

UC Irvine

UC Irvine Previously Published Works

Title

Variation in insect pest and virus resistance among habanero peppers (*Capsicum chinense* Jacq.) in Yucatán, México (Article) [Variación en resistencia a insectos herbívoros y virosis en líneas de Chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.) en Yucatán, M...

Permalink

<https://escholarship.org/uc/item/42r1k28x>

Journal

Agrociencia, 47(5)

Authors

Berny-Mier y Teran, Jorge C
Abdala-Roberts, Luis
Durán-Yáñez, Antonio
et al.

Publication Date

2013-04-01

Copyright Information

This work is made available under the terms of a Creative Commons Attribution License, available at <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

Peer reviewed

VARIATION IN INSECT PEST AND VIRUS RESISTANCE AMONG HABANERO PEPPERS (*Capsicum chinense* Jacq.) IN YUCATÁN, MÉXICO

VARIACIÓN EN RESISTENCIA A INSECTOS HERBÍVOROS Y VIROSIS EN LÍNEAS DE CHILE HABANERO (*Capsicum chinense* Jacq.) EN YUCATÁN, MÉXICO

Jorge C. Berny-Mier y Teran^{1,4}, Luis Abdala-Roberts^{2*}, Antonio Durán-Yáñez³, Felipe Tut-Pech¹

¹Campo Experimental Mocochoá, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. 97454. Km. 25 Carretera Mérida-Motul, Mocochoá, Yucatán, México. (jcborny@yahoo.com). ²Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California-Irvine, 321 Steinhaus Hall, Irvine, CA 92697. (labdala@uci.edu). ³Departamento de Apicultura Tropical, Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán. 97000. Apartado Postal 4-116. Itzimná, Mérida, Yucatán, México. (locomotion.plus@gmail.com). ⁴Present address: Department of Plant Sciences, University of California-Davis, 1 Shields Avenue, Davis, CA 95616.

ABSTRACT

The evaluation of crop genetic variation for herbivore resistance is a relevant tool that can provide information about plant breeding strategies and biological control. The objective of this study was to provide a field-based assessment of pest resistance in five lines of habanero pepper (*Capsicum chinense* Jacq.). Weekly surveys were conducted at an experimental site in Mocochoá (Yucatán, México) from July 2010 to December 2010, including incidence of *Bemisia tabaci* nymphs and *Liriomyza trifolii* leafminers, fruit infestation by the pepper weevil (*Anthonomus eugenii*), and the presence and severity of symptoms of viral infection. The experimental design was completely randomized with five 5×5 m replicate plots, each containing an equal number of plants of each *C. chinense* line. There were significant differences ($p \leq 0.05$) among *C. chinense* lines for the number of mines per leaf and the proportion of fruits infested by the pepper weevil. Genotype 36 (a South American habanero) exhibited the highest incidence of leaf mines but the lowest incidence of fruit attack by the weevil, while genotype 110 (Antillean yellow habanero) showed a reverse pattern. In addition, there were differences among lines in the severity of virosis symptoms, suggesting differential susceptibility to viruses. These results provide novel evidence of pest resistance variation in *C. chinense* lines under field conditions, to be used in selecting for pest resistance in this crop.

RESUMEN

La evaluación de la variación genética en cultivos para la resistencia a herbívoros es una herramienta importante que puede aportar información acerca de estrategias de mejoramiento genético y control biológico. El objetivo de este estudio fue evaluar en campo la resistencia a plagas de cinco líneas de chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.). En un sitio experimental en Mocochoá (Yucatán, México) se realizaron encuestas semanales entre julio y diciembre del 2010, de incidencia de ninfas de *Bemisia tabaci* y minas foliares de *Liriomyza trifolii*, infestación de frutos por el gorgojo del chile (*Anthonomus eugenii*), y presencia y severidad de síntomas de infección viral. El diseño experimental fue completamente al azar replicado en cinco parcelas de 5×5 m, cada una con un número igual de plantas de cada línea de *C. chinense*. Hubo diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre las líneas respecto al número de minas por hoja, y la proporción de frutos infestados por el gorgojo del chile. El genotipo 36 (un habanero de América del Sur) presentó la mayor incidencia de minas de hoja, pero la menor incidencia de ataque de frutos por el gorgojo, mientras que el genotipo 110 (habanero amarillo de las Antillas) mostró un patrón inverso. Además, hubo diferencias entre líneas de la gravedad de síntomas de virosis, sugiriendo susceptibilidad diferencial a virus. Estos resultados dan nueva evidencia de variación en resistencia a plagas en líneas de *C. chinense* bajo condiciones de campo, para usar al seleccionar para resistencia a plagas en chiles.

*Author for correspondence ❖ Autor responsable.

Received: June, 2012. Approved: April, 2013.

Published as ARTICLE in *Agrociencia* 47: 471-482. 2013.

Palabras clave: *Capsicum chinense*, resistencia de las plantas, variación genética de las plantas.

Key words: *Capsicum chinense*, plant resistance, plant genetic variation.

INTRODUCTION

The use of insecticides is the most common method for pest control in horticultural crops such as peppers (*Capsicum* spp.) (Soria-Fregoso *et al.*, 1996; Bosland and Votava, 2000). However, it is recognized that insecticides negatively affect populations of natural enemies (Theiling and Croft, 1988), lead to resistance of target insect pests (Nauen and Denholm, 2005), and have harmful impacts on human health and the environment (Eskenazi *et al.*, 1999). A viable strategy to reduce pest damage and minimize insecticide application is the use of pest-resistant crops (Cuartero *et al.*, 1999; Cortesero *et al.*, 2000), which can serve as a complementary tool to other methods targeted for integrated pest management (Eigenbrode and Trumble, 1994). Accordingly, evaluations of pest resistance across plant genotypes are a fundamental step towards the study of crop pest resistance (Smith, 2005). Although studies by Kim *et al.* (2010) and Fridaus *et al.* (2011) as well as multinational efforts (Sarath Babu *et al.*, 2011) address plant genotypic variation in resistance to arthropod pests and pathogens in the genus *Capsicum*, evaluations are scarce for Latin America (Morales, 2011) and lacking for some cultivated peppers such as the habanero pepper (*Capsicum chinense* Jacq.).

