



UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA



Junta de Andalucía

Consejería de Agricultura, Ganadería,
Pesca y Desarrollo Sostenible

INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN
Y FORMACIÓN AGRARIA Y PESQUERA

FACULTAD DE CIENCIAS
PROGRAMA DE DOCTORADO DE BIOTECNOLOGÍA AVANZADA

Manejo del estrés hídrico en aguacate: Efectos en la productividad y en el control de la podredumbre blanca radicular

Memoria de tesis Doctoral presentada por el licenciado en Biología

Guillermo Moreno Ortega

Para optar al grado de

Doctor por la Universidad de Málaga

Directoras:

Dra. Elsa Martínez Ferri

Dra. Clara Pliego Prieto

IFAPA Centro de Málaga


Málaga, enero de 2022





UNIVERSIDAD
DE MÁLAGA

AUTOR: Guillermo Moreno Ortega

 <https://orcid.org/0000-0001-8069-1160>

EDITA: Publicaciones y Divulgación Científica. Universidad de Málaga



Esta obra está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 4.0 Internacional:

<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/legalcode>

Cualquier parte de esta obra se puede reproducir sin autorización pero con el reconocimiento y atribución de los autores.

No se puede hacer uso comercial de la obra y no se puede alterar, transformar o hacer obras derivadas.

Esta Tesis Doctoral está depositada en el Repositorio Institucional de la Universidad de Málaga (RIUMA): riuma.uma.es





ECLARACIÓN DE AUTORÍA Y ORIGINALIDAD DE LA TESIS PRESENTADA PARA OBTENER EL TÍTULO DE DOCTOR

D./Dña GUILLERMO MORENO ORTEGA

Estudiante del programa de doctorado BIOTECTONOGÍA AVANZADA de la Universidad de Málaga, autor/a de la tesis, presentada para la obtención del título de doctor por la Universidad de Málaga, titulada: MANEJO DEL ESTRÉS HÍDRICO EN AGUACATE: EFECTOS EN LA PRODUCTIVIDAD Y EN EL CONTROL DE LA PODREDUMBRE BLANCA RADICULAR

Realizada bajo la tutorización de ELSA MARTÍNEZ FERRI y dirección de ELSA MARTÍNEZ FERRI Y CLARA PLIEGO PRIETO (si tuviera varios directores deberá hacer constar el nombre de todos)

DECLARO QUE:

La tesis presentada es una obra original que no infringe los derechos de propiedad intelectual ni los derechos de propiedad industrial u otros, conforme al ordenamiento jurídico vigente (Real Decreto Legislativo 1/1996, de 12 de abril, por el que se aprueba el texto refundido de la Ley de Propiedad Intelectual, regularizando, aclarando y armonizando las disposiciones legales vigentes sobre la materia), modificado por la Ley 2/2019, de 1 de marzo.

Igualmente asumo, ante a la Universidad de Málaga y ante cualquier otra instancia, la responsabilidad que pudiera derivarse en caso de plagio de contenidos en la tesis presentada, conforme al ordenamiento jurídico vigente.

En Málaga, a 10 de ENERO de 2022

Fdo.: GUILLERMO MORENO ORTEGA Doctorando/a	Fdo.: ELSA MARTÍNEZ FERRI Tutor/a
Fdo.: ELSA MARTÍNEZ FERRI Y CLARA PLIEGO PRIETO Director/es de tesis	



Elsa Martínez Ferri, doctora en CC Biológicas e investigadora titular del IFAPA Centro de Málaga y **Clara Pliego Prieto**, doctora en CC Biológicas e investigadora contratada del mismo centro.

CERTIFICAN:

Que la memoria titulada “**Manejo del estrés hídrico en aguacate: Efectos en la productividad y en control de la podredumbre blanca radicular**” que presenta el licenciado en Biología, Guillermo Moreno Ortega, para optar al grado de doctor en Biología, ha sido realizada bajo su dirección.

Y para que así conste y tenga los efectos que correspondan en cumplimiento de la legislación vigente, firman el presente escrito en Málaga a 10 de enero 2022.

Fdo.: Elsa Martínez Ferri

Fdo.: Clara Pliego Prieto

Elsa Martínez Ferri, investigador titular del IFAPA Centro de Málaga, como profesora adscrita al Programa de Doctorado de Biotecnología Avanzada de la Universidad de Málaga,

RATIFICA:

Que la tesis doctoral titulada “**Manejo del estrés hídrico en aguacate: Efectos en la productividad y en control de la podredumbre blanca radicular**” ha sido realizada por Guillermo Moreno Ortega, licenciado en Biología, para optar al título de Doctor en Biología, bajo la dirección de las doctoras Elsa Martínez Ferri y Clara Pliego Prieto, investigadoras del IFAPA Centro de Málaga.

Dicha tesis se presenta por el programa de doctorado de Biotecnología Avanzada de la Universidad de Málaga.

Y para que así conste y tenga los efectos que correspondan en cumplimiento de la legislación vigente, firmo el presente escrito en Málaga a 10 de enero de 2022.

Fdo.: Elsa Martínez Ferri

Tutora de la Tesis

“I am pessimistic about the human race because it is too ingenious for its own good. Our approach to nature is to beat it into submission. We would stand a better chance of survival if we accommodated ourselves to this planet and viewed it appreciatively, instead of skeptically and dictatorially.”

Elwyn Brooks White

Agradecimientos

Me gustaría comenzar agradeciéndole a mis directoras, la Dra. Elsa Martínez Ferri y la Dra. Clara Pliego Prieto, la oportunidad de realizar esta tesis doctoral y la confianza que depositaron en mí cuando me propusieron embarcarme en este proyecto. Durante los años en los que he tenido el placer de trabajar con ellas han sido mis jefas cuando había que ponerse serio, mis compañeras de fatiga cuando había que trabajar, y mis amigas cuando he necesitado cualquier cosa.

Quiero agradecer al centro IFAPA de Málaga la posibilidad de realizar la tesis aquí. Gracias a todas aquellas personas con las que me he cruzado durante estos años; gracias al personal de administración, por su paciencia y por su ayuda, al personal de campo por su inestimable apoyo en tareas que eran totalmente nuevas para mí y gracias a todos los técnicos e investigadores con los que he tenido el placer de coincidir. Gracias a Carmen, la primera persona con la que hablé cuando aún no sabía que acabaría trabajando en el IFAPA de Málaga. Gracias a Mayte y a Enrico, por ser unos compañeros sobresalientes. Tengo mucho que agradecer a la gente que ha estado a mi lado estos años y que con su presencia han conseguido que el camino hacia la tesis fuera menos solitario. Gracias a Lucía, mi mayor apoyo durante muchos años. Sin ella literalmente no tendría esta tesis en mis manos (¡Al final lo conseguimos!). Gracias a Adela, que tardó tan poco tiempo en pasar de compañera a amiga, y de la que he aprendido tanto. Gracias a Ana, que me ha escuchado, me ha animado y me ha hecho reír durante esta última etapa.

Esta tesis ha sido un camino menos árido gracias a la amabilidad de mucha gente con la que he tenido el placer de tratar. Quiero agradecer a la gente del FABI, en Sudáfrica, que me acogieron y me ayudaron en mis dos visitas. Mil gracias a Noelani, Juanita, Veluska,

Mohamed, Robert y Tuan, que además de asesorarme me trataron con la mayor de las hospitalidades. Gracias David, Gabriel, Víctor y todos los operarios de las fincas experimentales con las que he tenido el placer de colaborar.

Para finalizar me gustaría agradecer a mi familia y amigos por su apoyo y paciencia durante la elaboración de esta tesis. A mi madre, por su cariño y su confianza. Gracias a Leyre, que ha aguantado durante todos estos años los horarios, las malas caras y los cabreos, y siempre ha tenido una palabra amable y una sonrisa como respuesta. Gran parte de esta tesis le pertenece por derecho.

Índice general

Índice general.

Resumen de la tesis.....	1
Abreviaturas.....	6
1. Introducción general y Objetivos.....	9
1.1. Biología y descriptiva del aguacate.....	10
1.2. Origen y diversidad genética del aguacate.....	16
1.2.1. Variedades de aguacate.....	17
1.2.2. Portainjertos de aguacate.....	22
1.3. Requerimientos del cultivo del aguacate.....	26
1.3.1 Sistema radicular y requerimientos edáficos.....	26
1.3.2. Requerimientos hídricos.....	27
1.3.3. Requerimientos de temperatura, humedad ambiental y radiación solar.....	28
1.3.4. Requerimientos nutricionales.....	30
1.4. Importancia del cultivo del aguacate.....	34
1.5. Principales problemas del cultivo del aguacate.....	39
1.6. Déficit hídrico como método potencial de control de hongos patógenos.....	45
1.7. Priming con estrés hídrico como método de tolerancia a <i>R. necatrix</i>	51
1.8. Objetivos.....	53
2. Efectos del riego en rendimiento y calidad del fruto de aguacate: Yield and fruit quality of avocado trees under different regimes of water supply in the subtropical coast of Spain.....	54
Abstract.....	55
3. Respuesta fisiológica y molecular del aguacate frente a estrés hídrico: Physiological and molecular responses of ‘Dusa’ avocado rootstock to water stress: insights for drought tolerance.....	56
Abstract.....	57
4. Inducción de tolerancia frente a la podredumbre blanca radicular en aguacate mediante estrés hídrico: Mild water stress-induced priming enhance tolerance to <i>Rosellinia necatrix</i> in susceptible avocado rootstocks.....	58

Abstract.....	59
Resumen de los resultados.....	61
Discusión general.....	65
Conclusiones.....	72
Bibliografía.....	76
Curriculum vitae.....	130

Índice de tablas y figuras.

Tablas.

Tabla 1.1: Características de las diferentes razas de aguacate (Modificado de Whiley et al., 2002).....	16
Tabla 1.2. Características de algunas de las variedades de aguacate mexicanas, guatemaltecas y sus cruces más comunes en climas subtropicales y mediterráneos.....	18
Tabla 1.3. Portainjertos de aguacate y sus principales características. Medido en escala de valores: 0 = pobre, 5 = excelente. Fuente: Viveros Brokaw.....	22
Tabla 1.4. Resumen de los requerimientos generales y pauta de aplicación recomendada para el cultivo de la variedad ‘Hass’ en el hemisferio norte. Los valores se expresan Unidades de Fertilizante (UF, 1 UF= 1 kg) para una hectárea de árboles adultos en producción.....	33
Tabla 1.5. Cultivo del aguacate en España en el año 2019. Fuente: Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, España.....	37

Figuras.

Figura 1.1. Brotes silépticos (A) y prolépticos (B) en una rama de la variedad ‘Hass’. En el punto de brotación de los brotes prolépticos se puede apreciar el anillo de yemas en la base del brote (modificado de Alcaraz et al., 2013).....	10
Figura 1.2. Principales periodos fenológicos de la variedad ‘Hass’ en la costa subtropical andaluza.....	12
Figura 1.3. Evolución del consumo de aguacate en USA y UE (A) y evolución de la producción mundial de aguacate y su precio (B) y entre 2008 y 2018. Fuente: FAOSTAT2018 y WAO2019.....	34
Figura 1.4. Mapa de los principales productores mundiales de aguacate en 2019. Fuente: FAOSTAT.....	35
Figura 1.5. Porcentaje del área cosechada (A) y de la producción (B) de aguacate frente al total mundial en 2019. Fuente: FAOSTAT.....	36
Figura 1.6. Rendimiento de algunos de los países más productores de aguacate durante 2019. Fuente: FAOSTAT.....	38
Figura 1.7. Representación esquemática de las posibles interacciones entre manejo del riego y hongos patógenos del suelo.....	46
Figura 1.8: Esquemmatización de la integración de las cascadas de señalización frente a estrés abiótico y biótico. ROS: especies reactivas de oxígeno, ABA: ácido abscísico, SA: ácido salicílico, JA: ácido jasmónico, ET: etileno.....	50

Resumen de la tesis

Resumen

España es el primer productor de aguacate en Europa, con más de 15000 hectáreas plantadas en 2020 y una producción de 99125 toneladas. Más del 80% de esta producción se concentra en la denominada Costa Subtropical Andaluza, una zona que abarca parte de las provincias de Granada y Málaga y que presenta un clima de temperaturas suaves que, además de aguacate, permite el cultivo de otros frutales como el mango o chirimoyo. El aguacate es una fruta saludable, rica en vitaminas, minerales y grasas cuyo consumo se ha disparado a nivel mundial en la última década, por lo que su cultivo no deja de crecer en España. Sin embargo, las escasas precipitaciones del sur peninsular unidas al cambio climático que prevé episodios de sequía cada vez más extremos, ponen en duda el futuro de este frutal en la región.

La presente tesis doctoral aborda tres grandes cuestiones fundamentales para la viabilidad y sostenibilidad del cultivo de aguacate en el sur peninsular; como son la determinación de las necesidades hídricas reales; la tolerancia y respuesta a diferentes estrategias de riego deficitario y, por último, la ventaja que conlleva la aplicación de determinadas estrategias de riego deficitario en el control de la respuesta del cultivo al patógeno *Rosellinia necatrix*.

Con el fin de determinar la capacidad de las plantas de aguacate para hacer frente a la sequía, se ha llevado a cabo la caracterización de la respuesta fisiológica, mediante mediciones como el intercambio gaseoso y la fluorescencia de la hoja, y el análisis de la expresión génica, mediante la técnica de microarray y RT-qPCR de genes seleccionados, del portainjerto de aguacate ‘Dusa’, el más usado a nivel mundial, frente a distintos niveles de disponibilidad de agua. Este estudio ha aportado nuevos conocimientos sobre los mecanismos que se desencadenan en respuesta al estrés hídrico, así como sobre la

capacidad de recuperación de ‘Dusa’ tras el mismo. La respuesta observada a nivel molecular en las plantas de aguacate mostró que durante el estrés hídrico se indujeron genes relacionados con otros tipos de estrés, tanto abiótico como biótico, destacando entre ellos genes que se expresan en genotipos de aguacate tolerantes a *Rosellinia necatrix*, el hongo patógeno causante de la Podredumbre Blanca Radicular (PBR) y que representa otro de los grandes problemas del cultivo de aguacate en climas mediterráneos.

Asimismo, tras sufrir un estrés hídrico moderado se observó la permanencia de ciertos mecanismos de protección del aparato fotosintético y la sobreexpresión de determinados genes de defensa como el factor de transcripción NAC, endoquitinasas, PR-4, PR-5 o NPR1, induciendo en las plantas un estado de prealerta (“priming”). En comparación con plantas no estresadas o sometidas a estrés hídrico severo, las plantas que habían sufrido un estrés hídrico moderado mostraron un retraso en la progresión de la enfermedad al ser inoculadas con *R. necatrix*, sugiriendo que el estrés hídrico indujo una mayor tolerancia frente al ataque posterior de éste patógeno.

Estos resultados, además de las implicaciones prácticas que puedan tener para el establecimiento de umbrales de humedad del suelo para el manejo del riego, abren la puerta a la utilización del estrés hídrico moderado como estrategia de manejo integrado frente a la PBR, cuya erradicación, una vez aparece en una plantación, es muy complicada.

Summary

Spain is the leading avocado producer in Europe, with more than 15000 hectares planted in 2020 and a production of 99125 tons. More than 80% of this production is concentrated in the so-called Andalusian Subtropical Coast, an area that covers part of the provinces of Granada and Malaga and that presents a climate of mild temperatures that, in addition to avocado, allows the cultivation of either fruit trees such as mango or cherimoya. Avocado is a healthy fruit, rich in vitamins, minerals and healthy fats, and its consumption has increased worldwide in the last decade, so its cultivation continues to grow in Spain. However, the low rainfall in the south of the peninsula, added to the climate change that foresees increasingly extreme drought episodes, casts doubt on the future of avocado cultivation in the region.

This doctoral thesis addresses three major fundamental issues regarding the viability and sustainability of avocado cultivation in the south of Spain, such as the determination of real water needs, the tolerance and response to different deficit irrigation strategies, and finally, the advantage of applying certain deficit irrigation strategies in the control of crop response to the pathogen *Rosellinia necatrix*.

In order to determine the ability of avocado plants to cope with drought, the characterization of the physiological response, through measurements such as gas exchange and leaf fluorescence, and the analysis of gene expression, using the microarray technique and RT-qPCR of selected genes, of 'Dusa', the most widely used avocado rootstock, has been evaluated under different levels of water availability. This study has provided new knowledge about the mechanisms involved in the response to water stress as well as recovery capacity of 'Dusa' plants. At the molecular level, avocado plants showed

an overexpression of genes related to different types of stress, including both abiotic and biotic, highlighting among them genes that were expressed in avocado genotypes tolerant to *Rosellinia necatrix*, the pathogenic fungus that causes White Root Rot (PBR) that represents a major problem of avocado cultivation in Mediterranean climates.

Likewise, after mild water stress, the permanence of certain protection mechanisms of the photosynthetic apparatus and the overexpression of defense genes such as NAC transcription factor, PR-4, PR-5 or NPR1, induced a pre-alert state (“primed”) in plants. Compared with plants not stressed or subjected to severe water stress, plants that had undergone mild water stress showed a delay in disease progression when inoculated with *R. necatrix*, suggesting that water stress induced a greater tolerance against the subsequent attack of this pathogen.

These results, in addition to the practical implications in soil moisture thresholds determination for irrigation management, open the door to the use of mild water stress as an integrated management strategy against PBR, whose eradication, once it appears in a commercial plantation, is complicated.

Abreviaturas

Capítulo I

A: antillana (variedad); A: tasas de fotosíntesis; ABA: ácido abscísico; A_{max} : tasa máxima de fotosíntesis; B: boro; Ca: calcio; CE: conductividad eléctrica; ET: etileno; Fe: hierro; G: guatemalteca (variedad); HMGR: 3-hidroxi-3-metilglutaril coenzima A reductasa; IFAPA: Instituto Andaluz de Investigación y Formación Agraria, Pesquera, Alimentaria y de la Producción Ecológica; IHSM: Instituto de Hortofruticultura Subtropical y Mediterránea; JA: ácido jasmónico; K: potasio; K_c : coeficientes de cultivo; M: mexicana (variedad); Mg: magnesio; N: nitrógeno; P: fósforo; PBR: podredumbre blanca radicular; PR: *pathogenesis related (protein)*; PRD: secado parcial del sistema radicular; PRR: podredumbre radicular; RD: riego deficitario; ROS: especies reactivas de oxígeno; RubisCO: ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa oxigenasa; S: azufre; SA: ácido salicílico; WAO: *World Avocado Organization*; Zn: zinc; Γ : punto de compensación lumínica.

Capítulo II

A/E: instantaneous water use efficiency; *A/g_s*: intrinsic water use efficiency; *A*: net CO₂ assimilation rates; *ABI*: alternate bearing index; *C_i*: inter-cellular CO₂ concentration; *E*: transpiration rates; *EC*: electrical conductivity; *EEA*: European Environmental Agency; *ET₀*: potential evapotranspiration; *FDR*: frequency domain reflectometry; *g_s*: stomatal conductance; *IN*: irrigation water needs; *K_c*: crop coefficients; *K_s*: soil hydraulic conductivity; *LMA*: leaf mass area; *NIR*: near infrared analyzer; *RIS*: relative irrigation supply index; *SDI*: sustained deficit irrigation; *SWC* : soil water content; *WP*: water productivity; θ_{fc} : soil water holding at field capacity; θ_s : soil water holding at saturation; θ_{wp} : soil water holding at wilting point.

Capítulo III

ABA: *abscisic acid*; A_N/g_s : *intrinsic water use efficiency*; A_N : *net CO₂ assimilation rates*; AOX: *alternative oxidase*; BP: *biological processes*; CC: *cellular component*; CHP: *chaperone*; CWO: *cell wall organization*; DEGs: *differentially expressed genes*; D_w : *dry weight*; E: *transpiration rate*; E_{plant} : *plant transpiration rate*; Fc: *field capacity*; FC: *fold change*; FDR: *false discovery rate*; F_v/F_m : *maximal photochemical efficiency of PSII*; F_w : *fresh weight*; GO: *gene ontology*; g_s : *stomatal conductance*; HCL: *hierarchical clustering*; HSP: *heat shock protein*; IFAPA: *Agricultural Research and Training*; JA: *jasmonic acid*; K_h : *plant hydraulic conductance*; LIMMA: *linear models for microarray data*; LMA: *specific leaf mass area*; MF: *molecular functions*; MIPS: *myo-inositol-1-phosphate synthase*; NA: *non annotated*; NCED: *9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase*; OSP: *osmoprotectants*; PPFD: *photosynthetic photon flux density*; qRT-PCR: *real-time quantitative qPCR*; RH: *relative humidity*; RWC: *relative leaf water content*; SCPL: *serine carboxipeptidase-like protein*; SNR: *signal-to-noise ratios*; SWC: *soil water content*; T: *temperature*; TF: *transcription factors*; T_w : *turgid weight*; WS: *water stress*; Ψ_w : *leaf water potential*.

Capítulo IV

ABA: *abscisic acid*; A_N : *net CO₂ assimilation rates*; AUDPC: *area under disease progress curve*; DI: *disease index*; D_w : *dry weight*; Fc: *field capacity*; FC: *fold change*; F_v/F_m : *maximal photochemical efficiency of PSII*, F_v'/F_m' : *maximum photochemical efficiency of the open reaction centres of PSII*; ϕ_{PSII} : *relative quantum yield of PSII photochemistry*; F_w : *fresh weight*; g_s : *stomatal conductance*; JA: *jasmonic acid*; LMA: *leaf mass area*; NPQ: *non-photochemical quenching of fluorescence*; NPR: *non-expressor of pathogenesis*

related; PDA: *potato dextrose agar*; PPFD: *photosynthetic photon flux density*; PR: *pathogenesis-related*; PRR: *Phytophthora root rot*; PSII: *photosystem II*; q_L : *fraction of PSII centres in open state*; q_N : *coefficient of non-photochemical quenching*; qRT-PCR: *real time quantitative PCR*; RH: *relative humidity*; ROS: *reactive oxygen species*; RWC: *relative water content*; SA: *salicylic acid*; T: *temperature*; T_m : *primer melting temperature*; T_w : *turgid weight*; WRR: *white root rot*; WS: *water stress*.

Resumen de los resultados

ABA: *abscisic acid*; A_N : *net CO₂ assimilation rates*; ET_0 : *potential evapotranspiration*; FAO: *Food and Agriculture Organization*; g_s : *conductancia estomática*; K_c : *coeficientes de cultivo*; K_h : *conductancia hidráulica de la planta*; NPQ: *non-photochemical quenching of fluorescence*; PBR: *podredumbre blanca radicular*; q_N : *coefficient of non-photochemical quenching*; Ψ_w : *potencial hídrico de la hoja*.

Capítulo I

Introducción general y objetivos

1.1 Biología y descriptiva del aguacate

El aguacate (*Persea americana* Mill.) es un árbol frondoso de hasta 30 metros de altura perteneciente a la familia Laurácea cuyo origen se ubica en bosques de Centroamérica hace más de 10,000 años. Su fruto es una baya o drupa, con una única semilla y aunque su popularidad ha aumentado significativamente en la última década, ya era cultivado por los mayas hace 5,000 años y se tienen evidencias de su consumo por parte del ser humano desde los años 8,000-7,000 a.C. El desarrollo del aguacate, como el de muchos árboles de zonas tropicales, se ajusta al modelo arquitectónico de Rauh (Hallé et al., 1978) presentando un crecimiento rítmico monopodial con dos o más flujos por año alternando con periodos de descanso (Thorp y Sedgley, 1993). Las ramas del árbol son morfogenéticamente identificas al tronco y sus brotes pueden ser de tipo siléptico o proléptico (**Figura 1.1**). Los brotes silépticos se desarrollan de forma lateral desde otro brote en crecimiento, mientras que los brotes prolépticos se desarrollan a partir de yemas dormidas presentando un anillo de yemas como resultado de la detención del crecimiento del brote principal (Hallé et al., 1978). La proporción de brotes silépticos y prolépticos es



Figura 1.1. Brotes silépticos (A) y prolépticos (B) en una rama de la variedad 'Hass'. En el punto de brotación de los brotes prolépticos se puede apreciar el anillo de yemas en la base del brote (modificado de Alcaraz et al., 2013).

dependiente de la variedad y la zona climatología (Thorp y Sedgley, 1993) siendo los de tipo siléptico más vigorosos y generalmente más productivos.

El aguacate es una planta de tipo perenne, con hojas alternas de color verde oscuro y brillante en la superficie superior, y blanquecinas por el envés. Presentan formas lanceoladas, elípticas, ovaladas, oval u obovada (Morton, 1987) y se expanden completamente en aproximadamente 30 días permaneciendo de 10 a 12 meses en el árbol (Scora et al., 2002). Las hojas adultas cuentan con ceras que limitan la pérdida de agua, mientras que las hojas más jóvenes son densamente pubescentes (Schaffer y Whiley, 2002).

Las flores del aguacate se disponen en inflorescencias pseudo-terminales compuestas o panículas (Calabrese, 1992). Las panículas pueden ser determinadas, en las que el meristemo del eje primario forma una flor terminal, e indeterminadas, en las que en el ápice del eje primario se forma una yema que dará lugar al crecimiento de un brote. Cada inflorescencia contiene aproximadamente 80 flores (Alcaraz et al., 2013) llegándose a producir más de 10^6 flores en un solo árbol (Sedgley y Alexander, 1983). El aguacate presenta dicogamia protogínica sincronizada, es decir, la maduración de la parte femenina (pistilo) y masculina (estambres) de las flores (hermafroditas) está separada en el tiempo, de manera que las flores de un mismo árbol se comportan o bien como masculinas o bien como femeninas de forma sincronizada. Cada flor se abre dos veces, primero como flor femenina con el estigma receptivo, y al día siguiente como flor masculina (en la que el estigma ya no es receptivo) con anteras dehiscentes (Davenport, 1986). Las diferentes variedades de aguacate se clasifican en dos grupos florales, A o B, según el momento de la primera apertura de la flor (Nirody, 1922). En las de tipo A, las flores abren por la mañana

como femeninas, se cierran al medio día, y vuelven a abrirse por la tarde del día siguiente en fase masculina. En las de tipo B, las flores se abren por la tarde como femeninas, se cierran por la noche y a la mañana siguiente vuelven a abrirse en fase masculina (Stout, 1923). Este patrón sincronizado de apertura dificulta que se produzca tanto autogamia (autopolinización dentro de una misma flor) como geitonogamia (autopolinización ente flores del mismo árbol) dentro de una misma variedad. Para promover la polinización cruzada (alogamia), en muchas plantaciones de aguacate se introducen árboles del tipo complementario a la variedad productora.

Existen diferentes propuestas de clasificación de las fases fenológicas del aguacate (Aubert y Lossois, 1972; Ish-Am y Eisikowitch, 1991; Salazar-García et al., 1998; Cabezas et al., 2003; Alcaraz et al., 2013), siendo de especial interés la realizada por Alcaraz y colaboradores debido a que se basa en la variedad ‘Hass’ bajo condiciones del sur de España (Málaga). En esta clasificación se integra las fases de crecimiento vegetativo y reproductivo, incluyendo el desarrollo floral y los estados de desarrollo del fruto desde post-antesis hasta cosecha. De forma simplificada, se resumen dichas fases en la Figura 1.2.

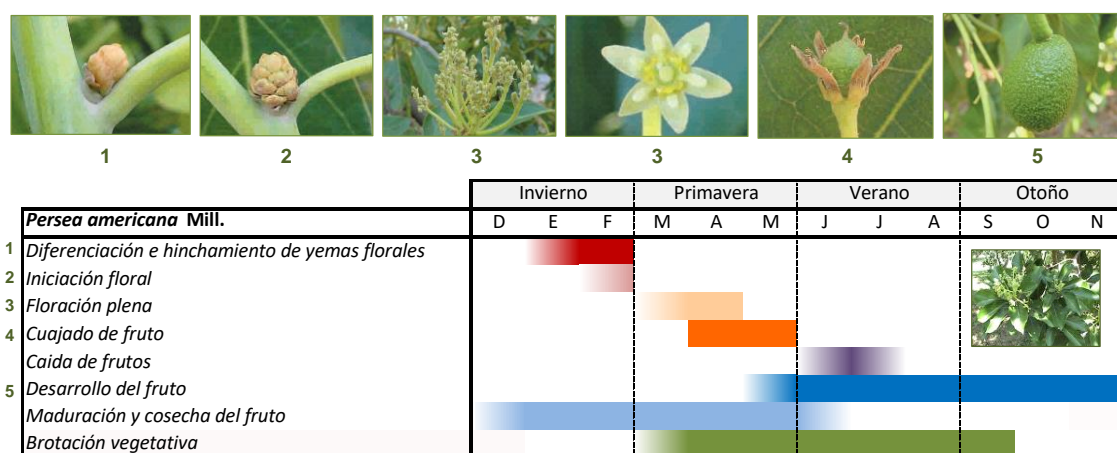


Figura 1.2. Principales periodos fenológicos de la variedad ‘Hass’ en la costa subtropical andaluza.

Durante el ciclo anual de cultivo, se producen dos flujos de brotación vegetativa: el primero, en la estación primaveral, y el segundo, en verano (**Figura 1.2**).

El crecimiento del sistema radicular del aguacate se produce principalmente en dos picos opuestos a los picos de brotación vegetativa (Rocha-Arroyo et al., 2011). La transición de la yema en latencia a crecimiento reproductivo ocurre durante el otoño y el invierno (octubre/febrero), y la brotación de la inflorescencia tiene lugar en primavera (marzo/abril) (Alcaraz et al., 2013). A pesar de la profusa floración que desarrolla el aguacate, durante los dos primeros meses tras la floración (mayo/junio) se produce una caída masiva tanto de flores como de pequeños frutos resultando en un cuajado del ~0,15% de las flores inicialmente producidas (Cameron et al., 1952; Sedgley, 1980; Lahav y Zamet, 1999; Garner et al., 2008; Garner y Lovatt, 2008). Entre los factores que se barajan como causantes esta caída masiva están el genotipo (Degani et al., 1989; 1990; 1997), temperaturas extremas (Sedgley, 1977; Sedgley, 1987; Sedgley y Annells, 1981) o deficiencias nutritivas (Embleton et al., 1959; Whiley, 1990; Lahav y Zamet, 1999). Asimismo, la baja proporción de cuajado se ha asociado con la eficacia de la polinización de las flores de aguacate, mayoritariamente entomófila, mediada principalmente por abejas y, en menor medida, por avispas, moscas y escarabajos (de la Peña et al., 2018). Por ello, la instalación de colmenas de abejas melíferas (*Apis mellifera*), pese a no ser un polinizador óptimo para el aguacate (Wysoki et al., 2002), es una práctica habitual en plantaciones comerciales de aguacate para favorecer la polinización y el cuajado, y con ello disminuir las pérdidas de producción. Sin embargo, incluso tras una polinización adecuada, las condiciones de temperatura y humedad pueden afectar a la germinación de los granos de polen y, por tanto, a la fecundación. Además, no todas las flores polinizadas y fecundadas acabarán por desarrollar frutos (Hormaza y Alcaraz, 2020). Estudios recientes destacan la

importancia del estado nutritivo y de la acumulación de reservas del árbol en la calidad de las flores (i.e. contenido en carbohidratos y boro), que correlaciona con la probabilidad de desarrollar frutos (Alcaraz et al., 2013; Boldingh et al., 2016) durante el verano y el otoño. En este sentido, es importante señalar que, en el aguacate, el crecimiento reproductivo y vegetativo ocurren simultáneamente tanto en primavera como en verano, compitiendo por los recursos de la planta, bien sean reservas acumuladas o fotoasimilados generados *ipso facto* mediante fotosíntesis (Biran, 1979; Scholefield et al., 1985; Buchholz, 1986; Cutting y Bower, 1990; Wardlaw, 1990). Por tanto, cualquier episodio o factor de estrés que disminuya la capacidad fotosintética y equilibrio nutricional del árbol durante este periodo va a redundar en una pérdida de productividad del cultivo.

