

# TIEMPO DE INOCULACIÓN Y NIVEL DE INÓCULO, FACTORES DETERMINANTES PARA EL ROMPIMIENTO DE RESISTENCIA A *PHYTOPHTHORA CAPSICI* INDUCIDO POR *NACOBBUS ABERRANS* EN CHILE (*CAPSICUM ANNUUM*)<sup>1</sup>

F. Trujillo-Viramontes<sup>2</sup>, E. Zavaleta-Mejía<sup>2,3</sup>, R. I. Rojas-Martínez<sup>2</sup>, y J. Lara<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Los editores reconocen que las especies de *Phytophthora* pertenecen a Stramenopila. Por simplicidad, permitiremos que los autores se refieran a *Phytophthora capsici* como a un hongo. The Editors recognize that *Phytophthora* spp. have been designated as stramenopiles. For the sake of fluency, we will allow for the authors to refer to *Phytophthora capsici* as a fungus. <sup>2</sup>Instituto de Fitosanidad, Colegio de Postgraduados, 56230 Montecillo, Edo. de México, México, <sup>3</sup>corresponding author zavaleta@colpos.mx

---

## RESUMEN

Trujillo-Viramontes, F., E. Zavaleta-Mejía, R. I. Rojas-Martínez, y J. Lara. 2005. Tiempo de inoculación y nivel de inóculo, factores determinantes para el rompimiento de resistencia a *Phytophthora capsici* inducido por *Nacobbus aberrans* en Chile (*Capsicum annuum*). *Nematropica* 35:37-44.

El presente estudio tuvo por objetivos conocer cuáles son los niveles mínimos de inóculo tanto de *Nacobbus aberrans* como de *Phytophthora capsici* para que se produzca el fenómeno de rompimiento de resistencia a *P. capsici* en Chile (*Capsicum annuum*) cv CM-334, y el tiempo mínimo requerido para que las plantas resistentes de Chile se comporten como susceptibles a *P. capsici* después de la inoculación con el nematodo. En uno de los experimentos, la muerte de las plantas inoculadas con  $3 \times 10^5$  zoosporas de *P. capsici* ocurrió con un inóculo de 2000 y 3000 J<sub>2</sub> de *N. aberrans* 21 días post-inoculación con el nematodo (57 y 71% de mortalidad, respectivamente). En otro ensayo, las plantas de Chile CM-334 inoculadas con 2000 J<sub>2</sub> de *N. aberrans* murieron cuando se inocularon con 3 y  $6 \times 10^5$  zoosporas de *P. capsici* por planta (50 y 70% de mortalidad, respectivamente). El Chile CM-334 inoculado con 2000 J<sub>2</sub> del nematodo y  $3 \times 10^5$  zoosporas del hongo mostró susceptibilidad a *P. capsici* (40% mortalidad) cuando la inoculación con el hongo se realizaba 21 y 28 días post-inoculación del nematodo.

*Palabras clave:* falso nematodo del nudo radical, marchitez del Chile, *Capsicum annuum*, resistencia, interacción.

---

## ABSTRACT

Trujillo-Viramontes, F., E. Zavaleta-Mejía, R. I. Rojas-Martínez, and J. Lara. 2005. Inoculation time and inoculum density are determining factors in induction of breaking of resistance to *Phytophthora capsici* in chili pepper (*Capsicum annuum*) by *Nacobbus aberrans*. *Nematropica* 35:37-44.

Investigations were undertaken to determine the minimum inoculum density of *Nacobbus aberrans* required for breaking resistance to *Phytophthora capsici* in chili pepper (*Capsicum annuum*) cv CM-334, and the minimum time needed after nematode inoculation for CM-334 plants to become susceptible to *P. capsici*. In one experiment, the death of the plants inoculated with  $3 \times 10^5$  zoospores of *P. capsici* occurred when inoculated with 2000 and 3000 J<sub>2</sub> of *N. aberrans* 21 days post-inoculation with the nematode (57 and 71% mortality, respectively). In another experiment, CM-334 plants inoculated with 2000 J<sub>2</sub> of the nematode died when inoculated with 3 and  $6 \times 10^5$  zoospores of *P. capsici* per plant (50 and 70% mortality, respectively). CM-334 plants inoculated with 2000 J<sub>2</sub> of the nematode and  $3 \times 10^5$  zoospores of the fungus became susceptible to *P. capsici* (40% mortality) when the fungus was inoculated 21 and 28 days post-nematode inoculation.

