



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

ENSEÑAR LA EXPLOTACIÓN DE LA TIERRA, NO LA DEL HOMBRE

DIRECCIÓN GENERAL DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN PROTECCIÓN VEGETAL
DEPARTAMENTO DE PARASITOLOGÍA

**INFLUENCIA DE DOS SUELOS Y TRES NIVELES DE HUMEDAD SOBRE
LA INFECCIÓN DE *Phytophthora cinnamomi* EN PLANTAS DE
AGUACATE**

TESIS

Que como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS EN PROTECCIÓN VEGETAL

Presenta:

JESSIKA DAYANA ORDOÑEZ ORDOÑEZ

Bajo la supervisión de: Dr. Marcelo Acosta Ramos

Noviembre de 2017
Chapingo, Estado de México



DIRECCION GENERAL ACADEMICA
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES
OFICINA DE EXAMENES PROFESIONALES



INFLUENCIA DE DOS SUELOS Y TRES NIVELES DE HUMEDAD SOBRE LA
INFECCIÓN DE *Phytophthora cinnamomi* EN PLANTAS DE AGUACATE

Tesis realizada por JESSIKA DAYANA ORDOÑEZ ORDOÑEZ bajo la supervisión del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS EN PROTECCIÓN VEGETAL

DIRECTOR: 

Dr. Marcelo Acosta Ramos

ASESOR: 

Dr. Mateo Vargas Hernández

ASESOR: 

Dr. Roberto Quintero Lizaola

ASESOR: 

Dr. Samuel Ramírez Alarcón

CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
2. OBJETIVOS	2
CAPÍTULO I	3
3. REVISIÓN DE LITERATURA.....	3
3.1. Generalidades del cultivo	3
3.2. Producción y exportación.....	4
3.3. <i>Phytophthora cinnamomi</i>	5
3.4. Tristeza del aguacatero.....	6
3.5. Ecología de <i>P. cinnamomi</i> y suelos supresivos	7
4. LITERATURA CITADA.....	8
CAPÍTULO II. INFLUENCIA DE DOS SUELOS Y TRES NIVELES DE HUMEDAD SOBRE LA INFECCIÓN DE <i>Phytophthora cinnamomi</i> EN PLANTAS DE AGUACATE	12
5. INTRODUCCIÓN	14
6. MATERIALES Y MÉTODOS	15
6.1. Material vegetal	15
6.2. Aislamiento del patógeno.....	16
6.3. Suspensión de micelio.....	16
6.4. Pruebas de patogenicidad	16
6.5. Suelos	17
6.5.1. Humedad	17
6.5.2. pH	17
6.6. Variables evaluadas.....	18
6.6.1. Fisiología de la planta.....	18
6.6.2. Severidad.....	18
6.6.3. Peso fresco de raíz	19
6.6.4. Propágulos viables en suelo.....	19
6.7. Diseño experimental	19
7. RESULTADOS	20

7.1.	Aislamiento del patógeno.....	20
7.2.	Prueba de patogenicidad	21
7.3.	Suelos	22
7.4.	Fisiología de la planta.....	23
7.5.	Porcentaje de infección	29
7.6.	Peso fresco de raíz	30
7.7.	Propágulos viables en suelo.....	30
8.	DISCUSIÓN	32
9.	CONCLUSIONES.....	38
10.	LITERATURA CITADA.....	38

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Escala de daño en raíz	18
Cuadro 2. Distribución de tratamientos	20
Cuadro 3. Suelos muestreados en franja aguacatera de Michoacán.....	22
Cuadro 4. Humedad de suelos usados (% humedad gravimétrica) y % de humedad establecidos para el ensayo (SAT, CC y DEF).	23
Cuadro 5. Efecto (P valor) de los factores ‘inóculo, suelo y humedad del suelo’ sobre variables fisiológicas de plantas de aguacate en diferentes fechas de muestreo. (LSD $\alpha=0.05$).....	25
Cuadro 6. Efecto general (P valor) de los factores ‘inóculo, suelo y humedad del suelo’ sobre variables fisiológicas de plantas de aguacate. (Tukey $\alpha=0.05$).	26

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. A. Raíces de aguacate con pudrición por <i>P. cinnamomi</i> . B. Colonia con crecimiento en forma camelioide en medio PDA. C. Micelio coraloide en medio PDA. D. Clamidosporas globosas y células hinchadas en medio V8.	21
Figura 2. A. Raíz de planta control (sin inoculación). B. Raíz de planta inoculada con TX (50 días después de inoculación). C. Planta control (sin inoculación). D. Planta inoculada con TX (45 ddi). E. Planta inoculada con TX (120 ddi).	21
Figura 3. Respuesta fisiológica en plantas de aguacate inoculadas y no inoculadas con <i>P. cinnamomi</i> a través del tiempo. A. Fotosíntesis, B. Conductancia estomática, C. Transpiración y D. Temperatura de la hoja. Curvas con la misma letra no difieren estadísticamente (LSD $\alpha=0.05$).	24
Figura 4. Efecto del factor “Inóculo” sobre variables fisiológicas de plantas de aguacate inoculadas y no inoculadas con <i>P. cinnamomi</i> . A. Fotosíntesis, B. Conductancia estomática, C. Transpiración y D. Temperatura de la hoja. Barras con la misma letra, no difieren estadísticamente (LSD $\alpha=0.05$).	27
Figura 5. Efecto del factor “Suelo” sobre variables fisiológicas de plantas de aguacate. Suelos: Z y R. A. Fotosíntesis, B. Conductancia estomática, C. Transpiración y D. Temperatura de la hoja. Barras con la misma letra, no difieren estadísticamente (LSD $\alpha=0.05$).	27
Figura 6. Efecto del factor “Humedad del suelo” sobre variables fisiológicas de plantas de aguacate. A. Fotosíntesis, B. Conductancia estomática, C. Transpiración y D. Temperatura de la hoja. Niveles de humedad: SAT (suelo saturado), CC (suelo a capacidad de campo) y DEF (suelo con déficit de agua). Barras con la misma letra, no difieren estadísticamente (LSD $\alpha=0.05$).	28
Figura 7. Porcentaje de infección en plantas de aguacate en dos suelos, bajo tres niveles de humedad. Suelos: Z y R. Niveles de humedad: SAT, CC, DEF. Barras con la misma letra no difieren estadísticamente (LSD $\alpha=0.05$).	29
Figura 8. Efecto de los factores ‘inóculo, suelo y humedad en suelo’ sobre el peso fresco de raíz de plantas de aguacate. Barras con la misma letra, no difieren estadísticamente (LSD $\alpha=0.05$).	30
Figura 9. Propágulos viables de <i>P. cinnamomi</i> en dos suelos, bajo tres niveles de humedad. Suelos: Z y R. Niveles de humedad: SAT, CC, DEF. Barras con la misma letra, no difieren estadísticamente (LSD= $\alpha=0.05$).	31
Figura 10. Propágulos viables de <i>P. cinnamomi</i> vs. Porcentaje de infección en plantas de aguacate, para dos suelos bajo tres niveles de humedad. Suelos: Z y R. Niveles de humedad: SAT, CC y DEF.	32

DEDICATORIA

A Dios por llevarme más lejos de lo que siempre espero.

A mis padres por ser el vivo ejemplo del trabajo duro y bien hecho. A mis hermanos y sobrinos por todo su apoyo y espera.

A mis amigos de la Universidad Autónoma Chapingo y del Colegio de Postgraduados que hicieron muy amena mi estadía en México y que proporcionaron ayuda para el desarrollo de este trabajo.

A David por mostrarme siempre el amor de Dios, por ser un ejemplo de esfuerzo y constancia para mí.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT).

A la Universidad Autónoma Chapingo, trabajadores y laboratoristas que facilitaron las labores en invernadero.

Al Colegio de Postgraduados, trabajadores y laboratoristas que hicieron posible el trabajo en laboratorio.

Al Dr. Nicacio Cruz Huerta por su asesoría y acompañamiento en el uso de equipos y toma de variables fisiológicas.

A mis profesores y asesores que hicieron posible este trabajo.

DATOS BIOGRÁFICOS

Datos personales



Nombre	Jessika Dayana Ordoñez Ordoñez
Fecha de nacimiento	Febrero 7 de 1992
Lugar de nacimiento	Cundinamarca, Colombia
Profesión	Ingeniera Agrónoma
Curp	OOOJ920207MNERRS03

Desarrollo Académico

Licenciatura	Ingeniería Agronómica, 2014 (Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá)
Maestría	Maestría en Ciencias en Protección Vegetal, 2017 (Universidad Autónoma Chapingo)

RESUMEN GENERAL

INFLUENCIA DE DOS SUELOS Y TRES NIVELES DE HUMEDAD SOBRE LA INFECCIÓN DE *Phytophthora cinnamomi* EN PLANTAS DE AGUACATE

El aguacate es la cuarta fruta tropical más vendida en el mundo con un incremento del 139% en los últimos 20 años, por su consumo en fresco o industrializado, productos de belleza o farmacéuticos. La tristeza del aguacatero causada por *P. cinnamomi* es la enfermedad más limitante en la producción de aguacate, debido a que genera pudrición radical, limitando la toma de agua y nutrientes, conduciendo así a la marchitez de las ramas y a la eventual muerte de la planta. A pesar de que las condiciones para que un suelo sea conductivo para *P. cinnamomi* parecen estar caracterizadas, existen reportes que no corresponden a los parámetros establecidos en diferentes investigaciones y se ha sugerido que éstas pueden variar según el tipo de suelo y la especie de planta que se estudie. Por esta razón, el objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de dos suelos y tres niveles de humedad sobre la infección de *P. cinnamomi* en plantas de aguacate (*Persea americana*). *P. cinnamomi* afectó negativamente la tasa fotosintética, la conductancia estomática, la transpiración y el peso radical de plantas de aguacate. Se obtuvo una respuesta diferencial entre los dos suelos y los niveles de humedad, donde el suelo más arcilloso y de pH neutro, fue más conductivo que el suelo arenoso con pH ácido, generando mayor cantidad de propágulos viables y mayor porcentaje de infección. La conductividad del suelo hacia *P. cinnamomi* está dada por la interacción entre diferentes factores edáficos, donde cada uno de estos puede tener una influencia diferenciada sobre el desarrollo de la enfermedad.

Palabras clave: *Phytophthora cinnamomi*, *Persea americana*, suelo inductivo, suelo supresivo.

Tesis de Maestría en Ciencias en Protección Vegetal, Departamento de Parasitología,
Universidad Autónoma Chapingo.

Autor: Jessika Dayana Ordoñez Ordoñez

Director de tesis: Marcelo Acosta Ramos

GENERAL ABSTRACT

INFLUENCE OF TWO SOILS AND THREE MOISTURE LEVELS ON INFECTION OF *Phytophthora cinnamomi* IN AVOCADO PLANTS

Avocado is the fourth most sold tropical fruit worldwide with an increase of 139% in the last 20 years, due its consumption in fresh or industrialized form, and its use in beauty or pharmaceutical products. Avocado's sadness caused by *Phytophthora cinnamomi* is the most limiting disease in the production of avocado, because it generates root rot, limiting the uptake of water and nutrients, leading to wilting of the branches and the eventual death of the plant. Although the conditions for a soil to be conducive for *P. cinnamomi* seem to be characterized, there are reports that do not correspond to the parameters established in different investigations and it has been suggested that these may vary according to the type of soil and the species of plant that are studied. For this reason, the aim of this essay was to evaluate the effect of two soils and three moisture levels on *P. cinnamomi* infection in avocado plants (*Persea americana*). *P. cinnamomi* negatively affected the photosynthetic rate, stomatal conductance, transpiration and root weight of avocado plants. A differential response was obtained between the two soil and moisture levels, where the more clayey soil with neutral pH, was more conducive than sandy soil with acid pH, generating more viable propagules and higher percentage of infection. The soil conductivity towards *P. cinnamomi* is given by the interaction between different edaphic factors, where each of these can have a differentiated influence on the development of the disease.

Key words: *Phytophthora cinnamomi*, *Persea americana*, conducive soil, suppressive soil.

Thesis of Master of Sciences in Plant Protection, Department of Parasitology,
Universidad Autónoma Chapingo.

Author: Jessika Dayana Ordoñez Ordoñez

Thesis director: Marcelo Acosta Ramos

INFLUENCIA DE DOS SUELOS Y TRES NIVELES DE HUMEDAD SOBRE LA INFECCIÓN DE *P. cinnamomi* EN PLANTAS DE AGUACATE

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

El aguacate (*Persea americana*) es una fruta tropical que actualmente se cultiva en diversos países produciéndose más de 4 millones de toneladas en todo el mundo; los principales productores son México (27%), seguido por República Dominicana (5.1%), Indonesia (5.06%), Colombia (4.29%) y Estados Unidos de América (4%) (FAOSTAT, 2015). En México, el productor principal es el estado de Michoacán con un 80.78%, seguido por Jalisco (6.64%), México (4.3%) y Nayarit (2.43%), entre otros (SIAP, 2015).