El fruto de aguacate presenta una alta densidad estomática (Blanke y Bower, 1990) y clorofilas en la piel y, en menor medida, en el mesocarpo, por lo que cuenta con el potencial de realizar actividad fotosintética contribuyendo así a sus propios requerimientos de carbono durante el crecimiento (Blanke, 1991; Blanke y Whiley, 1995). Durante su desarrollo, el fruto presenta dos etapas diferenciadas, una de división celular y otra de elongación celular. La primera etapa de división tiene lugar en las primeras ocho semanas después de floración (~mayo-junio), mientras que la elongación celular se presenta durante todo el ciclo de vida del fruto (Hernández Valdés, 2020). Por lo tanto, la diferencia entre un fruto de mayor o menos calibre radica en el número de células y no en su tamaño (Cowan et al., 1997), por lo que la etapa inicial de división celular es crucial y cualquier evento de estrés que ocurra durante esta fase va a condicionar enormemente el tamaño final del fruto (Cowan et al., 2008). Por ejemplo, se ha observado que la síntesis de ácido abscísico (ABA) como consecuencia de un episodio de estrés hídrico y su acumulación en el fruto inhiben la actividad de la enzima 3-hidroxi-3-metilglutaril coenzima A reductasa

(HMGR), una enzima implicada en la división celular (Cowan et al., 1997; Cowan et al., 2008) y promueve la caída de frutos por abscisión en la zona del pedúnculo.

El aguacate tiene tendencia a la alternancia productiva, con años de mayor producción (*on*) seguidos de años con menos carga de fruta (*off*). Esta alternancia, también denominada *vecería*, viene determinada por la cantidad de flores producida pues el patrón de caída de flores y frutos es similar entre los años *on* y *off* (Garner et al., 2008; Garner y Lovatt, 2008). La propia carga productiva del árbol promueve esta alternancia pues una elevada producción durante una campaña determinada supone un importante sumidero de recursos y fotoasimilados, lo que provoca una baja acumulación y por lo tanto baja producción, en el siguiente ciclo productivo (Wolstenholme y Whiley, 1999).

El fruto del aguacate no madura totalmente en el árbol, y debe ser cosechado en estado de madurez fisiológica para que logre alcanzar las características adecuadas de sabor y firmeza tras la cosecha (Gamble et al., 2010). El valor comercial de los frutos viene determinado por su tamaño (calibre) y contenido en grasa (aceites esenciales), estimado como índice de materia seca. Para asegurar una buena calidad de fruto postcosecha es recomendable que su recolección se realice cuando la proporción de materia seca sea como mínimo el 24% del peso del fruto (mesocarpo). Dado que dicho estado de maduración no es perceptible exteriormente, es necesario realizar muestreos destructivos para determinar el momento óptimo de la cosecha, si bien se están desarrollando nuevos métodos no destructivos que faciliten la elección del momento de cosecha (Ncama et al., 2018; Subedi et al., 2020).

Las características del fruto de aguacate, con elevado contenido en ácidos grasos monoinsaturados, fibra, potasio, magnesio, vitaminas A, C, E, K y B₆, folato, niacina,

riboflavina, colina, luteína/zeaxantina y esteroides (<https://fdc.nal.usda.gov/fdc-app.html#/food-details/341528/nutrients>, USDA) lo ha convertido en una de las frutas más nutritivas (Purseglove, 1968), rica en antioxidantes y con propiedades saludables. Su consumo es beneficioso frente a enfermedades cardiovasculares y ayuda a prevenir la osteoporosis y a preservar la salud ocular (Dreher y Davenport, 2013).

1.2. Origen y diversidad genética del aguacate

El origen del aguacate, localizado en un área entre las tierras altas del este y centro de México hasta la costa del Pacífico de América Central, se remonta a hace más de 10.000 años (Popenoe, 1920; Smith, 1966; Storey et al., 1986). Su elevado número de cromosomas (24) (García, 1975) probablemente representa una poliploidización de un ancestro actualmente extinto. Existen evidencias de al menos tres domesticaciones que dieron lugar a tres taxones o subespecies ecológicamente separadas: mexicana (*P. americana* var. *drymifolia*), guatemalteca (*P. americana* var. *guatemalensis*) y antillana, también denominada *lowland* (*P. americana* var. *americana*) (Tabla 1.1).

Tabla 1.1. Características de las diferentes razas de aguacate (Modificado de Whiley et al., 2002).

Características		Razas		
		Mexicana	Guatemalteca	Antillana
Árbol	<i>Región nativa</i>	Tierras altas mexicanas	Tierras altas guatemaltecas	Tierras bajas tropicales
	<i>Adaptación climática</i>	Subtropical	Subtropical	Tropical
	<i>Tolerancia al frío</i>	Mayor	Intermedia	Menor
	<i>Tolerancia a la salinidad</i>	Menor	Intermedia	Mayor
	<i>Tolerancia a la clorosis férrica</i>	Intermedia	Menor	Mayor
Hoja	<i>Vecería</i>	Menor	Mayor	Menor
	<i>Tamaño</i>	La más pequeña	Grande	La más grande
	<i>Color</i>	Verde	Verde	Verde pálido
	<i>Olor a anís</i>	Presente	Ausente	Ausente
	<i>Cera en el envés</i>	Más cantidad	Menos cantidad	Menos cantidad
Fruto	<i>Tamaño</i>	Pequeña-mediana	Pequeña-grande	Mediana-muy grande
	<i>Forma</i>	Mayormente elongada	Mayormente redonda	Variable
	<i>Color</i>	Púrpura	Negra o verde	Verde pálido
	<i>Tamaño semilla</i>	Mayor	Menor	Mayor
	<i>Sabor</i>	Anisado, especiado	Sabroso	Dulce
	<i>Contenido en aceites</i>	El mayor contenido	Mayor	Menor

Cada raza presenta características propias como resultado de adaptaciones a sus respectivos lugares de origen. Sin embargo, no existen barreras de esterilidad entre ellas lo que ha favorecido el entrecruzamiento dando lugar a una gran diversidad genética a lo largo del proceso evolutivo del aguacate. Esto incluye a las distintas variedades y portainjertos de aguacates que se cultivan en la actualidad, en su mayoría híbridos de una o más razas, que presentan diferencias en tamaño y forma del fruto, color y textura de la piel, características de la pulpa y tamaño de la semilla (Scora et al., 2002).

La diversidad de variedades y portainjertos de aguacate se encuentra recogida en bancos de germoplasma repartidos por las zonas tropical y subtropical de todo el mundo (México, Estados Unidos, Israel, China, España...). En estas colecciones, las accesiones de aguacate se conservan como plantas, pues las semillas de aguacate son recalcitrantes (no pueden ser almacenadas bajo condiciones de frío y sequedad). Por ello, es fundamental mantener un buen estado de conservación, pues el germoplasma que poseen es muy valioso, y representa la base para estudios de identificación y selección de distintas características (morfo-anatómicas, fisiológicas, moleculares...) de interés biológico y agronómico (Guzmán et al., 2017; Kuhn et al., 2019; Rubinstein et al., 2019).

1.2.1. Variedades de aguacate

Las principales variedades de aguacate cultivadas cambian según nos encontremos en un país con clima de tipo subtropical/mediterráneo o tropical. En las zonas de clima subtropical y mediterráneo las variedades proceden en su mayoría de cruces entre las razas mexicana (M) y guatemalteca (G) mientras que, en climas tropicales, abundan las variedades antillanas (A) (**Tabla 1.2**).

Tabla 1.2. Características de algunas de las variedades de aguacate mexicanas, guatemaltecas y sus cruces más comunes en climas subtropicales y mediterráneos.

	Variedad	Características del árbol				Características del fruto					
		Origen	Crecimiento	Uso	Flor	Peso (g)	Color	Piel	Forma	Gusto	Recolección
	<i>Hass</i>	GxM	Extendido	Comercial	A	140-400	Verde/Negro	Rugosa	Ovoide-aperado	Excelente	Dic-Jun
	<i>Lamb Hass</i>	GxM	Erecto-Compacto	Comercial	A	283-510	Verde/Negro	Rugosa	Aperado	Excelente	Abr-Jul
	<i>Pinkerton</i>	GxM	Medio-Extendido	Comercial	A	230-425	Verde	Rugosa	Aperado-alargado	Muy buena	Nov-Feb
	<i>Reed</i>	GxM	Medio-Erecto	Comercial	A	270-680	Verde	Fina-rugosa	Redondeado	Muy buena	Mar-Jul
	<i>Ettinger</i>	MxG	Medio-Erecto	Comercial	B	255-565	Verde	Fina	Aperado	Buena	Dic-Mar
	<i>Bacon</i>	MxG	Erecto	Polinizador	B	170-510	Verde	Fina	Ovoide	Buena	Oct-Dic
	<i>Fuerte</i>	MxG	Extendido	Polinizador	B	170-500	Verde	Fina	Aperado	Muy buena	Nov-Feb
	<i>Zutano</i>	MxG	Erecto	Polinizador	B	200-400	Verde	Fina	Aperado	Buena	Oct-Dic

Tradicionalmente existen dos cunas que han dado lugar a las variedades de aguacate más importantes a nivel mundial. Por una parte, las variedades originadas en California, predominantemente híbridos MxG, que presentan contenidos máximos en grasa superiores al 18% y están adaptadas a ambientes mediterráneos y subtropicales (Crane et al., 2013). Estas variedades predominan en países como México, Israel, Chile o España. La variedad ‘Fuerte’, un híbrido MxG recolectado en México en 1911 cuyo nombre alude a su capacidad para sobrevivir a una potente helada que tuvo lugar en California en 1913 (González-Fernández, 2020), fue la variedad estándar en estas climatologías hasta los años 70. Otros ejemplos de variedades de origen californiano son ‘Bacon’, ‘Zutano’ y ‘Edranol’, que permanecen como variedades polinizantes al ser tipo floral B, o ‘Pinkerton’ y ‘Reed’, que aún tienen cierta importancia en Israel y Sudáfrica. Otras variedades adaptadas a climas subtropicales o mediterráneos pero que no tienen su origen en California son ‘Ettinger’, procedente de Israel, y ‘Sharwill’, originaria de Australia y predominante en Hawai (Crane et al., 2013).

En 1935 Mr. Rudolph Hass patentó una variedad de origen californiano a la que llamo ‘Hass’ (Newett et al., 2002). Esta variedad, híbrida GxM (~39% del genoma de origen guatemalteco; Rendón-Anaya et al., 2019) se originó a partir de un árbol de semilla en el que no agarró el injerto y ha ido desplazando a ‘Fuerte’ hasta convertirse en el estándar de

la industria, representado ~80% del aguacate cultivado a nivel mundial. ‘Hass’ tiene un fruto aperado con un sabor suave y mantecoso y su piel es rugosa por lo que soporta mejor el manejo postcosecha. Cuando está listo para ser consumido, un descenso del contenido en clorofila y un aumento del de antocianinas (Cox et al., 2004) provoca el oscurecimiento de la piel facilitando la identificación del momento óptimo de consumo y permitiendo además disimular algunos defectos externos. La variedad ‘Hass’ cuenta con un buen rendimiento, es compatible con numerosos portainjertos y se adapta a diferentes climas.

Por otra parte, tenemos a Florida como enclave de variedades tropicales, principalmente antillanas o híbridos AxG. Se trata de variedades poco tolerantes al frío, que producen frutos grandes, de piel lisa y coloración diversa (principalmente, verde o amarilla), y con contenidos en grasa inferiores al 15% (Crane et al., 2013). Las variedades más cultivadas en Florida se clasifican en tempranas (‘Bernecker’, ‘Donnie’, ‘Miguel’, ‘Nadir’ ‘Nesbitt’ y ‘Simmonds’), de mitad de campaña (‘Beta’, ‘Loretta’, ‘Tower 2’) y tardías (‘Choquette’, ‘Hall’, ‘Lula’, ‘Monroe’) (Crane et al., 2013). En el caso de las variedades antillanas, hay que mencionar su cultivo en las Islas Canarias donde, a pesar de que el 70% del aguacate cultivado es de la variedad ‘Hass’, existe una producción significativa de aguacate de tipo antillano. Estos aguacates, denominados por los agricultores de las islas “aguacates del país” o “criollos”, se destinan principalmente a consumo local y presentan un sabor almendrado y menor contenido en aceite. Además, han servido como base para el uso y selección de varios portainjertos comunes en las islas.

A pesar de esta amplia disponibilidad de variedades de aguacate con diferentes adaptaciones, a diferencia de otros árboles frutales en los que podemos encontrar multitud de variedades en los mercados internacionales, el cultivo tiende a la producción

monovarietal de ‘Hass’, La variedad ‘Hass’ constituye el estándar actual de calidad para la industria y las características (sabor de la pulpa, maduración, cambio de color) de las nuevas variedades que se están introduciendo en los mercados se comparan con las del fruto de ‘Hass’ Esta apuesta monovarietal implica riesgos asociados a la vulnerabilidad específica de ‘Hass’ frente a factores bióticos y abióticos, así como el riesgo de erosión genética de la especie (González-Fernández, 2020). De hecho, en ‘Hass’ se han descrito, en determinadas climatologías, bajas producciones, predominio de pequeños calibres, una acusada alternancia productiva y sensibilidad a determinados estreses ambientales (Kerguelen y Hoddle, 2000; Kremer-Khöne y Mokgalabone, 2003).

En un intento ampliar el número de variedades en el mercado global del aguacate, se han desarrollado diversos programas de selección, destacando los de EE.UU., Israel, México y Sudáfrica (Barrientos-Priego, 2017), a través de instituciones como la Universidad de California, el *Volcani Center* o la Fundación Sánchez-Colín-CICTAMEX. En España, el Instituto de Hortofruticultura Subtropical y Mediterránea (IHSM) La Mayora puso en marcha hace pocos años un programa de obtención de variedades tardías de aguacate a partir de cruces dirigidos entre ‘Reed’ y ‘Hass’, en el que parece haber genotipos prometedores (González-Fernández, 2020). Algunas de las variedades que actualmente se están haciendo un hueco en el mercado internacional son:

- ‘Hass Carmen’: Seleccionada en Michoacán, México, deriva de una mutación de ‘Hass’ pero con una floración y cosecha temprana, mayor resistencia al frío y menor alternancia productiva (Méndez, 2000; Illsey-Granich, 2011). El fruto es un poco más pequeño y de forma menos alargada. Su cultivo es importante en México, California,

EE.UU. y Sudáfrica, y se está evaluando en varios países como Australia, Brasil, Chile, Egipto, Israel, Marruecos, Nueva Zelanda, Perú, y España (Illsey-Granich, 2011).

- ‘GEM’: Variedad derivada del programa de mejora de la Universidad de California en Riverside, EE.UU. (Witney y Martin, 1995). Presenta frutos de muy buena calidad, de forma elíptica con piel gruesa que cambia a color negro con lenticelas amarillas. ‘GEM’ es menos alternante y más productivo que ‘Hass’, y está teniendo una buena aceptación en Sudáfrica.

- ‘Maluma’: Selección realizada por un agricultor sudafricano en la década de los 90, con características predominantemente de la raza guatemalteca y mexicana. Es más precoz y productiva que ‘Hass’ con crecimiento menos vigoroso. Su fruto madura en negro y presenta cáscara rugosa, siendo de mayor tamaño que ‘Hass’, con buen sabor (Joubert, 2010) y de muy buen comportamiento postcosecha (Ernst et al., 2015). Actualmente se está evaluando en Perú, España, Chile, Mozambique, Australia y Nueva Zelanda (Barrientos-Priego, 2017).

- ‘Lamb Hass’: Patentada en EEUU en 1996, se trata de una variedad por la que se ha apostado en las nuevas plantaciones de la Comunidad Valencia, suponiendo hasta el 50% del aguacate de la zona. En apariencia es similar a ‘Hass’, pero con mayores calibres, una mayor producción en los primeros años y mayor tolerancia a los vientos, temperaturas y acaro cristalino. Además, su recolección es más tardía lo que permite alargar la campaña de aguacate. Sin embargo, su sabor es algo diferente al del fruto de ‘Hass’ y le está costando hacerse un hueco en el mercado.

1.2.2. Portainjertos de aguacate

Al igual que en muchos frutales, el cultivo de las distintas variedades de aguacate se realiza sobre patrones o portainjertos de *P. americana*, con diferente material genético y características fisiológicas. El portainjerto ejerce una estrecha modulación del comportamiento agronómico de la variedad injertada, pues entre ambas partes se establece una compleja relación fisiológica que afecta al tamaño del árbol (Barrientos-Priego et al., 1992; Ben-Ya'acov et al., 1993), el rendimiento (Le Lagadec, 2011), el grado de alternancia productiva (Mickelbart et al., 2007), la floración (Salazar-García et al., 2015), la absorción y acumulación de nutrientes (Mickelbart et al., 2007; Salazar-García et al., 2016), la postcosecha (Willingham et al., 2001) y la respuesta frente a estreses bióticos y abióticos. En concreto, la utilización de distintos portainjertos (**Tabla 1.3**) está, en gran medida, asociada al aumento de la resistencia y tolerancia a factores ambientales (sequía, encharcamiento, salinidad...) y a enfermedades (i.e. podredumbres radiculares) que afectan al cultivo, la mayoría relacionados con el suelo, y que suponen las principales causas de pérdidas económicas del cultivo a nivel mundial.

Tabla 1.3. Portainjertos de aguacate y sus principales características. Medido en escala de valores: 0 = pobre, 5 = excelente. Fuente: Viveros Brokaw.

	Patrones clonales				Patrones de semilla		
	D-7	Toro Canyon	Dusa	Borchard	Walter Hole	G-6	Topa Topa
<i>Productividad en suelo normal</i>	4	3	4	4	3,5	3	3
<i>Productividad en suelo poco aireado</i>	3	3,5	4	2	1	2,5	1
<i>Tamaño del árbol en suelo normal</i>	5	4	5	5	4	5	5
<i>Tamaño del árbol en suelo poco aireado</i>	2	3	4	0,5	0,5	1	0,5
<i>Tolerancia a Phytophthora Cinnamomi</i>	3	3,5	5	0,5	0	2	0
<i>Tolerancia a Phytophthora Citricola</i>	4	5	?	3	3	3	3
<i>Tolerancia a sales</i>	3	3,5	4	4,5	2	2	2
<i>Tolerancia a clorosis</i>	4	3	?	5	2	2	2
<i>Tolerancia al frio</i>	4,5	4,5	4	4,5	4,5	4,5	4,5
<i>Raza</i>	Mexicana	Mexicana	Mex X Guat	Mexicana	Mexicana	Mexicana	Mexicana
<i>Origen</i>	Duke	Árbol escape	Árbol escape	Árbol escape			
<i>Zona geográfica original</i>	California	California	Sudáfrica	California	México	Guatemala	México

Al igual que las variedades, existe una gran diversidad de portainjertos de aguacate, adaptados a distintas condiciones edafoclimáticas y cuya combinación permite que el cultivo de aguacate pueda realizarse en zonas biogeográficas muy distintas. Los portainjertos de aguacate se pueden diferenciar por su origen en portainjertos de semilla o portainjertos clonales. Los primeros portainjertos en utilizarse procedían de las semillas de un árbol determinado seleccionado según criterios del agricultor o viverista. En general, los patrones de semilla derivados de la raza mexicana ('Mexicola', 'Water hole', 'Topa topa') resisten mejor las bajas temperaturas, mientras que los de origen antillano ('Nachar', 'Maoz', 'Lula') son más sensibles a las bajas temperaturas, pero presentan mayor tolerancia a la salinidad. La variabilidad genética de las semillas conlleva que el comportamiento agronómico de estos portainjertos sea heterogéneo dentro de una explotación y, en general, son susceptibles a enfermedades de suelo. Estos inconvenientes han propiciado que sean progresivamente sustituidos por portainjertos clonales seleccionados a través de distintos programas de mejora.

Los primeros datos sobre programas de selección de portainjertos provienen de California en los años 40 y se centraban en la mejora de distintas características de los patrones de aguacate. Sin embargo, la devastadora aparición de la podredumbre radicular causada por *Phytophthora cinnamomi* provocó que la tolerancia frente a este patógeno se convirtiera inmediatamente en el foco de todas las selecciones. Provenientes de esta selección frente a *P. cinnamomi* destacan los portainjertos californianos 'Duke' y sus derivados ('Duke 6', 'Duke 7', 'Barr-Duke' y 'D9') y 'Thomas'. En particular, 'Duke 7', seleccionado en los 60s en la Universidad de California Riverside por el Dr. George A. Zentmyer, a partir de la variedad mexicana 'Duke' (Zentmyer, 1978), se convirtió en el portainjerto clonal estándar a nivel mundial por varios años. En la actualidad sigue siendo

un portainjerto común, pero está siendo progresivamente sustituido por ‘Dusa’, un híbrido MxG seleccionado en el *Merensky Technological Services* en Wesfalia Estate, Sudáfrica a partir de un árbol escape. Bien adaptado a climas templados y subtropicales gracias a su origen, ‘Dusa’ ha mostrado un excelente comportamiento frente a *P. cinnamomi* (Kremer-Köhne y Köhne, 2007), resistencia a *Verticillium* (Haberman et al., 2020), un grado aceptable de tolerancia frente a salinidad (Acosta-Rangel et al., 2019), amplia compatibilidad con diferentes variedades y buen rendimiento llegando a convertirse en el portainjerto más usado en la actualidad. Otros portainjertos que han demostrado cierto grado de tolerancia frente a *P. cinnamomi* y que han encontrado cabida en el mercado actual son:

- ‘Bounty’, seleccionado a partir de un árbol escape en el *Institute for Tropical and Subtropical Crops* de Sudáfrica y recomendado en suelos pobres o marginales, incluyendo suelos pesados y propensos al encharcamiento.
- ‘Velvick’, seleccionado por Dr. Antony Wiley en Australia, con características de la raza guatemalteca y también con algunos rasgos de la antillana.
- ‘Julian’, de la raza antillana, obtenido en las Islas Canarias, España, por la Dra. Luisa Gallo-Llobet (Domínguez et al., 2010), con adaptación a climas subtropicales y tropicales.

La comercialización de ‘Dusa’ alivió en gran parte la presión ejercida por *P. cinnamomi* y logró disminuir las pérdidas provocadas por este patógeno en plantaciones de todo el mundo. Esto ha permitido la puesta en marcha de distintos programas de selección de portainjertos alrededor de todo el mundo, centrados en otros factores como el tamaño del árbol, la tolerancia a la salinidad (inducida por recortes en el riego o uso de aguas salobres)

y la resistencia frente a otros patógenos de suelo (podredumbres radiculares) (Pliego-Alfaro et al., 2020).

Entre los principales programas de mejora podemos citar los llevados a cabo en EE. UU. por la Universidad de California Riverside, centrados en la búsqueda de mayor tolerancia a la salinidad y a *P. cinnamomi* del que se han obtenido los portainjertos ‘Anita’, ‘Brandon’, ‘Eddie’ y ‘Johnson’ (Barrientos Priego, 2020); en el *Volcani Center* de Israel, con las selecciones ‘VC 51’ y ‘VC 207’ que muestran una buena combinación de tolerancia frente salinidad y *P. cinnamomi* (Ben-Ya’acov et al., 1992); en Sudáfrica, por el *Merensky Technological Services* de *Wesfalia Estate* frente a *P. cinnamomi*; en Australia, en el *Sunshine Horticultural Services* frente a *P. cinnamomi* y antracnosis (Whiley et al., 2007); en el Nayarit-INIFAP de México, focalizados en la resistencia a la sequía (Barrientos-Priego, 2017); en España, por el Instituto Canario de Investigaciones Agrarias (Gallo et al., 2003; Álvarez et al., 2018; 2019) frente a *P. cinnamomi* y por el Instituto Andaluz de Investigación y Formación Agraria, Pesquera, Alimentaria y de la Producción Ecológica (IFAPA), cuyo objeto de selección es la tolerancia a *R. necatrix*. (Barceló-Muñoz et al., 2007).

Aunque la selección de portainjertos clonales puede ofrecer una solución a los distintos problemas en el cultivo del aguacate, al ser una especie leñosa, el desarrollo de los programas de mejora hasta la obtención de un genotipo de interés puede durar décadas, por lo que es necesario el uso de herramientas que permitan acortar el proceso de selección. En este sentido, la reciente publicación del genoma del aguacate (Talavera et al., 2019) ha supuesto un importante avance en la aplicación de herramientas moleculares para la

identificación de genes y marcadores asociados a la tolerancia a distintos factores ambientales, lo que podría agilizar los procesos de selección.

1.3. Requerimientos del cultivo del aguacate

1.3.1. Sistema radicular y requerimientos edáficos

El aguacate es originario de los bosques de Centroamérica, donde encontramos suelos Andisoles de origen volcánico, que presentan baja densidad aparente ($0,5-0,8 \text{ g cm}^{-3}$), alta macroporosidad (porcentaje de poros que están con aire cuando el suelo está a capacidad de campo), alto contenido de materia orgánica, pH ácido, y clima con una alta pluviometría (Anguiano et al., 2003). Este ambiente propició el desarrollo de un sistema radicular poco profundo (el 70% se localiza en los primeros 60 cm de suelo), con raíces finas, no suberizadas y prácticamente sin pelos radiculares (Lahav y Whiley, 2002). El sistema radicular del aguacate presenta en general una baja conductividad hidráulica y es muy sensible a la falta de oxígeno requiriendo suelos que presenten un contenido de oxígeno de la menos un 15% (Menge y Marais, 2000). Por ello, las raíces del aguacate son muy sensibles al encharcamiento, que provoca inhibición de la expansión del sistema radicular, la asfixia y finalmente la muerte de las raíces (Reeksting et al., 2014), disminuyendo, por lo tanto, la capacidad de la planta para tomar agua y nutrientes. Además, los suelos encharcados promueven el crecimiento y dispersión de los patógenos causantes de las podredumbres radiculares, principal causa de pérdidas de rendimiento en las explotaciones comerciales. Por ello para el cultivo del aguacate se suele recomendar suelos con una buena aireación y drenaje, con al menos un metro de profundidad (70 cm para el desarrollo del sistema radicular y 30 cm para el drenaje). En cuanto a pH, para un cultivo óptimo del aguacate debe encontrarse entre 5.5 y 6.5, sin llegar a exceder 7.5 en climas semiáridos. La

tolerancia frente a la salinidad de los diferentes genotipos es dependiente de su origen. En general, la raza antillana presenta los mayores grados de tolerancia, mientras que mexicana y guatemalteca no toleran valores de conductividad eléctrica (CE) mayores de 1.0 dS m^{-1} (Cautín, 2020). No obstante, a pesar de estos requerimientos, la existencia de una gran variabilidad de portainjertos adaptados a diferentes ambientes hace posible el cultivo del aguacate en suelos tan dispares como los suelos arenosos de la costa de Perú o los suelos arcillosos de Sudáfrica.

El crecimiento de las raíces se ve afectado por la temperatura, y se reduce significativamente por encima de los 30°C (Lahav y Trochoulías, 1982). La anatomía de la raíz, número y tamaño de vasos xilemáticos es variable entre los diferentes genotipos, y suele estar ligada a la raza de la que provienen (Fassio et al., 2009). La variabilidad en las características de los vasos conductores puede afectar al grado de compatibilidad de la unión portainjerto-variedad, provocando discontinuidades en el sistema conductor como ya se ha observado en otros frutales (Olmstead et al., 2006; Atkinson et al., 2011), que a su vez puede afectar a la conductividad hidráulica de la planta y a sus relaciones hídricas. Así, el portainjerto puede determinar que una misma variedad pueda mostrar diferente eficiencia en el uso del agua y tolerancia a la sequía (Reyes-Santamaría et al., 2002).

1.3.2. Requerimientos hídricos

Las necesidades de riego en el cultivo del aguacate dependen de la pluviometría de cada zona productora pero la mayoría de las plantaciones comerciales requieren la aportación de agua de riego durante toda la campaña o parte de ella. Esta aportación se suele realizar mediante riego localizado, mediante el uso de goteros o micro-aspersores. Se estima que los coeficientes de cultivo del aguacate (K_c) están comprendidos entre 0.35 y 0.98, siendo

máximos durante el periodo de floración (Meyer, 1990; Arpaia et al 1993; Sánchez-Tienda, 1999; Gardiazabal et al., 2003). Las dotaciones manejadas en explotaciones en producción oscilan entre 4,500 y 15,000 m³ ha⁻¹ año⁻¹ según la zona de cultivo, la variedad cultivada y la densidad de plantación (Carr, 2013).

El consumo de agua de los árboles varía durante el ciclo de cultivo y un aporte insuficiente de agua en determinadas fases fenológicas puede provocar una disminución de rendimiento. En general, se asume que el periodo de mayor requerimiento hídrico es durante la floración y el cuajado, y durante la fase de crecimiento y desarrollo del fruto (Allen et al., 1998). La falta de agua durante la floración, momento en el que se incrementa sustancialmente la superficie de evapotranspiración del árbol (Whiley et al., 1988), puede disminuir el cuajado e incrementar la caída de frutos en los primeros estadios de desarrollo, mientras que, durante el desarrollo y crecimiento del fruto, la falta de agua puede redundar en una pérdida de tamaño y calidad interna (Schaffer y Whiley, 2002).

1.3.3. Requerimientos de temperatura, humedad ambiental y radiación solar

Si bien los aguacates pueden crecer en un amplio rango térmico, la temperatura es un factor determinante en el cultivo del aguacate. La floración, fecundación y cuajado del fruto son muy sensibles a la temperatura, requiriendo bajas temperaturas (~7-10 °C) y un fotoperiodo corto para iniciar la floración (Salazar-García et al., 1999) y temperaturas de 20 °C a 25 °C durante el día y 10 °C en la noche para asegurar una buena fecundación y un buen cuajado del fruto (Lemus et al., 2005). La sensibilidad al frío varía según la raza y cultivar, y también depende del vigor de los árboles, de su edad, y del periodo fenológico. De forma general, el aguacate no suele tolerar heladas y temperaturas bajo 0 °C,

ocasionando pérdidas en la producción y suponiendo una de las principales limitaciones a la hora de ubicar una plantación de aguacates.

La humedad relativa también influye en las fases de floración y cuajado del fruto, etapas en las que se precisa una humedad atmosférica de 70-80 % (Calabrese, 1992). Valores de humedad relativa muy altos pueden causar problemas de hongos en las flores y disminuir la fecundación al apelmazar el polen y reducir el vuelo de los polinizadores. En contrapartida, episodios de vientos cálidos como el terral de la costa subtropical andaluza o el siroco de las Islas Canarias, con bajadas extremas del nivel de humedad, pueden provocar daños por deshidratación.

La respuesta del aguacate frente a la luz es característica de las especies subtropicales que compiten por la luz bajo el dosel vegetal, y que tienen un rápido crecimiento vegetativo en altura para buscar la luz (Cautín, 2020). En cuanto a sus requerimientos lumínicos, el aguacate presenta un punto de compensación lumínica (G) relativamente bajo (entre 10 y 63 $\mu\text{mol fotonos m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ para la variedad 'Hass' en campo y en contenedores, respectivamente; Schaffer y Whiley, 2002), teniendo tasas de fotosíntesis (A) significativas bajo condiciones de sombra ($A \sim 5.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a $250 \mu\text{mol fotonos m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). En cuanto al punto de saturación de luz, es dependiente de la variedad y del nivel de exposición de las hojas dentro de la copa (hojas de sol y sombra). Se han reportado valores de tasas máximas de fotosíntesis (A_{max}) de hasta $\sim 23 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a $1100 \mu\text{mol fotonos m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en hojas maduras de la variedad 'Hass' en campo (Whiley, 1994).

Para la obtención de una buena producción es importante mantener las condiciones de iluminación adecuadas en la copa. La orientación y el nivel de exposición a la luz solar del árbol son importantes de cara a la realización de podas de formación y mantenimiento, que

buscan conseguir una mejor y uniforme exposición del follaje, manteniendo una adecuada renovación de la madera y evitando el exceso de radiación solar, que puede provocar daños en los frutos y madera (Cautín, 2020).

1.3.4. *Requerimientos nutricionales*

El cultivo comercial del aguacate requiere un aporte nutricional que cubra las necesidades de macronutrientes y micronutrientes del árbol, cuyo papel es muy importante para asegurar un buen desarrollo y rendimiento del cultivo.