*Key words:* false root-knot nematode, *Phytophthora* blight, resistance, interaction.

## INTRODUCCIÓN

El chile (*Capsicum annuum* L.) es una de las hortalizas de gran importancia económica y social en México. El rendimiento del cultivo en México y en el mundo es afectado por una serie de plagas y enfermedades, entre las cuales se destaca la enfermedad conocida como "Marchitez del chile" causada por *Phytophthora capsici* Leonian (Redondo, 1979). El control de la Marchitez del chile se realiza principalmente por medio de fungicidas (Parra y Ristaino, 2001) y prácticas culturales (Ristaino, 1991). No obstante, la mejor forma de controlar esta enfermedad sería mediante el uso de variedades resistentes (Walker y Bosland, 1999). En México, se han desarrollado algunos materiales de chile resistentes a *P. capsici* (Guerrero-Moreno y Laborde, 1980). De estos materiales, CM-334 (previamente reportado como CM-34 por Vargas *et al.*, 1996) ha mostrado un alto grado de resistencia al hongo en diferentes partes del mundo, aun cuando se inocula con las cepas más virulentas de *P. capsici* (Guerrero-Moreno y Laborde, 1980; Fernández-Pavía, 1997; Kobori *et al.*, 2000). Sin embargo, CM-334 se comportó como susceptible a *P. capsici* al ser inoculado previamente con *Nacobbus aberrans* Thorne y Allen (Vargas *et al.*, 1996). Con frecuencia, variedades de plantas resistentes a ciertos hongos del suelo se comportan como susceptibles cuando previamente han sido infectadas por nematodos fitoparásitos que inducen en sus hospedantes la formación de células gigantes o sincicios, como *Meloidogyne* spp. y *Nacobbus* spp., y los formadores de quistes, *Heterodera* spp. y *Globodera* spp. (Powell y Nusbaum, 1960; Taylor, 1990; France y Abawi, 1994; Moroz y Hussey, 1996; Vargas *et al.*, 1996). La formación de sitios de alimentación ocasionada por estos nematodos resulta de una interacción

compleja entre el patógeno y la planta hospedante, en la cual el nematodo altera los patrones de expresión génica de las células de la planta destinadas a constituir el sitio de alimentación (Davis *et al.*, 2000; Opperman *et al.*, 1994). Se ha sugerido que la reprogramación génica del hospedante inducida por el nematodo puede explicar en parte el fenómeno de rompimiento de resistencia por nematodos agalladores (Zavaleta-Mejía, 2002).

Con el propósito de contribuir al conocimiento de la inducción de susceptibilidad a *P. capsici* en chile CM-334 por el nematodo *N. aberrans*, la presente investigación tuvo por objetivos conocer cuál es el nivel mínimo de inóculo de *N. aberrans* y de *P. capsici* requerido para que se produzca el fenómeno de rompimiento de resistencia en chile CM-334; y en segundo lugar, el tiempo mínimo necesario para que plantas resistentes de chile se comporten como susceptibles a *P. capsici* después de la inoculación con *N. aberrans*. El conocimiento que se genere tendrá aplicación en estudios sobre el fenómeno de rompimiento de resistencia en la interacción chile CM-334-*N. aberrans*-*P. capsici* a nivel molecular, para los que se requiere establecer las condiciones experimentales en las que el fenómeno sea reproducible.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Material vegetal*

