

Diversidad fúngica asociada a patologías de *Theobroma cacao* en Tabasco, México

Fungal diversity associated with pathologies of *Theobroma cacao* in Tabasco, Mexico

Magdiel Torres-de la Cruz¹ , Carlos Alexis Guillén-González¹ , Mauricio Luna-Rodríguez² , Carlos Fredy Ortiz-García^{*3} , Aracely de la Cruz-Pérez¹ , Lenin Arias-Rodríguez¹ , Silvia Cappello-García¹ 

¹ División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Km. 0.5, Carretera Villahermosa-Cárdenas, CP 86150, Villahermosa, Tabasco, México.

² Facultad de Ciencias Agrícolas, Universidad Veracruzana, Lomas del Estadio s/n, CP 91000, Xalapa, Veracruz, México.

³ Colegio de Postgraduados, Campus Tabasco, H. Cárdenas, Tabasco, CP 86500, México.

RESUMEN

En México, las plantaciones de *Theobroma cacao* forman un agroecosistema que contribuye a conservar la biodiversidad. En el estado de Tabasco, la diversidad fúngica ha sido poco estudiada en este ecosistema. El objetivo fue caracterizar la diversidad fúngica asociada a patologías de *T. cacao* en el estado de Tabasco, México. Se obtuvieron 48 aislamientos los cuales se identificaron mediante morfología y análisis de la región ITS; para el pseudohongo *Phytophthora* sp. se amplificó el gen 18S. Además, se analizó la diversidad y la abundancia. Se identificaron siete especies que incluyeron a *Lasiodiplodia theobromae*, *Moniliophthora roreri*, *Ceratocystis cacaofunesta*, *Colletotrichum gloeosporioides*, *Fusarium descemcellulare*, *Cophinforma atrovirens* y *Phytophthora capsici*. Este número de especies resultó en un $D_{Mg} = 1.55$ y un $H' = 1.6$. La especie más abundante fue *C. gloeosporioides* (43.7 %), seguida de *M. roreri* (18.7 %) y *P. capsici* (14.6 %). *Colletotrichum gloeosporioides* y *M. roreri* mostraron una frecuencia de constancia (FC) del 90 %; la especie *P. capsici* mostró una FC del 60 %. A nivel de subregiones, las especies *M. roreri*, *C. gloeosporioides*, *F. descemcellulare* mostraron un FC del 100 %. Estos resultados tienen implicaciones importantes para la biodiversidad de la región y para la producción de cacao en el estado de Tabasco.

Palabras clave: Biodiversidad; patologías del cacao; micromicetos.

ABSTRACT

In Mexico, *Theobroma cacao* plantations form a wooded agroecosystem that contributes to biodiversity conservation. In the state of Tabasco, fungal diversity has been little studied in this ecosystem. The objective of this study was to characterize the fungal diversity associated with *T. cacao* pathologies in the state of Tabasco, Mexico. A total of 48 isolates were obtained and identified through morphology and analysis of the ITS region; for the pseudofungi *Phytophthora* sp., the 18S gene was amplified. In addition, diversity and abundance were analyzed. Seven species were identified, including *Lasiodiplodia theobromae*, *Moniliophthora roreri*, *Ceratocystis cacaofunesta*, *Colletotrichum gloeosporioides*, *Fusarium descemcellulare*, *Cophinforma atrovirens* and *Phytophthora*

capsici. This number of species resulted in a $D_{Mg} = 1.55$ and an $H' = 1.6$. The most abundant species was *C. gloeosporioides* (43.7 %), followed by *M. roreri* (18.7 %) and *P. capsici* (14.6 %). *Colletotrichum gloeosporioides* and *M. roreri* showed a constancy frequency (HR) of 90 %; the *P. capsici* species showed a HR of 60 %. At the subregion level, the species *M. roreri*, *C. gloeosporioides* and *F. descemcellulare* showed a HR of 100 %. These results have important implications for the region's biodiversity and for cocoa production in the state of Tabasco.

Keywords: Biodiversity; cocoa pathologies; micromycetes.

INTRODUCCIÓN

En México, las plantaciones de *Theobroma cacao* forman un agroecosistema arbolado, debido a la diversidad de plantas que se asocian a este cultivo (Oporto *et al.*, 2015). Estas plantaciones se encuentran establecidas en el sureste de México, donde se cultivan 52,449 ha. La mayor superficie sembrada se encuentra en el estado de Tabasco con 34,266 ha, distribuidas en 10 municipios (SIAP, 2023). De acuerdo con Rice y Greenberg (2000) y Torres-de la Cruz y Ortiz-García (2019), este agroecosistema provee servicios ambientales y contribuye de forma importante a conservar la biodiversidad.

En el estado de Tabasco, diversos estudios han documentado la biodiversidad presente en los agroecosistemas de cacao, abarcando una amplia gama de grupos biológicos como aves, plantas, anfibios, reptiles, insectos y arañas (de la Cruz-Pérez, 2015; Martínez-López *et al.*, 2011; Pérez-de la Cruz *et al.*, 2009; Muñoz *et al.*, 2005; Córdova-Ávalos *et al.*, 2001; Ibarra *et al.*, 2001; Greenberg *et al.*, 2000). Sin embargo, a pesar de esta riqueza en estudios sobre diferentes taxones, la diversidad fúngica asociada a las patologías del cacao sigue siendo un aspecto poco explorado en la región, con investigaciones limitadas como la de Torres-de la Cruz *et al.* (2015).

A nivel mundial, los hongos fitopatógenos son considerados entre los factores limitantes de mayor importancia de la producción del cacao (Antolinez-Sandoval *et al.*, 2020). Así, la enfermedad con mayor distribución es la mancha negra, cuyo agente causal son diferentes especies del género *Phytophthora*; la cual se halla en todos los países que cultivan cacao en el mundo (Kroon *et al.*, 2012). En América se han

*Autor para correspondencia: Carlos Fredy Ortiz-García

Correo-e: cfortizg@gmail.com

Recibido: 19 de diciembre de 2024

Aceptado: 25 de febrero de 2025

Publicado: 9 de abril de 2025

reportado diversos hongos causantes de patologías en *T. cacao*: *Moniliophthora perniciosa* (escoba de bruja), *M. roreri* (moniliasis del cacao), *Phytophthora* spp. (mancha negra), *Lasiodiplodia theobromae* (pudrición café), *Ceratocystis caoifunesta* (marchitez), diversas especies de *Colletotrichum* (antracnosis), *Fusarium descemcellulare* (bubas), *Rizoctonia noxia* (Mal de hilachas) y *Rosellina pepo* (llaga blanca) (Phillips-Mora y Cerda-Bustillo, 2009).

En el estado de Tabasco, el hongo *M. roreri* causa la enfermedad fúngica que más limita de la producción, después de la mancha negra, causada por *P. capsici* (Ortiz-García, 1996; Torres-de la Cruz *et al.*, 2020). Diversos trabajos mencionan la presencia de especies fúngicas putativas a patologías de *T. cacao* en el estado de Tabasco (López-Andrade *et al.*, 1996; Córdova-Ávalos, 2001; Tadeo-Sánchez, 2020); sin embargo, se requieren estudios que confirmen su presencia en este agroecosistema. Por tanto, el objetivo del presente estudio fue caracterizar la diversidad fúngica asociada a patologías de *T. cacao* en el estado de Tabasco, México. Este trabajo muestra la riqueza de especies fúngicas que pueden encontrarse asociadas a patologías de *T. cacao* en Tabasco, aportando al conocimiento de la biodiversidad. Además, este trabajo puede servir como referencia para investigaciones futuras sobre patogenicidad, incidencia y severidad de los diversos hongos en el cultivo del cacao en México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de muestreos y obtención de material vegetal

Los sitios de muestreo se establecieron en tres subregiones productivas del estado de Tabasco, que concentran los 10 municipios en los que se cultiva *T. cacao*: Subregión Chontalpa con los municipios Cunduacán, Cárdenas, Comalcalco, Paraíso y Huimanguillo; subregión Centro con los municipios Nacajuca, Centro, Jalpa de Méndez, y la Subregión Sierra con dos municipios Tacotalpa y Teapa. Las localidades y sus referencias geográficas se presentan en la Tabla 1.

En cada municipio y localidad se escogió una plantación de cacao, en la cual se efectuaron muestreos dirigidos para localizar signos y síntomas de enfermedades. Se colectaron tres muestras de cada signo y síntoma observado, incluyendo tallos, ramas, hojas y frutos. El muestreo se efectuó de octubre a diciembre de 2017. Las muestras, colocadas en bolsas de plástico y en neveras, se transportaron para su procesamiento al Laboratorio de Entomopatógenos de la División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.