El *nitrógeno* (N) es un elemento esencial para el crecimiento y la producción de los árboles de aguacate, pues es constituyente esencial de proteínas y de enzimas, incluida la ribulosa 1,5-bifosfato carboxilasa oxigenasa (RubisCO), cuyo papel es crucial en la fotosíntesis. La cantidad de N disponible para el árbol influye en su rendimiento y valores de concentración en hojas por debajo de 1.8-2 % afectan negativamente a la producción (Lahav y Whiley, 2002).

El *fósforo* (P) tiene un papel fundamental en la planta por su implicación, entre otros procesos, en la fotosíntesis, la respiración y el balance energético (forma parte de ATP y ADP). En cultivos de aguacate se suele aplicar por separado o asociado a la aplicación de N como fertilizante NPK y es raro encontrar deficiencias excepto si se cultiva sobre un suelo muy arenoso. No hay mucha información disponible sobre el efecto del abonado con P en el rendimiento del cultivo, pero se estima que mientras no existan deficiencias su aplicación tiene un efecto muy pequeño sobre la producción de fruta (Koen y Du Plessis, 1991).

En cuanto al *potasio* (K), es un elemento importante para mantener un crecimiento adecuado de los árboles participando en procesos como la osmorregulación o la apertura de las células guarda de los estomas. A pesar de que la planta absorbe grandes cantidades de este elemento por su sistema radicular, y que al mismo tiempo se retira una importante cantidad de K durante la cosecha, no existen a penas ensayos documentados sobre su efecto sobre el rendimiento del cultivo. En general, al igual que en el caso del P, una vez cumplidos los requerimientos mínimos de K, el manejo de este nutriente no implica ventajas de cara a la producción (Lahav y Whiley, 2002).

El *calcio* (Ca) es un nutriente esencial con múltiples funciones en la planta. Se trata de un componente importante de la pared y las membranas celulares, participa en los procesos metabólicos de absorción de otros nutrientes, en la regulación estomática, etc. En el caso del aguacate, es importante asegurar un aporte correcto de Ca durante las primeras etapas de fructificación ya que este elemento se acumula en el fruto y bajos niveles afectan al rendimiento, el tamaño y la calidad postcosecha (Hofman et al., 2002).

El *magnesio* (Mg) juega un rol muy importante en diferentes procesos fisiológicos de las plantas como, por ejemplo, en la fosforilación (formación de ATP en los cloroplastos), fijación fotosintética del dióxido de carbono (CO₂), activación de la enzima RuBisCO, síntesis de proteínas, formación de clorofila, recarga del floema, partición y asimilación de productos de la fotosíntesis, y foto-oxidación de los tejidos de las hojas (Shaul, 2002). Además, en el aguacate el Mg participa en el desarrollo de brotes nuevos, en la floración y en el cuajado (Chirinos, 1999). El manejo de la fertilización con Mg no parece tener un fuerte impacto en el rendimiento del cultivo y se ha observado que un aumento de fertilización con Mg no redundaría en un aumento de concentración del nutriente ni en hojas

ni en frutos (Kremer-Köhne et al., 1993). En muchas plantaciones, es suficiente con incluirlo como compuesto secundario en el abonado de otro nutriente o incluso basta con el Mg que lleva la propia agua de riego.

La absorción y asimilación de *azufre* (S) se encuentra estrechamente relacionada con el N al ser ambos constituyentes de las proteínas. Su deficiencia provoca una reducción en la síntesis de proteínas, clorofilas y aminoácidos pudiendo afectar al desarrollo del árbol. No existen ensayos del efecto de distintas aplicaciones de S en el rendimiento del cultivo.

Entre los micronutrientes, destacan por su importancia el *hierro* (Fe), *zinc* (Zn) y boro (B). El Fe interviene entre otros procesos en la formación de la clorofila y en las reacciones de oxidorreducción de la planta mientras que el Zn está involucrado en la síntesis de citocromos, el metabolismo de los carbohidratos, el mantenimiento de la integridad de las membranas celulares, la síntesis de proteínas, la regulación de la síntesis de auxinas y la formación de polen (Hafeez et al., 2013). Por su parte, el B juega un rol importante en la división celular y el metabolismo de los carbohidratos (Brown et al., 2008) además de en la constitución de los órganos reproductivos donde se acumula teniendo un efecto positivo sobre el posterior cuajado del fruto. En suelos calcáreos o con pH muy básico la disponibilidad de estos microelementos puede estar limitada por su baja solubilidad a $\text{pH} \geq 6$ generando deficiencias en las plantas. En el aguacate, la falta de Fe se suele poner de manifiesto en la clorosis de las hojas. Deficiencias de Zn pueden causar frutos más pequeños y redondeados (Crowley y Smith, 1994; Salazar-García et al., 2008), mientras que, en el caso del B, cuyos niveles suelen ser bajos en las plantaciones comerciales de aguacate, su deficiencia puede tener efectos en el crecimiento vegetativo y provocar malformaciones en los frutos (Lahav y Whiley, 2002). Para corregir estos problemas, se

puede aplicar Fe en forma de quelato en el suelo, sales de Zn directamente en el área del gotero, y B mediante aplicación foliar, que mejora la viabilidad del polen, la fertilización del óvulo y el cuajado del fruto (Robbertse et al., 1990; Jaganath y Lovatt, 1995; Dixon et al., 2004).

El abonado generalmente se realiza mediante fertirrigación, ya que el sistema de riego localizado permite aplicar los nutrientes justo en la zona de absorción de las raíces. El plan de abonado debe tener en cuenta numerosos aspectos como el portainjerto utilizado, la edad de los árboles, las propiedades del agua de riego o las características fisicoquímicas del suelo (i.e. textura y composición). Los requerimientos nutricionales a lo largo de la campaña están fundamentalmente marcados por las etapas fenológicas del aguacate (**Tabla 1.4**), siendo especialmente sensibles a las carencias nutricionales los periodos de floración, cuajado y desarrollo del fruto, que, como se ha indicado anteriormente, coinciden con la brotación vegetativa, aumentando los requerimientos nutricionales del árbol en esos periodos.

Tabla 1.4. Resumen de los requerimientos generales y pauta de aplicación recomendada para el cultivo de la variedad ‘Hass’ en el hemisferio norte. Los valores se expresan Unidades de Fertilizante (UF, 1 UF= 1 kg) para una hectárea de árboles adultos en producción.

	Nutriente	Requerimiento anual (UF)	Pautas de aplicación	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
Macronutrientes	Nitrógeno (N)	100	Aplicación de mayo a octubre, menos cantidad en verano					20	20	10	10	20	20		
	Fósforo (P)	25	Aplicación en abril-mayo				12.5	12.5							
	Potasio (K)	140	Aplicación de junio a octubre de manera ascendente						10	20	30	40	40		
	Calcio (Ca)	20	Aplicación de abril a junio				7	6.5	6.5						
	Magnesio (Mg)	14	Aplicación en otros abonos NPK o con el propio contenido en Mg del agua												
	Azufre (S)		Aplicación conjunta con abonos nitrogenados												
Micronutrientes	Hierro (Fe)	20	Aplicación en primavera y otoño, el resto del año solo si hay síntomas de clorosis férrica			5	5					5	5		
	Zinc (Zn)	0.2	Aplicación en junio de 400 gr por árbol de sulfato de zinc bajo gotero central						400 gr						
	Cobre (Cu)	14	Aplicación foliar prefloración	7	7										
	Boro (B)	25	Aplicación basal durante todo el año y aplicación foliar prefloración	5	5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5

1.4. Importancia del cultivo del aguacate

A pesar de su antigüedad, ha sido en las últimas décadas cuando el aguacate se ha convertido en un producto popular y muy demandado a nivel mundial (**Figura 1.3**). Su consumo se ha extendido a más de 60 países, se ha duplicado en EE.UU. en la última década y crece un 25% cada año en Europa (WAO, 2019) (**Figura 1.3A**).

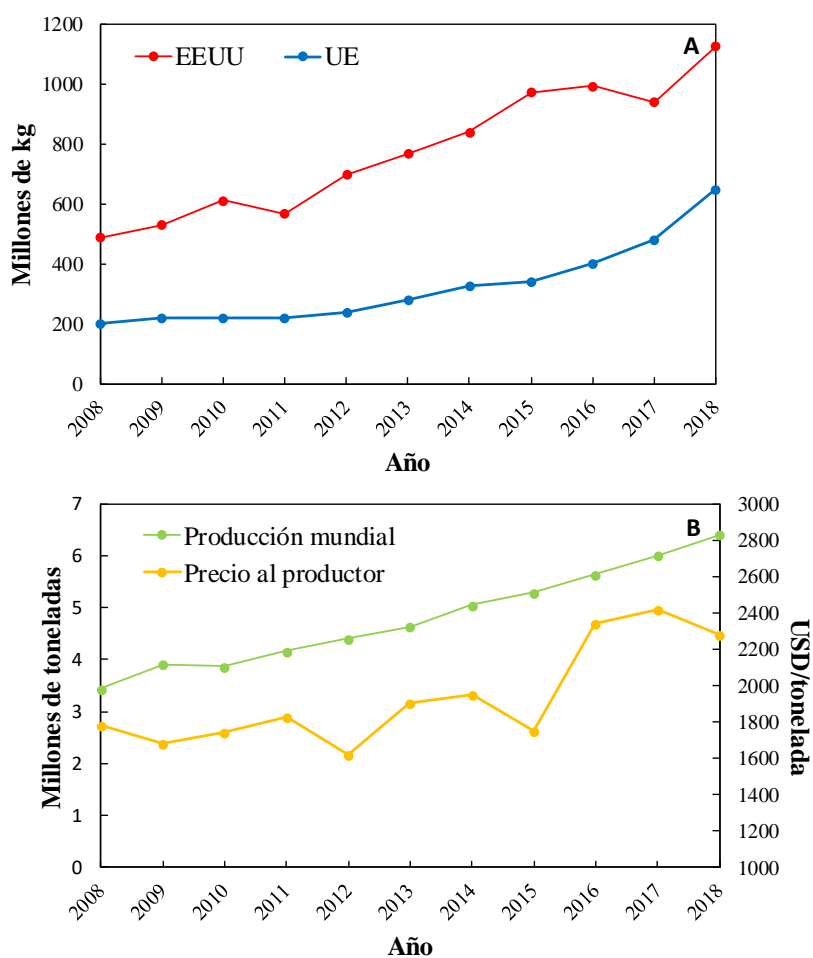


Figura 1.3. Evolución del consumo de aguacate en USA y UE (A) y evolución de la producción mundial de aguacate y su precio (B) y entre 2008 y 2018. Fuente: FAOSTAT2018 y WAO2019.

Esta tendencia de aumento del consumo global del aguacate ha propiciado que, pese a que la producción también ha aumentado, el mercado haya absorbido todo el producto y los precios se hayan mantenido o incluso hayan subido durante la última década (**Figura**

1.3B). En cualquier caso, hoy en día el cultivo del aguacate es rentable y genera beneficios teniendo aún margen para el crecimiento en Europa y Asia. Prueba de su rentabilidad es que actualmente podemos encontrar plantaciones comerciales de aguacate prácticamente en cualquier país que cuente con clima tropical, subtropical o mediterráneo (Australia, Sudáfrica, Estados Unidos, Asia, Europa...) (**Figura 1.4**).

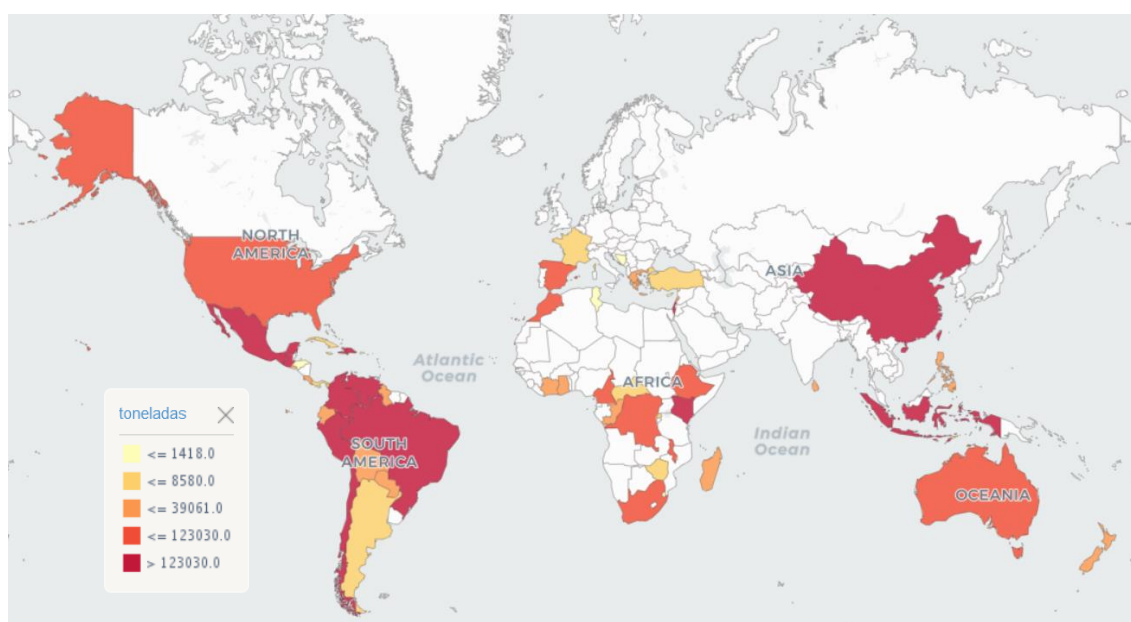


Figura 1.4. Mapa de los principales productores mundiales de aguacate en 2019. Fuente: FAOSTAT.

A pesar del incremento en el número de países productores de aguacate, México lleva años siendo el país del mundo con mayor área destinada al cultivo del aguacate, lo que supuso en torno al 34% de la producción mundial de aguacate en 2018 con más de dos millones de toneladas. De lejos le siguen países como República Dominicana, Perú, Indonesia y Colombia (**Figura 1.5**). España no se sitúa entre los mayores productores a nivel mundial, pero es el principal país productor de Europa con más de 12,000 ha cultivadas y una producción cercana 90,000 t en 2018.

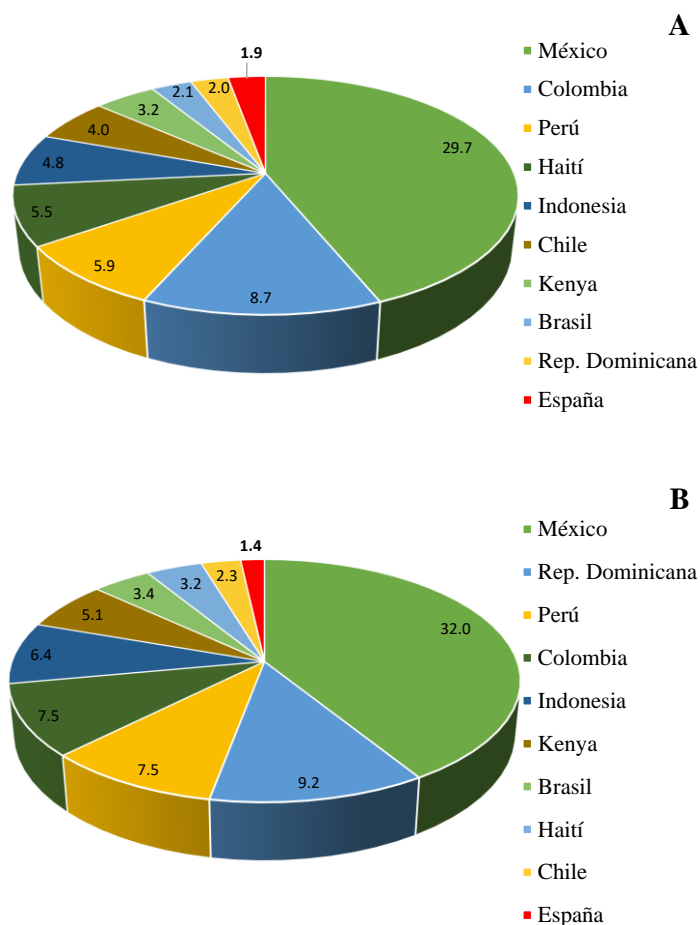


Figura 1.5. Porcentaje del área cosechada (A) y de la producción (B) de aguacate frente al total mundial en 2019. Fuente: FAOSTAT.

El 83% de la superficie cultivada en España se encuentra en Andalucía, en la denominada costa subtropical andaluza que agrupa parte de las provincias de Málaga y Granada (**Tabla 1.5**). Se trata de una zona de temperaturas suaves que permite el cultivo de varias especies tropicales y subtropicales como aguacate, mango o chirimoya. El aguacate cultivado en esta zona es muy apreciado por los principales consumidores europeos

(Francia, Reino Unido y Alemania) y gran parte de la producción española se destina a la exportación.

Tabla 1.5. Cultivo del aguacate en España en el año 2019. Fuente: Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, España.

Provincias y Comunidades Autónomas	Superficie en plantación regular (ha)		Producción (toneladas)	Rendimiento (kg/ha)
	Total	En producción		
A Coruña	1	–	3	–
Pontevedra	2	–	3	–
GALICIA	3	–	6	–
P. DE ASTURIAS	3	–	–	–
Tarragona	6	6	36	6 000
CATALUÑA	6	6	36	6 000
BALEARES	8	8	54	6 750
Alicante	295	225	2 025	9 000
Castellón	282	87	522	6 000
Valencia	890	196	2 058	10 500
C. VALENCIANA	1 467	508	4 605	9 065
R. DE MURCIA	10	6	43	7 100
Almería	6	5	60	11 920
Cádiz	1 264	500	4 252	8 190
Granada	2 720	2 657	27 725	10 435
Huelva	922	520	884	1 700
Málaga	7 449	6 862	48 034	7 000
Sevilla	25	11	132	12 000
ANDALUCÍA	12 386	10 555	81 087	7 667
Las Palmas	301	271	2 131	7 870
S.C. de Tenerife	1 665	1 436	10 491	7 309
CANARIAS	1 966	1 707	12 622	7 398
ESPAÑA	15 849	12 790	98 453	7 685

La clave del éxito del aguacate español en Europa radica en que, además de ser un producto de gran calidad, tiene un acceso casi inmediato al mercado europeo lo que permite el comercio de aguacates en su punto óptimo para el consumo inmediato (conocido

en inglés como “*ready to eat*”) lo que garantiza una mejor rotación y venta del producto y permite al consumidor comprar la fruta y consumirla de inmediato. Además, desde el punto de vista ecológico, presenta una menor huella de carbono y fomenta un consumo más local. Todas estas ventajas han posicionado a la costa subtropical andaluza como protagonista del mercado europeo del aguacate y ha generado una industria asociada (agricultores, cooperativas, transporte...) que crece año tras año y que se ha convertido en el motor socioeconómico de esta región de Andalucía.

A la hora de evaluar el sistema de cultivo del aguacate en cada zona o país es importante, además de la producción, considerar el rendimiento. El crecimiento vegetativo de los árboles de aguacate suele ser vigoroso, y se estima que en condiciones favorables pueden llevar a producir más de 30 t ha⁻¹ (Wolstenholme, 1986). Sin embargo, este valor teórico rara vez es alcanzado en plantaciones comerciales de aguacate y el rendimiento promedio de la mayoría de los países no se acerca a esta cifra.

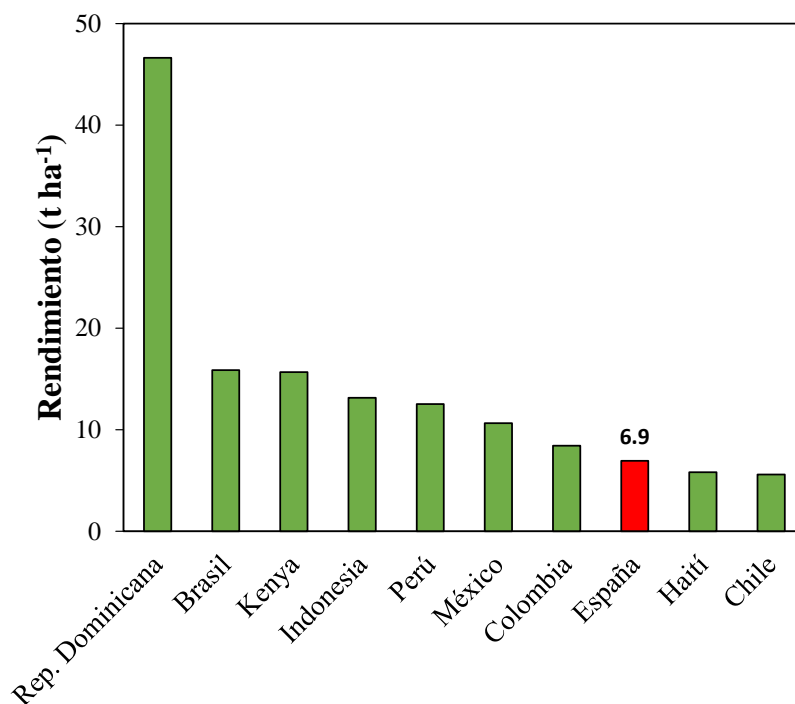


Figura 1.6. Rendimiento de algunos de los países más productores de aguacate durante 2019. Fuente: FAOSTAT.

En general, los mayores productores mundiales no son aquellos que presentan un mayor rendimiento ($t\ ha^{-1}$). Principalmente destaca República Dominicana, con más de $46\ t\ ha^{-1}$ en 2018, seguidos de Brasil, Kenia e Israel, que se encuentran en un rango de 14 a $16.5\ t\ ha^{-1}$, superando con creces las $10.6\ t\ ha^{-1}$ de cultivo que obtienen en México. En esa misma campaña, España alcanzó un rendimiento promedio de tan solo $7.4\ t\ ha^{-1}$ (**Figura 1.6**).

Existen múltiples factores que pueden ser responsables de las grandes diferencias de rendimiento entre los países productores:

- Factores agroclimáticos (abióticos) asociados a cada zona como la radiación incidente, el rango de temperatura, las precipitaciones, la disponibilidad de agua y nutrientes, o el tipo de suelo en el que se cultiva.
- Factores humanos como el manejo del cultivo, aporte de fertilizantes, el nivel de tecnificación de la explotación, densidad de plantación, etc.
- Factores genéticos como los portainjertos y variedades, cuya elección es determinante del rendimiento máximo que pueda alcanzar una explotación.
- Factores biológicos como la presencia o no de polinizadores, incidencia de plagas y enfermedades producidas por bacterias (chancros), viroides (manchado solar del aguacate), hongos aéreos (marchitez del laurel, ramas secas) y hongos y oomicetos de suelo (podredumbres radiculares) (Pérez-Jiménez, 2008).

1.5. Principales problemas del cultivo del aguacate

La importancia relativa de los factores que afectan al crecimiento y desarrollo del cultivo y a su producción depende en gran medida de la zona en la que se cultive y sus

condiciones asociadas. Sin embargo, existen factores que afectan prácticamente a la totalidad de las zonas productoras de aguacate, limitando la producción y llegando a comprometer la viabilidad de las explotaciones a corto, medio y largo plazo. Entre estos factores, por la amenaza que suponen en plantaciones de todo el mundo, destacan las enfermedades causadas por hongos patógenos del suelo, destacando las podredumbres radiculares causadas por *Phytophthora cinnamomi* Rands y *Rosellinia necatrix* Prill.

Phytophthora cinnamomi, el agente causal de la podredumbre radicular (PRR), se encuentra dentro del top 10 de oomicetos y patógenos de plantas en base a su importancia científica y económica (Kamoun et al., 2015) debido a su distribución mundial y a que es capaz de infestar a alrededor de 5,000 especies diferentes (Cahill et al., 2008; Jung et al., 2013). En el caso del aguacate, es la mayor causa de pérdidas económicas estimándose en más de 40 millones de dólares las pérdidas anuales solo en las plantaciones de California (Ploetz, 2013). *P. cinnamomi* es un oomiceto hemibiotrofo que presenta fases sexuales y asexuales en su ciclo de vida (Zentmyer, 1980) y tiene capacidad de crecer tanto de manera saprófita sobre materia orgánica muerta o a modo de parásito infestando las pequeñas raíces alimenticias de la planta. Las raíces atacadas se acaban necrosando y se produce una pérdida de masa radicular lo que interfiere en la toma de agua y nutrientes por parte de la planta resultando en clorosis, caída de hojas y eventualmente muerte de la planta. *P. cinnamomi* tiene capacidad de generar oosporas sexuales, y clamidosporas asexuales permitiendo al patógeno sobrevivir durante largos períodos en condiciones adversas y dificultando enormemente la erradicación completa de la enfermedad (Jung et al., 2013). Los métodos de control de este patógeno pasan por evitar encharcamientos, que aumenta la incidencia de la PRR al reprimir mecanismos de defensa que la planta activa frente al oomiceto (Reeksting et al., 2014, 2016), usar material de invernadero libre del patógeno,

realizar inyecciones periódicas de fosfonato en el tronco de los árboles y, siempre que sea posible, usar portainjertos tolerantes.

En este sentido, como se ha indicado anteriormente, existe una colección de portainjertos clonales de aguacate con tolerancia frente a la PRR, algunos de los cuales se han comercializado contribuyendo a disminuir su impacto negativo en las nuevas plantaciones. En la última década, el estudio de las bases moleculares de la tolerancia a *P. cinnamomi* ha permitido la identificación e incorporación de marcadores a los programas de mejora frente a la PRR, lo que ha supuesto un gran impulso para agilizar la selección de genotipos. Así, en estudios realizados en el portainjerto tolerante ‘Dusa’, se han identificado varios genes relevantes en la interacción aguacate / *P. cinnamomi* (i.e. *LRR resistance protein-like gene*, *PR-10*, *thaumatin*, *phenylalanine ammonia-lyase* y *lipoxygenase*) asociados a mecanismos de defensa de la planta, detoxificación de especies reactivas de oxígeno y activación de rutas como la del ácido salicílico (Mahomed y van den Berg, 2011; Engelbrecht y van den Berg, 2013). El análisis transcriptómico de la respuesta de ‘Dusa’ frente *P. cinnamomi* permitió esclarecer los mecanismos de defensa que tienen lugar en la planta, activándose, en primer lugar, las rutas de defensa asociadas al ácido salicílico (SA) que disminuyen gradualmente dando paso a la inducción de rutas asociadas al ácido jasmónico (JA) (van den Berg et al., 2018a).

Otra enfermedad con un efecto significativo en el rendimiento de las plantaciones de aguacate es la podredumbre blanca radicular (PBR) causada por *Rosellinia necatrix* (Freeman et al., 1992; Pliego et al., 2012), un ascomiceto perteneciente al orden de los Xylariales. *R. necatrix* está presente en las zonas templadas y tropicales de todo el mundo y afecta a más de 350 especies de plantas (<https://nt.ars-grin.gov/fungaldatabases/>, USDA),

tanto leñosas como herbáceas, incluyendo cultivos de gran interés económico como la vid, olivos, almendras, manzanas, peras, cítricos, café, patatas, fresas, mangos o aguacates. En el caso del aguacate, representa un factor limitante del cultivo en Israel y España, donde se considera el principal patógeno causante de pérdidas (López-Herrera et al., 1998; López-Herrera y Zea-Bonilla, 2007; Pliego et al., 2012). Además, en los últimos años la PBR está considerada como una enfermedad emergente en importantes países productores de aguacate como Sudáfrica (van den Berg et al., 2018b), México y Australia. Además de en aguacate, en España se ha reportado la incidencia de *R. necatrix* en *Cyperus esculentus* (chufa) (García-Jiménez et al., 1998), *Gleditsia triacanthos* (acacia) (Petrini, 2013), *Mangifera indica* (mango) (Arjona-Girona et al., 2018) y en especies del género *Quercus* (Petrini, 2013).

El ciclo de vida de *R. necatrix* presenta una fase asexual, con la producción de clamidosporas y conidiosporas, y una fase sexual, con ascosporas como estructura reproductora (Pérez-Jiménez et al., 2003). El papel de estos tres tipos de espora en la supervivencia y dispersión del patógeno no está del todo claro, y parece ser que difiere entre países (Pliego et al., 2012). En España, se cree que la principal forma de dispersión del hongo es a partir del contacto entre raíces de hospedadores próximos (Delatour y Guillaumin, 1985). El crecimiento del micelio de *R. necatrix* en el suelo se ve influido por la temperatura, la concentración de oxígeno, el pH, la cantidad de materia orgánica y la composición de la microflora. Su temperatura óptima de crecimiento es de 22-24°C, y éste no se inhibe a pH altos, prefiere suelos con un contenido de humedad cercano a la capacidad de campo, poco aireados y con abundante materia orgánica (Pliego et al., 2012). Cuando el micelio entra en contacto con la raíz de un hospedador, prolifera en su superficie creando una cubierta blanca algodonosa, que le da nombre a la podredumbre, y formando

agregados miceliales. Posteriormente las hifas penetran en la raíz a través de orificios naturales como las lenticelas, por heridas o directamente formando esclerocios de penetración. Una vez logran penetrar, las hifas invaden el xilema primario y secundario de la planta (Pliego et al., 2009). Actualmente se desconocen algunos de los mecanismos moleculares que subyacen a la interacción del hongo con la planta, pero estudios transcriptómicos recientes han puesto de manifiesto la importancia de genes fúngicos relacionados con la producción de toxinas fúngicas, desintoxicación y transporte de compuestos tóxicos, biosíntesis de hormonas, silenciamiento de genes y degradación de la pared celular vegetal (Zumaquero et al., 2019).

Los árboles infectados por *R. necatrix* pueden mostrar síntomas tanto en la parte radicular como en la parte aérea, debidos por una parte a la pérdida de raíces, que merma la capacidad de la planta para absorber agua y nutrientes, y por otra, a la liberación de toxinas dentro del sistema vascular de la planta. Sin embargo, los árboles infectados no siempre muestran síntomas aéreos lo cual dificulta enormemente el diagnóstico de la enfermedad. En caso de aparecer, estos síntomas pueden tener una evolución rápida o lenta. En el primer caso, se observa un decaimiento del árbol, cuyas hojas se ponen lacias, amarillean y finalmente se marchitan provocándose la muerte del árbol en cuestión de días. En el segundo caso, el proceso puede durar años, observándose un menor crecimiento del árbol, escaso follaje, marchitamiento de las hojas, clorosis y finalmente la muerte (Pliego et al., 2012). La forma en la que avancen los síntomas en los árboles de una plantación tiene una gran influencia en la incidencia de la enfermedad pues, si bien en ambos casos los árboles acaban por morir, mientras más tiempo permanezca el árbol infectado y no identificado como afectado por la PBR, más se puede propagar el hongo a los árboles sanos circundantes.

Al problema de la identificación de los árboles afectados por la PBR se le suma el hecho de que el hongo es capaz de sobrevivir en el suelo en una etapa de latencia durante muchos años e infectar nuevas plantas solo cuando las condiciones ambientales son favorables (López-Herrera, 2000). Esto provoca que el control de la enfermedad, una vez el hongo se ha establecido en una zona, sea muy complejo, y que los métodos de control, como la eliminación de las plantas enfermas, la solarización o el uso de productos químicos, no sean completamente efectivos. Por lo tanto, la obtención de portainjertos tolerantes, al igual que para *P. cinnamomi*, parece el camino más prometedor para luchar contra la PBR. En este sentido, en el Instituto Andaluz de Investigación y Formación Agraria, Pesquera, Alimentaria y de la Producción Ecológica (IFAPA) puso en marcha en 1995, un programa de selección de portainjertos tolerantes a la PRB que continua hasta la actualidad. Este programa ha logrado una selección de portainjertos prometedores (Barceló-Muñoz et al., 2007) y se están realizando estudios moleculares de la interacción *R. necatrix* / aguacate para poder incorporar el uso de herramientas moleculares el proceso de selección. Así, se han identificado varios genes asociados a la tolerancia frente a *R. necatrix* mediante la comparación de los cambios de expresión inducidos en portainjertos tolerantes y susceptibles. Se ha observado que la respuesta del portainjerto tolerante parece estar basada en la inducción de inhibidores de proteasa y de reguladores negativos, genes relacionados con la tolerancia a la sal y al estrés osmótico (*aspartic peptidase domain-containing proteins* y *gdsl esterase lipase proteins*) e inhibidores de proteasas (*glu protease*, *trypsin inhibitor* y *endopeptidase inhibitor*) (Zumaquero et al., 2018). A pesar de los resultados prometedores del programa de selección de portainjertos frente a la PBR, hasta la obtención y comercialización de un genotipo tolerante es necesario encontrar métodos que nos permitan minimizar la incidencia de la enfermedad y atenuar su

propagación en plantaciones en producción e infestadas con el fin de mantener la rentabilidad del cultivo. En este sentido, los métodos de control biológico como el uso *Trichoderma spp.* (Ruano-Rosa et al., 2014; Ruano-Rosa et al., 2018), se plantean como una alternativa frente a los tratamientos físicos o químicos. Sin embargo, son necesarias nuevas herramientas de control integrado que permitan abordar la problemática desde una perspectiva ecológica y sostenible.