Las plantas de chile se obtuvieron a partir de semillas de CM-334 y Joe E. Parker (JEP), resistente y susceptible a *P. capsici*, respectivamente. El cultivar susceptible se utilizó como referencia de la virulencia del hongo en todos los ensayos. Las semillas se desinfectaron con hipoclorito de sodio (1%) durante 3 min, se pasaron a agua destilada estéril y se dejaron embeber durante 24 hr. Al cabo de este tiempo, las

semillas se enjuagaron con agua destilada estéril, se eliminó el exceso de agua y pusieron a germinar en cajas Petri estériles con papel absorbente estéril humedecido con una solución de Clorafen<sup>MR</sup> (cloramfenicol) y Captan<sup>MR</sup> [Cis-N((triclorometil)tio)-4 ciclohexen-1,2 dicarboximida] al 1% en agua, e incubaron a  $28,8 \pm 1^\circ\text{C}$ . Las semillas germinadas se transfirieron a macetas de plástico con  $150\text{ cm}^3$  de arena de río pasteurizada, y se colocaron tres semillas por maceta. Las macetas se mantuvieron en cámaras de crecimiento a una temperatura de  $27 \pm 3^\circ\text{C}$ , y un fotoperiodo de 14 horas, con una intensidad lumínica de 6.768 lux (luz fluorescente). Cada maceta se fertilizó con 0,05 g de Nitrofoska<sup>MR</sup> cada 25 días.

#### *Producción de inóculo e inoculación con N. aberrans*

Se extrajeron masas de huevos de raíces agalladas de tomate cultivadas en suelo infestado con el nematodo y se colocaron en frascos con agua estéril con captan y cloramfenicol al 1%. Para obtener las larvas de segundo estadio ( $J_2$ ), se prepararon cajas Petri conteniendo 20 ml de agua destilada estéril con captan y cloramfenicol al 1% y una malla de acero inoxidable revestida en su parte superior con papel filtro y sobre el cual se colocaron las masas de huevos para inducir su eclosión. Las cajas se incubaron a  $28,8 \pm 1^\circ\text{C}$  y los  $J_2$  emergidos se colectaron cada 2 días, en tres ocasiones. Las plantas de chile se inocularon con *N. aberrans* añadiendo una suspensión de  $J_2$  en el cuello de la planta cuando éstas tenían cuatro hojas verdaderas.

#### *Producción de inóculo e inoculación con P. capsici*

La cepa 6413 de *P. capsici* (obtenida de la Universidad de Nuevo México) fue cultivada en medio V8 (composición o referencia) durante 25 a 30 días, al cabo de los

cuales, el medio con crecimiento micelial se fragmentó en cuatro segmentos y cada uno de ellos se transfirió a una caja Petri de 9 cm de diámetro esterilizada conteniendo 20 ml de agua destilada estéril para inducir la formación de esporangios. Las cajas se incubaron a  $28,8 \pm 1^\circ\text{C}$  durante 7 días, y al término de los mismos se transfirieron a un refrigerador a  $11^\circ\text{C}$  durante 30 min para inducir la liberación de las zoosporas. Las zoosporas se cuantificaron con un hematocitómetro. La inoculación con el nematodo y el hongo se hizo de forma secuencial, primero se inoculó el nematodo, y el hongo 21 días después. Para favorecer la infección por el hongo, las macetas se inundaron con agua destilada estéril durante 24 hr previamente a la inoculación con *P. capsici*. Transcurrido este tiempo, se añadió la suspensión de zoosporas alrededor del cuello de la planta, y las macetas se drenaron 24 hr después. En cada uno de los ensayos realizados en este estudio, se incluyó chile JEP como testigo susceptible sin el nematodo, pero inoculado con  $3 \times 10^5$  zoosporas como referencia de la virulencia del hongo. Este nivel de inóculo de *P. capsici* causa la muerte de las plantas susceptibles en un lapso de 3 a 4 días. Este testigo susceptible no fue considerado en el análisis estadístico de los datos.

