



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

**Respuesta bioquímica asociada a la
defensa del aguacate *Persea
americana* Mill. Frente a *Phytophthora
cinnamomi* Rands**

Oscar Julián Muñoz Rivera

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Palmira, Colombia

2017

Respuesta bioquímica asociada a la defensa del aguacate *Persea americana Mill* frente a *Phytophthora cinnamomi* Rands

Oscar Julián Muñoz Rivera

Tesis de investigación presentada como requisito parcial para optar al título de:
Doctor en Ciencias Agropecuarias

Directores:

Antoni Rueda Lorza Químico PhD.

Jaime Eduardo Muñoz Flórez I.A. Esp. PhD

Línea de Investigación:

Mejoramiento Genético Vegetal

Diversidad Biológica

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agropecuarias

Palmira, Colombia

2017

Dedicatoria

A Dios ya que me dio inteligencia para el desarrollo de este trabajo, y sabiduría para enfrentar los momentos difíciles

A mis padres y a Hector quienes siempre me infundieron valor y responsabilidad.

A mi esposa María Trinidad e hijos Julián David y Mariana quienes han sido mi apoyo incondicional, mis amores, el motivo de mi esfuerzo y mi principal motivación.

A mí cuñada Liliana quien creyó en mí, me llevó en sus oraciones y me apoyó incondicionalmente.

A mis hermanos Paholo y Mauricio, mi cuñado Carlos y demás familiares,

Y a todas las personas que de una u otra forma me brindaron su respaldo.

Agradecimientos

El autor expresa sus agradecimientos a:

Al doctor Ever antony Rueda Lorza director de mi trabajo, quien me apoyó en todo sentido, me brindo conocimiento científico, y fue el pilar para el desarrollo de esta investigación.

Al doctor John Mendez director del grupo de investigación en productos naturales (GIPRONUT) de la Universidad del Tolima por todo su apoyo, técnico-científico.

Al Doctor Jaime Eduardo Muñoz director, quien me brindó apoyo, aporte científico, y calidad humana como eje principal para el desarrollo del conocimiento.

Al Doctor Carlos pelaez y su grupo de investigaciones de estudios moleculares

A la Ms.C Paula Rugeles del laboratorio de biología molecular de la Unlveridad Nacional de Colombia sede Palmira por su apoyo técnico, logístico y administrativo.

Al Dr. Raúl Savedra por su aporte en el proyecto sobre el conocimiento del aguacate.

A los doctores Walter Murillo, y Obeimar Barbosa por sus aportes en el conocimiento de la materia.

A la gerente Yaneth Ortiz del Instituto Colombiano agropecuario (ICA) sede Palmira, quien me facilito las instalaciones para el establecimiento de los ensayos.

A Edinson Castillo, a Rubén Rojas, por su apoyo en el desarrollo del trabajo.

Al grupo LASEREX de la Universidad el Tolima.

A las Universidades Nacional, del Tolima, Antioquía y Gobernación de Antioquía por ser facilitadoras del proceso.

Resume

El aguacate (*Persea americana* Mill.), es una fruta de alto valor nutritivo y medicinal, cuya explotación comercial se realiza en regiones tanto tropicales como subtropicales. En Colombia se ha producido un incremento de la producción de aguacate, debido a la oferta ambiental y a la demanda del producto en el mercado internacional. Sin embargo -con el aumento de la producción se presentan problemas fitosanitarios que impactan directamente sobre la calidad de los frutos y la sanidad del cultivo.

Una de las aproximaciones más importante dirigida hacia al control de la enfermedad, ha sido la búsqueda de portainjertos resistentes o tolerantes a la enfermedad. En este sentido, en la actualidad se cuentan con materiales como el Duke 7, por presentar una reconocida tolerancia al oomiceto. La búsqueda de nuevos portainjertos dirigida a ampliar la base genética y las fuentes de resistencia se plantea como una alternativa que minimice los riesgos de que rompa la resistencia por parte del patógeno.

En este trabajo se estudiaron las respuestas bioquímicas asociadas a la defensa durante la interacción con *Phytophthora cinnamomi* Rands como fundamento para comprender aspectos de la inmunidad innata e inducida en aguacate. Para ello se determinó el balance hormonal asociado a la defensa, respuestas del metabolismo oxidativo y la biosíntesis de pared celular mediante ensayos de infección con *Phytophrhora cinnamomi* Rands, sobre materiales clonados de aguacate Hass y Duke 7, reportados como susceptible y tolerante respectivamente frente al patógeno. Se realizaron muestreos cinéticos a las 0, 3, 24, 48 y 120 horas después de la infección, para el posterior análisis de los contenidos de las fitohormonas

ácido jasmonico, ácido salicilico, los compuestos de la ruta fenilpropanoide, ácido cafeico y ácido ferúlico, mediante cromatografía líquida acoplada a espectrometría de masas RP-UPLC-MS² TQD.

Igualmente, a las muestras se les analizaron las actividades enzimáticas polifenoxidasas, superóxido dismutasa, ascorbato peroxidasa, así como el contenido de polifenoles totales, capacidad atrapadora de radicales libres y el contenido de lignina. Los datos bioquímicos fueron correlacionados con el área bajo la curva del progreso de la enfermedad (ABCPE), de los dos genotipos. Los análisis mostraron diferencias estadísticamente significativas entre los genotipos, con respecto a los contenidos y picos de producción de la fitohormona ácido jasmonico, respecto al genotipo susceptible Hass. Los análisis del metabolismo oxidativo, mostraron mayores actividades enzimáticas superóxido dismutasa en Hass y mayor actividad ascorbato peroxidasa en Duke 7, así como una mayor capacidad atrapadora de radicales libres de manera innata, debida a metabolitos secundarios de tipo fenólico para este genotipo. Con relación a las variables asociadas a biosíntesis de pared celular, los resultados mostraron que el genotipo Duke 7, activa la producción de compuestos de la ruta fenilpropanoide, mediante la producción del ácido ferúlico, el incremento de la actividad enzimática polifenol oxidasa, y la subsecuente biosíntesis de lignina. En el presente trabajo de tesis se discuten los resultados y se propone un modelo bioquímico de interacción compatible e incompatible de *P. cinnamomi* con los genotipos de aguacate Hass y Duke 7 respectivamente. Se concluye que existen marcadores bioquímicos asociados a la resistencia frente *Phytophthora cinnamomi* Rands en aguacate Duke 7 y que podrán ser tenidos en cuenta, para posteriores trabajos de premejoramiento en aguacate.

Palabras clave: Fitohormonas, Fenilpropanoide, Biosíntesis, Capacidad atrapadora de radicales libres, Metabolismo oxidativo.

Abstract

The avocado (*Persea americana* Mill.), is a fruit of high nutritional and medicinal value, whose commercial exploitation is carried out in both tropical and subtropical regions. In Colombia there has been an increase in avocado production, due to the environmental offer and the demand of the product in the international market. However, with the increase in production there are phytosanitary problems that have a direct impact on the quality of the fruits and the health of the crop.

One of the most important approaches aimed at controlling the disease has been the search for rootstock resistant or tolerant to the disease. In this sense, currently there are materials such as the Duke 7, for presenting a recognized tolerance to the Oomycete. The search for new rootstocks aimed at broadening the genetic base and the sources of resistance is proposed as an alternative that minimizes the risks of breaking the resistance on the part of the pathogen.

In this work we studied the biochemical responses associated with defense during the interaction with *Phytophthora cinnamomi* Rands as a basis to understand aspects of innate and induced immunity in avocado. To this end, the hormonal balance associated with defense, oxidative metabolism responses and cell wall biosynthesis were determined through infection tests with *Phytophthora cinnamomi* Rands, on clones of Hass and Duke 7 avocado, reported as susceptible and tolerant, respectively, against the pathogen. . Kinetic samplings were carried out at 0, 3, 24, 48 and 120 hours after infection, for the subsequent analysis of the phytohormon content of jasmonic acid, salicylic acid, the compounds of the phenylpropanoid route, caffeic acid and ferulic acid, by liquid chromatography coupled to mass spectrometry RP-UPLC-MS2 TQD.

Likewise, the enzymatic activities of polyphenoloxidase, superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, as well as the content of total polyphenols, free radical scavenging capacity and lignin content were analyzed. The biochemical data were correlated with the area under the disease progress curve (ABCPE), of the two genotypes. The analyzes showed statistically significant differences between the genotypes, with respect to the contents and production peaks of the phytohormone jasmonic acid, with respect to the Hass susceptible genotype. The analysis of the oxidative metabolism showed higher enzymatic activities superoxide dismutase in Hass and higher ascorbate peroxidase activity in Duke 7, as well as a higher capacity to trap free radicals in an innate manner, due to secondary metabolites of phenolic type for this genotype. Regarding the variables associated with cell wall biosynthesis, the results showed that the Duke 7 genotype activates the production of compounds of the phenylpropanoid pathway, through the production of ferulic acid, the increase of the enzymatic activity polyphenol oxidase, and the subsequent biosynthesis of lignin. In the present work of the thesis the results are discussed and a biochemical model of compatible and incompatible interaction of *P. cinnamomi* with avocado genotypes Hass and Duke 7 respectively is proposed. It is concluded that there are biochemical markers associated with resistance against *Phytophthora cinnamomi* Rands in avocado Duke 7 and that could be taken into account, for further pre-improvement work in avocado.