1.6. Déficit hídrico como método potencial de control de hongos patógenos

Un factor determinante de la propagación y dispersión de las podredumbres radiculares es el contenido de agua del suelo, dadas las preferencias de los hongos causantes de las mismas por suelos encharcados o cercanos a su capacidad de campo (Reeksting et al., 2016). En este sentido, el manejo del riego es de vital importancia para lograr un equilibrio entre satisfacer las necesidades hídricas de la planta y al mismo tiempo mantener un nivel de humedad del suelo que disminuya la carga de hongos patógenos del suelo (*Rosellinia* y *Phytophthora*) y, de ese modo, minimizar su dispersión en plantaciones infestadas (i.e. menor humedad del suelo, menor dispersión de zoosporas, menor contacto entre raíces de distintos árboles). Para conseguirlo, es necesario establecer un compromiso entre disminuir el nivel de propagación/incidencia de la enfermedad y el posible perjuicio en la producción por déficit hídrico y/o por salinidad del suelo (incremento de la concentración de sales por falta de lavado) (**Figura 1.7**).

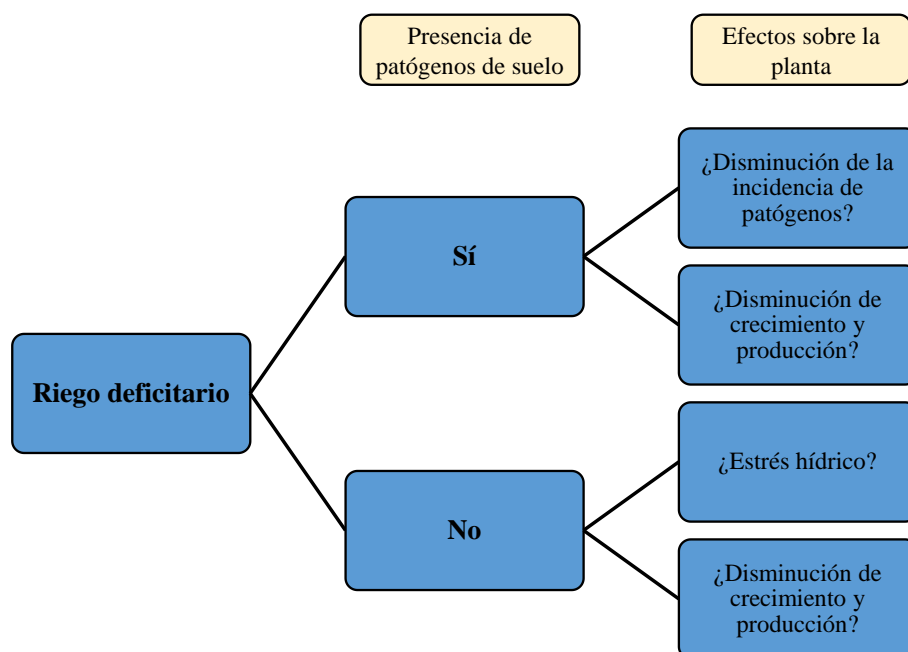


Figura 1.7. Representación esquemática de las posibles interacciones entre manejo del riego y hongos patógenos del suelo

Por ello, el uso de estrategias de riego deficitario en el cultivo del aguacate podría representar un método alternativo y viable para el control de la enfermedad en plantaciones actuales (cuyos árboles están sobre portainjertos susceptibles a *R. necatrix*), que además contribuiría a la sostenibilidad del cultivo ante la creciente escasez del agua a la que se ven sujetas muchas regiones productoras del mundo como Israel, California o España (Martínez-Ferri et al., 2013).

En este ámbito, para poder poner en marcha cualquier estrategia de riego deficitario, se requiere conocer la variación de los requerimientos hídricos del aguacate a lo largo del ciclo de cultivo, así como su respuesta frente diferentes niveles de déficit hídrico. En estudios realizados en las zonas productoras de Chile e Israel, el uso de dotaciones de riego por debajo de las necesidades estimadas de los árboles (~25-77% ET_0) implicaron una disminución de la producción (~30 al 80% según el ensayo) y/o del calibre de los frutos (Kiggundu et al., 2012; Silber et al., 2012; Holzapfel et al., 2017). No obstante, numerosos

factores como el tipo de suelo, el manejo del riego, el rango de temperaturas y la cuantía y distribución de las precipitaciones determinan qué nivel de recorte hídrico representa un riego deficitario (RD) para los árboles, a partir del cual se puede producir una pérdida de rendimiento. Además de la severidad del recorte, el momento y duración del mismo según la estrategia de riego deficitario empleada (i.e. riego deficitario controlado, RDC; riego deficitario sostenido, RDS) juegan un papel crucial en la respuesta productiva de los árboles de aguacate frente a recortes de agua.

Así, se ha observado que un recorte del 25% de las necesidades estimadas durante toda la campaña afecta menos al rendimiento del cultivo (~32-36% reducción producción) que aplicar un RDC similar durante el verano, cuando se produce el periodo principal de crecimiento del fruto (Silber et al., 2019). Otras estrategias de RD como el PRD (secado parcial del sistema radicular), no parecen ser más ventajosas para el árbol que un riego deficitario aplicado en la totalidad del sistema radicular del árbol (Neuhaus et al., 2007; 2009), si bien podría implicar una limitación del crecimiento radicular y el contacto entre raíces de árboles contiguos, con el consiguiente efecto en la dispersión de hongos patógenos del suelo.

En cualquier caso, para manejar el RD, es importante conocer los umbrales de tolerancia de los árboles de aguacate frente a diferentes niveles de estrés hídrico (deseccación del suelo), así como los mecanismos fisiológicos implicados en la respuesta, y en su capacidad de recuperación frente al mismo (Carr 2013).

La respuesta fisiológica de las plantas frente al estrés hídrico ha sido ampliamente estudiada en otras especies, incluyendo leñosas (Kreps et al., 2002; Seki et al., 2002; Huang et al., 2008; Ye et al., 2018; Zhang et al., 2018; Gonçalves et al., 2019) y, pese a

que se han descrito mecanismos de acción comunes, la respuesta de la planta es dependiente de distintos factores como el genotipo, su estado de desarrollo en el momento del estrés, la duración (rápida o gradual) y la intensidad (severa o leve) del mismo (Bartels y Sunkar, 2005; Smit y Singels, 2006; da Graça et al., 2010; Inman-Bamber et al., 2012). De forma general, en la respuesta a estrés hídrico implica respuestas a corto y medio plazo para promover la aclimatación frente al estrés, como la modulación de la apertura estomática y la consecuente limitación de la fotosíntesis (Du et al., 1996; Inman-Bamber y Smith, 2005; Silva et al., 2007; Endres et al., 2010; da Graça et al., 2010; da Silva et al., 2012; Basnayake et al., 2015), la acumulación de solutos para el ajuste del potencial osmótico y mantenimiento de la turgencia de los tejidos (Hu y Schmidhalter, 1998), la síntesis de proteínas y modificaciones a nivel morfo-anatómico (i.e. grosor y densidad de hoja LMA, pilosidad, ...); y respuestas a largo plazo que pueden implicar una adaptación a condiciones de déficit hídrico, en la que se modifican los patrones de distribución de la biomasa entre la raíz y la parte aérea para facilitar la absorción de agua (Inman-Bamber y Smith, 2005; Smit y Singels, 2006).

La puesta en marcha de estos mecanismos de aclimatación o adaptación al estrés conlleva una modificación de los patrones de expresión génica de la planta. Diversos estudios transcriptómicos han permitido identificar cientos de genes y rutas metabólicas claves en la respuesta común de las plantas frente a la falta de agua (Shaar-Moshe et al., 2015). Entre los genes descritos en otras especies cuya expresión se ve modulada por el estrés hídrico, destacan genes de chaperonas para estabilizar las proteínas celulares, genes relacionados con mecanismos de detoxificación de especies reactivas de oxígeno (ROS), genes responsables de la acumulación de sustancias con propiedades osmoprotectoras para prevenir el choque osmótico de las células y genes encargados de modificar las

propiedades de las paredes celulares (Muthusamy et al., 2016; Ye et al., 2018; Xu y Bingru, 2018; Bhaskarla et al., 2020).

A los mecanismos comúnmente asociados a la respuesta frente a estrés hídrico, estudios recientes han sumado genes tradicionalmente asociados al estrés biótico como las *pathogenesis related protein* (PR), que se ha demostrado que juegan un papel importante frente al estrés hídrico (Fountain et al., 2010; Hanafy et al., 2013; Rustagi et al., 2015), indicando un posible solapamiento entre las respuestas de la planta a estreses de diferente naturaleza. No en vano, en condiciones naturales las plantas a menudo están expuestas a múltiples estreses que ocurren simultáneamente o en diferentes etapas de desarrollo, estreses que además interactúan entre ellos aumentando o disminuyendo su incidencia sobre la planta (Suzuki et al., 2014).

Así, los mecanismos de respuesta que se ponen en marcha cuando la planta detecta un estímulo estresante pasan por la modulación de la expresión de hormonas vegetales como el ácido salicílico (SA), el ácido abscísico (ABA), el ácido jasmónico (JA) o el etileno (ET). Estas hormonas establecen una compleja red de acciones sinérgicas y antagonistas, mediada por elementos reguladores como las especies reactivas de oxígeno (ROS) (Fujita et al., 2006; Fichman y Mittler, 2020), desencadenando cascadas de señalización que activan determinados factores de transcripción que, en última instancia, promueven la inducción o represión de grupos de genes dependiendo del tipo de estrés al que se enfrente la planta (**Figura 1.8**).

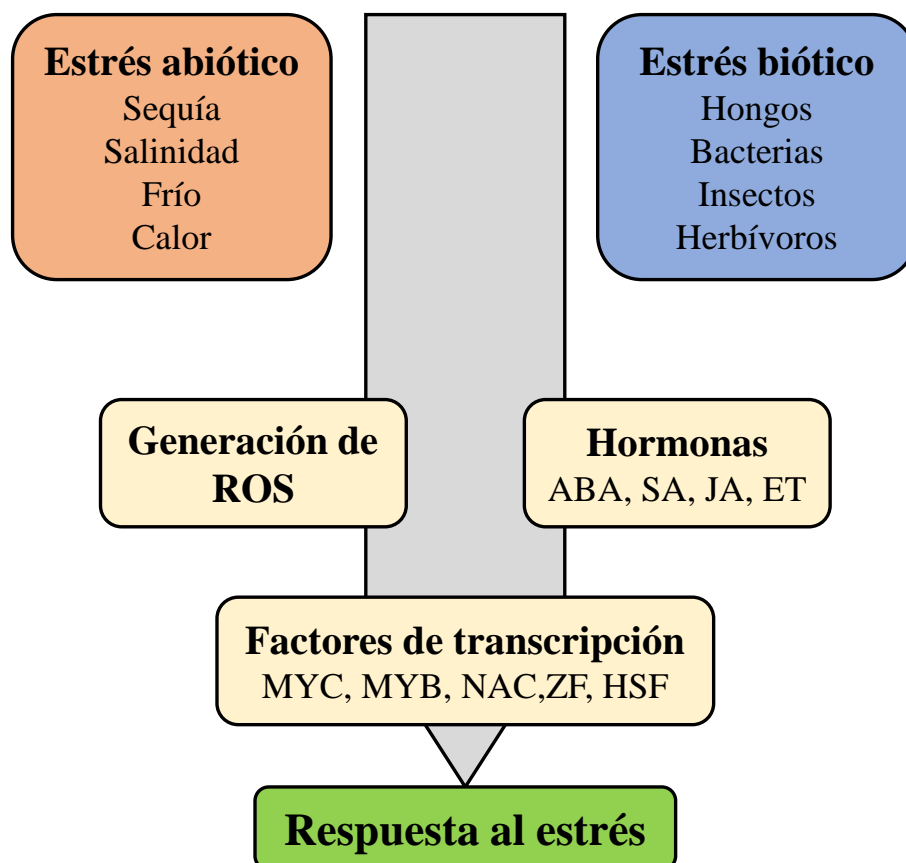


Figura 1.8: Esquematación de la integración de las cascadas de señalización frente a estrés abiótico y biótico. ROS: especies reactivas de oxígeno, ABA: ácido abscísico, SA: ácido salicílico, JA: ácido jasmónico, ET: etileno. Adaptado de Ali et al., 2018.

En este sentido, el estrés hídrico y la PBR, pese a ser de diferente naturaleza, presentan una serie de puntos en común. A nivel fisiológico, el sistema radicular es en ambos casos el punto de la planta que primero entra en contacto con el elemento estresante (falta de agua, ataque del hongo patógeno). Además, la falta de agua y nutrientes que sufre la planta por estrés hídrico son, hasta cierto punto, similares a los efectos que padece por la necrosis de raíces y obstrucción de vasos que puede causar el hongo patógeno. A nivel molecular, la sequía se caracteriza por inducir la síntesis de hormonas como ABA y JA, así como un aumento de ROS. Por su parte, *R. necatrix* activa la ruta de los patógenos necrotrofos con inducción, entre otros mecanismos, de la cascada de señalización dependiente de JA (Ali et

al., 2018). Estudios recientes ponen de relevancia el papel del JA no solo en la respuesta al estrés abiótico (Ali y Baek, 2020; Yang et al., 2020) sino como un componente central de la red de interacción hormonal que agrupa las respuestas a estreses bióticos y abióticos (Yang et al., 2019).

Esta confluencia entre los mecanismos de acción desencadenados en la planta como respuesta a la sequía y a la PBR, junto con la estrecha relación entre la humedad del suelo y la dispersión de los hongos, plantean la posibilidad de la utilización del estrés hídrico como un método para controlar la propagación de las podredumbres radiculares en el aguacate, a la falta de portainjertos comerciales tolerantes frente a *R. necatrix*. Por ello, el estudio comparativo de la respuesta del aguacate a nivel fisiológico y genético frente a ambos tipos de estrés resulta de gran interés.

En este sentido, el manejo del estrés hídrico en el aguacate no solo podría ayudar a controlar la propagación de las podredumbres radiculares, sino que podría inducir una respuesta en la planta que puede ser efectiva para hacer frente a otros estreses bióticos (i.e. ataque de patógenos) que pudieran sobrevenir.

1.7. Priming con estrés hídrico como método de inducción de tolerancia a *R. necatrix*

Considerando lo anterior, estudios previos han demostrado que la exposición de las plantas a un factor inductor de estrés las permite volverse más tolerantes frente a futuros eventos de estrés (Bruce et al., 2007). Es decir, las plantas pueden ser ‘preparadas’ (en inglés ‘*priming*’) para defenderse de posibles estreses futuros. Esto permitiría que genotipos *a priori* susceptibles frente a un determinado tipo de estrés logren una mayor resistencia o tolerancia al mismo gracias a la pre-exposición a un estímulo que puede ser tanto biótico (ataque de patógenos, organismos beneficiosos colonizadores de la raíz;

Conrath et al., 2006; Conrath, 2011) como abiótico (estrés hídrico, compuestos químicos; Molassiotis et al., 2010; Wang et al. 2014). De este modo, el primer evento de estrés modularía la expresión genética de la planta y provocaría la activación de mecanismos de defensa de forma transitoria o permanente, adquiriendo así un estado de pre-defensa o una resistencia inducida, respectivamente, lo que les permitiría responder más rápido y de forma más eficaz cuando se ven sometidas de nuevo a estrés.

Existen numerosos estudios que avalan el *priming* como mecanismo de inducción de tolerancia en distintas especies de plantas (para revisión ver Tugizimana et al., 2018 y Schwachtje et al., 2019), utilizando, entre otros estímulos, la desecación controlada (Wang et al., 2014; Vincent et al., 2018). De hecho, Barradas y colaboradores demostraron que el *priming* con estrés hídrico en eucalipto puede inducir un aumento de resistencia frente al hongo patógeno *Neofusicoccum eucalyptorum* (Barradas et al., 2018). Bajo estas premisas, la estrategia de *priming* podría ser utilizada en el caso del aguacate como una herramienta medioambientalmente sostenible con la que reducir el impacto de la PBR causada por *R. necatrix* en plantaciones en producción. Esta respuesta de *priming* podría inducirse de forma inocua mediante la imposición de un cierto grado de estrés hídrico que, como se ha mencionado, ayudaría colateralmente a controlar la propia dispersión del patógeno y supondría además un ahorro de agua.

1.8. Objetivos

El objetivo general de la presente tesis doctoral es abordar desde una perspectiva medioambientalmente sostenible el manejo del estrés hídrico en aguacate como método potencial de control de la PBR y su influencia en la productividad del cultivo.

Los objetivos particulares de esta tesis doctoral se pueden desglosar en:

1. Determinar los requerimientos del cultivo en la costa subtropical andaluza y la productividad del agua mediante la evaluación del efecto de distintas dotaciones de riego sobre el rendimiento y la calidad del fruto de aguacate en plantaciones en producción (**Capítulo II**).
2. Determinar los umbrales de tolerancia a estrés hídrico mediante la caracterización de la respuesta fisiológica y las modificaciones en la expresión génica del aguacate frente a diferentes niveles de desecación y evaluar su capacidad de recuperación (**Capítulo III**).
3. Determinar la idoneidad y efectividad de la inducción de mecanismos de defensa mediante ‘*priming*’ con estrés hídrico en portainjertos de aguacate susceptibles frente a *R. necatrix* (**Capítulo IV**).

Capítulo II

Yield and fruit quality of avocado trees under different regimes of water supply in the subtropical coast of Spain

Guillermo Moreno Ortega, Clara Pliego, David Sarmiento, Araceli Barceló, Elsa Martínez Ferri. *Agricultural Water Management*. 2019. Volume 221, Pages 192-201. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2019.05.001>.

Abstract

The subtropical Mediterranean climate of southeastern Andalusian coast allows Spain to be the largest European producer of subtropical fruit, with the avocado as the main representative. In this region, precipitations are scarce and erratic and limit water availability for irrigation. Under this climatic uncertainty, appropriate water use is required for assuring crop environmental sustainability and increasing water productivity (WP) of avocado orchards. For this purpose, it is necessary to evaluate if current water endowments in the region match crop water requirements and to what extent water use can be improved. In this study, water productivity was assessed in a mature avocado (cv. 'Hass') orchard along six consecutive seasons. The physiological and agronomical responses of avocado trees to five water treatments (T1-T5) were also evaluated during two consecutive seasons. Water amounts supplied by irrigation were compared with FAO's estimations. For the six seasons, averaged FAO irrigation needs were $7916 \pm 395 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ season}^{-1}$ but averaged water supplied was $6503 \pm 328 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ season}^{-1}$ (~18% below FAO's) with yields $11 \pm 2 \text{ t ha}^{-1}$, meaning a WP of 1.7 kg m^{-3} . FAO's recommendations matched T2 and irrigation over or below T2 affected avocado yield, fruit quality (i.e. size) and WP. Water supplies 15% above FAO's (T3) did not involve better yields but decreased WP. Conventional irrigation for mature orchards (T1) was ~20% lower than FAO's and entailed yield decreases (~16%) but similar fruit sizes and WP. Water supplies 40% and 60% below FAO's (T4 and T5, respectively) caused significant water stress and decreased yields and fruit quality of avocado trees but increased WP. These effects were more noticeable during the productive season, in which T5 trees showed weakening symptoms and marked fruit drop. Results are discussed in the context of viability of avocado cropping in the Mediterranean region under low water resource scenarios.

Capítulo III

Physiological and molecular responses of ‘Dusa’ avocado rootstock to water stress: insights for drought adaptation

Guillermo Moreno-Ortega, Adela Zumaquero, Antonio Matas, Nicholas A Olivier, Noëlani van den Berg, Elena Palomo-Ríos, Elsa Martínez-Ferri, Clara Pliego. *Plants* 2021, Volume 10, Issue 10, 2077. Doi: 10.3390/plants10102077.

Abstract

Avocado consumption is increasing year by year, and its cultivation has spread to many countries with low water availability, which threatens the sustainability and profitability of avocado orchards. However, to date, there is not much information on the behavior of commercial avocado rootstocks against drought. The aim of this research was to evaluate the physiological and molecular responses of ‘Dusa’ avocado rootstock to different levels of water stress. Plants were deficit irrigated until soil water content reached 50% (mild-WS) and 25% (severe-WS) of field capacity. Leaf water potential (Ψ_w), net CO₂ assimilation rates (A_N), transpiration rate (E), stomatal conductance (g_s), and plant transpiration rates significantly decreased under both WS treatments, reaching significantly lower values in severe-WS plants. After rewatering, mild- and severe-WS plants showed a fast recovery in most physiological parameters measured. To analyze root response to different levels of drought stress, a cDNA avocado stress microarray was carried out. Plants showed a wide transcriptome response linked to the higher degree of water stress, and functional enrichment of differentially expressed genes (DEGs) revealed abundance of common sequences associated with water stress, as well as specific categories for mild-WS and severe-WS. DEGs previously linked to drought tolerance showed overexpression under both water stress levels, i.e., several transcription factors, genes related to abscisic acid (ABA) response, redox homeostasis, osmoprotection, and cell-wall organization. Taken altogether, physiological and molecular data highlight the good performance of ‘Dusa’ rootstock under low-water-availability conditions, although further water stress experiments must be carried out under field conditions.

Capítulo IV

Mild water stress-induced priming enhance tolerance to *Rosellinia necatrix* in susceptible avocado rootstocks

Elsa Martínez Ferri, Guillermo Moreno Ortega, Noëlani van den Berg, Clara Pliego. BMC Plant Biology. 2019. 19, 458. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-2016-3>.

Abstract

White root rot (WRR) disease caused by *Rosellinia necatrix* is one of the most important threats affecting avocado orchards in temperate regions. The eradication of WRR is a difficult task and environmentally friendly control methods are needed to lessen its impact. Priming plants with a stressor (biotic or abiotic) can be a strategy to enhance plant defense/tolerance against future stress episodes but, despite the known underlying common mechanisms, few studies use abiotic-priming for improving tolerance to forthcoming biotic-stress and *vice versa* ('*cross-factor priming*'). To assess whether *cross-factor priming* can be a potential method for enhancing avocado tolerance to WRR disease, 'Dusa' avocado rootstocks, susceptible to *R. necatrix*, were subjected to two levels of water stress (mild-WS and severe-WS) and, after drought-recovery, inoculated with *R. necatrix*. Physiological response and expression of plant defense related genes after drought-priming as well as the disease progression were evaluated. Water-stressed avocado plants showed lower water potential and stomatal limitations of photosynthesis compared to control plants. In addition, NPQ and *qN* values increased, indicating the activation of energy dissipating mechanisms closely related to the relief of oxidative stress. This response was proportional to the severity of the water stress and was accompanied by the deregulation of pathogen defense-related genes in the roots. After re-watering, leaf photosynthesis and plant water status recovered rapidly in both treatments, but roots of mild-WS primed plants showed a higher number of overexpressed genes related with plant defense than severe-WS primed plants. Disease progression after inoculating primed plants with *R. necatrix* was significantly delayed in mild-WS primed plants. These findings demonstrate that mild-WS can induce a primed state in the WRR susceptible avocado rootstock 'Dusa' and reveal that '*cross-factor priming*' with water stress (abiotic stressor) is effective for increasing avocado tolerance against *R. necatrix* (biotic stressor),

underpinning that plant responses against biotic and abiotic stress rely on common mechanisms. Potential applications of these results may involve an enhancement of WRR tolerance of current avocado groves and optimization of water use via low frequency deficit irrigation strategies.

Resumen de los resultados

Los principales resultados obtenidos en esta tesis doctoral se exponen de acuerdo con los objetivos planteados en la misma.

En relación con el **Objetivo I**, se observó que la dotación promedio estimada mediante la metodología de la FAO ($ET_o \times K_c$) para el cultivo del aguacate en la costa subtropical andaluza ($\sim 7500 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ campaña}^{-1}$) está muy por encima de la dotación legalmente establecida por hectárea de cultivo subtropical. Sin embargo, esta dotación fue la que presentó mejores resultados en cuanto a producción y calidad de la fruta. Una dotación por encima de la misma ($\sim 15\%$ más, T3) implicó una disminución de productividad del agua, mientras que una dotación por debajo ($\sim 20\%$ menos, lo que equivaldría al riego convencional de la zona) conllevó una disminución de la producción ($\sim 16\%$) manteniendo los calibres de la fruta. Reducciones mayores en el riego aplicado (40% y 60% por debajo de la FAO, T4 y T5, respectivamente) provocaron estrés hídrico en los árboles, así como una disminución de producción y calidad de la fruta. No obstante, las dotaciones más bajas presentaron una mayor productividad del agua, y aunque sufrieron una merma en los calibres de mayor tamaño, podrían suponer una vía de desarrollo que permita mantener la rentabilidad del cultivo en escenarios de baja disponibilidad de agua de riego.

En cuanto al **Objetivo II**, los diferentes niveles de estrés hídrico a los que fueron sometidas las plantas de aguacate ‘Dusa’ (moderado y severo, $\sim 50\%$ y $\sim 25\%$ de la capacidad de campo de las macetas, respectivamente) ocasionaron una serie de cambios fisiológicos tanto a nivel de hoja, con disminuciones significativas del potencial hídrico (Ψ_w), tasa de asimilación de CO_2 (A_N) y conductancia estomático (g_s), como a nivel de planta, con modificaciones de la ratio raíz/parte aérea y disminuciones de la transpiración y la conductividad hidráulica (K_h). La mayoría de estos cambios fueron proporcionales al nivel de estrés establecido, de modo que las mayores alteraciones de los parámetros

fisiológicos medidos tuvieron lugar en el nivel de estrés hídrico más severo. Una vez restaurado el riego, la mayoría de estos parámetros revirtieron en menos de cuatro días a su estado original sugiriendo que el portainjerto ‘Dusa’ tiene una buena capacidad para hacer frente a la falta de agua. A nivel molecular, con más genes reprimidos que inducidos en ambos niveles de estrés, se observó una mayor desregulación génica en el estrés más severo. El análisis de enriquecimiento funcional reveló abundancia de secuencias comunes a ambos niveles de estrés asociadas con la respuesta de las plantas frente al estrés hídrico, así como categorías específicas para estrés moderado (ácido abscísico (ABA), inhibidores de endopeptidasas) y severo (transporte de agua, unión a calmodulina). En ambos niveles de estrés se observó la sobreexpresión de genes vinculados con la tolerancia frente a sequía. Entre estos genes, destacaron diversos factores de transcripción (NAC, MYB, WRKY), genes relacionados con la inducción temprana de ABA y genes que codifican enzimas involucradas en mecanismos de detoxificación, reorganización de la pared celular y acumulación de sustancias osmoprotectoras. Hay que destacar que algunos de estos genes, tales como los que codifican a inhibidores de proteasas, se han relacionado también con la respuesta de defensa frente a estreses bióticos, subrayando la existencia de mecanismos comunes de respuesta frente ambos tipos de estres. El análisis conjunto de la respuesta fisiológica y las modificaciones en la expresión génica inducidas por el estrés hídrico permite sugerir que ‘Dusa’ posee cierto grado de tolerancia a las condiciones de baja disponibilidad de agua, si bien se deben realizar más experimentos bajo condiciones de campo.

En el **Objetivo III** se abordó el uso del “*priming*” con estrés hídrico como estrategia potencial para disminuir la incidencia de la podredumbre blanca radicular (PBR) en plantaciones establecidas. Para ello, las plantas ‘Dusa’ se sometieron a dos niveles de

estrés hídrico similares a los del objetivo anterior, obteniéndose de nuevo una respuesta proporcional al nivel de estrés aplicado, que consistió en una disminución del potencial hídrico de la hoja (Ψ_w), mayor cierre estomático (g_s), disminución de la tasa de asimilación de CO_2 (A_N) y activación de mecanismos de disipación de energía relativos al estrés oxidativo (NPQ). Estos cambios a nivel fisiológico fueron acompañados por cambios a nivel molecular en el patrón de expresión de genes relacionados con la defensa frente a patógenos en las raíces de la planta. La reposición del riego revirtió los cambios a nivel fisiológico en cuestión de días y en ambos niveles de estrés, excepto los mecanismos de disipación de energía (NPQ y qN) que permanecieron activos con valores por encima del grupo control una vez finalizado el estrés hídrico. Las plantas recuperadas del estrés moderado mostraron una mayor sobreexpresión de genes relacionados con la activación de mecanismos de defensa ($NPR1$, $PR4$, $PR5$, NAC). Tras la inoculación con el hongo *R. necatrix*, las plantas recuperadas del estrés moderado mostraron un retraso, estadísticamente significativo, en la progresión de la enfermedad en comparación con el resto de los tratamientos (control y estrés severo). Estos resultados abren la puerta al uso de eventos puntuales de estrés moderado o estrategias de riego deficitario como mecanismo para incrementar la tolerancia de los árboles de aguacate frente a la PBR y como método de control de la dispersión de la enfermedad, además de la posible mejora en la eficiencia del uso del agua.

Discusión general

El aumento de población mundial, acompañado del crecimiento de la desertificación como consecuencia del cambio climático han convertido al agua en el principal recurso limitante en la agricultura mundial. La escasez de recursos hídricos ha posicionado el uso eficiente del agua de riego como un pilar básico de los programas de sostenibilidad de la mayoría de los países. En este escenario, la costa subtropical andaluza, pese a tener un microclima que permite el cultivo de frutales como el mango, la chirimoya o el aguacate, es zona especialmente castigada por la escasez de agua (~450 mm de precipitación media en los últimos tres años según la Estación Agroclimática de Vélez-Málaga, situada en el corazón de la Axarquía). Esto ha provocado que, en los últimos años, la dotación oficial asignada por hectárea de cultivo subtropical haya descendido hasta valores cercanos a los $2000 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. A corto plazo, no parece que estas dotaciones vayan a aumentar, y las soluciones que se plantean al problema de la escasez hídrica (trasvases, nuevas canalizaciones, aguas regeneradas...) aún necesitan tomar forma para constituir una verdadera solución para el grueso de los agricultores de la zona. En este contexto, cobra especial valor la determinación de dotaciones que, si bien no garantizan alcanzar el rendimiento máximo, permiten mantener un cultivo de aguacate rentable y sostenible (Capítulo II). Los resultados obtenidos en la presente tesis doctoral demuestran que existe un rango de reducción de los requerimientos hídricos teóricos del cultivo, dentro del cual podemos mantener una plantación sin que sufra las consecuencias del estrés por falta de agua (o con episodios puntuales de estrés durante la época de mayor demanda evaporativa) y con una productividad del agua cercana a 3 kg m^{-3} . Si bien estas dotaciones por debajo del requerimiento teórico provocan una disminución del calibre de la fruta, lo que puede suponer un perjuicio para el agricultor, se mantiene una producción no muy alejada de los tratamientos con mayor dotación hídrica. Estos resultados ponen de manifiesto que la

aplicación de esta estrategia de riego deficitario sostenido, con recortes en torno al 25% de la lámina de agua requerida por el cultivo, pueden representar una estrategia de ahorro en situaciones de escasez hídrica como las que vienen ocurriendo en la zona subtropical andaluza, permitiendo la viabilidad de los cultivos, en el corto plazo. No obstante, ante los escenarios de sequía crónica que se aventuran con el cambio climático, la sostenibilidad del cultivo del aguacate en la región dependerá del uso de estrategias que permitan la optimización de la aplicación de dotaciones reducidas riego. Esto se puede llevar a cabo mediante la programación de los eventos de riego de manera más precisa en base a los requerimientos diarios del árbol (riego de precisión) y adecuando el nivel de severidad de los recortes de acuerdo con los periodos fenológicos que menos comprometan la productividad del árbol (riego deficitario controlado). Asimismo, es importante el manejo del riego y su distribución en el suelo, de manera que se favorezca el aprovechamiento del agua en las capas altas del suelo, donde se concentran las raíces de aguacate. La combinación de estas estrategias puede suponer soluciones de ahorro de agua que permitan asegurar el futuro a largo plazo del cultivo del aguacate en España dentro del marco de la sostenibilidad ambiental.