El cultivo de aguacate es afectado por insectos plaga y patógenos que causan daños importantes, ya que disminuyen su rendimiento y afectan la calidad del fruto (Vidales y Alcantar, 1999). A nivel de raíz, se encuentra la enfermedad más limitante en la fitosanidad del cultivo, la pudrición de raíz o “tristeza del aguacatero” causada por la infección de *Phytophthora cinnamomi* (Pérez *et al.*, 2014), la cual comienza con necrosis parcial en las raíces más finas y se extiende a lo largo de toda la raíz, generando la declinación gradual hasta la muerte del árbol, en un periodo de tiempo que puede variar entre meses y 2 o 3 años (Tamayo, 2007).

Se ha reportado la importancia de los suelos supresivos en el manejo de la tristeza del aguacatero (Valenzuela, 1984; Rosas, 1985; Rodríguez, 1986; Mora, 1994 y Ferrera y Alarcón, 2007) y se ha definido que dicha supresividad no depende de un solo factor en el suelo, sino de la interacción entre varios de ellos (Broadbent y Baker, 1974; Rosas, 1985). A pesar de que las condiciones para

que un suelo sea conductivo para *P. cinnamomi* parecen estar caracterizadas (textura pesada, bajo contenido de materia orgánica, alta humedad en suelo, pH ácido), existen reportes que no corresponden a los parámetros establecidos en diferentes investigaciones; Broadbent y Baker (1974), reportaron por primera vez un suelo supresivo para *P. cinnamomi*, el cual tenía alto contenido de humedad; Shearer y Crane (2011), encontraron que los suelos arenosos eran más conductivos para la enfermedad que los suelos arcillosos. De este modo, se ha sugerido que las características de un suelo conductivo o supresivo para *P. cinnamomi*, pueden variar según el tipo de suelo y la especie de planta que se estudie (Corcobado *et al.*, 2013a). Por esta razón, el objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de dos suelos y tres niveles de humedad sobre la infección de *P. cinnamomi* en plantas de aguacate.

2. OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la influencia de dos suelos y tres niveles de humedad en la infección de *Phytophthora cinnamomi* en plantas de aguacate.

Objetivos específicos

- Caracterizar la respuesta fisiológica de plantas de aguacate criollo a la infección de *P. cinnamomi*.
- Caracterizar el efecto de los factores 'suelo' y 'humedad del suelo' sobre la infección de *P. cinnamomi* en plantas de aguacate.
- Identificar la condición del suelo en la que la infección de *P. cinnamomi* sobre las plantas de aguacate, se torna más agresiva.

Hipótesis

- La infección de *P. cinnamomi* genera cambios fisiológicos en las plantas de aguacate.
- Los factores 'suelo' y 'humedad del suelo' tienen efecto sobre la infección de *P. cinnamomi* y además existe interacción entre ellos.
- Existe una condición de 'suelo' y 'humedad del suelo' en la que la enfermedad se torna más agresiva.

CAPÍTULO I

3. REVISIÓN DE LITERATURA

3.1. Generalidades del cultivo

El aguacate es la cuarta fruta tropical que más se vende en el mundo con un incremento del 139% en los últimos 20 años, por su consumo en fresco o industrializado, productos de belleza o farmacéuticos (Perea *et al.*, 2016). Es originario de las regiones montañosas de México y América Central y se ha consumido en estos lugares por más de 10 mil años (Samson, 1991). Se conocen tres razas, la mexicana es originaria de los Valles de México, de regiones con alturas de 1500 a 2000 msnm (posee en las hojas un olor característico a anís), es más resistente a las bajas temperaturas, susceptible a los suelos calcáreos y a la salinidad, estando el pH óptimo para su desarrollo entre 5.5 y 6.5; la raza antillana se sitúa ecológicamente en lugares bajos (menos de 500 msnm), cálidos y de una alta humedad relativa, es la raza con mayor característica tropical, pues es la más sensible al frío; es tolerante a suelos calcáreos y salinos, pudiendo vegetar en suelos con alto contenido de cloruros (Rodríguez, 1992). La raza guatemalteca, como su nombre lo indica, es originaria de Guatemala, de regiones con alturas de 500 a 1000 msnm; la resistencia al frío respecto a las otras razas es intermedia (las plantas jóvenes resisten entre -2 y -4 °C, y las adultas entre -3 y -5°C) (Téliz, 2000).

Los árboles de aguacate se adaptan según su ascendencia de las distintas razas, por ejemplo, en el subtrópico dominan los cultivares con genes de la raza mexicana y guatemalteca, mientras que en el trópico dominan los cultivares con combinaciones entre raza Antillana y Guatemalteca (Téliz y Mora, 2007). Entre los cultivares subtropicales se encuentran el Hass, el Fuerte, Bacon, Colín V-33, Reed, Pinkerton, Whitsell, Gwen, Lamb Hass y entre los tropicales están Booth 8, Choquette y Lula (Téliz y Mora, 2007).

3.2. Producción y exportación

El aguacate (*Persea americana*) es una fruta tropical y actualmente se cultiva en diversos países produciéndose más de 4 millones de toneladas en todo el mundo; los principales productores son México (27%), seguido por República Dominicana (5.1%), Indonesia (5.06%), Colombia (4.29%) y Estados Unidos de América (4%) (FAOSTAT, 2015).

El 27% de la producción mundial de aguacate, se lleva a cabo en México principalmente en el estado de Michoacán con un 80.78% y en otros estados con un porcentaje mucho menor, como en Jalisco (6.64%), México (4.3%) y Nayarit (2.43%), entre otros (SIAP, 2015). El aguacate se cultiva en 46 municipios de Michoacán, lo que la hace la zona productora más importante a nivel mundial; en un periodo de 10 años (2004-2013) su superficie cultivada pasó de 87,350 a 122,351 has (incremento del 29%), generando en su sistema productivo más de 100,000 empleos directos al año (SAGARPA, 2015a).

Las exportaciones hacia Estados Unidos de este fruto incrementaron en un 39% entre julio de 2014 y enero de 2015 (102,900 toneladas) para un total de 365,639 t y la SAGARPA reporta que en el periodo de 2014-2015 se exportaron 22,428 t de aguacate a Japón, 17,331 t a Canadá, 12,671 t a Centroamérica, 6,676 t a Europa, 3,490 t a países de Asia, es decir, un total de 62,596 toneladas (SAGARPA, 2015b).

3.3. *Phytophthora cinnamomi*

Phytophthora cinnamomi es un Oomycete que causa la pudrición de raíz y es el problema más importante en la fitosanidad del cultivo de aguacate, seguido por hongos como *Colletotrichum gloesporioides*, responsable de la antracnosis, *Sphaceloma perseae*, causante de la roña y *Verticillium* sp., agente causal de la marchitez, entre otros (Pérez *et al.*, 2014).

P. cinnamomi fue aislado por primera vez desde árboles de canela en Sumatra en el año 1922 y se cree que se originó cerca de Papua Nueva Guinea; sin embargo, ahora tiene una distribución mundial (Zentmyer, 1983) y puede encontrarse en casi todas las áreas aguacateras del mundo incluyendo Australia, Nueva Zelanda, África, Israel, España, Marruecos, Estados Unidos, México, así como en varios países de América y el Caribe en donde este frutal es cultivado (Zentmyer, 1980; Erwin y Ribeiro, 1996; Pegg *et al.*, 2008). En México se ha reportado la presencia del patógeno en todos los municipios de la franja aguacatera de Michoacán (Téliz, 2000). Es un pseudohongo heterotálico con tipos de apareamiento A1 Y A2; sin embargo, incluso en áreas en las cuales los dos tipos de apareamientos se hacen presentes, es más común que la diversidad genética surja por medio de la reproducción asexual (Hardham, 2005). Este patógeno no crece o sobrevive a bajas (menos de 6°C) o a altas temperaturas (por encima de 32-35°C) en el suelo, su rango de temperatura óptimo es de 21 a 27°C; no sobrevive o se propaga en condiciones de baja humedad en el suelo, sino que se desarrolla rápidamente cuando la humedad es abundante (Zentmyer, 1983).

Phytophthora cinnamomi Rands está clasificado en la sección VI de Waterhouse (1963) en la clave para las especies del género *Phytophthora* De Bary; sin embargo, Hüberli *et al.*, (2001) al encontrar que algunas poblaciones presentaron más del 30% de anteridios paráginos dentro de una especie que forma predominantemente anteridios anfígenos, sugirieron que *P. cinnamomi* debía ser incluida como segunda especie del grupo VI de la clave. Pertenece al reino

Chromista, filo Oomycota, orden Peronosporales, familia Peronosporaceae, género *Phytophthora*, especie *cinnamomi* (Zentmeyer, 1980); es patógeno de más de 3000 especies de plantas incluyendo más de 2500 especies nativas australianas y cultivos tales como aguacate, piña, melocotón, castaña y macadamia, entre otros (Zentmyer, 1980; Zentmyer, 1983; Hansen y Sutton, 1999; Hardham, 2005). Las características morfológicas del patógeno incluyen los esporangios no papilados, no deciduos; con hifas distintivas turolosas coraloides, producción de clamidosporas terminales predominantemente y oosporas con anteridio anfígeno formado por cruce entre tipos de apareamiento A1 y A2 (Zentmyer, 1980). Este pseudohongo puede crecer saprofiticamente en los suelos y persistir en ellos o en material infectado por medio de la formación de clamidosporas y en menor proporción como zoosporas uninucleadas y biflageladas, hasta encontrar condiciones favorables para la germinación y la infección, penetrando posteriormente el tejido de la planta susceptible en un periodo de 2 a 3 días (Hardham, 2005).

3.4. Tristeza del aguacatero

La pudrición de raíces en plantas de aguacate por *P. cinnamomi* o tristeza del aguacatero, puede presentarse en plantas de cualquier edad y su desarrollo se ve favorecido en suelos encharcados (Reyes y Morales, 2007; Reeksting *et al.*, 2014). Las raíces más finas presentan necrosis parcial y se tornan de color café-negro desprendiéndose con facilidad de la planta; los árboles que son afectados se declinan gradualmente y su muerte se puede demorar desde unos cuantos meses hasta 2 o 3 años, en donde su producción se ve disminuida (Tamayo, 2007). La pudrición comienza en las raíces secundarias y en el cuello, extendiéndose en el tronco aproximadamente 50 centímetros (GIIIA, 2013). Consecuentemente se genera retraso en el crecimiento, caída de hojas y necrosis en el follaje; los frutos son más pequeños y delgados, pues se genera floración y fructificación excesiva, pero los frutos no alcanzan su tamaño normal (ICA, 2012).

P. cinnamomi también puede producir daños en la base del tronco y las plantas pueden desarrollar canchales con coloraciones café claro a oscuras debajo de la corteza, con exudaciones acuosas; en ocasiones acompañadas por gomosis y constricción del tallo (Zentmyer, 1980; Ceja *et al.*, 2000).

3.5. Ecología de *P. cinnamomi* y suelos supresivos

Debido a que la tristeza del aguacatero es una enfermedad de origen edáfico, las características físico-químicas del suelo tienen gran influencia en la supervivencia y multiplicación de *P. cinnamomi*. Schmitthenner y Canaday (1983) concluyeron que *P. cinnamomi* se desarrolla más lentamente en raíces de plantas de aguacate fertilizadas con altas dosis de N, P, K y Ca y que a medida que el pH del suelo incrementa, la tasa de la enfermedad también lo hace, hasta llegar a un pH de 8, donde el desarrollo de la enfermedad se retrasa. Fernández *et al.*, (1984) determinaron que el patógeno es más agresivo en condiciones de pH ácido (5.2) y alto nivel de humedad en el suelo (55%) y que a un pH de 7.3, donde hay acumulaciones de Ca y Mg, su efecto es despreciable. Valenzuela (1984) también sugirió que la cantidad de nutrientes en el suelo es un factor determinante no solo desde el punto de vista nutricional para los árboles de aguacate, sino como efecto adverso para el patógeno.

Nesbitt *et al.*, (1979a) estudiaron el efecto de la humedad y temperatura del suelo sobre la supervivencia de *P. cinnamomi*, concluyendo que a medida que la humedad aumenta, se disminuye la lisis hifal al igual que la generación de esporangios, la cual es óptima a capacidad de campo y en temperaturas entre 20 y 25°C. Duniway (1983) sugirió que la baja formación de esporangios en suelos saturados, se debe a las bajas concentraciones de oxígeno. También se han mencionado otros factores importantes como la cantidad de materia orgánica y la textura (Nesbitt *et al.*, 1979b; Corcobado *et al.*, 2013a), debido a la supresividad que le generan al suelo.

La supresividad en un suelo, se da cuando existen las condiciones apropiadas para que prolifere una enfermedad de origen edáfico, pero no se encuentra

incidencia o daños sobre el hospedante (Ferrera y Alarcón, 2007). Se dice que el suelo puede contar con una supresividad natural o que puede ser inducida; por ejemplo, Valenzuela (1984) consiguió disminuir la infección de *P. cinnamomi* incrementando el pH, la cantidad de materia orgánica y los contenidos de P y K, añadiendo enmiendas a base de alfalfa y estiércol.

Rosas (1985) reporta que un suelo supresivo para este patógeno debe tener un alto contenido de materia orgánica, niveles altos de Ca (normalmente 20-25 meq/100 g) y N, pH básico, alta actividad biológica y suelos bien drenados. Sin embargo, este último requerimiento contrasta con el registro del primer hallazgo de un suelo supresivo para *P. cinnamomi* hecho en Australia por Broadbent y Baker (1974), quienes observaron la supresión de este pseudohongo con un alto nivel de humedad en el suelo. Shearer y Crane (2011), también encontraron una característica opuesta en un suelo conductivo, ya que reportaron que en el ensayo que trabajaron, los suelos más conductivos para *P. cinnamomi* fueron los de textura arenosa y no los de textura arcillosa, como se había mencionado anteriormente.