Aislamientos y purificación

Trozos del material enfermo se cortaron en secciones de 0.5 cm² y se lavaron con agua destilada estéril (ADE). Las muestras se desinfectaron con hipoclorito de sodio al 2 % por 2 min y se enjuagaron con ADE. Bajo entorno aséptico, cinco fragmentos, del tejido desinfectado de cada muestra, se colocaron en cajas de Petri conteniendo medio de cultivo papa dextrosa agar (PDA). Las cajas se incubaron durante cinco a siete d. Después, un trozo del medio de cultivo con micelio

se transfirió a una caja de Petri con medio PDA. De cada aislamiento poliespórico se obtuvo aislamientos monospóricos de acuerdo con Estrada *et al.* (1997).

Identificación morfológica

Los hongos se identificaron a nivel de género y especie con base en las estructuras reproductivas, según Samson (1981), Humber (1997), Engelbrecht y Harrington (2005), Phillips-Mora *et al.* (2006), Phillips-Mora (2013), Weir *et al.* (2012) y el manual de laboratorio de *Fusarium* de Leslie y Summerell (2006). Para ello, se utilizaron aislamientos 14 d, crecidos en medio PDA. Se determinó el tamaño, forma y conidiación de las colonias. Además, se inoculó una suspensión de esporas sobre fragmentos de PDA de 0.5 cm de diámetro, al cual se le colocó un cubreobjetos para obtener estructuras microscópicas. Los fragmentos inoculados se cloraron en cámaras húmedas y se incubaron a 25 °C durante 5 d. La morfología de peritecios, picnidios, conidióforos, conidios, esporangios y clamidosporas se observó en microscopio ZEISS Scope.A1; además, estas estructuras se fotodocumentaron por digitalización de imágenes. Para la micrometría se utilizó el software Image® Tool 3.00.

Identificación Molecular

Un aislamiento de cada morfotipo fue seleccionado para la identificación molecular. El ADN genómico se obtuvo a partir de micelio de colonias de 72 h de incubación, sembradas en medio PDA. El micelio se homogeneizó en 400 µL de buffer PBS, contenido en tubo Eppendorf de 1.5 mL. El ADN se obtuvo con el protocolo del Kit AxyPrep Multisource Genomic ADN Minipep (Axigen®). La calidad de ADN se evaluó en gel de agarosa al 1% (Agarosa Ultra Pure, Invitrogen®) y se cuantificó en un espectrofotómetro Perkin Elmer® (Lambda BIO 10®). Las regiones ITS1, ITS2 y 5.8 del ARN ribosomal se amplificaron por PCR con los iniciadores ITS4 (TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC) e ITS5 (GGA AGTAAA AGT CGT AAC AAG G) (White *et al.*, 1990). Para el hongo *Phytophthora* sp. se amplificó el gen 18S de acuerdo con Acosta-Pérez *et al.*, (2012); utilizando los oligonucleótidos iniciadores universales: LV1 (5'CCTGCCAGTAGTCATATGCTTGTCT3') y LV2 (5' CACCTACG-GAAACCTTGTTACGACT3'. La amplificación se realizó según el protocolo de Ahrens y Seemüller (1992), con modificaciones en las reacciones de PCR cuyo volumen final fue de 25 µL: agua ultrapura estéril (16.05 µL), solución amortiguadora Buffer 10X (2.5 µL), MgCl₂ a 50 mM (1.25 µL), dNTP mezcla a 10 mM (0.5 µL), iniciadores ITS4 e ITS5 a 10 pmol (1.25 µL de cada uno), TaqDNA polimerasa (Invitrogen®) a 1U (0.2 µL) y ADN blanco a 50 ng (2 µL).

La PCR consistió en un ciclo de 95°C durante 4 min, 35 ciclos de 95°C por 1 min, 35 ciclos de 58°C durante 1 min, 35 ciclos de 72°C por 2 min y un ciclo de 72°C durante 10 min. Con los productos de PCR se realizó electroforesis en gel de agarosa para visualización y medida de la especificidad. La cuantificación del ADN se realizó por espectrofotometría (NanoDrop 2000, Thermo Scientific®). Los productos se enviaron a la Unidad de Síntesis y Secuenciación de ADN



Tabla 1. Localidades de muestreo y aislamientos fúngicos asociados a patologías de *Theobroma cacao* en el estado de Tabasco, México.
Table 1. Sampling localities and fungal isolates associated with *Theobroma cacao* pathologies in the state of Tabasco, Mexico.

Municipio	Localidad	Latitud Norte	Longitud Oeste	Aislamientos	Número de aislamientos
Jalpa de Méndez	Hermenegildo Galeana 2	18° 10' 33.4"	93° 08' 48.5"	PCT06, PCT05, PCT07, PCT65, PCT68, PCT08, PCT10, PCT11, PCT12	9
Cunduacán	La Piedra 1	18° 07' 45.2"	18° 07' 45.2"	PCT56, PCT57, PCT59, PCT60, PCT66	5
Comalcalco	Finca Cholula	18° 17' 04.8"	93° 12' 39.7"	PCT17, PCT18, PCT64	3
Cárdenas	Ocampo	18° 01' 49.3"	93° 21' 29.7"	PCT01, PCT02, PCT03, PCT63	4
Tacotalpa	Zunú y patastal	17° 28' 10.3"	92° 50' 56.7"	PCT53, PCT46, PCT49, PCT50, PCT51	5
Teapa	Allende	18° 09' 38.1"	93° 02' 00.8"	PCT27, PCT28, PCT30, PCT31	4
Centro	Plátano y cacao 4	17° 59' 04.2"	93° 10' 07.9"	PCT13, PCT14, PCT15, PCT16, PCT24	5
Paraíso	Oriente	18° 22' 19.3"	93° 13' 42.4"	PCT34, PCT35, PCT36, PCT37, PCT38, PCT39, PCT41, PCT48, PCT61, PCT67	10
Nacajuca	Rivera Alta	18° 10' 51.0"	93° 02' 15.0"	PCT19, PCT20, PCT21, PCT62,	4
Huimanguillo	Paredón 1	17° 44' 59.6"	93° 23' 57.8"	PCT43, PCT44, PCT45	3

del instituto de Biotecnología de la Universidad Nacional Autónoma de México para secuenciación, y las secuencias obtenidas se compararon con la base de datos del banco de genes del National Center for Biotechnology Information (NCBI, 2014) (www.ncbi.nlm.nih.gov/). Para la comparación de los valores generados con la secuencia de estudio se consideró una similitud $\geq 97\%$ (Stackebrandt y Goebel, 1994). La sinonimia se basó en Enciclopedia de la vida (<http://eol.org/pages/192915/names/synonyms>), MycoBank (www.mycobank.org) e Index Fungorum (www.indexfungorum.org/).

Análisis de la diversidad

La riqueza específica y la abundancia de hongos asociados a patologías de *T. cacao* fueron analizadas. La riqueza se calculó con el índice de diversidad de Margalef (D_{Mg}), a nivel de estado: $D_{Mg} = (S - 1) / \log N$, donde S el número de especies y N el número total de individuos. Este índice representa la riqueza de especies en función del número total de individuos obtenidos. La abundancia se obtuvo mediante el índice de diversidad de Shannon-Wiener: $H' = -\sum p_i (\log p_i)$, en donde p_i es la proporción del número total de individuos que aparece representada en la especie i . Este índice (H') proporciona un indicador de la relación entre el número de especies en cada sitio estudiado, y sus respectivas abundancias numéricas (Magurran, 1991).

Para comparar la composición de la comunidad fúngica encontrada, con comunidades fúngicas reportadas en otros estudios de hongos asociados en patologías de *T. cacao*, se obtuvo el índice de similitud de Sorensen (ISS). El ISS se calculó de acuerdo con Mueller-Dombois (1981): $ISS = [(2C) / (A + B)] * 100$, donde A representa todas las especies de la primera muestra, B representa todas especies de la segunda muestra y C es el número de especies comunes a las dos muestras. Además, se calculó la frecuencia de constancia, de acuerdo con Heredia (1999), a fin de conocer la presencia de las especies fúngicas en los diferentes sitios muestreados.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se obtuvieron un total de 48 aislamientos fúngicos a partir de muestras de tejidos de plantas de *T. cacao* con síntomas y signos de patologías (Tabla 1). Entre estos aislamientos, tres mostraron afinidad morfológica con *Lasiodiplodia theobromae* (Figura 1), nueve con *Moniliophthora roreri* (Figura 2) y dos con *Ceratocystis cacaofunesta* (Figura 3) (Tabla 2). Asimismo, veintiún aislamientos presentaron afinidad morfológica con *Colletotrichum gloeosporioides* (Figura 4), cuatro con *Fusarium descemcellulare* (Figura 6) y dos con *Cophinforma* sp. (Figura 6) (Tabla 2). Además, siete aislamientos mostraron afinidad morfológica con el pseudohongo *Phytophthora capsici* (Figura 7). En total, se identificaron siete especies morfológicas (Tabla 2).