Habanero pepper is one of the main horticultural crops in southeast México owing to its cultural, culinary and economic value, as well as its high potential for exportation and industrialization (Soria-Fregoso *et al.*, 1996; Tun-Dzul, 2001). In Yucatán, the state in México with the greatest production of *C. chinense*, the total area planted with this crop has progressively increased during the last decade (SIAP, 2011). However, *C. chinense* yields remain low and this is largely due to the negative impact of insect pests and pathogens. The main pests of peppers in México's lowland tropics are the whitefly *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae), the pepper weevil *Anthonomus eugenii* Cano (Coleoptera: Curculionidae), leafminers of the genus *Liriomyza* (Diptera: Agromyzidae), as well as some species of mites (*Tetranychus* sp., *Polyphagotarsonemus*

INTRODUCCIÓN

El uso de insecticidas es el método más común para controlar plagas en cultivos hortícolas, como los chiles (*Capsicum* spp.) (Soria-Fregoso *et al.*, 1996; Bosland y Votava, 2000). Sin embargo, se reconoce que los insecticidas afectan negativamente a las poblaciones de enemigos naturales (Theiling y Croft, 1988), genera resistencia en las plagas de insectos blanco (Nauen y Denholm, 2005), y tienen efectos nocivos en la salud humana y el ambiente (Eskenazi *et al.*, 1999). Una estrategia viable para reducir el daño por plagas y reducir la aplicación de insecticidas es el desarrollo genético de cultivos resistentes a las plagas (Cuartero *et al.*, 1999; Cortesero *et al.*, 2000), lo cual puede servir como herramienta complementaria para métodos de manejo y control integral de plagas (Eigenbrode y Trumble, 1994). En consecuencia, las evaluaciones de resistencia a plagas en genotipos de plantas son un paso fundamental para estudiar la resistencia a plagas de cultivos (Smith, 2005). Aunque los estudios de Kim *et al.* (2010) y Fridaus *et al.* (2011), así como esfuerzos multinacionales (Sarath Babu *et al.*, 2011), tratan el tema de variación genotípica vegetal en resistencia a plagas de artrópodos y patógenos del género *Capsicum*, en América Latina las evaluaciones son escasas (Morales, 2011) y no hay para algunos cultivos de chiles, como el chile habanero (*Capsicum chinense* Jacq.).

El chile habanero es uno de los principales cultivos hortícolas en el sureste de México, debido a su valor cultural, gastronómico y económico, así como su alto potencial para exportación e industrialización (Soria-Fregoso *et al.*, 1996; Tun-Dzul, 2001). En Yucatán, el estado de México con la mayor producción de *C. chinense*, la superficie total sembrada con este cultivo ha aumentado progresivamente durante la última década (SIAP, 2011). Sin embargo, los rendimientos de *C. chinense* permanecen bajos y se debe principalmente al efecto negativo de insectos plaga y patógenos. Las principales plagas de los chiles en tierras bajas tropicales de México son la mosca blanca *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae), el picudo del chile *Anthonomus eugenii* Cano (Coleoptera: Curculionidae); minadores de hojas del género *Liriomyza* (Diptera: Agromyzidae), así como algunas especies de ácaros (*Tetranychus* sp., *Polyphagotarsonemus latus*) (Soria-Fregoso *et al.*, 1996; Tun-Dzul, 2001). Entre

latus) (Soria-Fregoso *et al.*, 1996; Tun-Dzul, 2001). Among these pests, *B. tabaci* is the most damaging because it is a vector of several species of *Begomovirus* (Geminiviridae) (Torres-Pacheco *et al.*, 1996; Morales and Anderson, 2001) which cause yellowing and deformation in leaves, plant stunting, reduced fruit-set and fruit deformation (Polston and Anderson, 1997).

The goal of this study was to provide a field assessment of resistance to multiple pests in five lines of *C. chinense* in Yucatán, México. To this end, detailed surveys of abundance and damage by three major pests of habanero pepper were conducted, as well as the onset and severity of symptoms of virosis was recorded.

MATERIALS AND METHODS

The study was conducted from July 2010 to November 2010 at the Mococho Research Station of the Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), in Yucatán (21° 6' 40" N, 89° 26' 35" W). A 30×50 m area was used to establish five 5×5 m plots of *C. chinense*, each of which included an equal number of plants of all five lines. Within each plot, positions were randomly assigned to plants of each line. Distance between plots was 2.5 m, and within each plot the planting design was 30 cm between plants within rows, and 1.25 m between rows within plots. Planting density was 2.64 plants m⁻² (66 plants per plot), for 330 plants. Of these, eight plants per line, per plot, were randomly chosen and monitored throughout the growing season, resulting in 40 sampled plants per line, and 200 sampled plants. The fertilization and irrigation regime were the same across all plots and followed standard agricultural practices for *C. chinense* in the region (Tun-Dzul, 2001); the only exception was that insecticides were not used.

Capsicum chinense lines were selected *a priori* to include a wide range of phenotypic variation in vegetative and reproductive traits. A typical orange habanero (G84), a Belizean red habanero (G149), an Antillean yellow habanero (G110), a South American habanero of small fruits (G36), and the Cuban habanero (G37) were utilized. These lines differ in vegetative (plant size, architecture) and reproductive traits (flowering phenology, fruit size and yield) (Trujillo-Aguirre and Pérez-Llanes, 2004).

The variables measured for each plant were: 1) number of leaf mines of *L. trifolii* on six randomly chosen leaves, with surveys being conducted on different leaves every two weeks from July 2010 to September 2010; 2) presence of whitefly *B. tabaci* nymphs on the abaxial surface of four leaves, recorded

estas plagas, *B. tabaci* es la más dañina porque es un vector de varias especies de *Begomovirus* (Geminiviridae) (Torres-Pacheco *et al.*, 1996; Morales y Anderson, 2001), que causan amarillamiento y deformación en hojas, retraso en el crecimiento de la planta, rendimientos más bajos y deformación de los frutos (Polston y Anderson, 1997).

El objetivo de este estudio fue hacer una evaluación de campo de la resistencia a múltiples plagas en cinco líneas de *C. chinense* en Yucatán, México. Para ello se realizaron encuestas detalladas de la abundancia y daño causado por tres importantes plagas del chile habanero, y se registró el inicio y severidad de síntomas de virosis.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó de julio a noviembre del 2010 en el Centro de Investigación de Mococho del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), en Yucatán (21° 6' 40" N, 89° 26' 35" O). Se usó un área de 30×50 m para establecer cinco parcelas de (5×5 m) *C. chinense*, en las que se incluyó un número igual de plantas de las cinco líneas, asignando aleatoriamente lugares a las plantas de cada línea. La distancia entre parcelas fue 2.5 m, y dentro de cada parcela el diseño de siembra fue 30 cm entre las plantas a lo largo de cada fila y 1.25 m entre las filas. La densidad de siembra fue 2.64 plantas m⁻² (66 plantas por parcela) para 330 plantas. De éstas, ocho plantas por línea, por parcela, se seleccionaron al azar y monitorearon durante el período de crecimiento, y resultaron 40 plantas muestreadas por línea y 200 plantas muestreadas. La fertilización y régimen de riego fueron los mismos en todas las parcelas, con las prácticas agrícolas habituales para *C. chinense* en la región (Tun-Dzul, 2001); la única excepción fue no usar insecticidas.