El efecto de la escasez hídrica en la producción y tamaño de la fruta son un reflejo de las modificaciones fisiológicas que la falta de agua provoca en los árboles que, en última instancia, se traducen en una disminución de la actividad fotosintética del árbol, lo que conlleva una menor cantidad de recursos para invertir en crecimiento y producción. Por ello, la capacidad del árbol para aprovechar esos recursos hídricos limitados cobra especial importancia en escenarios de escasez hídrica. En el cultivo del aguacate, dominado por la variedad ‘Hass’, es el patrón o portainjerto el que aporta el sistema radicular y por lo tanto tiene una influencia directa en la capacidad de absorción de agua y su transporte en el

árbol. Sin embargo, los portainjertos que se han utilizado tradicionalmente en el aguacate se han seleccionado por aportar a la variedad características ventajosas como disminución del vigor, aumento de la producción, tolerancia a salinidad y/o tolerancia frente a enfermedades, adquiriendo especial relevancia la tolerancia a *Phytophthora cinnamomi* (Pliego-Alfaro et al., 2020). Como consecuencia, pocos estudios se han centrado en el análisis del comportamiento de los portainjertos frente a la falta de agua ni de su respuesta y/o tolerancia al estrés hídrico.

En la presente tesis doctoral se ha abordado, por primera vez, el estudio del comportamiento de ‘Dusa’, el portainjerto de aguacate más usado a nivel mundial, frente a la desecación del sustrato, con el fin de establecer el grado de tolerancia a diferentes niveles estrés hídrico y evaluar su capacidad de recuperación tras el mismo (Capítulo III). Los resultados mostraron una proporcionalidad entre la respuesta a nivel fisiológico y el nivel creciente de desecación, de manera que un nivel de estrés moderado (50% de capacidad de campo) podría establecerse como umbral de riego sin graves consecuencias para la fisiología del árbol mientras que un nivel de desecación severo (25% de la capacidad de campo) implicó una merma considerable de la capacidad fotosintética y de la conductividad hidráulica de las plantas. No obstante, una vez restaurado el riego se produjo una rápida recuperación de la mayoría de los parámetros evaluados en cualquiera de los niveles de estrés hídrico. Esa rápida recuperación, pone de manifiesto que las consecuencias de la aplicación puntual de un nivel de estrés hídrico severo sobre la vitalidad de los árboles no son irreversibles, si bien el mantenimiento de estos niveles de estrés de forma sostenida puede conllevar la muerte de los árboles. A nivel molecular, es destacable que el nivel de estrés más moderado fue suficiente para inducir la expresión de mecanismos de defensa de la planta frente a la falta de agua, incluyendo una batería de

genes que previamente se habían asociado en la literatura con la tolerancia al estrés hídrico. Entre ellos, la activación de la enzima 9-cis epoxicarotenoide digoxigenasa, implicada en las primeras reacciones de síntesis del ácido abscísico (Uichi et al., 2001) con valores de expresión más elevados en el nivel de estrés moderado, junto con la activación de factores de transcripción (NAC, WYRK, MYB) que regulan genes implicados en la respuesta a estrés (Singh y Laxmi, 2015; Wang et al., 2016), ponen de manifiesto una rápida respuesta de la planta frente a la desecación. De igual manera, la puesta en marcha de mecanismos implicados en la detoxificación de las especies reactivas de oxígeno (ROS), así como la modificación de la pared celular y la acumulación de sustancias para proteger las células del colapso osmótico, parecen indicar cierto grado de tolerancia frente a la desecación que podría explicar la rápida recuperación de la mayoría de los parámetros fisiológicos una vez se repuso el riego en las macetas. Los resultados de este ensayo apoyan la hipótesis de que el portainjerto de aguacate de ‘Dusa’ muestra cierto grado de tolerancia al estrés hídrico, si bien son necesarios más estudios en campo con árboles injertados para constatar su tolerancia ante la falta de agua. Estos resultados abren la posibilidad de utilizar el riego deficitario como estrategia para el ahorro de agua.

El camino hacia un cultivo medioambientalmente sostenible pasa, además de por la optimización del riego y del uso de los recursos hídricos disponibles, por el uso de estrategias de control integrado que engloben el manejo de todos los factores, tanto abióticos como bióticos, que puedan suponer una disminución de la rentabilidad del cultivo. En este sentido, abordar el efecto de diferentes factores en una plantación de frutales es complejo pues los distintos tipos de estrés se pueden solapar e interaccionar entre ellos (Suzuki et al., 2014). La inducción de estrés hídrico en las plantas de aguacate (Capítulo III) conlleva la sobreexpresión de una serie de genes que también se han

vinculado a la tolerancia contra ciertos factores bióticos como la invasión fúngica (Zumaquero et al., 2019). Este resultado apoya la teoría de que, en la respuesta de las plantas contra el estrés, sea biótico o abiótico, subyacen mecanismos comunes.

En esta respuesta común se basa el concepto de “priming”, que consiste en someter a las plantas a un estímulo inductor de estrés “inocuo” que promueva un estado de pre-alerta que confiera cierto grado de tolerancia ante estreses venideros (a modo de vacuna). Esta estrategia, ha sido probada en distintas especies en las que, en su mayoría, el “*priming*” se realizaba con una combinación de estímulos del mismo tipo (biótico-biótico o abiótico-abiótico; Bruce et al. 2007; Tugizimana et al., 2018 y Schwachtje et al., 2019), si bien también ha resultado efectiva con la combinación de ambos tipos de factores (“*cross-factor priming*”) en eucalipto (Barradas et al. 2018). Tomando como base los resultados obtenidos en el capítulo III, en el que el estrés hídrico indujo la sobreexpresión de una serie de genes vinculados con la tolerancia frente a *R. necatrix* (Zumaquero et al. 2019), en el Capítulo IV, nos planteamos utilizar la estrategia “*cross-factor priming*” para inducir, mediante estrés hídrico, una mayor tolerancia frente a *R. necatrix* del portainjerto susceptible ‘Dusa’. Este ascomiceto es causante de la podredumbre blanca radicular (PBR) en el aguacate, que se considera el principal patógeno causante de pérdidas en países mediterráneos (López-Herrera et al., 1998; López-Herrera y Zea-Bonilla, 2007; Pliego et al., 2012) y una enfermedad emergente en importantes países productores de aguacate como Sudáfrica (van den Berg et al., 2018), México y Australia. Nuestros resultados señalan que, tras la recuperación de un estrés hídrico moderado, las plantas del portainjerto de aguacate ‘Dusa’ mantuvieron niveles elevados de expresión de determinados genes involucrados en la defensa frente a patógenos (*Nac domain-containing protein 72*, *protease inhibitor-like*, *endochitinase*, *NPR1*, *PR-4*, *PR-5*, *universal stress protein*). En estas

plantas, la progresión de la PBR se vió significativamente retrasada sugiriendo que la estrategia de “*cross-factor priming*” mediante estrés hídrico podría ayudar a la disminución del impacto de la enfermedad en las plantaciones ya establecidas. Estos resultados cobran gran valor en el escenario anteriormente descrito, en el que la falta de agua y la incidencia de la PBR, son dos condicionantes de la sostenibilidad y viabilidad de las plantaciones de aguacate actuales. Asimismo, se abre una vía de estudio sobre el posible beneficio que el manejo del estrés hídrico moderado pueda tener para lograr un menor uso de agua de riego y un incremento de tolerancia frente estrés biótico. Colateralmente, la disminución puntual del nivel de humedad del suelo podría contribuir a la disminución de la dispersión de los hongos patógenos de suelo, muy ligada a la humedad del mismo, postulándose como un método de control de la enfermedad. En cualquier caso, el uso de esta estrategia debe basarse en la inducción de niveles de estrés hídrico moderados, de modo que la balanza se equilibre hacia los beneficios obtenidos frente a la posible pérdida de rentabilidad.

Conclusiones

1. Los requerimientos hídricos para el cultivo del aguacate en la costa subtropical andaluza, estimados mediante la metodología de la FAO ($ET_0 \times K_c$), alcanzan $\sim 7500 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, valor muy por encima de la dotación legal para el cultivo de subtropicales en la zona.
2. Variaciones en torno a esta dotación hídrica tienen implicaciones en el rendimiento y la calidad de la fruta, así como en la productividad del agua. Una dotación hídrica de $\sim 20\%$ por encima de los requerimientos teóricos no representan una ventaja en el rendimiento además de implicar una disminución de la productividad del agua. Una disminución de $\sim 25\%$ de la dotación estimada pueden provocar cierto grado de estrés hídrico en los árboles, detectable mediante la medida del potencial hídrico de la hoja, suponiendo además una disminución de los calibres de la fruta. En escenarios de escasez hídrica, estas dotaciones por debajo de las necesidades estimadas pueden suponer una opción rentable que permita el cultivo sostenible del aguacate en la costa subtropical andaluza a largo plazo.
3. La imposición de dos niveles de estrés (moderado y severo) mediante la desecación del sustrato en plantas de aguacate del portainjerto 'Dusa' induce una rápida respuesta a nivel fisiológico, tanto en parámetros asociados a la hoja (potencial hídrico de la hoja, parámetros de intercambio gaseoso...) como a nivel de planta completa (tasa de transpiración, relación raíz/parte aérea...), siendo los cambios proporcionales al nivel de estrés impuesto. Con la reposición del riego en las plantas sometidas a estrés, la mayoría de los parámetros fisiológicos se recuperan rápidamente en ambos niveles de estrés, lo que podría suponer una ventaja frente a momentos puntuales de estrés hídrico, ya sean derivados de eventos de sequía o de estrategias de riego deficitario.

4. La imposición de estrés hídrico provoca, en las raíces de las plantas del portainjerto ‘Dusa’, la sobreexpresión de genes relacionados con la tolerancia frente a la sequía, incluyendo genes involucrados en la biosíntesis de ácido abscísico, síntesis de sustancias osmoprotectoras, activación mecanismos antioxidante y reparación de sistemas. Esta respuesta molecular, junto con la capacidad de las plantas estresadas para recuperar el estado fisiológico inicial inmediatamente después de la reposición del riego, indican que el portainjerto de aguacate ‘Dusa’ presenta cierto grado de tolerancia al estrés hídrico.
5. Las plantas de aguacate ‘Dusa’, portainjerto susceptible a la podredumbre blanca radicular, sometidas a estrés hídrico moderado muestran una mayor tolerancia frente al hongo patógeno *Rosellinia necatrix*, indicada por el retraso en la progresión de la enfermedad en comparación con plantas no estresadas o sometidas a estrés hídrico severo.
6. Esta mayor capacidad de defensa de las plantas de ‘Dusa’ frente a *Rosellinia necatrix* tras la recuperación del estrés hídrico moderado, parece estar relacionada con el mantenimiento de los mecanismos de disipación de energía que se habían puesto en marcha durante el estrés hídrico (NPQ y qN) lo que sugiere un nivel de prealerta en las plantas. A nivel molecular, el análisis de la expresión génica en las raíces de las plantas una vez recuperadas del estrés mostró la inducción de genes potencialmente relacionados con la defensa frente a los patógenos de suelo *Rosellinia. necatrix* y *Phytophthora cinnamomi*, entre otros un factor de transcripción NAC, inhibidores de proteasas, PR4 o el gen regulador de la respuesta frente a patógenos biotrofos NPR1.

7. El nivel de prealerta inducido tras el estrés hídrico moderado puede suponer la base para aumentar la tolerancia frente al ataque de patógenos y sugiere que el manejo del estrés hídrico mediante el riego podría representar una herramienta para reducir el impacto de *Rosellinia necatrix* en plantaciones de aguacate infectadas con el patógeno.

Bibliografía

- Acosta-Rangel A, Ávila-Lovera E, De Guzman ME, Torres L, Haro R, Arpaia ML, Focht E, Santiago LS. Evaluation of leaf carbon isotopes and functional traits in avocado reveals water-use efficient cultivars, *Agric Ecosyst Environ.* 2018;263:60-66, <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.04.021>.
- Acosta-Rangel AM, Li R, Celis N, Suarez DL, Santiago LS, Arpaia ML, Mauk PA. The physiological response of 'Hass' avocado to salinity as influenced by rootstock. *Scientia Horticulturae.* 2019;256,108629. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108629>.
- Aguayo MF, Ampuero D, Mandujano P, Parada R, Muñoz R, Gallart M, Altabella T, Cabrera R, Stange C, Handford M. Sorbitol dehydrogenase is a cytosolic protein required for sorbitol metabolism in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Sci.* 2013 May;205-206:63-75. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.01.012>.
- Alcaraz ML, Thorp TG, Hormaza JI. Phenological growth stages of avocado (*Persea americana*) according to the BBCH scale. *Scientia Horticulturae.* 2013;164,434-439. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.09.051>.
- Ali MS, Baek KH. Jasmonic Acid Signalling Pathway in Response to Abiotic Stresses in Plants. *Int J Mol. Sci.* 2020;21(2),621. <https://doi.org/10.3390/ijms21020621>.
- Ali S, Ganai BA, Kamili AN, Bhat AA, Mir ZA, Bhat JA, Tyagi A, Islam ST, Mushtaq M, Yadav P, Rawat S, Grover A. Pathogenesis-related proteins and peptides as promising tools for engineering plants with multiple stress tolerance. *Microbiol Res.* 2018;212-213:29-37. <https://10.1016/j.micres.2018.04.008>.
- Ali S, Mir ZA, Tyagi A, Bhat JA, Chandrashekar N, Papolu PK et al. Identification and comparative analysis of *Brassica juncea* pathogenesis-related genes in response to hormonal, biotic and abiotic stresses. *Acta Physiol Plant.* 2017;39,1-15. Doi: <https://10.1007/s11738-017-2565-8>.
- Allen CD, Breshears DD, McDowell NG. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere.* 2015; 6(8):129. <http://dx.doi.org/10.1890/ES15-00203.1>.

- Allen RG, Pereira LS, Raes D, Smith M. Crop evapotranspiration - Guidelines for computing crop water requirements - FAO Irrigation and drainage paper 56. Irrig. Drain. 1998;1-15.
- Álvarez Acosta C, Marrero A, Gallo-Llobet L, González-Rodríguez A. Physiological response of selected avocados (*Persea americana*) subjected to NaCl and NaHCO₃ stress. *Scientia Horticulturae*. 2018;237:81-88.
- Álvarez Acosta, C, Marrero A, Gallo-Llobet L, González-Rodríguez A. Effects of NaCl and NaHCO₃ stress on morphological growth and nutrient metabolism on selected avocados (*Persea americana* Mill.). *Journal of Plant Nutrition*. 2019;1:1-14.
- Anguiano-Contreras J, Coria-Avalos VM, Ruz-Corral JA, Chavez-Leon G, Alcantar-Rosillo JJ. Caracterización edáfica y climática del área productora de aguacate (*Persea americana* cv. Hass) en Michoacán, México. *Proceedings V World Avocado Congress*. 2003;323328.
- Arend M, Sever K, Pflug E, Gessler A, Schaub M. Seasonal photosynthetic response of European beech to severe summer drought: Limitation, recovery and post-drought stimulation. *Agric For Meteorol*. 2016;220:83-89. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.01.011>
- Arjona-Girona I, Lopez-Herrera CJ. First report of *Rosellinia necatrix* causing white root rot in mango trees in Spain. *Pl. Dis*. 2018;102(12): 2639-2640(52812).
- Arpaia ML, Meyer JL, Stottlemeyer DS, Witney GW, Bender GS. Irrigation and fertilization management of avocado. *California Avocado Research Symposium*. California Avocado Society and University of California, Riverside.1993;6-34.
- Atkinson C, Else M, Taylor L, Webster A, The rootstocks graft union: a contribution to the hydraulics of the worked fruit trees. *Acta Hort*. 2001;557,117-122.
- Atkinson NJ, Lilley CJ, Urwin PE. Identification of genes involved in the response of *Arabidopsis* to simultaneous biotic and abiotic stresses. *Plant Physiol*. 2013;162(4):2028-41. <https://10.1104/pp.113.222372>.

- Aubert B, Lossois S. Considérations sur la phénologie des espèces arbustives. *Fruits*. 1972;27(4):269-286.
- Azcón-Bieto J, Talón M. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Segunda Edición. Mc Graw-Hill- Interamericana, Madrid. 2000.
- Backer R, Mahomed W, Reeksting BJ, Engelbrecht J, Ibarra-Laclette E, van den Berg N. Phylogenetic and expression analysis of the NPR1-like gene family from *Persea americana* (Mill.). *Front Plant Sci*. 2015;6:300. <https://10.3389/fpls.2015.00300>.
- Backer R, Naidoo S, van den Berg N. The Nonexpressor of Pathogenesis-Related genes 1 (NPR1) and Related Family: Mechanistic Insights in Plant Disease Resistance. *Front Plant Sci*. 2019;10:102. <https://10.3389/fpls.2019.00102>.
- Baker NR, Harbinson J, Kramer DM. Determining the limitations and regulation of photosynthetic energy transduction in leaves. *Plant Cell Environ*. 2007;30(9):1107-25. <https://10.1111/j.1365-3040.2007.01680.x>.
- Barceló-Muñoz A, Zea-Bonilla T, Jurado-Valle I, Imbroda-Solano I, Vidoy-Mercado I, Pliego-Alfaro F, et al. Programa de selección de portainjertos de aguacate tolerantes a la podredumbre blanca causada por *Rosellinia necatrix* en el Sur de España 2007. www.avocadosource.com/WAC5/Papers/WAC5_p537.pdf. Accessed 9 Apr 2018.
- Barradas C, Pinto G, Correia B, Castro B, Phillips AJ, Alves A. Drought x disease interaction in *Eucalyptus globulus* under *Neofusicoccum eucalyptorum* infection. *Plant Pathol*. 2018;(67):87-96. <https://10.1111/ppa.12703>.
- Barrientos Priego AF, Sánchez-Colín S, Aguilar-Melchor JJ, López-Jiménez A. Selection of avocado dwarfing rootstocks. *Proceedings of the Second World Avocado Congress*. 1992;I:515-520.
- Barrientos Priego AF. Portainjertos. 2020. En: Namesny A., Conesa C., Hormaza I., Lobo G. 2020. Cultivo, postcosecha y procesado del aguacate. Valencia, España. SPE3.
- Barrientos Priego AF. Presente y futuro de los portainjertos y variedades de aguacate en el mundo y México. 2017. En: S. Salazar-García; A. F. Barrientos-Priego (Eds.), *Memorias del V Congreso Latinoamericano del Aguacate*, 4 al 7 de septiembre. (pp. 2-

- 15). Ciudad Guzmán, Jalisco, México: Asociación de Productores y Exportadores de Jalisco, A.C. (APEAJAL).
- Bartels D, Sunkar R. Drought and Salt Tolerance in Plants. *Plants Sciences*. 2005;24:23-58. <https://doi.org/10.1080/07352680590910410>.
- Bartlett MK, Klein T, Jansen S, Choat B, Sack L. The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought. *PNAS*. 2016;113(46)13098-13103. <https://doi.org/10.1073/pnas.1604088113>.
- Bartoli CG, Simontacchi M, Tambussi E, Beltrano J, Montaldi E, Puntarulo S. Drought and watering-dependent oxidative stress: effect on antioxidant content in *Triticum aestivum* L. leaves. *J Exp Bot*. 1999;50:375-383.
- Basnayake J, Jackson, PA, Inman-Bamber NG, Lakshmanan P. Sugarcane for water-limited environments. Variation in stomatal conductance and its genetic correlation with crop productivity. *J Exp Bot*. 2015;66:3945-3958. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv194>.
- Bassett CL, Baldo AM, Moore JT, Jenkins RM, Soffe DS, Wisniewski ME et al. Genes responding to water deficit in apple (*Malus x domestica* Borkh.) roots. *BMC Plant Biol*. 2014;14:182. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-182>.
- Ben-Ya'acov A. Recommended rootstocks for new planting of avocado 'Ettinger' cultivar. *Alon Hanotea*. 1992;46:919-926.
- Ben-Ya'acov A, Michelson E, Sela I. Rootstock effect on avocado vigor and productivity *Acta Horticulturae*. 1993;349:191-195.
- Bertini L, Caporale C, Testa M, Proietti S, Caruso C. Structural basis of the antifungal activity of wheat PR4 proteins. *FEBS Lett*. 2009;583(17):2865-71. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2009.07.045>.
- Bhardwaj AR, Joshi G, Kukreja B, Malik V, Arora P, Pandey R, Shukla RN, Bankar KG, Katiyar-Agarwal S, Goel S, Jagannath A, Kumar A, Agarwal M. Global insights into high temperature and drought stress regulated genes by RNA-Seq in economically important oilseed crop *Brassica juncea*. *BMC Plant Biol*. 2015;21:15:9. <https://doi.org/10.1186/s12870-014-0405-1>.

- Bhaskarla V, Zinta G, Ford R, Jain M, Varshney RK, Mantri N. Comparative Root Transcriptomics Provide Insights into Drought Adaptation Strategies in Chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Int J Mol Sci.* 2020;21(5),1781. <https://doi.org/10.3390/ijms21051781>.
- Bielsa B, Hewitt S, Reyes-Chin-Wo S, Dhingra A, Rubio-Cabetas MJ. Identification of water use efficiency related genes in ‘Garnem’ almond-peach rootstock using time-course transcriptome analysis. *PLOS ONE.* 2018;13(10):e0205493. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205493>.
- Bilger W, Björkman O. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynth Res.* 1990;25(3):173-195. <https://10.1007/BF00033159>.
- Birami B, Gattmann M, Heyer AG., Grote R, Arneth A, Ruehr NK. Heat Waves Alter Carbon Allocation and Increase Mortality of Aleppo Pine Under Dry Conditions. *Front. For. Glob. Change*, 27 November 2018. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2018.00008>.
- Biran D. Fruitlet abscission and spring growth retardation their influence on avocado productivity. MSc. Thesis, The Hebrew University of Jerusalem, Rehovot, Israel. 1979.
- Blanke M, Whiley A. Bioenergetics, respiration cost and water relations of developing avocado fruit. *Journal of Plant Physiology.* 1995;145,87-92.
- Blanke M. Photosynthesis of avocado fruit. In: Lovatt CJ, Holthe PA, Arpaia ML. (eds.) *Proceedings of the Second World Avocado Congress, Vol. 1.* University of California, Riverside, California. 1991;1:179-190.
- Blanke MM, Bower JP. Surface features of the avocado fruit. *Trop. Agric.* 1990;67:379-38.
- Blum A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant Cell Environ.* 2017;40(1):4-10. <https://doi.org/10.1111/pce.12800>.
- Bogeat-Triboulot MB, Brosché M, Renaut J, Jouve L, Le Thiec D, Fayyaz P, Vinocur B, Witters E, Laukens K, Teichmann T, Altman A, Hausman JF, Polle A, Kangasjärvi J, Dreyer E. Gradual soil water depletion results in reversible changes of gene expression,

protein profiles, ecophysiology, and growth performance in *Populus euphratica*, a poplar growing in arid regions. *Plant Physiol.* 2007;143(2):876-92. <https://doi.org/10.1104/pp.106.088708>.

Boldingh HL, Alcaraz ML, Thorp TG, Minchin PEH, Gould N, Hormaza JI. Does the carbohydrate and boron content of styles of 'Hass' avocado (*Persea americana* Mill.) flowers at anthesis affect final fruit set? *Scientia Horticulturae.* 2016;198:125-131.

Borges AA, Jiménez-Arias D, Expósito-Rodríguez M, Sandalio LM, Pérez JA. Priming crops against biotic and abiotic stresses: MSB as a tool for studying mechanisms. *Front Plant Sci.* 2014;(5):642. <https://10.3389/fpls.2014.00642>.

Bostock RM, Pye MF, Roubtsova TV. Predisposition in plant disease: exploiting the nexus in abiotic and biotic stress perception and response. *Annu Rev Phytopathol.* 2014;(52):517-49. <https://10.1146/annurev-phyto-081211-172902>.

Brouwer C, Heibloem M. *Irrigation Water Management: Irrigation Water Needs*; Food and Agriculture Organization of the United Nations: Rome, Italy. 1986.

Brown PH, Bellaloui N, Wimmer MA, Bassil ES, Ruiz J, Hu H, Pfeffer H, Dannel F, Römheld V. Boron in Plant Biology. *Plant Biology.* 2002;4:205-223. <https://doi.org/10.1055/s-2002-25740>.

Bruce TJA, Mathers MC, Napier JA, Pickett JA. Stressful memories of plants: evidence and possible mechanisms. *Plant Sci.* 2007;173(6):603-608. <https://10.1016/j.plantsci.2007.09.002>.

Brunner I, Herzog C, Dawes M A, Arend M, Sperisen C. How tree roots respond to drought. *Front Plant Sci.* 2015;6:547. <https://10.3389/fpls.2015.00547>.

Buchholz A. Young vegetative growth as a possible factor involved with fruitlet abscission in avocado. MSc. 1986; Thesis, Hebrew University of Jerusalem, Rehovot, Israel.

- Budič M, Sabotič J, Meglič V, Kos J, Kidrič M. Characterization of two novel subtilases from common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and their responses to drought. *Plant Physiol Biochem.* 2013;62:79-87. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.10.022>.
- Cabezas C, Hueso JJ, Cuevas J. Identificación y descripción de los estados fenológicos tipo del aguacate (*Persea americana* Mill.). En: Consejería de Agricultura y Pesca. Proceedings v World Avocado Congress. Málaga, España. 2003;237-242.
- Cahill DM, Rookes JE, Wilson BA, Gibson L, McDougall KL. *Phytophthora cinnamomi* and Australia's biodiversity: impacts, predictions and progress towards control. *Aust. J. Bot.* 2008;56:279-310.
- Calabrese F. El aguacate. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid. 1992;249.
- Cameron SH, Mueller RT, Wallace A. Nutrient composition and seasonal losses of avocado trees. *California Avocado Society Yearbook.* 1952;37:201-209.
- Campbell CL, Madden LV. Temporal analysis of epidemics. I: Descriptions and comparisons of disease progress curve. In: Campbell CL, Madden LV, editors. NY: Wiley. 1990:161-202
- Cao H, Bowling SA, Gordon AS, Dong X. Characterization of an Arabidopsis mutant that is non-responsive to inducers of systemic acquired resistance. *Plant Cell.* 1994;6(11):1583-1592. <https://10.1105/tpc.6.11.1583>.
- Carr MKV, The water relations and irrigation requirements of avocado (*Persea americana* Mill.): A review. *Exp. Agric.* 2013;49,256-278. <https://doi.org/10.1017/S0014479712001317>.
- Cautín R. Plantación y prácticas de cultivo. 2020. En: Namesny A, Conesa C, Hormaza I, Lobo G. 2020. Cultivo, postcosecha y procesado del aguacate. Valencia, España. SPE3.
- Ceasar SA, Ignacimuthu S. Genetic engineering of crop plants for fungal resistance: role of antifungal genes. *Biotechnol Lett.* 2012; 34(6):995-1002. <https://10.1007/s10529-012-0871-1>.

- Celedon JM, Gil PM, Ferreyra R, Maldonado P, Barrera C. Sensitivity and variability of two plant water stress indicators: exploring criteria for choosing a plant monitoring method for Avocado irrigation management. *Chil. J. Agric. Res.* 2012;72:379–387. <https://doi.org/10.4067/S0718-58392012000300012>.
- Cha JY, Kim JY, Jung IJ, Kim MR, Melencion A, Alam SS, Yun DJ, Lee SY, Kim MG, Kim WY. NADPH-dependent thioredoxin reductase A (NTRA) confers elevated tolerance to oxidative stress and drought. *Plant Physiol Biochem.* 2014;80:184-91. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.04.008>.
- Chang S, Puryear J, Cairney J. A simple and efficient method for isolating RNA from pine trees. *Plant Mol Biol Rep.* 1993; 11(2):113-116. Doi: <https://10.1007/BF02670468>.
- Chartzoulakis K, Patakas A, Kofidis G, Bosabalidis A, Nastou A. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. *Sci. Hortic.* 2002;95:39-50. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(02\)00016-X](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(02)00016-X).
- Chaturvedi R, Shah J. Salicylic Acid in Plant Disease Resistance. In: Hayat S., Ahmad A, editors. *Salicylic Acid: A Plant Hormone*. Dordrecht: Springer. 2007;335-370. https://10.1007/1-4020-5184-0_12.
- Chaves MM, Zarrouk O, Francisco R, Costa JM, Santos T, Regalado AP, Rodrigues ML, Lopes CM. Grapevine under deficit irrigation-hinks from physiology and molecular data. *Annals of botany.* 2010;105:661-676. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq030>
- Chen D, Wang S, Cao B, Cao D, Leng G, Li H, Yin L, Shan L, Deng X. Genotypic Variation in Growth and Physiological Response to Drought Stress and Re-Watering Reveals the Critical Role of Recovery in Drought Adaptation in Maize Seedlings. *Front Plant Sci.* 2016;6:1241. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01241>.
- Chen JH, Jiang HW, Hsieh EJ, Chen HY, Chien CT, Hsieh HL, Lin TP. Drought and salt stress tolerance of an Arabidopsis glutathione S-transferase U17 knockout mutant are attributed to the combined effect of glutathione and abscisic acid. *Plant Physiol.* 2012;158(1):340-51. <https://doi.org/10.1104/pp.111.181875>.

- Chen L, Zhao J, Song J, Jameson PE. Cytokinin dehydrogenase: a genetic target for yield improvement in wheat. *Plant Biotechnol J.* 2020 Mar;18(3):614-630. <https://doi.org/10.1111/pbi.13305>. Erratum in: *Plant Biotechnol J.* 2020;18(7):1634.
- Cheng X, Xiong R, Yan H, Gao Y, Liu H, Wu M, Xiang Y. The trihelix family of transcription factors: functional and evolutionary analysis in Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*). *BMC Plant Biol.* 2019;19(1):154. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1744-8>.
- Chini A, Grant JJ, Seki M, Shinozaki K, Loake GJ. Drought tolerance established by enhanced expression of the CCI-NBS-LRR gene, ADR1, requires salicylic acid, EDS1 and ABI1. *Plant J.* 2014;38(5):810-22. <https://10.1111/j.1365-313X.2004.02086.x>.
- Chirinos H. Fertilización del Aguacate. *Inf Agron.* 1999;3(6):11-12.
- Cho SK, Kim JE, Park JA, Eom TJ, Kim WT. Constitutive expression of abiotic stress-inducible hot pepper CaXTH3, which encodes a xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase homolog, improves drought and salt tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants. *FEBS Lett.* 2006;580(13):3136-44. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2006.04.062>.
- Choi JY, Seo YS, Kim SJ, Kim WT, Shin JS. Constitutive expression of CaXTH3, a hot pepper xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase, enhanced tolerance to salt and drought stresses without phenotypic defects in tomato plants (*Solanum lycopersicum* cv. Dotaerang). *Plant Cell Rep.* 2011;(5):867-77. <https://doi.org/10.1007/s00299-010-0989-3>. Erratum in: *Plant Cell Rep.* 2011 May;30(5):879-81.
- Cifre J, Bota J, Escalona JM, Medrano H, Flexas J. Physiological tools for irrigation scheduling in grapevine (*Vitis vinifera* L.) An open gate to improve water-use efficiency? *Agric Ecosyst Environ.* 2005;106:159-170.
- Clemente M, Corigliano MG, Pariani SA, Sánchez-López EF, Sander VA, Ramos-Duarte VA. Plant Serine Protease Inhibitors: Biotechnology Application in Agriculture and Molecular Farming. *Int J Mol Sci.* 2019;20(6):1345. <https://doi.org/10.3390/ijms20061345->

- Clemenç C, Fleischmann F, Haberle KH, Matyssek R, Oßwald W. Photosynthetic and leaf water potential responses of *Alnus glutinosa* saplings to stem-base inoculation with *Phytophthora alni* subsp. *alni*. *Tree Physiol.* 2008;18(11):1703-11. [Doi: https://10.1093/treephys/28.11.1703.](https://doi.org/10.1093/treephys/28.11.1703)
- Coffey MD. Phytophthora root rot of avocado: an integrated approach to control in California. *Plant Dis.* 1987;71:1046-52.
- Collin A, Daszkowska-Golec A, Kurowska M, Szarejko I. Barley ABI5 (Abscisic Acid INSENSITIVE 5) Is Involved in Abscisic Acid-Dependent Drought Response. *Front Plant Sci.* 2020;11:1138. [https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01138.](https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01138)
- Conrath U, Beckers GJ, Flors V, García-Agustín P, Jakab G, Mauch F, Newman MA, Pieterse CM, Poinssot B, Pozo MJ, Pugin A, Schaffrath U, Ton J, Wendehenne D, Zimmerli L, Mauch-Mani, B. Priming: getting ready for battle. *Mol Plant Microbe Interact.* 2006;19(10):1062-71. [Doi: https://10.1094/MPMI-19-1062.](https://doi.org/10.1094/MPMI-19-1062)
- Conrath U. Molecular aspects of defence priming. *Trends Plant Sci.* 2011;16(10):524-31. [https://10.1016/j.tplants.2011.06.004.](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.06.004)
- Cowan AK, Cripps RF, Richings EW, Taylor NJ. Fruit size: towards an understanding of the metabolic control of fruit growth using avocado as a model system. *Physiol. Plant.* 2008;111(2):127-136.
- Cowan AK; Moore CS, Bertling I, Wolstenholme BN. Metabolic control of avocado fruit growth (Isoprenoid growth regulators and the reaction catalyzed by 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase). *Physiol. Plant.* 1997;114:511-518.
- Cox K, McGhie T, White A, Woolf, A. Skin colour and pigment changes during ripening of 'Hass' avocado fruit. *Postharvest Biol Technol.* 2004; 31:287-294.
- Crane JH, Douhan G, Faber BA, Arpaia ML, Bender GS, et al. Cultivars and rootstocks. In: Schaffer B, Wolstenholme BG, Whiley AW. (eds) *The Avocado: Botany, Production and Uses*, 2nd Edition. CAB International, Wallingford, UK. 2013;200-233.
- Crowley DE, Smith W, Faber B, Arpaia ML. Trace metal nutrition of avocado. *AvoResearch.* 2001;1(3):9-11.