En relación con los morfotipos seleccionados para la identificación molecular, se amplificaron regiones específicas en los siguientes aislamientos: el aislamiento PTC41, correspondiente a *L. theobromae*, mostró una región de 512 pb; el aislamiento PTC13, correspondiente a *M. roreri*, presentó una región de 852 pb; el aislamiento PTC48, correspondiente a *C. cacaofunesta*, mostró una región de 520 pb; el aislamiento PTC10, correspondiente a *C. gloeosporioides*, también presentó una región de 520 pb; la cepa PTC27, identificada como *F. descemcellulare*, obtuvo una región de 510 pb; el aislamiento PTC06, correspondiente a *Cophinforma* sp., mostró una región de 538 pb; y el aislamiento PTC62, correspondiente a *P. capsici*, presentó una región de 1730 pb. Las secuencias obtenidas coincidieron con secuencias del GenBank, mostrando homologías del 99 al 100 % (Tabla 3), confirmando así la identidad de los géneros y especies. En el caso de *Cophinforma* sp., el análisis molecular reveló que corresponde a *C. atrovirens*. Por lo tanto, se confirmó que la microbiota asociada a las patologías de *T. cacao* incluye seis hongos y un pseudohongo (Tabla 3).

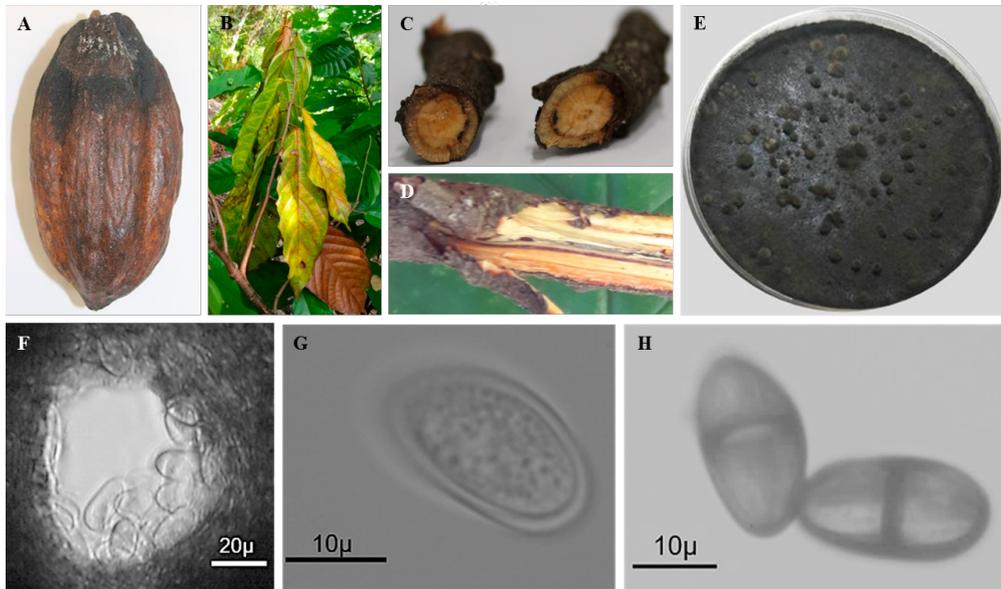


Figura 1. *Lasiodiplodia theobromae*. A) Fruto con necrosis café y conidiación de aspecto carbonoso. B) Clorosis de hojas, C, D) Necrosis y rayas necróticas en tejido vascular, E) Colonia en medio papa dextrosa agar, F) corte transversal de un picnidio, con conidios inmaduros, G) conidio inmaduro (amerospora), H) conidio maduro (didimospora).

Figure 1. *Lasiodiplodia theobromae*. A) Fruit with brown necrosis and carbonaceous conidiation, B) Leaf chlorosis, C, D) Necrosis and necrotic streaks in vascular tissue, E) Colony in potato dextrose agar medium, F) cross-section of a pycnidium, with immature conidia, G) immature conidia (amerospore), H) mature conidia (didimospore).

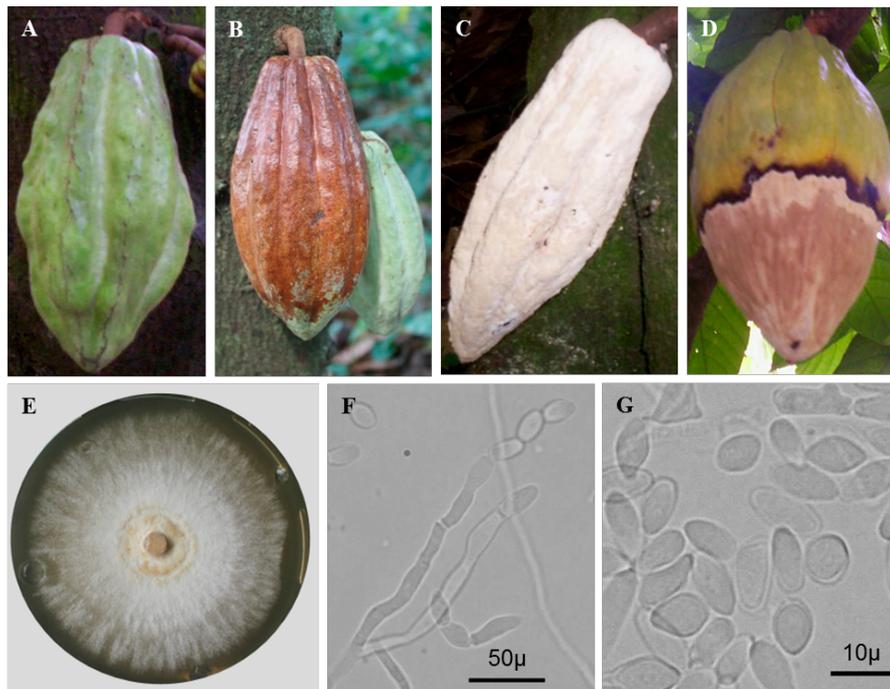


Figura 2. *Moniliophthora roreri* A) Fruto con deformaciones (jibas), B) fruto necrosado (mancha chocolate), C) fruto colonizado externamente por micelio, D) pseudocarpo con esporas en la superficie del fruto y h) fruto momificado. E) Colonia en medio V8 clarificado, F) conidióforos y formación de conidios en cadena, G) conidios globosos, subglobosos y elipsoidales.

Figure 2. *Moniliophthora roreri* A) Fruit with deformations (jibas), B) necrotic fruit (chocolate spot), C) fruit externally colonized by mycelium, D) pseudocarp with spores on the surface of the fruit, and h) mummified fruit. E) colony in clarified V8 medium, F) conidiophores and chain conidia formation, G) globose, subglobose and ellipsoidal conidia.