Las líneas de *C. chinense* fueron seleccionadas *a priori* para incluir una amplia gama de variación fenotípica en rasgos vegetales y reproductivos. Se usó un típico chile habanero naranja (G84), un habanero rojo de Belice (G149), un habanero amarillo antillano (G110), un habanero de América del Sur de frutos pequeños (G36), y el habanero Cubano (G37). Estas líneas difieren en rasgos vegetativos (tamaño de la planta, arquitectura) y reproductivos (fenología de la floración, tamaño del fruto y rendimiento) (Trujillo-Aguirre y Pérez-Llanes, 2004).

Las variables evaluadas para cada planta fueron: 1) número de minas foliares de *L. trifolii* en seis hojas escogidas al azar, con inspecciones realizadas en diferentes hojas cada dos semanas, de julio a septiembre del 2010; 2) presencia de ninfas de la mosca blanca *B. tabaci* en la superficie abaxial de cuatro hojas,

once every two weeks (on different leaves each survey) from July 2010 to September 2010, as well as an additional survey in November 2010; both leafminer and whitefly nymph data were recorded on young, fully-expanded leaves; 3) the number of weeks until the appearance of symptoms of virosis based on weekly surveys from July 2010 to November 2010; 4) severity of virosis, scored from one (low severity) to nine (high severity) based on infection symptoms (Gonzalez-Perez *et al.*, 2011) at the end of the experiment (November 2010); 5) fruit infestation by the pepper weevil *A. eugenii* based on weekly harvests of all fruits per plant from late September 2010 to mid November 2010. Infested fruits were identified based on the presence of yellowing of the fruit petiole which is a reliable indicator of weevil presence (>95 % of the cases based on a random subsample; data from this study).

Surveys of *B. tabaci* at the study site confirmed the presence of whitefly biotypes A and B during the sampling season through barcoding mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I (Papayiannis *et al.*, 2009) and sequence similarity in the GenBank database (Benson *et al.*, 2013). However, we did not discern between these two biotypes when recording nymph presence (although resistance to both is frequently positively related; Wilhoit, 1992; Nombela *et al.*, 2001). In the case of virus infection transmitted by *B. tabaci*, a wide range of symptoms were observed in the field and co-infections by begomoviruses are common in cultivated Solanaceae plantations (Mendez-Lozano *et al.*, 2001; Anaya-Lopez *et al.*, 2003; Mendez-Lozano *et al.*, 2003); there is no evidence to support the presence of mixed infections in this study. Therefore, documentation of virosis in the field represented a measure of resistance to either one or multiple virus species (*e.g.* resistance to the *Begomovirus* complex or *Tospovirus*), or both.

Statistical analyses

Generalized linear models in Proc GLIMMIX, SAS version 9.1 (SAS Institute, 2002, Cary, NC) were used to test for differences among *C. chinense* lines in number of mines per leaf (number of mines per plant/number of leaves sampled per plant), proportion of fruits attacked by the pepper weevil (number of weevils per plant/number of fruits sampled per plant), and number of weeks until the appearance of symptoms of virosis and severity of virosis. In all three cases, data were not normally distributed even after transformation; therefore, alternative error distributions which best fitted the raw data were selected. The model number of leaf mines assumed a gamma distribution (log link), the weevil attack model assumed an exponential distribution (log link), and models for number of weeks until appearance of symptoms and severity of virosis both assumed

registradas cada dos semanas (en diferentes hojas en cada inspección) de julio a septiembre del 2010, y un censo adicional, en noviembre del 2010; los datos de minas en hojas y de ninfas de la mosca blanca fueron de hojas jóvenes, totalmente expandidas; 3) número de semanas hasta la aparición de síntomas de virosis, con base en inspecciones semanales de julio a noviembre del 2010; 4) gravedad de la virosis, con una escala de uno (baja intensidad) a nueve (muy grave) con base en los síntomas de infección (González-Pérez *et al.*, 2011), al final del experimento (noviembre del 2010); 5) infestación de frutos por el gorgojo del chile *A. eugenii* con base en cosechas semanales de todos los frutos por planta, desde finales de septiembre del 2010 hasta mediados de noviembre del 2010. Las frutas infestadas se identificaron por la presencia del color amarillo en el peciolo de la fruta, lo cual es un claro síntoma de la presencia del gorgojo (> 95 % de los casos con base en una submuestra aleatoria; datos de este estudio).

La presencia de los biotipos A y B de esta plaga se confirmó durante la temporada de muestreo, usando códigos de barras mitocondrial citocromo c oxidasa subunidad I (Papayiannis *et al.*, 2009) y la similitud de secuencias en la base de datos GenBank (Benson *et al.*, 2013). Sin embargo, no se discernió entre estos dos biotipos al documentar la presencia de ninfas (aunque la resistencia a ambos biotipos frecuentemente está correlacionada positivamente; Wilhoit, 1992; Nombela *et al.*, 2001). Respecto a la infección por virus transmitida por *B. tabaci*, se observó una amplia gama de síntomas en el campo y las co-infecciones por begomovirus son comunes en plantaciones de solanáceas (Méndez-Lozano *et al.*, 2001; Anaya-López *et al.*, 2003. Méndez-Lozano *et al.*, 2003); pero en el presente estudio no hay pruebas para apoyar la presencia de infecciones mixtas. Por tanto, la documentación sobre virosis representa una medida de la resistencia, a una o a múltiples especies de virus (por ejemplo, resistencia al complejo *Begomovirus* o *Tospovirus*), o ambos.

Análisis estadísticos

Modelos lineales generalizados en Proc GLIMMIX, SAS versión 9.1 (SAS Institute, 2002, Cary, NC) se usaron para evaluar diferencias entre líneas de *C. chinense* en número de minas por hoja (número de minas por planta/número de hojas muestreadas por planta), proporción de frutos atacados por el gorgojo del chile (número de gorgojos por planta/número de frutos muestreados por planta), y número de semanas hasta la aparición de síntomas de virosis, y severidad de la virosis. Los datos no mostraron una distribución normal en los tres casos, incluso después de las transformaciones; por tanto, se seleccionaron las distribuciones de error alternativas que mejor se ajustaran a los datos originales. El modelo de número de minas en hoja asumió una distribución gamma (función de enlace logarítmica); el modelo de ataque por

a Poisson distribution (log link) which is appropriate for count data. The gamma and exponential distributions are appropriate for continuous data and handle different types of non-normal distributions (Zuur *et al.* 2009). In addition, Proc LOGISTIC was used to test for pepper line differences in the likelihood of whitefly nymph presence based on presence/absence data.

Proc GLIMMIX was used to test for differences among *C. chinense* lines in the number of fruits produced, total yield (g) and mean fruit weight (g; number of fruits/total yield). Fruit number and total yield models assumed a Poisson distribution (log link), while the fruit weight model assumed a gamma distribution (log link).