Duvenhage y Kotzé (1993) atribuyeron la supresividad de un suelo principalmente a su carga microbiana, pues encontraron microorganismos antagonistas como *Bacillus azotoformans*, *B. megaterium*, *Aspergillus candidus*, *Paecilomyces* sp. y *Trichoderma hamatum*.

4. LITERATURA CITADA

- Broadbent, P., & Baker, K. (1974). Behaviour of *Phytophthora cinnamomi* in soils suppressive and conducive to root rot. Australian Journal of Agricultural Research 25, 121 - 137.
- Ceja, T., Téliz, D., Osada, K., & Morales, G. (2000). Etiología, distribución e incidencia del cancro del aguacate *Persea americana* Mill. en cuatro municipios del estado de Michoacán, México. Revista Mexicana de Fitopatología 18: 79-86.
- Corcobado, T., Solla, A., Madeira, M., & Moreno, G. (2013a). Combined effects of soil properties and *Phytophthora cinnamomi* infections on *Quercus ilex* decline. Plant Soil 373: 403-413.

- Duniway, J.M. (1987). Role of physical factors in the development of *Phytophthora* diseases. In: *Phytophthora: Its biology, taxonomy, ecology, and pathology*. Erwin, D.C., Bartnicki-García, S., Tsao, P.H. The American Phytopathological Society (APS Press). St. Paul, Minnesota. pp: 175-188.
- Duvenhage, J., & Kotzé, J. (1993). Biocontrol of root rot of avocado seedlings. *South African Avocado Growers' Association Yearbook* 16: 70-72.
- Erwin, D., & Ribeiro, O. (1996). *Phytophthora diseases worldwide*. The American Phytopathological Society (APS Press). St. Paul, Minnesota. pp: 270-271.
- FAOSTAT, Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2015). Producción mundial de Aguacate. Disponible en <http://faostat3.fao.org/browse/Q/QC/S>. Consultado en marzo de 2017.
- Fernández, M., Fox, R., & Trujillo, E. (1984). Interactions of Soil pH, nutrients and moisture on *Phytophthora* Root Rot of Avocado. *Plant and Soil* 81: 165-176.
- Ferrera, R., & Alarcón, A. (2007). *Microbiología Agrícola: Hongos, Bacterias, Micro y Macrofauna, Control Biológico y Planta-Microorganismo*. Ed. Trillas. Ciudad de México.
- GIIA, Grupo Interdisciplinario e Interinstitucional de Investigación en Aguacate. (2013). El aguacate en Michoacán, plagas y enfermedades. Ed. González, M. Ed. López Impresores, Uruapan, Michoacán. pp:51-54.
- Hansen, E., & Sutton, W. (1999). *Phytophthora diseases of forest trees*. Forest Research Laboratory, Oregon State University. Corvallis, Oregon. 152 p.
- Hardham, A. (2005). Pathogen Profile *Phytophthora cinnamomi*. *Molecular Plant Pathology* 6 (6), 589-604.
- Hüberli, D., Tommerup, I., Dobrowolski, M., Calver, M., & Hardy, G. (2001). Phenotypic variation in a clonal lineage of two *Phytophthora cinnamomi* populations from Western Australia. *Mycol. Res.* 105 (9): 1053-1064.
- ICA, Instituto Colombiano Agropecuario. (2012). Manejo fitosanitario del cultivo del aguacate Hass (*Persea americana* Mill), medidas para la temporada invernal. Ed. Produmedios. Bogotá, D.C. pp: 27-30.
- Mora, A. (1994). Validación de Tecnología para el Manejo Integrado del Aguacate (*Persea americana*) en Huaquechula, Puebla. Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados. Texcoco, México.
- Nesbitt, H., Malajczuki, N., & Glenn, R. (1979a). Effect of soil moisture and temperature on the survival of *Phytophthora cinnamomi* Rands in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 11: 137-140.
- Nesbitt, H., Malajczuki, N., & Glenn, R. (1979b). Effect of organic matter on the survival of *Phytophthora cinnamomi* Rands in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 11: 133-136.
- Pegg, K., Smith, L., Dann, L., Coates, L., & Whiley, T. (2008). *Phytophthora* resistance in avocado rootstocks. In: The Hon. Tony Burke MP Minister for

- Agriculture, Fisheries and Forestry presenting the RIRDC Australian Rural Woman of the Year Award 2008 to Mrs Ros Smerdon. Canberra 19 (2), 52 p.
- Perea, A., Aguilera, M., & Manzano, F. (2016). Fuel properties of avocado stone. *Fuel* 186: 358-364.
- Pérez, C., Hernández, G., & Fuentes, C. (2014). Uso de bacterias endófitas como control biológico sobre *Phytophthora cinnamomi* Rands, causante de la pudrición radicular del aguacate (*Persea americana* Mill.). *Revista colombiana de ciencia animal* 6(1): 213-222.
- Reeksting, B., Taylor, N., & Van den Berg, N. (2014). Flooding and *Phytophthora cinnamomi*: Effects on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in shoots of non-grafted *Persea americana* (Mill.) rootstocks differing in tolerance to *Phytophthora* root rot. *South African Journal of Botany* 95: 40-53.
- Reyes, C. & Morales, L. (2007). Determinación de la temperatura óptima de desarrollo in vitro de *Phytophthora parasitica* Dastur en aguacate "Hass", en la zona aguacatera de Michoacán, México. *In: Actas VI Congreso Mundial del Aguacate*. Viña del Mar, Chile. 7 p.
- Rodríguez, F. (1992). El Aguacate. Ed. AGT. Ciudad de México. pp: 18-22.
- Rodríguez, M. (1986). Ecología de la Enfermedad "Tristeza del aguacatero", bajo Manejo Integrado Experimental del Cultivo de Aguacate, en la región de Atlixco, Puebla. Colegio de Posgraduados. Texcoco, México.
- Rosas, M. (1985). Influencia del estiércol, alfalfa, metalaxil y sus combinaciones en la dinámica poblacional del hongo *Phytophthora cinnamomi* Rands agente causal de la tristeza del aguacate (*Persea americana* Mill.). Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados. Texcoco, México.
- SAGARPA, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. (2015a). Plan rector estatal sistema producto aguacate Michoacán 2015. Uruapan, Michoacán. Disponible en <http://dev.pue.itesm.mx/sagarpa/nacionales/>
- SAGARPA, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. (2015b). Disponible en <http://www.gob.mx/sagarpa>. Consultado en marzo de 2017.
- Samson, J. (1991). *Fruticultura Tropical*. Ed. Limusa S. A. Ciudad de México. pp: 281-303.
- Shearer, B., & Crane, C. (2011). Habitat suitability of soils from a topographic gradient across the Fitzgerald River National Park for invasión by *Phytophthora cinnamomi*. *Australasian Plant Pathology* 40: 168-179.
- Schmitthenner, A. & Canaday, C. (1983). *In: Phytophthora: Its Biology, Taxonomy, Ecology, and Pathology*. Erwin, D., Bartnicki-García, S., Tsao,

- P.H. The American Phytopathological Society (APS Press). St. Paul, Minnesota. pp: 189-196.
- SIAP, Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. (2015). Disponible en <http://www.siap.gob.mx/agricultura-produccion-anual/>. Consultado en marzo de 2017.
- Tamayo, P. (2007). Enfermedades del aguacate. Polotécnica 4:51-70.
- Téliz, D. (2000). El Aguacate y su manejo Integrado. Ediciones Mundi Prensa. Ciudad de México. pp: 26-28.
- Téliz, D., & Mora, A. (2007). El aguacate y su manejo Integrado. Segunda Edición. Ediciones Mundi Prensa. Ciudad de México. pp: 41-47.
- Valenzuela, J. (1984). Manejo Integrado de la Tristeza *Phytophthora cinnamomi* del Aguacatero en Atlixco, Puebla. Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados. Texcoco, México.
- Vidales, J., & Alcantar, J. (1999). Acción de la solarización y de la materia orgánica en el control de la tristeza *Phytophthora cinnamomi* Rands del aguacate *Persea americana* L. Revista Chapingo Serie Horticultura 5: 255-259.
- Waterhouse, G. (1963). Key to the specie of *Phytophthora* de Bary. Mycological Papers No 92 Commonwealth Mycol Inst., Assoc. Apl. Biol, Kew, Surrey, England. 22 p.
- Zentmyer, G. (1980). *Phytophthora cinnamomi* and the Diseases It Causes. Monograph No. 10. The American Phytopathological Society (APS Press). St. Paul, Minnesota. 96 p.
- Zentmyer, G. (1983). The World of Phytophthora. In: Phytophthora: Its Biology, Taxonomy, Ecology, and Pathology. Eds. Erwin, D.C., Bartnicki-García, S., Tsao, P.H. The American Phytopathological Society (APS Press). St. Paul, Minnesota. pp: 1-8.

CAPÍTULO II. INFLUENCIA DE DOS SUELOS Y TRES NIVELES DE HUMEDAD SOBRE LA INFECCIÓN DE *Phytophthora cinnamomi* EN PLANTAS DE AGUACATE

RESUMEN

El aguacate es la cuarta fruta tropical más vendida en el mundo con un incremento del 139% en los últimos 20 años, por su consumo en fresco o industrializado, productos de belleza o farmacéuticos. La tristeza del aguacatero causada por *P. cinnamomi* es la enfermedad más limitante en la producción de aguacate, debido a que genera pudrición radical, limitando la toma de agua y nutrientes, conduciendo así a la marchitez de las ramas y a la eventual muerte de la planta. A pesar de que las condiciones para que un suelo sea conductivo para *P. cinnamomi* parecen estar caracterizadas, existen reportes que no corresponden a los parámetros establecidos en diferentes investigaciones y se ha sugerido que éstas pueden variar según el tipo de suelo y la especie de planta que se estudie. Por esta razón, el objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de dos suelos y tres niveles de humedad sobre la infección de *P. cinnamomi* en plantas de aguacate (*Persea americana*). *P. cinnamomi* afectó negativamente la tasa fotosintética, la conductancia estomática, la transpiración y el peso radical de plantas de aguacate. Se obtuvo una respuesta diferencial entre los dos suelos y los niveles de humedad, donde el suelo más arcilloso y de pH neutro, fue más conductivo que el suelo arenoso con pH ácido, generando mayor cantidad de propágulos viables y mayor porcentaje de infección. La conductividad del suelo hacia *P. cinnamomi* está dada por la interacción entre diferentes factores edáficos, donde cada uno de estos puede tener una influencia diferenciada sobre el desarrollo de la enfermedad.

Palabras clave: *Phytophthora cinnamomi*, *Persea americana*, suelo inductivo, suelo supresivo.

INFLUENCE OF TWO SOILS AND THREE MOISTURE LEVELS ON INFECTION OF *Phytophthora cinnamomi* IN AVOCADO PLANTS

ABSTRACT

Avocado is the fourth most sold tropical fruit worldwide with an increase of 139% in the last 20 years, because its consumption in fresh or industrialized form, and its use in beauty or pharmaceutical products. Avocado's sadness caused by *Phytophthora cinnamomi* is the most limiting disease in the production of avocado, because it generates root rot, limiting the uptake of water and nutrients, leading to wilting of the branches and the eventual death of the plant. Although the conditions for a soil to be conducive for *P. cinnamomi* seem to be characterized, there are reports that do not correspond to the parameters established in different investigations and it has been suggested that these may vary according to the type of soil and the species of plant that are studied. For this reason, the aim of this essay was to evaluate the effect of two soils and three moisture levels on *P. cinnamomi* infection in avocado plants (*Persea americana*). *P. cinnamomi* negatively affected the photosynthetic rate, stomatal conductance, transpiration and root weight of avocado plants. A differential response was obtained between the two soil and moisture levels, where the more clayey soil with neutral pH, was more conducive than sandy soil with acid pH, generating more viable propagules and higher percentage of infection. The soil conductivity towards *P. cinnamomi* is given by the interaction between different edaphic factors, where each of these can have a differentiated influence on the development of the disease.

Key words: *Phytophthora cinnamomi*, *Persea americana*, conducive soils, suppressive soils.

5. INTRODUCCIÓN

El aguacate es la cuarta fruta tropical que más se vende en el mundo con un incremento del 139% en los últimos 20 años, por su consumo en fresco o industrializado, productos de belleza o farmacéuticos (Perea *et al.*, 2016)

Actualmente, en el mundo se producen más de 4 millones de toneladas de aguacate (*Persea americana*), de las cuales, más de una cuarta parte se produce en México (27%), seguido por países como República Dominicana (5.1%), Indonesia (5.06%), Colombia (4.29%) y Estados Unidos de América (4%), entre otros (FAOSTAT, 2015).

La tristeza del aguacatero es la enfermedad más limitante en la producción de aguacate (Reeksting *et al.*, 2014). El oomycete *Phytophthora cinnamomi* es el agente causal, el cual fue aislado por primera vez en 1922 de árboles de canela en Sumatra. Posteriormente, la enfermedad alcanzó una distribución mundial (Zentmyer, 1983), encontrándose ahora en casi todas las áreas aguacateras del mundo, incluyendo Australia, Nueva Zelanda, África, Israel, España, Estados Unidos, México, así como en varios países de América y el Caribe en donde este frutal es cultivado (Zentmyer, 1980; Erwin y Ribeiro, 1996; Hansen y Sutton, 1999; Pegg *et al.*, 2008). Los árboles infectados con este patógeno presentan pudrición radical, la cual limita la toma de agua y nutrientes, conduciendo a la marchitez de las ramas y a la eventual muerte de la planta (Tamayo, 2007).

