

EL GENERO PHYTOPHTHORA. I. CARACTERISTICAS GENERALES

Wilberth Phillips-Mora*
Phillip J. Keane**

ABSTRACT

A literature review is presented which summarizes part of the available information on the biology and other relevant aspects of *Phytophthora* spp., one of the most important genera of plant pathogen fungi. It includes information on the following topics: taxonomic classification, distinctive characteristics of the genus, morphology, principal hosts and diseases, relationships with climatic factors, main species and control.

RESUMEN

Una revisión de literatura que registra parte de la información disponible sobre la biología y otros aspectos relevantes de *Phytophthora* spp., el cual es uno de los principales géneros de hongos fitopatógenos. Se incluye información sobre los siguientes tópicos: clasificación taxonómica, características distintivas del género, estructuras morfológicas, principales hospedantes y daños, relación con los factores climáticos, principales especies y combate.

INTRODUCCION

Phytophthora es uno de los principales géneros de hongos fitopatógenos, pues es responsable de múltiples enfermedades en diversas especies de plantas, que van desde plántulas de hortalizas hasta árboles forestales.

De las más de 50 especies, dentro del género, la mayoría son patógenos de plantas, responsables de algunas de las más destructivas enfermedades (Brasier 1992). Los ejemplos incluyen, la muerte de bosques de eucalipto en Australia, debidas a *P. cinnamomi* y las constantes pérdidas en cacao provocadas por *P. palmivora* y *P. megakarya* en los trópicos. El ejemplo más dramático, se dió a mediados del siglo pasado, cuando el "tizón tardío de la papa" (*P. infestans*) produjo una hambruna en Europa, que en el caso de Irlanda, condujo a la muerte a más de un millón de personas y a la emigración de otro tanto. Este hecho le valió el nombre de *Phytophthora*, que significa "destructor de las plantas" (Large 1940, Gregory 1983).

El género posee morfología y características fisiológicas únicas, que lo hace un objeto interesante de investigación biológica. Su complicado ciclo de vida, que incluye formas de esporas diferentes, desde las móviles (zoosporas) hasta las de gruesas paredes (oosporas), hace que su combate sea difícil y desafiante (Zentmyer 1983).

Su capacidad para sobrevivir en el suelo de muchas maneras, le permite adaptarse a este medio y hace difícil su erradicación (Coffey 1991). Por esta razón Cook y Baker (1983) consideran que la diseminación de *P. cinnamomi* por plántulas contaminadas, constituye un tipo particularmente peligroso de contaminación ambiental.

Phytophthora fué también relevante en el desarrollo de la fitopatología, pues debido a los severos efectos del "tizón tardío" en Europa, se realizaron estudios que condujeron a apoyar la idea de que los "microbios" (en este caso *P. infestans*), eran causantes primarios de algunas enfermedades y no invasores secundarios de plantas afectadas por causas físicas o sobrenaturales, como se creyó por largo tiempo (Large 1940, Gregory 1983).

La importancia del género, justifica el interés en resumir parte de la información disponible, relativa a aspectos básicos de su biología y otros tópicos relevantes. Con el objeto de ilustrar el amplio rango de variación y adaptación del género, un artículo posterior tratará sobre tres de las principales especies (*P. infestans*, *P. cinnamomi* y *P. palmivora*) y sobre algunas características contrastantes que éstas poseen.

CLASIFICACION TAXONOMICA

Phytophthora pertenece a la clase de los Ficomycetes, subclase Oomicetes, orden Peronosporales y familia Pythiaceae (Agris 1986). La principal característica de los Ficomycetes es que poseen un micelio cenocítico. Los Oomicetes se caracterizan por ser diploides en su estado vegetativo y por producir dos tipos de esporas: zoosporas a partir de zoosporangios y oosporas mediante la fusión de gametos morfológicamente distintos.

Estudios bioquímicos y moleculares recientes evidencian características particulares de los Oomicetes que los distancian de otros grupos de hongos, por lo cual algunos los clasifican en un grupo diferente al de los otros hongos (Brasier y Hansen 1992)

Recibido: 07/09/92. Aprobado: 05/05/93

*CATE, Laboratorio de Fitopatología, 7170 Turrialba, Costa Rica.

**La Trobe University, Department of Botany, Victoria 3083, Australia.

CARACTERÍSTICAS DISTINTIVAS DEL GÉNERO

Las especies de *Phytophthora* poseen características que las distinguen de otros hongos fitopatógenos, dentro de las cuales, se mencionan las siguientes:

- Marcada plasticidad al presentar gran variedad de estructuras que pueden cambiar libremente de una a otra (Zentmyer 1983).
- Sus esporangios, clamidósporas y oogonios se desarrollan tempranamente, debido a la rápida conversión de citoplasma en estados funcionales (Zentmyer 1983).
- Tienen capacidad de incrementar su densidad de inóculo en forma rápida mediante reproducción asexual, lo que probablemente, es la principal razón de su éxito como patógenos (Shea y Broadbent 1983).
- Poseen zoosporas móviles con marcada capacidad para enquistarse rápidamente, las cuales por sí mismas dan a la enfermedad un tremendo y explosivo potencial (Zentmyer 1983).
- Algunas especies presentan esporangios desprendibles y otras esporangios persistentes (Zentmyer 1983).

- Sus paredes celulares están constituidas principalmente por glucanos y algo de celulosa (Zentmyer 1983).
- Poseen un sistema genético más parecido a los organismos superiores que a la mayoría de los hongos (Brasier 1992).
- Al igual que todos los oomicetes y a diferencia de casi todos los hongos, sus especies son diploides en estado vegetativo, lo que hace a *Phytophthora* probablemente heterocigota para muchas características (Brasier 1992).
- Dentro del género existen especies homotálicas y heterotálicas en una proporción aproximada al 50% (Brasier 1992).
- Poseen ciertas respuestas fisiológicas únicas, tales como su forma de almacenar polisacáridos, o de obtener y utilizar los esteroides (Zentmyer 1983).
- Toleran antibióticos como pimáricin y vancomycin, característica útil para obtener medios de cultivo específicos para el género (Timmer y Menge 1989).