Keywords: Phytohormones, Phenylpropanoid, Biosynthesis, Free radical scavenging capacity, Oxidative metabolism.

Contenido

	Pág.
Resume	IX
Lista de figuras	XVI
Lista de tablas	18
Introducción	19
Objetivo General	21
Objetivos específicos.....	21
1 Marco teórico.....	23
1.1 Generalidades sobre el aguacate y su relación con <i>phytophthora cinnamomi</i> Rands	23
1.1.1 Oomicetos y <i>Phytophthora cinnamomi</i> Rands	25
1.2 Resistencia en aguacate.....	27
1.3 Respuestas de defensa de las plantas.....	29
1.3.1 Hormonas asociadas a la defensa	29
1.4 Interacción planta patógeno.....	33
1.5 Mecanismos de defensa de las plantas	34
1.6 Respuesta sistémica de defensa de las plantas	35
1.6.1 Especies reactivas de oxígeno (ROS).....	36
1.7 Sistema Superóxido dismutasa	41
1.7.1 Ascorbato peroxidasa (APX)	42
1.8 Biosíntesis de pared.....	43
1.8.1 Polifenol oxidasa (PPO).....	47
1.8.2 Análisis estadístico	48
2 Metodología	49
2.1 Ensayos de inducción <i>P. cinnamomi</i> , sobre Duke 7	49
2.2 Ensayos de virulencia sobre los dos genotipos	50
2.2.1 Cuantificación de fitohormonas y compuestos de la ruta fenilpropanoide ..	50
2.2.2 Análisis de la actividad Polifenol oxidasa.....	51
2.2.3 Evaluación del contenido de polifenoles totales	51
2.2.4 Actividad Superóxido dismutasa (SOD).....	52

2.2.5	Ascorbato peroxidasa (APX)	53
2.2.6	Evaluación de la capacidad atrapadora de radicales libres.....	53
3	Resultados y Discusión.....	55
3.1	Área bajo la curva de progreso de la enfermedad	55
3.2	Producción de ácido jasmonico y ácido salicilico	56
3.3	Evaluacion de respuestas asociadas a estrés oxidativo	59
3.3.1	Evaluacion de la actividad SOD	59
3.4	Evaluacion de la actividad APX	61
3.4.1	Capacidad atrapadora de radicales libres.....	62
3.4.2	Respuestas asociadas a biosíntesis de pared celular	65
3.4.3	Biosíntesis de fenilpropanoides.....	66
3.4.4	Biosíntesis de lignina	68
4	Conclusiones y recomendaciones.....	73
4.1	Conclusiones.....	73
4.2	Recomendaciones	74
A.	Anexo: Análisis de varianza y prueba de comparación de medias de la producción de ácido jasmonico en el genotipo Duke 7.....	77
B.	Anexo: Análisis de varianza y prueba de comparación de medias de la producción de ácido jasmonico en el genotipo Hass.....	79
C.	Anexo: Análisis de varianza de la producción de ácido salicílico en el genotipo Duke 7	81
D.	Anexo: Análisis de varianza de la producción de ácido salicílico en el genotipo Hass	83
E.	Anexo: Análisis de regresión lineal para la actividad enzimática ascorbato peroxidasa para el genotipo Duke 7 tratado y su testigo sin tratar	85
F.	Anexo: Análisis de regresión lineal para la actividad enzimática ascorbato peroxidasa (APX) para el genotipo Hass tratado y su testigo sin tratar	87
G.	Anexo: Análisis de varianza de la producción de ácido salicílico en el genotipo Hass	89
H.	Anexo: Comparación de medias de dos muestras del contenido de polifenoles totales de los testigos sin tratar de los genotipos Duke 7 y Hass	91
I.	Anexo: Análisis de varianza de la capacidad atrapadora de radicales libres para los genotipos Duke 7 y Hass y sus testigos no tratados	93

J. Anexo: Comparación de dos medias de las capacidades atrapadora de radicales libres de los testigos sin tratar de los genotipos Duke 7 y Hass	95
K. Anexo: Análisis de varianza y prueba de comparación de medias para la actividad enzimática superóxido dismutasa (SOD) de los genotipos Duke 7 y Hass tratados y sus testigos	97
L. Anexo: Análisis de varianza y prueba de comparación de medias de la concentración de ácido cafeico del genotipo Hass tratado y su testigo no tratado	99
M. Anexo: Análisis de varianza y prueba de comparación de medias de la concentración de ácido cafeico del genotipo Duke 7 tratado y su testigo no tratado	101
N. Anexo: Comparación de medias de dos muestras del contenido de ácido cafeico de los testigos sin tratar de los genotipos Duke 7 y Hass	103
O. Anexo: Análisis de varianza y prueba de comparación de medias de la concentración de ácido ferulico del genotipo Hass tratado y su testigo no tratado	105
P. Anexo: Análisis de varianza y prueba de comparación de medias de la concentración de ácido ferulico del genotipo Duke 7 tratado y su testigo no tratado	107
Q. Anexo: Comparación de medias de dos muestras del contenido de ácido ferulico de los testigos sin tratar de los genotipos Duke 7 y Hass	109
R. Anexo: Regresión lineal simple de la concentración de la actividad enzimática polifenol oxidasa (PPO) del genotipo Duke 7 tratado y sus testigos no tratado	111
S. Anexo: Regresión lineal simple de la concentración de la actividad enzimática polifenol oxidasa (PPO) del genotipo Hass y su testigo no tratado	113
T. Anexo: Análisis de varianza y prueba de comparación de medias de la concentración lignina de los genotipos Duke 7 y Hass	115
Bibliografía	117

Lista de figuras

	Pág.
Figura 1-1. Biosíntesis del ácido jasmónico: inicia con la liberación del alfa-linolénico de los lípidos de la membrana a través de la fosfolipasa A1 .Posteriormente la lipoxigenasa(LOX) oxigena el ácido alfa –linolénico y forma el ácido 13 (S) -hidroxi linolénico (13-HPOT), luego es Convertido en ácido 12-oxo-fitodienoico (OPDA) por aleno-óxido sintasa (AOS) y Aleno óxido ciclasa (AOC).Luego el ácido jasmónico (JA) es obtenido de la síntesis de OPDA en tres beta-oxidaciones , y se obtiene el metil- Jasmonato (MeJA) por JA carboxil metil transferasa (JMT) (Cheong y Do Choi,2003).	30
Figura 1-2. Ruta biosintética de JA y otras oxilipinas y su mediación en la transducción de señales. Fuente: Rueda y Peláez (2006).	30
Figura 1-3. Estructuras químicas de los jasmonatos más importantes presentes en las plantas y hongos, A: glucósido del ácido tuberónico, B: ácido tuberónico, C: ácido cucúrbico; D: ácido jasmónico; E: metiljasmonato; F: ácido 9,10-dihidrojasmónico; I: ácido 11, 12-didehidrojasmónico; J: ácido 11- hidroxi-jasmónico; K: ácido 3-oxo-2(1-hidroxi-2'-pentenil)-ciclopentenil-1-butanoico y L: ácido 3-oxo-2(4-hidroxi-2'-pentenil)-ciclopentenil-1-butanoico.....	36
Figura 1-4. Ciclo de Halliwel-Asada	40
Figura 1-5. Modelo de estabilización de un radical libre por fenoles.....	41
Figura 1-6. Principales pasos de la biosíntesis de ligninas, en la ruta fenil propanoide Fuente (Rueda 2006).	46
Figura 3-1. Cinética de progreso de la enfermedad de los materiales de aguacate Hass y Duke 7, infectados con <i>P. cinnamomi</i> Rands	55
Figura 3-2. Análisis de ácido jasmonico de plántulas de aguacate: (izquierda) cromatograma obtenido de un sistema RP-UPLC-MS2 TQD, de los datos cuantitativos observados de la curva de calibración analizados en el software Masslynx v 4.1 (Waters, Manchester, UK). (Derecha). Curva de calibración con diluciones de ácido jasmonico deuterado (izquierda parte inferior).	56