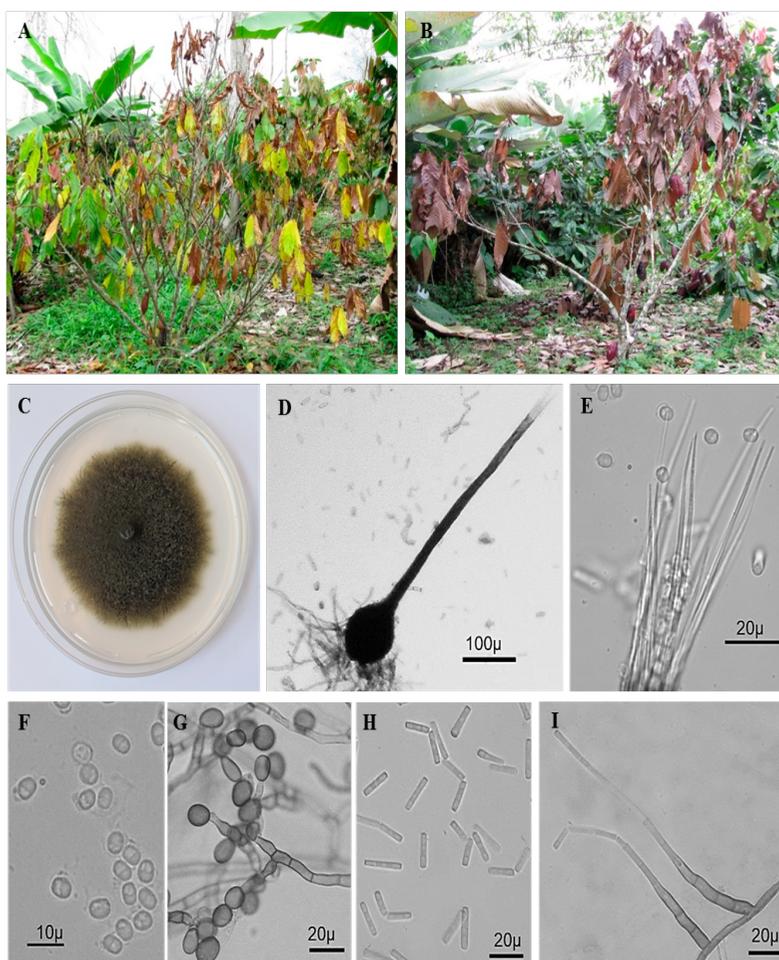


Figura 3. *Ceratocystis cacaofunesta*. A) árbol de cacao con amarillamiento y marchitez, B) árbol de cacao con hojas secas, C) Colonia en medio papa dextrosa agar, D) peritecio, E) hifas ostiolares y ascosporas, F) ascosporas, G) conidióforos con aleuroconidios, H) endoconidios cilíndricos (primarios), I) endoconidióforos produciendo endoconidios.
Figure 3. *Ceratocystis cacaofunesta*. A) cacao tree with yellowing and wilting, B) cacao tree with dry leaves, C) colony in dextrose agar medium, D) perithecium, E) ostiolar hyphae and ascospores, F) ascospores, G) conidiophores with aleuroconidia, H) cylindrical (primary) endoconidia, I) endoconidiophores producing endoconidia.

Tabla 2. Especies de micromicetos aislados a partir de patologías de *Theobroma cacao*, identificados por taxonomía clásica.

Table 2. Micromycete species isolated from *Theobroma cacao* pathologies, identified by classical taxonomy.

Especie morfológica	Aislamientos	No. de aislamientos
<i>Lasiodiplodia theobromae</i>	PCT37, PCT41, PCT61	3
<i>Moniliophthora roreri</i>	PCT03, PCT05, PCT13, PCT17, PCT19, PCT34, PCT43, PCT46, PCT56	9
<i>Ceratocystis cacaofunesta</i>	PCT01, PCT48	2
<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	PCT02, PCT08, PCT10, PCT11, PCT12, PCT15, PCT16, PCT20, PCT21, PCT24, PCT28, PCT30, PCT31, PCT35, PCT49, PCT50, PCT51, PCT44, PCT45, PCT59, PCT60	21
<i>Fusarium descemcellulare</i>	PCT07, PCT14, PCT18, PCT27	4
<i>Cophinforma sp.</i>	PCT06, PCT57	2
<i>Phytophthora capsici</i>	PCT62, PCT63, PCT64, PCT65, PCT66, PCT67, PCT68	7

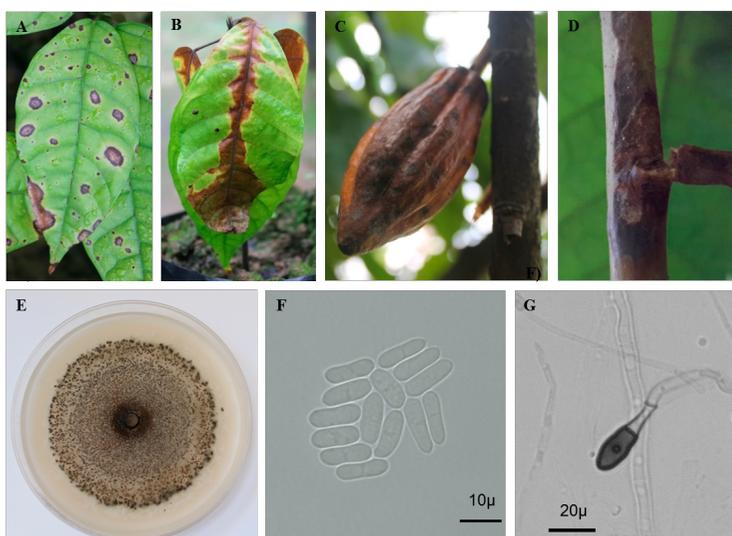


Figura 4. *Colletotrichum gloeosporioides*. A) Manchas necróticas con halos cloróticos, B) mancha café extendida del ápice hacia las nervaduras y peciolo, C) frutos juveniles con manchas necróticas hundidas, D) manchas necróticas hundidas en renuevos, E) Colonia en medio papa dextrosa agar, F) conidios, G) apresorios.

Figure 4. *Colletotrichum gloeosporioides*. A) Necrotic spots with chlorotic halo, B) brown spot extending from the apex to the veins and petiole, C) juvenile fruits with sunken necrotic spots, D) sunken necrotic spots on saplings, E) Colony in half dextrose agar, F) conidia, G) appresorium.

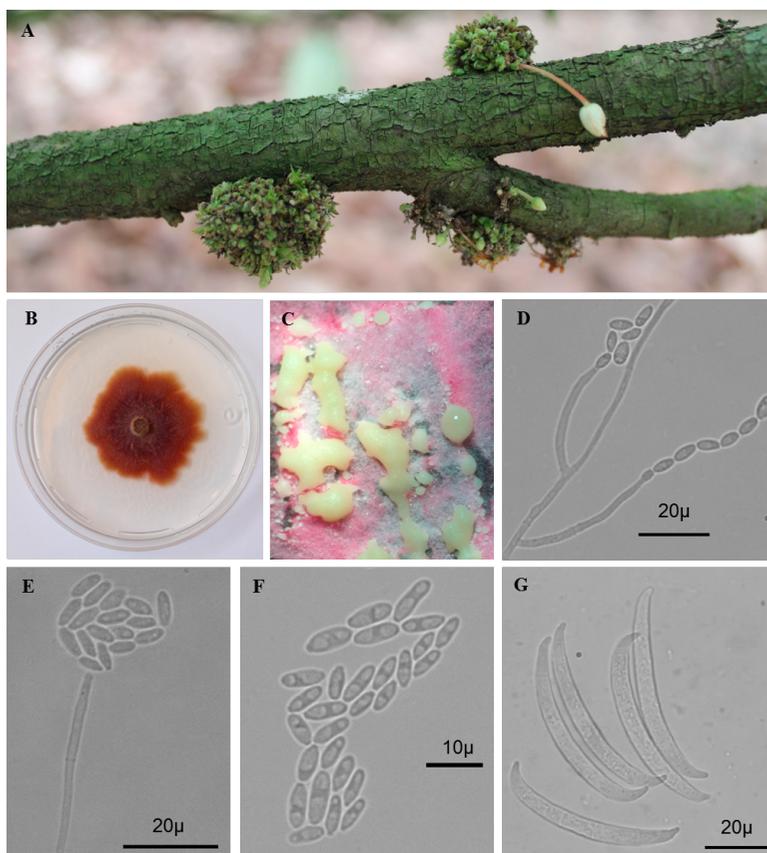


Figura 5. *Fusarium descemcellulare*. A) agallas sobre ramas, B) colonia en medio papa dextrosa agar, C) esporodocio sobre hoja de clavel, D) conidióforo con formación de conidios en cadena, E) conidióforo con microconidios en cabezas falsas, F) microconidios, G) macroconidios.

Figure 5. *Fusarium descemcellulare*. A) galls on branches, B) colony in half dextrose agar, C) sporodochium on carnation leaf, D) conidiophore with chain conidia formation, E) conidiophore with microconidia in false heads, F) microconidia, G) macroconidia.

