta globalmente las diferentes líneas. En el caso de interacción entre líneas y tiempo, el significado es de que transcurrido un tiempo determinado el progreso medio de la infección no es similar para cada línea, teniendo en cuenta conjuntamente las 15 cepas, de forma que el avance medio de la infección es más rápido en unas líneas que en otras con el tiempo.

Con objeto de poder establecer una clasificación de las 15 cepas en base a su agresividad, se procedió a la realización de la correspondiente prueba de comparación múltiple de acuerdo con los criterios de NEWMAN-KEULS, cuyos resultados figuran en el Cuadro 10.

Previamente a realizar la prueba de comparación múltiple entre las once líneas consideramos necesario la comparación entre

Cuadro 10.—Test de comparación múltiple entre las 15 cepas

Cepa	Media				
P14M	50,12	A			
P 9M	49,03	A B			
P20M	48,56	A B C			
P11M	47,14	B C D			
P 7M	46,00	C D			
P 5M	45,86	C D			
P12M	44,91	D			
P10M	44,35	D E			
P 2M	44,30	D E			
P 8M	41,83	E			
P 6M	41,77	E			
P 1M	36,38			F	
P 3M	35,90			F	
P25M	34,51			F G	
P 4M	33,22			G	

— Nivel de significación empleado $\alpha = 5\%$.

— Valores medios con alguna letra en común no son significativamente diferentes.

la respuesta de las 10 líneas supuestamente resistentes frente a la testigo o control (Yold Wonder). Para ello, recurrimos al test propuesto por DUNNET (1955), que permite este tipo de comparación de varios tratamientos frente a un control. La mínima diferencia calculada por este procedimiento resultó ser de 2.273 ($\alpha = 5\%$), por lo que todas las líneas resultaron ser significativamente más resistentes que la testigo a dicho nivel de significación.

Seguidamente se procedió a la realización de la prueba de comparación múltiple entre las 11 líneas incluyendo la testigo, ya que la precisión del test según el criterio de NEWMAN-KEULS no se ve afectada por dicha inclusión. Los resultados quedan reflejados en el Cuadro 11.

Si examinamos los resultados correspondientes al Cuadro 10, podemos constatar que las cepas difieren significativamente en cuanto a agresividad, permitiéndonos escoger, para las pruebas que se realizarán en las fases posteriores a este primer estudio, tres cepas representativas de una agresividad pequeña, media y alta como pudieran ser las P4M, P10M y P20M, respectivamente. Entre las cepas más agresivas figuran la P14M, P20M y P11M de origen en Tarragona, Murcia y Valencia, dando a entender

Cuadro 11.—Test de comparación múltiple entre líneas

Línea	Media	
Yolo Wonder	66,16	A
Güero	63,64	B
Tipo Ancho	59,45	C
Smith 4	55,15	D
Bola	49,74	E
Smith 3	49,45	E
Jalopeño	42,40	F
Línea 29	28,76	G
Phyo 636	27,10	G
Mirasol	17,02	H
Smith 5	13,31	I

Nivel de significación $\alpha = 5\%$.

Valores medios con alguna letra en común no son significativamente diferentes.

que se encuentran cepas que tienen alta incidencia sobre el cultivo con independencia de la zona de que se trate. Del mismo modo, los resultados obtenidos en la prueba de comparación múltiple entre líneas (Cuadro 11) nos permiten identificar aquellas que ofrecieron un mayor nivel medio de resistencia (menor lectura) para acometer las fases sucesivas que se planificaron. Las líneas seleccionadas fueron las cuatro primeras, es decir, la «Smith 5», «Mirasol», «Phyo 636» y «Línea 29» en un principio. Con posterioridad a la fecha de iniciación de este estudio, se obtuvieron y se liberaron una serie de nuevas líneas calificadas como altamente resistentes, tales como la «Serrano Criollo de Morelos», «P51» y «PM217». Dadas sus características, se incluyeron en el cruzamiento múltiple entre las líneas más resistentes con objeto de estimar los efectos genéticos que afectan a la resistencia a *Phytophthora capsici*.

CONCLUSIONES

1. Las pruebas de valoración de la resistencia de diez líneas supuestamente resistentes frente a 15 cepas aisladas en la franja costera mediterránea, indican que ninguna de las líneas fue totalmente resistente a cualquiera de las cepas, por lo que cabe sospechar que existe una componente

horizontal o inespecífica de dicha resistencia de carácter poligénico.

2. El análisis estadístico detectó un efecto significativo de interacción diferencial entre cepas y líneas, dando a entender con ello la existencia de una componente vertical o específica de dicha resistencia de carácter oligogénico.

3. Las pruebas de comparación múltiple permitieron establecer una clasificación de las cepas en base a su agresividad y detectar las diferencias que pudieran existir entre las mismas, así como ordenar las líneas de acuerdo con su nivel medio de resistencia y concretar cuáles son realmente las más resistentes, facilitando así la selección de las mismas para posteriores estudios.

HIBRIDACION DE LAS LINEAS LOCALES DE PIMIENTO DE CARNE GRUESA (PIMIENTOS VALENCIANOS) ALTAMENTE SENSIBLES A *PHYTOPHTHORA CAPSICI*, CON LAS LINEAS SELECCIONADAS COMO MAS RESISTENTES

Esta fase del estudio puede considerarse como una primera etapa del análisis de los efectos genéticos que rigen la resistencia del pimiento a *Phytophthora capsici*. A este respecto, KIMBLE y GROGAN (1960) fueron quienes iniciaron los primeros estudios, empleando como material de ensayo diversas introducciones pertenecientes a diferentes especies de *Capsicum* y llegando a la conclusión de que ofrecían resistencias parciales. Entre ellas fue la PI 201.234 la que presentó un mayor nivel de resistencia, tratándose de un *Capsicum annum* del tipo pimiento Cayenne procedente de América Central. SMITH *et al.* (1967) estudiaron este mismo material, al que codificaron con el número 493, llegando a la conclusión de que la resistencia frente a los aislamientos americanos de *P. capsici* estaba controlada por un gen mayor dominante en algunas líneas (493.1 y 493.4) y por dos genes dominantes independientes en otras (493.2). La línea 493.1 fue registrada posteriormente

en Francia con la denominación PM217. Según POCHARD (1966), la resistencia que ofreció este material fue suficiente en plantaciones al aire libre aunque no absoluta. En un intento por transferir la resistencia a variedades de carne gruesa tales como Yolo Wonder, POCHARD y CHAMBONNET (1972) emplearon el método de mejora por retrocruzamiento, deduciendo que se trataba de un carácter con dominancia parcial y de herencia compleja, apuntando la posibilidad de que al menos dos o tres genes intervinieran en el control de la resistencia. Posteriormente, GIL (1988) afirmaba que se trataba de un carácter gobernado al menos por tres genes con efectos aditivos, pudiéndose considerar como un carácter poligénico, reafirmando la hipótesis ya expuesta por BARTUAL y CAMPOS (1984). Desde 1981 hemos venido realizando hibridaciones entre material altamente sensible a *Phytophthora capsici*, como eran las variedades locales de pimiento de carne gruesa (la mayoría de tipo tres-cuatro cantos) y las cuatro líneas que fueron seleccionadas en la primera etapa en virtud de su nivel medio de resistencia (Phyo 636, Smith 5, Mirasol 810-3 y Línea 29).

MATERIALES EMPLEADOS

Material vegetal

Como indicábamos anteriormente, se emplearon variedades locales de carne gruesa en un número total de siete que fueron proporcionadas por el Centro de Investigación Agraria de la Comunidad Autónoma de Murcia y que tienen como característica en común su alta sensibilidad a *P. capsici*. Estas fueron las siguientes:

Línea	Código
Pimiento valenciano de 3-4 Cantos	P32
Valenciano largo y precoz	P33
Valenciano de Almusafes	P34
Valenciano de Benisanó	P35
Valenciano de Benifayó	P36
Valenciano de Silla	P37
Valenciano de Carcagente	P38

El código reseñado corresponde al de la numeración de las distintas variedades que componían nuestra colección de líneas de pimiento en el IVIA en 1980.

Por otra parte, las cuatro líneas seleccionadas como parentales donantes de los genes de resistencia en la primera etapa fueron las Phyo 636, Smith 5, Mirasol 810-3 y Línea 29, que igualmente fueron proporcionadas por el Centro de Investigación Agraria de Murcia. El total de híbridos obtenidos ascendió a 28.

El abonado en las distintas fases de crecimiento de las plantas en semillero y maceta fue el mismo que el expuesto en el capítulo anterior.

Material criptogámico

La cepa que se escogió para realizar las correspondientes pruebas de resistencia en cámara climatizada fue la P20M, que, recuérdese, resultó ser una de las de mayor agresividad de la serie de 15 que fueron aisladas en los trabajos de la prospección a lo largo de la franja costera mediterránea.

METODOLOGIA

Las hibridaciones se realizaron empleando como madre las líneas locales y como padres las líneas seleccionadas como más resistentes. De cada línea tipo valenciano se escogieron 12 plantas, destinando grupos integrados por tres plantas para ser cruzados por cada padre. El total de plantas utilizadas como macho por cada línea seleccionada fue de 12.

El procedimiento empleado para llevar a cabo las hibridaciones consistía en realizar manualmente la castración de la flor de la planta que iba a actuar como hembra mediante unas pinzas, hallándose la flor en un estado en el que el cáliz no hubiera permitido todavía la apertura de la misma para, de este modo, tener la completa seguridad

de que no se había autofecundado. Una vez realizada la castración, se extraía el polen de una planta de la línea que tuviera que actuar como macho mediante el empleo de una lanceta que se introducía por el pliegue de separación de las tecas para, seguidamente, depositarlo sobre el estigma de la flor castrada y envolverla a continuación con un papel de celo adhesivo que evitara el contacto con cualquier polen de otra procedencia. Los utensilios empleados se lavaban con alcohol de 96° antes de realizar la siguiente hibridación. Transcurridos unos treinta días se podía observar el comienzo del desarrollo del fruto y el ennegrecimiento del estigma, procediéndose en ese momento a la eliminación del papel adhesivo. Una vez alcanzada la madurez del fruto, tomando como referencia que todo él mostrara un color rojizo externamente y la carne comenzara a reblandecerse, se cosechaban los frutos y se extraían sus semillas. Esta semilla es la que se utilizaría en la plantación en semilleros para someter las plantas de los híbridos obtenidos a las pruebas de resistencia.

Los test de resistencia se realizaron de acuerdo con dos métodos:

a) Por decapitación, procedimiento ya descrito en el capítulo anterior.

b) Por adición de zoosporas al suelo, incorporando a cada planta 10 cc. de una solución cuya concentración era de 250-300 zoosporas/ml.

El inóculo se obtuvo sembrando la cepa P20M en 14 placas que contenían el medio V-8. A los cuatro días se pusieron en nitrato potásico bajo luz continua. Transcurridos cinco días, habían formado gran cantidad de esporangios, encontrándose en las condiciones óptimas para la liberación de zoosporas mediante aplicación de choque térmico. Para ello se eliminaba el nitrato potásico y se agregaba agua destilada estéril, introduciendo el medio en frigorífico a 4 °C y manteniéndolas por un tiempo de cuarenta minutos. Seguidamente se sacaba del mismo y se sometía a la temperatura

ambiente en laboratorio durante el mismo tiempo. Finalmente se filtraba la solución a través de papel Wathman número 1 y se procedía a la determinación de la concentración de zoosporas mediante conteo de una muestra en hemacitómetro, ajustándose el contenido final diluyendo con agua estéril hasta la concentración deseada. El número de plantas en uno y otro sistema de valoración de la resistencia fue de 10 plantas por cada híbrido y se mantuvieron en cámara climatizada con ciclo de día y noche (14 horas luz a intensidad que oscilaba entre 3.500 y 4.000 lux) y a una temperatura de $22^{\circ} \pm 1^{\circ} \text{C}$, con una humedad ambiental del 50-60 %. Las plantas a las que se les aplicó el método de inoculación por decapitación se retiraron una vez concluidas las lecturas (al décimo día tras la inoculación) mientras que las plantas inoculadas por zoosporas se mantuvieron en cámara por espacio de un mes, llevando a cabo el registro del número de plantas afectadas con una frecuencia de dos veces por semana. Toda planta que mostró síntomas de enfermedad fue analizada, utilizando medio selectivo (PONCHET *et al.*) para el aislamiento y posterior identificación del agente patógeno.

Por otra parte, este mismo material vegetal compuesto por las siete líneas locales, las cuatro líneas seleccionadas y los 28 híbridos obtenidos por cruzamiento entre ambas series se plantaron en una parcela que estaba contaminada de *Phytophthora capsici*. La plantación se realizó según un diseño de bloques completos al azar que incluía tres repeticiones, habiendo 10 plantas por cada línea o híbridos y repetición. Así pues, el total de parcelas experimentales fue de 117. El marco de plantación fue de 1,20 m. entre surcos y 0,50 m. entre golpes.

Como en el caso de la valoración de la resistencia por el método de inoculación por zoosporas, se efectuaban registros del número de plantas afectadas con periodicidad semanal y se analizaba en laboratorio toda aquella planta que mostrara los síntomas característicos de la enfermedad.

RESULTADOS Y DISCUSION

Pruebas de resistencia por el método de decapitación

El comportamiento tanto de los 28 híbridos obtenidos por cruzamiento entre las siete líneas locales y las cuatro líneas seleccionadas como de sus respectivos parentales queda reflejado en la Figura 11. En el eje de ordenadas figuran las lecturas verificadas al 3.º, 6.º y 9.º días posteriores a la inoculación y en el eje de abscisas los subgrupos independizados de 3 barras. La situada más a la izquierda de cada subgrupo corresponde a la respuesta obtenida en cada variedad local, que se identifica por el número de código situado en el eje de abscisas. La barra intermedia corresponde a la línea seleccionada como donante del gen(es) de resistencia; y la barra situada más a la derecha de cada subgrupo corresponde al híbrido en cuestión.

Un primer examen de estos resultados nos da a entender que, en general, la progresión de la infección en los tallos de los híbridos fue ligeramente mayor a la experimentada en las líneas seleccionadas como donantes de resistencia, alcanzándose valores intermedios entre los valencianos y el correspondiente donante cuando éste fue la Phyto 636, la Smith 5 o la Mirasol 810-3 pero más próximos a estos últimos. Por el contrario, no parece que el comportamiento sea similar, al menos aparentemente, cuando observamos los resultados obtenidos en el caso de que en la hibridación haya intervenido como donante la «Línea 29», pues se dan con mayor frecuencia valores claramente intermedios entre las líneas locales y este donante. Por ello estimamos conveniente hacer los oportunos tests de comparación entre los diversos híbridos y sus respectivos parentales. El criterio seguido es el descrito por STEEL y TORRIE (1985) para la comparación de medias, partiendo las muestras de poblaciones con varianzas desiguales.

Las hipótesis nulas serían las de igualdad entre los valores medios del híbrido de que

se trate y sus respectivos parentales ($H_0 : u_1 = u_2$ y $H'_0 : u_1 = u_3$) frente a las hipótesis alternativas de una media superior por parte de la línea local que intervenga como parental ($H_A : u_2 > u_1$) o de una media superior a la de la línea donante que intervenga asimismo como parental del híbrido en cuestión ($H'_A : u_1 > u_3$). Los contrastes los realizamos entre valores medios de las terceras lecturas.

Los resultados obtenidos a partir de los respectivos tests indican que la totalidad de las 28 pruebas de comparación entre los híbridos y las respectivas líneas locales que actuaron como parentales dieron un resultado significativo (rechazar la hipótesis nula de igualdad entre sus valores medios y aceptar la hipótesis alternativa de que el valor medio de la línea local sea superior al del correspondiente híbrido).

Por otra parte, los resultados de las pruebas de comparación entre los híbridos y su correspondiente parental donante de genes de resistencia fueron distintos según el caso, como cabía presumir a la vista de las gráficas. Así, en el caso de la «Phyto 636», cuatro de las pruebas no dieron significación, por lo que se aceptó la hipótesis nula, indicando con ello que se trataba de dominancia completa. Por el contrario, en tres de ellos se obtuvo significación, por lo que se aceptó la hipótesis alternativa de que la media del híbrido superaba a la del donante (Phyto 636), pudiéndose tratar en este caso de dominancia incompleta o parcial.

Cuando el donante fue la «Smith 5», tan sólo en un caso (P34 \times Smith 5) se aceptó la hipótesis nula, rechazándose ésta en los restantes seis casos. Ello refuerza la idea de que más bien se trata de dominancia parcial, coincidiendo con la conclusión a la que llegaron POUCHARD y CHAMBONNET (1972).

En el caso de los híbridos obtenidos por cruzamiento entre las líneas locales y la «Mirasol 810-3», en cuatro de las pruebas se aceptó la hipótesis nula y en las tres restantes se aceptó la hipótesis alternativa. Finalmente, en seis de las siete pruebas de comparación frente a la «Línea 29», se rechazó la hipótesis nula, siendo una situa-

ción similar a la que se daba cuando intervenía la Smith 5.

En resumen, de un total de 28 comparaciones, en 18 contrastes se aceptó la hipótesis alternativa (posibilidad de dominancia parcial) y en 10 se aceptó la hipótesis nula (dominancia completa). Por tanto, se trata de un carácter con una herencia compleja, si bien se esclarece que existe dominancia de una u otra forma.

Por otra parte, los tests de comparación entre los propios híbridos obtenidos por cruzamiento entre las siete líneas locales y un donante determinado fueron significativos, dando a entender con ello que la línea sensible tiene una influencia en el nivel de resistencia que puede alcanzarse, coincidiendo con las conclusiones a las que llegaron POCHARD y DAUBEZE (1980) a este respecto.

Pruebas de resistencia por el método de inoculación por zoosporas

Como ya indicamos anteriormente, 10 plantas de cada híbrido, así como de cada uno de los 11 parentales (siete líneas locales y cuatro líneas seleccionadas) fueron introducidas en cámara climatizada e inoculadas con zoosporas de la cepa P20M. Transcurrido un mes, la totalidad de las plantas de las líneas locales habían muerto y se reaisló *P. capsici* al analizarlas. Por el contrario, ninguna planta de las líneas seleccionadas como donantes mostró síntoma alguno característico de la enfermedad, transcurrido el tiempo indicado en las condiciones ambientales ya reseñadas. Por lo que respecta a los híbridos propiamente dichos, en tres de ellos en los que intervenía como donante la «Línea 29» llegó a morir un 10 % de las plantas. También en un híbrido en el que intervenía la «Mirasol 810-3» se dio una incidencia del 10 %, pero únicamente presentando síntomas sin haber llegado a morir. En el resto de los 24 híbridos, ninguna planta mostró síntoma alguno con la concentración de zoosporas que se le

añadían a cada planta (2.500-3.000 zoosporas/maceta).

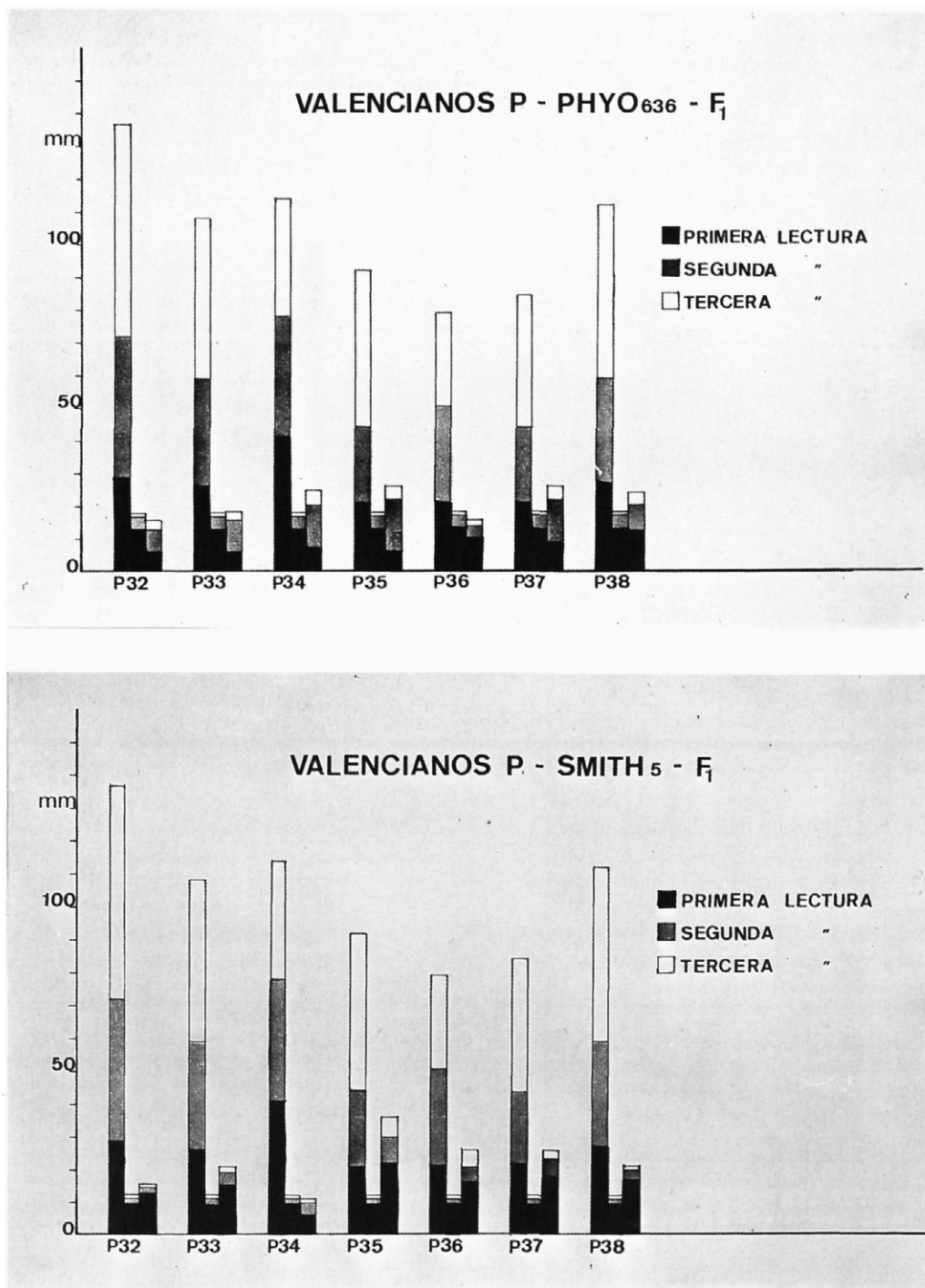
Al tratar de observar si existe o no un grado de correspondencia entre los resultados obtenidos en cada uno de los métodos de inoculación, pudimos observar que en el caso del de la adición de zoosporas al suelo se dio la circunstancia de que todos los individuos de cada línea local habían muerto y en el caso de la inoculación por decapitación el progreso de la infección había sido tal que en algún individuo de cada una de las líneas locales (uno el mínimo y cuatro el máximo) la infección había invadido la totalidad del tallo al cabo de los nueve días, lo que indica que las cepas monoospóricas de *P. capsici* eran capaces de atacar tanto a la parte alta del tallo como al cuello y las raíces. Por el contrario, ninguna planta de las líneas seleccionadas presentó síntomas de afección por la enfermedad en el primero de los procedimientos y el avance de la infección en estas últimas había sido mínimo comparado con el resto del material vegetal, aplicando el método por decapitación.