- Crowley DE, Smith W. Zinc nutrition of avocado. California Avocado Society 1994 Yearbook 78:155-165.
- Cruz de Carvalho MH. Drought stress and reactive oxygen species: Production, scavenging and signaling. *Plant Signal Behav.* 2008;3(3):156-65. <https://10.4161/psb.3.3.5536>.
- Csiszár J, Gallé A, Horváth E, Dancsó P, Gombos M, Váry Z, Erdei L, Györgyey J, Tari I. Different peroxidase activities and expression of abiotic stress-related peroxidases in apical root segments of wheat genotypes with different drought stress tolerance under osmotic stress. *Plant Physiol Biochem.* 2012;52:119-29. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.12.006>.
- Cutting JG, Bower JP. Spring vegetative flush removal: the effect on yield size, fruit mineral composition and quality. South African Avocado Growers' Association Yearbook. 1990;13,33-34.
- Da Fonseca-Pereira P, Daloso DM, Gago J, de Oliveira Silva FM, Condori-Apfata JA, Florez-Sarasa I, Tohge T, Reichheld JP, Nunes-Nesi A, Fernie AR, Araújo WL. The Mitochondrial Thioredoxin System Contributes to the Metabolic Responses Under Drought Episodes in Arabidopsis. *Plant Cell Physiol.* 2019;60(1):213-229. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcy194>.
- Da Graça JP, Rodrigues FA, Farias JRB, de Olivera MCN, Hoffmann-Campo CB, Zingaretti SM. Physiological parameters in sugarcane cultivars submitted to water deficit. *Brazilian J Plant Physiol.* 2010;22:189-197. <http://dx.doi.org/10.1590/S1677-04202010000300006>.
- Da Silva PP, Soares L, da Costa JG, Viana LS, Farias de Andrade J.C, Gonçalves ER, et al. Path analysis for selection of drought tolerant sugarcane genotypes through physiological components. *Ind Crops Prod.* 2012;37:11-19. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2011.11.015>.
- Dai L, Wang D, Xie X, Zhang C, Wang X, Xu Y et al. The Novel Gene VpPR4-1 from *Vitis pseudoreticulata* Increases Powdery Mildew Resistance in Transgenic *Vitis vinifera* L. *Front Plant Sci.* 2016;7:695. <https://10.3389/fpls.2016.00695>.

- Das-Chatterjee A, Goswami L, Maitra S, Dastidar KG, Ray S, Majumder AL. Introgression of a novel salt-tolerant L-myo-inositol 1-phosphate synthase from *Porteresia coarctata* (Roxb.) Tateoka (PcINO1) confers salt tolerance to evolutionary diverse organisms. *FEBS Lett.* 2006;580(16):3980-8. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2006.06.033>.
- Davenport, TL. Avocado flowering. En: J. Janick (Ed.). *Horticultural Reviews*.1986; vol. 8: 247- 289 AVI Publishing Co., Westport, CT, EEUU.
- De la Peña E, Pérez V, Alcaráz L, Lora J, Larrañaga N, Hormaza I. Pollinators and pollination in subtropical fruit crops: management and implications for conservation and food-security. *Ecosistemas.* 2018;27(2):91-101. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1480>.
- De las Mercedes Dana M, Pintor-Toro JA, Cubero B. Transgenic tobacco plants overexpressing chitinases of fungal origin show enhanced resistance to biotic and abiotic stress agents. *Plant Physiol.* 2006;142(2):722-30. <https://10.1104/pp.106.086140>
- De Ollas C, Dodd IC. Physiological impacts of ABA-JA interactions under water-limitation. *Plant Mol Biol.* 2016;91(6):641-650. <https://doi.org/10.1007/s11103-016-0503-6>.
- Degani C, El-Batsri R, Gazit S. Outcrossing rate yield and selective fruit abscission in ‘Ettinger’ and ‘Ardith’ avocado plots. *Journal of the American Society for Horticultural Science.* 1997;122:813-817.
- Degani C, Goldring A, Adato I, El-Batsri R, Gazit S. Pollen parent effect on outcrossing rate, yield and fruit characteristics of ‘Fuerte’ avocado. *HortScience.* 1990;25:471-473.
- Degani C, Goldring A, Gazit S, Lavi U. Pollen parent effect on outcrossing rate in ‘Hass’ and ‘Fuerte’ avocado plots during fruit development. *Journal of the American Society for Horticultural Science.* 1989;114:106-111.
- Delaney TP, Friedrich L, Ryals JA. Arabidopsis signal transduction mutant defective in chemically and biologically induced disease resistance. *PNAS.* 1995;92(14):6602-06. <https://10.1073/pnas.92.14.6602>.
- Delatour C, Guillaumin JJ. Importance des pourridiés dans les regions tempérées. *Eur. J. Forest Pathol.* 1985;15,258-263.

- Dempsey DA, Shah J, Klessig DF. Salicylic Acid and Disease Resistance in Plants. *CRC Crit Rev Plant Sci.* 1999;18(4):547-75. <https://10.1080/07352689991309397>.
- Ding Y, Fromm M, Avramova Z. Multiple exposures to drought 'train' transcriptional responses in Arabidopsis. *Nat Commun.* 2012;3:740. <https://10.1038/ncomms1732>.
- Dixon J, Smith DB, Elmsly TA, Fields FP. The impact of foliar applications of nitrogen and boron on 'Hass' avocado fruit set in 2004. *NZ Avocado Growers Assoc Ann Res Rep.* 2004;5:27-34.
- Domínguez Correa P, Rodríguez Pérez A, Siverio de la Rosa F, Gallo Llobet L. Manejo integrado de la podredumbre de raíz de aguacate. *Agropalca.* 2010;11:19.
- Dong J, Jiang Y, Chen R, Xu Z, Gao X. Isolation of a novel xyloglucan endotransglucosylase (OsXET9) gene from rice and analysis of the response of this gene to abiotic stresses. *Afr J Biotechnol.* 2011;10:17424-17434. <https://doi.org/10.5897/AJB11.1242>.
- Dorantes L, Parada L, Ortiz A. Avocado Post-harvest Operations. *Food Agric. Organ. United Nations* 67. 2004.
- Dreher M, Davenport A. 'Hass' avocado composition and potential health effects. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition.* 2013;53:738-750.
- Du Plessis SF. Factors Important for Optimal Irrigation Scheduling of Avocado Orchards. *South African Avocado Growers' Association Yearbook* 1991;14,91-93.
- Du YC, Kawamitsu Y, Nose A, Hiyane S, Murayama S, Wasano K, Uchida Y. Effects of water stress on carbon exchange rate and activities of photosynthetic enzymes in leaves of sugarcane (*Saccharum* Sp.). *Aust J Plant Physiol.* 1996;23:719:726. <https://doi.org/10.1071/PP9960719>.
- Duan F, Ding J, Lee D, Lu X, Feng Y, Song W. Overexpression of SoCYP85A1, a Spinach Cytochrome p450 Gene in Transgenic Tobacco Enhances Root Development and Drought Stress Tolerance. *Front Plant Sci.* 2017;8:1909. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01909>.
- Durner J, Shah J, Klessig DF. Salicylic acid and disease resistance in plants. *Trends Plant Sci.* 1997;2(7):266-74. [https://10.1016/S1360-1385\(97\)86349-2](https://10.1016/S1360-1385(97)86349-2).

- EEA. Climate change, impacts and vulnerability in Europe 2016. European Environmental Agency (EEA). Report No 1/2017. <https://www.eea.europa.eu/publications/climate-change-impacts-and-vulnerability-2016>.
- Embleton TW, Jones WW, Garber MJ. Curvilinear relationship between leaf nitrogen and yield of 'Fuerte' avocados. Proceedings of the American Society for Horticultural Science. 1959;74:378-382.
- Endres D, Schindelin J, Földiák P, Oram MW. Modelling spike trains and extracting response latency with Bayesian binning. J Physiol. 2010;104:128-136. <https://doi:10.1016/j.jphysparis.2009.11.015>.
- Engelbrecht J, Van den Berg N. Expression of defence related genes against *Phytophthora cinnamomi* in five avocado rootstocks. S Afr J Sci. 2013;109(11/12). <http://dx.doi.org/10.1590/sajs.2013/20120058>.
- Ernst AA, Ernst ZR, Ernst ED. 'Maluma': establishing a new generation avocado cultivar commercially. Actas del VIII Congreso Mundial de la Palta, 13 al 18 de septiembre 2015, Lima Perú. 2015;53-59.
- Fang Y, Liao K, Du H, Xu Y, Song H, Li X et al. A stress-responsive NAC transcription factor SNAC3 confers heat and drought tolerance through modulation of reactive oxygen species in rice. J Exp Bot. 2015;66(21):6803-17. <https://10.1093/jxb/erv386>.
- Fanourakis D, Nikoloudakis N, Pappi P, Markakis E, Doupis G, Charova SN, Delis C, Tsaniklidis G. The Role of Proteases in Determining Stomatal Development and Tuning Pore Aperture: A Review. Plants (Basel). 2020;9(3):340. <https://doi.org/10.3390/plants9030340>.
- FAO Codex Stan 197-1995. <http://www.faostat.fao.org>
- FAOSTAT Agric. Data, 2016. <http://www.faostat.fao.org>.
- FAOSTAT. Fao.org. 2018. <http://www.fao.org/faostat/en/>. Accessed 18 mar 2019.
- Fassio C, Heath R, Arpaia ML, Castro M. Sap flow in 'Hass' avocado trees on two clonal rootstocks in relation to xylem anatomy. Sci Hortic. 2009;120(1):8-13.

- Fereres E, Soriano MA. Deficit irrigation for reducing agricultural water use. *J Exp Bot.* 2007;58,2:147-159. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl165>.
- Ferreira R, Selles G. Avocado. In: Steduto, P., Hsiao T.C., Fereres, E., Raes, D. (eds) *Crop yield response to water*. FAO Irrigation and Drainage paper 66. Rome. 2012.
- Fichman Y, Mittler R. Rapid systemic signaling during abiotic and biotic stresses: is the ROS wave master of all trades? *Plant J: for cell and molecular biology.* 2020;102(5):887-896. <https://doi.org/10.1111/tbj.14685>.
- Figueiredo J, Sousa Silva M, Figueiredo A. Subtilisin-like proteases in plant defence: the past, the present and beyond. *Mol Plant Pathol.* 2018;19(4):1017-1028. <https://doi.org/10.1111/mpp.12567>.
- Fleischmann F, Koehl J, Portz R, Beltrame AB, Oßwald W. Physiological changes of *Fagus sylvatica* seedlings infected with *Phytophthora citricola* and the contribution of its elicitor 'citricolin' to pathogenesis. *Plant Biology.* 2005;7(6):650-8. <http://10.1055/s-2005-872891>.
- Flexas J, Badger M, Chow WS, Medrano H, Osmond CB. Analysis of the relative increase in photosynthetic O₂ uptake when photosynthesis in grapevine leaves is inhibited following low night temperatures and/or water stress. *Plant Physiol.* 1999;121(2):675-84. <http://10.1104/pp.121.2.675>.
- Flexas J, Bota J, Galmés J, Medrano H, Ribas-Carbó M. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiol Plant.* 2006; 127(3):343-52. <http://10.1111/j.1399-3054.2006.00621.x>.
- Fountain JC, Chen ZY, Scully BT, Kemerait RC, Lee RD, Guo B. Pathogenesis-related gene expressions in different maize genotypes under drought stressed conditions. *Afr. J. Plant Sci.* 2010; 4(11):433-440.
- Fox H, Doron-Faigenboim A, Kelly G, Bourstein R, Attia Z, Zhou J, Moshe Y, Moshelion M, David-Schwartz R. Transcriptome analysis of *Pinus halepensis* under drought stress and during recovery. *Tree Physiol.* 2018;38(3):423-441. Doi: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx137>.

- Fraudentali I, Rodrigues-Pousada RA, Angelini R, Ghuge SA, Cona A. Plant Copper Amine Oxidases: Key Players in Hormone Signaling Leading to Stress-Induced Phenotypic Plasticity. *Int J Mol Sci.* 2021;22(10):5136. <https://doi.org/10.3390/ijms22105136>.
- Freeman S, Szejnberg A. *Rosellinia*. In: Singleton L, Mihail D, Rush M, editors. *Methods for Research on Soilborne Phytopathogenic*. St. Paul, Minnesota. USA: APS PRESS; 1992:71-73.
- Frolich EF, Platt RG. Use of the etiolation technique in rooting avocado cuttings. *California Avocado Soc.* 1972;55:97-109.
- Fu Y, Guo H, Cheng Z, Wang R, Li G, Huo G, Liu W. NtNAC-R1, a novel NAC transcription factor gene in tobacco roots, responds to mechanical damage of shoot meristem. *Plant Physiol Biochem.* 2013;69:74-81. <https://10.1016/j.plaphy.2013.05.004>.
- Fujita M, Fujita Y, Noutoshi Y, Takahashi F, Narusaka Y, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Crosstalk between abiotic and biotic stress responses: a current view from the points of convergence in the stress signaling networks. *Curr. Plant Biol.* 2006;9(4):436-442. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.05.014>.
- Gahlaut V, Jaiswal V, Kumar A, Gupta PK. Transcription factors involved in drought tolerance and their possible role in developing drought tolerant cultivars with emphasis on wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet.* 2016;129(11):2019-2042. <https://doi.org/10.1007/s00122-016-2794-z>.
- Gallo Llobert L, Sivreio de la Rosa F, Rodríguez Pérez A, Domínguez Correa P, Pérez Zárate S, Díaz Hernández S. Evaluación en campo de patrones clonales de aguacate de raza mexicana y antillana tolerante-resistentes a *Phytophthora cinnamomi* Rands. *Proceedings V World Avocado Congress* 2003;573-578.
- Galmés J, Abadía A, Cifre J, Medrano H, Flexas J. Photoprotection processes under water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits. *Physiol Plant* 2007; 130:495-510. <http://10.1111/j.1399-3054.2007.00919.x>.
- Gamble J, Roger F, Jaeger S, White A, Bava C, Beresford M, Stubbings B, Wohlers M, Hofman PJ, Marques R, Woolf A. The impact of dry matter, ripeness and internal defects

- on consumer perceptions of avocado quality and intentions to purchase, *Postharvest Biology and Technology*. 2010;57, 1:35-43.
- Gao SQ, Chen M, Xu ZS, Zhao CP, Li L, Xu HJ, Tang YM, Zhao X, Ma YZ. The soybean GmbZIP1 transcription factor enhances multiple abiotic stress tolerances in transgenic plants. *Plant Mol Biol*. 2011;75(6):537-53 <https://doi.org/10.1007/s11103-011-9738-4>.
- Garcia AV. Cytogenetic studies in the genus *Persea* (Lauraceae). I. Karyology of seven species. *Can J Genet Cytol*. 1975;17,173-180.
- Garcia-Jimenez J, Busto J, Vicent A, Sales R, Armengol J. A tuber rot of *Cyperus esculentus* caused by *Rosellinia necatrix*. *Pl. Dis*. 1998;82:1281(33395).
- García-Morillo J, Martín M, Camacho E, Rodríguez-Díaz JA., Montesinos P, Toward precision irrigation for intensive strawberry cultivation. *Agric Water Manage*. 2015;151:43-51. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2014.09.021>.
- Gardiazabal F, Magdahl C, Mena F, Wilhelmy C. Determinación del coeficiente de cultivo (K_c) para paltos cv. 'Hass' en Chile. *Proceedings V World Avocado Congress (Actas V Congreso Mundial del Aguacate)* 2003;329-334.
- Garg R, Shankar R, Thakkar B, Kudapa H, Krishnamurthy L, Mantri N, Varshney RK, Bhatia S, Jain M. Transcriptome analyses reveal genotype- and developmental stage-specific molecular responses to drought and salinity stresses in chickpea. *Sci Rep*. 2016;6:19228. <https://doi.org/10.1038/srep19228>.
- Garner LC, Ashworth V, Clegg MT, Lovatt CJ. The impact of outcrossing on yields of 'Hass' avocado. *J Am Soc Hort Sci*. 2008;133:648-652.
- Garner LC, Lovatt CJ. The relationship between flower and fruit abscission and alternate bearing of 'Hass' avocado. *J Am Soc Hort Sci*. 2008;133:3-10.
- Genty B, Briantais JM, Baker NR. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence *Biochim Biophys Acta*. 1989;990(1):87-92. [https://10.1016/S0304-4165\(89\)80016-9](https://10.1016/S0304-4165(89)80016-9).

- George S, Manoharan D, Li J, Britton M, Parida A. Drought and salt stress in *Chrysopogon zizanioides* leads to common and specific transcriptomic responses and may affect essential oil composition and benzyloquinoline alkaloids metabolism. *Curr Plant Biol.* 2017;11-12:12-22. <https://doi.org/10.1016/j.cpb.2017.12.001>
- Giblin F, Pegg K, Willingham S, Anderson J, Coates L, Cooke T, et al. “Phytophthora revisited”. In: Proc. of the New Zealand and Australia Avocado Grower’s Conference, Tauranga, New Zealand. Avocado Growers Association. 2005.http://www.avocadosource.com/Journals/AUSNZ/AUSNZ_2005/GiblinFiona2005.pdf. Accessed 19 Feb 2019
- Gonçalves LP, Boscariol Camargo RL, Takita MA, Machado MA, Dos Soares Filho WS, Costa MGC. Rootstock-induced molecular responses associated with drought tolerance in sweet orange as revealed by RNA-Seq. *BMC Genomics.* 2019;20(1):110. <https://10.1186/s12864-019-5481-z>.
- González Fernández JJ. Variedades tradicionales y comerciales. En: Namesny A., Conesa C., Hormaza I., Lobo G. 2020. Cultivo, postcosecha y procesado del aguacate. Valencia, España. SPE3.
- Goswami L, Sengupta S, Mukherjee S, Ray S, Mukherjee R, Majumder AL. Targeted expression of L-myo- inositol 1-phosphate synthase from *Porteresia coarctata* (Roxb.) Tateoka confers multiple stress tolerance in transgenic crop plants. *J. Plant Biochem. Biotechnol.* 2014;23,316-330. <https://doi.org/10.1007/s13562-013-0217-7>.
- Gowdish L, Muñoz-Carpena R. An improved Green–Ampt infiltration and redistribution method for uneven multistorm series. *Vadose Zone.* 2009;8:470-479. <https://doi.org/10.2136/vzj2008.0049>.
- Grant MR, Jones JD. Hormone (dis)harmony moulds plant health and disease. *Science.* 2009;324(5928):750-2. <https://10.1126/science.1173771>.
- Grigorova, B., Vaseva, I.I., Demirevska, K, Feller U. Expression of selected heat shock proteins after individually applied and combined drought and heat stress. *Acta Physioli Plant.* 2011;33,2041–2049. <https://doi.org/10.1007/s11738-011-0733-9>.

- Guo M, Liu JH, Ma X, Luo DX, Gong ZH, Lu MH. The Plant Heat Stress Transcription Factors (HSFs): Structure, Regulation, and Function in Response to Abiotic Stresses. *Front Plant Sci.* 2016;7:114. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00114>.
- Guo M, Liu X, Wang J, Li L, Zhang W, Gong B et al. Investigation on salt-response mechanisms in *Arabidopsis thaliana* from UniProt protein knowledgebase. *J Plant Interact.* 2019;14(1):21-29. <https://10.1080/17429145.2018.1551581>.
- Gupta A, Hisano H, Hojo Y, Matsuura T, Ikeda Y, Mori IC et al. Global profiling of phytohormone dynamics during combined drought and pathogen stress in *Arabidopsis thaliana* reveals ABA and JA as major regulators. *Sci Rep.* 2017;7(1):4017. <https://10.1038/s41598-017-03907-2>.
- Gupta SC, Sharma A, Mishra M, Mishra R K, Chowdhuri D K. Heat shock proteins in toxicology: how close and how far? *Life sciences.* 2010;86(11-12),377-384. <https://doi.org/10.1016/j.lfs.2009.12.015>.
- Guzmán LF, Machida-Hirano R, Borrayo E, Cortés-Cruz M, Jarret RL. Genetic Structure and Selection of a Core Collection for Long Term Conservation of Avocado in Mexico, 8(February). 2017;1-10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00243>.
- Haberman A, Tsrer L, Lazare S, Hazanovsky M, Lebiush S, Zipori I, Busatn A, Simenski E, Dag A. Management of Verticillium wilt of avocado using tolerant rootstocks. *Plants.* 2020;9:531.
- Hafeez B, Khanif YM, Saleem M. Role of Zinc in Plant Nutrition. A Review. *American journal of Experimental Agriculture.* 2013; 50(1):374-391.
- Hai NN, Chuong NN, Tu NHC, Kisiala A, Hoang XLT, Thao NP. Role and Regulation of Cytokinins in Plant Response to Drought Stress. *Plants (Basel).* 2020 Mar 31;9(4):422. <https://doi.org/10.3390/plants9040422>.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. *Tropical Trees and Forests: An Architectural Analysis.* Berlin: Springer-Verlag. 1978.

- Han G, Lu C, Guo J, Qiao Z, Sui N, Qiu N, Wang B. C2H2 Zinc Finger Proteins: Master Regulators of Abiotic Stress Responses in Plants. *Front Plant Sci.* 2020;11:115. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00115>. Erratum in: *Front Plant Sci.* 2020 Mar 18;11:298.
- Hanafy MS, El-Banna A, Schumacher HM, Jacobsen HJ, Hassan FS. Enhanced tolerance to drought and salt stresses in transgenic faba bean (*Vicia faba* L.) plants by heterologous expression of the PR10a gene from potato. *Plant cell rep.* 2013;32(5):663-674. <https://doi.org/10.1007/s00299-013-1401-x>.
- Hatmi S, Gruau C, Trotel-Aziz P, Villaume S, Rabenoelina F, Baillieul F, Eullaffroy P, Clément C, Ferchichi A, Aziz A. Drought stress tolerance in grapevine involves activation of polyamine oxidation contributing to improved immune response and low susceptibility to *Botrytis cinerea*. *J Exp Bot.* 2015;66(3):775-87. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru436>.
- Hayat S, Ahmad A. *Salicylic Acid: A Plant Hormone*. Springer, Dordrecht: Springer. 2007. <https://10.1007/978-94-007-6428-6>.
- Hayat S, Hayat Q, Alyemeni MN, Wani AS, Pichtel J, Ahmad A. Role of proline under changing environments: a review. *Plant Signal Behav.* 2012;7(11):1456-66. <https://doi.org/10.4161/psb.21949>.
- He Z, Wu J, Sun X, Dai M. The Maize Clade A PP2C Phosphatases Play Critical Roles in Multiple Abiotic Stress Responses. *Int J Mol Sci.* 2019;20(14):3573. <https://doi.org/10.3390/ijms20143573>.
- He, R., Zhuang, Y., Cai, Y., Agüero, C. B., Liu, S., Wu, J., Deng, S., Walker, M. A., Lu, J., & Zhang, Y. Overexpression of 9-cis-Epoxycarotenoid Dioxygenase Cisgene in Grapevine Increases Drought Tolerance and Results in Pleiotropic Effects. *Front Plant Sci.* 2018;9,970. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00970>.
- Hedhly A, Hormaza JI, Herrero M. Global warming and sexual plant reproduction. *Trends Plant Sci.* 2009;14 (1):30-36.
- Hernández Valdés EF. Nutrición y fertilización. En: Namesny A., Conesa C., Hormaza I., Lobo G. 2020. Cultivo, postcosecha y procesado del aguacate. Valencia, España. SPE3.

- Hofman PJ, Fuch Y, Milne DL. Harvesting, packing, postharvest technology, transport, and processing. In: Whiley, A.W., Schaffer, B., Wolstenholme, B.N. (Eds.), *The Avocado: Botany, Production and Uses*. CAB Int., Wallingford, 2002;259-297.
- Holzapfel E, de Souza JA, Jara J, Guerra HC. Responses of avocado production to variation in irrigation levels. *Irrig Sci*. 2017;35,205-215. <https://doi.org/10.1007/s00271-017-0533-0>.
- Hong Y, Zhang H, Huang L, Li D, Song F. Overexpression of a Stress-Responsive NAC Transcription Factor Gene ONAC022 Improves Drought and Salt Tolerance in Rice. *Front Plant Sci*. 2016;7:4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00004>.
- Hormaza I, Alcaraz L. Fisiología de la floración y cuajado. En: Namesny A., Conesa C., Hormaza I., Lobo G. 2020. *Cultivo, postcosecha y procesado del aguacate*. Valencia, España. SPE3.
- Hsiao TC- Measurements of plant water status. In: Stewart BA, Nielsen DR editors. *Irrigation of Agricultural Crops*. Monograph No. 30. Madison, WI: American Society of Agronomy;1990. p. 243–279.
- Hsiao TC. Plant Responses to Water Stress *Annual Review of Plant Physiology*. 1973;24:1,519-570. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.pp.24.060173.002511>.
- Hu H, Dai M, Yao J, Xiao B, Li X, Zhang Q et al. Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice. *PNAS*. 2006;103(35):12987-92. <https://10.1073/pnas.0604882103>.
- Hu R, Qi G, Kong Y, Kong D, Gao Q, Zhou G. Comprehensive analysis of NAC domain transcription factor gene family in *Populus trichocarpa*. *BMC Plant Biol*. 2010;10(1):145. <https://10.1186/1471-2229-10-145>.
- Hu Y, Li WC, Xu YQ, Li GJ, Liao Y, Fu FL. Differential expression of candidate genes for lignin biosynthesis under drought stress in maize leaves. *J Appl Genet*. 2009;50(3):213-23. <https://doi.org/10.1007/BF03195675>.
- Hu Y, Schmidhalter U. Spatial distributions of inorganic ions and carbohydrates contributing to osmotic adjustment in the elongating wheat leaf under saline conditions. *Australian Journal of Plant Physiology*. 1998;25:591-597.

- Huang D, Wu W, Abrams SR, Cutler AJ. The relationship of drought-related gene expression in *Arabidopsis thaliana* to hormonal and environmental factors. *Journal of experimental botany*. 2008;59(11),2991-3007. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern155>.
- Huang Y, Guo Y, Liu Y, Zhang F, Wang Z, Wang H, Wang F, Li D, Mao D, Luan S, Liang M, Chen L. 9-cis-Epoxycarotenoid Dioxygenase 3 Regulates Plant Growth and Enhances Multi-Abiotic Stress Tolerance in Rice. *Front Plant Sci*. 2018;9:162. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00162>.
- Huang Y, Jiao Y, Xie N, Guo Y, Zhang F, Xiang Z, Wang R, Wang F, Gao Q, Tian L, Li D, Chen L, Liang M. OsNCED5, a 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene, regulates salt and water stress tolerance and leaf senescence in rice. *Plant Sci*. 2019;287:110188. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110188>.
- Huang Y, Xiao B, Xiong L. Characterization of a stress responsive proteinase inhibitor gene with positive effect in improving drought resistance in rice. *Planta*. 2007;226(1):73-85. <https://doi.org/10.1007/s00425-006-0469-8>.
- Illsey-Granich C, Brokaw R, Ochoa-Ascencio S. Hass Carmen®, a precocious flowering avocado tree. *Proceedings of the VII World Avocado Congress*. September 5-9, 2011. Cairns, Australia. 2011; 569574.
- Inman-Bamber NB, Smith DM. Water relations in sugarcane and response to water deficits. *Field Crops Res*. 2005;92:185-202. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.01.023>.
- Inman-Bamber NG, Lakshmanan P, Park S. Sugarcane for water-limited environments: theoretical assessment of suitable traits. *Field Crops Res*. 2012;134:95-104. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.05.004>.
- Ish-Am G, Eisikowitch D. New insight into avocado flowering in relation to its pollination. *Calif Avocado Soc Yrbk*. 1991;75:125-137.
- Islam A, Leung S, Nikmatullah A, Dijkwel PP, McManus MT. Kunitz Proteinase Inhibitors Limit Water Stress Responses in White Clover (*Trifolium repens* L.) Plants. *Front Plant Sci*. 2017;8:1683. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01683>.

- Islam T, Manna M, Reddy MK. Glutathione Peroxidase of Pennisetum glaucum (PgGPx) Is a Functional Cd²⁺ Dependent Peroxiredoxin that Enhances Tolerance against Salinity and Drought Stress. PLoS One. 2015;10(11):e0143344. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143344>.
- Iuchi S, Kobayashi M, Taji T, Naramoto M, Seki M, Kato T, Tabata S, Kakubari Y, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Regulation of drought tolerance by gene manipulation of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase, a key enzyme in abscisic acid biosynthesis in Arabidopsis. Plant J. 2001;27(4):325-33. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2001.01096.x>. Erratum in: Plant J. 2002 Jun;30(5):611.
- Jackson RB, Sperry JS, Dawson TE. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. Trends Plant Sci. 2000;5(11):482-8. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(00\)01766-0](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(00)01766-0).
- Jaganath I, Lovatt CJ. Efficacy studies on prebloom canopy applications of boron and/or urea to 'Hass' avocados in California. Ponencia presentada en: Proceedings of the World Avocado Congress III. Tel Aviv, Israel. 1995.
- Janska A, Marsik P, Zelenkova S, Ovesna J. Cold stress and acclimation: what is important for metabolic adjustment? Plant Biol (Stuttg). 2010;12(3):395-405. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00299.x>.
- Jarzyński KM, Jasiński M. Membrane transporters and drought resistance - a complex issue. Front Plant Sci. 2014;5:687. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00687>.
- Javot H, Lauvergeat V, Santoni V, Martin-Laurent F, Güçlü J, Vinh J, Heyes J, Franck KI, Schäffner AR, Bouchez D, Maurel C. Role of a single aquaporin isoform in root water uptake. Plant Cell. 2003;15(2):509-22. <https://doi.org/10.1105/tpc.008888>.
- Ji W, Zhu Y, Li Y, Yang L, Zhao X, Cai H, Bai X. Over-expression of a glutathione S-transferase gene, GsGST, from wild soybean (*Glycine soja*) enhances drought and salt tolerance in transgenic tobacco. Biotechnol Lett. 2010;32(8):1173-9. <https://doi.org/10.1007/s10529-010-0269-x>.