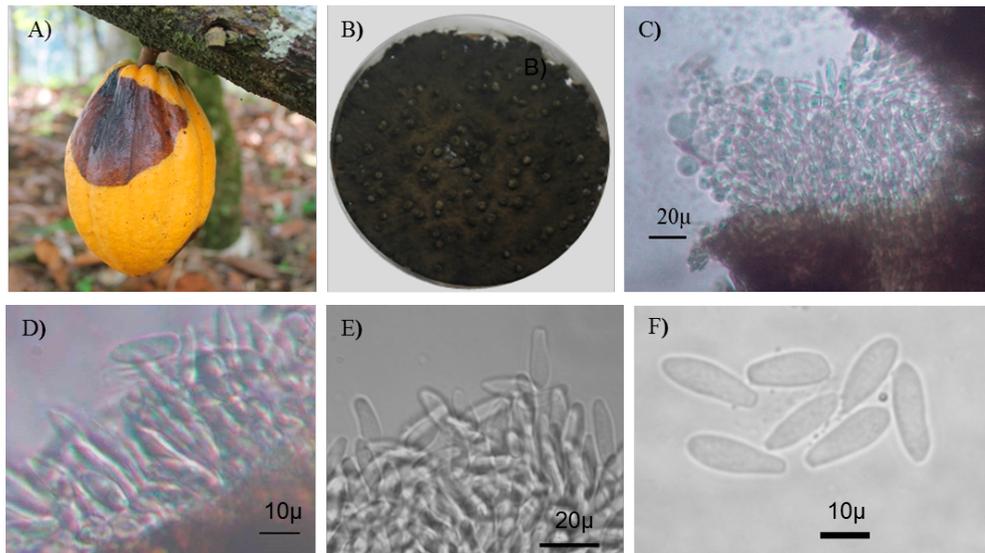


Figura 6. *Cophinforma atrovirens* (sinónimo: *Cophinforma tumefaciens*). (A) fruto con lesión necrótica, B) colonia en medio papa dextrosa agar, C, D y E) conidiomatas con conidios, F) conidios.

Figure 6. *Cophinforma atrovirens* (synonym: *Cophinforma tumefaciens*). (A) fruit with necrotic lesion, B) Colony in half potato dextrose agar, C, D and E) conidiomates with conidia, F) conidia.

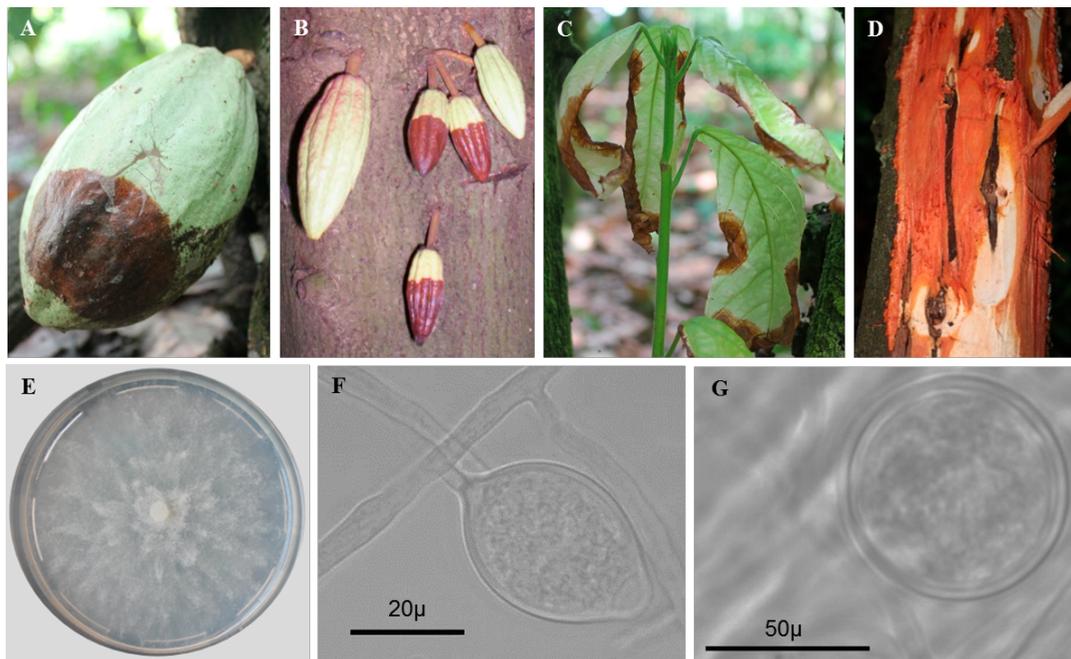


Figura 7. *Phytophthora capsici*: A, B) Frutos con mancha negra, C) hoja de renuevos con necrosis y halo clorótico, D) lesiones internas de canchros en el tallo, E) colonia en medio papa dextrosa agar, F) esporangio, G) clamidospora.

Figure 7. *Phytophthora capsici*: A, B) Fruits with necrotic spot, C) leaf of shoots with necrosis and chlorotic halo, D) internal canker lesions on the stem, E) colony in half potato dextrose agar, F) sporangium, G) chlamydospora.

Tabla 3. Especies de micromicetos asociados a patologías de *Theobroma cacao*, en Tabasco, México; identificados por amplificación de los espaciadores transcritos internos y el gen 18S (en el caso del género *Phytophthora*), en Tabasco, México.

Table 3. Micromycete species associated with pathologies in *Theobroma cacao*, in Tabasco, Mexico; identified by amplification of internal transcribed spacers and the 18S gene (in the case of the genus *Phytophthora*), in Tabasco, Mexico.

Aislamiento	Identificación molecular	Identidad (%)	Cepa de referencia (Gen Bank)
PTC41	<i>Lasiodiplodia theobromae</i>	99	KF466497
PTC13	<i>Moniliophthora roreri</i>	100	GU108605
PTC01	<i>Ceratocystis cacaofunesta</i>	100	AY157951
PTC10	<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	100	MF540884
PTC27	<i>Fusarium descemcellulare</i>	99	KU377469
PTC06	<i>Cophinforma atrovirens</i>	99	MF436146
PTC62	<i>Phytophthora capsici</i>	99	AY742748

El número de especies asociadas a patologías de *T. cacao* resultó en un $D_{Mg} = 1.55$ y un $H' = 1.6$. La especie más abundante fue *C. gloeosporioides* (43.7 %), seguido de *M. roreri* (18.7 %) y *P. capsici* (14.6 %). Las especies menos abundantes fueron *C. cacaofunesta* y *C. atrovirens* (Tabla 4). Nuestros resultados difieren con lo reportado en Cuba, donde las especies más abundantes fueron *L. theobromae*, seguido de *P. palmivora* y *C. gloeosporioides* (Martínez-de la Parte y Pérez-Vicente, 2015). La comunidad de especies asociadas a patologías de *T. cacao* en Tabasco, fue un 66.6% similar a la reportada en el estado de Chiapas, donde las especies similares fueron: *M. roreri*, *P. capsici*, *C. gloeosporioides* y *C. cacaofunesta* (Hernández-Gómez *et al.*, 2015). Por otro lado, la comunidad de especies reportadas en este trabajo fue 46 % similar a la reportada en plantaciones de cacao en Cuba, donde las especies similares fueron: *L. theobromae*, *C. gloeosporioides* y *F. descemcellulare* (Martínez-de la Parte y Pérez-Vicente, 2015). En cuanto a la presencia de las especies en las localidades evaluadas, *C.*

gloeosporioides y *M. roreri* mostraron una frecuencia de constancia (FC) del 90 %. La especie *P. capsici* mostró una FC del 60 %. Las tres especies restantes manifestaron una FC menor al 50 %. La especie con menor FC fue *C. atrovirens* (Tabla 4). En un estudio realizado en plantaciones de cacao en Cuba, *P. palmivora* mostró una FC del 60%; *C. gloeosporioides* y *L. theobromae* mostraron una FC del 55 %, y *F. descemcellulare* mostró una FC del 10% (Martínez-de la Parte y Pérez-Vicente, 2015). En este estudio, a nivel de subregiones, las especies *M. roreri*, *C. gloeosporioides*, *F. descemcellulare* mostraron un FC del 100 %. Por su parte, *L. theobromae* y *P. capsici* mostraron una FC del 67 %; *C. cacaofunesta* y *C. atrovirens* presentaron la menor FC (33 %). Los valores del índice de riqueza específica (D_{Mg}) y el de abundancia (H'), obtenidos en esta investigación, pueden ser referencias para futuras investigaciones sobre diversidad de hongos asociados a patologías en diversos cultivos.