Se ha reportado la importancia de los suelos supresivos en el manejo de la tristeza del aguacatero (Valenzuela, 1984; Rosas, 1985; Rodríguez, 1986; Mora, 1994 y Ferrera y Alarcón, 2007) y se ha definido que dicha supresividad no depende de un solo factor en el suelo, sino de la interacción entre varios de ellos (Broadbent y Baker, 1974; Rosas, 1985). A pesar de que las condiciones para que un suelo sea conductivo para *P. cinnamomi* parecen estar caracterizadas (textura pesada, bajo contenido de materia orgánica, alta humedad en suelo, pH ácido), existen reportes que no corresponden a los parámetros establecidos en diferentes investigaciones; Broadbent y Baker (1974), quienes reportaron por

primera vez un suelo supresivo para *P. cinnamomi*, encontraron supresión de la enfermedad aun cuando el suelo tenía altos niveles de humedad; Shearer y Crane (2011), encontraron que los suelos arenosos eran más conductivos para *P. cinnamomi* que los suelos arcillosos. De este modo, se ha sugerido que las características de un suelo conductivo o supresivo para *P. cinnamomi*, pueden variar según el tipo de suelo y la especie de planta que se estudie (Corcobado *et al.*, 2013a). Por esta razón, el objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de dos suelos y tres niveles de humedad sobre la infección de *P. cinnamomi* en plantas de aguacate.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Material vegetal

El ensayo se llevó a cabo con plántulas de aguacate criollo de raza mexicana, provenientes de semillas de árboles de más de 15 años, de un huerto ubicado en el municipio de Huayacocotla, Veracruz. Los frutos se despulparon y las semillas se lavaron para eliminar residuos; para acelerar la germinación, se removió la testa y se hizo un corte apical tipo candado entre 10 y 20 mm. Posteriormente, las semillas se desinfestaron por inmersión en hipoclorito de sodio al 3% durante un minuto y se lavaron 3 veces con agua destilada estéril; se sumergieron en Captan (4 g/litro) y se sembraron en perlita estéril. Cuando las plántulas emergieron (aproximadamente un mes después de la siembra), se trasplantaron a macetas de 6 pulgadas de diámetro.

Para el ensayo se usaron plántulas de 3 meses de edad (peso fresco de raíz entre 9 y 11 g, peso fresco de parte aérea entre 12 y 16 g, altura entre 20 y 25 cm, diámetro de tallo entre 5.1 y 6.6 mm y de 8 a 10 hojas bien desarrolladas) y plántulas de 5 meses de edad (peso fresco de raíz entre 18 y 24 g, peso fresco de parte aérea entre 22 y 26 g, altura entre 24 y 30 cm, diámetro de tallo entre 5.9 y 8.4 mm y de 14 a 18 hojas bien desarrolladas).

6.2. Aislamiento del patógeno

Los aislados de *Phytophthora cinnamomi* se obtuvieron a partir de raíces provenientes de plantas de aguacate de 8 años de edad, de un huerto ubicado en el municipio de Tuxpan, Michoacán. Las raíces se extrajeron del área de gotera y se llevaron al laboratorio en el menor tiempo posible, se lavaron y desinfectaron con hipoclorito de sodio al 3% durante 30 segundos y 3 veces con agua destilada estéril para eliminar los residuos de cloro; se dividieron en fragmentos de 2 cm de longitud y se sembraron en medio PARPH (Pimaricina, Ampicilina, Rifampicina, PCNB e Himexazol) (Jeffers y Martin, 1986). Las cepas obtenidas se purificaron e incrementaron en medio V8. La identificación morfológica se llevó a cabo usando las claves de Waterhouse (1956) y Erwin y Ribeiro (1996), se hallaron diferencias morfológicas y se usaron tres diferentes aislados para las pruebas de patogenicidad; se escogió el más virulento para el ensayo final.

6.3. Suspensión de micelio

La inoculación de las plántulas se hizo por medio de una suspensión de micelio con agar. En cajas Petri con 20 ml de medio V8 adicionado con ampicilina (250 mg/L), se sembró un cuadro de agar (25 mm²) previamente colonizado por *P. cinnamomi* y se dejó en incubadora (28°C en oscuridad) durante 15 días (Ruiz *et al.*, 2012). El agar colonizado de dos cajas Petri, fue licuado en 100 ml de agua y se llegó a una concentración de 5.5×10^5 UFC.ml⁻¹ (Van der Merwe *et al.*, 1992; Engelbrecht y Van den Berg, 2013).

6.4. Pruebas de patogenicidad

Las plántulas de aguacate se inocularon con 100 ml de suspensión de micelio. El daño en raíz se evaluó después de 45 días y se registró el porcentaje de daño en cada una de ellas en un rango de 0 a 100% (severidad). Las plantas control se regaron con 100 ml de agua destilada estéril sin inóculo, se hicieron tres repeticiones (una planta por unidad experimental) y se utilizó un DCA (diseño

completamente al azar). Después del registro de datos, se sembraron fragmentos de raíces dañadas (1 cm de longitud) en medio PARPH para reaislar el patógeno. Los datos obtenidos fueron analizados con el Software estadístico SAS 9.0, haciendo una comparación de medias de Tukey ($p \leq 0.01$).

6.5. Suelos

Se hizo un muestreo aleatorio de suelos en 5 municipios productores de aguacate en Michoacán (Zitácuaro, Tuxpan, Peribán, Los Reyes y Tingüindín) para determinar su pH y se escogieron dos tipos de suelo (el de mayor y el de menor pH).

6.5.1. Humedad

Se determinó el porcentaje de saturación, la capacidad de campo y el punto de marchitez permanente para los dos suelos escogidos (humedad gravimétrica) y posteriormente se establecieron los porcentajes de humedad para el ensayo, estableciendo tres niveles, uno a capacidad de campo (CC), otro 15% arriba de capacidad de campo (suelo saturado, SAT) y el último 7% menos que la capacidad de campo (suelo con déficit de agua, DEF). La humedad se mantuvo pesando las plantas en maceta a diario (despreciando el peso de la maceta y de la planta), adicionando el faltante de agua, con la equivalencia de 1 ml de agua: 1 g de agua; teniendo en cuenta que cada maceta tenía la misma cantidad de suelo seco.

6.5.2. pH

Se trabajó con el nivel de pH natural de cada uno de los dos suelos (el pH más alto y el más bajo). El suelo se esterilizó durante una hora, por dos días consecutivos.

6.6. Variables evaluadas

6.6.1. Fisiología de la planta

Se efectuaron mediciones de tasa fotosintética (P_N), conductancia estomática (g_s), transpiración (E) y temperatura de la hoja (T). Estas variables fueron medidas con un sistema portátil de fotosíntesis LI-6400® (Licor, Inc.; Lincoln. NE, USA). Las mediciones se hicieron cada semana, entre las 12 y 14 horas, con una radiación fotosintéticamente activa (>500 nanómetros). Las lecturas se llevaron a cabo en una hoja sana y madura, ubicada en el estrato medio bajo de la planta, en cuatro plantas por tratamiento.

6.6.2. Severidad

Para la severidad de la enfermedad en raíces, se tuvo en cuenta la escala visual propuesta arbitrariamente en el Cuadro 1 que posteriormente fue expresada como porcentaje de infección.

Cuadro 1. Escala de daño en raíz

Categoría	Descripción
0	Raíz sana
1	Menos del 2% de la superficie de la raíz dañada (SRD)
2	Del 3 al 10% de la SRD
3	Del 11 al 25% de la SRD
4	Del 26 al 50% de la SRD
5	Más del 50% de la SRD
6	Raíz podrida

El porcentaje de infección se determinó por medio de la fórmula de Townsend y Heuberger (1943):

$$\% I = \Sigma \frac{n*V}{CM*N} * 100$$

Donde:

% I = Porcentaje de infección.

n = Numero de plantas en cada categoría.

V = Valor numérico de cada categoría.

CM = Categoría mayor de la escala.

6.6.3. Peso fresco de raíz

Las raíces de las plantas se lavaron cuidadosamente con agua de la llave y posteriormente se dividió la planta en parte aérea y raíz. La raíz fue pesada en una báscula y los pesos fueron registrados en gramos (g).

6.6.4. Propágulos viables en suelo

Una vez terminado el ensayo, se preparó una suspensión matriz de suelo de rizoplasma de cada muestra, en proporción 1:10 (1 g de suelo en 10 ml de agua destilada estéril) por planta. La población del pseudohongo se estimó cuantificando el total de colonias de *P. cinnamomi* desarrolladas por incubación de 1 ml de una dilución 10^{-1} en medio de cultivo PDA+TS (tergitol, estreptomicina, cloranfenicol).

6.7. Diseño experimental

El experimento se llevó a cabo en un diseño de parcelas divididas, la parcela grande fue la presencia o ausencia de inóculo y estuvo arreglada como un diseño en bloques completos al azar (DBCA), la parcela pequeña estuvo arreglada como un diseño completamente al azar (DCA) y estuvo compuesta por un factorial mixto 2x3. Los factores evaluados fueron el pH (dos niveles) y la humedad del suelo (tres niveles).

Los tratamientos fueron 12 y estuvieron distribuidos como se observa en el cuadro 2:

Cuadro 2. Distribución de tratamientos

Suelo	Humedad	Inóculo	Tratamiento
Z	SAT	NO	ZSAT0
Z	CC	NO	ZCC0
Z	DEF	NO	ZDEF0
R	SAT	NO	RSAT0
R	CC	NO	RCC0
R	DEF	NO	RDEF0
Z	SAT	SI	ZSAT
Z	CC	SI	ZCC
Z	DEF	SI	ZDEF
R	SAT	SI	RSAT
R	CC	SI	RCC
R	DEF	SI	RDEF

Se usaron tres repeticiones y cada unidad experimental estuvo conformada por 3 plántulas; por tanto, se requirieron 9 plántulas por tratamiento. El arreglo fue el mismo para las plantas de las dos edades.

Los datos obtenidos fueron analizados con el Software estadístico SAS 9.0, haciendo una comparación de medias de Tukey ($p \leq 0.05$) para los análisis entre más de 6 tratamientos y prueba de comparación de medias LSD ($p \leq 0.05$) para los análisis entre 6 tratamientos o menos.

7. RESULTADOS

7.1. Aislamiento del patógeno

Se obtuvieron 3 cepas puras de *P. cinnamomi* (PB1, PB2 y TX), presentaron hifas cenocíticas y con hinchamientos (micelio torusolo o coraloide) y clamidosporas globosas (Zentmyer, 1980). Una vez sembradas en medio PDA, la colonia presentó crecimiento en forma camelioide, característico de la especie (Erwin y

Ribeiro, 1996) y en medio V8 tuvieron formación proliferante de clamidosporas (Erwin y Ribeiro, 1996; Hansen y Sutton, 1999) (Figura 1).

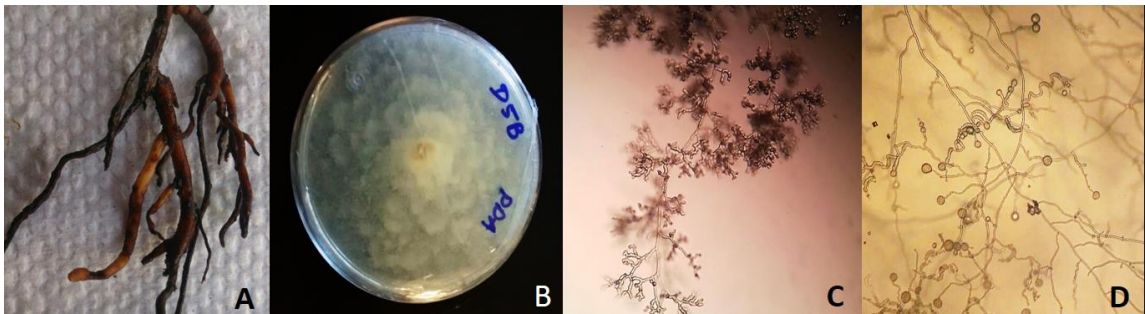


Figura 1. A. Raíces de aguacate con pudrición por *P. cinnamomi*. B. Colonia con crecimiento en forma cameloide en medio PDA. C. Micelio coraloide en medio PDA. D. Clamidosporas globosas y células hinchadas en medio V8.