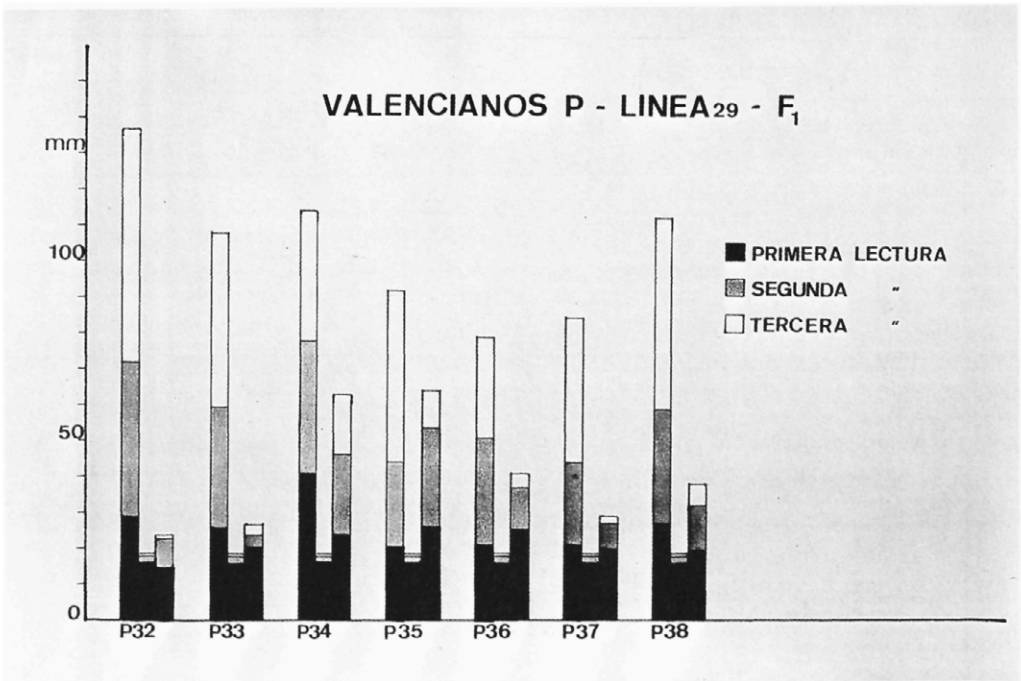
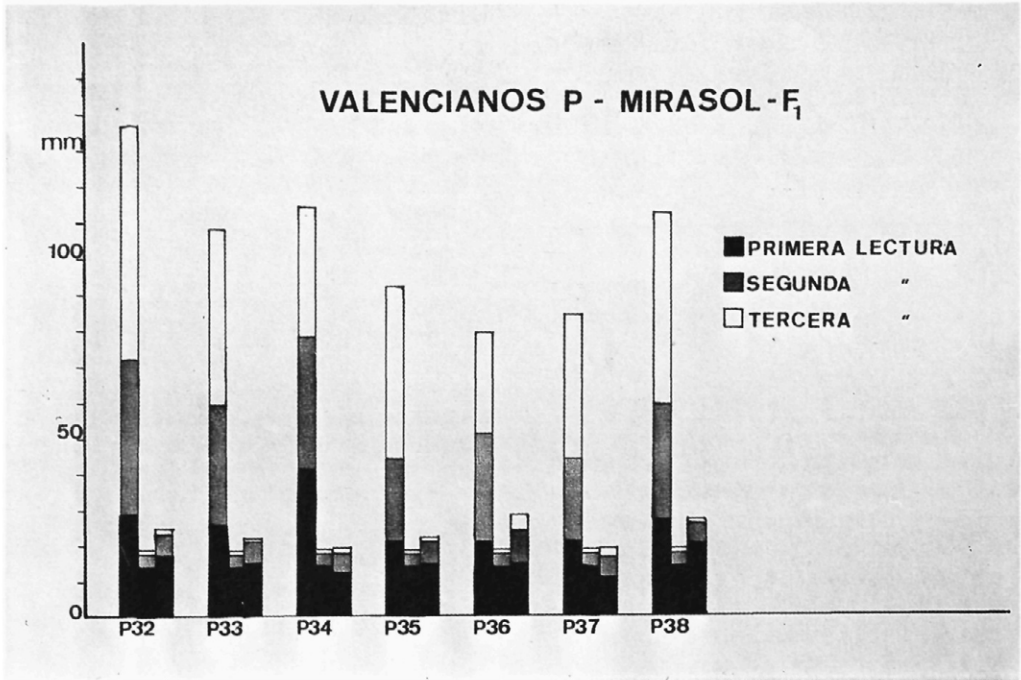
Por lo que respecta a los híbridos, aquellos en los que intervenía la «Línea 29» fueron sobre los que la incidencia del patógeno fue mayor cuando se aplicaba la adición de zoosporas y las máximas lecturas se dieron en el mismo material cuando se inoculaban por decapitación. Podemos concluir, pues, que se aprecia un elevado grado de correspondencia o paralelismo entre los resultados obtenidos por uno y otro método, si bien el método por decapitación tiene una naturaleza más cuantitativa, resultando ser más conveniente para extraer conclusiones a partir de los análisis estadísticos, dados los objetivos de este trabajo.

Pruebas en campo en la modalidad de cultivo al aire libre

La totalidad del material vegetal (siete líneas locales, cuatro donantes y los 28 híbridos) se plantaron en una parcela sita en el término de Jaraco y propiedad de la Caja

Fig. 11.—Progresión de la infección en los distintos parentales e híbridos inoculados con la cepa P20M.





de Ahorros de Valencia en la campaña de 1983. La plantación se realizó de acuerdo con un diseño de bloques completos al azar que incluía tres repeticiones. Los análisis de las muestras de suelo que se realizaron previamente a la plantación dieron resultados positivos en cuanto a la detección de *Phytophthora capsici*.

Como cabía esperar, la totalidad de los individuos de las parcelas testigo integradas por las siete líneas locales llegaron a morir antes de iniciarse el período de recolección, confirmando los oportunos análisis la presencia de *P. capsici*. En cuanto a las parcelas control correspondientes a las cuatro líneas seleccionadas como donantes del gen o genes de resistencia, ninguna presentó síntomas propios de la enfermedad, si bien hay que reseñar que, en el muestreo final que se llevó a cabo en el momento previo a dar por concluido el cultivo, en las líneas «Phyo 636» y «Línea 29» se detectó la presencia de *P. capsici* en las raíces, pero las plantas no mostraban síntomas típicos de la enfermedad. En concreto, se produjo esta circunstancia en dos de las tres repeticiones de la «Línea 29» y en una de la «Phyo 636».

Con respecto a los híbridos entre los distintos tipos de pimiento valenciano y los donantes, los que con mayor frecuencia mostraron plantas enfermas fueron aquellos en los que figuraba como parental la «Línea 29», habiendo casos de muerte de plantas en seis de los siete híbridos (todos excepto P33 × L.29). Asimismo, se observaron síntomas, aunque no llegó a producirse la muerte de plantas en tres de los siete híbridos en los que intervenía como parental la «Mirasol 810-3» (P32 × M, P36 × M y P38 × M). En todos los casos, esta incidencia se dio al final del período de cultivo, es decir, en el mes de agosto.

Estos resultados concuerdan en gran medida con los obtenidos en cámara climatizada, ya sea aplicando el método de inoculación por adición de zoosporas al suelo a la concentración empleada o el método de inoculación por decapitación.

CONCLUSIONES

1. La progresión de la infección en los híbridos obtenidos por cruzamiento entre las líneas locales sensibles y las líneas seleccionadas como resistentes fue significativamente mayor que la experimentada en estas últimas y menor que en las primeras. Con ello se da a entender que ha habido una ganancia en resistencia con respecto a las líneas locales pero, en general, una pérdida de resistencia con respecto a los donantes. Ello indica que la herencia de este carácter es compleja, existiendo dominancia parcial y dando opción a pensar que puede tratarse de un carácter sobre el que actúan acciones génicas de tipo complementario.

2. La dotación génica del genitor sensible influye en el nivel de resistencia del híbrido. Ello significa que, para ofrecer un nivel de resistencia aceptable, es necesaria la presencia de genes mayores que aportarían los genitores resistentes; pero también influyen posiblemente un número indeterminado de genes menores presentes en el genitor sensible que interaccionan con los del genitor resistente, contribuyendo en mayor o menor medida a un aumento en la resistencia según la combinación génica que se obtenga en el híbrido. Ello da margen a que pueda pensarse que se trata de una resistencia poligénica o combinación de una resistencia vertical y otra horizontal.

3. Existe una correspondencia entre los resultados que se obtienen en la cámara climatizada aplicando indistintamente el método de inoculación por decapitación o el de adición de zoosporas (habiendo empleado la cepa P20M) y los obtenidos en cultivo al aire libre.

EFFECTOS GENETICOS QUE RIGEN LA RESISTENCIA A *PHYTOPHTHORA CAPSICI* LEÓN EN PIMIENTO

INTRODUCCION

El hecho de que diversas líneas teóricamente resistentes no hayan presentado una

resistencia completa a cada una de las cepas, así como que se haya podido apreciar una ganancia significativa en resistencia cuando se cruzan líneas altamente sensibles con líneas resistentes, aunque en muchos casos se obtuviera una resistencia intermedia, hizo que nos planteáramos investigar sobre la importancia relativa de los distintos efectos genéticos que gobiernan la resistencia a *Phytophthora capsici* L. en pimiento, con objeto de poder sugerir con mayor conocimiento de causa un método más eficaz que los utilizados hasta el presente para transferir o incorporar la resistencia a variedades locales o comerciales de interés que resultan ser sensibles a este hongo.

La naturaleza y magnitud de los distintos tipos de acción génica que repercuten en el nivel de heterosis logrado en los híbridos va adquiriendo cada día más importancia, dado que la utilización de híbridos simples y de híbridos tres vías es cada vez mayor a nivel de producción comercial (EBERHART y HALLAUER, 1968), siendo de interés para el mejorador poder comparar el comportamiento de las distintas líneas mediante el análisis de datos de los híbridos obtenidos a partir de las mismas.

Varios autores han llevado a cabo investigaciones cuya finalidad era la de estimar la proporción relativa de las varianzas aditiva y dominante de varios caracteres cuantitativos en poblaciones de distintas especies. Con este motivo se definieron los conceptos de las aptitudes combinatorias general y específica por SPRAGUE y TATUM (1942) y posteriormente por GRIFFING (1956). Para estimar ambos parámetros genéticos es necesaria la realización de un «*dialelo*», entendiéndose como tal la ejecución de todos los cruzamientos posibles entre líneas con un elevado nivel de homocigosis, existiendo diversos modelos según se incluyan o no los propios parentales, o que se consideren o no los cruzamientos recíprocos. A partir de los análisis estadísticos realizados según el método propuesto por GRIFFING, pueden estimarse las varianzas y los efectos de las aptitudes combinatorias

general y específica. Estos parámetros son la base a partir de la cual podemos estimar la proporción en que el carácter cuantitativo considerado dispone de aditividad y de dominancia.

Sin embargo, la mayoría de estos estudios se basaban en modelos genéticos en los que se suponía la inexistencia de epistasia o partían del supuesto de que constituía un efecto sin importancia decisiva, por lo que la desdaban. Para encontrar los primeros estudios en los que se trataba de averiguar la relativa importancia que la epistasia pudiera ejercer sobre la herencia de caracteres cuantitativos hay que remontarse a la década de los sesenta (SPRAGUE *et al.*, 1962; EBERHART *et al.*, 1964; EBERHART y GARDNER, 1966, y EBERHART *et al.*, 1966). En este sentido, la mayor contribución al esclarecimiento de este punto fue la aportada por EBERHART y GARDNER (1966) que proponían un modelo que determinaba los diversos componentes de la varianza genética mediante el empleo de una serie de variedades y de híbridos obtenidos a partir de las mismas, así como mediante el análisis de los resultados obtenidos en cualquier otro material vegetal derivado de esas mismas variedades o híbridos. Las variedades podían ser líneas puras, líneas consanguíneas con cualquier nivel de homocigosis así como variedades sintéticas, o de polinización libre siempre y cuando fuesen poblaciones en equilibrio Hardy-Weinberg. En concreto, este modelo lo aplicaron EBERHART y HALLAUER (1968) para el estudio de los efectos genéticos sobre la producción de maíz. El material original a emplear pueden ser variedades o líneas previamente seleccionadas. Tal es nuestro caso, en el que estamos interesados en obtener una información a partir de estas líneas que han sido previamente seleccionadas y que van a utilizarse para obtener un material vegetal que posteriormente va a evaluarse en cuanto a resistencia a una determinada enfermedad. Según este modelo, se pueden estimar los efectos de la epistasia tipo aditivo \times aditivo y los efectos epistáticos de mayor orden en su conjunto. Posteriormente, CARBO-

NELL *et al.* (1983) propusieron una alternativa para el caso de tratarse de animales, de forma que permite estimar los mismos efectos que el modelo propuesto por EBERHART y GARDNER, así como los efectos maternos y de genes ligados al sexo.

MATERIALES EMPLEADOS

Material vegetal

Como ya indicamos anteriormente, cuatro fueron las líneas seleccionadas como más resistentes, siendo éstas la «Phyo 636», «Smith 5», «Mirasol 810-3» y «Línea 29». A éstas se les añadieron tres líneas más recientes que reunían la condición de resistentes, siendo éstas la «Serrano Criollo de Morelos», «P51» y «PM217» aunque, como sucedía con las cuatro primeras, su resistencia no era completa. El material vegetal fue suministrado por los Centros de Investigaciones Agrarias de las Comunidades Autónomas de Murcia y de Rioja-Navarra. Las líneas se codificaron con los números 1 a 7 en el mismo orden en que se han citado. Los híbridos simples se codificaron igualmente de forma que el primer dígito corresponde a la línea que actuó como hembra en su obtención y el segundo corresponde a la línea que actuó como donante del polen. El mismo criterio se siguió con respecto a los híbridos tres vías, correspondiendo los dos primeros dígitos al híbrido simple que actuó como hembra y el tercer dígito a la línea que actuó como padre.

Material criptogámico

Tres fueron las cepas seleccionadas entre las 15 originales y que disponían de una agresividad alta, media y baja, correspondiéndose con la «P20M», «P10M» y «P4M» que se aislaron en Beniel (Murcia), Masalavés (Valencia) y Benifayó (Valencia), respectivamente.

METODOLOGIA

Con las siete líneas seleccionadas se llevó a cabo un dialelo en el que se incluyeron los cruzamientos recíprocos, con objeto de comprobar si eran o no significativos los efectos de esta naturaleza y sin incluir en el análisis los parentales, siguiendo el método 3 propuesto por GRIFFING (1956). Ello supuso la obtención de 42 híbridos simples mediante polinización manual. Dado que parte de la semilla híbrida así obtenida debería destinarse a las pruebas de resistencia y el resto a ser utilizada para obtener los híbridos tres vías, se estimó necesario disponer como plantas hembra un total de 24 por cada línea, de forma que cuatro unidades se destinarían a cada cruzamiento en particular y dejando dos frutos en cada planta. El total de frutos extraídos de cada híbrido ascendía a ocho, considerando que de esta forma las necesidades de semilla se verían suficientemente cubiertas.

La plantación en semillero, con un sustrato a base de turba y arena desinfectadas, fue en jiffys de turba prensada de 6 × 6 (Fig. 12). En cada jiffy se sembraron tres semillas de cada línea, con objeto de asegurar la nascencia y de disponer del número de plantas proyectado. En el caso de que en algún jiffy no hubiera habido nascencia alguna, se procedió al repicado de plantas de la línea correspondiente cuando las plantas disponían de 2-3 hojas verdaderas. Posteriormente se procedía al aclareo de plantas en semillero dejando una planta por jiffy. Por regla general, transcurridos cuarenta días desde la siembra, se procedía al trasplante a maceta de plástico que contenía el mismo tipo de sustrato antes citado.

Los abonados en las fases de crecimiento de las plantas en semillero y maceta ya fueron mencionadas en el primer capítulo. Únicamente cabe citar el correspondiente a la etapa de maduración una vez realizadas las correspondientes hibridaciones. La composición del abonado para esta última fase fue la siguiente:



Fig. 12.—Semillero con sustrato de turba y arena desinfectadas: aspecto general.

Nitrato cálcico: 5 g.
 Nitrato potásico: 5 g.
 Sulfato magnésico: 5 g.

Estas cantidades se disolvían en 10 lts. de agua desionizada y empleando dicha cantidad de litros para 100 macetas, que se regaban diariamente. Tanto el semillero como las plantas en maceta se dispusieron en bancadas dentro de invernadero a una temperatura que oscilaba entre 18 y 25 °C.

Sistemática similar se siguió para la obtención de los 105 híbridos tres vías, empleando como hembras los híbridos simples obtenidos previamente y como machos las siete líneas seleccionadas que intervinieron en el dialelo. El número de plantas hembra para cada cruzamiento en particular fue de dos, llevando a cabo dos hibridaciones por planta. El total de frutos de cada híbrido tres vías fue de cuatro. Las plantas se dispusieron en bancadas dentro de invernadero de forma que las que actuaban como padre ocupaban un lateral de una de ellas y las que se escogieron como hembras se co-

locaron en el lateral de una segunda banca-da encarada con la primera, dejando un pasillo entre ambas para facilitar el manejo y desplazamiento (Fig. 13). Las condiciones de temperatura dentro de invernadero oscilaban entre 16° y 25°, disponiendo de un sistema de semicooling para evitar el ascenso de temperatura por encima de los 25 °C, así como de un calefactor para evitar que descendiera por debajo de los 16 °C. Los frutos cuajados se etiquetaban (Fig. 14) y se extraía su semilla una vez alcanzada la madurez (Fig. 15). La semilla extraída de los frutos se resemebraba para llevar a cabo las pruebas de resistencia frente a cada una de las tres cepas elegidas, una vez que las plantas hubieran alcanzado el estado fenológico de formación del primer botón floral (30-40 cm.). El método de inoculación que se aplicó fue el de decapitación propuesto por POCHARD *et al.* (1976) ya descrito. Las pruebas pertinentes se llevaron a cabo en cámara climatizada a la temperatura de 22° ± 1 °C con una humedad ambiental del



Fig. 13.—Disposición del material vegetal en bancadas dentro del invernadero para realización de las hibridaciones.

60 %. Según PARLEVIET (1983), el empleo de inóculo que esté constituido por una mezcla de cepas dificulta la detección de resistencia horizontal en presencia de una resistencia tipo vertical, por lo que decidimos hacer las pruebas de resistencia de la totalidad del material vegetal frente a cada cepa individualmente.

El número de plantas que fueron testadas frente a cada cepa fue de 30 para los híbridos simples y de 15 para los híbridos tres vías debido a limitaciones de espacio, dado el considerable número de este último tipo de material que debía someterse a los tests de resistencia.

El modelo estadístico utilizado para el análisis de los datos fue el siguiente:

$$Y_{ij} = u + C_i + e_{ij}$$

en el que Y_{ij} es el valor individual observado del carácter analizado (lectura del avance de la infección al tercer, sexto o noveno día después de la inoculación); «u» es la

media general; « C_i » es el efecto (fijo) del cruzamiento «i»; y « e_{ij} » es el error.

La suma de cuadrados debida a cruza- mientos puede desglosarse en sus compo- nentes genéticas aplicando los modelos propuestos por CARBONELL *et al.* (1985), a saber:

- $C_{ii'} = u + g_i + g_{i'} + s_{ii'}$
- $C_{i''i'i} = u + g_i + 1/2 (g_{i'} + g_{i''}) + 1/2 (s_{ii'} + s_{i''i'}) + 1/4 aa_{i''i'} + 1/2 (aa_{ii'} + aa_{i''i''})$
- Desviación modelo, que incluiría los efectos epistáticos $a \times d$, $d \times d$ y de orden superior.

$C_{ii'}$ es el híbrido simple obtenido por cru- zamiento entre las líneas i e i'; y $C_{i''i'i}$ es el híbrido tres vías obtenido por hibridación entre el híbrido simple i'' y la línea i.

Los símbolos g_i y $g_{i'}$ corresponden a los efectos de las aptitudes combinatorias ge- nerales de las líneas i e i'; los símbolos $s_{ii'}$ y $s_{i''i'}$ son los efectos de las aptitudes com-

binatorias específicas de los cruzamientos $i \times i'$ e $i \times i''$; finalmente los símbolos $aa_{i''}$, $aa_{i'}$ y aa_{ii} son los efectos epistáticos tipo aditivo \times aditivo de los respectivos cruces que tienen lugar cuando las líneas i , i' o i'' se hibridan y que fueron definidos por EBERHART y GARDNER (1966).

En nuestro caso no figuran los efectos recíprocos pues, como podremos apreciar más tarde, éstos no se detectaron en la primera serie de pruebas de resistencia de los híbridos simples, no siendo considerados en el resto de los análisis. Tampoco figuran los efectos maternos ni los ligados al sexo al tratarse de plantas hermafroditas.

Por otra parte, las siete líneas seleccionadas que fueron utilizadas como parentales y una muestra aleatoria integrada por diez híbridos simples así como por otros tantos de los 105 híbridos tres vías se cultivaron en una parcela sita en Cullera en la modalidad bajo macrotúnel (Fig. 16). El diseño estadístico empleado fue el de bloques completos al azar en el que se incluyeron tres repeticiones. Cada parcela elemental constaba de diez plantas. Como testigos sensi-

bles a *Phytophthora capsici* L. se incluyeron las variedades Dulce Italiano y Lamuyo. Previamente, se llevó a cabo un muestreo de la parcela y se comprobó mediante los oportunos análisis de suelo que estaba contaminada por el hongo en cuestión.

Los diez híbridos simples que fueron escogidos aleatoriamente resultaron ser los siguientes:

- Smith 5 \times Phyo 636.
- Mirasol \times Phyo 636.
- Línea 29 \times Phyo 636.
- Serrano \times Mirasol.
- Serrano \times Línea 29.
- P51 \times Smith 5.
- P51 \times Línea 29.
- PM217 \times Mirasol.
- PM217 \times Línea 29.
- PM217 \times Serrano.

Los diez híbridos tres vías, escogidos igualmente al azar, fueron los siguientes:

- (Smith 5 \times Phyo 636) \times PM217.
- (Mirasol \times Phyo 636) \times Serrano.
- (Línea 29 \times Phyo 636) \times P51.

Fig. 14.—Etiquetado de frutos cuajados.



Fig. 15.—Fruto en condiciones para podersele extraer la semilla.



(Serrano × Mirasol) × PM217.
 (Serrano × Línea 29) × P51.
 (P51 × Smith 5) × Mirasol.
 (P51 × Línea 29) × PM217.
 (PM217 × Mirasol) × Smith 5.
 (PM217 × Línea 29) × P51.
 (PM217 × Serrano) × Phyo 636.

El número de parcelas elementales que integraron cada repetición fue de 29, ascendiendo el total de parcelas que componían el ensayo a 87. El control de las mismas se llevaba a cabo cada tres días desde la iniciación del cultivo, arrancando aquellas plantas que presentaran los síntomas característicos de la enfermedad (Figs. 17a y 17b) y procediendo a su análisis en laboratorio para la detección de la presencia de *P. capsici*, empleando medio selectivo (PONCHET *et al.*, 1972), anotando al final el nivel de incidencia (% de plantas en las que se produjeron síntomas y se detectó *P. capsici*) para proceder al análisis de la varianza y al test de comparación múltiple según el criterio de NEWMAN-KEULS.

Al final de la campaña (4 de agosto de

1988) se realizó un último muestreo extensivo a la totalidad del ensayo, escogiendo aleatoriamente dos plantas de cada parcela para, posteriormente, ser igualmente analizadas aunque no hubieran presentado síntomas y diferenciando si el hongo se aisló sólo en raíces o en raíces y cuello de la planta.

RESULTADOS Y DISCUSION

Inexistencia de efectos recíprocos

El primer aspecto que se abordó fue el de averiguar si existían efectos recíprocos o no entre los cruzamientos a efectos de resistencia. Para ello se obtuvieron los 42 híbridos simples posibles, llevando a cabo el dialelo entre las siete líneas parentales. Los valores medios de las lecturas obtenidas al noveno día después de la inoculación figuran en el Cuadro 12. El total de plantas inoculadas de cada híbrido con la cepa P20M fue de 30, que se distribuyeron en tres bloques (repeticiones) de 10 plantas cada uno.

Cuadro 12.—Valores medios de las terceras lecturas obtenidas en cada uno de los híbridos simples, expresados en mm.

Línea	P (1)	S (2)	M (3)	L.29 (4)	Srr (5)	P51 (6)	PM217 (7)
P (1)		13,77	13,47	18,60	15,03	4,93	5,67
S (2)	11,47		12,83	16,30	9,93	11,00	7,13
M (3)	13,37	11,77		16,20	7,37	8,00	7,57
L.29 (4)	16,50	15,17	13,90		11,97	13,30	16,67
Srr (5)	13,66	11,07	10,63	15,26		6,17	11,56
P51 (6)	5,80	8,83	6,16	10,00	6,90		6,00
PM217 (7)	7,37	7,63	8,53	13,77	9,06	5,10	

Los resultados del análisis de aptitud combinatoria según el modelo propuesto por GRIFFING (Método 3) se corresponden con los que figuran en el Cuadro 13.

Cuadro 13.—Resumen del análisis de aptitud combinatoria

Origen de la variabilidad	Grados de libertad	Cuadrado medio
Aptitud combinatoria general	6	73,22 **
Aptitud combinatoria específica	14	7,44 **
Efectos recíprocos	21	1,80
Error	1.134	$M'_e = 1,36$

De estos resultados se desprende que no existen efectos recíprocos significativos y como consecuencia de ello, en futuros análisis, podemos prescindir de los cruzamientos recíprocos, pudiendo reducir a la mitad el número de híbridos a testar frente a las distintas cepas, es decir, 21 híbridos simples y 105 híbridos tres vías.

Valoración de la resistencia en todo el material vegetal por el método de decapitación

Comprobada la inexistencia de efectos recíprocos, hecho que normalmente se da en la mayoría de cualquier tipo de material vegetal en cuanto a genética de resistencia a enfermedades, se llevaron a cabo las restantes pruebas de resistencia frente a la propia cepa P20M con los 105 híbridos tres vías, así como frente a las cepas P10M y P4M de la totalidad del material vegetal obtenido. En la Fig. 19 se incluyen las gráficas en las que queda reflejada la progresión de la infección en parentales, híbridos simples y tres vías para cada uno de los tres aislamientos en particular (Fig. 10). En el eje de abscisas de cada gráfica figura la designación de cada híbrido tres vías según el código establecido anteriormente, el híbrido simple que actuó como hembra en su obtención y los siete parentales que intervinieron como macho



Fig. 16.—Parcela de ensayo contaminada de *P. capsici* escogida para las pruebas en campo.

en la obtención de cada tipo de híbrido, facilitando así la concepción de una idea aproximada acerca de la evolución de la resistencia según se avanza en el proceso de hibridación.

Test de comparación

Lógicamente, resulta de interés el establecimiento de una comparación entre el valor medio global de los parentales y el de los híbridos simples así como entre estos dos y el global de los tres vías, para cada cepa. Los resultados contenidos en el Cuadro 14 son indicativos del comportamiento general de los tres tipos de material vegetal testado frente a las tres cepas. En dicha tabla consta el número de valores medios (n) que componen cada serie, el valor medio de las lecturas al tercer, sexto y noveno día después de haber inoculado las plantas con cada cepa, sus respectivas desviaciones típicas y errores típicos.

