

Climate, fruiting and frosty pod rot influence the epidemic intensity of *Phytophthora capsici* in cacao plantations in Mexico

Clima, fructificación y moniliasis determinan la intensidad epidémica de *Phytophthora capsici* en cacao en México

Magdiel Torres-de la Cruz, ¹División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Km. 0.5 Carretera Villahermosa-Cárdenas, CP 86150, Villahermosa, Tabasco, México; **Gustavo Mora-Aguilera**, Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Texcoco, CP. 56230. Estado de México, México; **Carlos F. Ortiz-García***, Colegio de Postgraduados, Campus Tabasco, H. Cárdenas, Tabasco, CP 86500, México; **José Á. Gaspar-Génico¹**, **Manuel Pérez-de la Cruz¹**, **Nitzarindany Acencio-Castillo¹**.

*Corresponding author: cfortizg@gmail.com

Received: September 22, 2022.

Accepted: December 10, 2022.

Torres-de la Cruz M, Mora-Aguilera G, Ortiz-García CF, Gaspar-Génico JA, Pérez-de la Cruz M and Acencio-Castillo N. 2023. Climate, fruiting and frosty pod rot influence the epidemic intensity of *Phytophthora capsici* in cocoa plantations in Mexico. Mexican Journal of Phytopathology 41(1): 26-44.

DOI: <https://doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.2210-3>

First DOI publication: December 30, 2022.

Primera publicación DOI: 30 de Diciembre, 2022.

Abstract. In Mexico, *Theobroma cacao* is affected by the black pod rot (BPR) caused by *Phytophthora capsici*. Currently, an epidemiological study of this disease is lacking. The objective was to determine the influence of climate, fruit set and the incidence of cacao frosty pod rot (*Moniliophthora roreri*) on the epidemic intensity of BPR in five locations in

Resumen. En México, *Theobroma cacao* es afectado por la mancha negra (MN) causada por *Phytophthora capsici*. Actualmente se carece de un estudio epidemiológico de esta enfermedad. El objetivo fue conocer la influencia del clima, fructificación y la incidencia de la moniliasis (*Moniliophthora roreri*) en la intensidad epidémica de MN en cinco localidades del sureste de México. Se analizó la estructura temporal epidémica de MN y se estudió la correlación de cambios absolutos de incidencia MN con temperatura, humedad relativa (HR), precipitación, y flujos de fructificación. La posible competencia entre *P. capsici* y *M. roreri* también se analizó correlativamente. Las epidemias tuvieron una duración de 15 a 25 semanas restringidas a septiembre – febrero con incidencias finales (Y_p) del 6 al 24%. Las curvas se ajustaron al modelo Gompertz ($r = 0.059 - 0.123$, $R^2 0.97 - 0.99$) con fase exponencial en octubre correspondiendo con

southeastern Mexico. The temporal structure of BPR epidemics was analyzed and the correlation of absolute change of BPR incidence with temperature, relative humidity (RH), precipitation, and fruiting flows was studied. The possible competition between *P. capsici* and *M. royeri* was also analyzed correlatively. The epidemics had a duration of 15 to 25 weeks restricted to September - February with 6 to 24% final incidence (Y_f). The curves were best fitted to the Gompertz model ($r = 0.059 - 0.123$, $R^2 0.97 - 0.99$) with an exponential phase in October corresponding with the highest rainfall. BPR was positively associated with RH greater than 90%, precipitation, temperature periods lower than 19.9, and 20 - 26.9 °C, and with fruiting intensity. *P. capsici* had less parasitic fitness than *M. royeri*, which induced earlier epidemics, with greater duration and intensity. The characterization of BPR as a polycyclic epidemic justifies management strategies aimed at reducing the secondary inoculum.

Key words: Black pod rot, *Theobroma cacao*, Cacao frosty pod rot, Gompertz.

Cacao (*Theobroma cacao*) is an important crop in the agriculture of southeastern Mexico. Currently, 52,994 ha are cultivated, where Tabasco and Chiapas concentrate the highest production in the country (SIAP, 2022). This crop is affected by several elements, such as environmental, economic, and social, and the presence of pests and diseases (Hernández-Gómez *et al.*, 2015). One of the important diseases in this country is frosty pod rot (FPR), caused by the fungus *Moniliophthora royeri*, which causes losses of up to 75% of production (Torres-de la Cruz *et al.*, 2020). It is followed in importance by the black pod rot (BPR) of the cacao, caused by the oomycete *Phytophthora capsici* (Hernández-Gómez *et al.*, 2015; Ortíz-

la mayor precipitación pluvial. La MN se asoció positivamente con HR mayor al 90%, precipitación, periodos de temperaturas menores de 19.9 y de 20 - 26.9 °C, y con intensidad de fructificación. *P. capsici* tuvo menor aptitud parasítica que *M. royeri*, el cual indujo epidemias más tempranas, con mayor duración e intensidad. La caracterización de MN como epidemia policíclica justifica estrategias de manejo dirigidas a la reducción del inóculo secundario.

Palabras clave: Mancha negra, *Theobroma cacao*, Moniliasis, Gompertz.

El cacao (*Theobroma cacao*) es un cultivo importante en la agricultura del sureste de México. Actualmente se cultivan 52,994 ha, donde Tabasco y Chiapas concentran la mayor producción del país (SIAP, 2022). Este cultivo es afectado por diversos factores, tanto ambientales, económicos y sociales, a los cuales se suma la presencia de plagas y enfermedades (Hernández-Gómez *et al.*, 2016). En este país, una de las enfermedades importantes es la moniliasis, causada por el hongo *Moniliophthora royeri*, la cual causa pérdidas de hasta 75% de la producción (Torres-de la Cruz *et al.*, 2020). Le sigue en importancia la mancha negra del fruto del cacao (MN), causada por el oomiceto *Phytophthora capsici* (Hernández-Gómez *et al.*, 2016; Ortíz-García, 1996), con pérdidas productivas entre 20 y 25% (Bowers *et al.*, 2001).

La MN se reportó por primera vez en el Caribe en 1727 en la isla de Trinidad (Tollenaar, 1959). En la actualidad se tienen registros de esta enfermedad en África, Asia, Oceanía y América (Sánchez-Cuevas *et al.*, 2015). Hasta 1979, *P. palmivora* fue considerado el agente causal de la MN (Akrofi, 2015). Actualmente, a nivel mundial se ha documentado más de siete especies del género *Phytophthora* como agentes causales de la MN. En cada país

García, 1996), with productive losses between 20 and 25% (Bowers *et al.*, 2001).

BPR was first reported in the Caribbean in 1727 on the island of Trinidad (Tollenaar, 1959). Currently, there are records of this disease in Africa, Asia, Oceania, and America (Sánchez-Cuevas *et al.*, 2015). Until 1979, *P. palmivora* was considered the causative agent of BPR (Akrofi, 2015). Currently, more than seven species of the genus *Phytophthora* have been documented worldwide as causative agents of BPR. In each country where *T. cacao* is cultivated, several prevalent species induce contrasting damage. The main causal species of BPR are *P. palmivora*, *P. megakarya*, *P. citrophthora*, *P. megasperma*, *P. arecae*, *P. heveae*, and *P. capsici* (Kroon *et al.*, 2012). In the American continent, mainly *P. palmivora*, *P. parasitica*, and *P. capsici* have been reported (Ortiz-García, 1996; Bahía *et al.*, 2015), and more recently *P. tropicalis* (Aragaki and Uchida, 2001) and *P. cacaicola* (Decloquement *et al.*, 2021). In Mexico, *P. palmivora* was initially identified as the causal agent; however, Ortiz-García (1996) demonstrated that *P. capsici* is the only causal agent of BPR in Tabasco and northern Chiapas. The involvement of *P. capsici* in BPR in Chiapas was recently confirmed (Hernández-Gómez *et al.*, 2015).

BPR is characterized by producing necrotic lesions on the fruits (pods and grains) and leaf tissue (Sánchez-Cuevas *et al.*, 2015). Although fruit damage is more frequent, unlike *M. royeri*, it can cause stem canker and cause tree death (Marelli *et al.*, 2019). All ages of fruits are susceptible to BPR and the infection appears in the form of circular spots with a regular edge, dark brown in color, which spread evenly over the surface until they completely cover the ear (Acrofi, 2015). The infected fruits turn black, become mummified, and can remain on the tree for several months (Ndoumbe Nkeng *et al.*, 2017). The symptoms

donde se cultiva *T. cacao* existen diversas especies prevalentes induciendo daños contrastantes. Las principales especies causales de MN son *P. palmivora*, *P. megakarya*, *P. citrophthora*, *P. megasperma*, *P. arecae*, *P. heveae* y *P. capsici* (Kroon *et al.*, 2012). En el continente americano se ha reportado principalmente a *P. palmivora*, *P. parasitica* y *P. capsici* (Ortiz-García, 1991; Bahía *et al.*, 2015), y más recientemente *P. tropicalis* (Aragaky y Uchida, 2021) y *P. cacaicola* (Decloquement *et al.*, 2021). En México, inicialmente se señaló a *P. palmivora* como el agente causal; sin embargo, Ortiz-García (1996) demostró que *P. capsici* es el único agente causal de la MN en Tabasco y Norte de Chiapas. Recientemente se confirmó la implicación de *P. capsici* en la MN en Chiapas (Hernández-Gómez *et al.*, 2016).