For all statistical models, the effect of plot was included to account for spatial variation in insect attack and spread of virosis. Previously, the plot \times line interaction was removed owing to its non-significance. The only exception was the model for number of weeks until appearance of symptoms of virosis. For all models results for type 3 analysis are reported. Whenever the line effect was significant, tests were run for differences among line least-square means (using corrected P-values). In all cases, back-transformed least-square means and 95 % confidence limits are shown as descriptive statistics. All models treated *C. chinense* line as fixed effect given that this study was based on the *a priori* selection and examination of resistance of pepper lines of interest in breeding programs at INIFAP as well as for commercial purposes.

RESULTS AND DISCUSSION

Fruit number, yield, and fruit weight

There were significant differences among habanero lines for fruit number (Table 1); G36 produced the greatest number of fruits and differed significantly from all other lines ($p \leq 0.05$). Then followed G110 and G37 with intermediate values that did not differ significantly ($p > 0.05$) from G37 and G110, neither among each other (Table 2).

Mean fruit weight also differed significantly among habanero lines (Table 1), with G149 showing the greatest weight, compared to all other lines ($p \leq 0.05$). G110 and G84 had the following greatest values, differing significantly from G37 and G36 ($p \leq 0.05$), but not among each other ($p > 0.05$). G37 had the following lowest weight and differed from G36 with the lowest value of all lines ($p \leq 0.05$) (Table 2).

There were weaker differences (marginal) for total yield among habanero lines (Table 1). G110 and G84

gorgojo asumió una distribución exponencial (función de enlace logarítmica), y los modelos para el número de semanas hasta la aparición de síntomas y severidad de virosis asumieron una distribución de Poisson (función de enlace logarítmica) la cual es adecuada para conteos. Las distribuciones gamma y exponencial son apropiadas para datos continuos y manejan datos con diferentes tipos de distribuciones no normales (Zuur *et al.*, 2009). Además, se usó Proc LOGISTIC para evaluar diferencias entre líneas de chiles respecto a la probabilidad de la presencia de ninfa de la mosca blanca, usando datos de presencia/ausencia.

Proc GLIMMIX se usó para evaluar diferencias entre las líneas de *C. chinense* en el número de frutos producidos, rendimiento total (g) y peso promedio de los frutos (número de frutos/rendimiento total). Los modelos de número de frutos y rendimiento total asumieron una distribución de Poisson (función de enlace logarítmica), mientras que el modelo de peso promedio del fruto asumió una distribución gamma (función de enlace logarítmica).

En todos los modelos estadísticos se incluyó el efecto de la parcela para explicar la variación espacial en el ataque de los insectos y propagación de la virosis. La interacción parcela \times línea se removió porque no fue significativa. La única excepción fue el modelo para número de semanas hasta la aparición de los síntomas de virosis. En todos los modelos se presentan los resultados de análisis tipo 3. Cuando el efecto de línea fue significativo, se realizaron pruebas para las diferencias entre medias de mínimos cuadrados de cada línea (usando valores P corregidos). En todos los casos se muestran como datos estadísticos descriptivos las medias de cuadrados mínimos transformados inversamente y límites de confianza al 95 %. Todos los modelos trataron la línea *C. chinense* como efecto fijo, dado que este estudio se basó en la selección y análisis *a priori* de la resistencia en líneas de chile habanero de interés para programas de mejoramiento genético del INIFAP, como también para fines comerciales.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Número, rendimiento y peso de los frutos

Hubo diferencias significativas entre líneas de chile habanero respecto al número de frutos producidos (Cuadro 1); G36 produjo el mayor número de frutos y se diferenció significativamente de las otras líneas ($p \leq 0.05$). Luego siguieron G110 y G37 con valores intermedios que no difirieron significativamente ($p > 0.05$) de G37 y G110, ni entre sí (Cuadro 2).

El peso promedio de los frutos también difirió significativamente entre líneas (Cuadro 1); G149

Table 1. Results from generalized linear models testing for effects of *Capsicum chinense* line and plot on fruit number, yield (g), fruit weight (g), number of mines per leaf of *Liriomyza trifolii*, proportion of fruits attacked by the weevil *Anthonomus eugenii*, number weeks until the appearance of symptoms of virosis, and severity of virosis at the end of the experiment.

Cuadro 1. Resultados de las prueba con modelos lineales generalizados de los efectos de la línea de *Capsicum chinense* y de las parcelas sobre número de frutos, rendimiento (g), peso promedio por fruto (g), número de minas por hoja de *Liriomyza trifolii*, proporción de frutos atacados por el gorgojo *Anthonomus eugenii*, número de semanas hasta la aparición de síntomas de virosis, y gravedad de la virosis al final del experimento.

Response variable	Source of variation	D. F.	F-value	P-value
Fruit number	Line	4,189	58.8	≤0.0001
	Plot	4,189	6.3	≤0.0001
Yield	Line	4,181	2.06	0.08
	Plot	4,181	7.91	≤0.001
Fruit weight	Line	4,181	704.5	≤0.0001
	Plot	4,181	2.2	0.07
Mines per leaf	Line	4,182	4.6	0.001
	Plot	4,182	4.2	0.002
Proportion of attacked fruits	Line	4,185	13.7	≤0.0001
	Plot	4,185	7.2	≤0.0001
Weeks for symptoms	Line	4,173	3.0	0.02
	Plot	4,173	6.8	≤0.0001
	Line*plot	16,173	2.3	0.004
Severity of virosis	Line	4,172	9.6	≤0.0001
	Plot	4,172	6.1	0.0001

D.F.=degrees of freedom ❖ D.F.=grados de libertad.

showed the highest and lowest average yield, and G149, G37, and G36 showed intermediate values (Table 2). These findings show how G84 by having an intermediate mean fruit weight, but one of the lowest fruit outputs, exhibited the lowest yield of all five lines. In contrast, line G36, despite producing the smallest fruits, had the highest fruit output and an intermediate yield. Line G110 showed the highest yield by producing the second largest amount of fruits and intermediate-size fruits.

Pest incidence and virosis among *C. chinense* lines

There were significant differences among lines for number of mines per leaf, proportion of fruits attacked by the pepper weevil, degree of severity of virosis, and number of weeks up to appearance of

mostró el mayor peso, respecto a las otras líneas ($p \leq 0.05$). G110 y G84 tuvieron los siguientes valores más grandes, difiriendo significativamente de G37 y G36 ($p \leq 0.05$), pero no entre sí ($p > 0.05$). G37 registró el siguiente peso más bajo y difirió de G36 que tuvo el valor más bajo de todas las líneas ($p \leq 0.05$) (Cuadro 2).

Hubo diferencias menores (marginales) entre líneas respecto al rendimiento (Cuadro 1). Los genotipos G110 y G84 mostraron los valores promedio mayor y menor, pero G149, G37 y G36 tuvieron valores intermedios (Cuadro 2). Estos hallazgos muestran que G84, al tener un peso de fruto intermedio y producción baja de frutos, tuvo el rendimiento menor de las cinco líneas. Por el contrario, la línea G36 produjo los frutos más pequeños, pero con la mayor producción de frutos y un rendimiento intermedio. La línea G110

Table 2. Back-transformed least-square means for fruit production, yield and fruit weight for five lines of habanero pepper (*Capsicum chinense*) grown in a field experiment in Yucatán, México from July to December 2010. Values in parenthesis are lower and upper 95 % confidence limits.