De las especies asociadas a patologías de *T. cacao*, el hongo *L. theobromae* (Ascomycota: Dothideomycetes) ha sido reportado como el agente causal de la pudrición café de la mazorca y la muerte regresiva de *T. cacao* en diferentes países (Huda-Shakirah *et al.*, 2022; Mbenoun *et al.*, 2008). De acuerdo con Picos-Muñoz *et al.* (2015) *L. theobromae* se registró por primera vez atacando *T. cacao* en México en el año 1976; sin embargo, no se ha evaluado su incidencia y severidad en este cultivo, en México. *L. theobromae* posee más de 500 especies vegetales hospederas (Farr y Rossman, 2021) y presenta una amplia distribución en las regiones tropicales y subtropicales (Rodríguez-Gálvez, 2017). Este hongo ha tomado relevancia en los diferentes países como Malasia, India, y Cameroon, donde este patógeno ha causado muerte regresiva de árboles de cacao con incidencia de hasta el 20 %, 56 % y 100 %, respectivamente (Huda-Shakirah *et al.*, 2022; Kannan *et al.*, 2010; Mbenoun *et al.*, 2008). En Malasia se ha reportado incidencia en frutos del 25% (Huda-Shakirah *et al.*, 2022). En plantas de cacao, *L. theobromae* afecta las ramas jóvenes causándoles la muerte, sin afectar las ramas principales, y las ramas afectadas presentan estrías necróticas.

Tabla 4. Frecuencia de constancia y abundancia de micromicetos asociados a patologías de *Theobroma cacao*, en 10 localidades del estado de Tabasco, México.
Table 4. Frequency of constancy and abundance of micromycetes associated with *Theobroma cacao* pathologies in 10 localities of the state of Tabasco, Mexico.

Especie	Subregión/Localidad										Frecuencia de constancia (%)	Abundancia (%)
	Chontalpa					Centro			Sierra			
	LP	FC	OC	OR	PA	PC	HG	RA	AL	ZP		
<i>Lasiodiplodia theobromae</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	20	6.2
<i>Moniliophthora roreri</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	90	18.7
<i>Ceratocystis cacaofunesta</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	20	4.2
<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	90	43.7
<i>Fusarium descemcellulare</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	40	8.3
<i>Cophinforma atrovirens</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	10	4.2
<i>Phytophthora capsici</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	60	14.6

LP= R/a. La Piedra 1, HG = R/a. Hermenegildo Galeana 2, OR= R/a. Oriente, ZP= Ejido Zunuy y patastal, AL= R/a. Allende, OC= R/a. Ocampo, PC= R/a. Plátano y cacao 4, FC= Finca Cholula, RA= R/a. Rivera Alta, PA= R/a. Paredón 1.



cas en el tejido vascular. Cuando el patógeno coloniza tejidos de ramas y tallos, provoca clorosis y marchitez en todo el follaje; posteriormente la planta muere (Figura 1) (Kannan *et al.*, 2010). En frutos, este hongo provoca manchas color café en el exocarpo (Figura 1), y esta necrosis puede extenderse hasta los granos del cacao (Moreira-Morillo *et al.*, 2021).

Otra de las especies fúngicas encontradas fue *M. roreri* (Basidiomycota: Agaricomycetes) (Figura 2), agente causal de la enfermedad conocida como moniliasis del cacao (Phillips-Mora y Wilkinson 2007). Esta patología se considera la enfermedad más restrictiva de la producción de cacao en América. *M. roreri* se reportó por primera vez en México en el año 2005 (Phillips-Mora *et al.*, 2006). En México, *M. roreri* ocasiona pérdidas en la producción de hasta el 75 % (Torres-de la Cruz *et al.*, 2020); en Colombia, Ecuador y Costa Rica se han reportado pérdidas superiores al 80 % (Hidalgo *et al.*, 2003). Actualmente este patógeno está restringido al continente americano; sin embargo, el riesgo de su introducción accidental en África occidental es preocupante, debido al potencial parasítico que muestra este patógeno (Leandro-Muñoz *et al.*, 2017). *M. roreri* infecta sólo a los frutos, durante todo su desarrollo; sin embargo, los frutos jóvenes son más susceptibles. Este hongo induce hipertrofia, necrosis interna, madurez prematura y manchas necróticas externas de bordes irregulares; sobre la mancha crece un estroma blanco con masas de esporas infectivas (Figura 2) (Torres-de la Cruz *et al.*, 2020).

Por su parte, el hongo *C. cacaofunesta* (Ascomycota: Sordariomycetes) (Figura 3) ha sido reportado como el agente causal de la marchitez por ceratocystis o mal del machete en *T. cacao* (Engelbrecht y Harrington, 2005; Phillips-Mora y Cerda-Bustillos, 2009). Esta enfermedad se encuentra distribuida sólo en países de Sudamérica y Centroamérica, de donde es nativa; además, en las islas Haití, República Dominicana y Trinidad (Silva *et al.*, 2007; Engelbrecht *et al.*, 2007; Marín-Montoya y Wingfield, 2006; Baker *et al.*, 2003). Este patógeno ingresa a la planta por medio de las heridas causadas por escarabajos (Scolytinae) y por las herramientas de trabajo. El hongo invade el xilema y causa necrosis vascular, amarillamiento, marchitez y muerte del árbol en pocas semanas (Figura 3). Las hojas muertas permanecen adheridas a la planta por un tiempo largo después de la muerte del árbol (Figura 3) (Silva *et al.*, 2004; Engelbrecht *et al.*, 2007). Este hongo no ha sido reportado afectando frutos; sin embargo, en Nigeria, Umana *et al.* (2014) reportaron a la especie *Ceratocystis paradoxa* infectando frutos de cacao. De acuerdo con Engelbrecht *et al.* (2007), la marchitez por *C. cacaofunesta* está resurgiendo como enfermedad importante, debido al movimiento de material clonal en los programas de reproducción de cacao, dado que este patógeno puede diseminarse eficientemente a través de esquejes. A pesar de la importancia de este patógeno, en México no existe evaluación de su incidencia y severidad en plantaciones de cacao, ni de los factores que favorecen la enfermedad.

En el caso de *C. gloeosporioides* (Ascomycota: Sordariomycetes) (Figura 4), este ha sido reportado como el agente

causal de la antracnosis en flores, frutos, hojas y brotes tiernos de *T. cacao* (Phillips-Mora y Cerda-Bustillos, 2009). Este hongo fue descrito por primera vez atacando a *T. cacao* en el año 1905 en las colonias francesas de África y está presente en todas las zonas productoras de cacao en el mundo (Reyes y Capriles, 2000). Este hongo induce manchas foliares color café extendidas desde el ápice hasta el peciolo de las hojas; manchas necróticas dispersas rodeadas de un halo clorótico, manchas necróticas secas, manchas necróticas húmedas en ramas, manchas necróticas en flores, manchas café hundidas en frutos (Figura 4) (Phillips-Mora y Cerda-Bustillos, 2009). En plantas de vivero, *C. gloeosporioides* causa lesiones similares y defoliación, así como lesiones hundidas en el tallo (Phillips-Mora y Cerda-Bustillos, 2009). De acuerdo con Martínez-de la Parte y Pérez-Vicente (2015), *C. gloeosporioides* es un patógeno importante en el cultivo de cacao en Cuba, y se ha encontrado atacando principalmente hojas y en menor grado a frutos. Por otro lado, Aoudou y Second (2017) reportaron predominancia de este patógeno en frutos de cacao en Camerún. De acuerdo con Phillips-Mora y Cerda-Bustillos (2009), en Costa Rica, el principal daño por *C. gloeosporioides* es en las hojas, lo cual provoca defoliación; esto estimula la emisión de ramas nuevas, las cuales también son infectadas, dando finalmente el síntoma de escobas pequeñas. En México, este patógeno ha sido confirmado atacando a *T. cacao* en Chiapas (Hernández-Gómez *et al.*, 2015); sin embargo, no se ha evaluado su incidencia en los distintos órganos que afecta.

Fusarium descemcellulare (Ascomycota: Sordariomycetes) (Figura 5) fue otra especie asociada a patologías de *T. cacao* en Tabasco. Este hongo se ha reportado como el causante del crecimiento de bubas o agallas en los cojinetes florales del árbol de cacao. De acuerdo con Wood y Lass (1985), esta patología se reportó por primera vez en Guyana en 1905; posteriormente se reportó en Nicaragua, Costa Rica Colombia, Papúa Nueva Guinea, Venezuela, y actualmente se encuentra distribuida en casi todos los países productores de cacao del mundo (Reyes y Capriles, 2000). Este hongo induce tumores y desorganización meristemática que afecta principalmente los cojines florales y causa disminución de la producción de frutos (Reyes y Capriles, 2000). En caso de ataques muy severos, los cojines florales no muestran formación de frutos (Enríquez 2010). Los árboles afectados por este hongo pueden presentar 60 % de pérdidas de la producción, tornarse improductivos, y constituirse en fuente de infección (Enríquez, 1985; Parra *et al.*, 2009). Al respecto, Moya y Borbón (2015) reportaron una incidencia del 86 % con severidad alta en plantaciones de cacao en República Dominicana. Estos autores mencionaron que las bubas causadas por *F. descemcellulare* pueden ser de puntos verdes, floral, abanico, perilla, lobular y disco; sin embargo, en este estudio sólo se encontraron bubas de puntos verdes, las cuales consistieron en tumoraciones globosas formadas por agrupamiento de yemas verdes, compactas, caedizas, con aspecto de coliflor, que se unen a la planta por un pedúnculo central corto y leñoso (Figura 5). La incidencia y severidad de esta enfermedad no se ha evaluado en México.