La MN se caracteriza por producir lesiones necróticas en los frutos (mazorcas y granos) y tejido foliar (Sánchez-Cuevas *et al.*, 2015). Aunque el daño en fruto es más frecuente, a diferencia de *Moniliophthora royeri*, puede causar cancro del tallo y provocar la muerte del árbol (Marelli *et al.*, 2019). Los frutos de todas las edades son susceptibles a la MN y la infección aparece en forma de manchas circulares de borde regular, de color café oscuro, las cuales se extienden uniformemente por la superficie hasta cubrir totalmente la mazorca (Acrofi, 2015). Los frutos infectados se tornan color negro, se momifican y pueden permanecer en el árbol por varios meses (Ndoumbe Nkeng *et al.*, 2017). Los síntomas y la progresión de la MN dependen del genotipo del cacao, la especie de *Phytophthora* involucrada y la influencia de temperatura, humedad relativa y la precipitación (Puig *et al.*, 2018).

En México, los estudios relacionados a la MN son escasos (Hernández-Gómez *et al.*, 2016; Ortiz-García, 1996). En el sureste de México existe la disposición por reactivar la producción de cacao; sin embargo, la MN y la moniliasis del cacao son

and progression of BPR depend on the cacao genotype, the *Phytophthora* species involved, and the influence of temperature, relative humidity, and precipitation (Puig *et al.*, 2018).

In Mexico, studies related to BPR are scarce (Hernández-Gómez *et al.*, 2015; Ortiz-García, 1996). In the southeast of Mexico, there is a willingness to reactivate cocoa production; however, BPR and FPR are strongly limiting endemic parasites, so epidemiological information is required to develop effective and relevant regional mitigation strategies. Therefore, the objective of this research was to determine the influence of climatic factors, fruiting flows, and the incidence of FPR on the epidemic intensity of BPR in five plantations in southeastern Mexico.

MATERIALS AND METHODS

Study area. This work was carried out in five cacao plantations in the state of Tabasco and the northern region of Chiapas, Mexico. The data was recorded in the 2011-2012 production cycle. The study area is in a hot humid climate with abundant rainfall in summer. The average annual precipitation is 2432 mm, with rainy periods that extend from June to March, and a dry period in April and May. The average annual temperature is 26 °C and Vertisol and Gleysol soils predominate (INEGI, 2017). Data on the geographic location and altitude of each plantation are indicated in Table 1.

Characteristics of the plantations. The study was carried out in traditional commercial cacao plantations, made up of trinitarian-type hybrids, susceptible to BPR. The plantations were 20 to 25 years old and had a density of 784 plants ha⁻¹ with an approximate topological arrangement of 3.5 × 3.5 m. In each plantation, an experimental plot

fuertes limitantes parasíticas endémicas por lo que se requiere información epidemiológica para desarrollar estrategias de mitigación regionales efectivas y pertinentes. Por lo anterior, el objetivo de esta investigación fue conocer la influencia de los factores climáticos, los flujos de fructificación y la incidencia de la moniliasis del cacao en la intensidad epidémica de la MN en cinco plantaciones-localidades en el sureste de México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. Este trabajo se desarrolló en cinco plantaciones de cacao en el estado de Tabasco y región Norte de Chiapas, México. Los datos fueron registrados en el ciclo productivo 2011-2012. El área de estudio se encuentra en un clima cálido húmedo con abundantes lluvias en verano. La precipitación media anual es de 2432 mm, con periodos de lluvia que se extienden de junio a marzo, y periodo de sequía en abril y mayo. La temperatura media anual es de 26 °C y predominan los suelos vertisoles y gleysoles (INEGI, 2017). Datos de ubicación geográfica y altitud de cada plantación se indican en el Cuadro 1.

Características de las plantaciones. El estudio se realizó en plantaciones comerciales tradicionales de cacao, constituidas por híbridos de tipo Trinitario, susceptibles a la MN. Las plantaciones tuvieron de 20 a 25 años y una densidad de 784 plantas ha⁻¹ con un arreglo topológico aproximado de 3.5 × 3.5 m. En cada plantación se delimitó una parcela experimental de 180 árboles en un área rectangular de 10 × 18 árboles de cacao. En total se evaluaron 48 árboles en la sección central de 4 × 12. El manejo de las plantaciones consistió en la eliminación mecánica de brotes vegetativos basales y el control mecánico de maleza.

Table 1. The geographical location of experimental cacao plantations for the epidemic study of black pod rot in Tabasco and Northern Chiapas, Mexico.

Cuadro 1. Ubicación geográfica de plantaciones de cacao experimentales para el estudio epidémico de la mancha negra en Tabasco y Norte de Chiapas, México.

Municipio/ Estado	Plantación	Altitud (msnm)	Latitud N	Longitud O
Paraíso, Tabasco	Moctezuma	3	18° 21' 06.9"	93° 12' 57.8"
Cunduacán, Tabasco	La Piedra	14	18° 07' 45.2"	93° 11' 52.4"
Cárdenas, Tabasco	Poblado C-28	3	18° 01' 46.7"	93° 29' 42.0"
Huimanguillo, Tabasco	Paredón	7	17° 44' 59.6"	93° 23' 57.8"
Pichucalco, Chiapas	Platanar	76	17° 33' 01.3"	93° 18' 09.9"

of 180 trees was delimited by a rectangular area of 10 × 18 cocoa trees. A total of 48 trees were evaluated in the 4 × 12 central section. Plantation management consisted of the mechanical removal of basal vegetative shoots and mechanical weed control.

Fruit register. Fruits greater than 7 cm in length, including snappers, green, and ripe fruits, were recorded weekly for one year to determine the fluctuation of the flow of potential fruits to infection by *P. capsici* and to relate the incidence of disease.

Incidence of BPR and FPR of cocoa evaluation. In each plantation, all the fruits from 8 to 10 cm long were labeled, coming from the flows of flowering, and mooring of fruits that appeared during the evaluation year. The number of fruits was estimated through a census of 48 trees. Each fruit was observed weekly in situ to detect symptoms and signs of BPR, which consisted of dark brown circular spots with a regular border, and a thin layer of mycelium with the appearance of whitish cotton. On the other hand, to evaluate the competitive potential of the infection of the fungus that causes FPR on the incidence of BPR, the number of fruits diseased by FPR, whose symptoms were brown spot (chocolate spot) with irregular edges

Registro de frutos. Frutos mayores a 7 cm de longitud, incluyendo chilillos, frutos verdes y maduros, se registraron de forma semanal durante un año para determinar la fluctuación del flujo de frutos potenciales a la infección por *P. capsici* y para relacionar la incidencia de enfermedad.

Evaluación de incidencia de MN y la moniliasis del cacao. En cada plantación se etiquetaron todos los frutos de 8 a 10 cm de largo, provenientes de los flujos de floración y amarre de frutos que se presentaron durante el año de evaluación. El número de frutos se estimó mediante censo de 48 árboles. Cada fruto se observó semanalmente *in situ* para detectar síntomas y signos de MN que consistieron en manchas circulares con borde regular color café oscuro, y una capa de micelio poco densa con apariencia de algodón blanquecino. Por otra parte, para evaluar el potencial competitivo de la infección del hongo causante de la moniliasis sobre la incidencia de MN se registró semanalmente el número de frutos enfermos por moniliasis cuyos síntomas fueron mancha color café (mancha chocolate) con bordes irregulares y esporulación abundante de acuerdo con Torres-de la Cruz *et al.* (2020). Para estimar la incidencia de cada enfermedad se registró el número de frutos enfermos entre el número total de frutos evaluados por 100.

and abundant sporulation, was recorded weekly according to Torres-de la Cruz *et al.* (2020). To estimate the incidence of each disease, the number of diseased fruits was recorded among the total number of fruits evaluated per 100.

Temporal analysis of the progress of cocoa black pod rot. The temporal analysis of the BPR was performed according to Torres-de la Cruz *et al.* (2020). For this, graphs of the temporal progress of the incidence percentage, accumulated and not accumulated, were generated as a function of time for each plot. With the accumulated plot progress, the initial incidence (Y_0), area under the disease progress curve (AUDPC), apparent infection rate (r) with the Gompertz model in its non-linear form, and final accumulated incidence (Y_f) were estimated (Torres-de la Cruz *et al.*, 2020; Campbell and Madden, 1990). Additionally, the monomolecular and logistic epidemiological models were adjusted to analyze the possible monocyclic and polycyclic effects of the infection. The incidence values were multiplied by four to scale the epidemic curve and allow adjustment to the epidemiological models since Y_f was less than 10%.