7.2. Prueba de patogenicidad

El mayor porcentaje de infección lo presentó el aislado TX con 100%, seguido de PB1 con 30% y PB2 con 10% (50 días después de inoculación), presentando diferencias estadísticas entre los agrupamientos 'a', 'b' y 'c' respectivamente

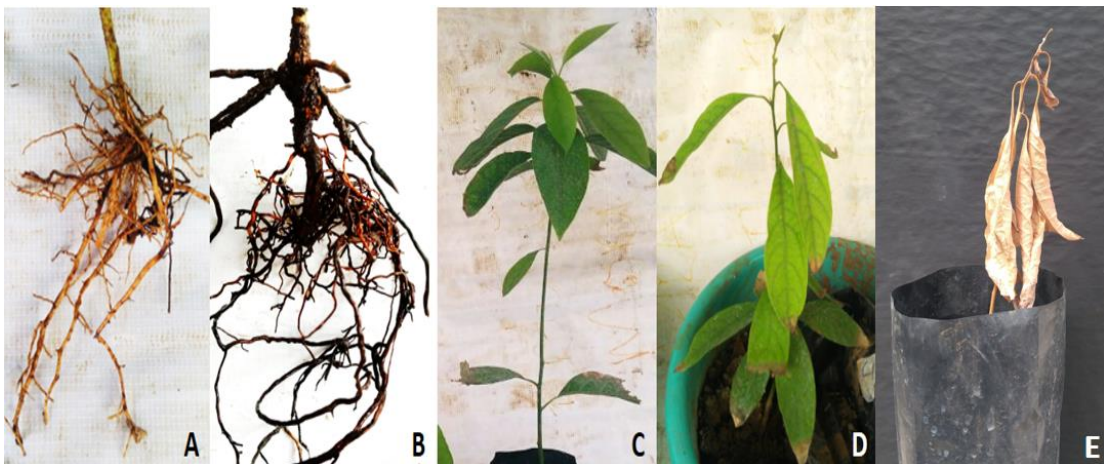


Figura 2. A. Raíz de planta control (sin inoculación). B. Raíz de planta inoculada con TX (50 días después de inoculación). C. Planta control (sin inoculación). D. Planta inoculada con TX (45 ddi). E. Planta inoculada con TX (120 ddi).

Los síntomas iniciales se presentaron 45 días después de la inoculación, comenzando con pérdida de vigor en hojas y clorosis, finalizando con marchitez en aproximadamente 120 días (Figura 2).

7.3. Suelos

La escala de pH obtenida en los 6 suelos muestreados, estuvo entre 5.24 y 6.9, como se observa en el cuadro 3. Se eligieron los suelos ZT y LR2 para llevar a cabo el ensayo, ya que éstos fueron los de niveles de pH más contrastantes que se encontraron en la zona.

Cuadro 3. Suelos muestreados en franja aguacatera de Michoacán.

Muestra	pH	Textura	Municipio
Z	5.24	Migajón Arenoso	Zitácuaro
TX	5.8	Franco	Tuxpan
PB	6.3	Franco	Peribán
LR1	6.5	Migajón Arenoso	Los Reyes
TG	6.8	Migajón Arcillo Limoso	Tingüindín
R	6.9	Franco arcilloso	Los Reyes

Después de la esterilización del suelo, hubo un ligero cambio en su pH, pasando de 5.24 a 5.32 en el caso de Z y de 6.9 a 6.95 en el caso de R. Finalizado el experimento, el pH de los suelos fue de 5.21 para Z y 6.8 para R.

Los porcentajes de saturación, de capacidad de campo y el punto de marchitez permanente para los dos suelos escogidos (Z y R), se pueden observar en el Cuadro 4, al igual que los niveles de humedad establecidos para el ensayo (humedad gravimétrica).

Cuadro 4. Humedad de suelos usados (% humedad gravimétrica) y % de humedad establecidos para el ensayo (SAT, CC y DEF).

Suelo	Saturación		Capacidad de campo		Déficit de agua	
	% saturación	% establecido (SAT)	% CC	% establecido (CC)	% PMP	% establecido (DEF)
Z	82	78	63	63	38	56
R	53	47	32	32	23	25

7.4. Fisiología de la planta

La inoculación de *P. cinnamomi* tuvo efecto negativo sobre las plantas de aguacate para las variables: fotosíntesis (P_N), conductancia estomática (g_s) y transpiración (E). Las plantas sanas presentaron un 40% más de P_N a los 55 ddi. A los 35 y 55 ddi, la g_s y E , fueron mayores en plantas sanas en un 50 y 62%; y en 44 y 56%, respectivamente. En la variable temperatura de hoja (T), no hubo diferencias estadísticas en ningún punto de muestreo. P_N fue estadísticamente diferente en el día 55 después de inoculación, contrario a E y g_s que mostraron diferencias estadísticas desde el día 35 después de inoculación (Figura 3).

Los factores inóculo, suelo y humedad del suelo y la interacción entre ellos, mostraron un comportamiento diferencial sobre las variables fisiológicas medidas en las plantas de aguacate (Cuadro 5). En el primer muestreo, 12 días después de inoculación (ddi), la humedad fue el único factor que tuvo efecto sobre las cuatro variables P_N , g_s , E y T . El inóculo no mostró efecto, dado que la infección por *P. cinnamomi* no había comenzado a generar síntomas en las plantas.

Los factores inóculo y suelo, 19 ddi presentaron efecto sobre sobre P_N , g_s y E , pero no sobre T . Además, se observó que el factor humedad del suelo y las interacciones entre inóculo*humedad y suelo*humedad afectaron las cuatro variables fisiológicas. Para el día 35 después de inoculación, existieron efectos

similares, a excepción del factor suelo que ya no tuvo efecto sobre T , sólo existió efecto de la interacción suelo*humedad para P_N .

En el último muestreo, 55 días después de inoculación, no hubo efecto de ningún factor sobre T . Asimismo, no hubo interacción entre suelo y humedad para ninguna variable fisiológica. Los factores inóculo, suelo y humedad del suelo, presentaron un efecto sobre la fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración. De igual manera no se observó efecto del factor suelo sobre la temperatura de la hoja en ninguno de los muestreos.

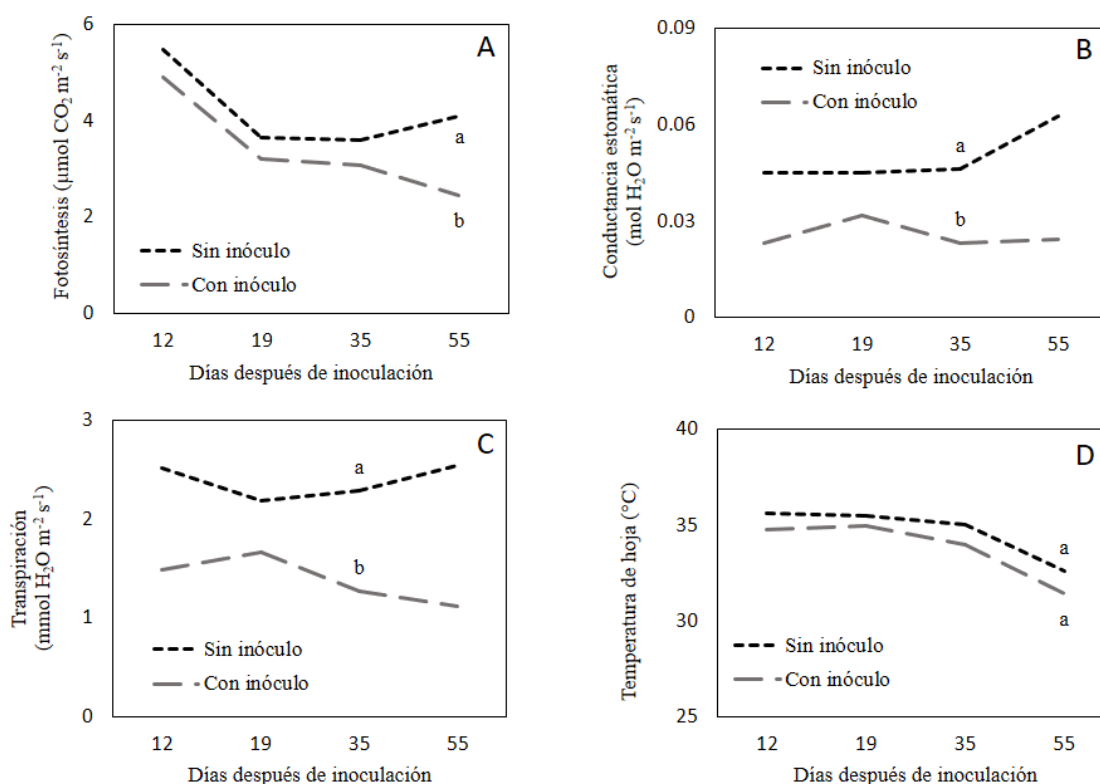


Figura 3. Respuesta fisiológica en plantas de aguacate inoculadas y no inoculadas con *P. cinnamomi* a través del tiempo. A. Fotosíntesis, B. Conductancia estomática, C. Transpiración y D. Temperatura de la hoja. Curvas con la misma letra no difieren estadísticamente (LSD $\alpha=0.05$).

Cuadro 5. Efecto (*P* valor) de los factores 'inóculo, suelo y humedad del suelo' sobre variables fisiológicas de plantas de aguacate en diferentes fechas de muestreo. (LSD $\alpha=0.05$).

Fecha de muestreo	Factor	Variable			
		P_N	g_s	E	T
P valor					
12 ddi	Inóculo (I)	0.1257	0.1208	0.1096	0.3082
	Suelo (S)	0.8459	0.5853	0.6247	0.7728
	Humedad (H)	0.0007 ***	0.003 **	0.0014 ***	0.0038 ***
	I*S	0.2352	0.466	0.4403	0.4367
	I*H	0.0197 **	0.0772	0.0644	0.7359
	S*H	0.0177 **	0.333	0.1985	0.829
19 ddi	Inóculo	0.0158 **	0.0223 **	0.001 ***	0.3835
	Suelo	<.0001 ***	0.0011 ***	0.0002 ***	0.1267
	Humedad	<.0001 ***	<.0001 ***	<.0001 ***	0.0179 **
	I*S	0.1972	0.8085	0.8827	0.014 **
	I*H	0.0006 ***	0.004 ***	0.0014 ***	0.0162 **
	S*H	<.0001 ***	0.0005 ***	<.0001 ***	0.0199 **
35 ddi	Inóculo	0.0375 **	0.0338 **	0.0325 **	0.0104 **
	Suelo	<.0001 ***	0.0004 ***	<.0001 ***	0.6535
	Humedad	0.0261 **	0.0023 ***	0.0017 ***	0.0044 ***
	I*S	<.0001 ***	0.1428	0.0341 **	0.0709
	I*H	0.0955	0.0583	0.0814	0.3741
	S*H	0.019 **	0.4074	0.4422	0.3162
55 ddi	Inóculo	0.0442 **	0.0331 **	0.0414**	0.5256
	Suelo	0.0299 **	0.0052 ***	0.0151 **	0.8843
	Humedad	0.4194	0.0019 ***	0.02 **	0.5018
	I*S	0.2302	0.5402	0.3347	0.8352
	I*H	0.5774	0.0004 ***	0.0074 ***	0.4559
	S*H	0.3314	0.8474	0.5364	0.9143

Significancia $\alpha=0.05$. *Significancia $\alpha=0.01$.

En general, en todo el ensayo, los factores inóculo, suelo y humedad del suelo, tuvieron un efecto significativamente alto sobre P_N , g_s y E . T , solo se vio afectada por la humedad (Cuadro 6). La interacción entre inóculo y humedad del suelo fue significativa para todas las variables fisiológicas, contrario a lo que se observó con la interacción suelo*humedad que no presentó efecto sobre T .

Cuadro 6. Efecto general (P valor) de los factores 'inóculo, suelo y humedad del suelo' sobre variables fisiológicas de plantas de aguacate. (Tukey $\alpha=0.05$).

Factor	Variable			
	P_N	g_s	E	T
	P valor			
Inóculo	<.0001 ***	0.0006 ***	0.0001 ***	0.0656
Suelo	<.0001 ***	<.0001 ***	<.0001 ***	0.3377
Humedad	<.0001 ***	<.0001 ***	<.0001 ***	0.0003 ***
Inóculo*Suelo	0.514	0.5681	0.4093	0.0252 **
Inóculo*Humedad	0.0038 ***	<.0001 ***	<.0001 ***	0.0184 **
Suelo*Humedad	<.0001 ***	0.0127 **	0.0017 ***	0.8004

Significancia $\alpha=0.05$. *Significancia $\alpha=0.01$.

En las figuras 4, 5 y 6, se observa el efecto que tuvieron individualmente los factores 'inóculo, suelo y humedad del suelo' respectivamente sobre las variables fisiológicas P_N , g_s , E y T .

En las plantas sanas se observó que P_N , g_s y E , fueron significativamente mayores (19, 49 y 42%, respectivamente) que en las plantas inoculadas (Figura 4). Sin embargo, T no fue afectada por el factor inóculo, siendo estadísticamente igual para las dos condiciones. En el suelo Z, se observó que las variables P_N , g_s y E , mostraron una media mayor que en el suelo R (22.6, 41 y 37%, respectivamente); sin existir diferencias significativas para la variable T (Figura 5).