- Figura 3-3.** Análisis de ácido salicílico de plántulas de aguacate (izquierda) cromatograma obtenido de un sistema RP-UPLC-MS2 TQD, de los datos cuantitativos observados de la curva de calibración analizados en el software Masslynx v 4.1 (Waters, Manchester, UK). (Derecha). Curva de calibración con diluciones de ácido salicílico deuterado (izquierda parte inferior)..... 56
- Figura 3-4.** Concentración de ácido jasmonico de los materiales de aguacate Hass y Duke 7 durante la interacción con *P. cinnamomi* Rands. Las barras de error corresponden a las desviaciones obtenidas de tres ensayos independientes..... 58
- Figura 3-5.** Concentración de ácido salicílico de los materiales de aguacate Hass y Duke 7 durante la interacción con *P. cinnamomi* Rands. Las barras de error corresponden a las desviaciones obtenidas de tres ensayos independientes..... 58
- Figura 3-6.** Actividad enzimática superoxido dismutasa (SOD) de los materiales de aguacate Hass y Duke 7 durante la interacción con *P. cinnamomi* Rands. Las barras de error indican el error estándar obtenidos de 3 ensayos independientes..... 60
- Figura 3-7.** Análisis de ácido cafeíco de plántulas de aguacate (izquierda) cromatograma obtenido de un sistema RP-UPLC-MS2 TQD, de los datos cuantitativos obtenidos de la curva de calibración analizados en el software Masslynx v 4.1 (Waters, Manchester, UK). (Derecha). Curva de calibración obtenida con diluciones de ácido cafeíco deuterado (izquierda parte inferior)..... 65
- Figura 3-8.** Análisis de ácido ferúlico de plántulas de aguacate: (izquierda) cromatograma obtenido de un sistema RP-UPLC-MS2 TQD, de los datos cuantitativos obtenidos de la curva de calibración analizados en el software Masslynx v 4.1 (Waters, Manchester, UK). (Derecha). Curva de calibración obtenida con diluciones de ácido ferúlico deuterado (izquierda parte inferior)..... 66
- Figura 3-9.** Concentración de ácido ferúlico de los materiales de aguacate Hass y Duke 7 durante la interacción con *P. cinnamomi* Rands. Las barras de error corresponden a las desviaciones obtenidas de tres ensayos independientes..... 67
- Figura 3-10.** Concentración de ácido cafeico de los materiales de aguacate Hass y Duke 7 durante la interacción con *P. cinnamomi* Rands. Las barras de error corresponden a las desviaciones obtenidas de tres ensayos independientes..... 67
- Figura 3-11.** Interacción incompatible aguacate Duke 7- *P. cinnamomi* 70
- Figura 3-12.** Interacción compatible aguacate Hass-*P. cinnamomi* 71

Lista de tablas

Pág.

Tabla 3-1. Tabla de análisis de regresión para el testigo de Duke 7	62
--	----

Introducción

El aguacate *Persea americana* Mill., es uno de los cultivos más importantes en el mundo, en los consumidores gracias a su contenido nutricional, “agradable sabor y amplias posibilidades de uso, tanto culinarias como en la industria farmacéutica y cosmética”. (Yabrudy, 2012).

Actualmente la producción mundial de aguacate es de 5.005.488 ton, de las cuales México como primer productor aportó el 29.32% (FAOSTAT, 2017). Colombia en el tercer lugar, participó con 303.340 ton (6.06%). (FAOSTAT, 2017). Esta producción se obtuvo de 68.661. Hass explotadas en 21 departamentos, de los cuales Tolima y Caldas aportaron el 20.6% y el 17.8% respectivamente. Del área establecida en Colombia, el 25% se explota técnicamente con los cultivares Lorena, Choquette, Trinidad, Booth 8, Santana, Reed y Hass, mientras que en el 75% restante se cultivan materiales antillanos con mínimas prácticas agronómicas (Saavedra et al., 2012).

En el país se destaca la región de los Montes de María localizada en los departamentos de Bolívar y Sucre, donde los ecotipos antillanos cebo, leche y manteco, lideraron por décadas, hasta el año 2004, la producción de aguacate en Colombia, para luego, durante el quinquenio 2004 a 2010, (Agronet 2011), disminuir el área en un 50 % y decrecer la producción de 71.962 a 38.252 toneladas; en el mismo periodo, los departamentos del eje cafetero, junto con Tolima y Antioquia presentaron incremento del área, por condiciones ambientales favorables para el desarrollo del cultivar Hass, el cual representa el mayor potencial exportador.

La producción exitosa del aguacate en los países productores del mundo, ha sido limitada por la pudrición radical o tristeza del aguacatero causada por el oomiceto *Phytophthora cinnamomi* Rands), que destruye las raíces de los árboles de todas las variedades, tanto mejoradas como nativas o antillanas en todos sus estados de desarrollo (Zentmyer, 1985;

tamayo 2008). Al respecto, la devastación de cerca del 50 % de los árboles en los montes de María, fue causada por este patógeno (Bengala 2013).

Para contrarestar el problema, los esfuerzos de la investigación en los países productores, se han orientado al conocimiento del patógeno, prácticas culturales, control químico a base de fungicidas, control biológico con agentes biocontroladores, utilización de portainjertos con moderada resistencia a la enfermedad, tales como Duke 7, recolecta de materiales para programas de mejoramiento y control integrado. (Pegg et al., 2007) actualmente la investigación está dando énfasis a la resistencia del hospedero para reducir la pudrición radical causada por *Phytophthora cinnamomi* Rands; al respecto, este trabajo da continuidad a la temática de resistencia mediante la evaluación e identificación de respuestas bioquímicas, asociadas a respuestas de defensa en los cultivares Hass y Duke 7 sometidos a la presión del patógeno en condiciones de laboratorio.

La evaluación de variables asociadas a la defensa como el estrés oxidativo, fitohormonas como ácido salicílico, jasmónico y la biosíntesis de pared celular (compuestos fenólicos), permitirá no solo la identificación de estos marcadores en aguacate como fundamento para la comprensión de la defensa innata en esta especie, sino también, la generación de una herramienta para la evaluación precoz y selección asistida por marcadores bioquímicos de resistencia de material de siembra con alto potencial de rendimiento, tolerancia a enfermedades y estreses ambientales.

Objetivo General

Evaluar las respuestas bioquímicas de los genotipos de aguacate Hass y Duke 7 durante la interacción con *Phytophthora cinnamomi* Rands.

Objetivos específicos

- Determinar el balance de jasmonatos y ácido salicílico como respuesta de defensa en plántulas de aguacate Hass y Duke 7 durante la interacción con *P. cinnamomi* Rands.
- Evaluar las respuestas de estrés oxidativo como defensa en plántulas de aguacate Hass y Duke 7 durante la interacción con *P. cinnamomi* Rands.
- Evaluar la respuesta biosintética defensiva de la pared celular en plantas de aguacate Hass y Duke 7 en la interacción con *P. cinnamomi* Rands.

Bibliografía

- Adie, B.A.T., Perez-Perez, J., Perez-Perez, M. M., Godoy, M., Sanchez-Serrano, J.-J., Schmelz, E. A., & Solano, R. 2007, ABA is an essential signal for plant resistance to pathogens affecting JA biosynthesis and the activation of defense in Arabidopsis, *Plant Cell*, 19, 1665–1681.
- Agrios, G.N. & Beckerman, J. 2011. *Plant Pathology*. New York: Acad. Press. 922 p. 6th ed.
- Álvarez, M. & Espinosa, F. 2004. Jasmonatos y salicilatos: Fitohormonas clave en las reacciones de defensa de las plantas y de comunicación en el ecosistema. En: La ecofisiología vegetal: una ciencia de síntesis. 1ª edición; Thomson editores. España.
- Andrade, H. P.; De León, C.; Espíndola, B. M. C.; Alvarado, R.D.; López, J.A. y García, E. R. 2012. Selección de porta-injertos de aguacate para tolerancia-resistencia a *Phytophthora cinnamomi* Rands. Usando temperaturas controladas. Spanish J. Rural Development. 4:1-8.
- Allan, A. & Fluhr, R. 1997. Two distinct sources of elicited reactive oxygen species in tobacco epidermal cells. *Plant Cell*, 9, 1559-72.
- An, C.F. & Mou, Z.L. 2011. Salicylic acid and its function in plant immunity. *J. Integr. Plant Biol*, 53, 412–428.
- Avdiushko, S.A., Ye, X.S. & Kuc, J. 1993. Detection of several enzymatic activities in leaf prints cucumber plant. *Physiol Mol Plant Pathol*, 42, 441–54.
- Apel, K. & Hirt, H. 2004. Reactive oxygen species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction. *Annu. Rev. Plant Biol*. 55, 373-99
- Azcon-Bieto, J. & Talón, M. 2003. Fundamentos de fisiología vegetal. McGraw-H.
- Campbell, C.L. and Madden, L.V. (1990). Introduction to Plant Disease Epidemiology. John Wiley & Sons, New York-
- Ben-Ya'acov, A. & Michelson, E. 1995. Avocado rootstocks. Horticultural Reviews. John Wiley & Sons, Inc., New York. 17:381-429