#### *Determinación del nivel mínimo de inóculo de N. aberrans*

Se establecieron cuatro niveles de inóculo de *N. aberrans*, 1000, 1500, 2000 y 3000  $J_2$  por planta, y se mantuvo fijo el nivel de inóculo de *P. capsici* en  $3 \times 10^5$  zoosporas por planta. Se incluyeron plantas CM-334 sin nematodo, pero inoculadas con  $3 \times 10^5$  zoosporas por planta, como testigo resistente, además del testigo susceptible mencionado anteriormente. Cada tratamiento consistió de siete macetas (repeticiones) con tres plantas de chile cada una. El diseño experimental fue completamente al

azar. Se registró el número de plantas muertas realizando observaciones diariamente durante un periodo de 75 días. Se consideró la muerte de las plantas como el criterio indicativo del fenómeno de rompimiento de resistencia a *P. capsici* en virtud de los hallazgos de Fernández-Pavia (1997), quien encontró que el chile CM-334 es infectado y colonizado por *P. capsici*, pero la colonización se detiene finalmente y la planta no sucumbe, como ocurre con las plantas susceptibles.

#### *Determinación del nivel mínimo de inóculo de P. capsici*

Se probaron cuatro niveles de *P. capsici*: 2, 2,5, 3 y  $6 \times 10^5$  zoosporas por planta, y se mantuvo fijo el nivel de inóculo de *N. aberrans* en 2000 J<sub>2</sub> por planta. También se incluyeron plantas de CM-334 sin nematodo, pero inoculadas con  $3 \times 10^5$  zoosporas por planta, como testigo resistente y plantas del testigo susceptible. La obtención y establecimiento de las plantas de chile, la preparación del inóculo de ambos patógenos, la inoculación y la evaluación del experimento se hicieron de manera similar a la descrita previamente, excepto que se prepararon cinco macetas con tres plantas de chile cada una. El experimento se repitió una vez y los datos de ambos experimentos se combinaron y sometieron a un solo análisis estadístico.

#### *Tiempo mínimo requerido para que se produzca el rompimiento de resistencia posteriormente a la inoculación con N. aberrans*

Una vez determinados los niveles mínimos de inóculo del nematodo y del hongo para que se produzca el rompimiento de la resistencia, se estableció un experimento en el que las plantas resistentes de chile se inocularon con 2000 J<sub>2</sub> de *N. aberrans* y  $3 \times 10^5$  zoosporas del hongo, las cuales se aplicaron a los 7, 14, 21 y 28 días post-inocu-

lación con el nematodo. También se incluyeron plantas de CM-334 sin nematodo, pero con hongo, como testigo resistente, y el testigo susceptible. El número de macetas por tratamiento fue de cinco, con tres plantas de chile cada una. El establecimiento y evaluación del experimento se realizó de forma similar a la anteriormente descrita, se repitió una vez, y los datos de ambos experimentos se combinaron y sometieron a un solo análisis estadístico.

#### *Análisis estadístico*

Los datos obtenidos en cada experimento se sometieron a un análisis de varianza no paramétrico basado en rangos de Conover e Iman (1981) con la metodología propuesta por Eskridge (1995). Cuando el análisis indicó diferencias significativas entre tratamientos, se procedió a realizar la comparación de medias mediante la prueba de Tukey. En los cuadros, se muestran los datos originales sin transformación a rangos.

## RESULTADOS

Las plantas de chile del genotipo susceptible (JEP) a *P. capsici* mostraron flacidez de las hojas 24 hr después de la inoculación con el hongo. Las primeras plantas muertas se observaron a las 72 hr, y se registró una mortalidad del 100% a las 96 hr post-inoculación. Ninguna de las plantas resistentes de chile CM-334 inoculada solamente con el hongo mostró síntomas de la enfermedad causada por *P. capsici*. Estos resultados se observaron consistentemente en todos los ensayos realizados.