Climatic variables. Temperature and relative humidity were recorded per plantation at 2-h intervals using Hobo H8® sensors (Onset Instruments, Pocasset, MA, USA), installed 2 m above the center of the plot. Data was collected weekly. Accumulated monthly precipitation data for 2011 and 2012 were obtained from records of stations closest to the studied plantations: Poblado C-28 (Station 27078), Paraíso (Station 27034), Tulipán (Station 27051), INIFAP (Station 27095), Platanar (Station 07130).

Statistical analysis. The calculations of the apparent infection rate (r), AUDPC and the adjustment of

Análisis temporal del progreso de la mancha negra del cacao. El análisis temporal de la MN se realizó de acuerdo con Torres-de la Cruz *et al.* (2020). Para ello, por cada parcela se generaron gráficas del progreso temporal del porcentaje de incidencia, acumulada y no acumulada, en función del tiempo. Con el progreso acumulado parcelario se estimó la incidencia inicial (Y_0), área bajo la curva de progreso de enfermedad (ABCPE), tasa de infección aparente (r) con el modelo Gompertz en su forma no lineal, e incidencia acumulada final (Y_f) (Torres-de la Cruz *et al.* 2020; Campbell y Madden, 1990). Adicionalmente, se ajustaron los modelos epidemiológicos monomolecular y logístico para analizar el posible efecto monocíclico y policíclico de la infección. Los valores de incidencia se multiplicaron por cuatro para escalar la curva epidémica y permitir el ajuste a los modelos epidemiológicos ya que Y_f fue inferior al 10%.

Variables climáticas. La temperatura y la humedad relativa se registró por plantación a intervalos de 2 h mediante sensores Hobo H8® (Onset Instruments, Pocasset, MA, EUA), instalados a 2 m de altura al centro de parcela. Los datos se recolectaron semanalmente. Datos de precipitación acumulada mensual de 2011 y 2012 se obtuvieron de registros de estaciones más cercanas a las plantaciones estudiadas: Poblado C-28 (Estación 27078), Paraíso (Estación 27034), Tulipán (Estación 27051), INIFAP (Estación 27095), Platanar (Estación 07130).

Análisis estadístico. Los cálculos de la tasa de infección aparente (r), ABCPE y el ajuste de los datos de incidencia a modelos epidemiológicos se realizaron con procedimientos NLIN, SUMMARY y GLM de SAS® (SAS Institute, 2004). Como criterio de bondad de ajuste se utilizó el coeficiente de determinación. Se realizó la comparación entre plantaciones con cada una de las variables ambientales

the incidence data to epidemiological models were carried out with the NLIN, SUMMARY, and GLM procedures of SAS® (SAS Institute, 2004). The determination coefficient was used as a goodness-of-fit criterion. The comparison between plantations was made with each one of the environmental variables by means of ANOVA ($p = 0.5$). With a weekly lag due to the average incubation period, the absolute incidence of BPR was correlated with the weekly average temperature, weekly average relative humidity, and the number of fruits. Similarly, the absolute incidence was correlated with lagged intervals of temperature and relative humidity for which the number of hours/week of temperature and relative humidity in the following intervals was calculated: temperature, a) < 19.9 °C; b) $20-26.9$ °C; c) $27-29.9$ °C; d) $30-34.9$ °C, and e) > 35 °C; and relative humidity, a) < 59.9 %, b) $60-90$ %, and c) > 90 %. The accumulated monthly incidence was correlated with the accumulated monthly precipitation, without lag, and the correlation between the final incidence of BPR and the accumulated precipitation during the months of epidemic progression (September 2011-February 2012) was analyzed. To assess the potential for competition between the causative agents of FPR and BPR, peaks of FPR with a delay of two to three weeks, during October–January, were correlated with respect to BPR peaks. Correlations were analyzed with Spearman's coefficient (Rho) using IBM SPSS® 22.0 software.

RESULTS AND DISCUSSION

Temporal behavior of cacao black pod rot.

Five BPR epidemics were generated, one for each locality plot studied (Figure 1). At the Moctezuma, La Piedra, and Poblado C-28 sites, BPR occurred between 15 and 18 weeks. In Paredón and Platanar,

mediante ANOVA ($p = 0.5$). Con un desfase semanal por efecto del periodo promedio de incubación, la incidencia absoluta de MN se correlacionó con la temperatura promedio semanal, humedad relativa promedio semanal, y con el número de frutos. Análogamente, la incidencia absoluta se correlacionó con intervalos desfasados de temperatura y humedad relativa para lo cual se calculó el número de horas/semana de temperatura y humedad relativa en los siguientes intervalos: temperatura, a) < 19.9 °C; b) $20-26.9$ °C; c) $27-29.9$ °C; d) $30-34.9$ °C, y e) > 35 °C; y humedad relativa, a) < 59.9 %, b) $60-90$ %, y c) > 90 %. La incidencia acumulada mensual se correlacionó con la precipitación acumulada mensual, sin desfase, y se analizó la correlación entre incidencia final de MN con la precipitación acumulada durante los meses de progresión epidémica (septiembre 2011- febrero 2012). Para evaluar la potencial de competencia entre los agentes causales de moniliasis y MN se correlacionaron picos de moniliasis desfasados por dos a tres semanas, durante octubre–enero, respecto a picos de MN. Las correlaciones se analizaron con el coeficiente de Spearman (Rho) mediante el software IBM SPSS® 22.0.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Comportamiento temporal de la mancha negra del cacao.

Se generaron cinco epidemias de MN, una por cada localidad-parcela estudiada (Figura 1). En los sitios Moctezuma, La Piedra y Poblado C-28, la MN se presentó de 15 - 18 semanas. En Paredón y Platanar la MN se extendió por 25 semanas. Todas las epidemias en general exhibieron una curva sigmoideal con ligeros eventos inter-sigmoideales. Las epidemias de Moctezuma, Paredón y Platanar tuvieron una prolongada fase pre-exponencial entre el 30 de agosto y 15 de octubre. Epidemias de MN

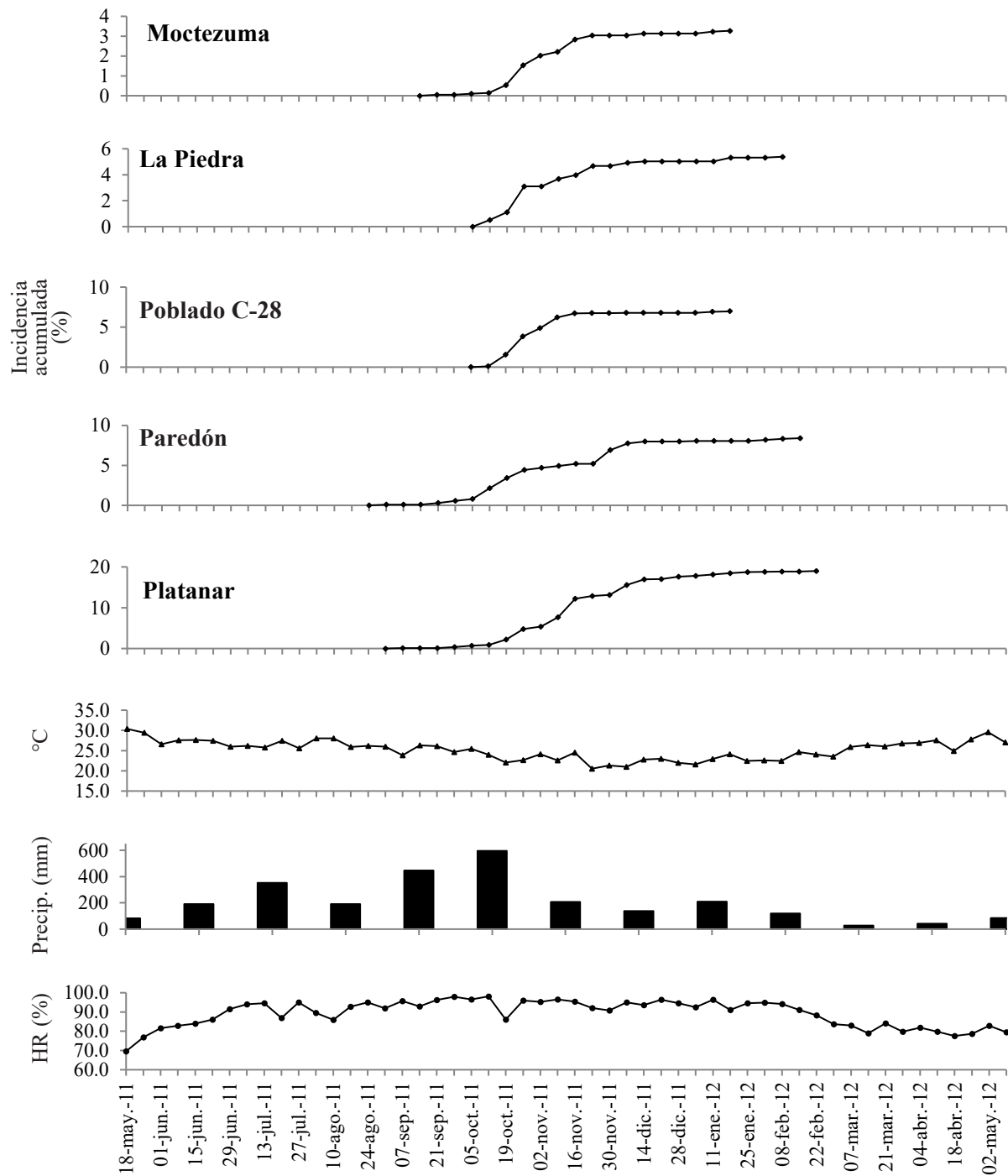


Figure 1. Epidemic curves of the cumulative temporal progress of cacao black pod rot incidence, caused by *Phytophthora capsici*, in five commercial plantations with traditional technology in Tabasco and northern Chiapas, Mexico. Productive cycle 2011-2012.