Cuadro 2. Medias de cuadrados mínimos transformadas inversamente de la producción de frutos, rendimiento, y peso promedio por fruto de cinco líneas de chile habanero (*Capsicum chinense*) cultivadas en un experimento de campo en Yucatán, México, de julio a diciembre del 2010. Los valores entre paréntesis son los límites inferiores y superiores de intervalos de confianza de 95 %.

Line	Fruit number	Yield (g)	Fruit weight (g)
G110	61.1 (53.7, 69.4)	348.1 (308.7, 392.5)	6.9 (6.7, 7.1)
G149	31.8 (26.6, 38.2)	245.7 (215.3, 280.4)	8.7 (8.4, 8.9)
G36	233.5 (217.3, 251.0)	235.9 (206.3, 269.7)	1.0 (1.0, 1.1)
G37	54.7 (47.9, 62.4)	237.3 (209.2, 269.2)	5.3 (5.4, 5.1)
G84	31.0 (26.0, 37.0)	196.8 (170.4, 227.3)	6.5 (6.8, 6.3)

symptoms of virosis (Table 1). Differences among lines were not significant for the likelihood of presence of whitefly nymphs (logistic regression: $\chi^2=7.59$; d.f.=4,197; $p=0.06$).

Line G36 was the most attacked by the leafminer, followed by G149 from which it did not differ significantly ($p>0.05$). These two lines showed a greater amount of leaf mines relative to G110, G37 and G84 ($p\leq 0.05$); the latter three lines did not differ significantly (Figure 1A). In contrast, G36 exhibited the lowest proportion of attacked fruits by the pepper weevil ($p\leq 0.05$, compared with the other lines); the following line with the

presentó el rendimiento mayor por tener la segunda producción mayor de frutos y frutos de tamaño intermedio.

La incidencia de plagas y virosis en las líneas de *C. chinense*

Hubo diferencias significativas entre líneas para número de minas por hoja, proporción de frutos atacados por el gorgojo del chile, grado de severidad de la virosis, y número de semanas hasta la aparición de síntomas de virosis (Cuadro 1). Las diferencias entre líneas no fueron significativas en cuanto a la posible

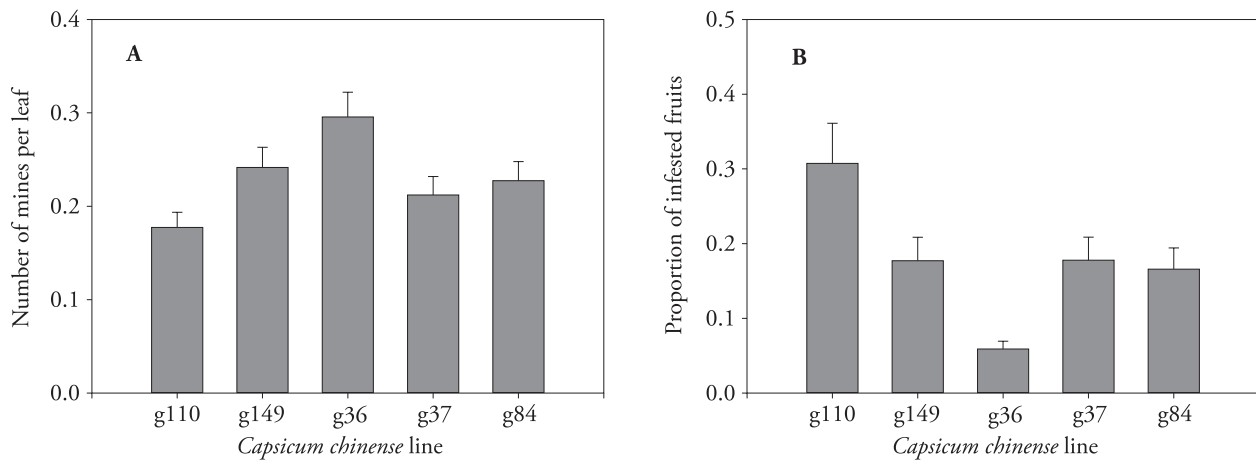


Figure 1. Differences between *Capsicum chinense* lines for (A) the number of mines per leaf (*Liriomyza trifolii*), and (B) the proportion of fruits attacked by the pepper weevil (*Anthonomus eugenii*). Values are back-transformed least-square means and 95 % confidence limits.

Figura 1. Diferencias entre líneas de *Capsicum chinense* respecto a (A) el número de minas por hoja (*Liriomyza trifolii*) y (B) la proporción de frutos atacados por el gorgojo del chile (*Anthonomus eugenii*). Los valores son medias de cuadrados mínimos transformadas inversamente e intervalos de confianza de 95 %.

lowest proportion of attacked fruits showed more than a three-fold difference relative to G36. Line G110 showed the highest proportion of attacked fruits ($p \leq 0.05$, compared with the other lines), followed by lines G149, G37 and G84, which were similar between them ($p > 0.05$; Figure 1B). By showing the highest incidence of fruit infestation but a tendency for the lowest number of mines per leaf, line G110 showed a reverse pattern of attack for these two pests relative to G36. Such reverse patterns of attack by leaf miners relative to the weevil may suggest trade-offs in resistance against pests for these two lines (Koricheva *et al.*, 2004; Lankau, 2007). Although of preliminary nature due to the limited number of lines used in this study, there was a significant negative correlation between the number of leaf mines and the proportion of weevil-attacked fruits using pepper line means ($r = -0.89$, $p = 0.03$). Nonetheless, to formally test this hypothesis, further experiments are needed using prescribed levels of infestation rates of each pest (including control plants), comparing results at several sites and across two or more years.

Because G36 produced the smallest fruits of all five lines and showed the lowest proportion of attacked fruits by *A. eugenii*, it is possible that fruit selection by ovipositing female weevils is dictated by plant traits such as fruit size. Female beetles may prefer to oviposit on larger fruits for two reasons: greater resource availability or decreased risk of predation. To support the latter idea, G36 showed higher parasitism rates of weevils (1.2 to 6.3-fold greater relative to the other lines), presumably due to easier access of the female parasitoid to weevil larvae during oviposition. On the contrary, Porter *et al.* (2007) report that weevils preferred smaller fruits of a Jalapeño cultivar, which could be due to differences in fruit developmental time. Besides, other fruit traits such as pericarp thickness were proposed as important predictors of parasitism risk of pepper weevil in bell pepper (Riley and Schuster, 1992) and remain to be tested in *C. chinense*. In addition to fruit traits *per se*, high fruit production may cause an effect of satiation on the pepper weevil (Elzinga *et al.*, 2007), which may have influenced results in this study. These and other plant traits influencing weevil attack deserve further examination.