- Beers, E.P. & McDowell, J.M. 2001. Regulation and execution of programmed cell death in response to pathogens, stress and developmental cues. *Curr. Opin. Plant Biol.* 4, 561–567.
- Bekker, T.F., Kaiser, C. & Labuschagne, N. 2006. Efficacy of water soluble silicon against *Phytophthora cinnamomi* root rot of avocado: A progress report. South African Avocado Growers' Association Yearbook, 29:58-62.
- Bi, J.L. & Felton, G.W. 1995. Foliar oxidative stress and insect herbivory: primary compounds, secondary metabolites, and reactive oxygen species as components of induced resistance. *J. Chem. Ecol.* 21, 1511–1530.
- Birch PR, Armstrong M, Bos J, Boevink P, Gilroy EM, Taylor RM, et al., 2009. Towards understanding the virulence functions of RXLR effectors of the oomycete plant pathogen *Phytophthora infestans*. *J Exp Bot.* 2009; 60(4):1133±40
- Boatwright, J.L. & Pajerowska-Mukhtar, K. 2013. Salicylic acid: an old hormone up to new tricks. *Mol. Plant Pathol.* 14, 623–634 Horvath, E., Szalai, G., Janda, T., 2007. Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling. *J. Plant Growth Regul.* 26, 290–300.
- Botha, T. & Kotze, J.M. 1989. Exudates of avocado rootstocks and their possible role in resistance to *Phytophthora cinnamomi*. South African Avocado Growers' Association Yearbook, 12, 64-65.
- Bowler, C., Montagu, M.V. & Inze, D. 1992. Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 43, 83–116.
- Browse, J. & Howe, G.A. 2008. New weapons and a rapid response against insect attack. *Plant Physiol.* 146, 832–838.
- Browse, J. 2009. Jasmonate passes muster: a receptor and targets for the defense hormone. *Annu. Rev. Plant Biol.* 60, 183–205.
- Bozkurt, T.O., Schornack, S., Banfield, M.J. & Kamoun, S. 2012. Oomycetes, effectors, and all that jazz. *Curr. Opin. Plant Biol.* 15, 483-492
- Bulone, V., Chanzy, H., Gay, L., Girard, V. & Few M. (1992). Characterization of chitin and chitin synthase from the cellulosic cell wall fungus *Saprolegnia rnonoica*. *Experimental Mycology* 16, 8-2 1.
- Cahill, D.M., Rookes, J.E., Wilson, B.A., Gibson, L. & McDouglas, K.L. 2008 *Phytophthora cinnamomi* and Australia's biodiversity: impacts, predictions and progress towards control. *Aust J Bot.* 56, 279–310
- Cao, S., Zheng, Y., Yang, Z., Tang, S., & Jin, P. 2008a. Control of anthracnose rot and quality deterioration in loquat fruit with methyl jasmonate. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 88, 1598–1602.

- Cao, S., Zheng, Y., Yang, Z., Tang, S., Jin, P., Wang, K., & Wang, X. 2008b. Effect of methyl jasmonate on inhibition of *Colletotrichum acutatum* infection in loquat fruit and the possible mechanisms. *Postharvest Biology and Technology*, 49, 301–307.
- Cao, S., Zheng, Y., Wang, K., Jin, P. & Rui, H. 2009. Methyl jasmonate reduces chilling injury and enhances antioxidant enzyme activity in postharvest loquat fruit. *Food Chem*, 115, 1458–1463.
- Concellon, A., Anon, M. C., & Chaves, A. R. (2004). Characterization and changes in polyphenol oxidase from eggplant fruit (*Solanum melongena* L.) during storage at low temperature. *Food Chemistry*, 88, 17–24.
- Creelman, R.A. & Mulpuri, R. 2002. The oxylipin pathway in Arabidopsis. *The Arabidopsis Book* 1. *American Society of Plant Biologists* doi: <http://dx.doi.org/10.1199/tab.0012>.
- Corbin, D.R., Sauer, N. & Lamb, C.J. 1987. Differential regulation of a hydroxyproline - rich glycoprotein gene family in wounded and infected plants. *Mol. Cell Biol.* 7, 4337–4344.
- Chanjirakul, K., Wang, S.Y., Wang, C.Y. & Siriphanich, J. 2006. Effect of natural volatile compounds on antioxidant capacity and antioxidant enzymes in raspberries. *Postharvest Biol. Technol.* 40, 106–115.
- Cheeseman, J. 2007. Hydrogen peroxide and plant stress: a challenging relationship. *Plant Stress* 1, 14–15.
- Chini, A., Fonseca, S., Fernandez, G., Adie, B., Chico, J.M., Lorenzo, O., Garcia-Casado, G., Lopez-Vidriero, I., Lozano, F.M., Ponce, M.R., Micol, J.L. & Solano, R. 2007. The JAZ family of repressors is the missing link in jasmonate signaling. *Nature* 448, 666–671.
- Cho, M.-H., Moinuddin, S.G.A., Helms, G.L., Hishiyama, S., Eichinger, D., Davin, L.B. & Lewis, N.G. 2003. (+)-Larreatricin hydroxylase, an enantio-specific polyphenol oxidase from the creosote bush (*Larrea tridentata*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100, 10641–10646.
- Clarke, J.D., Volka, S.M., Ledford, H.F.M., Ausubel, F.M. & Dong, X. 2000. Roles of salicylic acid, jasmonic acid, and ethylene in cpr-induced resistance in Arabidopsis, *Plant Cell*, 12, 2175–2190.
- Dangl, J. L. and J. D. Jones (2001). "Plant pathogens and integrated defence responses to infection." *Nature* 411, 826-833.
- Dat, J., Vandenabeele, S., Vranova, E., Van Montagu, M., Inze, D. & Van Breusegem, F. 2000. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses, *Cell. Mol. Life Sci*, 57,779-795.

- Davis, J. M., Wu, H., Cooke, J.E.K., Reed, J.M., Luce, K.S., & Michler, C.H. 2002. Pathogen challenge, salicylic acid, and jasmonic acid regulate expression of chitinase gene homologs in pine, *Mol. Plant Microbe Interact*, 15, 380–387.
- De Jonge, R., Bolton, M.D. & Thomma, B.P.H.J. 2011. How filamentous pathogens co-opt plants: the ins and outs of fungal effectors. *Curr. Opin. Plant Biol*, 14, 400-406
- Demkura, P.V., Abdala, G., Baldwin, I.T., & Ballare, C.L., 2010. Jasmonate-dependent and -independent pathways mediate specific effects of solar ultraviolet B radiation on leaf phenolics and antiherbivore defense. *Plant Physiol*, 152, 1084–1095.
- Deshaies, R.J., 1999. SCF and cullin/ring H2-based ubiquitin ligases. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol*, 15, 435–467.
- Dewick, P. 2002. Medicinal natural products. A biosynthetic approach. Jhon Wiley and son's lta.
- De Wit, P. (2007). "How plants recognize pathogens and defend themselves." Cellular and Molecular Life Sciences 64, 2726-2732.
- Díaz, S. 2004. Estudio de la expresión del formaldehído deshidrogenasa dependiente de glutation de Arabidopsis thaliana y su función en la patogénesis. Tesis doctoral. Departamento de Bioquímica y Biología Molecular. Unidad de Ciencias, Universidad Autónoma de Barcelona.
- Dixon, R.A & Paiva, N.L.1995. Stress-induced phenylpropanoid metabolism. *Plant Cell*, 7, 1085-1097.
- Dixon, R.A., F. Chen, D.J. Guo, K. & Parvathi. 2001. The biosynthesis of monolignols: a "metabolic grid", or independent pathways to guaiacyl and syringyl units *Phytochemistry*, 57, 1069–1084.
- Doares, S.H., Syrovets, T., Weiler, E.W. & Ryan, C.A. 1995. Oligogalacturonides and chitosan activate plant defensive genes through the octadecanoid pathway. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 92, 4095–4098.
- Dodds, P.N. & Rathjen, J.P. 2010. Plant immunity: towards an integrated view of plant-pathogen interactions. *Nat. Rev. Genet*, 11, 539-548.
- Dombrowski, J.E. 2003. Salt stress activation of wound-related genes in tomato plants. *Plant Physiol*, 132, 2098–2107.
- Durrant, W.E. & Dong, X. 2004. Systemic acquired resistance. *Ann. Rev. Phytopathol*, 42, 185–209.
- Djami–Tchatchou, A.T., Straker, C.J. & Allie, F. 2012. 454 Sequencing for the identification of genes differentially expressed in avocado fruit (cv. Fuerte) infected by *Colletotrichum gloeosporioides*. *Journal of Phytopathology*, 160, 449–460.