Un primer examen de estos resultados permite deducir que, en general, el progreso de la infección para cualquiera de las tres cepas es más rápido en los parentales que en los híbridos simples y en estos últimos a su vez es más rápido que en los híbridos tres vías, considerando los tres tipos de material vegetal en su conjunto. Con estos datos podemos proceder a las pruebas de comparación entre valores medios, siendo nuestro caso el de poblaciones con varianzas desiguales. La hipótesis nula es la de igualdad de los valores medios de las dos series de material vegetal que se deseen comparar, frente a la hipótesis alternativa de que la media del conjunto de parentales es mayor que la de las series de híbridos simples o de híbridos tres vías, por una parte; o que el valor medio de los híbridos simples supere al del conjunto de las tres vías por otra. Las pruebas de comparación se realizaron para todas las lecturas obtenidas en cada tipo de material vegetal y para cada cepa. Un resumen de los resultados obtenidos

Cuadro 14.—Progresión media de la infección (mm.) de cada cepa en líneas, híbridos simples e híbridos tres vías

CEPA P20M					
	N.º	Días	Media lecturas	Desv. típica	Error típico
Parentales	7	3	8.680	4,304	1,627
		6	14.840	7,315	2,765
		9	17.449	8,575	3,241
Híbridos simples	21	3	5.211	1,995	0,435
		6	8.926	3,091	0,674
		9	10.570	3,419	0,746
Híbridos tres vías	105	3	3.305	1,460	0,142
		6	4.729	1,839	0,179
		9	5.642	2,081	0,203
CEPA P10M					
Parentales	7	3	3.713	2,534	0,958
		6	6.676	4,838	1,829
		9	9.863	7,738	2,925
Híbridos simples	21	3	4.357	3,176	0,693
		6	7.760	5,693	1,242
		9	9.498	6,917	1,509
Híbridos tres vías	105	3	4.049	2,147	0,209
		6	5.587	2,851	0,278
		9	6.471	3,178	0,310
CEPA P4M					
Parentales	7	3	3.116	1,767	0,668
		6	5.681	3,467	1,310
		9	8.389	5,709	2,158
Híbridos simples	21	3	2.574	1,499	0,327
		6	4.059	2,342	0,511
		9	4.737	2,891	0,631
Híbridos tres vías	105	3	2.508	1,420	0,139
		6	3.572	1,785	0,174
		9	4.369	2,277	0,222

de los distintos tests presentamos en el Cuadro 15. Para una mejor comprensión, conviene tener presente que el hecho de dar resultado significativo el correspondiente contraste implica rechazar la hipótesis nula y por tanto aceptar la hipótesis alternativa. Los signos negativos indican que ha habido una pérdida de resistencia, si bien esta situación no se detectará como significativa dado que los test son de carácter unilateral.

Estos resultados indican que, en general, ha habido ganancia en resistencia en todas

las comparaciones establecidas, si bien significativas sólo han resultado 14 de un total de 27. Asimismo, se puede deducir que la ganancia en resistencia ha sido más manifiesta para la cepa más agresiva (P20M) en comparación con las de agresividad intermedia o baja (cepas P10M y P4M) respectivamente. Según STUBER *et al.* (1973), si la media global de los híbridos tres vías supera en rendimiento a la de los híbridos simples, es indicativo de que existe un efecto epistático de tipo aditivo \times aditivo, supuesto que en la población haya equilibrio de ligamiento y una ausencia de efectos ligados al sexo. Nuestros resultados confirman que los híbridos tres vías superaron a los híbridos simples en la totalidad de los nueve contrastes a nivel global, por lo que a resistencia se refiere. Por ello, cabe suponer que en el control de la resistencia a nivel genético se da este tipo de efectos.

De esta forma dispusimos de un conocimiento más aproximado de la naturaleza de la resistencia al hongo, pero estimamos oportuno establecer una comparación caso por caso entre cada híbrido en particular y los genitores a partir de los que se obtuvo. El total de test a realizar ascendió a 462 para cada cepa, siendo el total global de 1.386, consecuentemente. Un resumen de los resultados obtenidos en estas pruebas (Cuadro 25) queda reflejado en el Cuadro 16.

Efectos genéticos que regulan la resistencia a *Phytophthora capsici*

El segundo aspecto a abordar es la determinación de la importancia relativa que cada uno de los efectos genéticos desempeña en el control de la resistencia a *Phytophthora capsici*. Para ello procedimos al análisis de aptitud combinatoria para cada cepa independientemente, siguiendo el modelo propuesto por CARBONELL *et al.* (1985). Los resultados obtenidos correspondientes a las terceras lecturas figuran en los Cuadros 17, 18 y 19 para las cepas P20M, P10M y P4M, respectivamente.

De dichos resultados se deduce que to-

Cuadro 15.—Tests unilaterales de comparación entre los valores medios globales de las lecturas obtenidas para cada serie de material vegetal y cepa al tercer, sexto y noveno día después de la inoculación

CEPA P20M			
	Día	Híbridos simples	Híbridos tres vías
Parentales	3	2.060 **	3.291 ***
	6	2.076 **	3.649 ***
	9	2.068 **	3.639 ***
Híbridos simples	3	—	4.169 ***
	6	—	6.020 ***
	9	—	6.373 ***
CEPA P10M			
Parentales	3	-N. S.	-N. S.
	6	-N. S.	N. S.
	9	-N. S.	N. S.
Híbridos simples	3	—	N. S.
	6	—	1.707 **
	9	—	1.965 **
CEPA P4M			
Parentales	3	N. S.	N. S.
	6	N. S.	1.596 *
	9	1.625 *	1.853 *
Híbridos simples	3	—	N. S.
	6	—	N. S.
	9	—	N. S.

***, **, * Significativos a los niveles del 1 %, 5 % o del 10 % respectivamente.

dos los tipos de efectos genéticos son significativos.

Ello se explica fácilmente ya que el número de observaciones que se incluyen en cada análisis es muy elevado, por lo que el número de grados de libertad asociado al término del error lo es también y en los tests se detecta significación con pequeños valores "F". Sin embargo, tales pruebas de comparación sirven de guía para conocer de forma aproximada la naturaleza genética de la resistencia a *P. capsici* en la población base. Los efectos en el modelo son el resultado de la acción de un número indeterminado de genes, contribuyendo algunos de forma positiva y otros negativamente, de

Cuadro 16.—Resumen de las pruebas comparativas entre valores de líneas seleccionadas, híbridos simples e híbridos tres vías, para cada aislamiento en particular

Contraste	CEPA P20M				
	Test	Significativos al			
		1 %	5 %	10 %	N. S.
Parentales-Híbridos simples	42	22	6	—	14
Parentales-Híbridos tres vías	315	242	21	5	47
Híbridos simples-Híbridos tres vías	105	68	9	7	21
CEPA P10M					
Parentales-Híbridos simples	42	14	2	1	25
Parentales-Híbridos tres vías	315	101	35	17	162
Híbridos simples-Híbridos tres vías	105	52	6	4	43
CEPA P4M					
Parentales-Híbridos simples	42	16	5	2	19
Parentales-Híbridos tres vías	315	124	49	14	128
Híbridos simples-Híbridos tres vías	105	33	4	5	63

Cuadro 17.—Análisis de la aptitud combinatoria para el caso de la cepa P20M

Origen de la variabilidad	CEPA P20M		
	gl	SC	CM
CRUCES	125	24.902,55	199,22 **
Modelo:	41	19.362,44	472,25 **
a.c.g.	6	2.051,11	341,85 **
a.c.e.	14	1.652,18	118,01 **
epistasia (aa)	21	14.677,44	698,93 **
Desviación modelo	84	5.540,11	65,95 **
ERROR	2.168	47.647,16	21,98

*, ** Significativo al nivel del 5 % o del 1 %, respectivamente.

Cuadro 18.—Análisis de la aptitud combinatoria para el caso de la cepa P10M

Origen de la variabilidad	CEPA P10M		
	gl	SC	CM
CRUCES	125	49.657,25	397,26 **
Modelo:	41	29.657,66	723,36 **
a.c.g.	6	7.008,10	1.168,02 **
a.c.e.	14	4.800,85	342,92 **
epistasia (aa)	21	17.300,87	823,85 **
Desviación modelo	84	19.999,59	238,09 **
ERROR	2.267	79.413,35	35,03

*, ** Significativo al nivel del 5 % o del 1 %, respectivamente.

Cuadro 19.—Análisis de la aptitud combinatoria para el caso de la cepa P4M

Origen de la variabilidad	CEPA P4M		
	gl	SC	CM
CRUCES	125	13.222,42	105,78 **
Modelo:	41	8.692,87	212,02 **
a.c.g.	6	2.390,86	398,48 **
a.c.e.	14	2.885,08	206,08 **
epistasia (aa)	21	4.939,38	235,21 **
Desviación modelo	84	4.529,55	53,92 **
ERROR	2.257	24.037,99	10,65

*, ** Significativo al nivel del 5 % o del 1 %, respectivamente.

modo que la suma de efectos puede compensarse y aproximarse a cero. Asimismo, cabe destacar el hecho de que tanto la epistasia tipo aditivo \times aditivo como la de orden superior ejercen un efecto significativo y en una proporción claramente superior a los efectos meramente aditivos o dominantes valorados a partir de las aptitudes combinatorias general y específica, respectivamente. Ello pone de manifiesto la complejidad de la herencia del carácter, por lo que en la mejora de la resistencia nos vemos obligados a aplicar un sistema que nos posibilite conseguir combinaciones de genes que interaccionen positivamente en ese sentido, como así sugirieron CLERJEAU *et al.* (1981), JOHNSON (1981) y PARLEVLIEY y VAN OMMEREN (1988), estos últimos para el caso de mejora de la resistencia a la roya en cebada.

La siguiente fase consiste en la estimación de los efectos de las aptitudes combinatorias general y específica así como de los epistáticos tipo aditivo \times aditivo. Las estimas de los efectos de la aptitud combinatoria general obtenidos figuran en el Cuadro 20.

Estos resultados facilitan el enjuiciamiento del comportamiento de las líneas parentales, destacando la «Mirasol» como la que más uniformemente transfiere su capacidad de resistencia a *Phytophthora capsici* a todos los híbridos simples y tres vías. En segundo lugar figuraría la línea «PM217» y en tercer lugar la «Smith 5».

Las estimas de los efectos de la aptitud

Cuadro 20.—Estimas de los efectos de la aptitud combinatoria general que definen la resistencia a *Phytophthora capsici* L.

Parental	CEPA		
	P20M*	P10M*	P4M*
Phyo 636	1.855	-3.991	1.970
Smith 5	1.637	-3.090	-2.349
Mirasol	-4.707	-7.966	-11.080
Línea 29	3.496	-2.002	2.364
Serrano	3.036	7.405	6.794
P51	1.733	6.434	5.586
PM217	-7.050	3.210	-3.285
*S. E.	1.026-1.058	1.327-1.415	0,713-0,761

combinatoria específica fueron igualmente calculadas, figurando los resultados en el Cuadro 21.

De acuerdo con los resultados contenidos en dicho cuadro, podemos afirmar que la línea «PM217» muestra un comportamiento distinto al de las líneas «Mirasol» o «Smith 5» al disponer aquélla de una mayor varianza de los efectos de aptitud combinatoria específica, indicando que hay combinaciones concretas entre la línea «PM217» y determinadas líneas que proporcionan un mayor aumento de la resistencia de lo que cabría esperar y otras combinaciones en que se produce una disminución de la resistencia mucho más acusada de lo esperado. Por ello, en base a su aptitud combinatoria general, la inclusión de las líneas Mirasol PM217 y Smith 5 en un programa de mejora de la resistencia a *Phytophthora capsici* sería acon-

Cuadro 21.—Estimas de los efectos de la aptitud combinatoria específica que rigen la resistencia a cada uno de los tres aislamientos de *Phytophthora capsici* L.

Parental	Cepa	Parental					
		1	2	3	4	5	6
2	P20M *	-0.273					
	P10M *	-1.134					
	P4M *	-0.557					
3	P20M	0.265	1.350				
	P10M	0.217	-1.957				
	P4M	3.311	1.137				
4	P20M	-0.492	-1.573	2.634			
	P10M	-2.760	-3.570	-1.660			
	P4M	-5.279	-2.331	4.262			
5	P20M	-0.755	2.363	-0.487	-3.886		
	P10M	-0.555	3.243	2.192	-1.296		
	P4M	-3.695	4.407	4.914	-1.848		
6	P20M	-3.753	1.370	-1.586	1.988	2.835	
	P10M	-1.827	2.945	0.204	5.194	0.764	
	P4M	-1.282	-0.572	-1.923	-0.324	-0.220	
7	P20M	5.008	-3.237	-2.176	1.329	-0.070	-0.854
	P10M	6.059	0.473	1.004	4.092	-4.348	-7.280
	P4M	7.502	-2.084	-11.701	5.520	-3.558	4.321
	*S.E.	1.659-1.824		2.079-2.423		1.118-1.302	

sejable si se pretende obtener un material que ofrezca una resistencia aceptable a los diversos aislamientos y sólo PM217 si lo que se desea es obtener combinaciones específicas que presenten una resistencia a aislamientos concretos, a pesar de los inconvenientes que ello pueda suponer ante la posibilidad del resurgimiento de nuevos aislamientos frente a los cuales no se ofrezca resistencia.

Como indicamos anteriormente, el modelo estadístico empleado permite diferenciar los efectos epistáticos de tipo aditivo \times aditivo de los de orden superior, pudiendo estimar los primeros. Los resultados obtenidos a este respecto figuran en el Cuadro 22. Estos resultados refuerzan la idea de que la importancia relativa que la epistasia desempeña en la regulación de la resistencia a *Phytophthora capsici* es notable, pues la magnitud de los efectos epistáticos tipo aditivo \times aditivo es manifiestamente

mayor que la de los efectos de las aptitudes combinatorias general y específica, contribuyendo en mayor grado a alcanzar un nivel de resistencia aceptable. Ello corrobora los comentarios realizados anteriormente a tenor de la proporción en que la varianza epistática influye sobre la variabilidad genética total en cada una de las tres cepas para el carácter en cuestión.

Por otra parte, es evidente que la magnitud de dichos efectos es mayor en el caso de la cepa «P20M» que en el de la cepa «P10M» y en el de esta última a su vez mayor que en el de la «P4M», salvo algunas excepciones. Ello da opción a pensar que el grado en que la epistasia influye sobre la herencia de la resistencia a *Phytophthora capsici* está correlacionado con características propias del aislamiento como puede ser su nivel de agresividad, ya que la cepa «P20M» es de agresividad alta, la «P10M»

Cuadro 22.—Estimas de los efectos epistáticos tipo aditivo × aditivo que influyen sobre la resistencia a *Phytophthora capsici* L.

Parental	Cepa	Parental					
		1	2	3	4	5	6
2	P20M *	-10.389					
	P10M *	-1.020					
	P4M *	-1.812					
3	P20M	-7.220	-8.154				
	P10M	1.532	1.595				
	P4M	-0.512	3.459				
4	P20M	-9.393	-8.569	-9.690			
	P10M	-0.117	0.374	1.887			
	P4M	0.255	-0.295	-1.155			
5	P20M	-9.014	-11.223	-7.480	-6.967		
	P10M	-5.890	-7.770	-5.174	-4.029		
	P4M	-2.291	-5.511	-3.056	-0.614		
6	P20M	-7.746	-10.871	-6.789	-12.100	-13.015	
	P10M	-4.330	-8.157	-4.274	-9.174	-10.284	
	P4M	-3.626	-1.701	2.399	-3.197	-6.758	
7	P20M	-10.006	-3.317	-2.428	-6.573	-6.801	-6.189
	P10M	-8.063	-1.433	-1.815	-4.869	-3.884	-1.560
	P4M	-5.063	4.260	12.864	-3.041	0.752	-4.423
*S. E.		2.165-2.438		2.709-3.267		1.462-1.763	

da agresividad media y la «P4M» de baja agresividad.

Resultados de las pruebas realizadas en cultivo bajo macrotúnel en parcela contaminada de *Phytophthora capsici* LEÓN

Los resultados correspondientes al análisis de la varianza de la incidencia de la enfermedad (% de plantas que presentaron síntomas de ataque de *P. capsici* y que dio positivo el análisis de detección) son los que figuran en el Cuadro 23.

Como cabía esperar, los resultados indicaron que existe una diferencia significativa en cuanto a la incidencia de la enfermedad sobre los distintos cultivares que componían el ensayo. Por ello resulta interesante proceder a la prueba de comparación múltiple, cuyos resultados son los que se reflejan en el Cuadro 24.

Cuadro 23.—Análisis de la varianza correspondiente a la incidencia de *P. capsici* en la muestra de plantas cultivada en Cullera en la campaña 1987-1988

Origen de la variabilidad	Grados de libertad	Cuadrado medio
Repeticiones	9	73,56
Cultivares	28	2.012,56 **
Error	56	56,90

*, ** Significativos a los niveles del 5 % y 1 %, respectivamente.

La totalidad de las plantas de las variedades «Dulce Italiano» y «Lamuyo» murieron antes de finalizar la campaña, aislándose *P. capsici* en raíces y cuello (Fig. 18a). Sin embargo, del total de plantas de la línea Phyto 636 que presentaron síntomas de afección por *P. capsici* (siete de treinta), en dos de ellas se detectó el hongo tanto en raíces como en cuello y en las cinco plantas



a) Mostrando los primeros síntomas clásicos de la enfermedad.



b) Severamente afectada por la enfermedad: aspecto externo.

Fig. 17.—Plantas de la parcela de ensayo.



a) Planta sensible (dulce italiano).



b) Planta resistente.

Fig. 18.—Podredumbre en raíces y cuello producida por *P. capsici*:

Cuadro 24.—Prueba de comparación múltiple entre cultivares integrantes del ensayo realizado en Cullera en la campaña 1987-1988

Cultivar	% de Incidencia (Media de 3 repeticiones)	
Dulce Italiano	100,00	A
Lamuyo	100,00	A
Phyo 636 (P)	23,33	B
(PM217 × L) × P51	3,33	C
Mirasol (M)	0,00	C
Línea 29 (L)	0,00	C
Serrano (Srr)	0,00	C
P51	0,00	C
PM217	0,00	C
S × P	0,00	C
M × P	0,00	C
L × P	0,00	C
Srr × M	0,00	C
Srr × L	0,00	C
P51 × S	0,00	C
P51 × L	0,00	C
PM217 × M	0,00	C
PM217 × L	0,00	C
PM217 × Srr	0,00	C
(S × P) × PM217	0,00	C
(M × P) × Srr	0,00	C
(L × P) × P51	0,00	C
(Srr × M) × PM217	0,00	C
(Srr × L) × P51	0,00	C
(P51 × S) × M	0,00	C
(P51 × L) × PM217	0,00	C
(PM217 × M) × S	0,00	C
(PM217 × L) × P51	0,00	C
(PM217 × Srr) × P	0,00	C

restantes únicamente se aisló el hongo en las raíces. Finalmente, del resto del material vegetal, en una planta del híbrido tres vías (PM217 × L) × P51 del total de 30 se detectó *P. capsici* en raíces y cuello, mostrando síntomas de afección por el hongo, si bien el grado de incidencia no llegó a ser significativo con respecto al resto del material vegetal.

En cuanto a los resultados correspondientes al muestreo final previo a la conclusión de la campaña, cabe reseñar que en ese momento ninguna planta presentaba síntomas propios de la enfermedad (Fig. 18b). Sin embargo, se detectó la pre-

sencia de *P. capsici* únicamente en raíces en las muestras correspondientes a la tercera repetición de los siguientes cultivares:

Phyo 636
 S × P
 (M × P) × Srr
 (Srr × L) × P51
 (P51 × L) × PM217
 (PM217 × L) × P51
 (PM217 × Srr) × P

Estos resultados indican que el control de la enfermedad mediante recursos genéticos puede ser satisfactorio, pues la incidencia sobre los distintos tipos de híbridos ha sido mínima, mientras que sobre las líneas sensibles tales como Dulce Italiano y Lamuyo ha sido máxima. El hecho de que se haya aislado el hongo en raíces de plantas sin que éstas presentaran síntomas, indica que probablemente los cultivares en los que se ha dado esa circunstancia han sido capaces de producir la suficiente cantidad de fitoalexinas para detener el ataque del parásito (MOLOT *et al.*, 1982), al menos hasta las fechas en que se dio por concluido el cultivo.

CONCLUSIONES

1. Como en general sucede en cuanto resistencia a parásitos, el análisis genético de la resistencia a *P. capsici* no requiere que se realicen cruzamientos recíprocos, ya que no resultaron significativos los efectos de este tipo.

2. La epistasia tipo aditivo × aditivo no puede ignorarse a la hora de tener en cuenta qué factores genéticos influyen sobre la herencia de la resistencia a *P. capsici*, ya que la resistencia fue mayor en la serie de híbridos tres vías considerados globalmente que en la de híbridos simples, y en estos últimos fue asimismo mayor que en las líneas seleccionadas.

3. Las estimas de las aptitudes combinatorias general y específica dan a entender que la aditividad y la dominancia son características genéticas que entran en juego en el mecanismo hereditario de la resis-

Cuadro 25.—Resultados de los tests de comparación de cada uno de los híbridos simples e híbridos tres vías frente a los respectivos parentales que intervinieron en su obtención, para cada aislamiento en particular

Test de comparación de medias de híbridos simples frente a líneas seleccionadas

CEPA P20M

LÍNEAS SELECCIONADAS COMO PARENTALES

Híbridos simples	Phyo 636	Smith 5	Mirasol	Línea 29	Serrano	P51	PM217
Smith × Phyo	5,50 ***	2,00 **					
Mirasol × Phyo	4,64 ***		4,28 ***				
Mirasol × Smith		1,79 **	4,65 ***				
Línea 29 × Phyo	2,97 ***			3,49 ***			
Línea 29 × Smith		0,66		4,11 ***			
Línea 29 × Mirasol			2,46 **	3,65 ***			
Serrano × Phyo	4,62 ***				1,31		
Serrano × Smith		2,23 **			2,40 **		
Serrano × Mirasol			5,94 ***		2,49 ***		
Serrano × Línea 29				4,09 ***	0,69		
P51 × Phyo	8,59 ***					-0,36	
P51 × Smith		2,99 ***				-2,95	
P51 × Mirasol			9,98 ***			-1,08	
P51 × Línea 29				5,57 ***		-3,86	
P51 × Serrano					4,15 ***	-1,69	
PM217 × Phyo	7,93 ***						0,29
PM217 × Smith		3,49 ***					0,03
PM217 × Mirasol			6,79 ***				-0,59
PM217 × Línea 29				4,48 ***			-4,41
PM217 × Serrano					2,51 ***		-0,61
PM217 × P51						0,47	2,19 *

***, **, * Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

tencia a *P. capsici*. Las líneas más aconsejables a incluir en un programa de mejora para la resistencia a *P. capsici* serían las «Mirasol», «Smith-5» y «PM217».

4. La búsqueda de genes de resistencia y su incorporación a las líneas comerciales sensibles resultaría de interés, ya que los resultados obtenidos indican que se puede lograr un nivel aceptable de resistencia a *P. capsici* por la vía exclusivamente genética.

5. Dada la complejidad del carácter en cuestión y habiéndose detectado epistasia, el método más recomendable para la transferencia o incorporación de la resistencia a cultivares sensibles a la enfermedad causada por este hongo sería el de selección recurrente, ya que se trata de encontrar combinaciones génicas satisfactorias que ofrezcan un nivel de resistencia aceptable para diversos aislamientos de *P. capsici*, más aun cuando se trata de un carácter poligénico (combinación de resistencias vertical y horizontal).

6. Al tratarse de una resistencia de carácter poligénico al propio tiempo que resulta una combinación de resistencias vertical y horizontal, se deduce que es necesaria la presencia de genes mayores responsables de dicha verticalidad pero también influye la combinación en que éstos se encuentren. De ahí la importancia que la epistasia ejerce sobre la genética de la resistencia a la enfermedad causada por el hongo.

AGRADECIMIENTOS

A D. Joaquín Costa y D. Juan José Simón, investigadores de los Centros Regio-

nales de Murcia y Rioja-Navarra por el suministro del material vegetal necesario para la iniciación del estudio objeto de investigación.

A la Caja de Ahorros de Valencia por su colaboración en la campaña 1982-1983, cediéndonos el terreno necesario en su finca de «La Roqueta» (sita en el término de Jaraco), para llevar a cabo las pruebas de resistencia de pimiento a *P. capsici* en la modalidad de cultivo al aire libre, proporcionándonos el personal necesario para mantenimiento y control de las parcelas experimentales.