Figura 1. Curvas epidémicas del progreso temporal acumulado de incidencia de la mancha negra del cacao, causada por *Phytophthora capsici*, en cinco localidades-plantaciones comerciales con tecnología tradicional. Comportamiento promedio de temperatura, humedad relativa y precipitación en las cinco localidades de Tabasco y Norte de Chiapas. Ciclo productivo 2011-2012.

the BPR was extended for 25 weeks. All the epidemics in general exhibited a sigmoidal curve with slight inter-sigmoidal events. The epidemics of Moctezuma, Paredón, and Platanar had a prolonged pre-exponential phase between August 30 and October 15. Atypical sigmoidal conformation BPR epidemics have also been reported for *P. megakarya* in Cameroon (Ndoumbe-Nkeng *et al.*, 2017). These atypical, inter-sigmoidal increases may be due to new foci of infection (Ndoumbe-Nkeng *et al.*, 2017; Ristaino, 2000). While Torres-de la Cruz *et al.* (2020) attributed them to variations in the fruiting rate with intermittent infection events in the case of *Moniliophthora roreri*.

The final incidence (Y_f), adjusted by the number of fruits produced during the disease period, fluctuated from 6.3 to 24.8% with an average incidence of 12.5% (Table 2). The lowest Y_f occurred in the Moctezuma plantation, while the highest was obtained in Platanar (Table 2). These results represent a low intensity compared to other regions in Africa with the occurrence of *P. megakarya*

de conformación sigmoidal atípicas también se han reportado para *P. megakarya* en Camerún (Ndoumbe-Nkeng *et al.*, 2017). Esto incrementos atípicos, inter-sigmoidales pueden deberse a nuevos focos de infección (Ndoumbe-Nkeng *et al.*, 2017; Ristaino, 2000). Mientras que Torres-de la Cruz y colaboradores (2020), los atribuyeron a variaciones en el ritmo de fructificación con eventos intermitentes de infección en el caso de *Moniliophthora roreri*.

La incidencia final (Y_f), ajustada por el número de frutos producidos durante el periodo de enfermedad, fluctuó de 6.3 a 24.8% con una incidencia promedio de 12.5% (Cuadro 2). La menor Y_f se presentó en la plantación de Moctezuma, mientras que la mayor se obtuvo en Platanar (Cuadro 2). Estos resultados representan una intensidad baja respecto a otras regiones en África con ocurrencia de *P. megakarya* entre baja y alta incidencia (1.15 al 70%), y baja y moderada (16 al 40%) según la precipitación pluvial anual (Ndoumbe-Nkeng *et al.*, 2009). La dependencia de la precipitación de *Phytophthora* spp. para altas tasas de infección

Table 2. Epidemiological parameters of the progress of the accumulated incidence of cacao black pod rot (*Phytophthora capsici*) in five plantations in Tabasco and Northern Chiapas, Mexico, and adjustment to an epidemiological model. Productive cycle 2011-2012.

Cuadro 2. Parámetros epidemiológicos del progreso de la incidencia acumulada de la mancha negra del cacao (*Phytophthora capsici*) en cinco plantaciones de Tabasco y Norte de Chiapas, México, y ajuste a un modelo epidemiológico. Ciclo productivo 2011-2012.

Localidad	ABCPE ^w	r ^x	Y _f ^y	Modelo	R ^{2z}
Moctezuma	141.94	0.059	6.29	Gompertz	0.97
La Piedra	326.06	0.067	7.76	Gompertz	0.97
Poblado C-28	514.73	0.123	12.77	Gompertz	0.99
Paredón	442.92	0.035	10.76	Gompertz	0.95
Platanar	2,416.80	0.046	24.78	Gompertz	0.99

^wABCPE: Area under the disease progress curve. / ^wABCPE: Área bajo la curva del progreso de la enfermedad.

^xr: Apparent infection rate of the disease estimated with the Gompertz model. / ^xr: Tasa de infección aparente de la enfermedad estimado con el modelo Gompertz.

^yY_f: Final cumulative incidence. / ^yY_f: Incidencia final acumulada.

^zR²: Coefficient of determination. / ^zR²: Coeficiente de determinación.

between low and high incidence (1.15 to 70%), and low and moderate (16 to 40%) depending on the annual rainfall (Ndoumbe-Nkeng *et al.*, 2009). The dependence of *Phytophthora* spp. precipitation for high infection rates is well documented. However, the intensity of BPR incidence may also depend on the variety of the cacao plant, sanitary management, *Phytophthora* species involved, and plantation cultural management (Akrofi, 2015; Montes-Belmont and de Los Santos, 1989).

The intensity values of the epidemics, estimated with AUDPC, fluctuated between 141.9 and 2,416.8 (Table 2). The plot with the highest AUDPC was Platanar (2,416.8) and the lowest was obtained in Moctezuma (141.9). However, the high AUDPC of the first did not correspond to the highest infection rate ($r = 0.016$) due to its prolonged epidemic compared to Poblado C-28 ($r = 0.041$) (Table 2)

The epidemic curves in all the evaluated plantations had the best goodness of fit to the Gompertz model (Table 2). According to Campbell and Madden (1990), the Gompertz model describes polycyclic epidemics, with asymmetric sigmoidal progress curves. In a polycyclic epidemic, the causative agent has the capacity to produce several cycles of infection, which allows intermittent epidemic increases. In previous work with *M. roreri*, polycyclic events were also shown to be favored by the permanence of infected fruits on the tree, which provide inoculum for continuous infections if there are favorable environmental conditions for the development of the disease and fruit production flows (Torres-de la Cruz *et al.*, 2020).

The characterization of BPR as a polycyclic epidemic may have implications for the establishment of management strategies aimed at reducing the secondary inoculum that delays or reduces the intensity of the epidemic rate (Torres-de la Cruz *et al.*, 2020; Campbell and Madden, 1990). In this case, the periodic removal of

está bien documentada. Sin embargo, la intensidad de incidencia de MN puede depender también de la variedad de la planta de cacao, manejo sanitario, especie de *Phytophthora* implicada, y el manejo cultural de plantación (Akrofi, 2015; Montes-Belmont y de los Santos, 1989).

Los valores de intensidad de las epidemias, estimados con ABCPE, fluctuaron entre 141.9 y 2,416.8 (Cuadro 2). La parcela con mayor ABCPE fue Platanar (2,416.8) y la menor se obtuvo en Moctezuma (141.9). Sin embargo, la alta ABCPE del primero no correspondió con la mayor tasa de infección ($r = 0.016$) debido a su prolongada epidemia respecto a Poblado C-28 ($r = 0.041$) (Cuadro 2).

Las curvas epidémicas en todas las plantaciones evaluadas tuvieron la mejor bondad de ajuste al modelo Gompertz (Cuadro 2). De acuerdo con Campbell y Madden (1990), el modelo Gompertz describe epidemias policíclicas, con curvas de progreso sigmoidal asimétricas. En una epidemia policíclica, el agente causal tiene la capacidad de producir varios ciclos de infección, el cual permite incrementos epidémicos intermitentes. En un trabajo previo con *Moniliophthora roreri* se demostró también eventos policíclicos favorecidos por la permanencia de frutos infectados en el árbol, los cuales proveen inóculo para infecciones continuas mientras existan condiciones ambientales favorables para el desarrollo de la enfermedad y flujos productivos de frutos (Torres-de la Cruz *et al.*, 2020).

La caracterización de MN como epidemia policíclica puede tener implicaciones en el establecimiento de estrategias de manejo dirigidas a la reducción del inóculo secundario que permita retrasar o disminuir la intensidad de la tasa epidémica (Torres-de la Cruz *et al.*, 2020; Campbell y Madden, 1990). En este caso, la remoción periódica de frutos enfermos puede tener un impacto

diseased fruits can have a negative impact on the incidence of BPR. In BPR epidemics caused by *P. megakarya*, it has been reported that the removal of diseased fruits can reduce the incidence by up to 30% (Ndoumbe-Nkeng, 2004). The frequency of removal of inoculum sources is decisive. Weekly removals were more effective than biweekly, with a reduction of up to 66% in incidence (Soberanis *et al.*, 1999). Through numerical simulations, it was found that the optimal removal interval was 4 d (Nembot *et al.*, 2017). Additionally, the application of effective fungicides can contribute to the reduction of the primary and secondary inoculum. For example, copper sulfate and Bordeaux broth have been widely used in Mexico for the control of BPR (Torres-de la Cruz *et al.*, 2019).