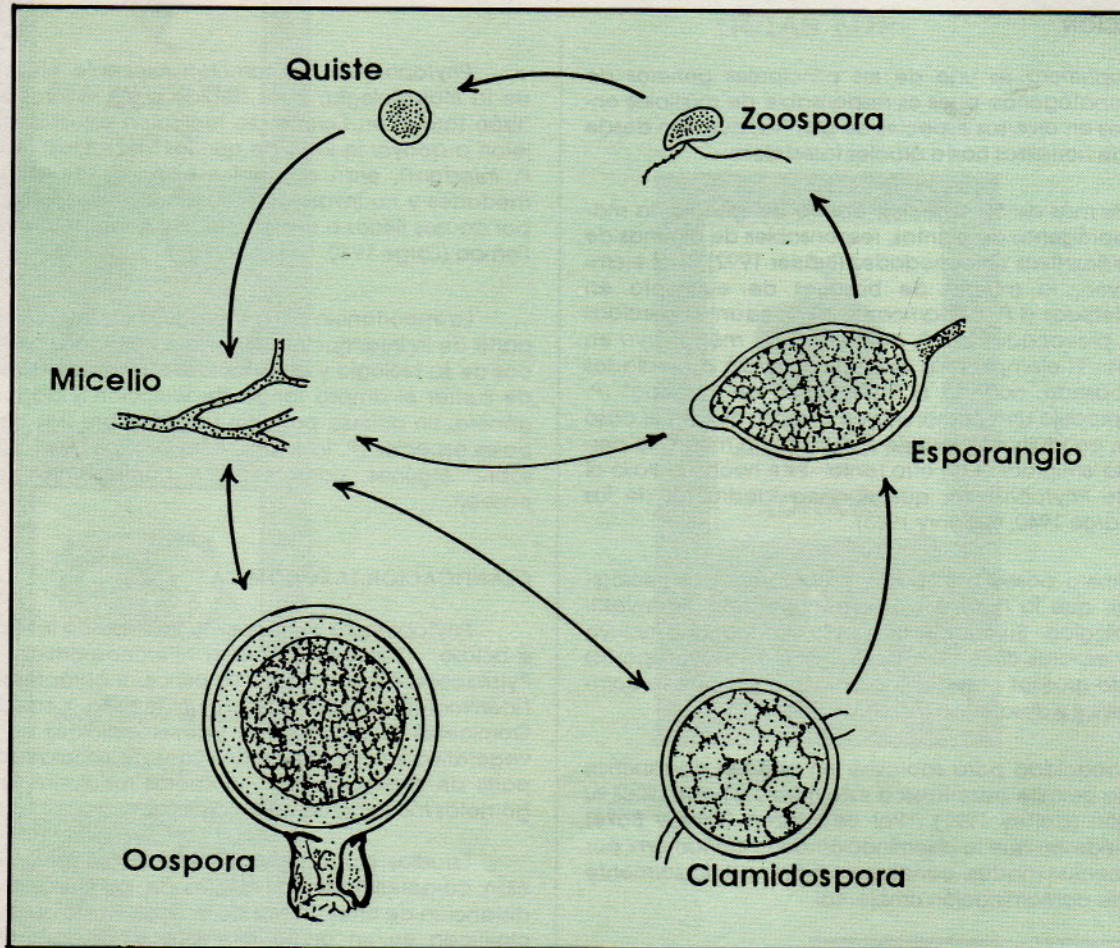


Fig. 1. Estructuras morfológicas de *Phytophthora* spp. (Bartnicky-García y Wang 1983).

DESCRIPCION MORFOLOGICA

Phytophthora posee varios tipos de estructuras, que cambian libremente de una a otra, dependiendo de las condiciones externas; en ciertas especies sin embargo, no se han observado algunas de estas transiciones (Gregory 1983).

El micelio tiene la capacidad de producir órganos sexuales (anteridios y oogonios seguidos por oosporas), clamidósporas y esporangios. Dentro de éstos, se producen las zoosporas, las cuales una vez germinadas, pueden producir nuevamente micelio o microesporangios (Gregory 1983). A continuación se mencionan algunas generalidades con respecto a estas estructuras, los cuales pueden apreciarse en la figura 1.

Micelio. El micelio es cenocítico, o sea, no presenta paredes transversales o septos en forma regular, con excepción de aquellos que delimitan los órganos de reproducción. Los septos se presentan también, sin un patrón determinado, en hifas viejas o con crecimiento lento, pero son esporádicos, en hifas jóvenes y con crecimiento vigoroso (Blackwell 1949).

Las especies de *Phytophthora* se dividen en homotáticas y heterotáticas. En las primeras (*P. cactorum*, *P. megasperma*, *P. fragariae*, etc.), el micelio no está diferenciado (Brasier y Hansen 1992). Pueden producir anteridios, oogonios y oosporas en forma rápida y abundante, a partir de colonias individuales del hongo, sin necesidad de estímulos externos especiales (Brasier 1983).

En las especies heterotáticas (*P. infestans*, *P. capsici*, *P. palmivora*, *P. cinnamomi*, etc.), existen dos tipos de micelio conocidos como "tipos compatibles A1 y A2", los cuales producen gametangios (anteridios y oogonios) y esporas sexuales (oosporas), usualmente cuando crecen juntos (Brasier 1992, Elliot 1983). La formación de las oosporas en estas especies, resulta de la fertilización cruzada entre ambos tipos de micelio, con lo cual se da una mayor recombinación, pero también puede ser el producto de su autofertilización. (Elliot 1983).

Algunas especies heterotáticas, tienen una distribución geográfica restringida de uno de sus dos tipos de micelio, tal como el tipo A1 de *P. cinnamomi*, el cual está presente en pocos países, en contraposición con el tipo A2 que es de distribución mundial (Zentmyer 1983).

Para *P. infestans*, el tipo A2 estuvo restringido al centro de México durante mucho tiempo, pero se registró en Europa a partir de 1984, y posteriormente ha sido reportado en Asia, Oriente Medio, Sur y Norte América. Debido a las mayores posibilidades de recombinación sexual, la actual coexistencia de ambos tipos, puede conducir a cambios dramáticos en la estructura genética y epidemiología de esta importante especie (Fry et al. 1992).

Esporangios. Son estructuras de reproducción asexual cuya forma y tamaño presenta gran variación entre especies. Las hay desde ovoides-elipsoides hasta periformes y desde muy pequeños (14-16µm de ancho x 26-31µm de largo en *P. botryosa*) hasta muy grandes (50-65µm x 85-112µm en *P. macrospora*) (Hemmes 1983).

Los esporangios se unen al micelio por un tallo o pedicelo. En algunas especies pueden desprenderse del micelio (ej. *P. palmivora*), pero en otras permanecen unidos al mismo, ej. *P. cinnamomi* (Waterhouse et al. 1983).