#### *Determinación del nivel mínimo de inóculo de N. aberrans*

En los tratamientos cuyas plantas fueron inoculadas con el nematodo y el hongo, hubo diferencias ( $\alpha \leq 0.05$ ) en el

número de plantas muertas, dependiendo de la cantidad de  $J_2$  con que fueron inoculadas (Cuadro 1). Así, en los tratamientos donde se inocularon 1000 y 1500  $J_2$  de *N. aberrans* por planta no se detectaron diferencias con respecto al testigo (0% de plantas muertas); en contraste, niveles de inóculo de 2000 y 3000  $J_2$  ocasionaron una mortalidad del 57 y 71%, respectivamente. La muerte de las plantas ocurrió entre los 14 y 20 días post-inoculación con el hongo. Estos resultados sugieren que se requiere un nivel mínimo de inóculo de *N. aberrans* de 2000  $J_2$  por planta para que el chile resistente CM-334 se comporte como susceptible a *P. capsici*.

*Determinación del nivel mínimo de P. capsici*

Los resultados mostraron que las plantas de chile CM-334, inoculadas previamente con 2000  $J_2$  de *N. aberrans*, muestran susceptibilidad al hongo a partir de  $3 \times 10^5$  zoosporas por planta, ya que murieron el 50% de las plantas inoculadas (Cuadro 2). Cuando las plantas se inocularon con  $6 \times 10^5$  zoosporas, el porcentaje de plantas muertas incrementó al 70%. Sin embargo, no hubo diferencia ( $\alpha \leq 0.05$ ) entre el número de plantas muertas ocasionadas por  $3 \text{ ó } 6 \times 10^5$  zoosporas de *P. capsici*. Nive-

les de  $2 \text{ ó } 2,5 \times 10^5$  zoosporas por planta no causaron la muerte de las plantas infectadas con el nematodo (Cuadro 2).

*Tiempo mínimo requerido para que se produzca el rompimiento de resistencia posteriormente a la inoculación con N. aberrans*

Las plantas de chile CM-334 resistentes a *P. capsici* inoculadas con 2000  $J_2$  del nematodo y  $3 \times 10^5$  zoosporas del hongo mostraron susceptibilidad a *P. capsici* solamente cuando la inoculación con el hongo se realizaba 21 y 28 días post-inoculación con el nematodo (40% de mortalidad) (Cuadro 3).

DISCUSIÓN

El rompimiento de la resistencia a *P. capsici* en chile CM-334, expresado como muerte de las plantas, ocurrió cuando éstas se inocularon con un mínimo de 2000  $J_2$  de *N. aberrans*, y  $3 \times 10^5$  zoosporas del hongo por planta 21 días post-inoculación con el nematodo. Estos resultados sugieren que a partir de este nivel de inóculo de *N. aberrans* y tiempo posterior a la inoculación del mismo, es cuando se pueden inducir los cambios metabólicos y fisiológicos necesarios en la raíz del hos-

Cuadro 1. Influencia del nivel de inóculo de *Nacobbus aberrans* sobre el rompimiento de la resistencia a *Phytophthora capsici* en plantas de chile CM-334, 21 días después de la inoculación con  $3 \times 10^5$  zoosporas del hongo por planta.

Juveniles/planta	Plantas muertas
0*	0 b
1000	0 b
1500	0 b
2000	12 a
3000	15 a
Coefficiente de variación	31,5

Los valores corresponden a la media de siete macetas, cada una con tres plantas. Valores con la misma letra no son diferentes (Tukey,  $\alpha \leq 0.05$ ). El inóculo del nematodo y del hongo se aplicó por planta.

\*Plantas resistentes inoculadas con el hongo, pero sin el nematodo.

Cuadro 2. Influencia del nivel de inóculo de *Phytophthora capsici* en el rompimiento de la resistencia en plantas de chile CM-334 inoculado con 2000 juveniles de *Nacobbus aberrans* por planta 21 días antes de la inoculación con el hongo.