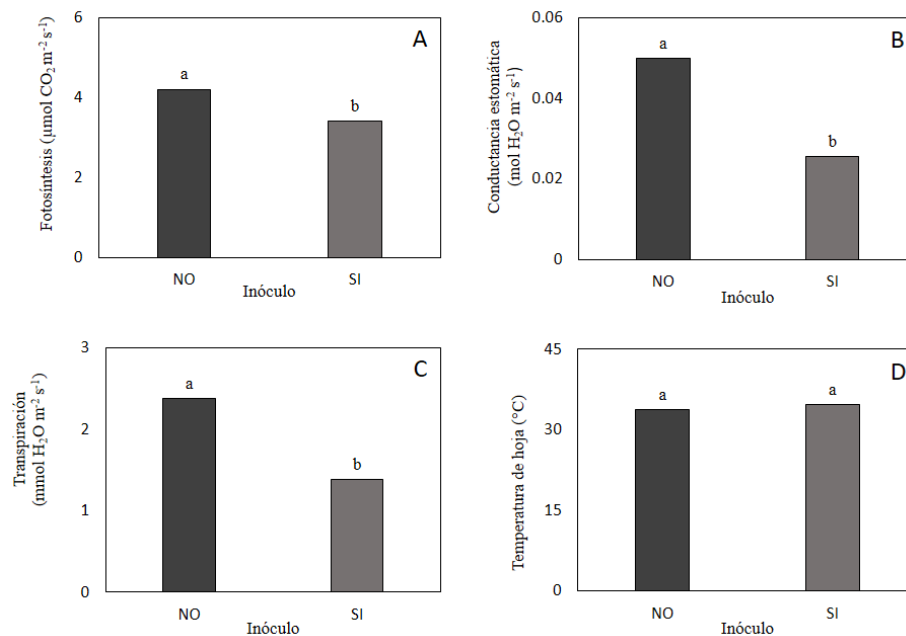


Figura 4. Efecto del factor “Inóculo” sobre variables fisiológicas de plantas de aguacate inoculadas y no inoculadas con *P. cinnamomi*. A. Fotosíntesis, B. Conductancia estomática, C. Transpiración y D. Temperatura de la hoja. Barras con la misma letra, no difieren estadísticamente (LSD $\alpha=0.05$).

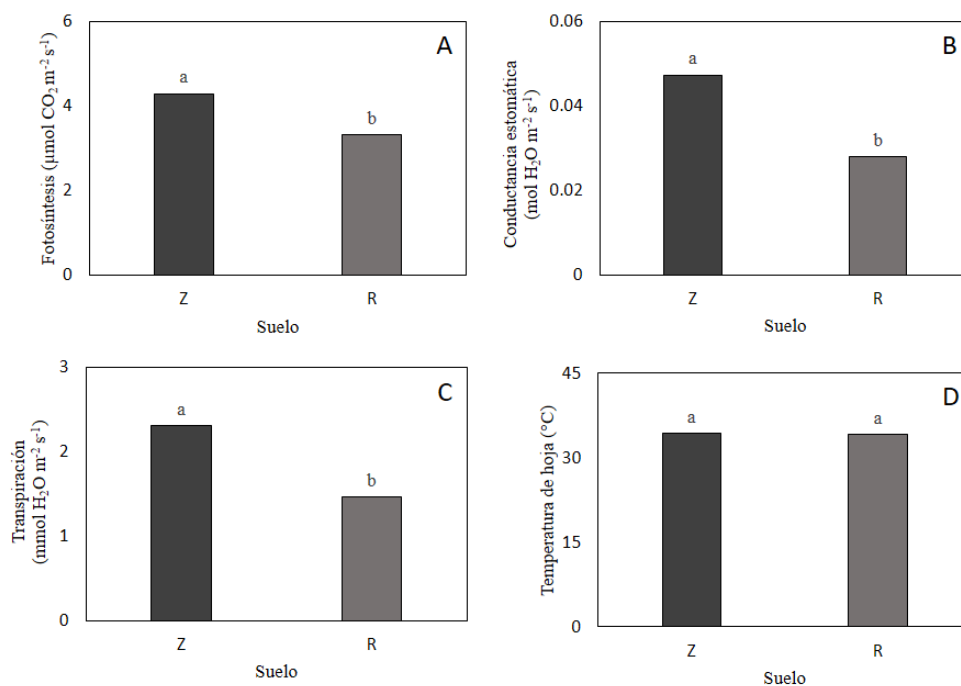


Figura 5. Efecto del factor “Suelo” sobre variables fisiológicas de plantas de aguacate. Suelos: Z y R. A. Fotosíntesis, B. Conductancia estomática, C. Transpiración y D. Temperatura de la hoja. Barras con la misma letra, no difieren estadísticamente (LSD $\alpha=0.05$).

En cuanto al factor humedad del suelo, P_N , g_s y E fueron estadísticamente mayores (23.4, 51 y 45% respectivamente) para el nivel de humedad SAT que para CC y DEF, los cuales fueron menores e iguales estadísticamente entre ellos. En el caso de la temperatura de la hoja se observó que ésta fue igual en el nivel de humedad SAT y CC y éstas a su vez fueron mayores en 3.9% que el nivel de humedad DEF (figura 6).

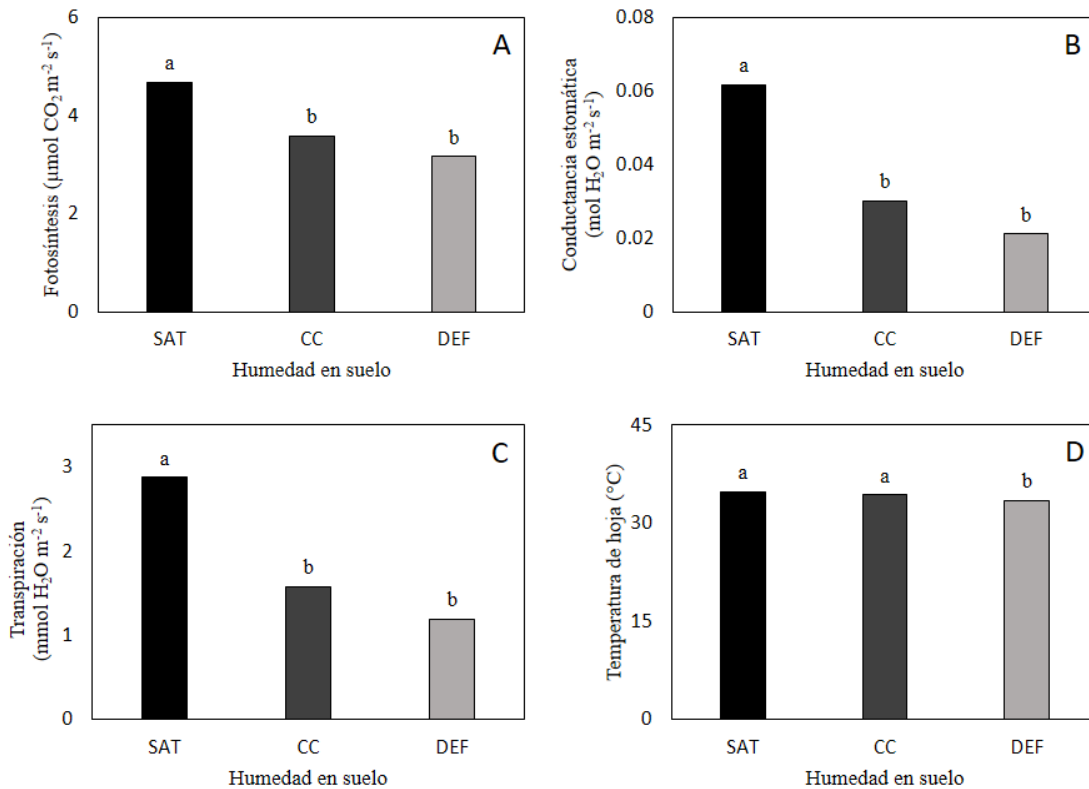


Figura 6. Efecto del factor “Humedad del suelo” sobre variables fisiológicas de plantas de aguacate. A. Fotosíntesis, B. Conductancia estomática, C. Transpiración y D. Temperatura de la hoja. Niveles de humedad: SAT (suelo saturado), CC (suelo a capacidad de campo) y DEF (suelo con déficit de agua). Barras con la misma letra, no difieren estadísticamente (LSD $\alpha=0.05$).

7.5. Porcentaje de infección

Las plantas que presentaron mayor porcentaje de infección fueron las del tratamiento RSAT con 99.2%, seguidas de RCC con 88.9%, mientras que el menor porcentaje se observó en los tratamientos ZCC Y ZDEF (65 y 62% respectivamente) a pesar de la diferencia entre su nivel de humedad (figura 7).

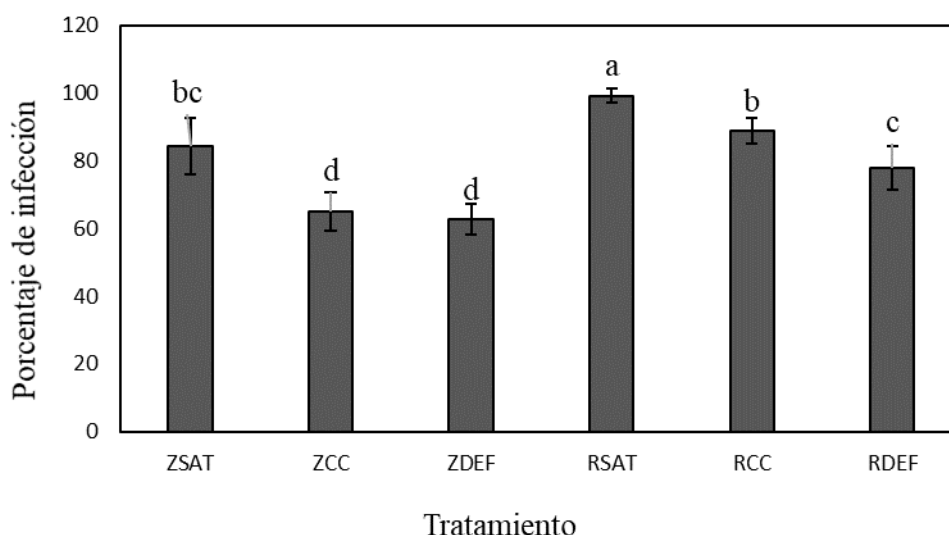


Figura 7. Porcentaje de infección en plantas de aguacate en dos suelos, bajo tres niveles de humedad. Suelos: Z y R. Niveles de humedad: SAT, CC, DEF. Barras con la misma letra no difieren estadísticamente (LSD $\alpha=0.05$).

En cuanto a los factores individuales suelo y humedad, hubo diferencias significativas sobre el porcentaje de infección para cada efecto con un $Pr>F$ menor a 0.0001. Las plantas del suelo R tuvieron mayor porcentaje de infección que las del suelo Z; y los niveles de humedad también fueron diferentes estadísticamente entre sí, siendo mayor el porcentaje de infección presentado en las plantas de los tratamientos de nivel de humedad SAT, seguidas por las del nivel CC y DEF.

7.6. Peso fresco de raíz

Las plantas no inoculadas tuvieron 20% más de peso fresco en la raíz que las plantas inoculadas con *P. cinnamomi* (Figura 8), las plantas con nivel de humedad SAT y CC tuvieron mayor peso fresco de la raíz que las plantas sometidas al nivel de humedad DEF (28%). El suelo no tuvo ningún efecto sobre esta variable.

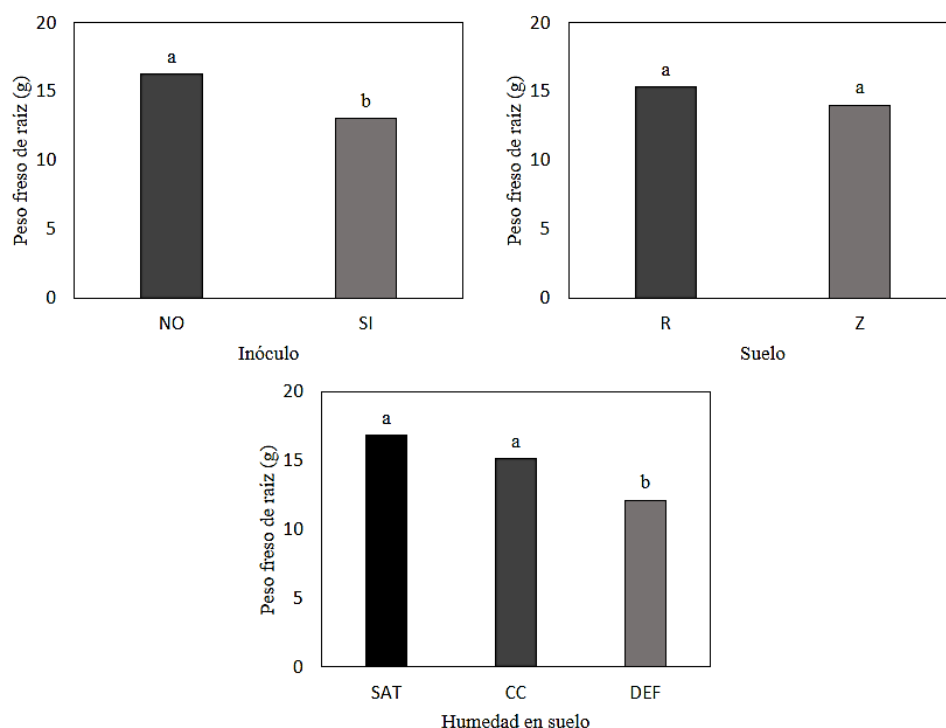


Figura 8. Efecto de los factores 'inóculo, suelo y humedad en suelo' sobre el peso fresco de raíz de plantas de aguacate. Barras con la misma letra, no difieren estadísticamente (LSD $\alpha=0.05$).