La longitud del pedicelo presenta importantes variaciones entre especies, característica muy usada con fines taxonómicos (Waterhouse et al. 1983, Zentmyer 1988). Especies como *P. palmivora*, *P. infestans* y *P. cactorum*, poseen esporangios anchos, cerrados y cortos, con una longitud del pedicelo inferior a los 5 µm. Otras como *P. botryosa*, *P. colocasiae* y *P. megakarya*, tienen esporangios angostos y con pedicelos de tamaño intermedio, o sea, de 5 a 20 µm de longitud. Finalmente, existen especies como *P. hibernalis* y *P. capsici*, con esporangios mayores de 20 µm (Waterhouse et al. 1983, Zentmyer 1988).

Los esporangios pueden germinar directa o indirectamente. La germinación directa se da con la emisión de tubos germinativos a través del poro de salida o de las paredes del esporangio (Hemmes 1983). Este proceso se produce bajo estímulos térmicos o nutricionales, ya que es favorecida por temperaturas por encima del óptimo para el crecimiento micelial y por medios nutritivos con alta presión osmótica (Ribeiro 1983).

La germinación indirecta o zoosporogénesis, ocurre cuando el citoplasma del esporangio se diferencia para producir zoosporas, las cuales son liberadas a través del poro de salida del esporangio (Hemmes 1983). Este fenómeno se presenta espontáneamente en agua destilada en la mayoría de las especies. Es favorecido por la presencia de agua libre y temperaturas inferiores a las óptimas para el crecimiento micelial (Ribeiro 1983).

Zoosporas. Son esporas asexuales biflageladas producidas dentro de los esporangios a partir de la zoosporogénesis (Hemmes 1983). Se mueven pasivamente con las corrientes de agua, o nadan con el uso de sus flagelos, por períodos variables antes de enquistarse espontáneamente (usualmente varias horas a 25°C) (Carlile 1983, Hemmes 1983).

Durante el proceso de enquistamiento, las zoosporas se detienen, desaparecen sus flagelos, se tornan esféricas, secretan una delgada pared y finalmente germinan por medio de un tubo germinativo (Hemmes 1983). El fenómeno se produce al incrementarse la temperatura, pero también se puede inducir mediante agitación, reducción del pH de la solución o incremento de su potencial osmótico (Hemmes 1983, Ribeiro 1983).

Las zoosporas poseen sistemas sensores que con la ayuda del movimiento proporcionado por sus flagelos, les permite acumularse en sitios específicos (taxis positiva) o evitar estos sitios (taxis negativa), con lo que incrementan las posibilidades de infecciones exitosas (Carlile 1983).

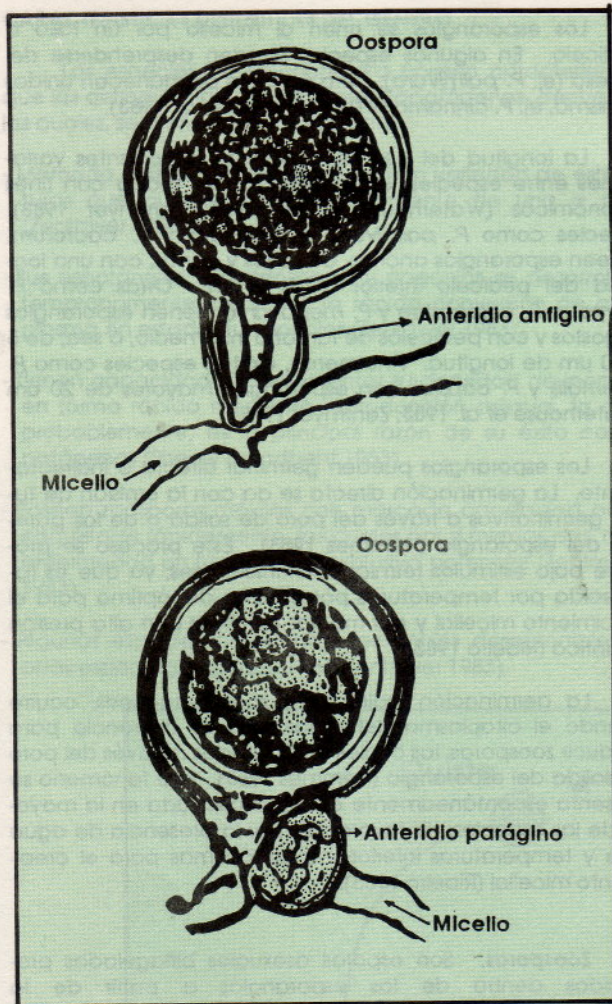


Fig. 2. Tipos de anteridio en *Phytophthora* spp. (Brasier 1983).

Clamidósporas. Son esporas asexuales relacionadas con la sobrevivencia del hongo durante períodos críticos. Usualmente son esféricas, pero en algunas especies toman formas irregulares u oblongas. Germinan mediante tubos germinativos que pueden terminar en un esporangio. Se pueden producir solas, en cadenas o en grupos (Hemmes 1983, Ribeiro 1983).

Oogonio y anteridio. El oogonio es una célula especializada, esférica y grande que se forma a partir del micelio. Se considera como el gametangio femenino, en el cual se produce la meiosis y la formación de la oospora como producto de la fecundación. El anteridio es una célula especializada, más pequeña y de forma irregular, considerada como el gametangio masculino (Blackwell 1949).

El anteridio puede ser paráginno, cuando se forma al lado del oogonio sin atravesarlo, o bien, anfigino, cuando el oogonio en estado primordial, atraviesa el anteridio y se desarrolla al otro lado de él, de manera que finalmente envuelve al pedúnculo y a la base del oogonio (Hemmes 1983)(Fig. 2). Una representación esquemática del contacto sexual y de la formación de la oospora, en el caso de un anteridio anfigino, se observa en Fig. 3.

Oosporas. Son esporas sexuales de resistencia, con paredes gruesas y a menudo con dificultad para germinar. Su germinación es influenciada por factores químicos, físicos y genéticos y solo ocurre si han sido expuestas a períodos largos de baja temperatura (Hemmes 1983, Ribeiro 1983).

VARIABILIDAD GENÉTICA

Phytophthora posee gran variabilidad genética reflejada en amplias diferencias morfológicas, culturales, fisiológicas y patogénicas, encontradas entre y dentro de las especies (Erwin 1983). Aún dentro de las especies, es frecuente encontrar diferencias en variables continuas, tales como en las tasas y patrones de crecimiento de las colonias y en el tamaño de los oogonios (Brasier 1992).