The mean number of weeks until the appearance of symptoms of virosis was similar among most

presencia de ninfas de la mosca blanca (regresión logística: $\chi^2 = 7.59$; d.f. = 4, 197; $p = 0.06$).

La línea G36 fue la más atacada por minadores, seguida por G149, de la cual no difirió significativamente ($p > 0.05$). Estas dos líneas mostraron una mayor cantidad de minas de hoja respecto a G110, G37 y G84 ($p \leq 0.05$); estas últimas tres líneas no difirieron significativamente (Figura 1A). Por el contrario, G36 presentó la menor proporción de frutos atacados por el gorgojo del chile ($p \leq 0.05$, comparado con las otras líneas); la siguiente línea con la menor proporción de frutos atacados mostró una diferencia de más de tres veces mayor a G36. La línea G110 mostró la mayor proporción de frutos atacados ($p \leq 0.05$, comparada con las otras líneas), seguida por G149, G37 y G84 que no difirieron entre sí ($p > 0.05$; Figura 1B). Al mostrar la mayor incidencia de infestación de frutos por el gorgojo, pero con tendencia a una menor cantidad de minas por hoja, la línea G110 mostró un patrón inverso de ataque para estas dos plagas comparada con G36. Estos patrones inversos de ataque por minadores y el gorgojo sugieren la presencia de compromisos defensivos de resistencia a plagas en estas dos líneas (Koricheva *et al.*, 2004; Lankau, 2007). Aunque de carácter preliminar debido al número limitado de líneas usadas en este estudio, hubo una correlación negativa entre el número de minas de hoja y la proporción de frutas atacadas por gorgojo, usando medias de líneas de habanero ($r = -0.89$, $p = 0.03$). No obstante, para probar formalmente esta hipótesis, se requiere más experimentos usando niveles prescritos de tasas de infestación de cada plaga (incluyendo plantas testigo), y comparar los resultados en varios sitios y por dos o más años.

Debido a que G36 produjo los frutos más pequeños de las cinco líneas y mostró la menor proporción de frutos atacados por *A. eugenii*, es posible que la selección de frutos por los gorgojos esté determinada por caracteres de la planta como tamaño del fruto. Las hembras de escarabajo pueden preferir ovipositar en frutos más grandes, por dos razones: mayor disponibilidad de recursos o menor riesgo de depredación. Para apoyar esta última idea, G36 mostró mayores tasas de parasitismo en gorgojos (1.2 a 6.3 veces más respecto a las otras líneas), posiblemente debido a un acceso más fácil del parasitoide hembra a las larvas del gorgojo durante la oviposición. Por el contrario, Porter *et al.* (2007) señalan que los gorgojos prefirieron frutos

lines, except G149, which was the earliest to show symptoms of infection but not significantly different from G110 (Figure 2A). In contrast, line G84 showed the highest mean score for severity of virosis by the end of the experiment, but there were no differences ($p>0.05$) among all other lines (Figure 2B). Considering that lines appeared to show similar levels of antiobiosis or antixenosis or both to whitefly (*i.e.* weak differences in nymph presence/absence), the fact that G84 showed a much higher mean score of severity suggests a lower degree of virus resistance by this line. Whitefly nymphs showed a very low abundances during the first half of the sampling period (July to September), and higher abundances of this pest may uncover stronger among-line differences in female oviposition choice and feeding. Hence, additional research is warranted to distinguish between *B. tabaci* antixenosis and antibiosis patterns, as well as how this relates to incidence and susceptibility to virosis in habanero peppers. Only, Godínez-Hernández *et al.* (2001) and Anaya-López *et al.* (2003) report differences in virus susceptibility among habanero lines. In the present study there is no evidence to support single virus species or co-infections in the field. Regardless of this limitation, providing a field-based assessment of habanero resistance to viruses transmitted by *B. tabaci* is important even when symptoms of infection cannot be linked to

más pequeños de un cultivar de chile jalapeño, lo que podría deberse a diferencias en el tiempo de desarrollo de los frutos. También, otras características del fruto, como grosor del pericarpio, se han propuesto como importantes rasgos predictores de riesgo de parasitismo del gorgojo en el pimiento dulce (Riley and Schuster, 1992) y debe ser probado en *C. chinense*. Además de las características del fruto *per se*, una producción alta de frutos puede causar un efecto de saciedad en el gorgojo del chile (Elzinga *et al.*, 2007), lo cual pudo influir en los resultados de este estudio. Éstas y otros caracteres de las plantas que influyen en el ataque del gorgojo merecen un mayor examen.

La media del número de semanas hasta la aparición de síntomas de virosis fue similar en la mayoría de las líneas, excepto G149, que primero mostró síntomas de infección y no fue diferente ($p>0.05$) de G110 (Figura 2A). Por el contrario, la línea G84 mostró la media más alta de gravedad de síntomas hacia el final del experimento, pero no hubo diferencias significativas ($p>0.05$) entre las otras líneas (Figura 2B). Considerando que las líneas mostraron niveles similares de antiobiosis o antixenosis a la mosca blanca (diferencias leves respecto a la presencia/ausencia de las ninfas), el hecho de que G84 mostrara una puntuación media mucho más alta de severidad sugiere que esta línea es menos resistente a los virus. Las ninfas de la mosca blanca mostraron una abundancia

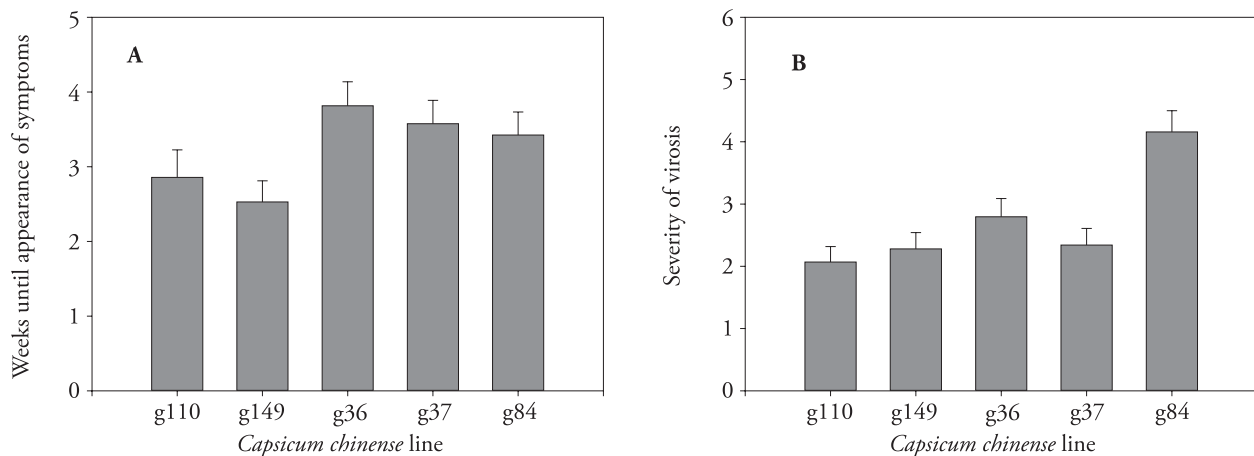


Figure 2. Differences between *Capsicum chinense* lines for (A) weeks until the appearance of first symptoms of virosis and (B) severity of virosis infection at the end of the experiment. Values are back-transformed least-square means and 95 % confidence limits.