Fruit production and absolute change in BPR and FPR incidence. Fruit density, from 7 cm to ripe fruits, showed a similar temporal fluctuation in all evaluated plantations. The presence of fruits of different ages, although quantitatively variable, was maintained throughout the evaluation year. The highest production of total fruits was concentrated in the months of August to December (28 fruits tree⁻¹) with a productive peak in October - November (Figure 2), a period that coincided with the exponential epidemic phase in all locations-plantations (Figure 1). Statistically, the positive correlation of absolute incidence with the intensity of fruiting, with a lag of one week ($Rho = 0.52 - 0.74$), was demonstrated (Table 3). This dependence on specific host tissue availability had already been reported in Brazil for BPR (Medeiros, 1967). Similarly, Torres-de la Cruz *et al.* (2020) also reported a close dependence between the incidence of FPR with the density of fruits for the conditions of Mexico, which raised the hypothesis of competition between these pathogens. The absolute increase in BPR and FPR exhibited multiple incidence peaks

negativo en la incidencia de MN. En epidemias de MN causadas por *P. megakarya*, se reportó que la remoción de frutos enfermos puede reducir hasta 30% la incidencia (Ndoumbe-Nkeng, 2004). La frecuencia de remoción de fuentes de inóculo es determinante. Remociones semanales fueron más efectivas que quincenales, con reducción de hasta el 66% de incidencia (Soberanis *et al.*, 1999). Mediante simulaciones numéricas se encontró que el intervalo óptimo de remoción fue de 4 d (Nembot *et al.* 2017). Adicionalmente, la aplicación de fungicidas eficaces puede contribuir a la reducción del inóculo primario y secundario. Por ejemplo, el sulfato de cobre y caldo bordelés ha sido ampliamente utilizado en México para el control de MN (Torres-de la Cruz *et al.*, 2019).

Producción de frutos y cambio absoluto de incidencia MN y moniliasis. La densidad de frutos, de 7 cm hasta frutos maduros, mostró una fluctuación temporal similar en todas las plantaciones evaluadas. La presencia de frutos de diferentes edades, aunque cuantitativamente variable, se mantuvo durante todo el año de evaluación. La mayor producción de frutos totales se concentró en los meses de agosto a diciembre (28 frutos árbol⁻¹) con un pico productivo en octubre - noviembre (Figura 2), periodo que coincidió con la fase epidémica exponencial en todas las localidades-plantaciones (Figura 1). Estadísticamente, se demostró la correlación positiva de la incidencia absoluta con la intensidad de fructificación con un desfase de una semana ($Rho = 0.52 - 0.74$) (Cuadro 3). Esta dependencia de disponibilidad específica de tejido del hospedante ya se había reportado en Brasil para MN (Medeiros, 1967). Análogamente, Torres-de la Cruz y colaboradores (2020) también reportaron estrecha dependencia entre la incidencia de moniliasis del cacao con la densidad de frutos para las condiciones de México, lo cual planteó la hipótesis de competencia entre estos patógenos.

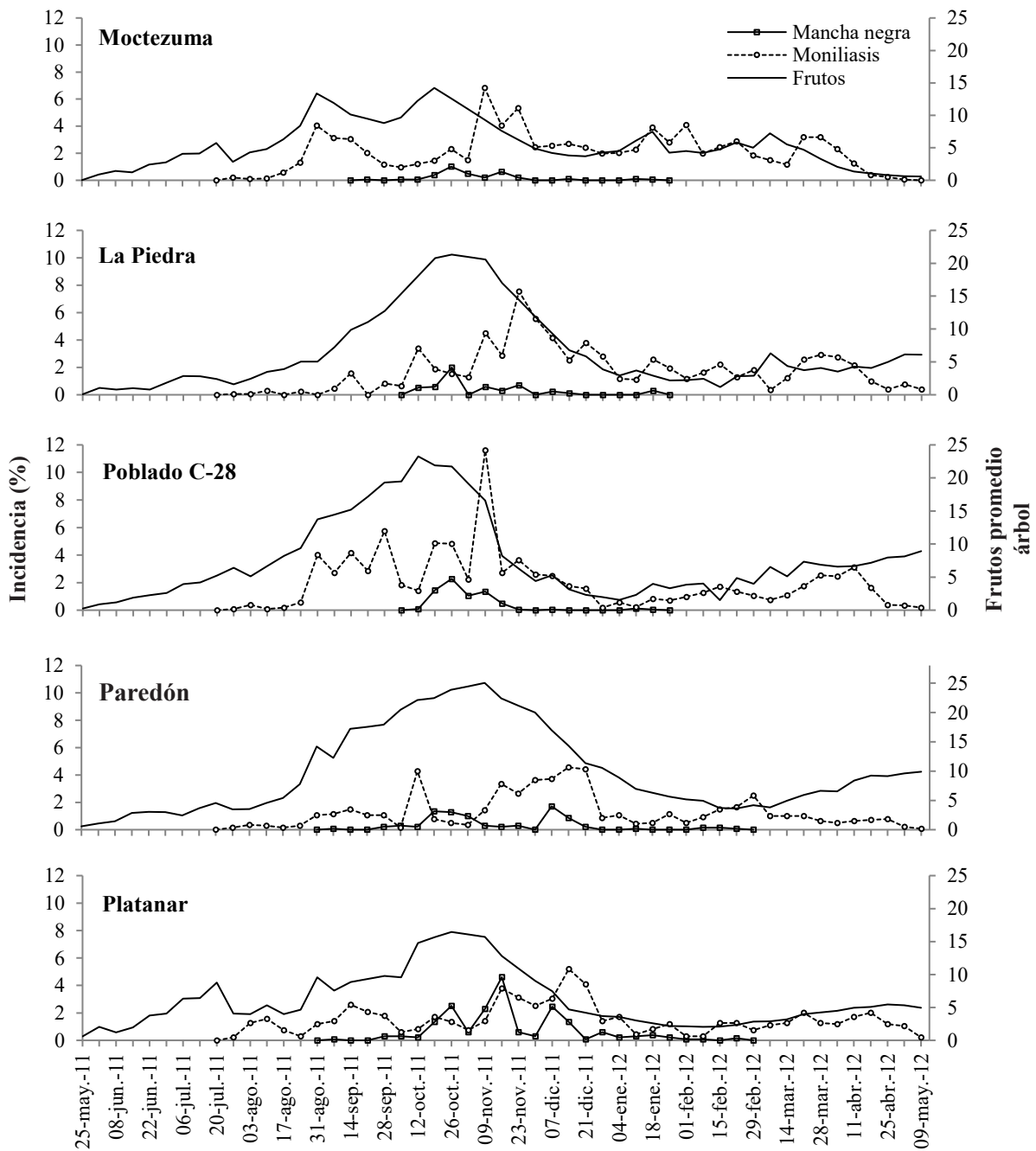


Figure 2. Fluctuation of cacao fruits (greater than 7 cm - ripe fruits) and absolute incidence of cacao black pod rot (*Phytophthora capsici*) and cacao frosty pod rot (*Moniliophthora roreri*), in five traditional commercial plantations in Tabasco and northern Chiapas, Mexico. Productive cycle May 2011-May 2012.

Figura 2. Fluctuación de frutos de cacao (mayores de 7 cm - frutos maduros) e incidencia absoluta de mancha negra del cacao (*Phytophthora capsici*) y moniliasis del cacao (*Moniliophthora roreri*), en cinco plantaciones comerciales tradicionales de Tabasco y Norte de Chiapas, México. Ciclo productivo mayo 2011-mayo 2012.

Table 3. Spearman correlation coefficients (Rho) of absolute incidence of cacao black pod rot with weekly average temperature and relative humidity, lagged one week before the onset of the disease, with accumulated monthly precipitation without lag, and with frosty pod rot of the cacao with a two and three weeks lag, in five localities-commercial cacao plantations in Tabasco and Northern Chiapas. Productive cycle 2011-2012.

Cuadro 3. Coeficientes de correlación de Spearman (Rho) de incidencia absoluta de mancha negra del cacao con temperatura y humedad relativa promedio semanal, desfasados una semana antes de la aparición de la enfermedad, con precipitación acumulada mensual sin desfase, y con la moniliasis del cacao con desfase de dos o tres semanas, en cinco localidades-plantaciones comerciales de cacao en Tabasco y Norte de Chiapas. Ciclo productivo 2011-2012.