Otro de los hongos asociados a patologías de *T. cacao* en Tabasco fue *C. atrovirens* (Ascomycota: Dothideomycetes) (Figura 6). Este hongo fue aislado de manchas necróticas en frutos maduros (Figura 6). Aunque este es el primer reporte de *Cophinforma atrovirens* asociado a patologías de *T. cacao* en México, Mohali-Castillo y Stewart (2017) ya habían documentado su asociación con la antracnosis del fruto de cacao en el estado de Mérida, Venezuela. Además, *C. atrovirens* ha sido reportado en Brasil como el agente causal de la pudrición del tallo y la muerte regresiva del marañón (*Anacardium occidentale*) (Cardoso *et al.*, 2019). En el sur de China, se ha identificado a *C. atrovirens* como el agente causal de cancro del tallo y tizón de la rama en plantaciones de eucalipto (Zhu *et al.*, 2018). Dado estos antecedentes, es importante evaluar la patogenicidad e incidencia de *C. atrovirens* en *T. cacao* en México.

Otra de las especies fúngicas encontradas fue *Phytophthora capsici* (Oomycota: Oomycetes) (Figura 7). Este pseudohongo ha sido reportado como el agente causal de la mancha negra del cacao (MNC) en México, particularmente en Tabasco y Chiapas (Ortiz-García, 1996; Hernández-Gómez *et al.*, 2016). La enfermedad provocada por *P. capsici* es actualmente la segunda enfermedad más destructiva del cacao en el sureste de México; con pérdidas de hasta el 25 % en la producción de frutos (Torres-de la Cruz *et al.*, 2023). En otros países se han reportado incidencias de hasta el 70 % (Ndoumbe-Nkeng *et al.*, 2009); sin embargo, en cada país donde se cultiva *T. cacao*, la MNC es causada por diferentes especies de *Phytophthora*. En América latina y el Caribe se ha reportado a *P. capsici*, *P. parasitica* y *P. palmivora*, *P. tropicalis* y *P. theobromicola* (Ortiz-García, 1991; Bahía *et al.*, 2015; Decloquement *et al.*, 2021; Aragaky y Uchida, 2021). De acuerdo con Matos *et al.* (2011), *P. megakarya* es la especie más agresiva en los campos de cacao en África; sin embargo, no se ha reportado la presencia de esta especie atacando a *T. cacao* en el Continente Americano. *Phytophthora capsici* induce manchas necróticas en tejido foliar y en frutos. El daño más frecuente es en el fruto, con manchas circulares de borde regular, de color café oscuro, que se extienden por la superficie hasta cubrir totalmente la mazorca y los granos (Figura 7 A, B). Un estudio de la situación actual del género *Phytophthora* en *T. cacao* en México es necesaria.

CONCLUSIONES

En el presente trabajo se identificaron siete especies fúngicas asociadas a patologías de *T. cacao* en Tabasco, México, donde la especie con mayor abundancia fue *C. gloeosporioides*, seguido de *M. roreri* y *P. capsici*. *Cophinforma atrovirens* se reporta por primera vez asociada a *T. cacao* en México. Los resultados de este trabajo demuestran la riqueza de especies fúngicas que pueden encontrarse asociadas a patologías de *T. cacao* en Tabasco, México; aportando también al conocimiento de la biodiversidad. Los resultados de este estudio proveen referencias para investigaciones futuras relacionadas con patogenicidad, incidencia y severidad de los hongos presentes en el cultivo del cacao en México.

CONFLICTOS DE INTERES

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

REFERENCIAS

- Acosta-Pérez, J.A., Ortiz-García, C.F., Zaldívar-Cruz, J.M., Rodríguez-Cuevas, M., Bautista-Muñoz, C.C. y Castillo-Aguilar, C.C. 2012. Selección de patrones de cítricos tolerantes al virus de la tristeza de los cítricos (VTC) con resistencia a la gomosis de los cítricos en la sabana de Huimanguillo. Tabasco, México. Universidad y Ciencia. 283: 245-258.
- Aoudou, Y. y Second Z.M.A. 2017. Mycoflora associated with cocoa (*Theobroma cacao*) pods in Cameroon and antifungal effect of plant extracts. *International Journal of Environment, Agriculture and Biotechnology*. 2: 112-117.
- Antolinez-Sandoval, E.Y., Almanza-Merchán, P.J., Baraona-Rodríguez, A.F., Polanco-Díaz, E. y Serrano-Cely, P.A. 2020. Estado actual de la cacaocultura: una revisión de sus principales limitantes. *Ciencia y Agricultura*, 17: 1-11.
- Baker, C.J., Harrington, T.C., Krauss, U. y Alfenas A.C. 2003. Genetic variability and host specialization in the Latin American clade of *Ceratocystis fimbriata*. *Phytopathology*. 93: 1274-1284.
- Cardoso, J., Fonseca, W., Pinto, V.F., Ootani, M., Araújo, F., Brasil, S. y Mesquita, A. 2019. First report of *Cophinforma atrovirens* causing stem rot and dieback of cashew plants in Brazil. *Plant Disease*. 103: 1772-1772.
- Córdova-Ávalos, V., Sánchez-Hernández, M., Estrella-Chulím, N.G., Macías-Layalle, A., Sandoval-Castro, E. y Ortiz-García, C.F. 2001. Factores que afectan la producción de Cacao (*Theobroma cacao* L.) en el ejido Francisco I. Madero del Plan Chontalpa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia* 17:93-100.
- De la Cruz-Pérez, A., Pérez-de la Cruz, M., Sánchez-Soto, S. y Torres-de la Cruz, M. 2015. Fluctuación poblacional de arañas (Araneae: Tetragnathidae, Pholcidae) en el agroecosistema cacao en Tabasco, México. *Revista Colombiana de Entomología*. 41: 139-146.
- Engelbrecht, C.J., y Harrington, T.C. 2005. Intersterility, morphology and taxonomy of *Ceratocystis fimbriata* on sweet potato, cacao and sycamore. *Mycologia*. 97: 57-69.
- Engelbrecht, C.J., Harrington, T.C. y Alfenas, A. 2007. *Ceratocystis* wilt of cacao—a disease of increasing importance. *Phytopathology*. 97: 1648-1649.
- Estrada, V.M.N., Vélez, A.P.E. y López, N.J.C. 1997. Estandarización de una metodología para obtener cultivos monoespóricos del hongo *Beauveria bassiana*. *Cenicafé*. 1: 59-65.
- Greenberg, R., Bichier, P. y Cruz Angón, A. 2000. The conservation value for birds of cacao plantations with diverse planted shade in Tabasco, Mexico. *Animal Conservation*. 3: 105-112.
- Heredia-Abarca, G.P. 1999. Diversidad y sucesión de los hyphomycetes de la superficie de las hojas en descomposición de tres especies arbóreas dominantes en un bosque mesófilo de montaña en el centro de Veracruz. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Hidalgo, E., Bateman, R.P., Krauss, U., ten Hoopen, M. y Martínez, A. 2003. A field investigation into delivery systems for agents to control *Moniliophthora roreri*. *European Journal of Plant Pathology*. 109: 953-961.