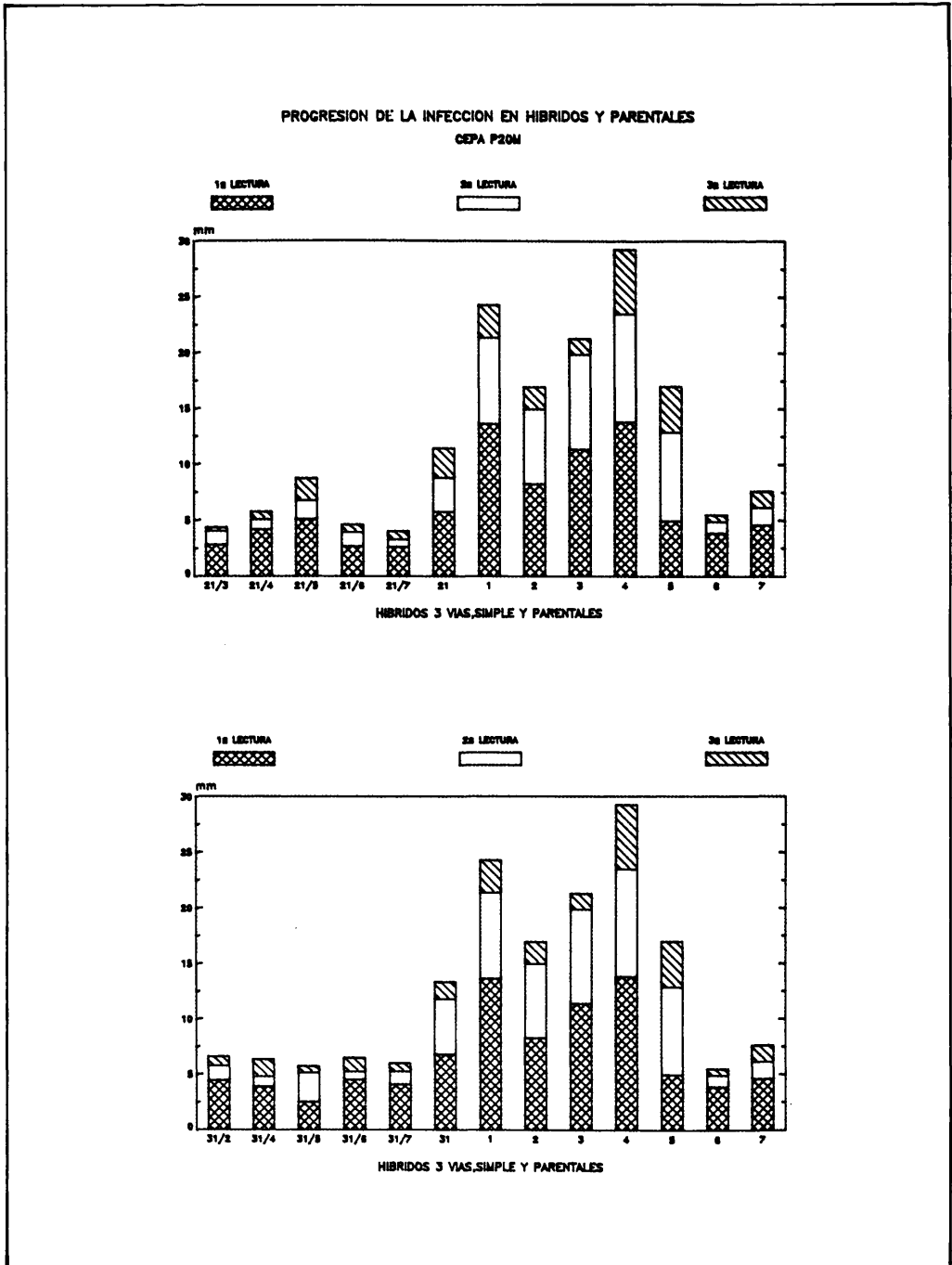
A D. Ignacio Grau, por su colaboración en la campaña 1987-1988, cediéndonos el terreno necesario para llevar a cabo las pruebas de resistencia a *P. capsici* en su propiedad sita en el término municipal de Cullera, responsabilizándose igualmente del mantenimiento de las parcelas experimentales.

A.D. José Cerdá y D. Félix Bimbo, capataz y técnico responsable del gabinete de fotografía del IVIA respectivamente, por su colaboración en cuanto a siembra y mantenimiento de plantas en invernadero y cámara en el primer caso, y por la realización de las diapositivas y posteriores ampliaciones de las mismas en el segundo.

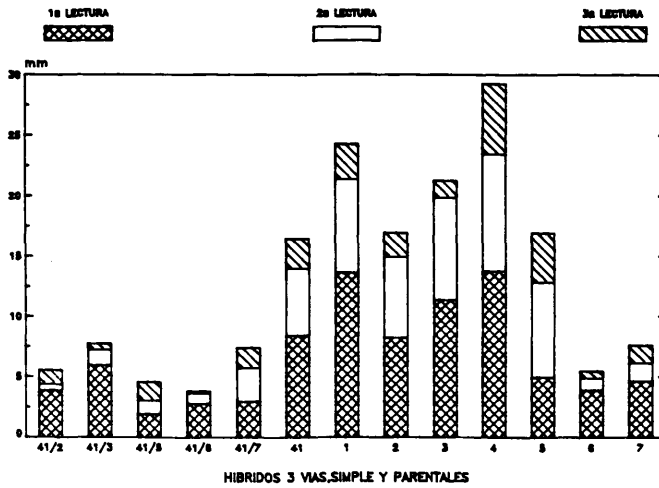
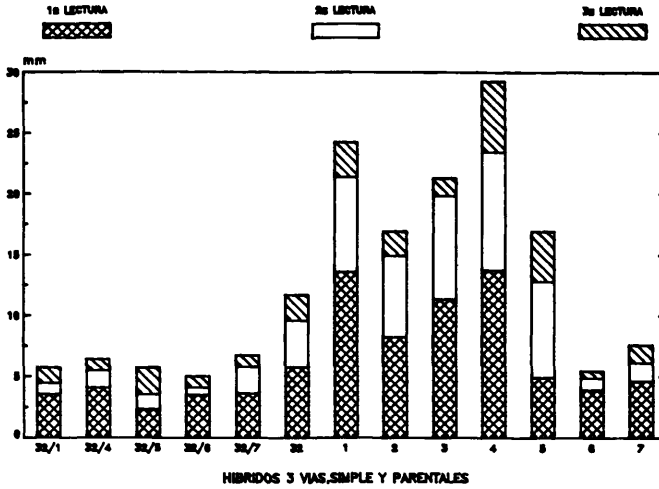
A Dña. Carmen Arnal, del personal administrativo del IVIA, por su participación en el pase a ordenador y posterior impresión del texto de este trabajo.

Finalmente, a Doña M.^a José Bartual por su colaboración en la traducción al castellano de artículos científicos relacionados con el tema; y en general a cuanto personal eventual ha participado en la realización de este trabajo con su entrega y ánimo en distintas fases del estudio.

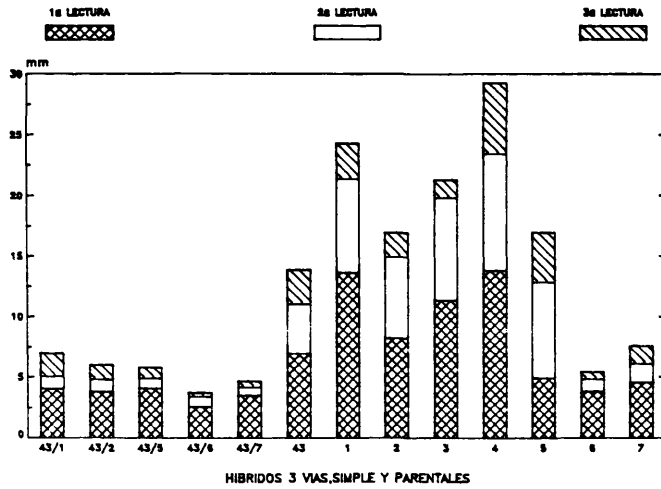
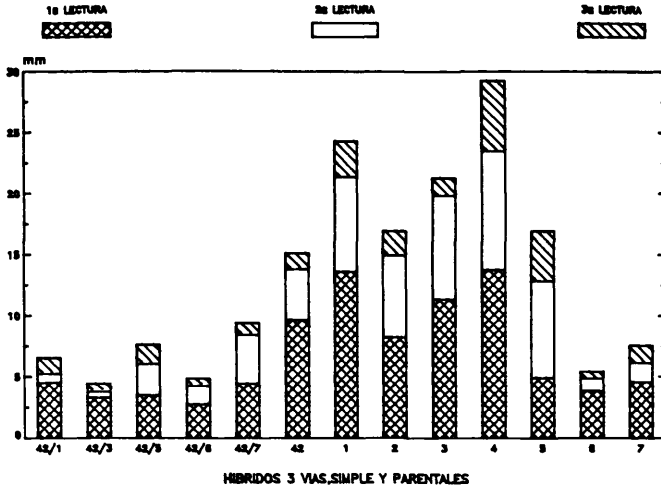
Fig. 19.—Valores medios de cada una de las lecturas obtenidas en la totalidad del material vegetal testado frente a las cepas P20M, P10M y P4M: su representación gráfica.



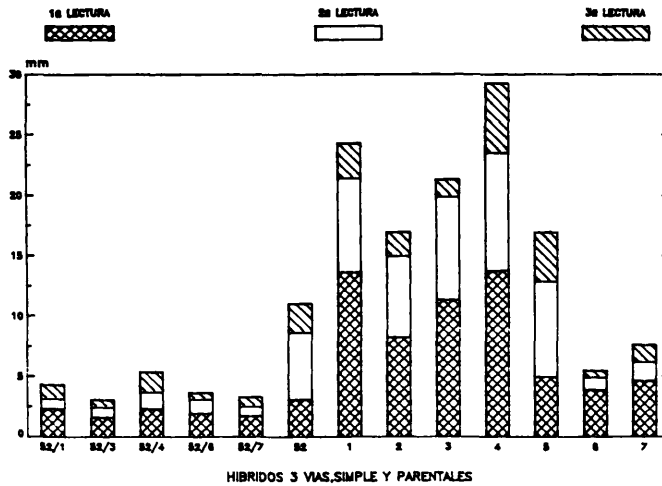
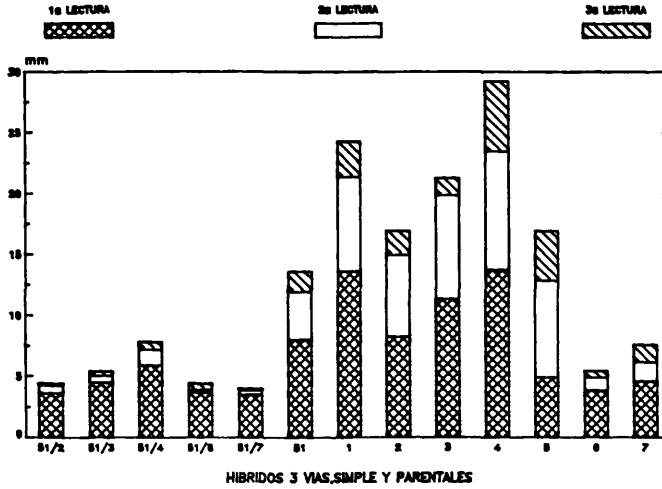
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
P20M



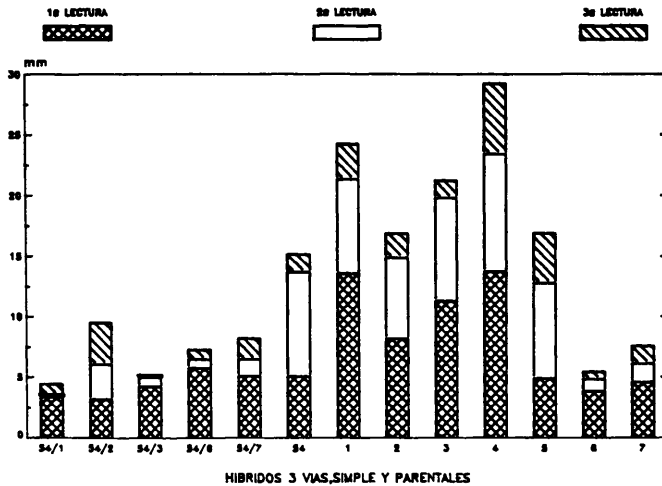
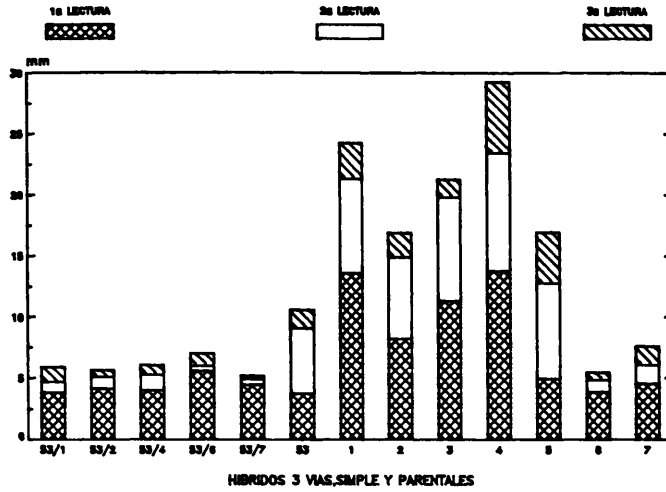
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P20M



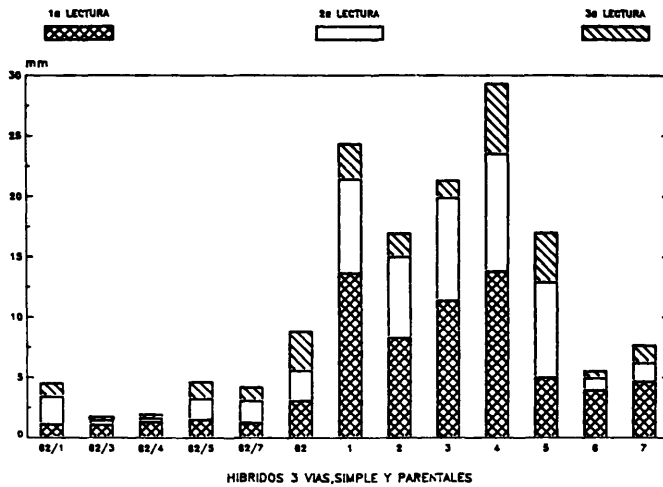
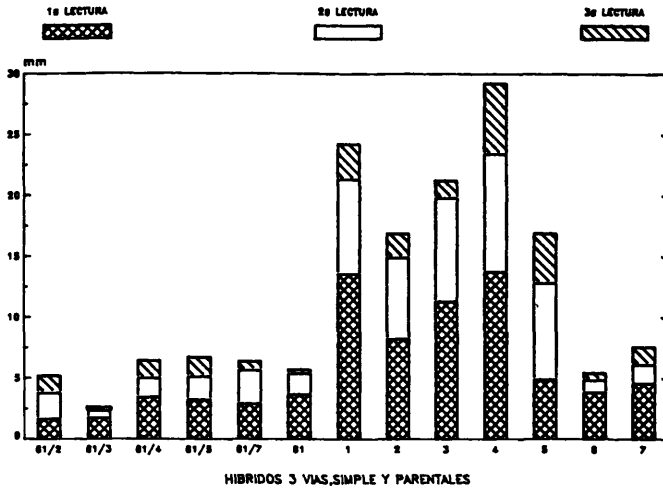
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P20N



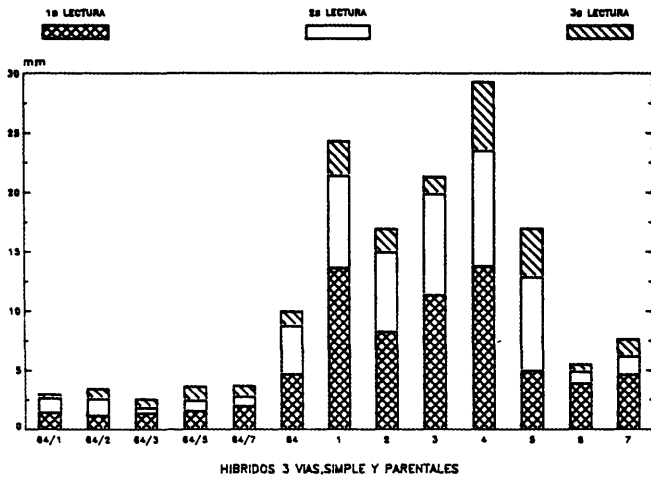
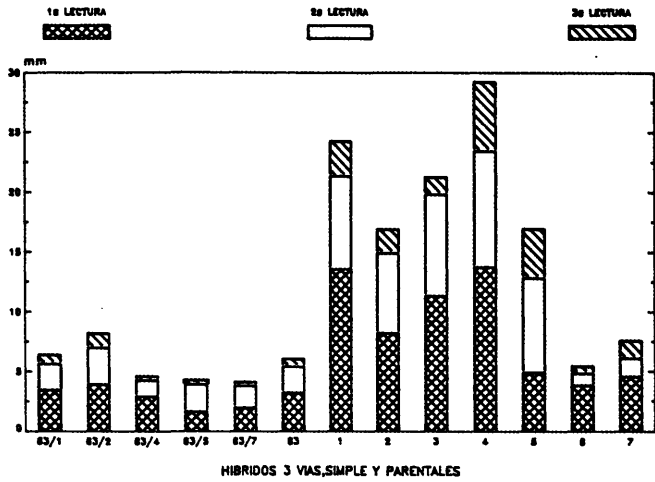
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P20M



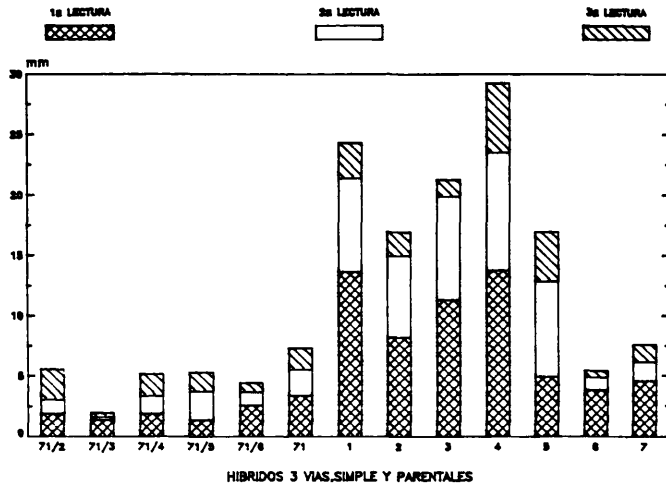
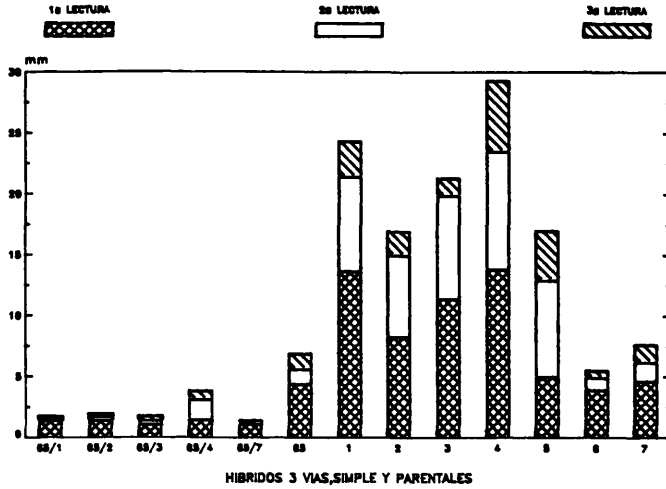
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P20M



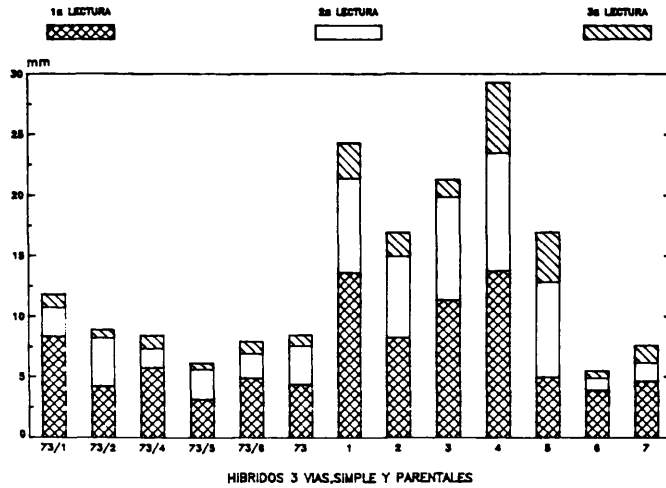
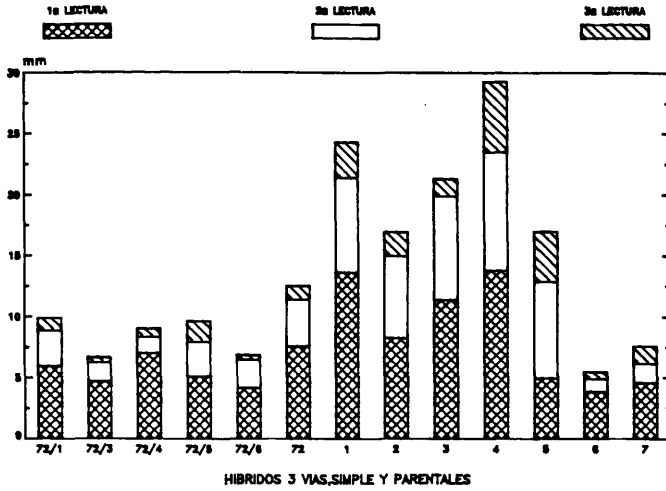
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P20M



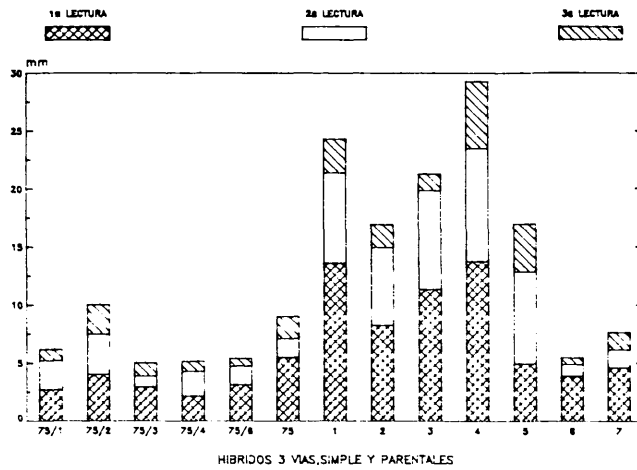
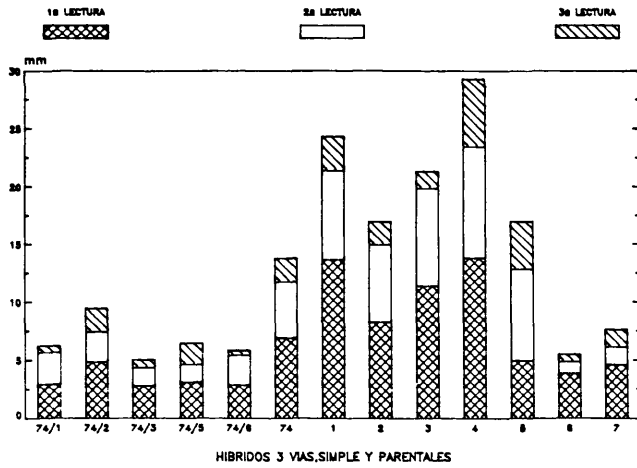
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P20M

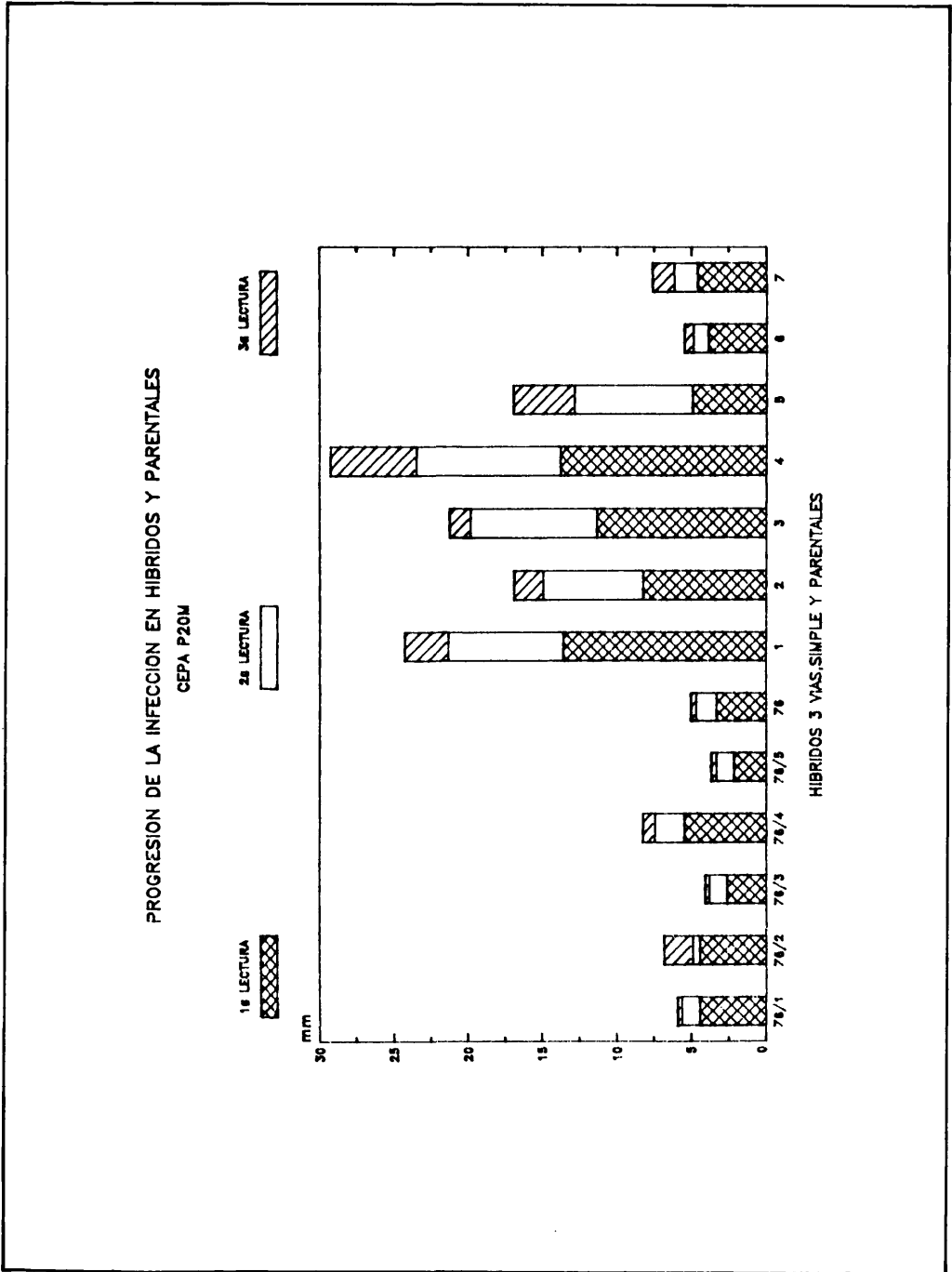


PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P20M



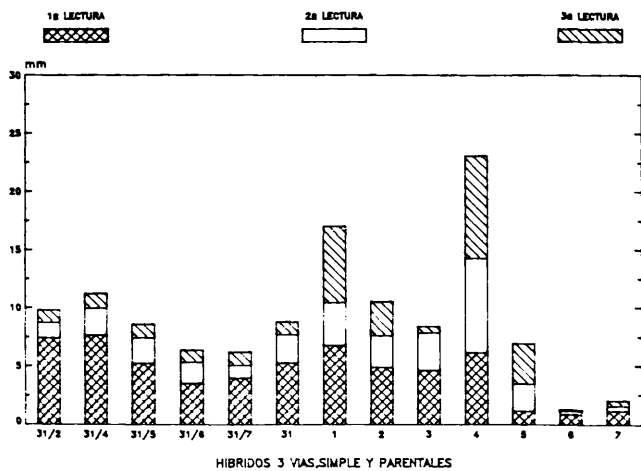
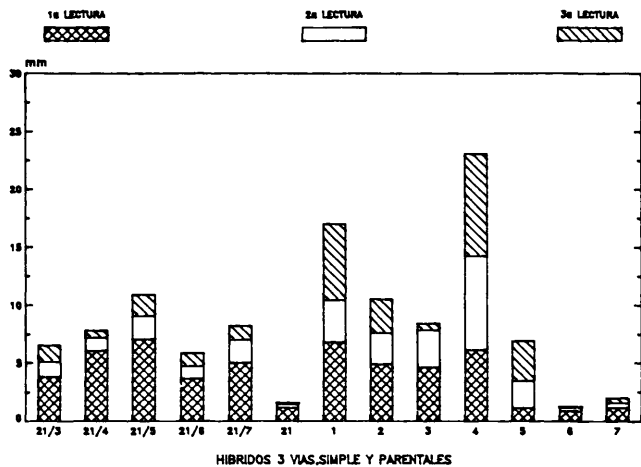
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P20M