Localidad, Estado	Correlación de Spearman (Rho)			Frutos	Moniliasis ^x
	Temperatura promedio semanal	Humedad relativa promedio semanal	Precipitación acumulada mensual		
Moctezuma, Tabasco	-0.66	0.48	0.47	0.74	-0.60
La Piedra, Tabasco	-0.52	0.47	0.34	0.52	-0.61
Poblado C-28, Tabasco	-0.72	0.51	0.54	0.66	-0.48
Paredón, Tabasco	-0.71	0.59	0.49	0.53	-0.48
Platanar, Chiapas	-0.73	0.60	0.76	0.66	-0.62

^xBold values indicate three weeks lag. / ^xValores en negritas indican desfase de 3 semanas.

with greater intensity and frequency in the latter mentioned (Figure 2). Clearly, FPR preceded BPR causative infection events starting between July-August vs September-October for BPR. Due to the occurrence of fruits throughout the year, the contrasting epidemic behavior between and within each disease is due to the parasitic capacity of the pathogens in relation to the local environment. Variable peaks of *P. megakarya* infection due to rainfall intensity were reported in Ghana (Dakwa, 1973), with main peaks in August and October (Opoku *et al.*, 2007; Opoku *et al.*, 2000). While, in Cameroon, with the same pathogen, epidemics were reported that lasted up to 23 weeks, also depending on the intensity of rain (Ndoumbenkeng *et al.*, 2017). In Bahia, Brazil, the highest incidence of BPR (*P. citrophthora*, *P. palmivora*, and *P. capsici*) occurred in the coldest months of the year (June - August) (Oliveira and Luz, 2005), with a maximum peak of incidence three to five months after the start of the epidemic (Medeiros *et al.*, 1969), indicative of more intense epidemics than in this study. The epidemic with the shortest duration occurred in Moctezuma (8 weeks), the

El incremento absoluto de MN y moniliasis exhibieron múltiples picos de incidencia con mayor intensidad y frecuencia en este último (Figura 2). Claramente, la moniliasis precedió eventos de infección causales de MN iniciando entre julio - agosto vs septiembre - octubre para MN. Debido a la ocurrencia de frutos durante todo el año, el comportamiento epidémico contrastante entre y dentro de cada enfermedad se debe a la capacidad parasítica de los patógenos en relación con el ambiente local. En Ghana se reportaron picos de infección de *P. megakarya* variables debido a la intensidad de precipitación (Dakwa, 1973), con principales picos en agosto y octubre (Opoku *et al.*, 2007; Opoku *et al.*, 2000). Mientras que, en Camerún, con mismo patógeno, se reportaron epidemias que se prolongaron hasta por 23 semanas también en función a la intensidad de lluvia (Ndoumbenkeng *et al.*, 2017). En Bahía, Brasil, la mayor incidencia de MN (*P. citrophthora*, *P. palmivora* y *P. capsici*) se presentó en los meses más fríos del año (junio - agosto) (Oliveira y Luz, 2005), con un pico máximo de incidencia en tres a cinco meses posteriores del inicio de epidemia (Medeiros *et al.*,

location with the lowest annual rainfall (1767 mm year⁻¹), while Platanar had the longest (22 weeks), coinciding with the highest rainfall (2992 mm year⁻¹) (Figure 1). However, the epidemic intensity of BPR was lower, both in the intensity of peaks and their frequency compared to frosty pod rot, which demonstrates the greater parasitic aptitude of *M. royeri* for the conditions of southeastern Mexico. This was evidenced by the significant negative correlation between the absolute changes of these two diseases ($Rho = -0.48 - -0.61$) (Figure 2, Table 3). *M. royeri* is a superior fungus that could have evolved with greater infectious and environmental plasticity, conferring greater competitive aptitude on *P. capsici*, at least at the fruit level, restricting the incidence of BPR to levels below 24%, especially when the FPR reaches its necrotrophic stage, generating an enzymatic and tissue environment unsuitable for oomycete infection.

Correlative analysis between climatic factors and BPR. The temperature and relative humidity showed similar behavior in all the plantations, without significant differences between sites ($p > 0.05$). However, in Platanar and Paredón, the temperature had the lowest weekly averages (25 and 24.6 °C, respectively) than the rest of the plots. On the other hand, relative humidity had the greatest inter-plot variation. However, no significant differences were found between sites ($p > 0.05$). By averaging the temperature and relative humidity of all the sampled sites, at weekly intervals, two periods of temperatures greater than 25 °C were evidenced. The first period was presented from May 25 to October 12 (2011). The second period was recorded from March 14 to May 9 (2012). The longest period of relative humidity above 90% occurred from July to January (Figure 1).

The accumulated monthly precipitation also exhibited a similar pattern in all the sites without significant differences ($p > 0.05$). October had the

1969), indicativo de epidemias más intensas que en este estudio. La epidemia con menor duración se presentó en Moctezuma (8 semanas), localidad con la menor precipitación anual (1767 mm año⁻¹), mientras que Platanar tuvo la mayor (22 semanas), coincidiendo con la mayor precipitación (2992 mm año⁻¹) (Figura 1). Sin embargo, la intensidad epidémica de MN fue inferior, tanto en intensidad de picos como su frecuencia respecto a la moniliasis, lo cual demuestra la mayor aptitud parasítica de *M. royeri* para las condiciones del sureste de México. Formalmente, esto se evidenció con la correlación negativa significativa entre los cambios absolutos de estas dos enfermedades ($Rho = -0.48 - -0.61$) (Figura 2, Cuadro 3). *M. royeri*, es un hongo superior que pudo haber evolucionado con mayor plasticidad infecciosa y ambiental confiriendo mayor aptitud competitiva sobre *P. capsici*, al menos a nivel de frutos, restringiendo la incidencia de MN a niveles inferiores al 24%, sobre todo cuando la moniliasis alcanza su etapa necrotrofica generando un entorno enzimático y tisular poco apto para la infección del oomiceto.

Análisis correlativo entre factores climáticos y MN. La temperatura y la humedad relativa mostraron un comportamiento similar en todas las plantaciones, sin diferencias significativas entre sitios ($p > 0.05$). Sin embargo, en Platanar y Paredón, la temperatura tuvo los promedios semanales más bajos (25 y 24.6 °C, respectivamente) que el resto de las parcelas. Por otro lado, la humedad relativa tuvo la mayor variación interparcelaria. No obstante, no se encontraron diferencias significativas entre sitios ($p > 0.05$). Al promediar temperatura y humedad relativa de todos los sitios muestreados, a intervalos semanales, se evidenció dos periodos de temperaturas mayores a 25 °C. El primer periodo se presentó del 25 de mayo al 12 de octubre (2011). El segundo periodo se registró del 14 de marzo al 9 de mayo (2012). El mayor periodo prolongado de

highest accumulated monthly precipitation (595 mm) with a regional average of 2596 mm yr⁻¹. Total annual precipitation fluctuated from 1767 to 3076 mm yr⁻¹, being less in Moctezuma, near the coast of the Gulf of Mexico, and greater in Platanar (Figure 1).

The incidence of BPR was positively correlated with moderate values with temperature periods lower than 19.9 °C (Rho =0.43 - 0.63) and with temperature periods in the range of 20 - 26.9 °C (Rho = 0.38 - 0.81) (Table 4). Temperatures in the range of 27 to 29.9 °C showed a negative correlation (Rho= -0.53 – -0.80) (Table 4). Two sporangia germination mechanisms of *P. palmivora* have been demonstrated due to the temperature. Direct germination with temperatures close to 25 °C, rupture of the sporangium, release, and germination of zoospores at 15 - 20 °C (Erwin and Ribeiro, 1996). *P. capcisi*, it is possible that the predominant free humidity in October, associated with the increase in rainfall, and with temperatures close to 25 °C activate the direct germination of sporangia constituting the primary inoculum, while temperatures below this threshold, in humid conditions it can be responsible for the rupture of sporangia to produce secondary inoculum.

humedad relativa superior 90% se presentó de julio a enero (Figura 1).

La precipitación acumulada mensual también exhibió un patrón similar en todos los sitios sin diferencias significativas ($p>0.05$). Octubre tuvo la mayor precipitación acumulada mensual (452-780 mm) con un promedio regional de 2596 mm año⁻¹. La precipitación total anual fluctuó de 1767 a 3076 mm año⁻¹, siendo menor en Moctezuma, próximo a la costa del Golfo de México, y mayor en Platanar (Figura 1).

La incidencia de MN se correlacionó positivamente con valores moderados con periodos de temperatura menores a 19.9 °C (Rho =0.43 – 0.63) y con periodos de temperatura en el rango de 20 – 26.9 °C (Rho = 0.38 – 0.81) (Cuadro 4). Temperaturas en el rango 27 a 29.9 °C mostraron una correlación negativa (Rho= -0.53 – -0.80) (Cuadro 4). Se han demostrado dos mecanismos de germinación de esporangios de *P. palmivora* en función de temperatura. Germinación directa con temperaturas cercanas a 25 °C, y ruptura del esporangio, liberación y germinación de zoosporas a 15 - 20°C (Erwin y Ribeiro, 1996). *P. capcisi*, es posible que la humedad libre predominante en octubre, asociada al incremento de precipitación pluvial, y con

Table 4. Spearman correlation coefficients (Rho) of the absolute incidence of cacao black pod rot with intervals of temperature and relative humidity, lagged 8 d before the onset of the disease, in five commercial cocoa plots in Tabasco and North of Chiapas. Productive cycle 2011-2012.

Cuadro 4. Coeficientes de correlación de Spearman (Rho) de la incidencia absoluta de mancha negra del cacao con intervalos de temperatura y humedad relativa, desfasados 8 d antes de la aparición de la enfermedad, en cinco parcelas comerciales de cacao en Tabasco y Norte de Chiapas. Ciclo productivo 2011-2012.