- Dong S, Raffaele S, Kamoun S., 2015. The two-speed genomes of filamentous pathogens: waltz with plants. *Curr Opin Genet Dev* ; 35:57±65.
- El Hassni, M., Jaiti. F., Dihazi, A., Ait Barka, S., Daayf, F. & El Hadrami, I. 2004. Enhancement of defence responses against bayoud disease by treatment of date palm seedling with a hypoaggressive *Fusarium oxysporum* isolates. *J Phytopathol*, 152, 1–8.
- El Hassni, M., Verdeil, J.L. & El Hadrami, I. 2005. A hypoaggressive *Fusarium oxysporum* isolate induces polyphenoloxidase activity in the date palm seedlings allowing their protection against the bayoud disease. *Plant Pathol J.*, 4, 96–102.
- Ellis C., Karafyllidis I. & Turner J.G. 2002. Constitutive activation of jasmonate signaling in an *Arabidopsis* mutant correlates with enhanced resistance to *Erysiphe cichoracearum*, *Pseudomonas syringae*, and *Myzus persicae*, *Mol. Plant Microbe Interact*, 15, 1025–1030.
- Erwin, D.C. and Ribeiro, O.K. eds (1996) *Phytophthora Diseases Worldwide*, The American Phytopathological society
- FAO. 2017. FAOSTAT. [Aplicación Web] Recuperado de <http://www.fao.org/faostat/en/#data>
- Farmer, E.E., & Ryan, C.A. 1992. Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wound-inducible proteinase inhibitors. *Plant Cell*, 4, 129–134.
- Farmer, E.E., & Ryan, C.A. 1990. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in jasmonate signaling and ascorbate biosynthesis from plant leaves. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 87, 7713–7716.
- Farouk, S. & Osman, M.A. 2011. The effect of plant defense elicitors on common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) growth and yield in absence or presence of spider mite (*Tetranychus urticae* Koch) infestation. *J. Stress Physiol. Biochem*, 7, (3), 05–22.
- Felton, G.W., Donato, K., Del Vecchio, R.J. & Duffey, S.S. 1992. Impact of oxidized plant phenolics on the nutritional quality of dietary protein to a noctuid herbivore. *J. Insect Physiol*, 38, 277–285.
- Fidanstef, A.L., Stout, M.J., Thaler, J.S, Duffey, S.S. & Bostock, M.R. 1999. Signal interaction in pathogen and insect attack: expression of lipoxygenase, proteinase inhibitor II, and pathogenesis-related protein P4 in the tomato, *Lycopersicon esculentum*, *Physiol. Mol. Plant Pathol*, 54, 97–114.
- Flors V, Ton J, van Doorn R et al (2008). Interplay between JA, SA and ABA signaling during basal and induced resistance against *Pseudomonas syringae* and *Alternaria brassicicola*. *Plant J* 54:81–92.

- Foyer, C.H. & Noctor, G. 2001. The molecular biology and metabolism of glutathione. In: Tausz, M. (Ed.), Significance of Glutathione in Plant Adaptation to the Environment. *Kluwer Academic Publishers*, 27–57
- Fu, Z.Q. & Dong, X.N. 2013. Systemic acquired resistance: turning local infection into global defense. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 64, 839–863.
- Fry, W. 2008. *Phytophthora infestans*: the plant (and R gene) destroyer. *Mol. Plant Pathol.* 9, 385–402.
- Gallegly, M. E.; Hong, C. 2008. *Phytophthora*: identifying species by morphology and DNA fingerprints. APS Press. St Paul, Minnesota. 158 p.
- Garcia-Brugger, A., Lamotte, O., Vandelle, E. 2006. Early signalling events induced by elicitors of plant defenses. *Mol. Plant Microbe Interact.*, 19
- Garcia-Pineda, E., Benezzer-Benezzer, M., Gutiérrez-Segundo, A., Rangel-Sánchez, G., Arreola-Cortés, A. & Castro-Mercado, E. 2010. Regulation of defence responses in avocado roots infected with *Phytophthora cinnamomi* (Rands). *Plant Soil.*: 331:45-56. <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-009-0225-5>.
- Gill, S.S. & Tuteja, N., 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.*, 48, 909–930.
- Gill, S.S. & Anjum, N.A., Hasanuzzaman, M., Gill, R., Trivedi, D.K., Ahmad, I., Pereira, E., Tuteja, N. 2013. Glutathione and glutathione reductase: a boon in disguise for plant abiotic stress defense operations. *Plant Physiol. Biochem.*, 70, 204–212
- Gille, G. & Singler, K. 1995. Oxidative stress in living cells. *Folia Microbiol.* 2,131–152.
- Griffith J, Davis AJ, Grant BR. 1992. Target sites of fungicides to control Oomycetes. In: Koller W, ed. Target sites of fungicide action. London, UK: CRC Press, 69–100.
- Guo, J., Chen, Y.Z., Li, M.S., Shi, L. & Yan, X.F. 2013. Does MYC2 really play a negative role in jasmonic acid-induced indolic glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*? *Russ. J. Plant Physiol.*, 60, 100–107.
- Gould, J. 1983. Probing the structure and dynamics of lignin in situ. *What's New Plant Physiol.* (USA)
- Gow N.A.R., B.M. Morris y B. Reid. 1992. The electrophysiology of root-zoospore interactions. En: *Perspective in plant Cell Recognition* (Callow, J. A. y J.R. Green eds). Cambridge: Cambridge University Press. 173-192 p.
- Gutiérrez, D., Martínez, J., García, E., Iracheta, L., Ocampo, J. 2009. Estudio de la diversidad Genética del aguacate nativo de Nuevo León, México. *Revista Fitotecnia Mexicana.* 32(1): 9-18.
- Gfeller, A., Liechti, R. & Farmer, E.E., 2010. *Arabidopsis* jasmonate signaling pathway. *Sci. Signal.* 3 doi:<http://dx.doi.org/10.1126/scisignal.3109cm4>.

- Glazebrook, J. 2005. Contrasting mechanisms of defence against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.* 43, 205–227.
- Glowacz, M. & Rees, D. 2016. Using jasmonates and salicylates to reduce losses within the fruit supply chain. *European Food Research and Technology*, 242,143–156.
- Halitschke, R. & Baldwin, I.T. 2004. Jasmonates and related compounds in plantinsect interactions. *J. Plant Growth Regul.* 23, 238–245.
- Hamberg, M. & Gardner, H.W. 1992. Oxylipin pathway to jasmonates: biochemistry and biological significance. *Biochim. Biophys. Acta* 1165, 1–18.
- Harborne, J.B. 1997. *Ecological biochemistry*. Fourth edition. Academia press.
- Hein I, Gilroy EM, Armstrong MR, Birch PR.2009. The zig-zag-zig in oomycete-plant interactions. *Mol Plant Pathol* ; 10(4):547±62.
- Howe, G.A. 2004. Jasmonates as signals in the wound response. *J. Plant Growth Regul.* 23, 223–237.
- Jaren-Galan, M. & Minguez-Mosquera, M.I. 1999. Effect of pepper lipoxygenaseactivity and its linked reactions on pigments of the pepper fruit. *J. Agric. FoodChem.* 47, 4532–4536.
- Jaiti, F., Dihazi, A., EL Hadrami, A., El Hassni, M. & El Hadrami, I. 2004. Effect of exogenous application of jasmonic acid on date palm defense reaction against *Fusarium oxysporum* f. sp. *albedinis*. *Phytopathol Mediterr.* 43, 325–31.
- Jaiti, F., Meddich, A. & El Hadrami, I. 2007 Effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungi in the protection of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) against bayoud disease. *Physiol Mol Plant Pathol.* 71,166–73.
- Jones, J.D. & Dangl, J.L. 2006. The plant immune system. *Nature*, 444, 323–329.
- Juang, W.J., Jin, Y.L., Kim, Y.C, Kim, K.Y, Park, R.D. & Kim, T.H. 2004. Inoculation of *Paenibacillus illinoisensis* alleviates root mortality, activates of lignification-related enzymes, and induction of the isozymes in pepper plant infected by *Phytophthora capsici*. *Biol Control*, 30, 645–52.
- Kamoun S, Furzer O, Jones JD, Judelson HS, Ali GS, Dalio RJ, et al. The Top 10 oomycete pathogens in molecular plant pathology. *Mol Plant Pathol.* 2014; 16(4):413±34.
- Kariola, T., Palomaki, T.A., Brader, G., & Palva, E.T. 2003. *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* and *Erwinia*-derived elicitors HrpN and PehA trigger distinct but interacting defense responses and cell death in *Arabidopsis*. *Mol Plant Microbe Interact* 16, 179-187.