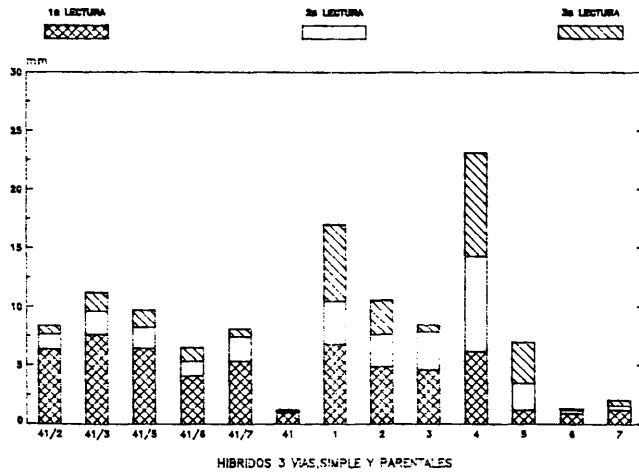
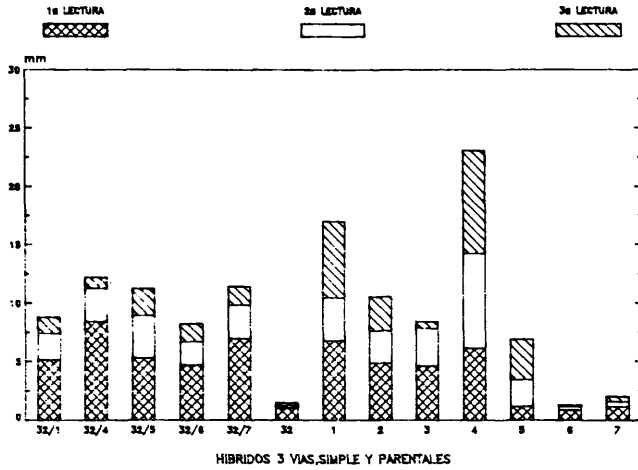


PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES

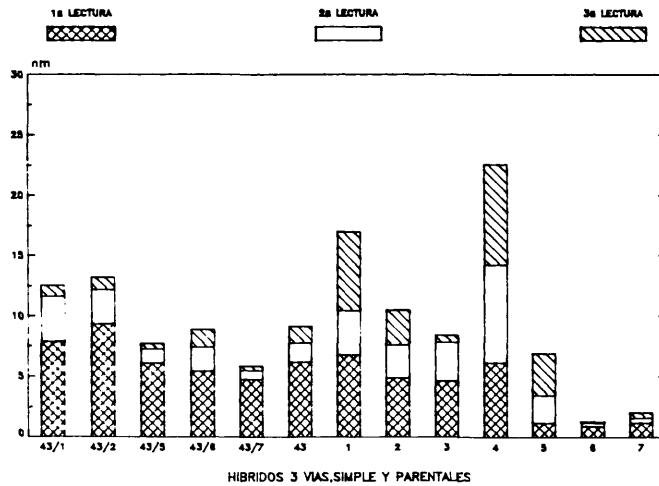
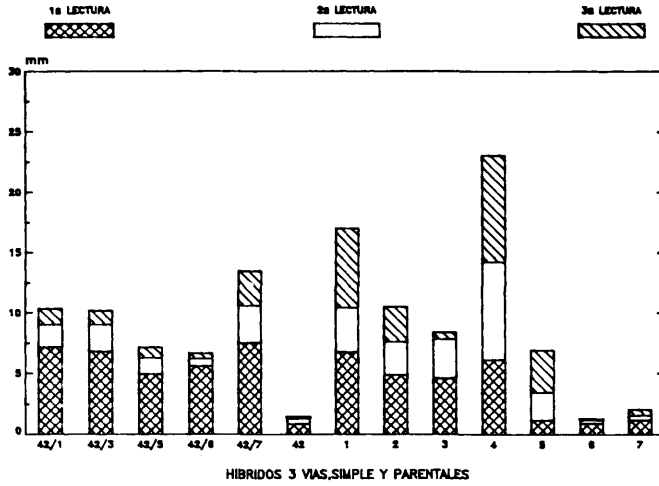
CEPA P10M



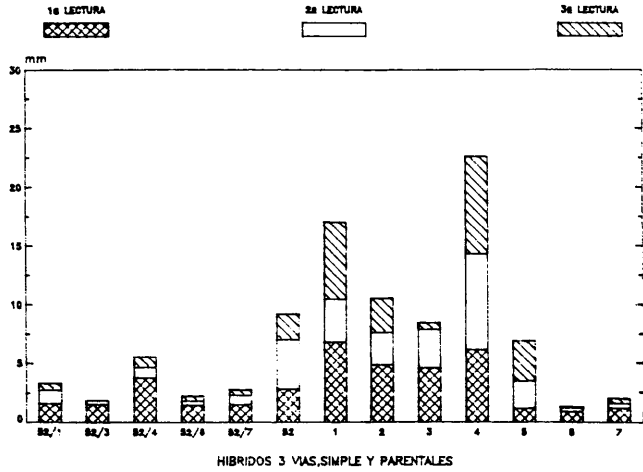
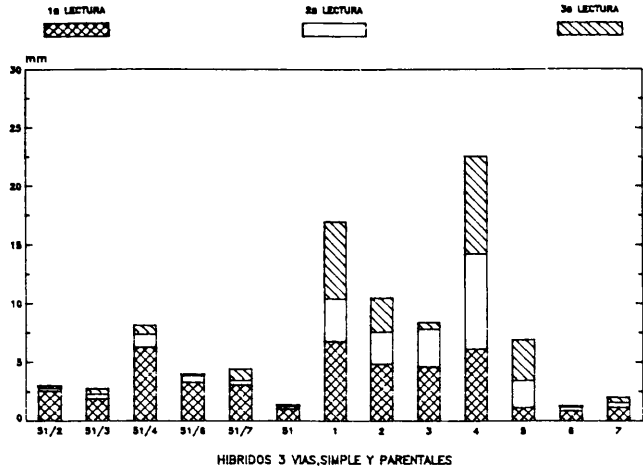
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P10M



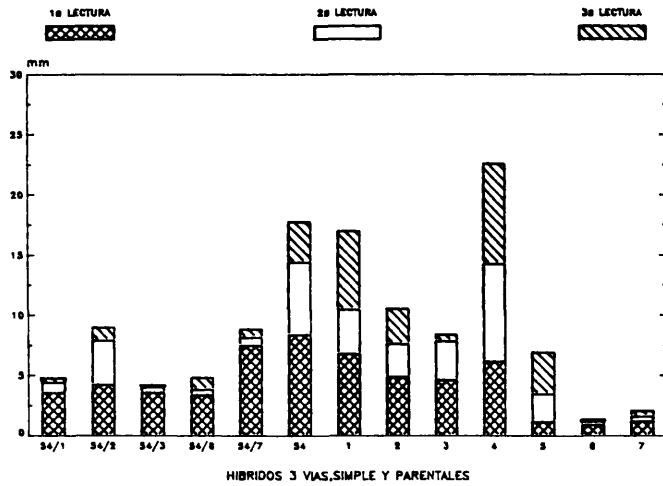
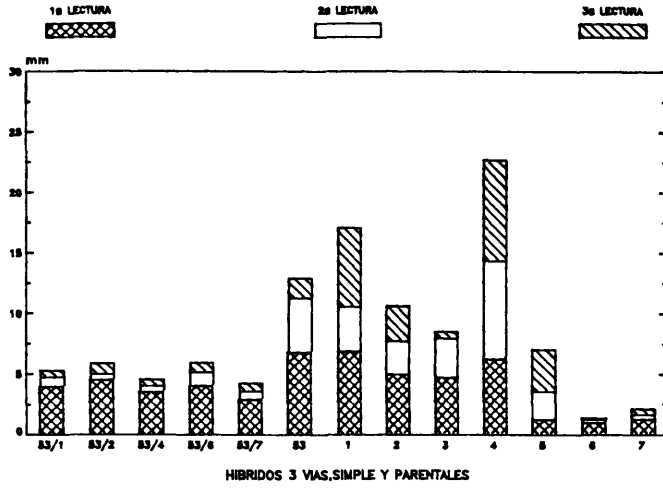
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P10M

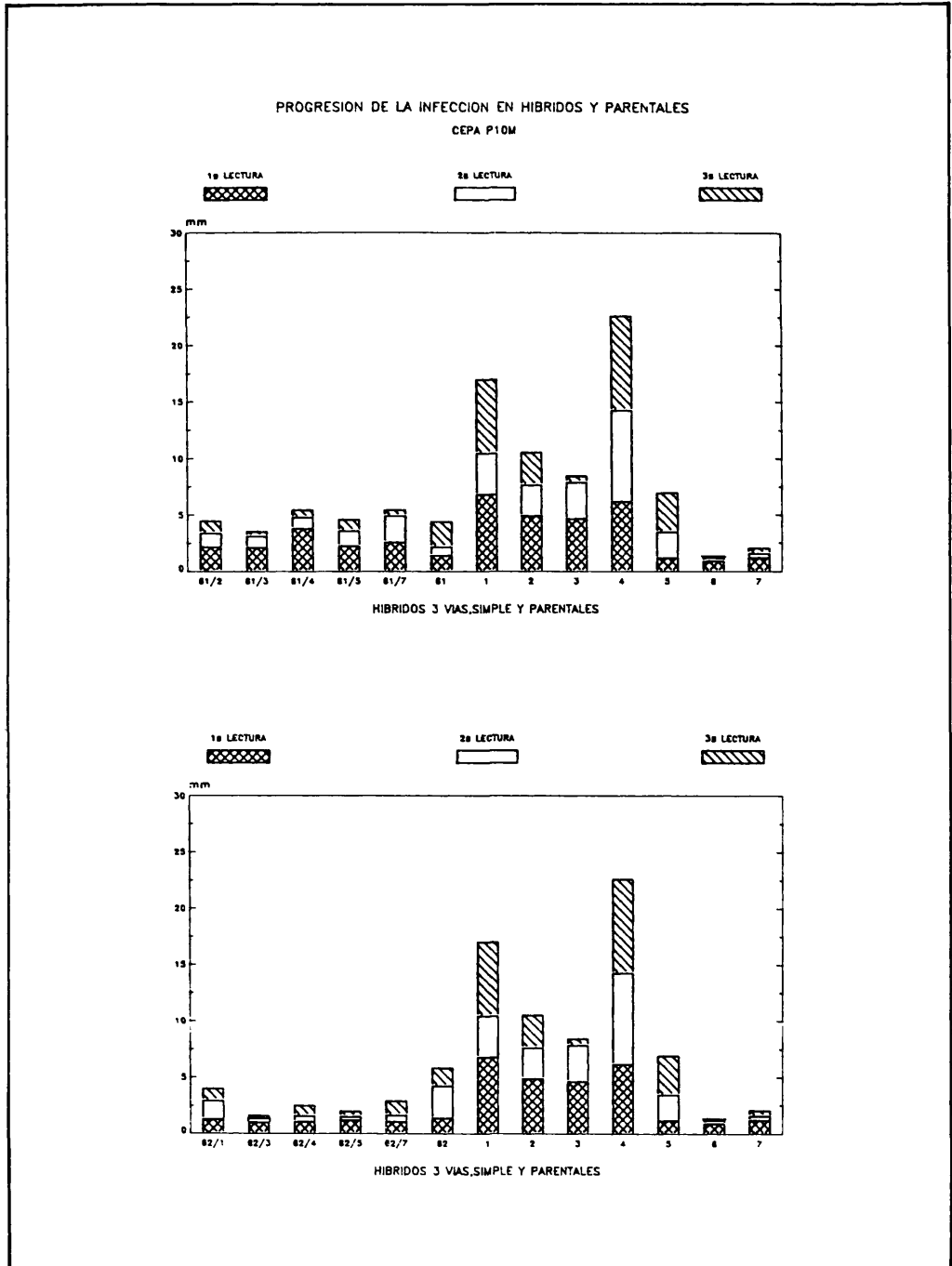


PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P10M

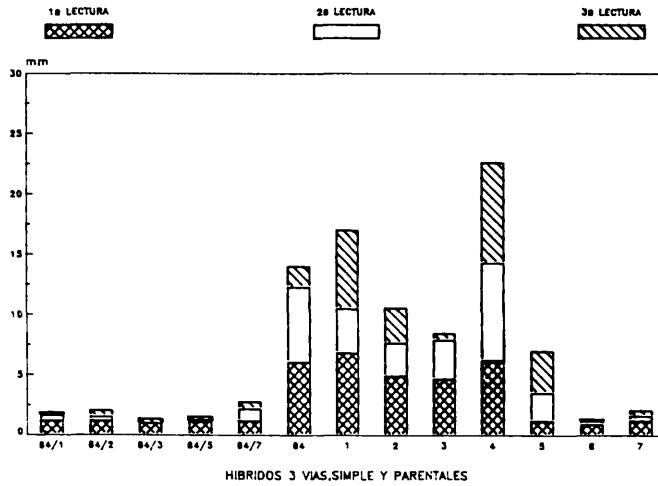
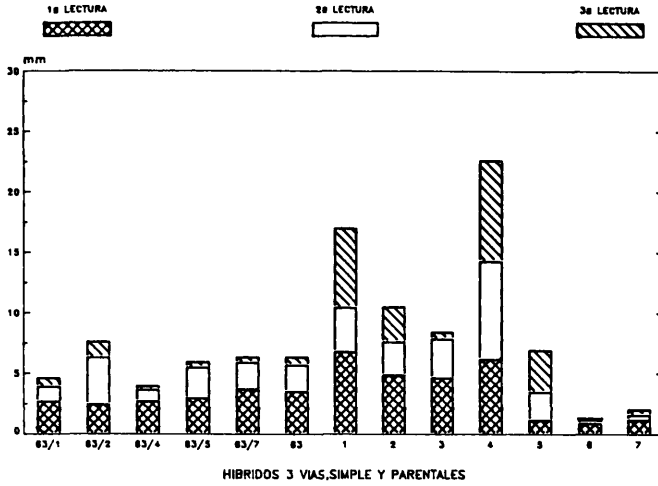


PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P10M

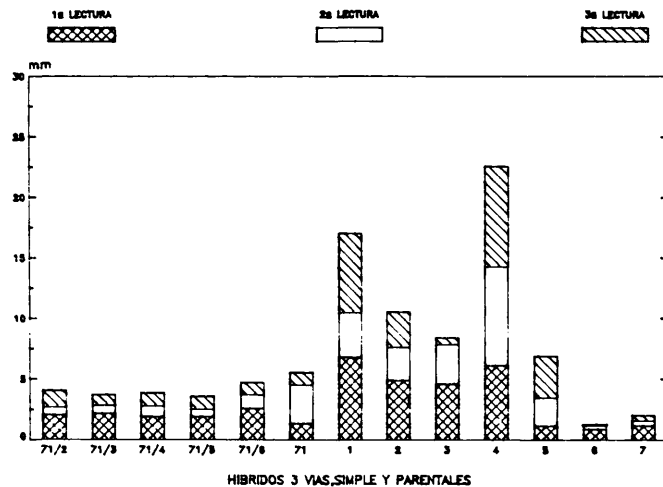
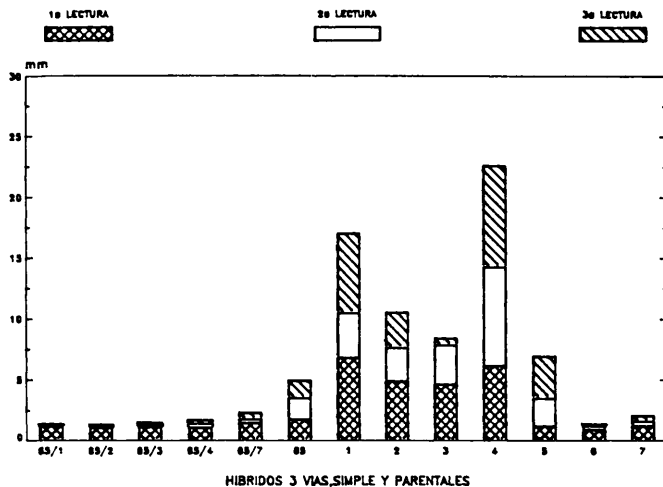




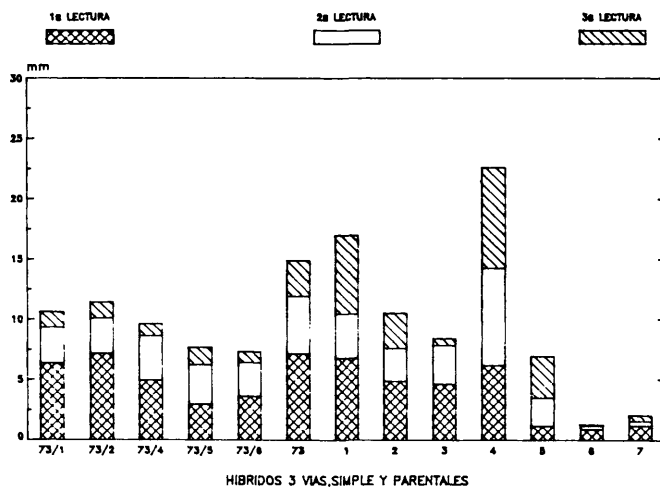
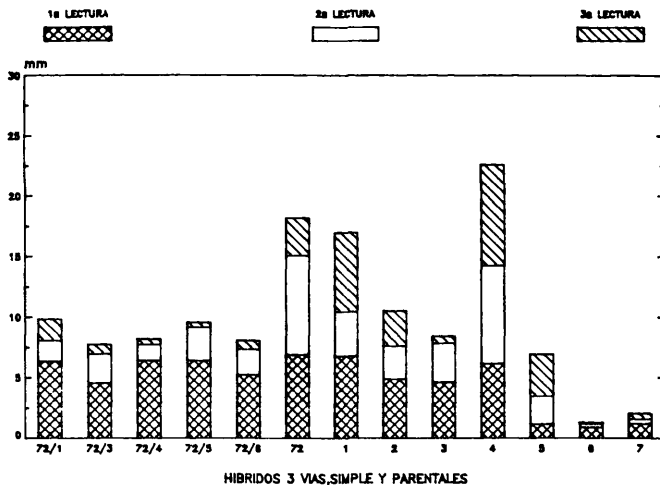
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P10M



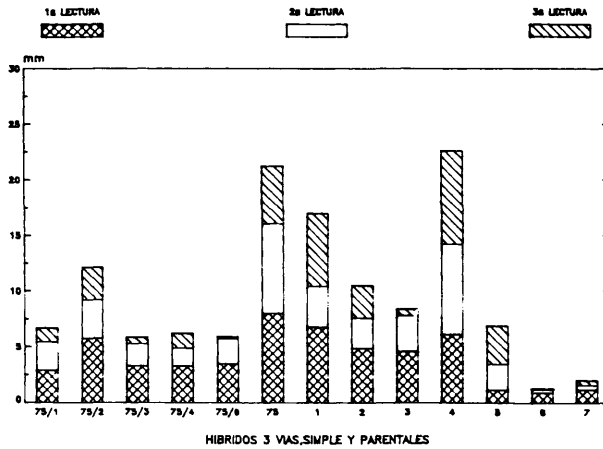
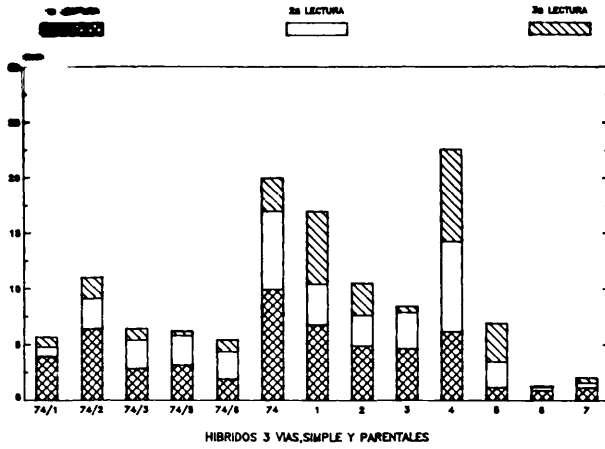
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P10M

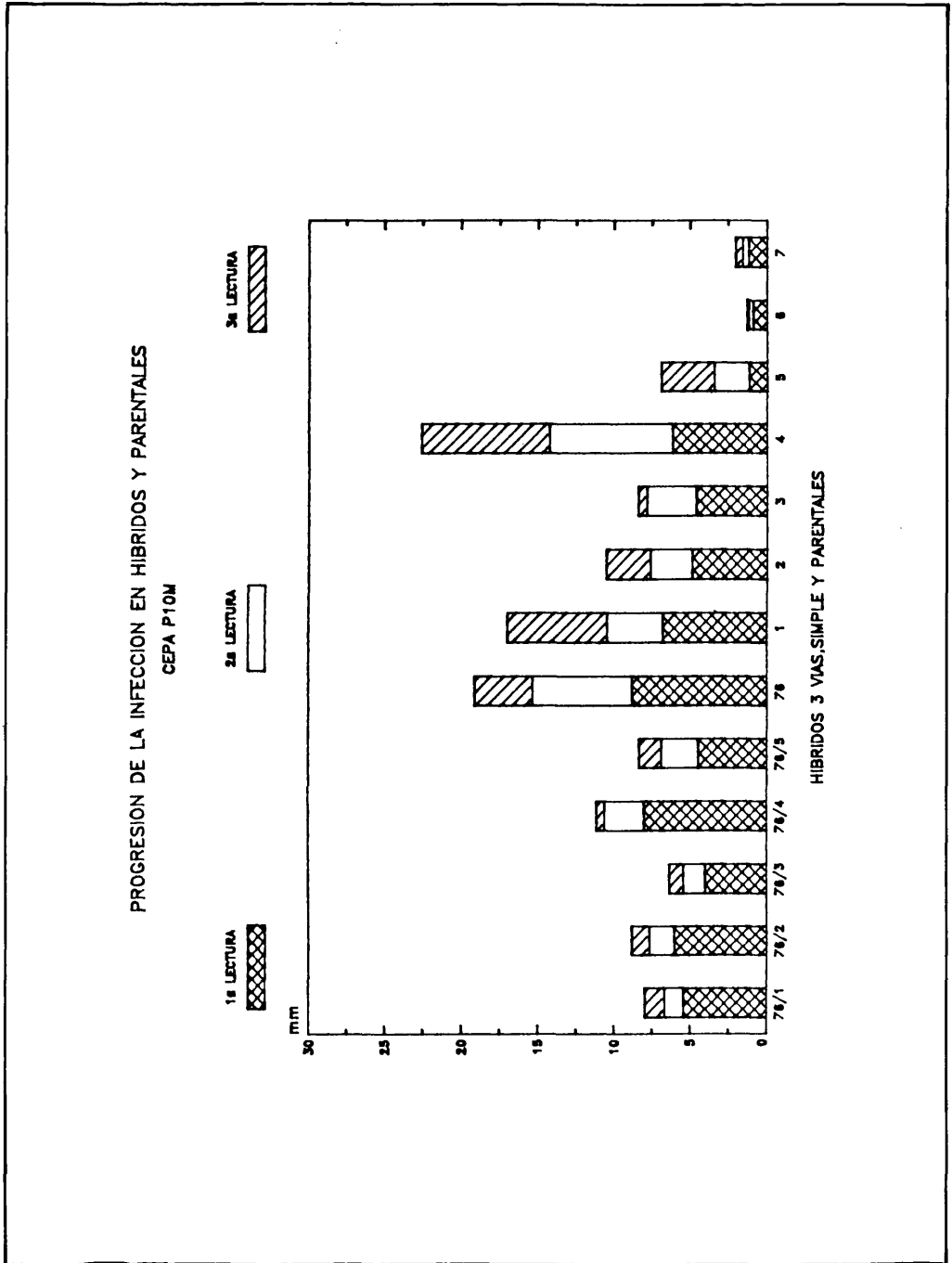


PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P10M

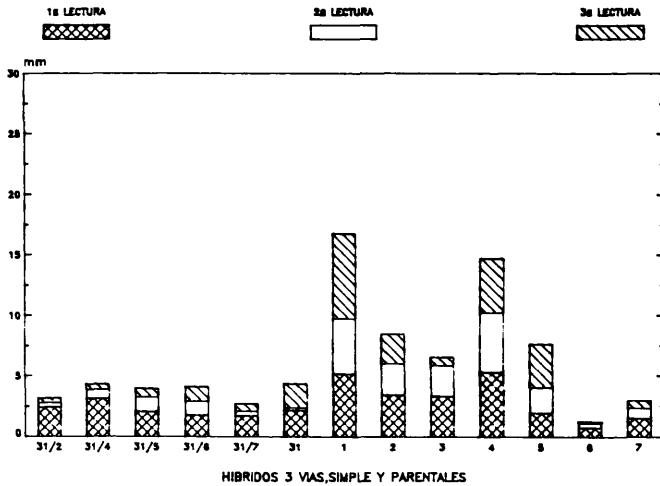
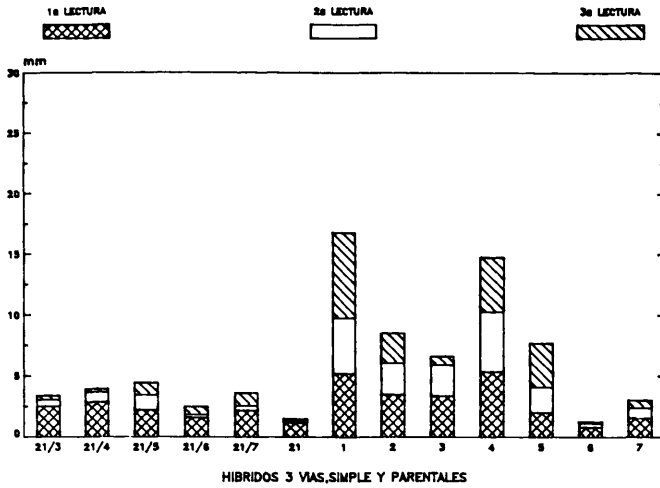


PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P10M

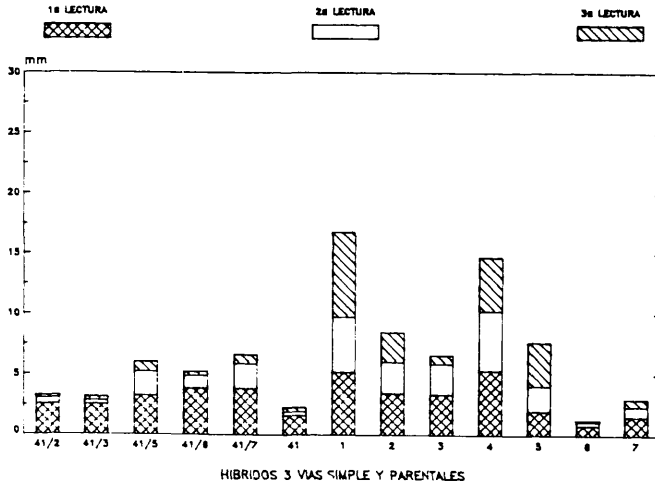
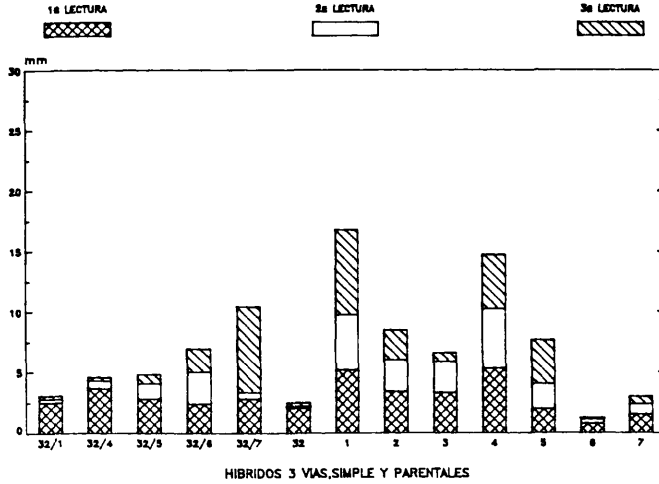




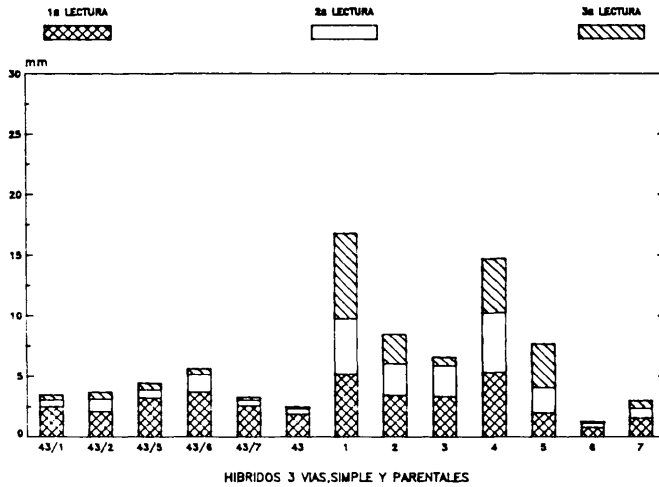
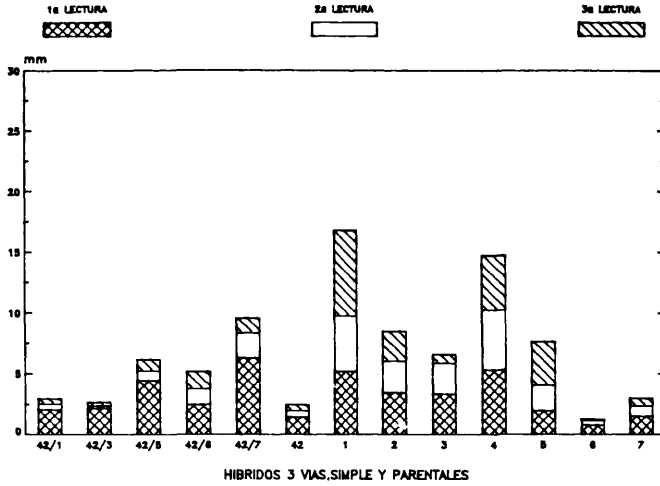
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P4M



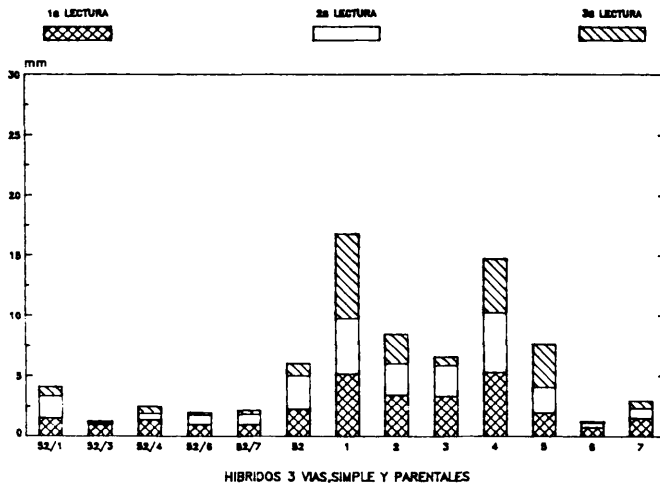
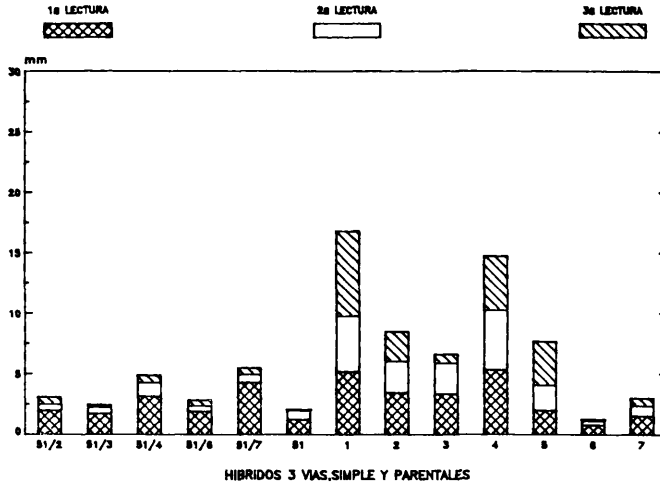
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P4M



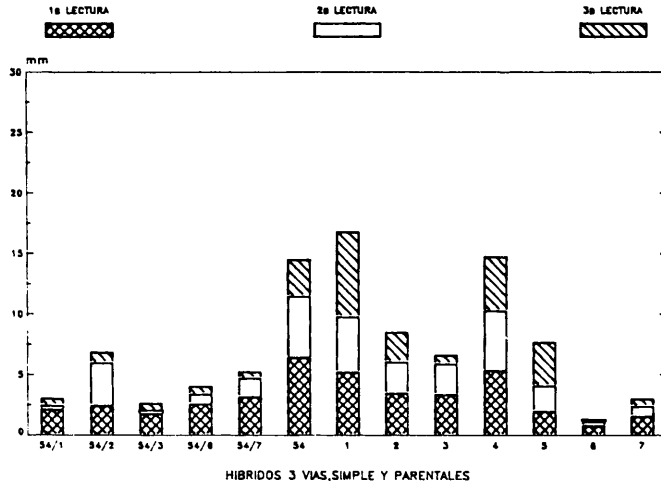
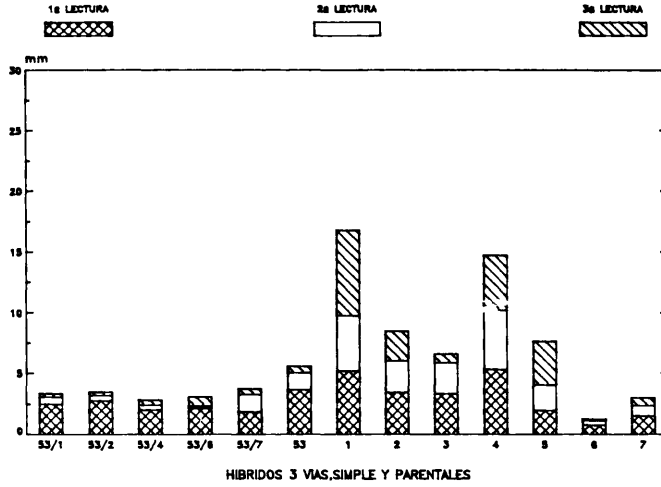
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P4M



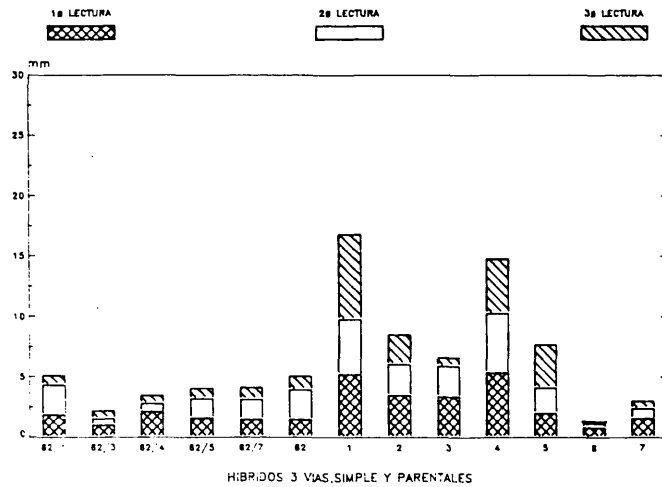
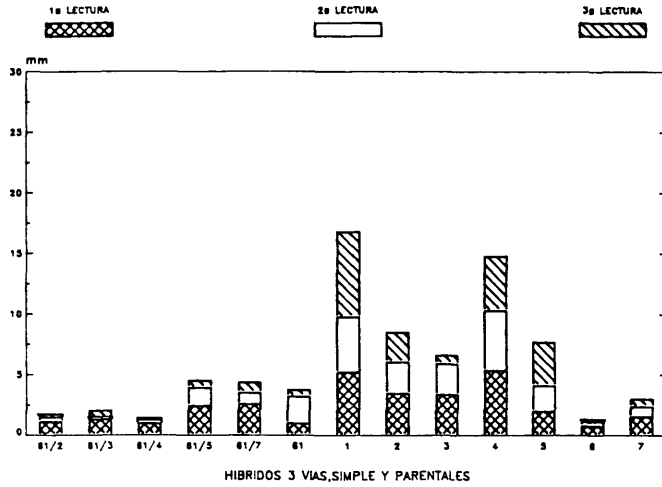
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P4M



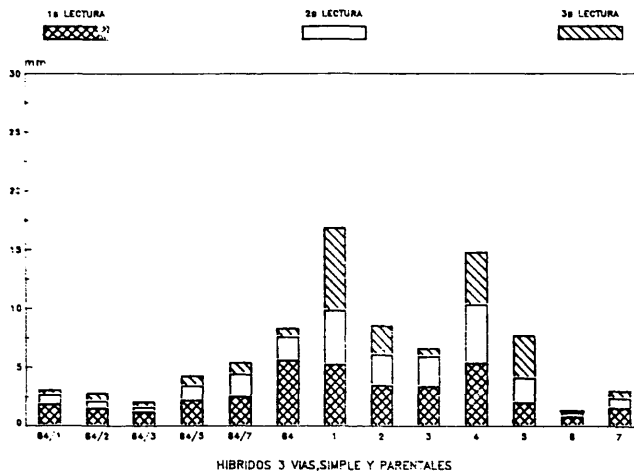
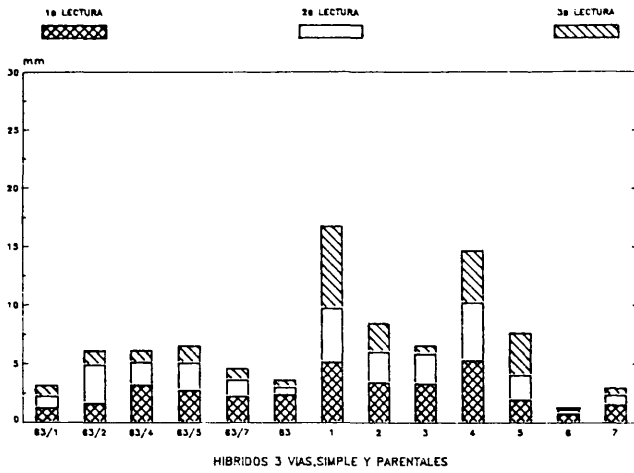
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P4M



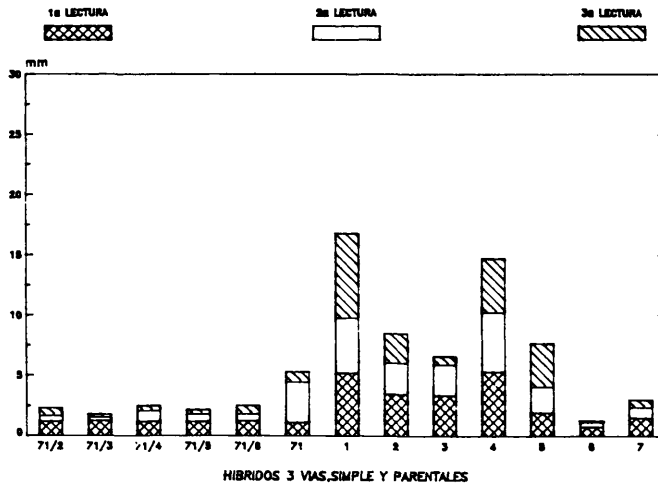
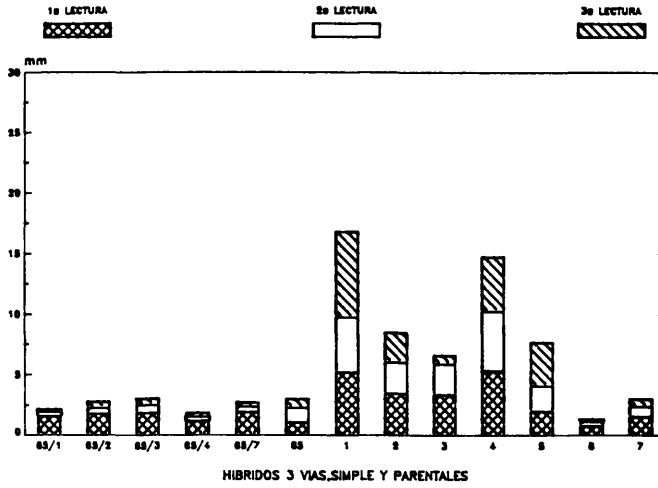
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P4M



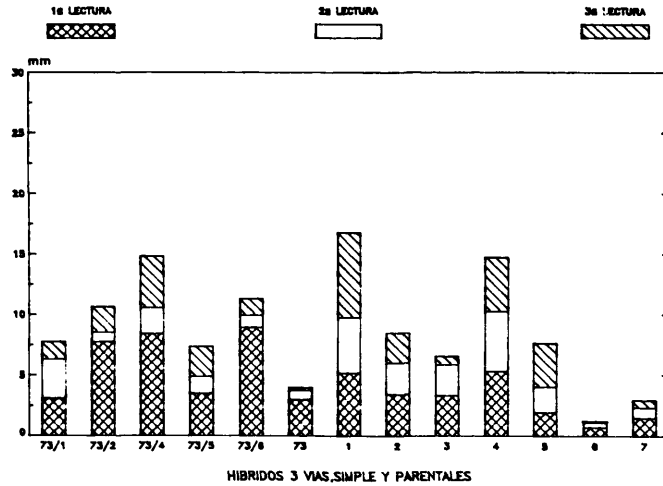
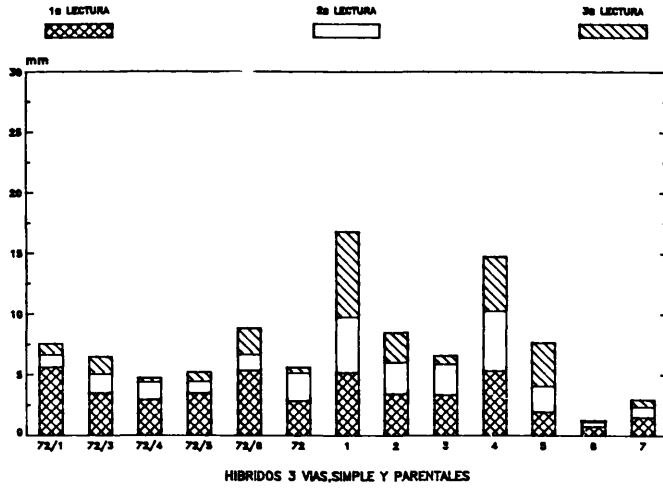
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P4M



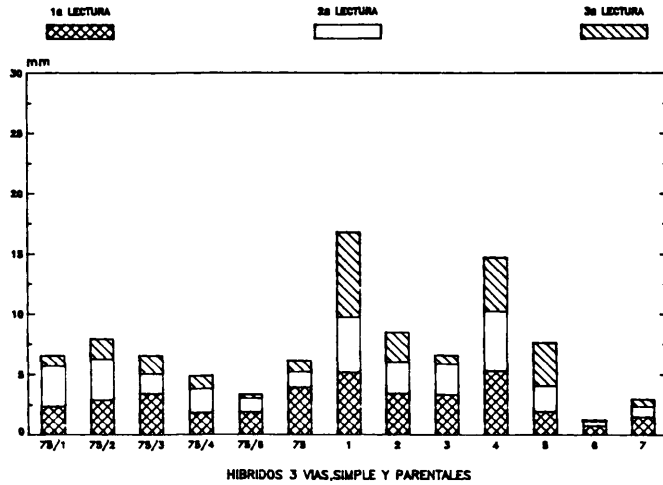
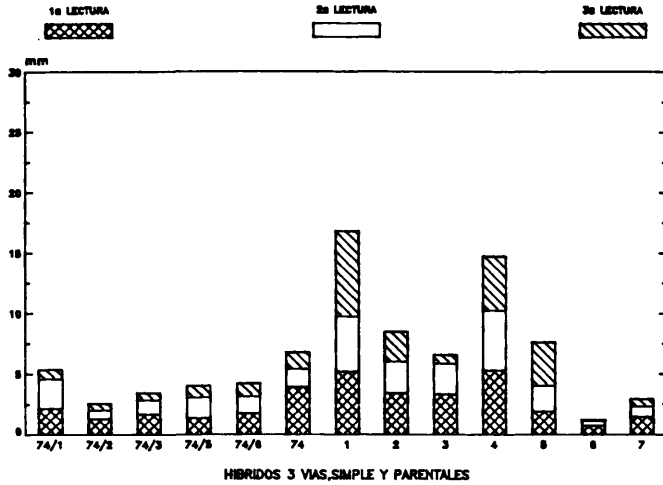
PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P4M

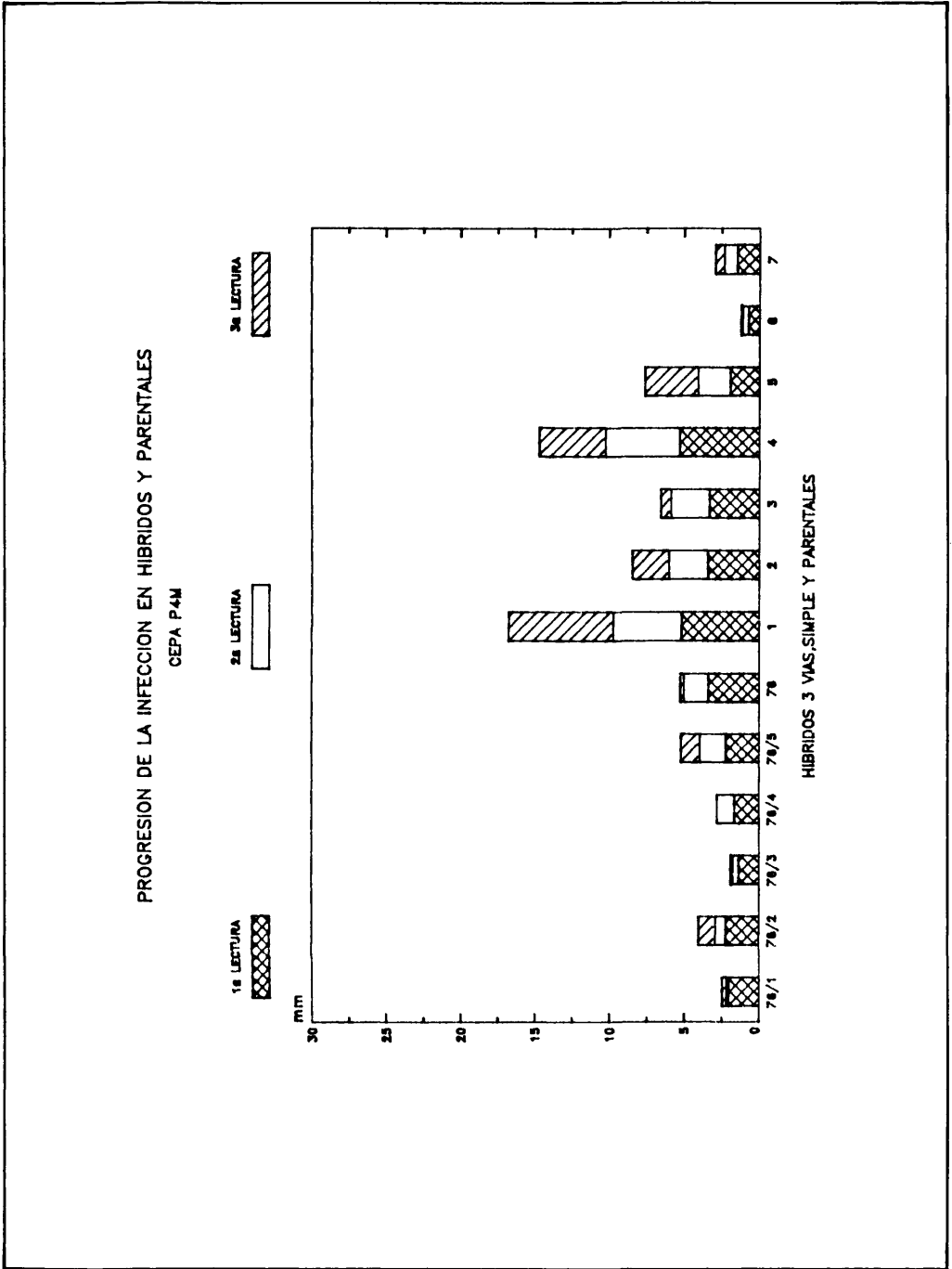


PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P4M



PROGRESION DE LA INFECCION EN HIBRIDOS Y PARENTALES
CEPA P4M





L
I
N
E
A
S
H
I
B
R
I
D
O
S
C
C
I
S
I
O
N
M
A
P
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	21/3	21/4	21/5	21/6	21/7
1	9.262 ***	8.794 ***	6.845 ***	9.097 ***	9.228 ***
2	4.853 ***	4.375 ***	3.051 ***	4.738 ***	4.915 ***
3	10.686 ***				
4		7.082 ***			
5			3.271 ***		
6				1.146	
7					3.187 ***
21	5.912 ***	5.092 ***	1.933 **	5.606 ***	5.812 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
A
S
H
I
B
R
I
D
O
S
C
C
I
S
I
O
N
M
A
P
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	31/2	31/4	31/5	31/6	31/7
1	7.806 ***	7.618 ***	8.171 ***	7.904 ***	7.859 ***
2	3.843 ***				
3	8.461 ***	8.073 ***	8.921 ***	8.620 ***	8.424 ***
4		6.581 ***			
5			4.464 ***		
6				-1.036	
7					1.185
31	4.705 ***	4.453 ***	5.284 ***	4.859 ***	4.806 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
E
D
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	32/1	32/4	32/5	32/6	32/7
1	8.405 ***				
2	4.240 ***	3.740 ***	4.232 ***	4.557 ***	3.411 ***
3	9.382 ***	7.725 ***	9.320 ***	10.045 ***	6.709 ***
4		6.489 ***			
5			4.546 ***		
6				0,571	
7					0,481
32	3.739 ***	2.836 ***	3.716 ***	4.298 ***	2.343 **