Localidad, Estado	Correlación de Spearman (Rho)				
	Intervalo de temperatura			Intervalo de humedad	
	<19.9 °C	20-26.9 °C	27-29.9 °C	60-90 %	>90 %
Moctezuma, Tabasco	0.43	0.81	-0.80	-0.45	0.77
La Piedra, Tabasco	0.59	0.38	-0.57	-0.40	0.41
Poblado C-28, Tabasco	0.41	0.65	-0.67	-0.57	0.57
Paredón, Tabasco	0.63	0.41	-0.53	-0.42	0.47
Platanar, Chiapas	0.57	0.45	-0.57	-0.45	0.54

In this work, although the relative humidity, in general ($Rho = 0.47 - 0.60$) and the higher humidity 90% was moderately correlated with the incidence ($Rho = 0.41 - 0.77$) (Table 3 and 4), in agreement with other works (Akrofi 2015; Deberdt *et al.*, 2008; Oliveira and Luz, 2005; Dakwa, 1973), this factor may actually be an estimator of saturation moisture on plant tissues, which is determinant for the motor function of flagellate zoospores. Consequently, as expected, the accumulated monthly precipitation and the precipitation associated with the period with BPR incidence (September 2011–February 2012) had a moderate correlation with absolute changes in disease ($Rho = 0.34 - 0.76$, and $Rho = 0.68$, respectively) (Table 3 and 4). In Africa, *P. megakarya* caused 70.3% BPR incidence in sites with rainfall greater than 2200 mm, and 1.15% in those with less than 800 mm (Ndoumbe-Nkeng *et al.*, 2009).

In all plantations, BPR had its exponential epidemic phase in October, coinciding with the highest monthly precipitation (452-780 mm) (Figure 1), and with the first period of average temperature above 25 °C. However, the longer duration of the epidemic process in Platanar, associated with the highest rainfall (2992 mm year⁻¹), suggests that the temperature is less restrictive for the infection. The free, superficial humidity on the tissues, more than the relative humidity, is determinant for the infection of the fungus, which is congruent with its reproductive physiology and dissemination. This coincides with several works that associate precipitation with the occurrence of the disease (Ndoumbe-Nkeng *et al.*, 2009; Dakwa, 1973; Medeiros, 1967).

The correlative effects of absolute BPR incidence with temperature and humidity were significant with a weekly lag between climatic induction and symptom onset. This statistical association suggests the existence of an average incubation

temperaturas próximas a los 25 °C active la germinación directa de esporangios constituyendo el inóculo primario, mientras que temperaturas por debajo de este umbral, en condiciones de humedad puede ser responsable de la ruptura de esporangios para la producción de inóculo secundario

En este trabajo, si bien la humedad relativa en general ($Rho = 0.47 - 0.60$) y la superior a 90% se correlacionó moderadamente con la incidencia ($Rho = 0.41 - 0.77$) (Cuadro 3 y 4), en concordancia con otros trabajos (Akrofi 2015; Deberdt *et al.*, 2008; Oliveira y Luz, 2005; Dakwa, 1973), este factor puede ser en realidad un estimador de humedad de saturación sobre tejidos vegetales, la cual es determinante para la función motriz de las zoosporas flageladas. En consecuencia, como era de esperarse, la precipitación acumulada mensual, y la precipitación asociada al periodo con incidencia de MN (septiembre 2011–febrero 2012) tuvo una correlación moderada con cambios absolutos de enfermedad ($Rho = 0.34 - 0.76$, y $Rho = 0.68$, respectivamente) (Cuadro 3 y 4). En África, *P. megakarya* causó 70.3% de incidencia MN en sitios con precipitaciones superiores a 2200 mm, y del 1.15% en aquellos con menos de 800 mm (Ndoumbe-Nkeng *et al.*, 2009).

En todas las plantaciones, la MN tuvo su fase epidémica exponencial en octubre coincidiendo con la mayor precipitación mensual (452-780 mm) (Figura 1), y con el primer periodo de temperatura promedio superior a 25 °C. Sin embargo, la mayor duración del proceso epidémico en el Platanar, asociado con la más alta precipitación (2992 mm año⁻¹), sugiere que la temperatura es menos restrictiva para la infección. La humedad libre, superficial sobre los tejidos, más que humedad relativa, es determinante para la infección del pseudohongo, lo cual es congruente con su fisiología reproductiva y disseminación. Esto coincide con varios trabajos que asocian la precipitación con la ocurrencia de la

period of one week for *P. capsici* in Trinitario cacao for Mexican conditions. In *P. megakarya*, the BPR incubation period was estimated to be six days in Amelonado cacao trees (Ndoumbe-Nkeng *et al.*, 2009; Adebayo *et al.*, 1981).

CONCLUSIONS

The analysis of the epidemic structure of black pot rot (BPR) in commercial Trinitario cacao plantations with traditional technology in six locations in southeastern Mexico showed that this disease has a short and low-intensity epidemic process restricted to the September-February period. The Y_f ranged from 6 to 24%, with an average incidence of 12.4%. The highest incidence occurred in Platanar, Pichucalco, Chiapas, and the lowest in Moctezuma, Paraíso, Tabasco. The exponential epidemic phase occurred in October, coinciding with the highest intensity of rainfall (452-780 mm), so this factor could be decisive. All epidemics fit the Gompertz model ($r = 0.059 - 0.123$, $R^2 0.97-0.99$). The primary inoculum was favored by precipitation, relative humidity greater than 90%, and temperatures from 20 to 26.9 °C. Temperatures below 20 °C also contributed to the polycyclic progress of the disease, possibly due to the secondary inoculum produced by indirect germination of sporangia. Despite the availability of susceptible tissue (i.e., fruits) throughout the production process, *P. capsici* had less parasitic aptitude than *M. roreri*, which induced earlier epidemics, with greater duration and intensity. The characterization of BPR as a polycyclic epidemic justifies management strategies aimed at reducing the secondary inoculum to restrict the epidemic rate. Etiological studies are recommended to determine the status of the causative agent(s) of BPR.

enfermedad (Ndoumbe-Nkeng *et al.*, 2009; Dakwa, 1973; Medeiros, 1967).

Los efectos correlativos de incidencia MN absoluta con temperatura y humedad fueron significativos con un desfase semanal entre la inducción climática y la aparición de síntomas. Esta asociación estadística sugiere la existencia de un periodo de incubación promedio de una semana para *P. capsici* en cacao Trinitario para las condiciones de México. En *P. megakarya*, el periodo de incubación MN se estimó en seis días en árboles de cacao Amelonado (Ndoumbe-Nkeng *et al.*, 2009; Adebayo *et al.*, 1981).

CONCLUSIONES

El análisis de la estructura epidémica de la mancha negra (MN) en plantaciones comerciales de cacao Trinitario con tecnología tradicional de cinco localidades del sureste de México demostró que esta enfermedad exhibió un proceso epidémico corto y de baja intensidad restringido al periodo septiembre - febrero. La Y_f estuvo en el rango de 6 a 24%, con incidencia promedio de 12.4%. La mayor incidencia se presentó en Platanar, Pichucalco, Chiapas y la menor en Moctezuma, Paraíso, Tabasco. La fase exponencial epidémica ocurrió en octubre coincidiendo con la mayor intensidad de precipitación pluvial (452-780 mm), por lo que este factor podría ser determinante. Todas las epidemias se ajustaron al modelo Gompertz ($r = 0.059 - 0.123$, $R^2 0.97-0.99$). El inóculo primario fue favorecido por precipitación, humedad relativa mayor al 90%, y temperaturas de 20 a 26.9 °C. Temperaturas menores a 20 °C, también contribuyeron al progreso policíclico de la enfermedad posiblemente por efecto en inóculo secundario producido por germinación indirecta de esporangios. A pesar de

ACKNOWLEDGMENTS

This work was financed by the National Council of Science and Technology (CONACYT), project CB-200801-106570. To the orchards owners who strongly supported this work. To the students Isaí Quevedo Damian and Wilbert del C. Arévalo López who contributed with field evaluations.