- Kawamura, I. & Higuchi, T. 1964 Comparative studies of milled wood lignins from different taxonomical origins by infra-red spectroscopy, in: Symposium Uni-versite de Grenoble, 439–456.
- Kessler, A., Halitschke, R., Diezel, C., & Baldwin, I.T., 2006. Priming of plant defenses responses in nature by airborne signaling between *Artemisa tridentate* and *Nicotiana attenuate*. *Oecologia*, 148, (2), 280-292.
- Ketsa, S. & Atantee, S, 1998. Phenolics, lignin, peroxidase activity and increased firmness of damaged pericarp of mangosteen fruit after impact. *Postharvest Biol. Technol.* 14, 117–124.
- Kim, O., Bang, K., Shin, Y., Lee, M., Jung, S., Hyun, D., Kim, Y., Seong, N., Cha, S. & Hwang, B. 2007. Enhanced production of asiaticoside from hairy root cultures of *Centella asiatica* (L.) urban elicited by methyl jasmonate. *Plant Cell Rep*, 26, 1941–1949.
- Kim, Y., Tsuda, K., Igarashi, D., Hillmer, R.A., Sakakibara, H., Myers, C.L. & Katagiri, F. 2014. Mechanisms underlying robustness and tunability in a plant immune signaling network. *Cell Host Microbe*, 15, 84–94.
- Koussevitzky, S., Neeman, E. & Harel, E. 2004 Import of polyphenol oxidase by chloroplasts is enhanced by methyl jasmonate. *Planta*, 219, 412–9.
- Kumar, D. & Klessig, D.F. 2008. The search for the salicylic acid receptor led to discovery of the SAR signal receptor. *Plant Signal. Behav*, 3, 691–692.
- Khan, M.I.R., Iqbal, N., Masood, A., Per, T.S. & Khan, N.A. 2013. Salicylic acid alleviates adverse effects of heat stress on photosynthesis through changes in proline production and ethylene formation. *Plant Signal. Behav*, 8, 263–274.
- Knight, R.J. 2007. Historia, distribución y usos. En: EL palto. Botánica, producción y usos. Valparaiso, Chile: Ediciones Universitarias de Valparaiso, 13-24.
- Kramell, R., Atzorn, R., Schneider, G., Miersch, O., Bruckner, C., Schmidt, J., Sembdner, G. & Parthier, B. 1995. Occurrence and identification of jasmonic acid and its amino acid conjugates induced by osmotic stress in barley leaf tissue. *J. Plant Growth Reg*, 14, 29–36.
- Laloi, C.K. & Danon, A. 2004. Reactive oxygen signalling: the latest news. *Curr. Opin. Biol.* 7, 323-328.
- Lambaís, M.R. 2000. Regulation of plant defense-related genes in arbuscular mycorrhizae. *Current Advances in Mycorrhizae Research. Plant Sci*, 136: 207-217.
- Langebartels, C., Wohlgemuth, H., Kschieschan, S., Grün, S. & Sandermann, H. 2002. Oxidative burst and cell death in ozone-exposed plants *Plant Physiol. Biochem*, 40, 567-575.

- Latijnhouwers M., De Wit J.G.M. P., Govers F. and Francine .2003.Oomycetes and fungi: similar weaponry to attack plants. Review TRENDS in Microbiology Vol.11 No.10.
- Levine, A., Pennell, R., Alvarez, M., Palmer, R. & Lamb, C. 1996.Calcium-mediated apoptosis in a plant hypersensitive disease resistance response, *Curr. Biol*, 6, 427-437.
- Lewis, N.G. & Yamamoto, E. 1990. Lignin: occurrence, biogenesis and biodegradation. *Annu. Rev. Plant Biol*, 41, 455-496
- Li, L. & Steffens, J.C. 2002. Overexpression of polyphenol oxidase in transgenic tomato plants results in enhanced bacterial disease resistance. *Planta*, 215, 239–247.
- Liu, P.P., von Dahl, C.C., Park, S.-W. & Klessig, D.F. 2011. Interconnections between methyl salicylate and lipid-based long-distance signalling during the development of systemic acquired resistance in Arabidopsis and tobacco. *Plant Physiology*, 155, 1762–1768.
- Livanos, P., Galatis, B., Quader, H., & Apostolakos, P. 2012. Disturbance of reactive oxygen species homeostasis induces atypical tubulin polymer formation and affects mitosis in root-tip cells of *Triticum turgidum* and *Arabidopsis thaliana*. Cytoskeleton, 69(1), 1–21. <https://doi.org/10.1002/cm.20538>
- Livanos, P., Apostolakos, P., & Galatis, B. 2012. Plant cell division: ROS homeostasis is required. *Plant signaling & behavior*, 7(7), 771–8. <https://doi.org/10.4161/psb.20530>.
- Lopez-Brea, M., & Domingo, D. (2003). Plantas con acción antimicrobiana. *Revista Española de Quimioterapia*, 16(4), 385-393.
- Lo Presti, L., Lanver, D., Schweizer, G., Tanaka, S., Liang, L., Tollot, M., Kahmann, R. 2015. Fungal Effectors and Plant Susceptibility. *Annual Review of Plant Biology*, 66(1), 513–545. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-114623>
- Mader, M. & Amberg-Fisher, V. 1982. Role of peroxidase in lignification of tobacco cells I. Oxidation of nicotinamide adenine dinucleotide and formation of hydrogen peroxide by cell wall peroxidases. *Plant Physiol*, 70, 1128e1131
- Malamy, J., Carr, J.P., Klessig, D.F. & Raskin, I. 1990. Salicylic-acid – a likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral-infection. *Science*, 250, 1002–1004.
- Mandaokar, A., Thines, B., Shin, B., Lange, B.M., Choi, G., Koo, Y.J., Yoo, Y.J., Choi, Y.D., Choi, G. & Browse, J. 2006. Transcriptional regulators of stamen development in Arabidopsis identified by transcriptional profiling. *Plant J.*, 46, 984–1008.
- Marcano, D & Hasegawa, M. 2002. Compuestos aromáticos. En: Fitoquímica orgánica. Universidad central de Venezuela. Consejo de desarrollo científico y humanístico. Caracas

- Martone, J.M., Estevez, F.C., Lu, K., Ruel, M.W., Denny, C., Somerville, J. & Ralph. 2009. Discovery of lignin in seaweed reveals convergent evolution of cell wall architecture, *Cur. Biol.* 19, 169–175.
- Mathews, C., Van Holde, K.C & Ahern, K.G. 2002. Bioquímica. Tercera edición. Pearson educación, S.A. Madrid.
- Masood, A., Iqbal, N. & Khan, N.A. 2012. Role of ethylene in alleviation of cadmium induced photosynthetic capacity inhibition by sulphur in mustard. *Plant Cell Environ*, 35, 524–533.
- Mayer, A.M. & Harel, E. 1979. Polyphenol oxidases in plants. *Phytochemistry*, 18, 193–215.
- Méndez-Bravo, A., Raya-González, J., Herrera-Estrella, L. & López-Bucio, J. 2010. Nitric oxide is involved in alkamide-induced lateral root development in Arabidopsis. *Plant and Cell Physiology*, 51, 1612-1616.
- Mishina, T.E. & Zeier, J. 2007. Pathogen-associated molecular pattern recognition rather than development of tissue necrosis contributes to bacterial induction of systemic acquired resistance in Arabidopsis. *Plant J.*, 50, 500–513.
- Mishra, B., Gautam, S., Arun, S. 2013. Free phenolics and polyphenol oxidase (PPO): The factors affecting post-cut browning in eggplant (*Solanum melongena*). *Food Chemistry* 139, pp.105–114.
- Mittler, R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends PlantSci*, 7 (9), 405–410.
- Mohammadi, M. & Kazemi, H. 2002. Changes in peroxidase and polyphenol oxidase activities in susceptible and resistant wheat heads inoculated with *Fusarium graminearum* and induced resistance. *Plant Sci*, 162, 491–8.
- McNeil, M., Darvill, A.G., Fry, S.C. & Albersheim, P. 1984. Structure and function of the primary cell walls of plants. *Annual Review of Biochemistry*, 53, 625-663.
- Neill, S., Desikan, R. & Hancock, J. 2002. Hydrogen peroxide signalling. *Curr. Opin. Plant Biol*, 5, 388–395.
- Niu, D.D., Liu, H.X., Jiang, C.H., Wang, Y.P., Wang, Q.Y., Jin, H.L. 2011. The plant growth-promoting rhizobacterium *Bacillus cereus* AR156 induces systemic resistance in *Arabidopsis thaliana* by simultaneously activating salicylate- and jasmonate/ethylene-dependent signaling pathways, *Mol. Plant. Microbe. Interact.* 24, 533-542.
- Noctor, G. & Foyer, C.H. 1998. Simultaneous measurement of foliar glutathione, γ -glutamylcysteine, and amino acids by high-performance liquid chromatography. Comparison with two other assay methods for glutathione. *Anal. Biochem*, 264, 98–110.