***, **, Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
E
D
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	41/2	41/3	41/5	41/6	41/7
1	8.649 ***	6.693 ***	8.554 ***	9.645 ***	6.514 ***
2	4.370 ***				
3		6.782 ***			
4	7.063 ***	6.041 ***	7.163 ***	7.643 ***	5.993 ***
5			4.864 ***		
6				2.592 ***	
7					0.113
41	6.231 ***	4.115 ***	6.195 ***	7.455 ***	4.010 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
A
S
H
I
B
E
R
L
E
D
C
C
I
O
N
M
A
P
D
L
A
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	42/1	42/3	42/5	42/6	42/7
1	8.051 ***				
2	3.939 ***	4.839 ***	3.371 ***	4.441 ***	2.230 ***
3		10.774 ***			
4	6.717 ***	7.433 ***	6.218 ***	7.082 ***	4.990 ***
5			3.602 ***		
6				0.552	
7					-0.755
42	7.142 ***	9.950 ***	5.151 ***	7.508 ***	2.363 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
A
S
H
I
B
E
R
L
E
D
C
C
I
O
N
M
A
P
D
L
A
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	43/1	43/2	43/5	43/6	43/7
1	7.622 ***				
2		4.148 ***			
3	8.217 ***	9.248 ***	7.185 ***	10.366 ***	9.600 ***
4	6.502 ***	6.880 ***	6.420 ***	7.503 ***	7.189 ***
5			3.952 ***		
6				1.834 **	
7					2.346 **
43	2.465 **	2.880 ***	2.629 ***	3.673 ***	3.307 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
I
E
D
C
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	51/2	51/3	51/4	51/6	51/7
1	9.333 ***	8.663 ***	7.253 ***	9.436 ***	9.469 ***
2	4.878 ***				
3		9.798 ***			
4			6.260 ***		
4	5.259 ***	4.739 ***	3.629 ***	5.290 ***	5.403 ***
6				1.818 **	
7					3.548 ***
51	8.349 ***	6.897 ***	4.292 ***	8.762 ***	8.538 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
I
E
D
C
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	52/1	52/3	52/4	52/6	52/7
1	9.356 ***				
2	4.902 ***	5.435 ***	4.273 ***	5.233 ***	5.246 ***
3		11.937 ***			
4			6.952 ***		
5	5.284 ***	5.866 ***	4.575 ***	5.653 ***	5.647 ***
6				3.454 ***	
7					4.065 ***
52	7.443 ***	9.494 ***	4.630 ***	9.323 ***	8.026 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
A
S
H
I
S
B
R
I
D
O
C
C
I
S
I
O
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	53/1	53/2	53/4	53/6	53/7
1	8.612 ***				
2		4.329 ***			
3	9.875 ***	9.788 ***	9.915 ***	8.965 ***	9.667 ***
4			6.973 ***		
4	4.603 ***	4.664 ***	4.573 ***	4.113 ***	4.765 ***
6				-2.058	
7					2.073 **
53	4.175 ***	4.202 ***	4.160 ***	3.064 ***	4.264 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
A
S
H
I
S
B
R
I
D
O
C
C
I
S
I
O
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	54/1	54/2	54/3	54/6	54/7
1	9.313 ***				
2		2.458 **			
3			9.909 ***		
4	7.438 ***	5.366 ***	7.156 ***	6.585 ***	5.987 ***
5	5.223 ***	2.602 ***	4.838 ***	4.032 ***	3.305 ***
6				-2.957	
7					-0.449
54	10.373 ***	3.043 ***	8.756 ***	7.707 ***	4.620 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

HIBRIDOS TRES VIAS

L
I
N
E
E
S
H
I
B
E
R
L
E
D
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
E
S

	61/2	61/3	61/4	61/5	61/7
1	8.179 ***	10.198 ***	8.299 ***	7.523 ***	8.127 ***
2	4.269 ***				
3		12.040 ***			
4			6.813 ***		
5				3.967 ***	
6	0.225	4.368 ***	-1.400	-1.097	-1.093
7					1.057
61	0.445	4.396 ***	-0.950	-0.839	-0.740

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

HIBRIDOS TRES VIAS

L
I
N
E
E
S
H
I
B
E
R
L
E
D
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
E
S

	62/1	62/3	62/4	62/5	62/7
1	8.981 ***				
2	4.722 ***	6.020 ***	5.872 ***	4.584 ***	4.915 ***
3		13.078 ***			
4			8.234 ***		
5				4.912 ***	
6	1.140	7.168 ***	6.145 ***	0.847	1.746 **
7					3.264 ***
62	3.465 ***	6.954 ***	6.512 ***	3.101 ***	3.985 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
E
D
C
C
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	63/1	63/2	63/4	63/5	63/7
1	7.825 ***				
2		3.245 ***			
3	8.454 ***	7.553 ***	10.453 ***	9.391 ***	10.856 ***
4			7.349 ***		
5				4.955 ***	
6	-0.888	-2.713	1.139	1.093	1.844 **
7					3.355 ***
63	-0.313	-2.249	2.272 **	1.733 *	3.180 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
E
D
C
C
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	64/1	64/2	64/3	64/5	64/7
1	9.666 ***				
2		5.192 ***			
3			12.377 ***		
4	7.775 ***	7.701 ***	8.057 ***	7.679 ***	7.610 ***
5				5.559 ***	
6	2.865 ***	2.682 ***	5.180 ***	2.685 ***	2.268 **
7					3.627 ***
64	5.466 ***	5.423 ***	6.812 ***	5.468 ***	5.137 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
S
H
I
S
B
E
R
L
I
D
E
D
C
O
S
I
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	65/1	65/2	65/3	65/4	65/7
1	10.742 ***				
2		5.882 ***			
3			13.049 ***		
4				7.368 ***	
5	6.461 ***	6.343 ***	6.496 ***	5.142 ***	6.634 ***
6	6.433 ***	5.648 ***	7.047 ***	1.485 *	8.100 ***
7					6.967 ***
65	7.117 ***	6.494 ***	7.549 ***	2.534 **	8.292 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
S
H
I
S
B
E
R
L
I
D
E
D
C
O
S
I
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	71/2	71/3	71/4	71/5	71/6
1	8.075 ***	10.621 ***	7.882 ***	8.072 ***	9.331 ***
2	4.163 ***				
3		12.746 ***			
4			6.828 ***		
5				4.502 ***	
6					1.598 *
7	1.526 *	6.044 ***	1.611 *	1.655 *	3.216 ***
71	1.552 *	9.209 ***	1.613 *	1.688 *	4.323 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

HIBRIDOS TRES VIAS

L
I
N
E
E
S
H
I
S
B
E
R
L
E
D
C
C
O
S
I
O
N
M
A
P
D
L
A
E
S

	72/1	72/3	72/4	72/5	72/6
1	5.807 ***				
2	2.454 **	3.881 ***	2.940 ***	2.240 ***	3.862 ***
3		8.788 ***			
4			5.912 ***		
5				2.351 **	
6					-1.823
7	-1.399	0.812	-1.107	-0.894	0.693
72	-1.435	0.789	-1.153	-0.916	0.667

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

HIBRIDOS TRES VIAS

L
I
N
E
E
S
H
I
S
B
E
R
L
E
D
C
C
O
S
I
O
N
M
A
P
D
L
A
E
S

	73/1	73/2	73/4	73/5	73/6
1	5.012 ***				
2		2.954 ***			
3	4.695 ***	6.921 ***	6.668 ***	7.782 ***	7.980 ***
4			5.913 ***		
5				4.059 ***	
6					-2.728
7	-2.585	-0.942	-0.528	0.957	-0.282
73	-1.870	-0.261	0.036	1.366 *	0.382

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
I
D
E
D
C
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	74/1	74/2	74/3	74/5	74/6
1	7.367 ***				
2		2.431 **			
3			9.859 ***		
4	6.493 ***	5.299 ***	7.173 ***	6.168 ***	6.921 ***
5				3.653 ***	
6					-0.380
7	0.891	-0.911	2.280 **	0.633	1.549 *
74	4.482 ***	2.091 **	6.814 ***	3.687 ***	6.095 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
I
D
E
D
C
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	75/1	75/2	75/3	75/4	75/6
1	7.989 ***				
2		1.956 **			
3			9.388 ***		
4				7.113 ***	
5	4.293 ***	2.040 **	4.753 ***	4.782 ***	4.590 ***
6					0.059
7	1.159	-0.919	2.068 **	2.110 **	1.745 **
75	1.242	-0.312	1.738 **	1.716 **	1.562 *

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
S
H
I
B
R
I
D
O
S
I
N
M
A
P
L
E
A
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	76/1	76/2	76/3	76/4	76/5
1	7.678 ***				
2		3.686 ***			
3			10.878 ***		
4				5.908 ***	
5					5.544 ***
6	-0.370	-1.158	1.923 **	-2.010	2.654 ***
7	1.136	0.582	3.406 ***	-0.418	3.920 ***
76	-0.643	-1.362	1.034	-2.134	1.522 *

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

Test de comparación de medias de híbridos simples frente a líneas seleccionadas**CEPA P10M****LINEAS SELECCIONADAS COMO PARENTALES**

Híbridos simples	Phyo 636	Smith 5	Mirasol	Línea 29	Serrano	P51	PM217
Smith × Phyo	3.93***	7.06***					
Mirasol × Phyo	1.95**		-0.16				
Mirasol × Smith		7.13***	4.11***				
Línea 29 × Phyo	4.02***			4.16***			
Línea 29 × Smith		7.18***		4.11***			
Línea 29 × Mirasol			-0.32	2.49***			
Serrano × Phyo	3.98***				3.11***		
Serrano × Smith		0.88			-1.14		
Serrano × Mirasol			-1.50		-1.97		
Serrano × Línea 29				0.82	-3.25		
P51 × Phyo	3.17***					-4.67	
P51 × Smith		3.31***				-6.86	
P51 × Mirasol			1.01			-4.32	
P51 × Línea 29				1.53*		-5.54	
P51 × Serrano					1.05	-6.01	
PM217 × Phyo	2.88***						-5.51
PM217 × Smith		-3.27					-8.11
PM217 × Mirasol			2.40**				-6.71
PM217 × Línea 29				0.49			-14.36
PM217 × Serrano					-5.35		-9.66
PM217 × P51					-7.39		-7.04

***, ** * Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
S
H
I
B
E
R
L
E
D
C
C
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	21/3	21/4	21/5	21/6	21/7
1	2.603 ***	2.273 **	1.484 *	2.771 ***	2.185 **
2	2.649 ***	1.754 **	-0.223	3.093 ***	1.536 *
3	1.011				
4		2.826 ***			
5			-1.864		
6				-5.445	
7					-7.198
21	-5.864	-6.968	-8.052	-5.034	-7.830

***, **, * Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
S
H
I
B
E
R
L
E
D
C
C
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	31/2	31/4	31/5	31/6	31/7
1	1.777 **	1.348 *	2.074 **	2.598 ***	2.716 ***
2	0.464				
3	-0.699	-1.178	-0.094	1.020	1.255
4		2.098 **			
5			-0.830		
6				-4.499	
7					-7.224
31	-0.552	-1.076	0.101	1.279	1.594 *

***, **, * Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
I
E
D
C
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	32/1	32/4	32/5	32/6	32/7
1	1.901 **				
2	0.799	-0.772	-0.452	1.317	-0.548
3	-0.147	-1.536	-1.449	0.096	-1.509
4		1.896 **			
5			-2.110		
6				-5.754	
7					-8.738
32	-4.110	-5.899	-9.889	-5.546	-9.338

***, **, * Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
I
E
D
C
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	41/2	41/3	41/5	41/6	41/7
1	2.146 **	1.344	1.714 **	2.618 ***	2.215 **
2	1.431 ***				
3		-1.127			
4	2.728 ***	2.093 **	2.388 **	3.091 ***	2.781 ***
5			-1.134		
6				-6.524	
7					-7.058
41	-8.479	-5.625	-5.192	-6.653	-8.277

***, **, * Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
I
E
D
C
C
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	42/1	42/3	42/5	42/6	42/7
1	1.590 *				
2	0.091	0.177	1.939 **	2.127 **	-1.400
3		-0.792			
4	2.294 **	2.319 **	2.920 ***	2.996 ***	1.679 *
5			-0.106		
6				-4.200	
7					-6.689
42	-6.402	-6.023	-4.767	-4.054	-7.088

***, **, * Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
I
E
D
C
C
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	43/1	43/2	43/5	43/6	43/7
1	1.048				
2		-1.533			
3	-1.751	-2.301	0.322	-0.198	1.352 *
4	1.864 **	1.769 **	2.803 ***	2.542 ***	3.203 ***
5			-0.382		
6				-4.778	
7					-4.483
43	-1.479	-2.020	0.697	0.120	1.817 **

***, **, * Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

HIBRIDOS TRES VIAS

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
I
D
E
C
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

	51/2	51/3	51/4	51/6	51/7
1	3.542 ***	3.601 ***	2.200 **	3.296 ***	3.174 ***
2	5.611 ***				
3		3.274 ***			
4			2.769 ***		
5	2.131 **	2.262 **	-0.624	1.608 *	1.348 *
6				-6.263	
7					-4.838
51	-3.327	-3.468	-8.407	-6.199	-6.765

***, **, * Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

HIBRIDOS TRES VIAS

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
I
D
E
C
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

	52/1	52/3	52/4	52/6	52/7
1	3.462 ***				
2	5.411 ***	6.686 ***	3.577 ***	6.329 ***	5.907 ***
3		3.827 ***			
4			3.287 ***		
5	1.963 **	2.766 ***	0.724	2.560 ***	2.268 **
6				-2.582	
7					-1.650
52	6.185 ***	8.213 ***	3.543 ***	7.594 ***	6.974 ***

***, **, * Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
A
S
H
I
B
R
E
L
E
D
O
C
C
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	53/1	53/2	53/4	53/6	53/7
1	2.973 ***				
2		3.543 ***			
3	1.838 **	1.499 *	2.241 **	1.427 *	2.453 **
4			3.500 ***		
5	0.918	0.596	1.306	0.550	1.496 *
6				-7.877	
7					-4.379
53	3.118 ***	2.877 ***	3.405 ***	2.815 ***	3.557 ***

***, **, * Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
A
S
H
I
B
R
E
L
E
D
O
C
C
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	54/1	54/2	54/3	54/6	54/7
1	3.107 ***				
2		0.696			
3			2.497 ***		
4	3.464 ***	2.488 ***	3.582 ***	3.429 ***	2.304 **
5	1.206	-0.792	1.536 *	1.111	-1.066
6				-6.085	
7					-3.791
54	4.592 ***	2.607 ***	4.812 ***	4.510 ***	2.284 **

***, **, * Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

HIBRIDOS TRES VIAS

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
I
E
D
C
O
C
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

	61/2	61/3	61/4	61/5	61/7
1	3.151 ***	3.406 ***	2.865 ***	3.108 ***	2.867 ***
2	4.292 ***				
3		2.810 ***			
4			3.283 ***		
5				1.221	
6	-4.770	-4.349	-4.583	-4.490	-4.638
7					-3.677
61	-0.075	1.055	-0.957	-0.204	-0.965

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

HIBRIDOS TRES VIAS

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
I
E
D
C
O
C
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

	62/1	62/3	62/4	62/5	62/7
1	3.254 ***				
2	4.470 ***	6.983 ***	4.986 ***	7.528 ***	5.710 ***
3		4.034 ***			
4			3.832 ***		
5				3.499 ***	
6	-3.554	-1.167	-1.242	1.668 *	-3.539
7					-1.694
62	1.870 **	6.100 ***	2.783 ***	6.750 ***	3.704 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
B
E
R
L
E
D
C
C
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	63/1	63/2	63/4	63/5	63/7
1	3.108 ***				
2		1.715 *			
3	2.124 **	0.395	2.535 ***	1.330 *	1.207
4			3.601 ***		
5				0.494	
6	-5.516	-5.635	-5.069	-5.959	-13.220
7					-10.405
63	1.308	-0.779	1.863 **	0.283	0.008

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
B
E
R
L
E
D
C
C
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	64/1	64/2	64/3	64/5	64/7
1	3.858 ***				
2		6.481 ***			
3			4.265 ***		
4	4.037 ***	3.984 ***	4.149 ***	4.108 ***	3.813 ***
5				3.042 ***	
6	-1.416	-2.066		-0.894	-2.045
7					-0.919
64	5.263 ***	5.142 ***	5.548 ***	5.451 ***	4.655 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
E
D
C
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	65/1	65/2	65/3	65/4	65/7
1	4.006 ***				
2		7.408 ***			
3			4.145 ***		
4				4.076 ***	
5	3.157 ***	3.201 ***	3.062 ***	2.930 ***	2.498 ***
6		0.404	-0.433	-0.882	-2.210
7					-0.460
65	6.002 ***	6.198 ***	5.444 ***	4.864 ***	3.497 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
E
D
C
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	71/2	71/3	71/4	71/5	71/6
1	3.228 ***	3.373 ***	3.319 ***	3.450 ***	3.120 ***
2	4.333 ***				
3		2.769 ***			
4			3.627 ***		
5				1.939 **	
6					-10.941
7	-2.355	-4.521	-3.232	-2.982	-7.592
71	1.485 *	2.743 ***	2.159 **	3.039 ***	1.266

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
A
S
H
I
B
R
I
D
O
S
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	72/1	72/3	72/4	72/5	72/6
1	1.791 **				
2	0.481	1.784 **	1.558 *	0.466	1.638 *
3		0.350			
4			2.759 ***		
5				-1.075	
6					-8.509
7	-10.292	-6.146	-7.773	-4.498	-7.367
72	3.968 ***	4.795 ***	4.695 ***	3.348 ***	4.740 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
A
S
H
I
B
R
I
D
O
S
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	73/1	73/2	73/4	73/5	73/6
1	1.473 *				
2		-0.608			
3	-0.897	-1.617	-0.539	0.400	0.614
4			2.423 **		
5				-0.389	
6					-9.078
7	-4.776	-11.713	-5.151	-7.150	-7.672
73	1.473 *	1.491 *	2.037 **	3.384 ***	3.641 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
E
D
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	74/1	74/2	74/3	74/5	74/6
1	2.835 ***				
2		-0.200			
3			0.752		
4	3.257 ***	2.071 **	2.915 ***	3.124 ***	3.308 ***
5				0.383	
6					-6.405
7	-5.295	-4.133	-2.112	-4.256	-5.024
74	10.248 ***	3.605 ***	5.654 ***	8.815 ***	10.488 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
E
D
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	75/1	75/2	75/3	75/4	75/6
1	2.544 ***				
2		-0.672			
3			1.396 *		
4				3.162 ***	
5	0.118	-1.906	0.540	0.374	0.511
6					-7.574
7	-4.701	-4.854	-5.363	-7.490	-6.091
75	6.616 ***	3.169 ***	7.338 ***	7.346 ***	7.390 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
S
H
I
S
B
E
R
L
E
D
C
C
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	76/1	76/2	76/3	76/4	76/5
1	2.192 **				
2		1.025			
3			0.983		
4				2.101 **	
5					-0.482
6	-5.441	-6.996	-4.043	-5.631	-3.021
7	-4.739	-6.180	-3.368	-5.144	-2.665
76	4.126 ***	3.899 ***	4.690 ***	2.674 ***	3.197 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

Test de comparación de medias de híbridos simples frente a líneas seleccionadas**CEPA P4M****LINEAS SELECCIONADAS COMO PARENTALES**

Híbridos simples	Phyo 636	Smith 5	Mirasol	Línea 29	Serrano	P51	PM217
Smith × Phyo	4.11***	3.70***					
Mirasol × Phyo	3.75***		2.86***				
Mirasol × Smith		3.10***	3.03***				
Línea 29 × Phyo	3.87***			3.03***			
Línea 29 × Smith		3.12***		2.98***			
Línea 29 × Mirasol			3.07***	2.98***			
Serrano × Phyo	3.95***				2.93***		
Serrano × Smith		1.22			0.81		
Serrano × Mirasol			0.70		1.03		
Serrano × Línea 29				0.05	-2.46		
P51 × Phyo	3.45***					-4.36	
P51 × Smith		1.76**				-8.38	
P51 × Mirasol			2.07**			-4.38	
P51 × Línea 29				1.53*		-7.21	
P51 × Serrano					2.36**	-3.60	
PM217 × Phyo	3.03***						-3.25
PM217 × Smith		1.39*					-2.58
PM217 × Mirasol			1.95**				-2.58
PM217 × Línea 29				1.81**			-2.39
PM217 × Serrano					0.74		-3.87
PM217 × P51						-4.64	-2.45

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
A
S
H
I
B
R
I
D
O
S
I
N
M
A
P
D
L
A
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	21/3	21/4	21/5	21/6	21/7
1	3.574 ***	3.437 ***	3.270 ***	3.864 ***	3.523 ***
2	2.642 ***	2.375 **	2.045 **	3.217 ***	2.546 ***
3	2.375 **				
4		2.638 ***			
5			1.623 *		
6				-5.600	
7					-1.275
21	-5.436	-6.150	-5.162	-4.070	-6.513

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
A
S
H
I
B
R
I
D
O
S
I
N
M
A
P
D
L
A
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	31/2	31/4	31/5	31/6	31/7
1	3.623 ***	3.290 ***	3.395 ***	3.227 ***	3.752 ***
2	2.736 ***				
3	2.508 ***	1.571 *	1.855 **	1.393 *	2.884 ***
4		2.510 ***			
5			1.859 **		
6				-2.433	
7					0.660
31	-0.986	-2.514	-2.092	-1.119	0.080

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
I
L
E
D
C
C
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	32/1	32/4	32/5	32/6	32/7
1	3.638 ***				
2	2.759 ***	1.899 **	1.722 **	0.611	-0.319
3	2.533 ***	1.318 *	1.094	-0.177	-1.240
4		2.428 **			
5			1.328 *		
6				-3.558	
7					-3.528
32	-1.189	-2.898	-2.372	-2.712	-3.819

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
I
L
E
D
C
C
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	41/2	41/3	41/5	41/6	41/7
1	3.621 ***	3.637 ***	2.807 ***	3.068 ***	2.639 ***
2	2.733 ***				
3		2.551 ***			
4	2.804 ***	2.818 ***	2.079 **	2.302 **	1.928 **
5			0.780		
6				-9.034	
7					-3.795
41	-2.405	-2.245	-4.408	-6.130	-4.707

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
R
E
L
E
D
C
C
I
S
I
O
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	42/1	42/3	42/5	42/6	42/7
1	3.682 ***				
2	2.852 ***	3.031 ***	1.052	1.614 *	-0.454
3		2.946 ***			
4	2.860 ***	2.938 ***	2.015 **	2.291 **	1.194
5			0.675		
6				-5.226	
7					-4.634
42	-1.179	-0.577	-3.208	-3.361	-5.046

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
R
E
L
E
D
C
C
I
S
I
O
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	43/1	43/2	43/5	43/6	43/7
1	3.545 ***				
2		2.479 ***			
3	2.289 **	2.144 **	1.446 *	0.624	2.305 **
4	2.736 ***	2.683 ***	2.474 ***	2.177 **	2.762 ***
5			1.580 *		
6				-5.550	
7					-0.463
43	-2.236	-3.075	-2.633	-3.789	-1.346

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
S
H
I
B
R
I
D
O
S
I
N
M
A
P
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	51/2	51/3	51/4	51/6	51/7
1	3.639 ***	3.822 ***	3.160 ***	3.711 ***	2.990 ***
2	2.763 ***				
3		3.058 ***			
4			2.386 **		
5	2.329 **	2.683 ***	1.410 *	2.468 ***	1.090
6				-4.234	
7					-4.056
51	-2.437	-1.110	-6.306	-1.956	-6.268

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
S
H
I
B
R
I
D
O
S
I
N
M
A
P
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	52/1	52/3	52/4	52/6	52/7
1	3.354 ***				
2	2.203 **	3.826 ***	3.090 ***	3.149 ***	2.935 ***
3		4.105 ***			
4			2.973 ***		
5	1.781 **	3.379 ***	2.652 ***	2.739 ***	2.542 ***
6				-0.955	
7					0.791
52	2.271 **	7.606 ***	4.957 ***	3.991 ***	3.282 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

HIBRIDOS TRES VIAS

L
I
N
E
A
S
H
I
B
R
E
L
E
D
C
O
S
I
O
N
M
A
P
D
L
A
S

	53/1	53/2	53/4	53/6	53/7
1	3.556 ***				
2		2.497 ***			
3	2.290 **	2.144 **	2.700 ***	2.559 ***	2.070 **
4			2.883 ***		
5	2.166 **	2.075 **	2.449 **	2.338 **	1.995 **
6				-5.078	
7					-1.572
53	2.954 ***	2.566 ***	3.827 ***	3.727 ***	2.728 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