Zoosporas × 10 <sup>5</sup> /planta	Plantas muertas
Testigo <sup>1</sup>	0 b
2	0 b
2,5	0 b
3	15 a
6	21 a
Coefficiente de variación	31,3

El inóculo del nematodo y del hongo se aplicó por planta. Los valores corresponden a la media de 10 macetas, cada una con tres plantas. Valores seguidos por la misma letra no son diferentes (Tukey,  $\alpha \leq 0.05$ ).

<sup>1</sup>Plantas resistentes de CM-334 inoculadas con  $3 \times 10^5$  zoosporas/planta, pero sin el nematodo.

pedante para convertirla en un sustrato adecuado para el establecimiento y desarrollo exitoso de *P. capsici*.

El periodo de 21 días coincide con la aparición de hembras inmaduras responsables de inducir los sitios especializados de alimentación para el nematodo. La presencia de este estadio se registró a los 23 días posteriores a la inoculación con J<sub>2</sub> de *N. aberrans* en plantas de remolacha mantenidas a 25°C (Inserra *et al.*, 1983). Nuestros experimentos se realizaron a una temperatura muy similar a la utilizada por Inserra

*et al.* (1983); aunque ligeramente más alta ( $27 \pm 3^\circ\text{C}$ ), lo que pudo haber acelerado el desarrollo de hembras inmaduras.

El conocimiento generado en la presente investigación será de gran utilidad en estudios enfocados a entender el fenómeno de rompimiento de resistencia en el modelo CM-334-*P.capsici*-*N.aberrans* a nivel molecular (Zavaleta-Mejía, 2002), pues de esta manera se podrá tener la certeza de que se va a producir este fenómeno bajo las condiciones experimentales establecidas en los ensayos y que han sido definidas

Cuadro 3. Tiempo requerido después de la inoculación con 2000 juveniles de *Nacobbus aberrans* para que las plantas de chile CM-334 resistentes a *Phytophthora capsici* se comporten como susceptibles al hongo.

Días post-inoculación con <i>N. aberrans</i>	Plantas muertas
Testigo sin N <sup>2</sup>	0 b
7	0 b
14	0 b
21	12 a
28	12 a
Coefficiente de variación	33,9

El inóculo del nematodo y del hongo se aplicó por planta. Los valores corresponden a la media de 10 macetas, cada una con tres plantas, excepto en el tratamiento correspondiente al tiempo 7 días después de la inoculación con el nematodo que solamente constó de cinco macetas, cada una con tres plantas. Valores seguidos por la misma letra no son diferentes (Tukey,  $\alpha \leq 0.05$ ).

<sup>2</sup>Plantas resistentes de CM-334 sin nematodo, pero inoculadas con  $3 \times 10^5$  zoosporas por planta.

en este trabajo. Así mismo, se podrá optimizar el uso del inóculo del nematodo que en algunas ocasiones constituye una limitante para experimentos con un número alto de plantas. Por otro lado, el conocimiento generado tendrá aplicación práctica en campo, siempre y cuando se demuestre que en las principales regiones productoras de chile en México, donde se han detectado los dos patógenos mencionados, el rompimiento de resistencia se da en condiciones naturales. En caso de ser así, el conocimiento del nivel de población mínimo del nematodo requerido para inducir susceptibilidad en genotipos de chile resistentes a *P. capsici*, podría servir de referencia para decidir si se cultiva o no el chile resistente o si se aplica alguna medida de control previa a su siembra para reducir la población del nematodo o para controlar al hongo. La estimación de la población de *P. capsici* en los terrenos infestados resulta difícil de determinar.

#### AGRADECIMIENTOS

Se agradece el financiamiento brindado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología para la realización de esta investigación (Proyecto 28594-B) y a la Dra. Silvia Fernández Pavía por la donación de la cepa de *P. capsici* y las semillas de chile CM-334 y Joe E. Parker.

#### LITERATURA CITADA

CONOVER, W. J., and R. L. IMAN. 1981. Rank transformation as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *American Statistics* 33:124-129.