Figura 2. Diferencias entre las líneas de *Capsicum chinense* respect a (A) el número de semanas hasta la aparición de los primeros síntomas de virosis, y (B) la gravedad de la infección por virosis al final del experimento. Los valores son medias de cuadrados mínimos transformadas inversamente e intervalos de confianza de 95 %.

particular species of virus as in co-infection patterns frequently observed in the field (Janick and Jansky, 2000).

There was significant variation among plots for attack rates by several of the studied pests, which may be partly due to limited dispersal ability of these insects, leading to spatially-aggregated attack patterns (Parella, 1987; Riley *et al.*, 1992). It is likely that pests will disperse more readily across a continuous agricultural landscape (relative to plots as in this study) with this influencing the observed pest incidence levels among lines, and that responses by each pest species will vary depending on their degree of mobility. Moreover, decisions on planting design such as plot size and establishment of line mixtures or monocultures, will likely affect attack levels (Peacock *et al.*, 2001; Mundt, 2002).

CONCLUSIONS

Results from this study provide evidence of field-based variation for pest attack levels as well as virus susceptibility among the studied *Capsicum chinense* lines. In particular, variation among habanero lines for incidence of *L. trifolii* and *A. eugenii* represents novel information for this crop species. Thus, these results provide baseline information for the selection of *C. chinense* lines for cultivar development purposes as well as research on crop traits associated with insect resistance and their inheritance.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Chenco Chale Macias and Carlos Cervera Herrera who provided assistance in the field, Emiliano Loeza Kuk who shared information on *B. tabaci* biotype identification and Victor Lopez-Martinez who contributed to the species identification of *Liriomyza* specimens. This study was funded by INIFAP (060047F).

LITERATURE CITED

- Anaya-Lopez, J. L., I. Torres-Pacheco, M. Gonzalez-Chavira, J. A. Garzon-Tiznado, J. L. Pons-Hernandez, R. G. Guevara-Gonzalez, C. I. Muñoz-Sanchez, L. Guevara-Olvera, R. F. Rivera-Bustamante, and S. Hernandez-Verdugo. 2003. Resistance to geminivirus mixed infections in Mexican wild peppers. *Hortscience* 38: 251-254.
- Benson, D. A., M. Cavanaugh, K. Clark, I. Karsch-Mizrachi, D. J. Lipman, J. Ostell, and E. W. Sayers. 2013. GenBank. *Nucleic Acids Res.* 41(D1): D36-D42.

muy baja durante la primera mitad del período de muestreo (julio a septiembre), y los niveles de infestación más altos por esta plaga podrían revelar diferencias mayores entre líneas en la elección de oviposición y alimentación de la hembra. Así, es necesario más investigaciones para distinguir entre patrones de antixenosis y de antibiosis de *B. tabaci*, y como se relaciona esto con la incidencia y susceptibilidad a la virosis en el chile habanero. Solamente Godínez-Hernández *et al.* (2001) y Anaya-López *et al.* (2003) reportan diferencias en susceptibilidad a virus entre líneas de chiles habaneros. En el presente estudio no hay pruebas para afirmar que hay infecciones por un solo virus o coinfecciones en campo. A pesar de esta limitación, proveer una evaluación basada en campo de la resistencia del habanero a virus transmitidos por *B. tabaci* es importante, incluso cuando los síntomas de infección no se puedan vincular a determinadas especies de virus como en patrones de coinfecciones observadas frecuentemente en campo (Janick y Jansky, 2000).

Hubo una variación significativa entre parcelas en niveles de ataque por varias de las plagas estudiadas, lo cual puede deberse en parte a una capacidad de dispersión limitada de estos insectos, dando lugar a patrones de ataque espacialmente agregados (Parella, 1987; Riley *et al.*, 1992). Es probable que las plagas se dispersen más fácilmente en un paisaje agrícola continuo (relativo a parcelas como en este estudio), lo que influiría los niveles de incidencia de plagas entre líneas, y que las respuestas de cada especie de plaga varíen en función de su grado de movilidad. Y las decisiones de diseño de la siembra, como tamaño de parcela y establecimiento de mezclas de líneas o monocultivos, probablemente afectarán los niveles de ataque (Peacock *et al.*, 2001; Mundt, 2002).

CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio proporcionan evidencia sobre variación basada en campo para niveles de ataque de plagas, así como la susceptibilidad a virosis en las líneas de *Capsicum chinense* estudiadas. En particular, la variación entre líneas de habanero respecto a la incidencia de *L. trifolii* y *A. eugenii* constituye información nueva para este cultivo. Así, estos resultados proporcionan información base para la selección de líneas de *C. chinense* para desarrollo de variedades, y para investigación sobre caracteres de