HIBRIDOS TRES VIAS

L
I
N
E
A
S
H
I
B
R
E
L
E
D
C
O
S
I
O
N
M
A
P
D
L
A
S

	54/1	54/2	54/3	54/6	54/7
1	3.657 ***				
2		0.822			
3			2.927 ***		
4	2.839 ***	1.902 **	2.941 ***	2.590 ***	2.240 **
5	2.363 **	0.409	2.587 ***	1.833 **	1.105
6				-5.797	
7					-1.996
54	5.599 ***	3.627 ***	5.836 ***	5.062 ***	4.065 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
S
H
I
B
E
R
L
E
D
C
O
S
I
O
N
M
A
P
D
L
E
A
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	61/2	61/3	61/4	61/5	61/7
1	4.036 ***	3.927 ***	4.137 ***	3.247 ***	3.281 ***
2	3.538 ***				
3		3.344 ***			
4			3.272 ***		
5				1.579 *	
6	-1.327	-2.330	-0.500	-5.578	-5.358
7					-2.042
61	3.202 ***	2.534 ***	4.067 ***	-0.928	-0.770

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
S
H
I
B
E
R
L
E
D
C
O
S
I
O
N
M
A
P
D
L
E
A
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	62/1	62/3	62/4	62/5	62/7
1	3.033 ***				
2	1.597 *	3.234 ***	2.579 ***	2.241 **	2.214 **
3		3.205 ***			
4			2.738 ***		
5				1.817 **	
6	-4.157	-2.286	-5.009	-5.101	-5.295
7					-1.739
62	-0.058	4.718 ***	2.562 ***	1.414 *	1.343 *

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
E
D
C
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	63/1	63/2	63/4	63/5	63/7
1	3.621 ***				
2		1.133			
3	2.488 ***	0.312	0.284	0.021	1.425 *
4			2.055 **		
5				0.549	
6	-4.778	-5.346	-6.641	-9.209	-6.940
7					-2.744
63	0.693	-2.314	-2.744	-3.691	-1.319

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
E
D
C
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	64/1	64/2	64/3	64/5	64/7
1	3.652 ***				
2		2.947 ***			
3			3.317 ***		
4	2.835 ***	2.907 ***	3.081 ***	2.545 ***	2.260 **
5				1.744 **	
6	-4.114	-4.354	-2.100	-6.974	-6.950
7					-3.494
64	4.898 ***	5.317 ***	5.940 ***	3.791 ***	2.543 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
I
E
D
C
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	65/1	65/2	65/3	65/4	65/7
1	3.932 ***				
2		2.943 ***			
3			2.511 ***		
4				3.135 ***	
5	2.900 ***	2.507 ***	2.327 **	2.999 ***	2.526 ***
6	-2.800	-4.196	-3.477	-2.024	-3.441
7					0.557
65	1.697 *	0.378	-0.056	2.019 **	0.463

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
A
S
H
I
S
B
E
R
L
I
E
D
C
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	71/2	71/3	71/4	71/5	71/6
1	3.853 ***	4.000 ***	3.795 ***	3.861 ***	3.780 ***
2	3.176 ***				
3		3.551 ***			
4			2.966 ***		
5				2.736 ***	
6					-2.335
7	1.373 *	2.622 ***	0.913	1.224	0.781
71	4.082 ***	4.992 ***	3.677 ***	3.639 ***	3.371 ***

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
S
H
I
B
R
I
D
O
S
I
N
M
A
P
L
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	72/1	72/3	72/4	72/5	72/6
1	2.430 **				
2	0.460	0.984	1.713 **	1.628 *	-0.145
3		0.067			
4			2.355 **		
5				1.209	
6					-5.572
7	-6.277	-4.596	-1.623	-3.303	-4.150
72	-1.794	-0.832	0.553	0.273	-1.997

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
S
H
I
B
R
I
D
O
S
I
N
M
A
P
L
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	73/1	73/2	73/4	73/5	73/6
1	2.330 **				
2		-0.880			
3	-0.706	-2.023	-3.817	-0.438	-2.398
4			-0.022		
5				0.134	
6					-6.893
7	-4.507	-4.973	-6.802	-3.617	-5.541
73	-3.679	-4.388	-6.301	-2.858	-4.953

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
A
S
H
I
B
E
R
L
E
D
C
C
I
O
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	74/1	74/2	74/3	74/5	74/6
1	2.893 ***				
2		2.922 ***			
3			2.140 **		
4	2.182 **	2.926 ***	2.718 ***	2.518 ***	2.529 ***
5				1.638 *	
6					-4.748
7	-1.812	0.570	-0.593	-0.902	-1.736
74	0.714	2.497 ***	1.990 **	1.449 *	1.527 *

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
A
S
H
I
B
E
R
L
E
D
C
C
I
O
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	75/1	75/2	75/3	75/4	75/6
1	2.568 ***				
2		0.228			
3			0.016		
4				2.354 **	
5	0.405	-0.129	0.465	1.333 *	2.064 **
6					-2.671
7	-3.245	-3.674	-2.512	-2.209	-0.424
75	-0.471	-1.215	-0.274	1.142	2.529 **

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

L
I
N
E
E
S
H
I
S
B
E
R
L
I
E
D
C
O
I
S
O
I
N
M
A
P
D
L
A
E
S

HIBRIDOS TRES VIAS

	76/1	76/2	76/3	76/4	76/5
1	3.802 ***				
2		2.089 **			
3			3.538 ***		
4				3.011 ***	
5					1.146
6	-3.357	-2.977	-2.263	-1.644	-4.461
7	1.000	-1.035	2.734 ***	1.075	-2.335
76	2.935 ***	0.975	3.775 ***	2.841 ***	0.048

***, ** Significativo al nivel del 1 %, del 5 % o del 10 %, respectivamente.

ABSTRACT

BARTUAL, R., J. I. MARSAL, E. A. CARBONELL, J. C. TELLO Y T. CAMPOS (1991): Genética de la resistencia a *Phytophthora capsici* LEÓN en pimiento. *Bol. San. Veg. Plagas*, 17 (1): 3-124.

Experimental results lead us to conclude that resistance of pepper (*Capsicum annum*) to *Phytophthora capsici* L. is a combination of a specific (or vertical) resistance and a nonspecific (or horizontal) resistance. Crosses among highly susceptible local lines and resistant lines showed that dominance is involved in the inheritance of the trait, the genotype of the susceptible parent having a significant influence on the expression of the resistance.

Finally, the variability among single and three-way crosses derived from lines of pepper selected for resistance to *Phytophthora capsici* was analyzed into statistical-genetic components due to general and specific combining abilities and additive-by-additive epistasis. Indirect evidence of higher order epistasis was also estimated. Epistasis was a principal source of variation. It was correlated with the level of aggressiveness of pathogen. A breeding method such as recurrent selection seems to be the most appropriate to improve resistance to the fungus.

Key words: Aggressiveness, *Capsicum annum*, Components, Genetic effects, Horizontal, Isolates, *Phytophthora*, Recurrent selection, Resistance, Vertical.

REFERENCIAS

ALFARO, A.; VEGH, I., 1971: La «Tristeza» o «Seca» del pimiento producida por *Phytophthora capsici* Leonian. *An. INIA, Ser. Protec. Veg.*, 1: 9-42.
BARTUAL, R.; CAMPOS, T., 1984: Hipótesis sobre la ge-

nética de la resistencia a *Phytophthora capsici* L. en pimiento. V. Jornadas de Mejora de Hortalizas. INIA (Logroño), pp. 238-256.
BOCCAS, B., 1978: *La reproduction sexuée chez les*

- Phytophthora. *Ses voies et quelques-unes de ses conséquences génétiques*. Thèse Doctorat Etat, Orsay, 175 pp.
- BRASIER, C.M., 1975a: Stimulation of sex-organ formation in *Phytophthora* by antagonistic species of *Trichoderma*. I. The effect *in vitro*. *New Phytologist*, **74**: 183-194.
- BRASIER, C.M., 1975b: Stimulation of sex organ formation in *Phytophthora* by antagonistic species of *Trichoderma*. II. Ecological implications. *New Phytologist*, **74**: 198.
- CAMPOS, T.; BARTUAL, R., 1984: Evaluación de la resistencia a *Phytophthora capsici* L. de once cultivares de pimiento. V Jornadas de Mejora de Hortalizas. INIA (Logroño), pp. 219-237.
- CASTELLANI, E.; SERRA, F., 1957: Prove de desinfezione del terreno con acuprici per la lotta control la cancrena pedale del peperone. *Notiz. Mal. Pianta*, pp. 137-140.
- CASTELLANI, E., 1962: Problemi fitopatologici della coltura del peperone. *Atti Conv. int. Coltura Peperone*. Torino, Asti, pp. 211-226.
- CARBONELL, E. A.; NYQUIST, W. E.; BELL, A. E., 1983: Sex-linked and maternal effects in the Eberhart-Gardner general genetics model. *Biometrics*, **39**: 607-619.
- CARBONELL, E. A.; FREY, J. J.; BELL, A. E., 1985: Estimation of maternal, sex-linked and additive x additive epistatic gene effects for body size of *Tribolium*. *Theor. and Appl. Genetics*, **70**: 133-137.
- CLERJEAU, M., 1973: Une nouvelle maladie du collet du melon due a *Phytophthora nicotianae* Br. de H. var. *parasitica* (Dastur) Waterh. et *Phytophthora capsici* Leon. *Actes Académie d'Agriculture de France*, pp. 54-58.
- CLERJEAU, M.; PITRAT, M.; NOURRISEAU, J. G., 1976: La résistance du piment (*Capsicum annuum*) à *Phytophthora capsici* IV. Etude de l'agressivité de divers isolats au niveau des feuilles, de tiges et du collet des plantes sensibles et résistantes. *Ann. Phytopathol.* **8**(4): 411-423.
- CLERJEAU, M.; LATERROT, H.; LECOQ, H.; PITRAT, M., 1981: Orientations actuelles de la sélection de variétés résistantes aux maladies chez les plantes maraichères. *Agronomie*, **1**(1): 41-48.
- DAY, P. R., 1974: *Genetics of host-parasite interaction*. W. H. Freeman, San Francisco, 238 pp.
- DELANUY, M., 1970: Contribution à l'étude de la variation chez quelques espèces de *Phytophthora*. Thèse 3ème. Cycle. Université Clermont-Ferrand, 98 pp.
- DI SAN LIO, M.; LUCAS, J. A.; CACCIOLA, S. O.; PERROTA, G., 1989: Electrophoresis as a tool for identifying *Phytophthora* species. *En Conference on Phytophthora diseases of citrus and other crops in the Mediterranean area*. Palermo, 18-22 April (abstracts).
- DUNNETT, C. W., 1955: A multiple comparisons procedure for comparing several treatments with a control. *Jour. Amer. Statist. Ass.*, **50**: 1.096-1.121.
- EBERHART, S. A.; RUSSELL, W. A.; PENNY, L. H., 1964: Double cross hybrid prediction in maize when epistasis is present. *Crop Science*, **4**: 363-366.
- EBERHART, S. A.; GARDNER, C. O., 1966: A general model for genetic effects. *Biometrics*, **22**(4): 864-881.
- EBERHART, S. A. *et al.*, 1966: Epistatic and other genetic variances in two varieties of maize. *Crop Science*, **6**: 275-280.
- EBERHART, S. A.; HALLAUER, A. R., 1968: Genetic effects for yield in single, three-way, and double-cross maize hybrids. *Crop Science*, **8**: 377-379.
- ECHANDI, E., 1971: *Manual de laboratorio para fitopatología general*. Ed. Herrero Hnos. S. A. México.
- EENINK, A. H., 1976: Genetics of host-parasite relationships and uniform and differential resistance. *Neth. J. Pl. Path.* **82**: 133-145.
- ERWIN, D. C., 1983: Variability within and among species of *Phytophthora*. *En Phytophthora: Its Biology, Taxonomy, Ecology and Pathology*. Ed. D. C. Erwin, S. Bartnicki-García, P. H. Tsao, pp. 149-166. *Am. Phytopathol. Soc. St. Paul. N. Y.*
- FLOR, H. H., 1955: Host-parasite interaction in flax rust, its genetics and other implications. *Phytopathol.*, **45**: 680-685.
- 1971: Current status of the gene-for-gene concept. *A Rev. Phytopathology*, **9**: 275-296.
- FREZZI, M. J., 1950: Las especies de *Phytophthora* en la Argentina. *Rev. Invest. Agric.*, **4**: 47-133.
- GARCÍA SOLANO, J., 1978: Prospección de *Phytophthora capsici* LEÓN, en el pimiento Nora de la Región Murciana. Trabajo fin carrera. UPV-EUITA. Orihuela (Alicante), 30 pp.
- GARCÍA, M.; CAMPOS, T.; CHULIA, M., 1981: Ensayo sobre prevención contra *Phytophthora capsici* en pimiento y berenjena. *Inf. Téc. SEA*, 13 pp.
- GIL, R., 1988: *Resistencia a Phytophthora capsici* LEÓN en pimiento. Tesis doctoral, UPV, 369 pp.
- GRIFFING, B., 1956: Concept of general and specific combining ability in relation of diallel crossing systems. *Australian Jour. Biol. Sci.* **9**: 463-493.
- HOOKE, A. L.; SAXENA, K. M. S., 1971: Genetics of disease resistance in plants. *Annu. Rev. Genet.*, **5**: 407-424.
- JOHNSON, R., 1981: Durable resistance: Definition of, genetic control, and attainment in plant breeding. *Phytopathology*, **71**(6): 567-568.
- KIMBLE, K. A.; GROGAN, R. G., 1960: Resistance to *Phytophthora* root rot in pepper. *Plant Disease Reporter*, **44**(11): 872-873.
- KOMMENDAHL, T.; CHRISTENSEN, J. J.; FREDERIKSEN, R. A., 1970: A half century of research in Minnesota on flax wilt caused by *Fusarium oxysporum*. *Tech. Bull. Min. Agric. Str.*, **272**: 35.
- LACASA, A., 1989: Comunicación personal.
- LEGAZ, C., 1985: Caracterización de cepas de *Phytophthora capsici* aisladas del litoral mediterráneo, con vistas a su utilización en programas de introducción de resistencia en pimiento. Trabajo final de carrera. UPV-ETUIA. Orihuela (Alicante), 166 pp.
- LE GRAND-PERNOT, F., 1986: Quelques réflexions sur les sources de variations d'isolats A1 de *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. *Agronomie*, **6**(4): 321-324.
- MAIA, N.; VERNARD, P.; LAVRUT, F., 1976: Etudes des divisions mitotiques et méiotiques du cycle de *P. capsici*. *Ann. Phytopathol.*, **8**(2): 141-146.

- MALAGUTI, G.; PONTIS, R. E., 1950: *Phytophthora capsici* en Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría. División de Fitopatología. Venezuela, 13 pp.
- MESSIAEN, C.M.; MAISON, P.; MIGLIORI, A., 1963: Le virus 1 du concombre dans le Sud-Est de la France. *Phytophthol. Médit.*, 2: 251-260.
- MESSIAEN, C.M.; LAFON, R., 1970: *Les maladies des plantes maraichères*. INRA (Paris), 441 pp.
- MOLOT, P. M.; MAS, P.; RICCI, P., 1982: La résistance du piment (*Capsicum annuum*) à *Phytophthora capsici*. IX. Distribution spacio-temporelle du capsidiol dans les tiges infectées. *Agronomie*, 2(9): 865-869.
- MOLOT, P. M.; MAS, P., 1983: La résistance du piment (*Capsicum annuum* L.) à *Phytophthora capsici* LEON. X. Influence de la température sur l'accumulation du capsidiol et les variations de l'induction de résistance. *Agronomie*, 3(1): 39-44.
- NASS, H. A., et al., 1981: The residual effects of some defeated powdery mildew resistance genes in isolines of winter wheat. *Phytopathology*, 71: 1315-1318.
- NELSON, R. R., 1975: Horizontal resistance in plants: concepts, controversies and applications. En I. E. Galvez (ed.), Proceedings of the seminar on horizontal resistance to the blast disease of rice, pp. 1-20. CIAT publications, series C.E.-9, Cali, Colombia.
- 1978: Genetics of horizontal resistance to plant disease. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 16: 359-378.
- NEWHOOK, F. J.; WATERHOUSE, G. M.; STAMPS, D. J., 1978: Tabular key to the species of *Phytophthora* de Bary. *Mycological papers*, pp. 143.
- NOON, J. P.; HICKMAN, C. J., 1974: Oospore production by a single isolate of *Phytophthora capsici* in the presence of chloroneb. *Can. J. Bot.*, 52: 1591-1595.
- NWAGA, D.; RICCI, P., 1989: Methods for identifying and differentiating *Phytophthora* spp. In: Conference on *Phytophthora* diseases of citrus and other crops in the Mediterranean area. Palermo, 18-22 abril (Abstracts).
- ORTUÑO, A.; PARRA, M.; CÁNOVAS, F. L.; HERNÁNDEZ, A., 1972: La Fusariosis de pimiento para pimentón e influencia del maneb en el cultivo y producción de esta solanácea. *IOATS-CEBAS*, 60 pp.
- PALAZÓN, C. F.; GIL, R.; PALAZÓN, I. J., 1977: Contribución al estudio de la enfermedad conocida como «Tristeza» o «Seca» del pimiento. *Publ. CRIDA 03* (Zaragoza), 20 pp.
- PALAZÓN, C. F.; PALAZÓN, I.; SIMÓN, J.; LLOP, E., 1981: Estudio de las posibilidades de los modernos productos anti-mildiu para el control de *Phytophthora capsici* LEON en pimiento. *Hoja Técnica INIA*, 34: 14 pp.
- PALAZÓN, C. F., 1988: Estudio de los posibles métodos de control de la «Tristeza» o «Seca» del pimiento. Tesis doctoral, UPV, 231 pp.
- PARLEVLIET, J. E., 1977: Plant pathosystems: An attempt to elucidate horizontal resistance. *Euphytica*, 26: 553-556.
- PARLEVLIET, J. E., 1983: Can horizontal resistance be recognize in the presence of vertical resistance in plants exposed to mixture of pathogen races? *Phytopathology*, 73(3): 379.
- PARLEVLIET, J. E.; ZADOKS, J. C., 1977: The integrated concept of disease resistance; a new view including horizontal and vertical resistance in plants. *Euphytica*, 26: 5-21.
- PARLEVLIET, J. E.; VAN OMMEREN, A., 1988: Accumulation of partial resistance in barley to barley rust and powdery mildew through recurrent selection against susceptibility. *Euphytica*, 37(3): 261-274.
- PERSON, C.; SINDHU, G., 1971: Genetics of host-parasite interrelationships. En *Mutation breeding for disease resistance*, IAEA, Viena, pp. 31-38.
- POCHARD, E., 1966: Données expérimentales sur la sélection du Piment (*Capsicum annuum* L.). *Ann. Amélior. Plantes*, 16(2): 185-197.
- POCHARD, E.; CHAMBONNET, D., 1972: Méthodes de sélection du piment pour la résistance au *Phytophthora capsici* et au virus du concombre. 1st. Eucarpia Meeting on Capsicum. Università di Torino. Septiembre 1971, pp. 270-281.
- POCHARD, E.; CLERJEAU, M.; PITRAT, M., 1976: La résistance du piment, *Capsicum annuum* L. a *Phytophthora capsici* LEON I. Mise en évidence d'une induction progressive de la résistance. *Ann. Amélior. Plantes*, 26(1): 35-50.
- POCHARD, E.; DAUBEZE, A. M., 1980: Recherche et évaluation des composantes d'une résistance polygénique: la résistance du Piment à *Phytophthora capsici*. *Ann. Amélior. Plantes*, 80: 377-398.
- POLACH, F. J.; WEBSTER, R. F., 1972: Identification of strains and inheritance of pathogenicity in *Phytophthora capsici*. *Phytopathology*, 62(1): 20-26.
- PONCHET, J.; RICCI, P.; ANDREOLI, C.; AUGÉ, G., 1972: Méthodes sélectives d'isolement du *Phytophthora nicotianae* var. *parasitica* (Dastur) Waterh. à partir du sol. *Ann. Phytopathol.*, 4: 97-108.
- REDONDO, E., 1974: Estudio preliminar en la obtención de posibles plantas diferenciales para agrupar las razas patogénicas del hongo *Phytophthora capsici* Leonian. Tesis M. C. Escuela Nacional de Agricultura. Colegio de Postgraduados. 52 pp. (Citado por GUERRERO y LABORDE, 1980).
- REEVES, R. J.; JACKSON, R. M., 1974: Stimulation of sexual reproduction in *Phytophthora* by damage. *J. Gen. Microbiol.*, 84: 303-310.
- REIFSCHNEIDER, F. J. B.; CAFE-FILHO, A. C.; REGO, A. M., 1986b: Factors affecting expression of resistance in pepper (*Capsicum annuum*) to blight caused by *Phytophthora capsici* in screening trials. *Plant Pathology*, 35: 451-456.
- RICCI, P., 1989: Comparative characterization of *Phytophthora* spp. pathogenic to citrus. En Conference on *Phytophthora* diseases of citrus and other crops in the Mediterranean area. Palermo, 18-22 abril (Abstracts).
- ROBINSON, R. A., 1976: *Plant pathosystems*. Springer Verlag, Berlin, 184 pp.
- SATOUR, M. M.; BUTLER, E. E., 1967: A root and crown rot tomato caused by *Phytophthora capsici* and *Phytophthora parasitica*. *Phytopathology*, 57: 510-515.
- SATOUR, M. M.; BUTLER, E. E., 1968: Comparative morfological and physiological studies on the progenies from intraspecific matings of *Phytophthora capsici*. *Phytopathology*, 58: 183-192.
- SAVAGE, E. J.; CLAYTON, C. W.; HUNTER, J. H.; BREN-

- NEMAN, J. A.; LAVIOLA, C.; GALLEGLY, M. E., 1968: Homothallism, heterothallism, and interspecific hybridization in the genus *Phytophthora*. *Phytopathology*, **58**: 1004-1021.
- SHEPHERD, C. J.; PRATT, B. H., 1973: Separation of two ecotypes *Phytophthora deschleri* Tucker occurring in Australian native forest. *Aust. J. Biol. Sci.*, **26**: 1095-1107.
- SIMONS, M. D., 1972: Polygenic resistance to plant disease and its use in breeding resistant cultivars. *J. Environ. Qual.*, **1**: 232-240.
- SMITH, P. G.; KIMBLE, K. A.; GROGAN, R. G.; MILLET, A. H., 1967: Inheritance of resistance in peppers to *Phytophthora* root rot. *Phytopathology*, **57**: 377-379.
- SNEDECOR, W. G.; COCHRAN, G. W., 1971: *Statistical methods*. The Iowa State University Press, 593 pp.
- SPRAGUE, G. F.; TATUM, L. A., 1942: General and specific combining ability in single crosses of corn. *J. Amer. Soc. Agron.*, **34**: 923-932.
- SPRAGUE, G. F.; RUSSELL, W. A.; PENNYL, H.; HORNBER, T. W.; HANSON, W. D., 1962: Effects of epistasis on grain yield of maize. *Crop Science*, **2**: 205-208.
- STEEL, R. G. D.; TORRIE, J. H., 1985: *Bioestadística: Principios y Procedimientos*. Mc-Graw-Hill, 622 pp.
- STUBER, C. W.; WILLIAMS, W. P.; MOLL, R. H., 1973: Epistasis in maize (*Zea mays* L.). 3. Significance in predictions of hybrid performances. *Crop Science*, **13**: 200.
- TELLO, J. C., 1984: Enfermedades criptogámicas en hortalizas. Comunicaciones INIA, *Serie Prot. Veg.*, **22**: 342 pp.
- TELLO, J. C.; GARCÍA, M., 1977: Prospección de enfermedades micológicas en plantas hortícolas (tomate, pimiento, melón, sandía y judía). Publicación de la 7.ª división agraria: 28 pp.
- TELLO, J. C.; LACASA, A.; COSTA, J.; GARCÍA MOYA, J.; CAMPOS, T., 1978: La importancia del diagnóstico en el control de las enfermedades micológicas del pimiento. *Diario La Verdad*. Murcia (19/2/1978), 30.
- TUCKER, C. M., 1931: Taxonomy of the genus *Phytophthora* de Bary. *Mo. Agric. Exp. Stn. Res. Bull.*, **133**: 208 pp.
- TUSET, J. J., 1973: La «tristeza» o «podredumbre de pie», una enfermedad importante del pimiento. *Tria*, **219**: 44-47.
- VAN DER PLANK, J. E., 1963: *Plant diseases: Epidemics and control*. Academic Press, New York and London, 349 pp.
- 1968: *Disease resistance in plants*. Academic Press, New York and London. 216 pp.
- 1975: *Principles of plant infection*. Academic Press, New York, San Francisco and London. 349 pp.
- 1978: *Genetic and molecular basis of plant pathogenesis*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 167 pp.
- WATERHOUSE, G. M., 1963: Key to the species of *Phytophthora* de Bary. *Mycological papers*, n.º 92.
- WATERHOUSE, G. M.; NEWHOOK, F. J.; STAMPS, D. J., 1983: Present criteria for classification of *Phytophthora*. En *Phytophthora: Its Biology, Taxonomy, Ecology and Pathology*. Ed. D. C. Erwin, S. Bartnicki-García, P. H. Tsao, pp. 139-148. Am. Phytopathol. Soc. St. Paul, N. Y.
- ZENTMYER, G. A., 1952: A substance stimulating sexual reproduction in *Phytophthora cinnamomi*. *Phytopathology*, **42**: 24.