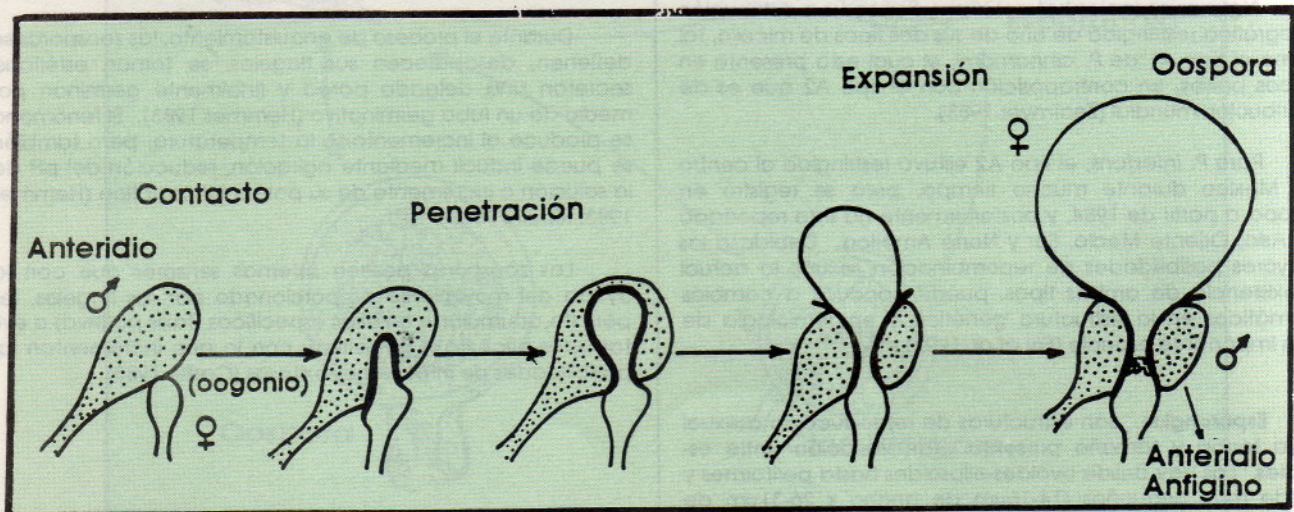


Fig. 3. Representación esquemática del contacto sexual y formación de la oospora en el caso de un anteridio anfigino (Brasier 1983).

La presencia de micelio diploide, es presumiblemente la principal fuente de variabilidad del género. Esta característica se asocia usualmente con una mayor heterogeneidad (Erwin 1983, Shaw 1983). Otras posibles fuentes de variabilidad son el parasexualismo y la herencia citoplasmática (Shaw 1983).

PRINCIPALES ESPECIES

Phytophthora posee más de 50 especies (Brasier 1992). La primera que fue descrita y la única reconocida en la literatura durante muchos años fue *P. infestans*, identificada por De Bary en 1876. Gradualmente, se describieron otras especies, tales como: *P. cactorum* en 1886, *P. phaseoli* en 1889, *P. palmivora* en 1919, *P. capsici* y *P. cinnamomi* en 1922 y *P. citrophthora* en 1925 (Blackwell 1949, Zentmyer 1983).

Dentro de las especies tropicales más importantes están: *P. infestans* en papa y tomate; *P. cinnamomi* en aguacate; *P. palmivora* en cacao, papaya y coco; *P. parasitica* en piña, papaya y cítricos; *P. capsici* en pimienta negra y chile dulce o ají, *P. megakarya* en cacao y *P. citrophthora* en cítricos.

En el Cuadro 1 se mencionan las principales especies a nivel mundial, agrupadas de acuerdo con el tipo de daño que producen.

CLASIFICACION E IDENTIFICACION DE LAS ESPECIES

La sistemática del género se basa actualmente, en las clasificaciones propuestas por Newhook *et al.* (1978) y por Stamps *et al.* (1990), las cuales consideran principalmente criterios morfológicos. Estas clasificaciones se basan a su vez, en el trabajo de otros autores y más directamente, en la clasificación propuesta por Waterhouse (1963), donde las especies se categorizan en seis grupos, considerando principalmente, la estructura del ápice del esporangio y el tipo de anteridio (Brasier 1991).

Otros criterios usados para la clasificación e identificación de las especies son: la caducidad de los esporangios; la longitud del pedicelo; el tipo de hospedante; las temperaturas para el crecimiento y la producción de órganos; la tasa de crecimiento; la cantidad, forma y tamaño de los cromosomas y la abundancia de los oogonios en medio de agar (Blackwell 1949, Waterhouse *et al.* 1983).

Algunos autores han señalado problemas inherentes a la utilización de una clasificación taxonómica para *Phytophthora*, basada predominantemente en características morfológicas. Entre otros se mencionan, el pequeño número de caracteres morfológicos disponibles para hacer las clasificaciones y la variabilidad que presentan las estructuras morfológicas, aún dentro de la misma especie (Brasier 1991).

CUADRO 1. Daños causados por algunas especies del género *Phytophthora*. (Coffey 1991).

ESPECIE	HOSPEDANTE
PUDRICIONES DE LA RAIJ	
<i>P. capsici</i>	chile dulce, pepino, zanahoria
<i>P. cinnamomi</i>	aguacate, eucalipto, ornamentales, pino, piña y otros
<i>P. citrophthora</i>	cítricos
<i>P. cryptogea</i>	tomate
<i>P. drechsleri</i>	melón, pepino
<i>P. fragariae</i>	frambuesa, fresa
<i>P. megasperma</i>	crucíferas, manzana, papa, remolacha, soya, zanahoria
PUDRICIONES DEL PIE, COLLAR (CORONA) Y TALLO (TRONCO)	
<i>P. cactorum</i>	manzana
<i>P. cambivora</i>	manzana y muchos árboles
<i>P. capsici</i>	chile dulce, pimienta negra
<i>P. citricola</i>	aguacate
<i>P. citrophthora</i>	cítricos
<i>P. cryptogea</i>	gloxinea, tomate
<i>P. megasperma (P. sojae)</i>	soya
<i>P. nicotianae (parasítica)</i>	cítricos, tabaco
<i>P. palmivora</i>	cacao
TISONES DE HOJAS Y FLORES	
<i>P. capsici</i>	chile, macadamia, pimienta
<i>P. hibernalis</i>	cítricos
<i>P. infestans</i>	papa, tomate
<i>P. nicotianae (parasítica)</i>	tomate
PUDRICIONES DE FRUTOS, TUBERCULOS Y MAJORCAS	
<i>P. capsici</i>	berenjena, cacao, cucurbitáceas, chile dulce, tomate
<i>P. citrophthora</i>	cacao, cítricos
<i>P. erythroseptica</i>	papa
<i>P. drechsleri</i>	papa
<i>P. hevea</i>	hule
<i>P. hibernalis</i>	cítricos
<i>P. infestans</i>	papa
<i>P. megakarya</i>	cacao
<i>P. palmivora</i>	cacao, coco
<i>P. nicotianae (parasítica)</i>	tomate
<i>P. syringae</i>	manzana
PUDRICIONES DE LOS BROTES	
<i>P. katsurae</i>	coco
<i>P. palmivora</i>	coco, cacao