7.7. Propágulos viables en suelo

El número de propágulos viables de *P. cinnamomi*, fue estadísticamente igual en los tratamientos RSAT y ZSAT. Los tratamientos ZCC, ZDEF, RCC y RDEF tuvieron la misma cantidad de propágulos viables de *P. cinnamomi* por gramo de suelo seco, pero su número fue menor que el de los tratamientos con nivel de

humedad SAT (Figura 9). En cuanto a los factores individuales (suelo y humedad), solo hubo diferencias significativas para humedad del suelo con un $Pr>F$ menor a 0.0001. No existió interacción suelo*humedad del suelo ($Pr>F = 0.8718$)

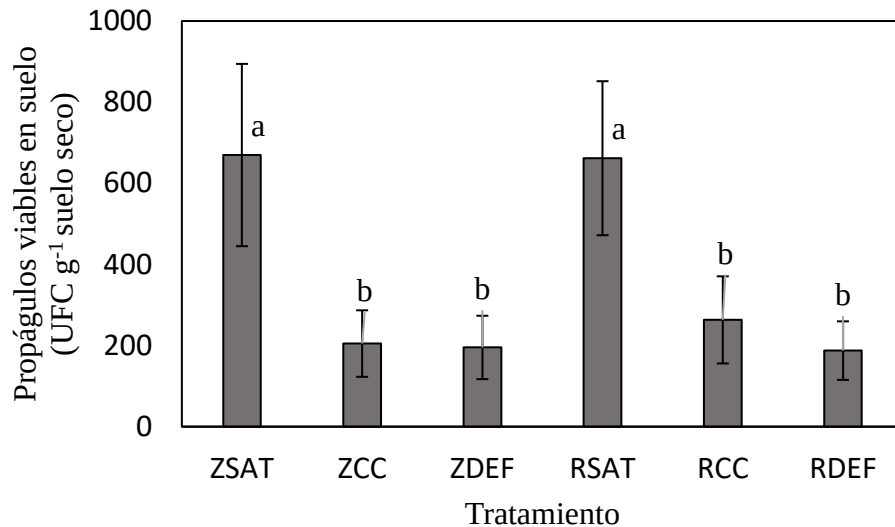


Figura 9. Propágulos viables de *P. cinnamomi* en dos suelos, bajo tres niveles de humedad. Suelos: Z y R. Niveles de humedad: SAT, CC, DEF. Barras con la misma letra, no difieren estadísticamente (LSD= $\alpha=0.05$)

El tratamiento con mayor severidad de la enfermedad fue RSAT, el cual también presentó el mayor porcentaje de infección y propágulos viables de *P. cinnamomi* por gramo de suelo seco. RSAT y ZSAT, tuvieron la misma cantidad de propágulos viables, pero con una diferencia estadística del 15% en el porcentaje de infección. El tratamiento RCC tuvo menos de 300 propágulos viables, pero estadísticamente mostró el mismo porcentaje de infección que ZSAT, el cual presentó más del doble de propágulos. RCC, RDEF, ZCC y ZDEF, tuvieron la misma cantidad de propágulos viables, sin embargo, los tratamientos del suelo R, exhibieron el mayor porcentaje de infección. Las plantas de aguacate con nivel de humedad en CC y DEF, en el suelo Z, presentaron el menor desarrollo de la

enfermedad, observándose la misma cantidad de propágulos viables y porcentaje de infección en los dos tratamientos (Figura 10).

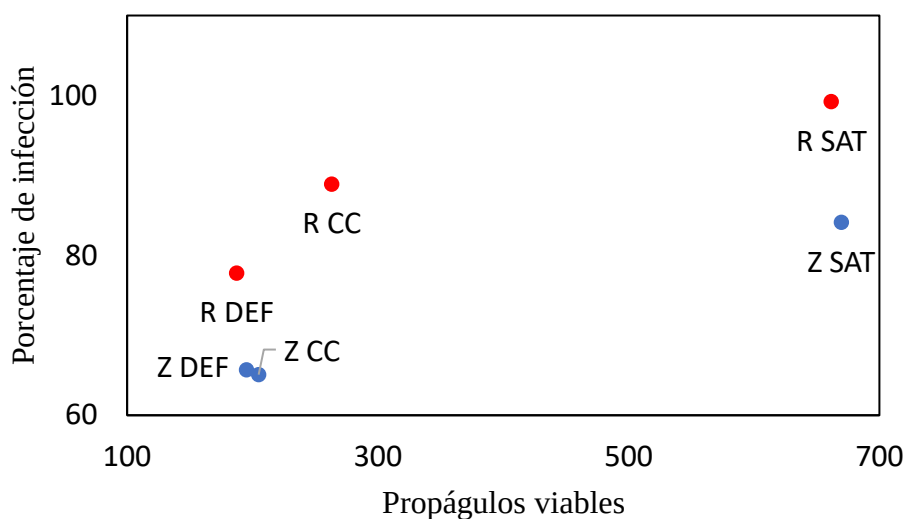


Figura 10. Propágulos viables de *P. cinnamomi* vs. Porcentaje de infección en plantas de aguacate, para dos suelos bajo tres niveles de humedad. Suelos: Z y R. Niveles de humedad: SAT, CC y DEF.

8. DISCUSIÓN

La fotosíntesis y la transpiración en la planta están altamente influenciadas por la conductancia estomática, debido a que la apertura estomática permite la entrada de CO₂ al mesófilo y la pérdida de vapor de agua por medio de difusión. Asimismo, la temperatura de la hoja es regulada por la planta, ya que la pérdida de calor facilita la disipación del exceso de energía lumínica recibida (Taiz y Zeiger, 2010).

La temperatura afecta la fotosíntesis, dado que las enzimas y el proceso completo de la fijación de carbono en el mesófilo, tienen un punto óptimo de temperatura para su buen funcionamiento; el cual cuando es superado, porque el calor no es

disipado (quenching no fotoquímico), puede generar daños en el aparato fotosintético o en las membranas de los cloroplastos (Africano y Pinzón, 2014).

La respuesta fisiológica de las plantas de aguacate inoculadas con *P. cinnamomi*, observada en las variables P_N , g_s y E , está relacionada con el estrés ocasionado por un factor biótico, en este caso, la inoculación con el patógeno (Figura 3). Este comportamiento es similar al evidenciado en plantas con estrés hídrico, el cual está dado por la pudrición de las raíces, generada por la infección de *P. cinnamomi*, lo que limita la absorción de agua. Esto coincide con lo reportado por Tuset *et al.*, (1997), quienes encontraron síntomas similares a estrés por sequía en plantas de encino (*Quercus ilex*) inoculadas con *P. cinnamomi*. La reducción de la conductancia estomática de la hoja ha sido identificada como síntoma de estrés hídrico en plantas de aguacate (Chartzoulakis *et al.*, 2002).

Asimismo, Sghaier *et al.*, (2013), observaron una reducción en la tasa fotosintética, conductancia estomática e intercambio gaseoso en plantas de encino, después de 90 días de inoculación con *P. cinnamomi*, lo cual fue atribuido a una menor síntesis de proteínas relacionadas con la fotosíntesis, el cloroplasto, el ciclo de Calvin y el metabolismo de carbohidratos. También atribuyeron la disminución de la tasa fotosintética a la disminución en la conductancia estomática. Maurel *et al.*, (2001) hallaron una relación inversa entre el daño en raíces de árboles de castaña, causados por *P. cinnamomi* y la conductancia estomática y transpiración en etapas tempranas de crecimiento del árbol (1 año). Por tanto, la disminución en las variables fotosíntesis, conductancia estomática y transpiración, en las plantas de *P. americana* inoculadas con el patógeno (Figura 4), corresponden al estrés hídrico generado en la planta por causa de la infección.

La temperatura de la hoja no presentó diferencias estadísticas, posiblemente porque el estrés en las plantas aún no era suficiente para ocasionar una disminución mayor en E y por tanto, aumento en la temperatura de la hoja por falta de enfriamiento. Es posible que diferencias mayores en esta variable, se generaran en una marchitez más avanzada. La variable T , al igual que las otras variables fisiológicas, podrían ser usadas como un indicador de marchitez en las

plantas. Aucique *et al.*, (2012), reportan el uso de esta variable para identificar la marchitez generada por la enfermedad 'marchitez letal' en palma de aceite (*Elaeis guineensis*) de forma temprana; sin embargo, en este ensayo no se evidenció respuesta.

La importancia del factor humedad del suelo sobre las variables fisiológicas es clara (Cuadro 5), debido a que el agua dentro de la planta es necesaria en cada proceso fisiológico (fijación de carbono, turgencia de células, apertura estomática, entre otros). Además, como se mencionó anteriormente, la planta también disminuye su temperatura interna por medio de la pérdida de agua en forma de vapor (difusión) (Taiz y Zeiger, 2010). En algunos casos, se observó el efecto de la interacción inóculo*humedad, lo cual indicó que la respuesta en las plantas enfermas pudo haber sido afectado por el nivel de humedad del suelo.

El suelo también tuvo un efecto significativo 19 ddi, sin embargo, al tratarse de dos suelos completamente diferentes, este efecto podría ser atribuido a cualquier propiedad o característica inherente a él, como textura, contenido de materia orgánica, concentración de nutrientes, pH, entre otros.

El efecto del inóculo se observa solo 19 ddi, lo cual indicaría que éste fue el periodo crítico para *P. cinnamomi*. Dinis *et al.*, (2011), encontraron una disminución del 41.2% en la tasa fotosintética de plantas de castaña (*Castanea sativa*) después de 9 días de inoculación con *P. cinnamomi*, sugiriendo que este fue el periodo crítico en el proceso de infección del patógeno en su ensayo. En este caso, el proceso de infección fue más lento, lo cual posiblemente esté dado por la agresividad del aislado inoculado.

El efecto de las interacciones inóculo*humedad del suelo y suelo*humedad del suelo sobre plantas de *P. americana* (Cuadro 6), se puede explicar debido a que *P. cinnamomi* es un oomycete que requiere agua libre para el movimiento de los propágulos infectivos (zoosporas) en el suelo hacia la raíz de la planta, con el fin de iniciar el proceso de infección (Zentmyer, 1980 y Corcobado *et al.*, 2013a). Asimismo, este efecto puede estar relacionado con la capacidad de retención de agua del suelo vinculada con algunas propiedades como la textura. Suelos más

arcillosos, tienen la capacidad de retener más agua por más tiempo, proporcionando así, las condiciones adecuadas para la multiplicación del patógeno por un tiempo más largo que un suelo con una textura arenosa (Bensoain *et al.*, 2005).

En esta investigación se pudo observar que el suelo R fue más conductivo para *P. cinnamomi* que el suelo Z (Figura 5); sin embargo, debido a que los suelos presentaron características completamente diferentes, no se puede saber con exactitud qué favoreció la agresividad del patógeno. El suelo Z, al ser más ácido, pH 5.1, se hubiese esperado que la infección fuese mayor en él, ya que se tiene un pH óptimo para el desarrollo de la infección efectiva de *P. cinnamomi* como lo reportaron Zentmyer (1980) y Hardham (2005). Fernández *et al.*, (1984), sugirieron que cuando el pH del suelo es tan bajo como 5.2, el índice de enfermedad es alto, independientemente de la humedad del suelo; sin embargo, estos autores no trabajaron con un nivel alto de humedad del suelo (saturación), como es el caso de esta investigación.

Posiblemente, la conductividad pueda deberse a que el suelo R es más arcilloso que el suelo Z; y esta característica es muy importante en la infección de *P. cinnamomi* gracias a su alta capacidad de retención de humedad. Corcobado *et al.*, (2013a), reportaron que suelos con textura fina fueron más conductivos para el oomycete, generando un daño mayor en plantas de encino, debido a que estos proveen las condiciones óptimas para la multiplicación del inóculo; mientras que suelos con textura gruesa pierden el agua rápidamente, lo cual va en detrimento con la producción de esporangios y la subsecuente liberación de zoosporas.

La textura está directamente relacionada con la humedad del suelo. Al analizar el factor humedad del suelo de forma independiente (Figura 6), se observó que las plantas con nivel de humedad SAT, tuvieron una mejor respuesta fisiológica que las plantas de nivel de humedad CC y DEF. Sin embargo, el factor humedad del suelo presentó una alta interacción con el factor inóculo durante todo el experimento ($P < 0.0001$) (cuadro 6); lo cual indicó que la influencia del inóculo altera los resultados obtenidos (figura 3). Estos resultados coinciden con lo

reportado por autores como Corcobado *et al.*, (2013b), quienes observaron que la conductancia estomática y el potencial hídrico de la hoja de encino de plantas inoculadas con *P. cinnamomi* fueron drásticamente disminuidos cuando el suelo fue sometido a inundación.

Resultados similares fueron encontrados por Besoain *et al.*, (2005), reportaron que periodos de saturación mayores a 24 horas son considerados altamente conductivos a la pudrición radical en aguacate causada por *P. cinnamomi*. Stolzy *et al.*, (1967) observaron que condiciones de saturación del suelo, podían contribuir al decaimiento de los árboles de aguacate. Martín *et al.*, (2016), compararon dos escenarios de estrés para plantas de castaña, estrés hídrico e inundación, infectadas con *P. cinnamomi* y encontraron que solo en el nivel de capacidad de campo en el suelo, no hubo disminución en la tasa fotosintética de las plantas.