- Bosland, P. W., and E. Votava. 2000. Peppers: Vegetable and Spice Capsicums. CAB International. Wallingford. United Kingdom. 204 p.
- Cortesero, A. M., J. O. Stapel, and W. J. Lewis. 2000. Understanding and manipulating plant attributes to enhance biological control. *Biol. Control* 15: 35-49.
- Cuartero, J., H. Laterrot, and J. C. van Lenteren. 1999. Host-plant resistance to pathogens and arthropod pests. *In: Albajes, R., M. Lodovica G., J. C. van Lenteren, and Y. Elad (eds). Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops.* Kluwer. Netherlands. pp: 124-138.
- Eigenbrode, S. D., and J. T. Trumble. 1994. Host plant resistance to insects in integrated pest management in vegetable crops. *J. Agric. Entomol.* 11: 201-224.
- Elzinga, J. A., A. Atlan, A. Biere, L. Gigord, A. E. Weis, and G. Bernasconi. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends Ecol. Evol.* 22: 432-439.
- Eskenazi, B., A. Bradman, and R. Castorina. 1999. Exposures of children to organophosphate pesticides and their potential adverse health effects. *Environ. Health Persp.* 107: 409-419.
- Fridaus, S., A. van Heusden, A. Harpenas, E. D. J. Supena, R. G. F. Visser, and B. Vosman. 2011. Identification of silverleaf whitefly resistance in pepper. *Plant Breed.* DOI: 10.1111/j.1439-0523.2011.01894.x.
- Godínez-Hernández, Y., J. L. Anaya-Lopez, R. Díaz-Plaza, M. González-Chavira, and I. Torres-Pacheco. 2001. Characterization of resistance to pepper huasteco geminivirus in chili peppers from Yucatán, México. *Hortscience* 36: 139-142.
- González-Pérez, J. L., M. C. Espino-Guidiño, I. Torres-Pacheco, R. G. Guevara-González, G. Herrera-Ruiz, and V. Rodríguez-Hernández. 2011. Quantification of virus syndrome in chili peppers. *Afr. J. Biotechnol.* 10: 5236-5250.
- Janick, J., and S. Jansky. 2000. Breeding for diseases resistance in potato. *In: Janick, J. (ed). Plant Breed. Rev.* 19: 69-155.
- Kim, J. S., H. J. Jee, J. G. Gwag, and C. K. Shim. 2010. Evaluation on red pepper germplasm lines (*Capsicum* spp.) for resistance to anthracnose caused by *Colletotrichum acutaum*. *Plant Pathol. J.* 26: 1598-2254.
- Koricheva, J., H. Nykänen, and E. Gianoli. 2004. Meta-analysis of trade-offs among plant antiherbivore defenses: are plants jacks-of-all-trades, masters of all? *Am. Naturalist* 163: E64-75.
- Lankau, R. A. 2007. Specialist and generalist herbivores exert opposing selection on chemical defense. *New Phytol.* 175: 176-184.
- Méndez-Lozano, J., R. F. Rivera-Bustamante, C. M. Fauquet, and R. de la Torre-Almaraz. 2001. Pepper huasteco virus and Pepper golden mosaic virus are geminiviruses affecting tomatillo (*Physalis ixocarpa*) crops in México. *Plant Dis.* 85: 1291.
- Mendez-Lozano, J., I. Torres-Pacheco, C. M. Fauquet, and R. F. Rivera-Bustamante. 2003. Interactions between geminiviruses in a naturally occurring mixture: *Pepper huasteco virus* and *Pepper golden mosaic virus*. *Virology* 93: 270-277.
- Morales, F. J., and P. K. Anderson. 2001. The emergence and dissemination of whitefly-transmitted geminiviruses in Latin America. *Arch. Virol.* 146: 415-441.
- los cultivos asociados con resistencia a insectos y su herencia.
- Fin de la versión en Español—
- *—
- Morales, F. J. 2011. Interaction between *Bemisia tabaci*, Begomoviruses, and plant species in Latin America and the Caribbean. *In: Thompson, W. (ed). The Whitefly, Bemisia tabaci (Homoptera: Aleyrodidae) Interaction with Geminivirus-Infected Host Plants.* Springer. Netherlands. pp: 15-49.
- Mundt, C. C. 2002. Use of multiline cultivars and cultivar mixtures for disease management. *Ann. Rev. Phytopathol.* 40: 381-410.
- Nauen, R., and I. Denholm. 2005. Resistance of insect pests to neonicotinoid insecticides: Current status and future prospects. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 58: 200-215.
- Nombela, G., F. Beitia, and M. Muñiz. 2001. A differential interaction study of *Bemisia tabaci* Q-biotype on commercial tomato varieties with or without the Mi resistance gene, and comparative host responses with the B-biotype. *Entomol. Exp. Appl.* 98: 339-344.
- Papayiannis, L. C., J. K. Brown, N. A. Seraphides, M. Hadjistylli, N. Ioannou, and N. I. Katis. 2009. A real-time PCR assay to differentiate the B and Q biotypes of the *Bemisia tabaci* complex in Cyprus. *Bull. Entomol. Res.* 99(06): 573-582.
- Parella, M. P. 1987. Biology of *Liriomyza*. *Ann. Rev. Entomol.* 32: 201-224.
- Peacock, L., T. Hunter, H. Turner, and P. Brain. 2001. Does host genotype diversity affect the distribution of insect and disease damage in willow cropping systems? *J. Appl. Ecol.* 38: 1070-1081.
- Polston, J. E., and P. K. Anderson. 1997. The emergence of whitefly transmitted geminiviruses in tomato in the western hemisphere. *Plant Dis.* 81: 1358-1369.
- Porter, P., B. E. Lewis, R. Scanion, and S. Murray. 2007. Pepper weevil infestation of cv. Early Jalapeno peppers of different size classes. *Southwestern Entomol.* 32: 1-6.
- Riley, D. G., and D. J. Schuster. 1992. The occurrence of *Catolaccus hunteri*, a parasitoid of *Anthonomus eugenii*, in insecticide treated bell pepper. *Southwestern Entomol.* 17: 71-72.
- Riley, D. G., D. J. Schuster, and C. S. Barfield. 1992. Sampling and dispersion of pepper weevil (Coleoptera: Curculionidae) adults. *Environ. Entomol.* 21: 1013-1021.
- Sarath Babu, B., S. R. Pandravada, R. D. Prasada Rao, K. Anitha, S. K. Cakrabarty, and K. S. Varasprasad. 2011. Global sources of pepper genetic resources against arthropods, nematodes and pathogens. *Crop Protection* 30: 389-400.
- SAS. 2002. SAS, Version 9.1. SAS Institute Inc., North Carolina. SIAP (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera). 2011. Agricultura, Producción Anual. <http://www.siap.sagarpa.gob.mx> (Accessed: January 2012.)
- Smith, C. M. 2005. Plant Resistance to Arthropods. Molecular and Conventional Approaches. Springer. Netherlands. 423 p.

- Soria-Fregoso, M. J., J. M. Tun-Suarez, R. H. Trejo, y S. R. Terán. 1996. Tecnología para la Producción de Hortalizas a Cielo Abierto en la Península de Yucatán. Tercera edición, CIGA-Instituto Tecnológico Agropecuario No. 2. Conkal, México. 430 p.
- Theiling, K. M., and B. A. Croft. 1988. Pesticide side-effects on arthropod natural enemies: A database summary. *Agric. Ecosys. Environ.* 21: 191-218.
- Torres-Pacheco, I., J. A. Garzon-Tiznado, J. K. Brown, A. Becerra-Flora, and B. F. Rivera-Bustamante. 1996. Detection and distribution of geminiviruses in México and southern United States. *Phytopathology* 86: 1186-1192.
- Trujillo-Aguirre, J. J., and C. del R. Pérez-Llanes. 2004. Chile habanero *Capsicum chinense* Diversidad varietal. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Folleto Técnico. México. 24 p.
- Tun-Dzul, J. C. 2001. Chile habanero. Características y tecnología de producción. Folleto técnico. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. México. 74 p.
- Wilhoit, L. R. 1992. Evolution of virulence to plant resistance: Influence of variety mixtures. *In: Fritz, R. S., and E. L. Simms (eds). Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology, Evolution, and Genetics.* University of Chicago Press. Chicago. pp: 91-119.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev, and G. M. Smith. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R.* Springer. New York. 574 p.