Es posible que se logre una clasificación más natural del género, basada en datos moleculares (Foster y Coffey 1991). Existen ya metodologías para separar e identificar algunas especies, tales como: electroforesis de proteínas, análisis de isoenzimas y de los polimorfismos de ARN y ADN (Blaha 1988, Erselius y de Vallavieille 1984, Forster y Coffey 1991, Kaosiri y Zentmyer 1980, Tsao y Alizadeh 1988). Debido a su rapidez y precisión, estas técnicas en poco tiempo, jugarán un papel cada vez más importante en los diagnósticos rutinarios y con su ayuda se contestarán muchas preguntas filogenéticas y de nomenclatura que aún permanecen sin aclarar (Brasier 1991).

HOSPEDANTES

Phytophthora es responsable de una amplia y creciente gama de enfermedades en diversas plantas, las cuales incluyen a los principales cultivos alimenticios, árboles maderables, árboles frutales tropicales y subtropicales, plantas ornamentales, árboles de nuez y cultivos tropicales de exportación (Zentmyer 1983). Al menos en sus estados adultos, los miembros de la familia de las gramíneas, no son hospedantes de *Phytophthora*.

Algunas especies muestran gran especificidad con el hospedante, es decir solo atacan a pocas plantas (ej. *P. fragariae*, *P. phaseoli* y *P. infestans*), pero otras tienen una amplia gama de hospedantes y pueden originar síntomas similares o distintos en muchas plantas (ej. *P. palmivora* y *P. cinnamomi*) (Brasier 1992).

Algunos hospedantes pueden ser atacados por diferentes especies de *Phytophthora*, tal es el caso de cacao, papa y cítricos. En cacao se conocen cinco especies: *P. palmivora*, *P. megakaria*, *P. citrophthora*, *P. capsici* y *P. megasperma* (Zentmyer 1988); y en papa, varias especies como: *P. infestans*, *P. cryptogea*, *P. drechsleri*, *P. megasperma*, *P. parasitica* y *P. erythroseptica* (Hooker 1981).

En cítricos las principales especies son *P. parasitica* y *P. citrophthora*, pero se señalan también las siguientes especies como patógenos: *P. hibernalis*, *P. syringae*, *P. palmivora* y *P. citricola* (Timmer y Menge 1989).

En algunas plantas se ha mencionado la presencia simultánea de diferentes especies del hongo. En cítricos por ejemplo, *P. parasitica* se asocia frecuentemente con *P. citrophthora*, pero en tomate, la misma especie está algunas veces asociada con *P. drechsleri* (García 1988).

PRINCIPALES DAÑOS

La mayoría de las especies de *Phytophthora* son patógenos habitantes del suelo que ocasionan el "mal del talluelo" ("damping off") y pudriciones de la raíz, corona, tallo, tubérculos, cormos y otros órganos, enfermedades que son bastante semejantes a las que produce *Pythium* (Agris 1986, Coffey 1991).

Otras especies menos numerosas, poseen etiologías predominantemente aéreas y causan pudriciones de yemas o frutos, cáncer del tronco e inclusive tizones foliares que atacan al follaje, ramitas inmaduras y frutos (Agris 1986, Coffey 1991).

Las pudriciones de la raíz se presentan con mayor frecuencia en arbustos, árboles forestales, árboles frutales, ornamentales y hortalizas. Son producidas principalmente por *P. cinnamomi*, *P. megasperma*, *P. parasitica*, *P. citrophthora* y *P. cryptogea* (Agris 1986). Esta pudrición causa pérdidas considerables en árboles y arbustos, con frecuencia el patógeno pasa inadvertido o no logra ser identificado. Es usual que el daño a las raíces y a la corona conduzca a la muerte de la planta.

Estos hongos pueden matar a plantas jóvenes o adultas en las especies leñosas. En general, las infecciones ocurren durante la propagación de las plantas o en sus estados juveniles, aunque normalmente, los daños aparecen más tarde.

El manejo del vivero da múltiples oportunidades para las infecciones, las cuales son frecuentes en algunos cultivos. Jeffers y Aldwinckle (1988) por ejemplo, encontraron que los viveros de manzana muestreados en Canadá, Estados Unidos y Europa, presentaban plántulas afectadas por *P. cactorum*, por *P. cambivora* o por ambas especies. Ribeiro y Linderman (1991) por su parte documentaron grandes pérdidas en plantaciones de coníferas, árboles frutales y ornamentales leñosas, por el uso de plántulas de vivero infectadas.

RELACION CON FACTORES CLIMATICOS

El clima influye sobre el desarrollo e impacto de las enfermedades causadas por *Phytophthora*. La humedad y la temperatura son los factores más importantes a considerar, tanto en el suelo como en las partes aéreas (Duniway 1983).

Los requerimientos ambientales varían de acuerdo con la especie y con la etapa en el ciclo de vida del hongo que se esté dando. Las limitaciones climáticas sobre ciertas especies, determinan su distribución geográfica; de hecho, debido a la diversidad del género, donde una especie es incapaz de sobrevivir, otra puede hacerlo (Duniway 1983).

La mayoría de las especies son patógenos que habitan el suelo, el cual en términos generales posee condiciones más estables que las partes aéreas en cuanto a temperatura, humedad e incidencia de radiación solar.

Al igual que otros hongos fitopatógenos del suelo (ej. *Rhizoctonia*), *Phytophthora* produce normalmente, síntomas más severos con el suelo húmedo pero no inundado, o bien cuando el suelo es inundado, pero por períodos breves.

Las pudriciones de la raíz causadas por *Phytophthora* se presentan en casi cualquier parte del mundo donde la temperatura se mantiene entre 15 y 23°C y el suelo suficientemente húmedo como para permitir el desarrollo normal de las plantas susceptibles. Las pudriciones de la base del tallo son favorecidas también por temperaturas bajas y por una alta humedad del suelo y del aire, de ahí que sean más comunes y más virulentas en áreas con poca altitud y pobremente drenadas (Agris 1986).