- Noctor, G. & Foyer C.H. 1998. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. *Annu Rev Plant Biol*, 49, 249–79.
- Norman-Setterblad, C., Vidal, S. & Palva, E.T. 2000. Interacting signal pathways control defense gene expression in Arabidopsis in response to cell wall-degrading enzymes from *Erwinia carotovora*. *Mol Plant Microbe Interact. Apr*, 13, (4), 430-8.
- Ortiz-Castro, R., Contreras-Cornejo, H.A., Macías-Rodríguez, L. & López-Bucio, J., 2009. The role of microbial signals in plant growth and development. *Plant Signal. Behav*, 4, 701-712
- Palva, T. K., Hurtig, M., Saindrenan, P. & Palva, E.T. 2000. Salicylic acid induced resistance to *Erwinia carotovora* subs. *carotovora* in Tobacco. *Mol. Plant-Microbe Interact*, 7: 356-363.
- Panda, S.K., Chaudhury, I. & Khan, M.H. 2003a. Heavy metal induced lipid peroxidation and affects antioxidants in wheat leaves. *Biol. Plant*. 46, 289–294.
- Parlevliet, J.E. 2002. Durability of resistance against fungal, bacterial and viral pathogens; present situation. *Euphytica* 124, 147-156.
- Paterson, R. 2007. Ganoderma disease of oil palma white rot perspective necessary for integrated control. *Crop Protect*. 26, 1369-1376.
- Pegg K.G., Coates L.M., Korsten L. & Harding R.M. 2002 Foliar and soilborne diseases. In: Wiley AW, Schaffer B, Wolstenholme B.N., (eds) *The avocado: botany, production and uses*. CAB International, Wallingform, UK, 299–338
- Pegg K.G., Coates, L.M., Korsten, L. & Hardin, R.M. 2007. Enfermedades foliares del fruto y del suelo. En: *El palto, Botánica producción y usos*. Valparaiso, Chile: Ediciones Universitarias de Valparaiso, 275-309.
- Pieterse, C.M.J., Schaller, A., Mauch-Mani, B. & Conrath, U. 2006. Signaling in plant resistance responses: divergence and cross-talk of defense pathways. In: Tuzun, S., Bent, E. (Eds.), *Multigenic and Induced Systemic Resistance in Plants*. Springer, New York, 166–196.
- Pitzschke, A., and Hirt, H. 2006. Mitogen-activated protein kinases and reactive oxygen species signaling in plants. *Plant Physiology* 141:351–356.
- Poland, J.A., Balint-Kurti, P.J., Wisser, R.J., Pratt, R.C. & Nelson, R.J., 2009. Shades of gray: the world of quantitative disease resistance. *Trends Plant Sci*. 14, 21-29.
- Phillips, D., Weste, G. & Hinch, J.M. 1991. Resistance to *Pytophthora cinnamomi* in callus derived from three avocado cultivars. *Canada Journal of Botany* 69, 2026-2032
- Phillips, D., Grant B.R., & Weste, G., 1987. Histological changes in the roots of an avocado cultivar, Duke 7, infected with *Phytophthora cinnamomi*. *Phytopathology*, 77. 691-698

- Rao, M.V., Lee, H., Creelman, R.A., Mullet, J.E. & Davis, K.R., 2000. Jasmonic acid signaling modulates ozone-induced hypersensitive cell death. *Plant Cell* 12, 1633–1646.
- Raoni, P.U. & Jyothsna, Y. 2010. Biochemical and enzymatic changes in rice plants as a mechanism of defence. *Acta Physiol. Plant* 32, 695–701.
- Reinbothe, C., Springer, A., Samol, I. & Reinbothe, S. 2009. Plant oxylipins: role of jasmonic acid during programmed cell death, defence and leaf senescence. *F.E.B.S.J.* 276, 4666–4681.
- Rios, C.D., Corrales, j. Daza & Aristizábal, A. 2005. Aguacate, variedades y patrones importantes para Colombia. Cali, Colombia; Profrutales.
- Romanazzi, G., Sanzani, S. M., Bi, Y., Tian, S., Gutierrez Martinez, P., & Alkan, N. 2016. Induced resistance to control postharvest decay of fruit and vegetables. *Postharvest Biology and Technology*, 122, 82–94.
- Romero, I. 2008. Extracción de compuestos fenólicos de la uva al vino. papel de los enzimas de maceración. Universidad de Murcia departamento de tecnología de alimentos, nutrición y bromatología. Tesis de Maestría.
- Rookes, J.E., Wright, M.L., & Cahill, D.M. 2008. Elucidation of defence responses and signalling pathways induced in *Arabidopsis thaliana* following challenge with *Phytophthora cinnamomi*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 72, 151–161.
- Rodríguez A. & Ramírez M. 2012. Mecanismos de defensa y respuestas de las plantas en la interacción micorrízica: una revisión. *Rev. colomb. biotecnol* 14(1)
- Rovenich, H., Boshoven, J.C. & Thomma, B.P.H.J. 2014. Filamentous pathogen effector functions: of pathogens, hosts and microbiomes. *Curr. Opin. Plant Biol.* 20, 96-103
- Saathoff, A.J., Donze, T., Palmer, N.A., Bradshaw, J., Heng-Moss, T., Twigg, P., Tobias, C. M., Lagrimini, M. & Sarath, G., 2013. Towards uncovering the roles of switchgrass peroxidases in plant processes. *Front. Plant Sci.* 4, 1–12.
- Sahebi, M., Hanafi, M.M., Wong, M.-Y., Idris, A., Azizi, P., Jahromi, M.F., Shokryazdan, P., Abiri, R. & Mohidin, H. 2015. Towards immunity of oil palm against *Ganoderma* fungus infection. *APP* 37, 1e16.
- Sánchez, F.E. 2008. Jasmonatos: compuestos de alto valor para la agricultura. Parte I. Actividad biológica y ruta biosintética del ácido jasmónico en plantas. *Revista ICIDCA*. ISSN (Versión impresa): 0138-6204. vol. XLII, núm. 1-3. pp. 51-59.
- Sato, Y., Masuta, Y., Saito, K., Murayama, S. & Ozawa, K. 2011. Enhanced chilling tolerance at the booting stage in rice by transgenic overexpression of the ascorbate peroxidase gene, *OsAPXa*. *Plant cell Rep*, 30, 399–406
- Sies, H. & Klinische, W., 1991. Role of reactive oxygen species in biological processes. *J. Mol. Med.* 69, 965–968

- Soares, A.M.S., de Souza, T.F., Jacinto, T. & Machado, O.L.T. 2010. Effect of methyl jasmonate on antioxidative enzyme activities and on the contents of ROS and H₂O₂ in *Ricinus communis* leaves. *Braz. J. Plant Physiol.* 22, 151–158.
- Shah, J. 2009. Plants under attack: systemic signals in defence. *Current Opinion in Plant Biology*, 12:459–464.
- Shigeoka, S., Ishikawa, T., Tamoi, M., Miyagawa, Y., Takeda, T. ...Yabuta, Y. 2002. Regulation and function of ascorbate peroxidase isoenzymes. *J. Exp. Bot.*, 53, 1305–19.
- Staswick, P.E. & Tiryaki, I., 2004. The oxylipin signal jasmonic acid is activated by an enzyme that conjugates it to isoleucine in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 16, 2117–2127.
- Steffens Li L, Over JC. 2002. Expression of polyphenol oxidase in transgenic tomato plants results in enhanced bacterial disease resistance. *Planta*; 215:239–47.
- Takahashi, H., Kanayama, Y., Zheng, M.S., Kusano, T., Hase, S., Ikegami, M. & Shah, J. 2004. Antagonistic Interactions between the SA and JA signaling pathways in *Arabidopsis* modulate expression of defense genes and gene-for-gene resistance to cucumber mosaic virus. *Plant Cell Physiol*, 45, 803–809.
- Teixeira, F.K, Menezes-Benavente, L., Galvão, V.C., Margis, R. & Margis-Pinheiro, M. 2006. Rice ascorbate peroxidase gene family encodes functionally diverse isoforms localized in different subcellular compartments. *Planta*, 224, 300–14.
- Torto-ALALIBOT, Collmer, C.W., Gwinn-Giglio, M., Lindeberg, M. ...Meng, S.W. 2010. Unifying themes in microbial associations with animal and plant hosts described using the gene ontology. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 74, 479–5031
- Turner, J.G., Ellis, C. & Devoto, A. 2002. The jasmonate signal pathway. *Plant Cell*, 14, 153–164.
- Thakur, M. & Sohal, B.S. 2013. Role of elicitors in inducing resistance in plants against pathogen infection: a review. *ISRN Biochem*, 1–11.
- Thines, B., Katsir, L., Melotto, M., Niu, Y., Mandaokar, A., Liu, G., Nomura, K., He, S.Y., Howe, G.A. & Browse, J. 2007. JAZ repressor proteins are targets of the SCFCO11 complex during jasmonate signaling. *Nature*, 448, 661–665.
- Thomma, B.P.H.J., Nürnberger, T., Joosten, M.H.A.J., 2011. Of PAMPs and effectors: the blurred PTI-ETI dichotomy. *Plant Cell* 23, 4-15.
- Tsuda, K., Mine, A., Bethke, G., Igarashi, D., Botanga, C.J., Tsuda, Y., Glazebrook, J., Sato, M. & Katagiri, F. 2013. Dual regulation of gene expression mediated by extended MAPK activation and salicylic acid contributes to robust innate immunity in *Arabidopsis thaliana*. *PLOS Genet*, 9.
- Tyler BM, S Tripathy, Zhang X, P Dehal, Jiang RH, et al. De 2006. Secuencias del genoma *Phytophthora* descubrir orígenes evolutivos y los mecanismos de patogénesis. *Ciencia* 313:1261-66