- Jia Y, Wong DC, Sweetman C, Bruning JB, Ford CM. New insights into the evolutionary history of plant sorbitol dehydrogenase. *BMC Plant Biol.* 2015;15:101. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0478-5>.
- Jiang CJ, Shimono M, Sugano S, Kojima M, Yazawa K, Yoshida R et al. Abscisic Acid Interacts Antagonistically with Salicylic Acid Signaling Pathway in Rice-*Magnaporthe grisea*. *Mol Plant Microbe Interact.* 2010;23(6):791-8. <https://10.1094/MPMI-23-6-0791>.
- Jiang L, Wu J, Fan S, Li W, Dong L, Cheng Q. Isolation and characterization of a novel pathogenesis-Related protein gene (GmPRP) with induced expression in soybean (*Glycine max*) during infection with *Phytophthora sojae*. *PLoS One.* 2015;10(6):e0129932. <https://10.1371/journal.pone.0129932>.
- Jifon J, Syvertsen SP, Whaley E. Growth environment and leaf anatomy affect nondestructive estimates of chlorophyll and nitrogen in Citrus sp. leaves. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 2005;130(2):152-158.
- Jones L, McQueen-Mason S. A role for expansins in dehydration and rehydration of the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. *FEBS Lett.* 2004;559(1-3):61-5. [https://doi.org/10.1016/S0014-5793\(04\)00023-7](https://doi.org/10.1016/S0014-5793(04)00023-7).
- Joubert AG. Avocado tree named 'Maluma'. U.S. Patent PP12/290,341, issued April 29, 2010. U.S. Patent and Trademark Office. Washington, DC, USA. 2010.
- Jung C, Nguyen NH, Cheong JJ. Transcriptional Regulation of Protein Phosphatase 2C Genes to Modulate Abscisic Acid Signaling. *Int J Mol Sci.* 2020;21(24):9517. <https://doi.org/10.3390/ijms21249517>.
- Jung T, Colquhoun IJ, Hardy GESJ. New insights into the survival strategy of the invasive soilborne pathogen *Phytophthora cinnamomi* in different natural ecosystems in Western Australia. *Forest Pathol.* 2013;43, 266-288.
- Jung YJ, Melencion SM, Lee ES, Park JH1, Alinapon CV, Oh HT et al. Universal Stress Protein Exhibits a Redox-Dependent Chaperone Function in Arabidopsis and Enhances Plant Tolerance to Heat Shock and Oxidative Stress. *Front Plant Sci.* 2015;6:1141. <https://10.3389/fpls.2015.01141>.

- Kalmar D, Lahav E. Water requirements of avocado in Israel. I. Tree and soil parameters. *Aust. J. Agric. Res.* 1977;28,859–868. <https://doi.org/10.1071/AR9770859>.
- Kamoun S, Furzer O, Jones JDG, Judelson HS, Ali GS, Dalio RJD, Roy SG, Schena L, Zambounis A, Panabieres F, Cahill D, Ruocco M, Figueiredo A, Chen XR, Hulvey J, Stam R, Lamour K, Gijzen M, Tyler BM, Greunwald NJ, Mukhtar MS, Tome DFA, Tor M, Van Den Ackerveken G, McDowell J, Daayf F, Fry WE, Lindqvist-Kreuze H, Meijer HJG, Petre B, Ristaino J, Yoshida K, Birch PRJ, Govers F. The Top 10 oomycete pathogens in molecular plant pathology. *Mol. Plant Pathol.* 2015;16, 413-434.
- Kang J, Hwang J, Lee M, Kim Y, Assmann S, Martinoia E, Lee Y. PDR-type ABC transporter mediates cellular uptake of the phytohormone abscisic acid. *PNAS.* 2010;107,2355-2360. <https://doi.org/10.1073/pnas.0909222107>.
- Kaur H, Verma P, Petla BP, Rao V, Saxena SC, Majee M. Ectopic expression of the ABA-inducible dehydration-responsive chickpea L-myo-inositol 1-phosphate synthase 2 (CaMIPS2) in Arabidopsis enhances tolerance to salinity and dehydration stress. *Planta.* 2013;237(1):321-35. <https://doi.org/10.1007/s00425-012-1781-0>.
- Kaur, G., Asthir, B. Proline: a key player in plant abiotic stress tolerance. *Biol Plant.* 2015;59,609-619. <https://doi.org/10.1007/s10535-015-0549-3>.
- Kerguelen V, Hoodle MS. Comparison of the susceptibility of several cultivars of avocado to the persea mite, *Oligonychus perseae* (Acari: Tetranychidae). *Scientia Horticulturae.*2000;84:101-114.
- Kiggundu N, Migliaccio KW, Schaffer B, Li Y, Crane JH. Water savings, nutrient leaching, and fruit yield in a young avocado orchard as affected by irrigation and nutrient management. *Irrig. Sci.* 2012;30,275-286. <https://doi.org/10.1007/s00271-011-0280-6>.
- Koen TJ, du Plessis SF. Optimal leaf analysis norms for avocado (cv Fuerte). In: Lovatt C, Holthe PA, Arpaia ML (eds). *Proceeding of the second World Avocado Congress, vol 1.* University of California, Riverside, California. 1991;289-299.
- Koressaar T, Remm M. Enhancements and modifications of primer design program Primer3. *Bioinformatics.* 2007;23(10):1289-91. <https://10.1093/bioinformatics/btm091>.

- Kremer-Köhne S, Köhne JS, Schutte JM. Effect of Potassium, Magnesium and Nitrogen soil applications on 'Fuerte' avocado fruit quality. South African Avocado Growers' Association Yearbook 1993;16:33-36.
- Kremer-Köhne S, Köhne JS. 25 years of avocado rootstock development in South Africa. In: Proceedings of the VI World Avocado Congress, Viña del Mar. 2007.
- Kremer-Köhne S, Mokgalabone ML. Evaluation of new 'Hass'-like avocado cultivars in South Africa. Actas del V Congreso Mundial del Aguacate, Granada-Málaga, España. 2003;129-132.
- Kreps JA, Wu Y, Chang HS, Zhu T, Wang, X, Harper JF. Transcriptome changes for Arabidopsis in response to salt, osmotic, and cold stress. Plant physiology. 2002;130(4),2129-2141. <https://doi.org/10.1104/pp.008532>.
- Ksouri N, Jiménez S, Wells CE, Contreras-Moreira B, Gogorcena Y. Transcriptional Responses in Root and Leaf of *Prunus persica* under Drought Stress Using RNA Sequencing. Front Plant Sci. 2016;7:1715. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01715>.
- Kuhn DN, Iii DSL, Richards JH, Manosalva P, van den Berg N, Chambers AH. Application of genomic tools to avocado (*Persea americana*) breeding: SNP discovery for genotyping and germplasm characterization. Sci. Hortic. 2019;246:1-11. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.10.011>.
- Kumagai E, Araki A, Kubota F. Correlation of Chlorophyll Meter Readings with Gas exchange and Chlorophyll Fluorescence in Flag Leaves of Rice (*Oryza sativa* L.) Plants. Plant Prod. Sci. 2009;12, 50-53. <https://doi.org/10.1626/pp.12.50>.
- Kumar D. Salicylic acid signaling in disease resistance, Plant Science. 2014;228:127-34. <https://10.1016/j.plantsci.2014.04.014>.
- Kumar S, Trivedi PK. Glutathione S-Transferases: Role in Combating Abiotic Stresses Including Arsenic Detoxification in Plants. Front Plant Sci. 2018;9:751. <https://10.3389/fpls.2018.00751>.

- Kuromori T, Miyaji T, Yabuuchi H, Shimizu H, Sugimoto E, Kamiya A, Moriyama Y, Shinozaki K. ABC transporter AtABCG25 is involved in abscisic acid transport and responses. PNAS. 2010;107(5):2361-6. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912516107>.
- Lahav E, Trochoulis T. The effect of temperature on growth and dry matter production of avocado plants. Australian Journal of Agricultural Research. 1982;33(3):549-558.
- Lahav E, Whiley AW. Irrigation and mineral nutrition. In: Whiley AW, Schaffer B, Wolstenholme BN. (Eds.), The Avocado: Botany, Production and Uses. CAB Int., Wallingford. 2002;259-297.
- Lahav E, Zamet DN. Flower, fruitlets and fruit drop in avocado trees. Revista Chapingo Serie Horticultura. 1999;5:95-100.
- Lau KH, Del Rosario Herrera M, Crisovan E, Wu S, Fei Z, Khan MA, Buell CR, Gemenet DC. Transcriptomic analysis of sweet potato under dehydration stress identifies candidate genes for drought tolerance. Plant Direct. 2018;2(10):e00092. <https://doi.org/doi:10.1002/pld3.92>.
- Le Gall H, Philippe F, Domon JM, Gillet F, Pelloux J, Rayon C. Cell Wall Metabolism in Response to Abiotic Stress. Plants (Basel). 2015;4(1):112-66. <https://doi.org/10.3390/plants4010112>.
- Le Lagadec D. Field evaluation of superior rootstocks with 'Hass' as scion. Proceedings of the VII World Avocado Congress, September 5-9. Cairns, Australia. 2011;599-607.
- Lee B, Jung W, Lee B, Avice J, Ourry A, Kim T. Kinetics of drought-induced pathogenesis-related proteins and its physiological significance in white clover leaves. Physiol Plant. 2008;132(3):329-37. <https://10.1111/j.1399-3054.2007.01014.x>.
- Lemus G, Ferreyra R, Gil P, Sepúlveda P, Maldonado P, Toledo C, Barrera C, Celedón JM. El cultivo del palto. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Centro Regional de Investigación La Cruz, Chile. Boletín INIA N° 129. 2005;76 p.
- Li F, Han Y, Feng Y, Xing S, Zhao M, Chen Y, Wang W. Expression of wheat expansin driven by the RD29 promoter in tobacco confers water-stress tolerance without impacting

- growth and development. J Biotechnol. 2013;163(3):281-91. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2012.11.008>.
- Li J, Zhang M, Sun J, Mao X, Wang J, Wang J, Liu H, Zheng H, Zhen Z, Zhao H, Zou D. Genome-Wide Characterization and Identification of Trihelix Transcription Factor and Expression Profiling in Response to Abiotic Stresses in Rice (*Oryza sativa* L.). Int J Mol Sci. 2019;20(2):251. <https://doi.org/10.3390/ijms20020251>.
- Li X, Wei W, Li F, Zhang L, Deng X, Liu Y, Yang S. The Plastidial Glyceraldehyde-3-Phosphate Dehydrogenase Is Critical for Abiotic Stress Response in Wheat. Int J Mol Sci. 2019;20(5):1104. <https://doi.org/10.3390/ijms20051104>.. Erratum in: Int J Mol Sci. 2020 Jun 24;21(12).
- Li YC, Meng FR, Zhang CY, Zhang N, Sun MS, Ren JP, Niu BH, Wang X, Yin J. Comparative Analysis of Water Stress-Responsive Transcriptomes in Drought-Susceptible and -Tolerant Wheat (*Triticum aestivum* L.) J. Plant Biol. 2012;55:349-360. <https://doi.org/10.1007/s12374-011-0032-4>.
- Li Z, Peng Y, Ma X. Different response on drought tolerance and post-drought recovery between the small-leafed and the large-leafed white clover (*Trifolium repens* L.) associated with antioxidative enzyme protection and lignin metabolism. Acta Physiol Plant. 2013;35:213–222. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1066-z>.
- Lim CW, Han SW, Hwang IS, Kim DS, Hwang BK, Lee SC. The Pepper Lipoxygenase CaLOX1 Plays a Role in Osmotic, Drought and High Salinity Stress Response. Plant Cell Physiol. 2015 May;56(5):930-42. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcv020>.
- Lindemose S, O'Shea C, Jensen MK, Skriver K. Structure, function and networks of transcription factors involved in abiotic stress responses. Int J Mol Sci. 2013 Mar 13;14(3):5842-78. <https://doi.org/10.3390/ijms14035842>.
- Liu H, Wang X, Zhang H, Yang Y, Ge X, Song F. A rice serine carboxypeptidase-like gene OsBISCPL1 is involved in regulation of defense responses against biotic and oxidative stress. Gene. 2008;420(1):57-65. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2008.05.006>

- Liu JX, Feng K, Duan AQ, Li H, Yang QQ, Xu ZS, Xiong AS. Isolation, purification and characterization of an ascorbate peroxidase from celery and overexpression of the AgAPX1 gene enhanced ascorbate content and drought tolerance in Arabidopsis. BMC Plant Biol. 2019;19(1):488. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-2095-1>
- Liu W, Jiang Y, Wang C, Zhao L, Jin Y, Xing Q, Li M, Lv T, Qi H. Lignin synthesized by CmCAD2 and CmCAD3 in oriental melon (*Cucumis melo* L.) seedlings contributes to drought tolerance. Plant Mol Biol. 2020;103(6):689-704. <https://doi.org/10.1007/s11103-020-01018-7>.
- Loggini B, Scartazza A, Brugnoli E, Navari-Izzo F. Antioxidative defence system, pigment composition, and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought. Plant Physiology. 1999;119,1091-1099
- López MA, Bannenberg G, Castresana C. Controlling hormone signaling is a plant and pathogen challenge for growth and survival. Curr Opin Plant Biol. 2008;11(4):420-7. <https://10.1016/j.pbi.2008.05.002>.
- López-Herrera CJ, Pérez-Jiménez RM, Zea-Bonilla T, Basallote-Ureba MJ, Melero-Vara JM. Soil solarization in established avocado trees for control of *Dematophora necatrix*. Plant Disease 1998;82,1088-1092.
- López-Herrera CJ, Zea-Bonilla T. Effects of benomyl, carbendazim, fluazinam and thiophanate methyl on white root rot of avocado. Crop Protection. 2007;26,1186-1192.
- López-Herrera CJ. Podredumbre blanca de la raíz causada por *Rosellinia necatrix*. In: Enfermedades de los Frutales de Pepita y Hueso, Monografía de la Sociedad Española de Fitopatología N°3: 79-81 (Montesinos E, Melgarejo P, Cambra M, Pinochet J. eds). Madrid: Ediciones Mundi-Prensa. 2000; p. 147.
- Loukehaich R, Wang T, Ouyang B, Ziaf K, Li H, Zhang J et al. SpUSP, an annexin-interacting universal stress protein, enhances drought tolerance in tomato. J Exp Bot. 2012;63(15):5593-606. <https://10.1093/jxb/ers220>.

- Lovisollo C, Hartung W, Schubert A. Whole-plant hydraulic conductance and root-to-shoot flow of abscisic acid are independently affected by water stress in grapevines. *Funct Plant Biol.* 2002;(11):1349-1356. <https://doi.org/10.1071/FP02079>.
- Lv Z, Wang S, Zhang F, Chen L, Hao X, Pan Q et al. Overexpression of a Novel NAC Domain-Containing Transcription Factor Gene (AaNAC1) Enhances the Content of Artemisinin and Increases Tolerance to Drought and *Botrytis cinerea* in *Artemisia annua*. *Plant Cell Physiol.* 2016;57(9):1961-71. <https://10.1093/pcp/pcw118>
- Magwanga RO, Kirungu JN, Lu P, Yang X, Dong Q, Cai X, Xu Y, Wang X, Zhou Z, Hou Y, Nyunja R, Agong SG, Hua J, Zhang B, Wang K, Liu F. Genome wide identification of the trihelix transcription factors and overexpression of Gh_A05G2067 (GT-2), a novel gene contributing to increased drought and salt stresses tolerance in cotton. *Physiol Plant.* 2019;167(3):447-464. <https://doi.org/10.1111/ppl.12920>.
- Magwanga RO, Lu P, Kirungu JN, Dong Q, Cai X, Zhou Z, Wang X, Hou Y, Xu Y, Peng R, Agong SG, Wang K, Fang L. Knockdown of Cytochrome P450 Genes Gh_D07G1197 and Gh_A13G2057 on Chromosomes D07 and A13 Reveals Their Putative Role in Enhancing Drought and Salt Stress Tolerance in *Gossypium hirsutum*. *Genes (Basel).* 2019;10(3):226. <https://doi.org/10.3390/genes10030226>.
- Mahomed W, van den Berg N. EST sequencing and gene expression profiling of defence-related genes from *Persea americana* infected with *Phytophthora cinnamomi*. *BMC Plant Biol.* 2011; 11:167. Doi: <https://10.1186/1471-2229-11-167>.
- Malefo MB, Mathibela EO, Crampton BG, Makgopa ME. Investigating the role of Bowman-Birk serine protease inhibitor in Arabidopsis plants under drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry.* 2020;149:286-293. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.02.007>.
- Mansfield TA, Atkinson CJ. Stomatal behaviour in water-stressed plants. In: *Stress responses in plants: adaptation and acclimation mechanisms.* Wiley-Liss. Inc. 1990;241-264.
- Markwell J, Osterman JC, Mitchell JL. Calibration of the Minolta SPAD-502 leaf chlorophyll meter. *Photosynth. Res.* 1995;46:467-472. <https://doi.org/10.1007/BF00032301>.

- Martínez-Ferri E, Muriel-Fernández JL, Díaz JAR. Soil Water Balance Modelling Using SWAP. *Outlook Agric.* 2013;42, 93-102. <https://doi.org/10.5367/oa.2013.0125>.
- Martínez-Ferri E, Zumaquero A, Ariza MT, Barceló-Muñoz A, Pliego C. Nondestructive detection of white root rot disease in avocado rootstocks by leaf chlorophyll fluorescence. *Plant Dis.* 2016;100(1):49-58. <https://10.1094/PDIS-01-15-0062-RE>.
- Martínez-Ferri, E., Moreno-Ortega, G., van den Berg, N, Pliego C. Mild water stress-induced priming enhance tolerance to *Rosellinia necatrix* in susceptible avocado rootstocks. *BMC Plant Biol.* 2019;19,458. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-2016-3>.
- Maxwell K, Johnson GN. Chlorophyll fluorescence- a practical guide. *J Exp Bot.* 2000;51(345):659-68. <https://10.1093/jexbot/51.345.659>.
- Medrano H, Tomás M, Martorell S, Flexas J, Hernández E, Rosselló J, Poub A, Escalona JM, Bota J. From leaf to whole-plant water use efficiency (WUE) in complex canopies: Limitations of leaf WUE as a selection target. *The Crop Journal.* 2015;3,220-228.
- Méndez Vega C. Avocado tree named ‘Mendez No. 1’. U.S. Patent No. PP11,173. 4 Jan. U.S. Patent and Trademark Office. Washington, DC, USA. 2000.
- Menge J, Marais L. Soil Environmental Factors and Their Relationship to Avocado Root Rot. University of California. California, EEUU. 2000. Acceso: 20 junio 2004. Disponible en: <http://www.citrusresearch.com/documents/58b2544dbd10-494d-a69dba0591ad05f0.pdf>.
- Meyer E, Aspinwall MJ, Lowry DB, Palacio-Mejía JD, Logan TL, Fay PA, Juenger TE. Integrating transcriptional, metabolomic, and physiological responses to drought stress and recovery in switchgrass (*Panicum virgatum* L.). *BMC Genomics.* 2014;15:527. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-527>.
- Meyer JL, Arpaia ML, Yates MV, Takele E, Bender G, Witney G. Irrigation and Fertilization Management of Avocados Research Findings. *California Avocado Society* 1990;74:71-83.
- Mickelbart MV, Bender GS, Witney GW, Adams C, Arpaia ML. Effects of clonal rootstocks on ‘Hass’ avocado yield components, alternate bearing, and nutrition. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 2007;82(3):460-466.

- Misra RC, Sandeep, Kamthan M, Kumar S, Ghosh S. A thaumatin-like protein of *Ocimum basilicum* confers tolerance to fungal pathogen and abiotic stress in transgenic Arabidopsis. *Sci Rep.* 2016; 6:25340. <https://10.1038/srep25340>.
- Miura K, Tada Y. Regulation of water, salinity, and cold stress responses by salicylic acid. *Front Plant Sci.* 2014;5:4. <https://10.3389/fpls.2014.00004>.
- Molassiotis A, Tanou G, Diamantidis G. No says more than 'YES' to salt tolerance. Salt priming and systemic nitric oxide signaling in plants. *Plant Signal Behav.* 2010;5(3):209-12. <https://10.4161/psb.5.3.10738>.
- Molinari MDC, Fuganti-Pagliarini R, Marin SRR, Ferreira LC, Barbosa DA, Marcolino-Gomes J, Oliveira MCN, Mertz-Henning LM, Kanamori N, Takasaki H, Urano K, Shinozaki K, Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K, Nepomuceno AL. Overexpression of AtNCED3 gene improved drought tolerance in soybean in greenhouse and field conditions. *Genet Mol Biol.* 2020;43(3):e20190292. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2019-0292>.
- Moncef H, Khemaies Z. An analytical approach to predict the moistened bulb volume beneath a surface point source. *Agric Water Manage.* 2016;166:123-129. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2015.12.020>.
- Moreno-Ortega G, Pliego C, Sarmiento D, Barceló A, Martínez-Ferri E. Yield and fruit quality of avocado trees under different regimes of water supply in the subtropical coast of Spain. *Agric Water Manag.* 2019;221:192-201. <https://10.1016/j.agwat.2019.05.001>.
- Morrell R, Sadanandom A. Dealing With Stress: A Review of Plant SUMO Proteases. *Front Plant Sci.* 2019;10:1122. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01122>.
- Morton JF. *Fruits of warm climates*. Miami, EE. UU.: Echo Point Books & Media. 1987.
- Munné-Bosch S, Peñuelas J. Photo- and antioxidative protection, and a role for salicylic acid during drought and recovery in field grown *Phillyrea angustifolia* plants. *Planta.* 2003;217(5):758-66. <https://10.1007/s00425-003-1037-0>.

- Muthusamy M, Uma S, Backiyarani S, Saraswathi MS, Chandrasekar A. Transcriptomic Changes of Drought-Tolerant and Sensitive Banana Cultivars Exposed to Drought Stress. *Frontiers in plant science*. 2016;7,1609. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01609>.
- Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. The transcriptional regulatory network in the drought response and its crosstalk in abiotic stress responses including drought, cold, and heat. *Front Plant Sci*. 2014;5:170. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00170>.
- Nardini A, Salleo S. Limitation of stomatal conductance by hydraulic traits: sensing or preventing xylem cavitation? *Trees*. 2000;15(1):14-24. <https://10.1007/s004680000071>.
- Nardini, A, Lo Gullo, MA., Trifilò, P, Salleo, S. The challenge of the Mediterranean climate to plant hydraulics: Responses and adaptations. *Environ Exp Bot*. 2014;103:68-79. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.09.018>.
- Ncama K, Magwaza LS, Tesfay SZ, Mditshwa A. On-tree indexing of ‘Hass’ avocado fruit by non-destructive assessment of pulp dry matter and oil content. *Biosystems Engineering*. 2018;174: 41-49. <https://doi.org/10.1016/j.biosystemseng.2018.06.011>.
- Neuhaus A, Turner DW, Colmer TD, Blight A. Drying half of the root-zone from mid fruit growth to maturity in ‘Hass’ avocado (*Persea americana* Mill.) Trees for one season reduced fruit production in two years. *Sci. Hortic*. 2009;120,437-442. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.12.010>.
- Neuhaus A, Turner DW, Colmer TD, Kuo J, Eastham J. Drying half the root-zone of potted avocado (*Persea americana* Mill., cv. Hass) trees avoids the symptoms of water deficit that occur under complete root-zone drying, *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 2007;82:5,679-689. <https://doi.org/10.1080/14620316.2007.11512291>.
- Neuwirth E. RcolorBrewer: Colorbrewer palettes. R package version 1.1–2. Available from: Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=RColorBrewer>. 2014. Accessed Apr 2018.
- Newett SDE, Crane JH, Balerdi CF. Cultivars and rootstocks. In Whiley AW, Schaffer B, Wolstenholme BN (Eds.), *The Avocado: Botany, Production and Uses*. CAB Int., Wallingford. 2002;161-188.

- Nianiou-Obeidat I, Madesis P, Kissoudis C, Voulgari G, Chronopoulou E, Tsaftaris A, Labrou NE. Plant glutathione transferase-mediated stress tolerance: functions and biotechnological applications. *Plant Cell Rep.* 2017;36(6):791-805. <https://doi.org/10.1007/s00299-017-2139-7>.
- Nirody BS. Investigations in avocado breeding. *California Avocado Association Annual Report.* 1922;65-78.
- Nordqvist C. What are the top healthful foods? *Medical News Today.* MediLexicon, Intl. 20 Jun. 2017. Web. Accessed 18 Mar. 2019. <https://www.medicalnewstoday.com/articles/245259.php>
- Okushima Y, Koizumi N, Kusano T, Sano H. Secreted proteins of tobacco cultured BY2 cells: identification of a new member of pathogenesis-related proteins. *Plant Mol Biol.* 2000;42(3):479-88. <https://10.1023/A:1006393326985>.
- Olalla L, Farré JM, Hermoso JM, Palacio S. Riego y nutrición del aguacate en el litoral oriental andaluz. *Información técnica 19/92.* Junta de Andalucía. 1993.
- Olmstead M, Lang S, Ewers F, Owens S. Xylem vessel anatomy of sweet cherries grafted onto dwarfing and non dwarfing rootstocks. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 2006;131,577-585.
- Olsen AN, Ernst HA, Leggio LL, Skriver K. NAC transcription factors: structurally distinct, functionally diverse. *Trends Plant Sci.* 2005;10(2):79-87. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.12.010>.
- Ortuño MF, García-Orellana Y, Conejero W, Ruiz-Sánchez MC, Alarcón JJ, Torrecillas A. Stem and leaf water potentials, gas exchange, sap flow, and trunk diameter fluctuations for detecting water stress in lemon trees. *Trees Struct. Funct.* 2006;20, 1-8. <https://doi.org/10.1007/s00468-005-0004-8>.
- Padmalatha KV, Dhandapani G, Kanakachari M, Kumar S, Dass A, Patil DP, Rajamani V, Kumar K, Pathak R, Rawat B, Leelavathi S, Reddy PS, Jain N, Powar KN, Hiremath V, Katageri IS, Reddy MK, Solanke AU, Reddy VS, Kumar PA. Genome-wide transcriptomic analysis of cotton under drought stress reveal significant down-regulation of genes and

- pathways involved in fibre elongation and up-regulation of defense responsive genes. *Plant Mol Biol.* 2012;78(3):223-46. <https://doi.org/10.1007/s11103-011-9857-y>.
- Park CJ, Kim KJ, Shin R, Park JM, Shin YC, Paek KH. Pathogenesis-related protein 10 isolated from hot pepper functions as a ribonuclease in an antiviral pathway. *Plant J.* 2004; 37(2):186-98. Doi: <https://10.1046/j.1365-313X.2003.01951.x>.
- Pastor V, Balmer A, Gamir J, Flors V, Mauch-Mani B. Preparing to fight back: generation and storage of priming compounds. *Front Plant Sci.* 2014;5:1-12. <https://10.3389/fpls.2014.00295>.
- Pastor V, Luna E, Mauch-Mani B, Ton J, Flors V. Primed plants do not forget. *Environ Exp Bot.* 2013;94:46-56. <https://10.1016/j.envexpbot.2012.02.013>.
- Pearce SC, Doberšek-Urbanc S. The Measurement of Irregularity in Growth and Cropping. *J. Hortic. Sci.* 1967;42,295-305. <https://doi.org/10.1080/00221589.1967.11514216>.
- Pérez-Jiménez RM, Zea-Bonilla T, López-Herrera CJ. Studies of *R. necatrix* perithecia found in nature on avocado roots. *J. Phytopathol.* 2003;151,660-664.
- Pérez-Jiménez RM. Significant Avocado Diseases Caused by Fungi and Oomycetes. *Eur. J. Plant Sci. Biotechnol.* 2008;2(1),1-24.
- Perotti MF, Ribone PA, Chan RL. Plant transcription factors from the homeodomain-leucine zipper family I. Role in development and stress responses. *IUBMB Life.* 2017;69(5):280-289. <https://doi.org/10.1002/iub.1619>.
- Petrini. *Rosellinia* - a world monograph. *Biblioth. Mycol.* 2013;205:410. (46833).
- Pfaffl MW. A new mathematical model for relative quantification in real-time RT-PCR. *Nucleic Acids Res.* 2001;29(9):e45. <https://10.1093/nar/29.9.e45>.
- Pieczynski M, Wyrzykowska A, Milanowska K, Boguszewska-Mankowska D, Zagdanska B, Karlowski W, Jarmolowski A, Szweykowska-Kulinska Z. Genome wide identification of genes involved in the potato response to drought indicates functional evolutionary conservation with *Arabidopsis* plants. *Plant Biotechnol J.* 2018;16(2):603-614. <https://doi.org/10.1111/pbi.12800>.