SOBREVIVENCIA

Phytophthora spp. puede sobrevivir como colonizador dinámico en raíces u otra materia orgánica, produciendo esporangios y grandes cantidades de zoosporas (Old *et al.* 1984, Timmer y Menge 1989, Zentmyer y Erwin 1970) o por medio de hospedantes alternos (Coher y Griffin 1973).

El suelo actúa como reservorio de inóculo para varias especies, inclusive para aquellas que causan su principal daño en las partes aéreas de la planta, como *P. palmivora* y *P. megakarya* en cacao (Coffey 1991). Una prolongada sequedad del suelo (Zentmyer y Erwin 1970) y altas temperaturas (Hine *et al.* 1964) pueden reducir el grado de sobrevivencia.

La mayoría de las especies tienen habilidad para sobrevivir en el suelo, en forma de propágulos latentes a concentraciones relativamente bajas, los cuales pueden producir rápidamente, ciclos repetidos de esporangios y cuando las condiciones son húmedas, grandes cantidades de zoosporas (Coffey 1991).

A pesar de que se le ha considerado como un género con habilidad saprofitica limitada (Timmer y Menge 1989), existen especies como *P. cinnamomi* y *P. palmivora*, que pueden invadir la materia orgánica rápidamente en competencia con otros microorganismos del suelo (Shea y Broadbent 1983).

COMBATE

El combate de los patógenos del suelo es difícil y *Phytophthora* no es la excepción. Los esfuerzos más exitosos usualmente se basan en la aplicación regular de fungicidas o en la utilización de genotipos resistentes. Los métodos culturales, tales como el uso de drenajes y de material de siembra sano, han mostrado su efectividad en muchos casos (Shea y Broadbent 1983).

Con el objeto de propiciar una mayor efectividad y una mejor protección del ambiente, varios autores han señalado la necesidad de combatir las enfermedades causadas por *Phytophthora* spp., utilizando estrategias integradas de combate (Coffey 1987 y 1991, MacKenzie *et al.* 1983), en cuyo desarrollo debe ser un prerrequisito, el conocimiento de la epidemiología básica de la enfermedad (Shea y Broadbent 1983, MacKenzie *et al.* 1983).

De acuerdo con Coffey (1991), existen dos componentes dentro de estas estrategias que son particularmente susceptibles de mejorar: el desarrollo de germoplasma resistente y el uso mejorado de los fungicidas.

Para la mayoría de las enfermedades causadas por *Phytophthora*, se ha realizado selección y mejoramiento genético tendiente a obtener plantas resistentes (Coffey 1991). En algunos casos, la utilización de este tipo de materiales ha sido de gran utilidad, siendo el ejemplo más notable, el uso de portainjertos resistentes en árboles frutales (Ribeiro y Linderman 1991). Para la mayoría de las especies sin embargo, los genotipos resistentes no están disponibles o no han sido agrónomicamente aceptables. En el caso de especies arbóreas, la selección se ha dificultado, por lo lento que resulta el proceso (Coffey 1991, Ribeiro y Linderman 1991).

La fumigación del suelo con biocidas generales como el bromuro de metilo o el vapor de agua, ha sido un método útil en plántulas de vivero, pero costoso y con aplicabilidad restringida a los pocos casos en que se ha experimentado bajo condiciones de campo.

El mayor avance en el uso de fungicidas contra *Phytophthora*, se dió en la década de los 70 con el desarrollo de varias clases de fungicidas sistémicos capaces de controlar oomicetes (Cohen y Coffey 1986, Schwin 1983). Dentro de estos, surgieron dos clases con propiedades extremadamente útiles para el combate de varias especies: las fenilamidas ejemplarizadas por el metalaxil, y los fosfonatos, particularmente el foseil-aluminio y el fosfonato de potasio, los cuales abren nuevas posibilidades para el combate químico en sistemas integrados (Coffey 1991, Schwin 1983).

Se ha demostrado que el metalaxil (ingrediente activo del ridomil) posee excelente movilidad en el suelo (Cohen y Coffey 1986) y buena actividad contra diferentes especies de *Phytophthora* como *P. megasperma* f.sp. *glycinea*, *P. cinnamomi*, *P. nicotianae* (*P. parasitica*) y *P. palmivora* (Coffey y Bower 1984a, Coffey 1991). El foseil-aluminio y particularmente el ácido fosfónico es también efectivo contra algunas especies, notablemente *P. cinnamomi*, *P. citricola*, *P. citrophthora* y la mayoría de los aislamientos de *P. palmivora* (Coffey y Bower 1984b).

Debido a su efectividad, un creciente número de viveros de plantas leñosas, aplican tratamientos profilácticos con estos productos, los cuales han sido también efectivos bajo condiciones de campo, sobre todo cuando las aplicaciones se refuerzan con un fertilizante alto en potasio en la forma de fosfato monoamónico (Ribeiro y Linderman 1991).

El uso constante de estos productos puede conducir al desarrollo de resistencia, como se ha demostrado en el laboratorio para *P. capsici* (Bruin y Edgington 1981, Bower y Coffey 1985, Ribeiro y Linderman 1991), lo que justifica aún más su aplicación racionalizada y en combinación con otros métodos de lucha.

Al respecto, se ha sugerido combinar las aplicaciones de fungicidas con enmiendas orgánicas, las cuales pueden afectar significativamente a los patógenos del suelo. Los efectos de estas enmiendas dependen del tipo y estado de descomposición de la materia orgánica empleada (Linderman 1989): en los estadios iniciales de descomposición se da más bien la estimulación del hongo, mientras que en los estadios más avanzados, se produce la supresión de la enfermedad (Ribeiro y Linderman 1991).

En muchas áreas, las especies de *Phytophthora* no son endémicas, por lo que el método de combate más simple es evitar su introducción a las mismas (Shea y Broadbent 1983). Sin embargo, la utilidad de este método, ha sido limitada, debido a que este tipo de patógeno frecuentemente se introduce con material de siembra, suelo o agua contaminados (Coffey 1991).

En plantas leñosas cuando la infección se da principalmente en los estadios iniciales de desarrollo, pero se manifiesta cuando la planta es adulta, se deben fortalecer las medidas preventivas para evitar el ingreso y diseminación del hongo (Ribeiro y Linderman 1991). En ese sentido, está bien documentada la importancia que tiene el estado sani-

tario de los viveros, para prevenir la diseminación e intensificación de las enfermedades causadas por *Phytophthora* (Shea y Broadbent 1983).