CITED LITERATURE

- Adebayo AA, Ward MR, Maddison AC and Gregory PH. 1981. The epidemic on sprayed cocoa at Gambari. (Pp. 145-162). In: Gregory PH and Maddison AC. Epidemiology of *Phytophthora* on cocoa in Nigeria; final report of the International Cocoa Black Pod Research Project. Commonwealth Mycological Institute, Surrey, England. 185p.
- Akrofi AY. 2015. *Phytophthora megakarya*: A review on its status as a pathogen on cacao in West Africa. African Crop Science Journal 23:67-87. <https://www.ajol.info/index.php/acsj/article/view/113716>
- Aragaki M and Uchida JY. 2001. Morphological distinctions between *Phytophthora capsici* and *P. tropicalis* sp. nov. Mycologia 93:137-145.
- Bahia R, Aguilar C, Luz E, Lopes U, Machado R and Correa R. 2015. Resistance to black pod disease in a segregating cacao tree population. Tropical Plant Pathology 40:13-18. <https://doi.org/10.1007/s40858-014-0003-7>
- Bowers JH, Bailey BA, Hebbard PK, Sanogo S and Lumsden RD. 2001. The impact of plant diseases on world chocolate production. Online. Plant Health Progress. <https://doi.org/10.1094/PHP-2001-0709-01-RV>.
- Campbell CL and Madden LV. 1990. Introduction to Plant Disease Epidemiology. John Wiley and sons. New York, USA. 560 p.
- Dakwa JT. 1973. The relationship between black pod incidence and the weather in Ghana. Ghana Journal of Agricultural Science 6:93-102. <https://www.degruyter.com/database/IABO/entry/iab19742504/html>
- Deberdt P, Mfegue CV, Tondje PR, Bon MC, Ducamp M and Hurard C. 2008. Impact of environmental factors, chemical fungicide and biological control on cacao pod production dynamics and black pod disease (*Phytophthora megakarya*) in Cameroon. Biological Control 44:149-159. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.10.026>
- Decloquement J, Ramos-Sobrinho R, Elias SG, Britto DS, Puig AS, Reis A, da Silva RAF, Honorato-Júnior J, Luz EDMN, Pinho DB, Marelli JP. 2021. *Phytophthora theobromicola* sp. nov.: A New Species Causing Black Pod Disease on Cacao in Brazil. Frontiers in Microbiology 12:537399. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.537399>.

la disponibilidad de tejido susceptible (i.e., frutos) durante todo el proceso productivo, *P. capsici* tuvo menor aptitud parasítica que *M. roreri*, el cual indujo epidemias más tempranas, con mayor duración e intensidad. La caracterización de MN como epidemia policíclica justifica estrategias de manejo dirigidas a la reducción del inóculo secundario para restringir la tasa epidémica. Se recomiendan estudios etiológicos para determinar el estatus actual del agente causal(es) de la MN.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), proyecto CB-200801-106570. A los propietarios de las parcelas comerciales que apoyaron decididamente este trabajo. A los estudiantes Isaí Quevedo Damian y Wilbert del C. Arévalo López quienes contribuyeron con evaluaciones de campo.

~~~~~ Fin de la versión en Español ~~~~~

- Erwin DC and Ribeiro OK. 1996. Phytophthora diseases worldwide. The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota. 592 p.
- Hernández-Gómez E, Hernández-Morales J, Avendaño-Arrazate CH, López-Guillen G, Garrido-Ramírez ER, Romero-Nápoles J y Nava-Díaz C. 2015. Factores socioeconómicos y parasitológicos que limitan la producción del cacao en Chiapas, México. Revista Mexicana de Fitopatología 33:232-246. <https://www.redalyc.org/pdf/612/61242145008.pdf>
- INEGI. 2017. Anuario Estadístico y Geográfico de Tabasco 2017. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. 440 p. [https://www.inegi.org.mx/contenido/productos/prod\\_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/nueva\\_estruc/anuarios\\_2017/702825095123.pdf](https://www.inegi.org.mx/contenido/productos/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/nueva_estruc/anuarios_2017/702825095123.pdf).
- Kroon L, Brouwer H, de Cock A and Govers F. 2012. The genus *Phytophthora* anno 2012. Phytopathology 102:348-364. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-01-11-0025>.
- Medeiros AG, Melo JW y Santana JB. 1969. Incidência e disseminação da podridão parda em cacauzeiros na Bahia. In Ilhéus, CEPLAC/CEPEC. Informe Técnico. pp. 68-69.
- Medeiros AG. 1967. Evolução da podridão-parda nos cacauzeiros. In Ilhéus, EPLAC/CEPEC. Informe Técnico. pp. 39-40.

- Marelli JP, Guest DI, Bailey BA, Evans HC, Brown JK, Junaid M, barreto RW, Lisboa DO and puig AS. 2019. Chocolate under threat from old and new cacao diseases. *Phytopathology* 109:1331–1343. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-12-18-0477-RVW>
- Montes-Belmont R y de los Santos L. 1989. Especies de *Phytophthora* aisladas de cacao en México y su distribución geográfica.
- Ndoumbe-Nkeng M, Cilas C, Nyemb E, Nyasse S, Biéysse D, Flori A and Sache I. 2004. Impact of removing diseased pods on cocoa black pod caused by *Phytophthora megakarya* and on cocoa production in Cameroon. *Crop Protection* 23: 415-424. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2003.09.010>.
- Ndoumbe-Nkeng M, Efombagn MIB, Nyassé S, Nyemb E, Sache I and Cilas C. 2009. Relationships between cocoa *Phytophthora* pod rot disease and climatic variables in Cameroon. *Canadian Journal of Plant Pathology* 31:309-320. <https://doi.org/10.1080/07060660909507605>
- Ndoumbe-Nkeng M, Efombagn-Mousseni IB, Bidzanga-Nomo L, Sache I and Cilas C. 2017. Spatio-temporal dynamics on a plot scale of cocoa black pod rot caused by *Phytophthora megakarya* in Cameroon. *European Journal of Plant Pathology* 147: 579-590. <https://doi.org/10.1007/s10658-016-1027-2>
- Nembot C, Soh PT, Ambang Z, ten Hoopen GM and Dumont Y. 2017. On the use of mathematical modelling to study the impact of phytosanitation on cocoa black pod disease caused by *Phytophthora megakarya*. In *International Symposium on Cocoa Research (ISCR)*, Lima, Peru (pp. 13-17). <https://agritrop.cirad.fr/588134/>
- Oliveira ML, Luz EDMN. 2005. Identificação e manejo das principais doenças do cacauero no Brasil. Ilhéus, CEPLAC/ CEPEC/SEFIT. 132p.
- Opoku IY, Appiah AA, Akrofi AY and Owusu GK. 2000. *Phytophthora megakarya*: a potential threat to the cocoa industry in Ghana. *Ghana Journal of Agricultural Science* 33:237-248. <https://doi.org/10.4314/gjas.v33i2.1876>
- Opoku IY, Akrofi AY and Appiah AA. 2007. Assessment of sanitation and fungicide application directed at cocoa tree trunks for the control of *Phytophthora* black pod infections in pods growing in the canopy. *European Journal of Plant Pathology* 117: 167-175.
- Ortiz-García CF. 1996. Etude de la diversité génétique de populations de *Phytophthora* pathogène du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.) et du cocotier (*Cocos nucifera* L.). Tesis Doctoral. Université Paul Sabatier-Centre de Physiologie Vegetal – CNRS. Toulouse, Francia. 85 p.
- Puig AS, Ali S, Strem M, Sicher R, Gutierrez OA and Bailey BA. 2018. The differential influence of temperature on *Phytophthora megakarya* and *Phytophthora palmivora* pod lesion expansion, mycelia growth, gene expression, and metabolite profiles. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 102:95–112. <https://doi.org/10.1016/j.pmp.2017.12.002>
- Ristaino JB and Gumpertz ML. 2000. New frontiers in the study of dispersal and spatial analysis of epidemics caused by species in the genus *Phytophthora*. *Annual Review of Phytopathology* 38:541-576. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.38.1.541>
- Sánchez-Cuevas MC, Jaramillo-Aguilar EE and Ramírez-Morales IE. 2015. Enfermedades del cacao. UTMACH. Ecuador. 152 p.
- SAS Institute. 2004. SAS/STAT® 9.1 User's Guide Statistics. SAS Institute Inc. Cary, North Carolina, USA. 5121 p.
- SIAP, Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. 2022. Avances de siembras y cosechas de cultivos perennes por estado en México 2018. Secretaría de Agricultura, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Ciudad de México. [http://infosiap.siap.gob.mx:8080/agricola\\_siap\\_gobmx/AvanceNacionalCultivo.do](http://infosiap.siap.gob.mx:8080/agricola_siap_gobmx/AvanceNacionalCultivo.do) (Octubre 2022).
- Soberanis W, Ríos R, Arévalo E, Zuniga L, Cabezas O and Krauss U. 1999. Increased frequency of phytosanitary pod removal in cacao (*Theobroma cacao*) increases yield economically in eastern Peru. *Crop Protection* 18:677-685. [https://doi.org/10.1016/S0261-2194\(99\)00073-3](https://doi.org/10.1016/S0261-2194(99)00073-3)
- Tollenaar D. 1959. *Phytophthora palmivora* del Cacao y su Control. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. 22p. <https://repositorio.iica.int/bitstream/handle/11324/16022/BVE21041908e.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Torres-de-la-Cruz M, Quevedo-Damián I, Ortiz-García CF, Lagúnez-Espinoza L, Nieto-Angel D and Pérez-de la Cruz M. 2019. Control químico de *Moniliophthora roreri* en México. *Biotecnia* 21:55-61. <https://doi.org/10.18633/biotecnia.v21i2.906>
- Torres-de la Cruz M, Mora-Aguilera G, Ortiz-García CF, de la Cruz-Pérez A and Gaspar-Génico JA. 2020. Flujos productivos determinan la estructura epidémica de la moniliasis del cacao en el sureste de México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 43:431-431. <https://doi.org/10.35196/rfm.2020.4.431>