- Tyler BM. 2007. *Phytophthora sojae*: root rot pathogen of soybean and model oomycete. *Mol. Plant Pathol.* 8:1–8 p.
- Van Breusegem, F., and Dat, J.F. 2006. Reactive oxygen species in plant cell death. *Plant Physiology* 141:384–390
- Van Breusegem, F., Vranova, E., Dat, J. & Inze, D. 2001. The role of active oxygen species in plant signal transduction. *Plant Science*, 161, 405-414.
- Van West P, Beakes GW. Animal pathogenic Oomycetes. *Fungal Biol.* 2014; 118(7):525±6.
- Vallejo Cabrera, F.A. & Estrada Salazar, E. 2013. Mejoramiento Genético de Plantas. Palmira: Universidad Nacional de Colombia-Sede Palmira
- Verhagen B., Glazebrook J., Zhu T., Chang H., Van Loon L. & Pieterse C. 2004. The transcriptome of rhizobacteria induced systemic resistance in Arabidopsis. *Mol Plant Microbe Interact*, 17: 895-908.
- Vicente, M.R.S. & Plasencia, J. 2011. Salicylic acid beyond defence: its role in plant growth and development. *J. Exp. Bot*, 62, 3321–3338.
- Vidales, F., Guillen, H., Palomares, Ma. E., Sanchez, J., & Larios, A. 2005. Recursos genéticos de aguacate en Mexico: Colecta, caracterización y consevacion de germoplasma. Universidad de Guadalajara. Mexico 13-24.
- Vivanco, J.M. 2005 Mecanismos químicos de defensa en las plantas. *Investigación y Ciencia*, 68-75.
- Vlot, A.C., Dempsey, D.A. & Klessig, D.F. 2009. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annu. Rev. Phytopathol.* 47, 177–206.
- Vlot, A.C., Klessig D.F., & Park, S.W. 2008. Systemic acquired resistance: the elusive signal(s). *Curr Opin Plant Biol.* 11(4), 436-442.
- Wang, Y., Wisniewski, M., Meilan, R., Cui, M., Webb, R., & Fuchigami, L. 2005. Over expression of cytosolic ascorbate peroxidase in tomato confers tolerance to chilling and salt stress. *Journal of the American Society of Horticultural Science*, 130, 167–173.
- Warner, L.A., Li, G., Ware, D., Somssich, I.E. & Davis, K.R. 1995. The phenylalanine ammonia-lyase gene family in Arabidopsis thaliana. *Plant Mol, Biol*, 27, 327–338.
- Wasternack, C. & Hause, B. 2002. Jasmonates and octadecanoids: signals in plant stress responses and development. *Prog. Nucleic Acid Res. Mol. Biol*, 72, 165–221.
- Wasternack, C. 2014. Action of jasmonates in plant stress responses and development – applied aspects. *Biotechnol. Adv*, 32, 31–39.

- Wasternack, C., Atzorn, R., Jarosch, B. & Kogel, K.H. 1994. Induction of a thionin, the jasmonate-induced 6 kDa protein of barley by 2, 6-dichloroisonicotinic acid, *J. Phytopathol*, 140, 280–284.
- Wasternack, C., 2007. Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. *Ann. Bot.*, 100, 681–697.
- Wen, P., Chen, J., Kong, W., Pan, Q., Wan, S. & Huang, W. 2005. Salicylic acid induced the expression of phenylalanine ammonia-lyase gene in grape berry. *Plant Science* 169. 928-934.
- Werner S, Steiner U, Becher R, Kortekamp A, Zyprian E, Deising HB. 2002 Chitin synthesis during in planta growth and asexual propagation of the cellulosic oomycete and obligate biotrophic grapevine pathogen *Plasmopara viticola*. *FEMS Microbiol Lett.*208 (2):169. doi: 10.1111/j.1574-6968.2002.tb11077.
- Win, J., Chaparro-Garcia, A., Belhaj, K., Saunders, D. G. O., Yoshida, K., Dong, S., ... Kamoun, S. 2012a. Effector biology of plant-associated organisms: concepts and perspectives. Cold Spring Harb. Symp. *Quant. Biol.* 77, 235-247.
- Win, J., Krasileva, K.V., Kamoun, S., Shirasu, K., Staskawicz, B.J. & Banfield, M.J. 2012b. Sequence divergent RXLR effectors share a structural fold conserved across plant pathogenic oomycete species. *PLoS Pathog.* 8, e1002400.
- Whetten, R. & Sederoff, R. 1995. Lignin biosynthesis, *Plant Cell*, 7, 1001–1013.
- White, R.F. 1979. Acetylsalicylic-acid (aspirin) induces resistance to tobacco mosaicvirus in tobacco. *Virology*, 99, 410–412.
- Whiley, A.W., Schaffer, B. & Lara, S.P. 1992. Carbón dioxide exchange of developing avocado (*Persea Americana* Mill) fruit. *Tree physiology*, 11, 85-94.
- Xie, D., Feys, B.F., James, S., Nieto-Rostro, M., John, G. & Turner, J.G. 1998. COI1: an Arabidopsis gene required for jasmonate-regulated defense and fertility. *Science* 280, 1091–1094.
- Xu, J., Tran, T., Marcia, C.S.P., Braun, D., & Goggin, F.L. 2017. Superoxide-responsive gene expression in *Arabidopsis thaliana* and *Zea mays*. *Plant Physiology and Biochemistry*.
- Xu, Y., Chang, P., Liu, D., Narasimhan, M. L., Raghothama, K. G., Hasegawa, P. M., & Bressan, R. A. 1994. Plant defense genes are synergistically induced by ethylene and methyl jasmonate, *Plant Cell*, 6, 1077–1085.
- Xue, R. & Zhang, B. 2007. Increased endogenous methyl jasmonate altered leaf and root development in transgenic soybean plants. *J. Genet. Genomics*, 34, 339–346.
- Yahraus, T., Chandra, S., Legendre, L., Low, P.S. 1995. Evidence for a mechanically induced oxidative burst. *Plant Physiol*, 109, 1259–1266.

- Yan, J., Zhang, C., Gu, M., Bai, Z., Zhang, W., Qi, T., Cheng, Z., Peng, W., Luo, H., Nan, F., Wang, Z. & Xie, D. 2009. The *Arabidopsis coronatine insensitive1* protein is a jasmonate receptor. *Plant Cell* 21, 2220–2236.
- Zeng, K.F., Cao, J.K., & Jiang, W.B. 2006. Enhancing disease resistance in harvested mango (*Mangifera indica* L. cv. 'Matisu') fruit by salicylic acid. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 86, 694–698.
- Zipfel, C. 2008. Pattern-recognition receptors in plant innate immunity. *Curr Opin Immunol*, 20(1), 10-16.
- Zhao, T., Davis, L. & Verpoortec, R. 2005. Elicitor signal transduction leading to production of plant secondary metabolites. *Biotechnol. Ad*, 23.283-333.
- Zhang, Z., Zhang, Q., Wu, J., Zheng, X., Zheng, S., Sun, X. & Lu, X.T. 2013. Gene knockout study reveals that cytosolic ascorbate peroxidase 2 (OsAPX2) plays a critical role in growth and reproduction in rice under drought, salt and cold stress. *PLoS One*, 8, 0057472.
- Zhou, M.L., Yang, X.B., Zhang, Q., Zhou, M., Zhao, E.Z., Tang, Y.X., Zhu, X.M., Shao, J.R., & Wu, Y.M., 2013. Induction of annexin by heavy metals and jasmonic acid in *Zea mays*. *Funct. Integr. Genomics*, 13, 241–251.