Bajo condiciones de campo, la erradicación del hongo es difícil y en algunos casos imposible, sobre todo en las enfermedades de la raíz. Las plantas con síntomas avanzados de la enfermedad difícilmente se salvan (Ribeiro y Linderman 1991).

Un amplio número de prácticas culturales se aplican para desfavorecer a *Phytophthora* spp., dentro de las que sobresalen las que buscan reducir la humedad del suelo y del ambiente en general, como son, la preparación del suelo y la regulación del régimen de irrigación (Shea y Broadbent 1983). El mantenimiento de un drenaje óptimo es también fundamental, por lo que ha sido una medida tradicionalmente usada para el combate de muchos hongos del suelo (Coffey 1991, Ribeiro y Linderman 1991).

El combate biológico a través de microorganismos o como componente importante de algunas prácticas (ej. uso de coberturas y de enmiendas orgánicas), permanece aún poco explotado, aunque en algunos casos ha mostrado ser exitoso (Coffey 1991, Linderman et al. 1983, Ribeiro y Linderman 1991). □

LITERATURA CONSULTADA

- AGRIOS, G.N. 1986. Fitopatología. Trad. ingl. México D.F. Limusa, p.244-257.
- BARTNICKI-GARCIA, S. y WANG, M.C. 1983. Biochemical aspects of morphogenesis in *Phytophthora*. In Erwin, D.C. et al., eds. *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology and pathology*. American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota. pp. 121-137.
- BLACKWELL, E. 1949. Terminology in *Phytophthora*. Kew, England. Commonwealth Mycological Institute. Mycological Papers No.30 21 p.
- BLAHA, G. 1988. Polymorphisme enzymatique des *Phytophthora* responsables de la pourriture brune des cacaoasses: recherche de la variabilité liée à l'interaction hôte-parasite chez le cacaoyer. In International Cocoa Research Conference, 10a, Santo Domingo, República Dominicana, 1987. pp. 397-406.
- BOWER, L.A. y COFFEY, M.D. 1985. Development of laboratory tolerance to phosphorus acid, fosetyl-A1 and metalaxyl in *Phytophthora capsici*. Canadian Journal of Plant Pathology 7:1-6.
- BRASIER, C.M. 1983. Problems and prospects in *Phytophthora* Research. In Erwin, D.C. et al., eds. *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology, and pathology*. American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota. pp.351-364.
- _____. 1991. Current questions in *Phytophthora* systematics: the role of the population approach. In Lucas, J.A.; Shattock, R.C.; Shaw, D.S. y Cooke, L.R., eds. 1991. *Phytophthora*. Cambridge, Great Britain. British Mycological Society. pp. 104-128.
- _____. 1992. Evolutionary biology of *Phytophthora*. Part I: Genetic system, sexuality and the generation of variation. Annual Review of Phytopathology 30: 153-171.
- BRASIER, C.M. y HANSEN, E.M. 1992. Evolutionary biology of *Phytophthora*. Part II: Phylogeny, speciation and population structure. Annual Review of Phytopathology 30:173-200.
- BRUIN, G.C.A. y EDGINGTON, L.V. 1981. Adaptive resistance in Peronosporales to metalaxyl. Canadian Journal of Plant Pathology 3:201-206.
- CARLILE, M.J. 1983. Motility, taxis and tropism in *Phytophthora*. In Erwin, D.C. et al., eds. *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology, and pathology*. St. Paul, Minnesota. American Phytopathological Society, p.95-107.
- COFFEY, M.D. 1987. *Phytophthora* root rot of avocado: an integrated approach to control in California. Plant Disease 71:1046-1052.
- _____. 1991. Strategies for the integrated control of soilborne *Phytophthora* species. In Lucas, J.A.; Shattock, R.C.; Shaw, D.S. y Cooke, L.R., eds. 1991. *Phytophthora*. Cambridge, Great Britain. British Mycological Society. pp. 411-432.
- COFFEY, M.D. y BOWER, L.A. 1984a. In vitro variability among isolates of six *Phytophthora* species in response to metalaxyl. Phytopathology 74:502-506.
- _____. 1984b. In vitro variability among isolates of eight *Phytophthora* species in response to phosphorus acid. Phytopathology 74:738-742.
- COHEN, Y. y COFFEY, M.D. 1986. Systemic fungicides and the control of Oomycetes. Annual Review of Phytopathology 24:331-338.
- COOK, R.J. y BAKER, K. 1983. The nature and practice of biological control of plant pathogens. St. Paul, Minnesota, USA. American Phytopathological Society.
- COTHER, E.J. y GRIFFIN, D.M. 1973. The role of alternative hosts in survival of *Phytophthora drechsleri*. Australian Journal of Biological Sciences 26:1109-1113.
- DUNIWAY, J.M. 1983. Role of physical factors in the development of *Phytophthora* diseases. In Erwin D.C. et al., eds. *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology and pathology*. St. Paul, Minnesota. American Phytopathological Society. pp. 175-187.
- ELLIOT, C.G. 1983. Physiology of sexual reproduction in *Phytophthora*. In Erwin D.C. et al., eds. *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology, and pathology*. St. Paul, Minnesota. American Phytopathological Society, p.71-80.
- ERSELIUS, L.J. y de VALAVIELLE, C. 1984. Variation in protein profiles of *Phytophthora*: comparison of six species. Transactions of the British Mycological Society 83:463-472.
- ERWIN, D.C. 1983. Variability within and among species of *Phytophthora*. In Erwin D.C. et al., eds. *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology and pathology*. St. Paul, Minnesota. American Phytopathological Society, p.149-165.
- ERWIN, D.C.; BARTNICKI-GARCIA, S. y TSAO, P.H., eds. 1983. *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology and pathology*. St. Paul, Minnesota. American Phytopathological Society, 392 p.
- FORSTER, H. y COFFEY, M.D. 1991. Approaches to the taxonomy of *Phytophthora* using polymorphisms in mitochondrial and nuclear DNA. In Lucas, J.A.; Shattock, R.C.; Shaw, D.S. y Cooke, L.R., eds. 1991. *Phytophthora*. Cambridge, Great Britain. British Mycological Society. pp. 164-183.
- FRY, W.E., GOODWIN, S.B., MATUSZAK, J.M., SPIELMAN, L.J. y MILGROOM, M.G. 1992. Population genetics and intercontinental migrations of *Phytophthora infestans*. Annual Review of Phytopathology 30:107-129.
- GARCIA, A.M. 1988. Patología vegetal práctica. México D.F. Limusa, 256 p.