La influencia de los factores analizados anteriormente de forma individual, puede ser confirmada con el comportamiento de la variable porcentaje de infección (Figura 7). El tratamiento donde se presentó la mayor infección de *P. cinnamomi*, fue RSAT, es decir, el suelo R (mayormente conductivo que el suelo Z) y el nivel de humedad SAT, que presentó un efecto negativo mayor sobre las variables fisiológicas. Esto puede verse también en el peso fresco de la raíz (Figura 8), donde se observa que la inoculación de las plantas con *P. cinnamomi* afectó de forma negativa esta variable.

El suelo no afectó el peso fresco de la raíz como sí lo hizo el nivel de humedad, sin embargo, se esperaría que las plantas con estrés hídrico tuvieran un mayor peso, debido a la elongación radical para la búsqueda de agua (Taiz y Zeiger, 2010). Allardyce *et al.*, (2012), reportaron una disminución en el peso fresco de la planta completa de *Lupinus angustifolius* infectadas con *P. cinnamomi*. McConell y Balci (2015) observaron un menor peso en raíces de dos especies del género *Quercus*, por la pérdida de raíces finas a causa de la infección del patógeno, *P. cinnamomi*.

El porcentaje de infección presentó diferencias estadísticas marcadas entre los tratamientos, incluso dentro de cada suelo. Sin embargo, la cantidad de propágulos viables en cada uno de ellos, no fue proporcional al comportamiento del porcentaje de infección (Figura 9), ya que hubo diferencias significativas solo entre el nivel más húmedo de cada suelo (RSAT y ZSAT) y los demás tratamientos (RCC, RDEF, ZCC, ZDEF), siendo superior por casi el doble, el primer grupo. Estos resultados concuerdan con reportes que indican que en un suelo húmedo se encuentra mayor cantidad de esporangios que en un suelo seco (Reeves, 1975 y Zentmyer, 1983).

La humedad mostró una gran influencia sobre la cantidad de propágulos viables y el porcentaje de infección de *P. cinnamomi* en las plantas de aguacate (Figura 10). ZSAT tuvo el mismo porcentaje de infección que RCC y RDEF, a pesar de que estos últimos, presentaron menos de la mitad de propágulos viables que ZSAT. Del mismo modo, los tratamientos RCC y RDEF tuvieron el mayor porcentaje de infección que ZDEF y ZCC, a pesar de que la cantidad de propágulos viables entre los tres fue estadísticamente igual. Estos resultados sugieren que existió un factor en el suelo R, con mayor influencia que el pH ácido del suelo Z, que lo hizo más conductivo para la enfermedad, posiblemente causado por la textura arcillosa que beneficia el proceso de multiplicación del inóculo e infección de *P. cinnamomi* (Corcobado *et al.*, 2013a), como se mencionó anteriormente.

La tristeza del aguacatero causada por *P. cinnamomi*, está directamente relacionada con las propiedades y características de los suelos donde se encuentran establecidos los cultivos. En este caso, el suelo conductivo para la enfermedad en aguacate fue un suelo franco arcilloso de pH neutro (6.9); sin embargo, en estudios posteriores se recomienda ampliar la variabilidad de suelos para poder estudiar la correlación con otros factores como contenido de nutrientes, contenido de materia orgánica, microbiología del suelo, entre otros.

9. CONCLUSIONES

- *P. cinnamomi* afectó negativamente la tasa fotosintética (P_N), la conductancia estomática (g_s), la transpiración (E) y el peso radical de plantas de aguacate.
- La saturación del suelo, lo hizo más conductivo para la enfermedad generando mayor cantidad de propágulos viables y mayor porcentaje de infección.
- La conductividad del suelo hacia *P. cinnamomi* está dada por la interacción entre diferentes factores edáficos, donde cada uno de estos puede tener una influencia diferenciada sobre el desarrollo de la enfermedad.
- El efecto del suelo fue independiente a la humedad del suelo con respecto al porcentaje de infección y la cantidad de propágulos viables.
- En el nivel de humedad de saturación (SAT), el suelo R (textura franco arcillosa, pH 6.8) fue más conductivo para la enfermedad que el suelo Z (textura migajón arenosa, pH 5.3), dado que presentó la mayor cantidad de propágulos viables de *P.cinnamomi* y el mayor porcentaje de infección en plantas de aguacate.

10. LITERATURA CITADA

- Africano, K. & Pinzón, E. (2014). Comportamiento fisiológico de plantas de rábano (*Raphanus sativus* L.) sometidas a estrés por salinidad. *Conexagro* 4(2): 13-24.
- Allardyce, J., Rookes, J., & Cahill, D. (2012). Defining Plant Resistance to *Phytophthora cinnamomi*: A Standardized Approach to Assessment. *Journal of Phytopathology* 160: 269-276.
- Aucique, C., Hormaza, A & Romero, H. (2012). Uso de la temperatura foliar como indicador fisiológico temprano de la Marchitez letal (ML) en palma de aceite (*Elaeis guineensis*, Jacq.). *Cenavances, Corporación Centro de Investigación en Palma de Aceite, Cenipalma* 170:1-4.
- Besoain, X., Arenas, C., Salgado, E. & Latorre, B. (2005). Efecto del periodo de inundación en el desarrollo de la tristeza del palto (*Persea americana*), Causada por *Phytophthora cinnamomi*. *Cien. Inv. Agr.* 32 (2): 97-103.

- Broadbent, P., & Baker, K. (1974). Behaviour of *Phytophthora cinnamomi* in soils suppressive and conducive to root rot. Australian Journal of Agricultural Research 25, 121 - 137.
- Chartzoulakis, K., Patakas, A., Kofidis, G., Bosabalidis, A., & Nastou, A. (2002). Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. Scientia Horticulturae 95: 39-50.
- Corcobado, T., Solla, A., Madeira, M., & Moreno, G. (2013a). Combined effects of soil properties and *Phytophthora cinnamomi* infections on *Quercus ilex* decline. Plant Soil 373: 403-413.
- Corcobado, T., Cubera, E., Moreno, G., & Solla, A. (2013b). *Quercus ilex* forests are influenced by annual variations in water table, soil water deficit and fine root loss caused by *Phytophthora cinnamomi*. Agricultural and Forest Meteorology 169: 92-99.
- Corcobado, T., Cubera, E., Juárez, E., Moreno, G., & Solla, A. (2014). Drought events determine performance of *Quercus ilex* seedlings and increase their susceptibility to *Phytophthora cinnamomi*. Agricultural and Forest Meteorology 192-193: 1-8.
- Dinis, L., Peixoto, F., Zhang, C., Martins, L., Costa, R., & Gomes, J. (2011). Physiological and biochemical changes in resistant and sensitive chestnut (*Castanea*) plantlets after inoculation with *Phytophthora cinnamomi*. Physiological and Molecular Plant Pathology 75: 146-156.
- Engelbrecht, J., & Van den Berg, N. (2013). Expression of defence-related genes against *Phytophthora cinnamomi* in five avocado rootstocks. S. Afr J Sci. 109: 1-8.
- Erwin, D., & Ribeiro, O. (1996). Phytophthora diseases worldwide. The American Phytopathological Society (APS Press). St. Paul, Minnesota. pp: 270-271.
- FAOSTAT, Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2015). Producción mundial de Aguacate. Disponible en <http://faostat3.fao.org/browse/Q/QC/S>. Consultado en marzo de 2017.
- Fernández, M., Fox, R., & Trujillo, E. (1984). Interactions of Soil pH, nutrients and moisture on Phytophthora Root Rot of Avocado. Plant and Soil 81: 165-176.
- Ferrera, R., & Alarcón, A. (2007). Microbiología Agrícola: Hongos, Bacterias, Micro y Macrofauna, Control Biológico y Planta-Microorganismo. Ed. Trillas. Ciudad de México.
- Hansen, E., & Sutton, W. (1999). Phytophthora diseases of forest trees. Forest Research Laboratory, Oregon State University. Corvallis, Oregon. 152 p.
- Hardham, A. (2005). Pathogen Profile *Phytophthora cinnamomi*. Molecular Plant Pathology 6 (6), 589-604.
- Jeffers, S.N., & Martin, S.B. (1986). Comparison of two media selective for *Phytophthora* and *Pythium* species. Plant Disease 70: 1038-1043.

- McConell, M., & Balci, Y. (2015). Fine root dynamics of oak saplings in response to *Phytophthora cinnamomi* infection under different temperatures and durations.
- Mora, A. (1994). Validación de Tecnología para el Manejo Integrado del Aguacate (*Persea americana*) en Huaquechula, Puebla. Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados. Texcoco, México.
- Martín, M., Vázquez, A., Martín, L., & Solla, A. (2016). Influencia de escenarios cambiantes de estrés hídrico y encharcamiento en la susceptibilidad de *Castanea sativa* a *Phytophthora cinnamomi*. Cuad. Soc. Esp. Cienc. For. 43: 227-234.
- Maurel, M., Robin, C., Capdevielle, X., Loustau, D., & Desprez, M. (2001). Effects of variable root damage caused by *Phytophthora cinnamomi* on water relations of chestnut saplings. Ann. For. Sci. 58: 639-651.
- Pegg, K., Smith, L., Dann, L., Coates, L., & Whiley, T. (2008). *Phytophthora* resistance in avocado rootstocks. In: The Hon. Tony Burke MP Minister for Agriculture, Fisheries and Forestry presenting the RIRDC Australian Rural Woman of the Year Award 2008 to Mrs Ros Smerdon. Canberra 19 (2), 52 p.
- Perea, A., Aguilera, M., & Manzano, F. (2016). Fuel properties of avocado stone. Fuel 186: 358-364.
- Reeksting, B., Taylor, N., & Van den Berg, N. (2014). Flooding and *Phytophthora cinnamomi*: Effects on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in shoots of non-grafted *Persea americana* (Mill.) rootstocks differing in tolerance to *Phytophthora* root rot. South African Journal of Botany 95: 40-53.
- Reeves, R. (1975). Behaviour of *Phytophthora cinnamomi* Rands in different soils and water regimes. Soil Biol. Biochem. 7: 19-24.
- Rodríguez, M. (1986). Ecología de la Enfermedad "Tristeza del aguacatero", bajo Manejo Integrado Experimental del Cultivo de Aguacate, en la región de Atlixco, Puebla. Colegio de Posgraduados. Texcoco, México.
- Rosas, M. (1985). Influencia del estiércol, alfalfa, metalaxil y sus combinaciones en la dinámica poblacional del hongo *Phytophthora cinnamomi* Rands agente causal de la tristeza del aguacate (*Persea americana* Mill.). Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados. Texcoco, México.
- Ruiz, F., Sánchez, R., Navarro, R., & Pérez, A. (2012). A method to quantify infection and colonization of holm oak (*Quercus ilex*) roots by *Phytophthora cinnamomi*. Plant Methods 8:1-9.
- Sghaier, B., Valero, J., Romero, M., Navarro, R., Abdelly, C., & Jorrín, J. (2013). Physiological and proteomics analyses of Holm oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota* [Desf.] Samp.) responses to *Phytophthora cinnamomi*. Plant Physiology and Biochemistry 71: 191-202.

- Shearer, B., & Crane, C. (2011). Habitat suitability of soils from a topographic gradient across the Fitzgerald River National Park for invasión by *Phytophthora cinnamomi*. *Australasian Plant Pathology* 40: 168-179.
- Stolzy, L., Zentmyer, G., Klotz, J., & Labanauskas, C. (1967). Oxygen diffusion, water, and *Phytophthora cinnamomi* in root decay and nutrition of avocados. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* 90: 67-76.
- Taiz; L., & Zeiger, E. (2010). *Plant Physiology*. Fifth edition. USA.
- Townsend, C.R., & Heuberger, J.W. (1943). Methods for stimating losses caused by disease in fungicides experiments. *Plant disease report*. pp: 340-343.
- Tuset, J., Hinajeros, C., Mira, J., & Cobos, J. (1997). Síntomas de estrés hídrico y de "Seca" en encinas [*Quercus ilex* subsp. *ballota*] inoculadas con *Phytophthora cinnamomi* en una dehesa del centro de España. *Actas del II Congreso Forestal Español*. Tomo V, Pamplona, pp. 473-478.
- Valenzuela, J. (1984). Manejo Integrado de la Tristeza *Phytophthora cinnamomi* del Aguacatero en Atlixco, Puebla. Tesis de Maestría. Colegio de Posgraduados. Texcoco, México.
- Van der Merwe, M., Mass, E., & Kotze, J. (1992). Evaluation of field trees for resistance to *Phytophthora cinnamomi* by means of the detached root technique. *Proc. of Second World Avocado Congress*. pp: 95-100.
- Waterhouse, G.M. (1963). Key to the specie of *Phytophthora* de Bary. *Mycological Papers No 92 Commonwealth Mycol Inst., Assoc. Apl. Biol, Kew, Surrey, England*. 22p.
- Zentmyer, G. (1980). *Phytophthora cinnamomi* and the Diseases It Causes. Monograph No. 10. The American Phytopathological Society (APS Press). St. Paul, Minnesota. 96 p.
- Zentmyer, G. (1983). The World of Phytophthora. *In: Phytophthora: Its Biology, Taxonomy, Ecology, and Pathology*. Eds. Erwin, D.C., Bartnicki-García, S., Tsao, P.H. The American Phytopathological Society (APS Press). St. Paul, Minnesota. pp: 1-8.