- Huda-Shakirah, A.R., Mohamed-Nor, N.M.I., Zakaria, L., Leong, Y.H. y Mohd, M.H. 2022. *Lasiodiplodia theobromae* as a causal pathogen of leaf blight, stem canker, and pod rot of *Theobroma cacao* in Malaysia. *Scientific reports*. 12: 8966.
- Humber, R. 1997. Fungi: identification. En *Manual of techniques insect pathology*. L., Lacey (ed.), pp 153-185. Academic press, New York.
- Ibarra, A.C., Arriaga, S. y Estrada, A. 2001. Avifauna asociada a dos cacaotales tradicionales en la región de la Chontalpa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia* 34: 101-112.
- Kannan, C., Karthik, M. y Priya, K. 2010. *Lasiodiplodia theobromae* causes a damaging dieback of cocoa in India. *Plant Pathology*. 59: 410-410.
- Kroon, L.P.N.M., Brouwer, H., de Cock, A.W.A.M. y Govers, F. 2012. The genus *Phytophthora*. *Phytopathology*. 102: 348-364.
- Leandro-Muñoz, M.E., Tixier, P., Germon, A., Rakotobe, V., Phillips-Mora, W., Maximova, S. y Avelino, J. 2017. Effects of microclimatic variables on the symptoms and signs onset of *Moniliophthora roreri*, causal agent of *Moniliophthora* pod rot in cacao. *Plos One* 12: e0184638.
- Leslie, J.F. y Summerell, B.A. 2006. *The Fusarium Laboratory Manual*. Blackwell Publishing Profesional. New York, USA.
- López-Andrade, P.A., Delgado-Nuñez, V.H., Azpeitia-Morales, A. 1996. El cacao *Theobroma cacao* L. en Tabasco. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. México.
- Martínez-de la Parte, E. y Pérez-Vicente, L. 2015. Incidencia de enfermedades fúngicas en plantaciones de cacao de las provincias orientales de Cuba. *Revista de Protección Vegetal*. 30: 87-96.
- Martínez-López, A.A., Candia-Alor, C.D.R., Flores-Lázaro, C., Bolívar-Arriaga, N.K., Aldana-Rodríguez, J. y Hernández-de la Cruz, R. 2014. Herpetofauna en un cacaotal en la ranchería Huimango 1a sección, Cunduacán, Tabasco. *Kukulka*. 17:35-41.
- Magurran, A.E. 1991. *Ecological diversity and its measurement*. Chapman and Hall. London.
- Matos, Y., Peteira, B., Matos, G., de Cock, C., Hubeaux, D. y Lambert, W. 2011. Prueba de apareamiento en 90 aislamientos de *Phytophthora*, provenientes de frutos enfermos de cacao (*Theobroma cacao* Lin.) en el municipio de Baracoa, provincia Guantánamo, Cuba. *Revista Protección Vegetal*. 26: 198-199.
- Mbenoun, M., Zeutsa, E., Samuels, G.J., Amougou, F. y Nyasse, S. 2008. Dieback due to *Lasiodiplodia theobromae*, a new constraint to cocoa production in Cameroon. *Plant Pathology*. 57: 381.
- Moya, J. y Borbón, J. 2015. Situación de la buba (*Albonectria rigidiuscula* = *Fusarium decemcellulare*) del cacao (*Theobroma cacao* L.) en fincas de San Francisco de Macorís, República Dominicana. *Revista APF*. 4: 17-30.
- Muñoz, D., Estrada, A. y Naranjo, E. 2005. Monos aulladores (*Alouatta palliata*) en una plantación de cacao (*Theobroma cacao*) en Tabasco, México: Aspectos de la ecología alimentaria. *Universidad y Ciencia*. 2: 35-44.
- Ndoumbe-Nkeng M., Efombagn, M.I.B., Nyassé, S., Nyemb, E., Sache, I. y Cilas, C. 2009. Relationships between cocoa *Phytophthora* pod rot disease and climatic variables in Cameroon. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 31: 309-320.
- Ortiz, G.C.F. 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 Fisiología Vegetal – CNRS. Toulouse, Francia.
- Oporto, S., Arriaga-Weiss, S.L., y Castro-Luna, A.A. 2015. Diversidad y composición de murciélagos frugívoros en bosques secundarios de Tabasco, México. *Revista mexicana de biodiversidad*. 86. 431-439.
- Parra, D. 2009. Avances en las investigaciones venezolanas sobre enfermedades del cacao. *Revista de Estudios Transdisciplinarios*. 1: 56-75.
- Pérez-de la Cruz, M., Equihua-Martínez, A., Romero-Nápoles, J., Sánchez-Soto, S., García-López, E. y Bravo-Mojica, H. 2009. Escoltídeos (Coleoptera: Scolytidae) asociados al agroecosistema cacao en Tabasco, México. *Neotropical Entomology*. 38: 1-8.
- Phillips-Mora, W., Coutiño, A., Ortiz, C.F., López, A.P., Hernández, J. y Aime, M.C. 2006. First report of *Moniliophthora roreri* causing frosty pod rot (moniliasis disease) of cocoa in Mexico. *Plant Pathology*. 55: 584.
- Phillips-Mora, W. y Cerda-Bustillo, R. 2009. Catálogo: enfermedades del cacao en Centroamérica. Serie Técnica. Manual Técnico. CATIE. Turrialba, Costa Rica.
- Phillips, A.J., Alves, A., Abdollahzadeh, J., Slippers, B., Wingfield, M.J., Groenewald, J.Z. y Crous, P.W. 2013. The Botryosphaeriaceae: genera and species known from culture. *Studies in mycology* 76: 51-167.
- Reyes, H. y Capriles, L. 2000. El cacao en Venezuela. Moderna tecnología para su cultivo. El rey. Caracas, Venezuela.
- Rice, R.A. y Greenberg, R. 2000. Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio* 3:167-176.
- Rodríguez-Gálvez, E., Guerrero, P., Barradas, C., Crous, P.W. y Alves, A. 2017. Phylogeny and pathogenicity of *Lasiodiplodia* species associated with dieback of mango in Peru. *Fungal Biology*. 121. 452-465.
- Samson, R.A. 1981. Identification the entomopatogenic deuteromycetes. En *Microbial Control of Pests and Plants Diseases*. H. D. Burges (ed.), pp. 93 -106. Academic press, Londres.
- Silva, S.D.V.M., Paim, M.C. y Castro, W.M. 2004. Cacao "Jaca" resistente a *Ceratocystis fimbriata* na região cacauera da Bahia, Brasil. *Fitopatologia Brasileira*. 29: 538-540.
- Silva, S.D.V.M., Mandarino, E.P., Damaceno, V.O. y Santos-Filho, L.P. 2007. Reação de genótipos de cacaueros a isolados de *Ceratocystis cacaofunesta*. *Fitopatologia Brasileira*. 32: 504-506.
- SIAP, Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. 2023. Avances de siembras y cosechas de cultivos perennes por estado en México 2022. Secretaría de Agricultura, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Ciudad de México. http://infosiap.siap.gob.mx:8080/agricola_siap_gobmx/AvanceNacionalCultivo.do (agosto 2023).
- Stackebrandt, E. y Goebel, B.M. 1994. Taxonomic note: A place for DNA-DNA reassociation and 16S rRNA sequence analysis in the present species definition in bacteriology. *International Journal of Systematic Bacteriology*. 44: 846-849.
- Tadeo-Sánchez, J.M. y Tolentino-Martínez, J.M. 2020. El cacao Grijalva de Tabasco: dinámicas socio territoriales en torno a su producción. *Estudios Sociales. Revista de Alimentación Contemporánea y Desarrollo Regional*. 30: e201002.
- Torres-de la Cruz, M., Mora-Aguilera, G., Ortiz-García, C.F., de la Cruz-Pérez, A. y Gaspar-Génico, J.A. 2020. Flujos productivos determinan la estructura epidémica de la moniliasis del cacao en el sureste de México. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 43: 421-431.

- Torres-de la Cruz, M. y Ortiz-García, C.F. 2019. El agroecosistema cacao y su función en la conservación de la biodiversidad en Tabasco. En: La biodiversidad en Tabasco. Estudio de Estado, Vol. III. A. Cruz-Angón, J. Cruz-Medina, J. Valero-Padilla, F.P. Rodríguez-Reinaga, E.D. Melgarejo, E. E. Mata-Zayas y D.J. Palma-López (ed.). pp. 308-312. CONABIO, México.
- Torres-de la Cruz, M., Mora-Aguilera, G., Ortiz-García, C.F., Gaspar-Génico, J.A., Pérez-de la Cruz, M. y 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: 26-44.
- Umana, E.J., Ishoro, A.P., Okey, E.N., Akpan, J.B. y Effiong, P.F. 2014. Mycoflora associated with cocoa (*Theobroma cacao*) pods obtained in the field and their effects on seed nutritional contents. Journal of Agricultural and Crop Research. 2: 236-241.
- Weir, B.S., Johnston, P.R. y Damm, U. 2012. The *Colletotrichum gloeosporioides* species complex. Studies in Mycology. 73: 115-180.
- White, T., Bruns, T., Lee, S. y Taylor, J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. En PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications. M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Shinsky y T.J. White (ed.), pp. 315-322. Academic Press. San Diego.
- Zhu, H.Y., Tian, C.M y Fan, X.L. 2018. Studies of botryosphaeralean fungi associated with canker and dieback of tree hosts in Dongling Mountain of China. Phytotaxa. 348: 063-076.