- GREGORY, P.H. 1983. Some major epidemics caused by *Phytophthora*. In Erwin D.C. et al., eds. *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology and pathology*. St. Paul, Minnesota. American Phytopathological Society, p.271-278.
- GREGORY, P.H.; GRIFFIN, M.J.; MADDISON, A.C. y WARD, M.R. 1984. Cocoa black pod: a reinterpretation. *Cocoa Growers Bulletin* 35:5-22.
- HEMMES, D.E. 1983. Cytology of *Phytophthora*. In Erwin D.C. et al., eds. *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology and pathology*. St. Paul, Minnesota. American Phytopathological Society, p.9-40.
- HINE, R.B.; ALABAN, C. y KLEMMER, H. 1964. Influence of soil temperature on root and heart rot of pineapple caused by *Phytophthora cinnamomi* and *Phytophthora parasitica*. *Phytopathology* 54:1287-1289.
- HOOKE, W.J., ed. 1981. Compendium of potato diseases. St. Paul, Minnesota. American Phytopathological Society, 125 p.
- JEFFERS, S.N. y ALDWINKLE, H.S. 1988. *Phytophthora* crown rot of apple trees: sources of *Phytophthora cactorum* and *Phytophthora cambivora* as primary inoculum. *Phytopathology* 78:328-335.
- KAOSIRI, T. y ZENTMYER, G.A. 1980. Protein, esterase and peroxidase patterns in the *Phytophthora palmivora* complex from cacao. *Mycologia* 72:988-1000.
- LARGE, E.C. 1940. The advance of the fungi. New York, Holt. 488 p.
- LINDERMAN, R.G. 1989. Organic amendments and soilborne disease. *Canadian Journal of Plant Pathology* 11:180-183.
- LINDERMAN, R.G.; MOORE, L.W.; BAKER, K.F. y COOKSEY, D.A. 1983. Strategies for detecting and characterizing systems for biological control of soilborne plant pathogens. *Plant Disease* 67:1058-1064.
- LUCAS, J.A.; SHATTOCK, R.C.; SHAW, D.S. y COOKE, L.R., eds. 1991. *Phytophthora*. Cambridge, Great Britain. British Mycological Society.
- MACKENZIE, D.R.; ELLIOT, V.J.; KIDNEY, B.A.; KING, E.D.; ROYER, M.H. y THEBERGE, R.L. 1983. Application of modern approaches to the study of the epidemiology of disease caused by *Phytophthora*. In Erwin D.C. et al., eds. *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology and pathology*. St. Paul, Minnesota. American Phytopathological Society, pp.303-313.
- NEWHOOK, F.J.; WATERHOUSE, G.M. y STAMPS, D.J. 1978. Tabular key to the species of *Phytophthora* de Bary. Kew, England. Commonwealth Mycological Institute. Mycological Papers no.143, 20 p.
- OLD, K.M.; OROS, J.M. y MALAFANT, K.W. 1984. Survival of *Phytophthora cinnamomi* in root fragments in Australian forest soils. *Transactions of the British Mycological Society* 82:605-613.
- RIBEIRO, O.K. 1983. Physiology of asexual sporulation and spore germination in *Phytophthora*. In Erwin D.C. et al., eds. *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology and pathology*. St. Paul, Minnesota. American Phytopathological Society, p. 55-70.
- RIBEIRO, O.K. y LINDERMAN, R.G. 1991. Chemical and biological control of *Phytophthora* species in woody plants. In Lucas, J.A.; Shattock, R.C.; Shaw, D.S. y Cooke, L.R., eds. 1991. *Phytophthora*. Cambridge, Great Britain. British Mycological Society, pp. 399-410.
- SCHMITTHENNER, A.F. 1985. Problems and progress in control of *Phytophthora* root rot of soybean. *Plant Disease* 69:362-368.
- SCHWINN, F.J. 1983. Recent developments in chemical control of *Phytophthora*. In Erwin D.C. et al., eds. *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology and pathology*. St. Paul, Minnesota. American Phytopathological Society. pp. 327-334.
- SHAW, D.S. 1983. The Cytogenesis and genetics of *Phytophthora*. In Erwin D.C. et al., eds. *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology, and pathology*. St. Paul, Minnesota. American Phytopathological Society, p. 81-94.
- SHEA, S.R. y BROADBENT, P. 1983. Developments in cultural and biological control of *Phytophthora* diseases. In Erwin D.C. et al., eds. *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology and pathology*. St. Paul, Minnesota. American Phytopathological Society pp. 335-350.
- STAMPS, D.J.; WATERHOUSE, G.M.; NEWHOOK, F.J. y HALL, G.S. 1990. Revised tabular key to the species of *Phytophthora*. Kew, England. Commonwealth Agricultural Bureau. Mycological Papers no.162. 28 p.
- TIMMER, L.W. y MENGE, J.A. 1989. *Phytophthora*-induced diseases. In Whiteside, J.O.; Gamsey, S.M.; Timmer, L.W., eds. Compendium of citrus diseases. St. Paul, Minnesota. American Phytopathological Society, p. 22-24.
- TSAO, P.H. y ALIZADEH, A. 1988. Recent advances in the taxonomy and nomenclature of the so-called '*Phytophthora palmivora*' MF4 occurring on cocoa and other tropical crops. In International Cocoa Research Conference, 10a, Santo Domingo, República Dominicana, 1987. pp.441-445.
- WATERHOUSE, G.M. 1963. Key to the species of *Phytophthora* de Bary. Kew, England. Commonwealth Agricultural Bureau. Mycological Papers no. 92. 22 p.
- WATERHOUSE, G.M.; NEWHOOK, F.J., y STAMPS, D.J. 1983. Present criteria for classification of *Phytophthora*. In Erwin D.C. et al., eds. *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology, and pathology*. St. Paul, Minnesota. American Phytopathological Society, p. 139-147.
- WESTE, G. y VITHANAGE, K. 1979. Survival of chlamydospores of *Phytophthora cinnamomi* in several non-sterile, host-free forest soils and gravels at different soil water potentials. *Australian Journal of Botany* 27:1-9.
- ZENTMYER, G. 1983. The world of *Phytophthora*. In Erwin D.C. et al., eds. *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology and pathology*. St. Paul, Minnesota. American Phytopathological Society, p. 1-7.
- _____. 1988. Taxonomic relationships and distribution of species of *Phytophthora* causing Black Pod of cacao. In International Cocoa Research Conference, 10a, Santo Domingo, República Dominicana, 1987. p. 391-395.
- ZENTMYER, G.A. y ERWIN, D.C. 1970. Development and reproduction of *Phytophthora*. *Phytopathology* 60:1120-1127.