DAVIS, L. E., R. S. HUSSEY, T. J. BAUM, J. BAKKER, A. SCHOTS, M. N. ROSSO, and P. ABAD. 2000. Nematode parasitism genes. *Annual Review of Phytopathology* 38:365-96.

ESKRIDGE, K. M. 1995. Statistical analysis of disease reaction data using nonparametric methods. *HortScience* 30:478-481.

FERNÁNDEZ-PAVIA, S. 1997. Host-pathogen interaction in the root rot resistant *Phytophthora capsici*/

*Capsicum annuum* CM-334 pathosystem. Ph.D. Thesis. New Mexico State University, Las Cruces, NM, USA. 109 pp.

FRANCE, R. A., and G. S. ABAWI. 1994. Interaction between *Meloidogyne incognita* and *Fusarium oxysporum* f. sp. *phaseoli* on selected bean genotypes. *Journal of Nematology* 26:467-474.

GUERRERO-MORENO, A., and J. A. LABORDE. 1980. Current status of pepper breeding for resistance to *Phytophthora capsici* in Mexico. Pp. 52-56 in *Synopses of the IVth Meeting of the Capsicum Working Group of Eucarpia*. I.V.T., Wageningen, The Netherlands.

INSERRA, R. N., N. VOVLAS, G. D. GRIFFIN, and J. L. ANDERSON. 1983. Development of the false root-knot nematode, *Nacobbus aberrans*, on sugarbeet. *Journal of Nematology* 15:288-296.

KOBORI, R. F., P. T. DELLA VECCHIA, C. KUROZAWA, and J. M. P. SOLER. 2000. Evaluation of the resistance of *Capsicum annuum* lines when inoculated with three inoculum concentrations of *Phytophthora capsici*. *Summa Phytopatologica* 26:77-81.

MOROZ, W. V., and R. S. HUSSEY. 1996. Nematode pathogenesis and resistance in plants. *Plant Cell* 8:1735-1745.

OPPERMAN, H. C., C. G. TAYLOR, and CONKLING, M. A. 1994. Root-knot nematode directed expression of a plant root specific gene. *Science* 263:221-223.

PARRA, G., and J. RISTAINO. 2001. Resistance to Mefenoxam and Metalaxyl among field isolates of *Phytophthora capsici* causing Phytophthora Blight of bell pepper. *Plant Disease* 85:1069-1075.

POWELL, N. T., and C. J. NUSBAUM. 1960. The black shank root-knot complex in flue-cured tobacco. *Phytopathology* 50:889-906.

REDONDO, J. E. 1979. Búsqueda de genotipos de chile resistentes al hongo *Phytophthora capsici* Leonian. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science. Región Tropical y del Caribe. México*. 23:220-224.

RISTAINO, J. B. 1991. Influence of rainfall, drip irrigation, and inoculum density on the development of *Phytophthora* root and crown rot epidemics and yield in bell pepper. *Phytopathology* 81:922-929.

TAYLOR, C. E. 1990. Nematode interactions with other pathogens. *Annual Review of Phytopathology* 116:405-416.

VARGAS, M. A. T., E. ZAVALETA-MEJÍA, y A. M. HERNÁNDEZ. 1996. Rompimiento de resistencia a *Phytophthora capsici* en chile *Capsicum annuum* L. Serrano CM-34 por *Nacobbus aberrans* Thorne y Allen. *Nematropica* 26:159-165.

WALKER, J. S, and P. W. BOSLAND. 1999. Inheritance of Phytophthora root rot and foliar blight resistance in pepper. Journal of the American Society for Horticultural Science 124:14-18.

ZAVALETA-MEJÍA, E. 2002. Rompimiento de resistencia a hongos fitopatógenos por nematodos fitoparásitos, una hipótesis. Revista Mexicana de Fitopatología 20:118-122.

---

*Received:*

25.III.2002

*Accepted for Publication:*

15.XI.2002

*Recibido:*

*Aceptado para publicación:*