- Pliego C, Kanematsu S, Ruano-Rosa D, de Vicente A, López-Herrera C, Cazorla FM et al. GFP sheds light on the infection process of avocado roots by *Rosellinia necatrix*. *Fungal Genet Biol.* 2009;46(2):137-45. <https://10.1016/j.fgb.2008.11.009>.
- Pliego C, López-Herrera C, Ramos C, Cazorla FM. Developing tools to unravel the biological secrets of *Rosellinia necatrix*, an emergent threat to woody crops. *Mol Plant Pathol.* 2012;13(3):226-39. <https://10.1111/j.1364-3703.2011.00753.x>.
- Pliego-Alfaro F, Palomo-Ríos E, Mercado JA, Pliego C, Barceló-Muñoz A, López-Gómez R, Hormaza JI, Litz RE. *Persea americana* Avocado. In: Litz RE, Pliego-Alfaro F, Hormaza JI. (eds). *Biotechnology of Fruit and Nut Crops*, 2nd Edition, CAB International, Wallingford, UK. 2020;258-281.
- Ploetz RC. *Phytophthora* root rot of Avocado. In: *Phytophthora: A Global Perspective* (Lamour, K., ed.). Wallingford, Oxfordshire: CAB International. 2013;197-203.
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytol.* 2012;193(1):30-50. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x>.
- Popenoe W. *Manual of Tropical and Subtropical Fruits*. Macmillan, London. 1920;524.
- Pospíšilová H, Jiskrová E, Vojta P, Mrízová K, Kokáš F, Čudejková MM, Bergougnoux V, Plíhal O, Klimešová J, Novák O, Dzurová L, Frébort I, Galuszka P. Transgenic barley overexpressing a cytokinin dehydrogenase gene shows greater tolerance to drought stress. *N Biotechnol.* 2016;33(5 Pt B):692-705. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2015.12.005>.
- Purseglove JW. *Persea americana* Mill. In: *Tropical Crops: Dicotyledons*. 1. Longmans, Green and Co. Ltd., London. 1968;192-198.
- Qin X, Zeevaart JA. Overexpression of a 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene in *Nicotiana glauca* increases abscisic acid and phaseic acid levels and enhances drought tolerance. *Plant Physiol.* 2002;128(2):544-51. <https://doi.org/10.1104/pp.010663>.
- Ramegowda V, Senthil-Kumar M, Ishiga Y, Kaundal A, Udayakumar M, Mysore KS. Drought stress acclimation imparts tolerance to *Sclerotinia sclerotiorum* and *Pseudomonas*

- syringae* in *Nicotiana benthamiana*. *Int J Mol Sci*. 2013;14(5):9497-513. <https://doi.org/10.3390/ijms14059497>.
- Ramegowda V, Senthil-Kumar M. The interactive effects of simultaneous biotic and abiotic stresses on plants: Mechanistic understanding from drought and pathogen combination. *J Plant Physiol*. 2015;176:47-54. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.11.008>.
- Ranty B, Aldon D, Galaud JP. Plant calmodulins and calmodulin-related proteins: multifaceted relays to decode calcium signals. *Plant Signal Behav*. 2006;1(3):96-104. <https://doi.org/10.4161/psb.1.3.2998>.
- Rao MJ, Xu Y, Tang X, Huang Y, Liu J, Deng X, Xu Q. CsCYT75B1, a Citrus CYTOCHROME P450 Gene, Is Involved in Accumulation of Antioxidant Flavonoids and Induces Drought Tolerance in Transgenic Arabidopsis. *Antioxidants (Basel)*. 2020 Feb 17;9(2):161. <https://doi.org/10.3390/antiox9020161>.
- Reeksting BJ, Olivier NA, van den Berg N. Transcriptome responses of an ungrafted *Phytophthora* root rot tolerant avocado (*Persea americana*) rootstock to flooding and *Phytophthora cinnamomi*. *BMC Plant Biol*. 2016;16(1):205. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0893-2>.
- Reeksting BJ, Taylor N, van den Berg N. Flooding and *Phytophthora cinnamomi*: Effects on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in shoots of non-grafted *Persea americana* (Mill.) rootstocks differing in tolerance to *Phytophthora* root rot. *S Afr J Bot*. 2014;95:40-53. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2014.08.004>.
- Rejeb IB, Pastor V, Mauch-Mani B. Plant Responses to Simultaneous Biotic and Abiotic Stress: Molecular Mechanisms. *Plants (Basel)*. 2014;3(4):458-75. <https://doi.org/10.3390/plants3040458>.
- Rendón-Anaya M, Ibarra-Laclette E, Méndez-Bravo A, Lan T, Zheng C, Carretero-Paulet L, Perez-Torres CA, Chacón-López A, Hernandez-Guzmán G, Chang TH, Farr KM, Barbazuk WB, Chamala S, Mutwil M, Shivhare D, Alvarez-Ponce D, Mitter N, Hayward A, Fletcher S, Rozas J, Sánchez Gracia A, Kuhn D, Barrientos-Priego AF, Salojärvi J, Librado P, Sankoff D, Herrera-Estrella A, Albert VA, Herrera-Estrella L. The avocado genome informs deep angiosperm phylogeny, highlights introgressive hybridization, and

- reveals pathogen-influenced gene space adaptation. PNAS. 2019;116(34):17081-17089. <https://doi.org/10.1073/pnas.1822129116>.
- Resco V, Ewers BE, Sun W, Huxman TE, Weltzin JF, Williams DG. Drought-induced hydraulic limitations constrain leaf gas exchange recovery after precipitation pulses in the C3 woody legume, *Prosopis velutina*. New Phytol. 2009; 181(3):672-82. Doi: <https://10.1111/j.1469-8137.2008.02687.x>.
- Reyes Santamaría MI. Anatomía del sistema de conducción de agua y respuesta fisiológica de aguacatero (*Persea americana* Mill.) en condiciones limitantes de humedad (Tesis de Doctorado en Ciencias en Fisiología Vegetal). Montecillos, México: Programa de Fisiología Vegetal, IREGEP, Colegio de Posgraduados. 2002.
- Reyes-Santamaria I, Terrazas T, Barrientos-Priego AF, Trejo C. Xylem conductivity and vulnerability in cultivars and races of avocado. Scientia Horticulturae. 2002;92 (2):97-105. [https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(01\)00284-9](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(01)00284-9).
- Richardson AD, Duigan SP, Berlyn GP. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. New Phytol. 2002;153,185–194. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00289.x>.
- Rivas-San Vicente M, Plasencia J. Salicylic acid beyond defence: its role in plant growth and development. J Exp Bot. 2011;62(10):3321-38. <https://10.1093/jxb/err031>.
- Robbertse PJ, Coetzer LA, Swart NGN, Bezuidenhout JJ, Vorster L. The influence of boron on fruit set in avocado. Acta Hort. 1990;275:587-594.
- Robert-Seilaniantz A, Navarro L, Bari R, Jones JD. Pathological hormone imbalances. Curr Opin Plant Biol. 2007;10(4):372-9. <https://10.1016/j.pbi.2007.06.003>.
- Rocha-Arroyo JL, Salazar-García S, Bárcenas-Ortega AE, González-Durán IJ, Cossio-Vargas LE. Fenología del aguacate ‘Hass’ en Michoacán. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas. 2011;2(3):303-316.
- Rodrigues FA, de Laia ML, Zingaretti SM. Analysis of gene expression profiles under water stress in tolerant and sensitive sugarcane plants. Plant Sci. 2008;176(2):286-302. <https://10.1016/j.plantsci.2008.11.007>.

- Rodriguez MC, Petersen M, Mundy J. Mitogen-activated protein kinase signalling in plants. *Annu Rev Plant Biol.* 2010;61:621-649. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112252>.
- Rodríguez-Díaz JA, Weatherhead EK, Knox JW, Camacho E. Climate change impacts on irrigation water requirements in the Guadalquivir river basin in Spain. *Reg. Environ. Chang.* 2007;7,149-159. <https://doi.org/10.1007/s10113-007-0035-3>.
- Rosado A, Schapire AL, Bressan RA, Harfouche AL, Hasegawa PM, Valpuesta V, Botella MA. The Arabidopsis tetratricopeptide repeat-containing protein TTL1 is required for osmotic stress responses and abscisic acid sensitivity. *Plant Physiol.* 2006;142(3):1113-26. <https://doi.org/10.1104/pp.106.085191>.
- Ruano-Rosa D, Arjona-Girona I, López-Herrera CJ, Integrated control of avocado white root rot combining low concentrations of fluazinam and Trichoderma spp., *Crop Protection.* 2018; 112,363-370. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.06.024>.
- Ruano-Rosa D, Cazorla FM, Bonilla N, Martín-Pérez R, De Vicente A, López- Herrera CM. Biological control of avocado white root rot with combined applications of Trichoderma spp. and rhizobacteria. *Eur J Plant Pathol.* 2014;138,751–762 <https://doi.org/10.1007/s10658-013-0347-8>.
- Rubinstein M, Eshed R, Rozen A, Zviran T, Kuhn DN, Irihimovitch V, Ophir R. Genetic diversity of avocado (*Persea americana* Mill.) germplasm using pooled sequencing. *BMC Genomics.* 2019;20,379. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5672-7>.
- Ruehr NK, Grote R, Mayr S, Arneth A. Beyond the extreme: recovery of carbon and water relations in woody plants following heat and drought stress, *Tree Physiology.* 2019;39,8:1285-1299, <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz032>
- Rushton PJ, Somssich IE, Ringler P, Shen QJ. WRKY transcription factors. *Trends Plant Sci.* 2010;15(5):247-58. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.02.006>.
- Rustagi A, Jain S, Kumar D, Shekhar S, Jain M, Bhat V, Sarin NB. High efficiency transformation of banana [*Musa acuminata* L. cv. Matti (AA)] for enhanced tolerance to salt and drought stress through overexpression of a peanut salinity-induced pathogenesis-

related class 10 protein. Mol Biotechnol. 2015;57(1),27-35.
<https://doi.org/10.1007/s12033-014-9798-1>.

Sakuraba Y, Kim YS, Han SH, Lee BD, Paek NC. The Arabidopsis Transcription Factor NAC016 Promotes Drought Stress Responses by Repressing AREB1 Transcription through a Trifurcate Feed-Forward Regulatory Loop Involving NAP. Plant Cell. 2015;27(6):1771-87. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00222>.

Salazar-García S, Cossio-Vargas L, González-Durán IJL. Correction of chronic zinc deficiency in 'Hass' avocado. Revista Chapingo Serie Horticultura. 2008;14(2):153-159.

Salazar-García S, Garner LC, Lovatt C. Biología reproductiva. En: B. A. Schaffer AW, Whiley BN, Wolstenholme (Eds.), El aguacate: botánica, producción y sus usos. Valparaíso, Chile: Ediciones Universitaria de Valparaíso, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. 2015; pp. 151-205.

Salazar-García S, Lord EM, Lovatt CJ. Inflorescence and flower development of the 'Hass' avocado (*Persea americana* Mill.) during 'on' and 'off' crop years. J Amer Soc Hort Sci. 1998;123(4):537-544.

Salazar-García S, Lord EM, Lovatt CJ. Inflorescence Development of the 'Hass' Avocado: Commitment to Flowering. Journal of the American Society for Horticultural Science. 1999;478-482. <https://doi.org/10.21273/JASHS.124.5.478>.

Salazar-García S, Medina-Torres R, Ibarra-Estrada ME, González-Valdivia J. Influence of clonal rootstocks on leaf nutrient concentrations in 'Hass' avocado grown without irrigation. Revista Chapingo Serie Horticultura. 2016;22(3): 161-175.

Salazar-García S. Plantación y prácticas de cultivo. En: Namesny A., Conesa C., Hormaza I., Lobo G. 2020. Cultivo, postcosecha y procesado del aguacate. Valencia, España. SPE3.

Salgado E, Cautín R. Avocado root distribution in fine and coarse-textured soils under drip and microsprinkler irrigation. Agric Water Manag. 2008;95,817-824.
<https://doi.org/10.1016/j.agwat.2008.02.005>.

- Sánchez-Tienda J. Uso consuntivo del cultivo aguacate: metodología Blaney y Criddle modificada relacionando fenología y precipitación. *Revista Chapingo serie horticultura* 1999;5:201-207.
- Schaffer B, Whiley AW. Environmental physiology. In: Whiley AW, Schaffer B, Wolstenholme BN (Eds.), *The Avocado: Botany, Production and Uses*. CAB Int., Wallingford. 2002;135-160.
- Scholefield PB, Sedgley M, Alexander DM. Carbohydrate cycling in relation to shoot growth, floral initiation and development and yield in the avocado. *Scientia Horticulturae*. 1985;25:99-110.
- Scholefield PB, Walcott JJ, Kriedemann PE, Ramadasan A. Some environmental effects on photosynthesis and water relations of avocado leaves. *Calif. Avocado Soc.* 1980;64:93-106.
- Schreiber U, Bilger W, Neubauer C. Chlorophyll Fluorescence as a Noninvasive Indicator for Rapid Assessment of In Vivo Photosynthesis. In: Schulze ED, Caldwell MM, editors. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer Study Edition. Berlin: Springer; 1995;100:49-70.
- Schwachtje J, Whitcomb SJ, Firmino AAP, Zuther EH Dirk K, Kopka J. Induced, Imprinted, and Primed Responses to Changing Environments: Does Metabolism Store and Process Information? *Front. Plant Sci.* 2019;10,106. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00106>.
- Scora RW, Wolstenholme BN, Lavi U. Taxonomy and botany. In: Whiley AW, Schaffer B, Wolstenholme BN(Eds.), *The Avocado: Botany, Production and Uses*. CAB Int., Wallingford. 2002;15-38.
- Sedgley M, Alexander DMcE. Avocado Breeding Research in Australia. *California Avocado Society Yearbook* 1983;67:129-140.
- Sedgley M, Annells CM. Flowering and fruit-set response to temperatures during flowering on floral cycle and pollen tube growth in nine avocado cultivars. *Scientia Horticulturae*. 1981;18:207-213.

- Sedgley M. Anatomical investigation of abscised avocado flowers and fruitlets. *Annals of Botany*. 1980;46:771-777.
- Sedgley M. Flowering, pollination and fruit-set of avocado. *South African Avocado Growers' Association Yearbook*. 1987;10:42-43.
- Sedgley M. The effect of temperature on floral behaviour, pollen tube growth and fruit set in the avocado. *J Hortic Sci*. 1977;52:135-141.
- Seki M, Narusaka M, Ishida J, Nanjo T, Fujita M, Oono Y, Kamiya A, Nakajima M, Enju A, Sakurai T, Satou M, Akiyama K, Taji T, Yamaguchi-Shinozaki K, Carninci P, Kawai J, Hayashizaki Y, Shinozaki K. Monitoring the expression profiles of 7000 Arabidopsis genes under drought, cold and high-salinity stresses using a full-length cDNA microarray. *Plant J*. 2002;31(3):279-92. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2002.01359.x>.
- Senthil-Kumar M, Hema R, Suryachandra TR, Ramegowda HV, Gopalakrishna R, Rama N, Udayakumar M, Mysore KS. Functional characterization of three water deficit stress-induced genes in tobacco and Arabidopsis: an approach based on gene down regulation. *Plant Physiol Biochem*. 2010;48(1):35-44. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2009.09.005>.
Erratum in: *Plant Physiol Biochem*. 2010 Sep;48(9):805.
- Seo PJ, Lee AK, Xiang F, Park CM. Molecular and functional profiling of Arabidopsis Pathogenesis-related genes: insights into their roles in salt response of seed germination. *Plant Cell Physiol*. 2008;49(3):334-44. <https://10.1093/pcp/pcn011>.
- Seo PJ, Xiang F, Qiao M, Park JY, Lee YN, Kim SG, Lee YH, Park WJ, Park CM. The MYB96 transcription factor mediates abscisic acid signaling during drought stress response in Arabidopsis. *Plant Physiol*. 2009;151(1):275-89. <https://doi.org/10.1104/pp.109.144220>.
- Shaar-Moshe L, Hübner S, Peleg Z. Identification of conserved drought-adaptive genes using a cross-species meta-analysis approach. *BMC plant biology*. 2015;15,111. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0493-6>.
- Shaul O. Magnesium transport and function in plants: the tip of the iceberg. *Biometals*. 2002;15,307-321. <https://doi.org/10.1023/A:1016091118585>.

- Silber A, Israeli Y, Levi M, Keinan A, Shapira O, Chudi G, Golan A, Noy M, Levkovitch, I, Assouline S. Response of 'Hass' avocado trees to irrigation management and root constraint. *Agric Water Manag.* 2012;104,95–103. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2011.12.003>.
- Silber A, Naor A, Cohen H. et al. Irrigation of 'Hass' avocado: effects of constant vs. temporary water stress. *Irrig Sci.* 2019;37,451-460. <https://doi.org/10.1007/s00271-019-00622-w>.
- Silva M, Jifon J, Da Silva J, Sharma V. Use of physiological parameters as fast tools to screen for drought tolerance in sugarcane. *Brazilian Journal of Plant Physiology.* 2007;19:193-201. <http://dx.doi.org/10.1590/S1677-04202007000300003>.
- Singh D, Laxmi A. Transcriptional regulation of drought response: a tortuous network of transcriptional factors. *Front Plant Sci.* 2015;6:895. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00895>.
- Singh NK, Kumar KRR, Kumar D, Shukla P, Kirti PB. Characterization of a Pathogen Induced Thaumatin-Like Protein Gene AdTLP from *Arachis diogeni*, a Wild Peanut. *PLoS One.* 2013; 8(12):e83963. <https://10.1371/journal.pone.0083963>.
- Singh, B, Usha, K. Salicylic acid induced physiological and biochemical changes in wheat seedlings under water stress. *Plant Growth Regul.* 2003;39(2):137-41. <https://10.1023/A:1022556103536>.
- Skubacz A, Daszkowska-Golec A, Szarejko I. The Role and Regulation of ABI5 (ABA-Insensitive 5) in Plant Development, Abiotic Stress Responses and Phytohormone Crosstalk. *Front Plant Sci.* 2016;7:1884. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01884>.
- Smirnoff N. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist.* 1993;125,27-58.
- Smit MA, Singels A. The response of sugarcane canopy development to water stress. *Field Crops Research.* 2006;98.91-97. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2005.12.009>
- Smith CE Jr. Archaeological evidence for selection in avocado. *Economic Botany.* 1966;20,169-175.

- Soundararajan M. Leaf Chlorophyll Levels Influence Carbon Isotope Discrimination in Soybean and Maize. *Int. J. Biosci. Biochem. Bioinforma.* 2012;2,1-5. <https://doi.org/10.7763/IJBBB.2012.V2.102>.
- Srinivasan T, Kirti PB. Protease inhibitors and stress tolerance. *Funct Plant Sci Biotechnol.* 2012;6(1):59-66.
- Srinivasan T, Kumar KR, Kirti PB. Constitutive expression of a trypsin protease inhibitor confers multiple stress tolerance in transgenic tobacco. *Plant Cell Physiol.* 2009;50(3):541-553. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcp014>.
- Storey WB, Bergh BO, Zentmyer GA. The origin, indigenous range and dissemination of the avocado. *California Avocado Society Yearbook.* 1986;70,127-133.
- Stout AB. A study in cross-pollination of avocado in southern California. *California Avocado Association Annual Report.* 1923;8:29-45.
- Subedi PP, Walsh KB. Postharvest Biology and Technology Assessment of avocado fruit dry matter content using portable near infrared spectroscopy: Method and instrumentation optimisation. *Postharvest Biol Technol.* 2020;161,111078. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2019.111078>.
- Suleman P, Al-Musallam A, Menezes CA. The Effect of Solute Potential and Water Stress on Black Scorch Caused by *Chalara paradoxa* and *Chalara radicola* on Date Palms. *Plant Dis.* 2001;85(1):80-83. <https://10.1094/PDIS.2001.85.1.80>.
- Sutka M, Li G, Boudet J, Boursiac Y, Doumas P, Maurel C. Natural variation of root hydraulics in *Arabidopsis* grown in normal and salt-stressed conditions. *Plant Physiol.* 2011;155(3):1264-1276. <https://doi.org/10.1104/pp.110.163113>.
- Suzuki N, Rivero RM, Shulaev V, Blumwald E, Mittler R. Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytol.* 2014;203(1),32-43. <https://doi.org/10.1111/nph.12797>.
- Sztejnberg A, Madar Z. Host range of *Dematophora necatrix*, the cause of white root rot disease in fruit trees. *Plant Dis.* 1980;64:662-64. <https://doi.org/10.1094/PD-64-662>.

- Taji T, Ohsumi C, Iuchi S, Seki M, Kasuga M, Kobayashi M, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Important roles of drought- and cold-inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 2002;29(4):417-26. <https://doi.org/10.1046/j.0960-7412.2001.01227.x>.
- Takahashi F, Kuromori T, Urano K, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Drought Stress Responses and Resistance in Plants: From Cellular Responses to Long-Distance Intercellular Communication. *Front. Plant Sci.* 2020;11:556972. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.556972>.
- Takatsuji H. Regulating Tradeoffs to Improve Rice Production. *Front Plant Sci.* 2017;8:171. <https://10.3389/fpls.2017.00171>
- Talavera A, Soorni A, Bombarely A, Matas AJ, Hormaza JJ. Genome-Wide SNP discovery and genomic characterization in avocado (*Persea americana* Mill.). *Sci Rep.* 2019;9:20137. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56526-4>.
- Tan J, Wang C, Xiang B, Han R, Guo Z. Hydrogen peroxide and nitric oxide mediated cold- and dehydration-induced myo-inositol phosphate synthase that confers multiple resistances to abiotic stresses. *Plant Cell Environ.* 2013;36(2):288-99. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02573.x>.
- Teixeira de Sousa AJ. Lutte contre *Rosellinia necatrix* (Hartig) Berlese, agent du «pourridié laineux»: Sensibilité de quelques espèces végétales et lutte chimique. *Eur J For Pathol.* 1985;15:323-32. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.1985.tb01107.x>.
- Thorp TG, Sedgley M. Architectural analysis of tree form in a range of avocado cultivars. *Sci. Hort.* 1993;53:85-98.
- Tombul M, Akyürek Z, Sorman U. Determinations of soil hydraulic properties using pedotransfer functions in a semi-arid basin, Turkey. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 2004;8:1200-1209. <https://doi.org/10.5194/hess-8-1200-2004>.
- Tsutsui T, Kato W, Asada Y. DEAR1, a transcriptional repressor of DREB protein that mediates plant defense and freezing stress responses in *Arabidopsis*. *J Plant Res.* 2009;122(6):633-43. <https://10.1007/s10265-009-0252-6>.

- Tugizimana F, Mhlongo MI, Piater LA, Dubery IA. Metabolomics in Plant Priming Research: The Way Forward? *Int. J. Mol. Sci.* 2018; 19, 1759. Doi: <https://doi.org/doi:10.3390/ijms19061759>.
- Turner NC. Turgor maintenance by osmotic adjustment: 40 years of progress. *J Exp Bot.* 2018;69(13):3223-3233. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery181>.
- Udawat P, Jha RK, Sinha D, Mishra A, Jha B. Overexpression of a Cytosolic Abiotic Stress Responsive Universal Stress Protein (SbUSP) Mitigates Salt and Osmotic Stress in Transgenic Tobacco Plants. *Front Plant Sci.* 2016;7:518. <https://10.3389/fpls.2016.00518>.
- Uddling J, Gelang-Alfredsson J, Piikki K, Pleijel H. Evaluating the relationship between leaf chlorophyll concentration and SPAD-502 chlorophyll meter readings. *Photosynth. Res.* 2007;91,37-46. <https://doi.org/10.1007/s11120-006-9077-5>.
- Untergasser A, Cutcutache I, Koressaar T, Ye J, Faircloth BC, Remm M et al. Primer3--new capabilities and interfaces. *Nucleic Acids Res.* 2012;40(15):e115. <https://10.1093/nar/gks596>.
- Van den Berg N, Hartley J, Engelbrecht J, Mufamadi Z, Mavuso Z, van Rooyen Z. First report of white root rot caused by *Rosellinia necatrix* on *Persea americana* in South Africa. *Plant Disease.* 2018b;102(9),1850. <https://doi.org/10.1094/PDIS-10.17-1637>.
- Van den Berg N, Mahomed W, Olivier NA, Swart V, Crampton BG. Transcriptome analysis of an incompatible *Persea americana-Phytophthora cinnamomi* interaction reveals the involvement of SA- and JA-pathways in a successful defense response. *PLoS ONE* 2018a;13(10):e0205705. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205705>.
- Vilagrosa A, Chirino E, Peguero-Pina J, Barigah T, Cochard H, Gil-Pelegrín E. Xylem Cavitation and Embolism in Plants Living in Water-Limited Ecosystems. In: Aroca R. (eds) *Plant Responses to Drought Stress*. Springer, Berlin, Heidelberg. 2012. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_3.
- Vincent C, Schaffer B, Rowland D. Water-deficit priming of papaya reduces high-light stress through oxidation avoidance rather than antioxidant activity. *Environ Exp Bot.* 2018;156:106-119. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.04.016>.

- Vinson CC, Mota APZ, Porto BN, Oliveira TN, Sampaio I, Lacerda AL, Danchin EGJ, Guimaraes PM, Williams TCR, Brasileiro ACM. Characterization of raffinose metabolism genes uncovers a wild *Arachis* galactinol synthase conferring tolerance to abiotic stresses. *Sci Rep.* 2020;10(1):15258. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72191-4>.
- Von Caemmerer S, Farquhar GD. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta.* 1981;153(4):376-87. <https://doi.org/10.1007/BF00384257>.
- Walia H, Wilson C, Condamine P, Liu X, Ismail AM, Zeng L et al. Comparative transcriptional profiling of two contrasting rice genotypes under salinity stress during the vegetative growth stage. *Plant Physiol.* 2005;139(2):822-35. <https://10.1104/pp.105.065961>.
- Walter J, Nagy LE, Hein R, Rascher U, Beierkuhnlein C, Willner E, Jentsch A. Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses. *Environ. Exp. Bot.* 2011;71,1:34-40. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.020>
- Wang H, Wang H, Shao H, Tang X. Recent Advances in Utilizing Transcription Factors to Improve Plant Abiotic Stress Tolerance by Transgenic Technology. *Front Plant Sci.* 2016;7:67. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00067>.
- Wang N, Xiao B, Xiong L. Identification of a cluster of PR4-like genes involved in stress responses in rice. *J Plant Physiol.* 2011;168(18):2212-24. <https://10.1016/j.jplph.2011.07.013>.
- Wang X, Basnayake BM, Zhang H, Li G, Li W, Virk N et al. The Arabidopsis ATAF1, a NAC transcription factor, is a negative regulator of defense responses against necrotrophic fungal and bacterial pathogens. *Mol Plant Microbe Interact.* 2009;22(10):1227-38. <https://10.1094/MPMI-22-10-1227>.
- Wang X, Vignjevic M, Juang D, Jacobsen S, Wollenweber B. Improved tolerance to drought stress after anthesis due to priming before anthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) var. Vinjett. *J Exp Bot.* 2014; 65(22):6441-56. <https://10.1093/jxb/eru362>.

- Wang, H, Wang, Z., Zhang, M, Jia B, Heng W, Ye Z, Zhu L, Xu X. Transcriptome sequencing analysis of two different genotypes of Asian pear reveals potential drought stress genes. *Tree Genet. Genomes*. 2018;14,40. <https://doi.org/10.1007/s11295-018-1249-x>.
- Wardlaw IF. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist*. 1990;116: 341-381.
- Warnes GR, Bolker B, Bonebakker L, Gentleman R, Liaw WHA, Lumley T, et al. gplots: Various R programming tools for plotting data. R package version 3.0.1. 2016. Accessed Apr 2018.
- Whiley AW, Chapman KR, Saranah JB. Water loss by floral structures of avocado (*Persea americana* Mill.) cv 'Fuerte' during flowering. *Australian Journal of Agriculture Research*. 1988;39,457-467.
- Whiley AW, Giblin F, Pegg K, Whiley D. Preliminary results from avocado rootstock research in Australia. *Proceedings VI World Avocado Congress (Actas VI Congreso Mundial del Aguacate) 2007 Viña Del Mar, Chile*. 12-16 Nov. 2007. ISBN No 978-956-17-0413-8.
- Whiley AW. CO₂ assimilation of developing fruiting shoots of cv. 'Hass' avocado a preliminary report. *South African Avocado Growers' Association Yearbook*. 1990;13:28-30.
- Whiley AW. Ecophysiological studies and tree manipulation for maximisation of yield potential in avocado (*Persea americana* Mill.) PhD thesis, University of Natal, Pietermaritzburg, South Africa. 1994;74.
- Willingham SL, Pegg KC, Cooke AW, Coates LM, Langdon PWB, Dean, JR. Rootstock influences postharvest anthracnose development in 'Hass' avocado. *Aust J Agric Res*. 2001;52(10):1017-1022.
- Witney G, Martin G. Taking the California avocado breeding program into the next century. *Proceedings of the World Avocado Congress III*. October 22-27, 1995. Tel Aviv, Israel. 1995;114-118.

- Wolstenholme BN, Whiley AW. Ecophysiology of the avocado (*Persea americana* Mill.) tree as a basis for pre-harvest management. *Revista Chapingo Serie Horticultura*. 1999; Núm. Especial V, 77-88.
- Wolstenholme BN. Energy costs of fruiting as a yield-limiting factor with special reference to avocado. *Acta Hortic*. 1986;175:121-126.
- World Avocado Organization (WAO) <https://avocadofruitoflife.com/retail>. 2019. Accessed 19 Jun 2019.
- Wu J, Kim SG, Kang KY, Kim JG, Park SR, Gupta R. Overexpression of a Pathogenesis-Related Protein 10 Enhances Biotic and Abiotic Stress Tolerance in Rice. *Plant Pathol J*. 2016;32(6):552-562. <https://10.5423/PPJ.OA.06.2016.0141>.
- Wu Y, Deng Z, Lai J, Zhang Y, Yang C, Yin B, Zhao Q, Zhang L, Li Y, Yang C, Xie Q. Dual function of Arabidopsis ATAF1 in abiotic and biotic stress responses. *Cell Res*. 2009;19(11):1279-90. <https://doi.org/10.1038/cr.2009.108>.
- Wysoki M, Van den Berg M, Ish-Am G, Gazit S, Peña JE, Waite G. Pests and Pollinators of Avocado. In: Peña JE, Sharp JL, Wysoki M, editores. *Tropical Fruit Pests and Pollinators: Biology, Economic Importance, Natural Enemies and Control*. Wallingford: cab International. 2002;223-293.
- Xia Y, Suzuki H, Borevitz J, Blount J, Guo Z, Patel K et al. An extracellular aspartic protease functions in Arabidopsis disease resistance signaling. *EMBO J*. 2004;23(4):980-8. <https://10.1038/sj.emboj.7600086>.
- Xiao JP, Zhang LL, Zhang HQ, Miao LX. Identification of Genes Involved in the Responses of Tangor (*C. reticulata* x *C. sinensis*) to Drought Stress. *Biomed Res Int*. 2017;8068725. <https://10.1155/2017/8068725>.
- Xie Q, Frugis G, Colgan D, Chua NH. Arabidopsis NAC1 transduces auxin signal downstream of TIR1 to promote lateral root development. *Genes Dev*. 2000;14(23):3024-36. <https://10.1101/gad.852200>.
- Xing Q, Liao J, Cao S, Li M, Lv T, Qi H. CmLOX10 positively regulates drought tolerance through jasmonic acid -mediated stomatal closure in oriental melon (*Cucumis melo* var.

- makuwa Makino). *Sci Rep.* 2020;10(1):17452. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-74550-7>.
- Xing Q, Zhang X, Li Y Shao Q, Cao S, Wang F, Qi H. The lipoxygenase CmLOX13 from oriental melon enhanced severe drought tolerance via regulating ABA accumulation and stomatal closure in *Arabidopsis*. *Environ Exp Bot.* 2019;167,103815. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103815>.
- Xu Y, Bingru H. Comparative transcriptomic analysis reveals common molecular factors responsive to heat and drought stress in *Agrostis stolonifera*. *Sci Rep.* 2018;8,15181. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33597-3>.
- Xu Z, Zhou G, Shimizu H. Plant responses to drought and rewatering, *Plant Signal Behav.* 2010;5(6):649-54. <https://10.4161/psb.5.6.11398>.
- Xu ZY, Kim SY, Hyeon do Y, Kim DH, Dong T, Park Y, Jin JB, Joo SH, Kim SK, Hong JC, Hwang D, Hwang I. The *Arabidopsis* NAC transcription factor ANAC096 cooperates with bZIP-type transcription factors in dehydration and osmotic stress responses. *Plant Cell.* 2013;25(11):4708-24. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.119099>.
- Yang J, Duan G, Li C, Liu L, Han G, Zhang Y, Wang C. The Crosstalks Between Jasmonic Acid and Other Plant Hormone Signaling Highlight the Involvement of Jasmonic Acid as a Core Component in Plant Response to Biotic and Abiotic Stresses. *Frontiers in plant science.* 2019;10,1349. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01349>.
- Yang X, Kim MY, Ha J, Lee SH. Overexpression of the Soybean NAC Gene GmNAC109 Increases Lateral Root Formation and Abiotic Stress Tolerance in Transgenic *Arabidopsis* Plants. *Front Plant Sci.* 2019;10:1036. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01036>.
- Ye G, Ma Y, Feng Z, Zhang X. Transcriptomic analysis of drought stress responses of sea buckthorn (*Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis*) by RNA-Seq. *PloS one.* 2018;13(8),e0202213. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202213>.
- Yin M, Wang Y, Zhang L, Li J, Quan W, Yang L, Wang Q, Chan Z. The *Arabidopsis* Cys2/His2 zinc finger transcription factor ZAT18 is a positive regulator of plant tolerance to drought stress. *J Exp Bot.* 2017;68(11):2991-3005 <https://doi.org/10.1093/jxb/erx157>.

- Yu YT, Wu Z, Lu K, Bi C, Liang S, Wang XF, Zhang DP. Overexpression of the MYB37 transcription factor enhances abscisic acid sensitivity and improves both drought tolerance and seed productivity in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol*. 2016;90(3):267-79. <https://doi.org/10.1007/s11103-015-0411-1>.
- Zenda T, Liu S, Wang X, Liu G, Jin H, Dong A, Yang Y, Duan H. Key Maize Drought-Responsive Genes and Pathways Revealed by Comparative Transcriptome and Physiological Analyses of Contrasting Inbred Lines. *Int J Mol Sci*. 2019;20(6):1268. <https://doi.org/10.3390/ijms20061268>.
- Zeng L, Deng R, Guo Z, Yang S, Deng X. Genome-wide identification and characterization of Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase genes family in wheat (*Triticum aestivum*). *BMC Genomics*. 2016;17:240. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-2527-3>.
- Zentmyer GA. *Phytophthora cinnamomi* and the Diseases It Causes. St Paul, MN: The American Phytopathological Society. 1980.
- Zentmyer GA. The origin of root rot resistant rootstocks. *California Avocado Society Yearbook*. 1978;62:87-89.
- Zhai H, Wang F, Si Z, Huo J, Xing L, An Y, He S, Liu Q. A myo-inositol-1-phosphate synthase gene, IbMIPS1, enhances salt and drought tolerance and stem nematode resistance in transgenic sweet potato. *Plant Biotechnol J*. 2016;14(2):592-602. <https://doi.org/10.1111/pbi.12402.7>.
- Zhang JY, Qu SC, Qiao YS, Zhang Z, Guo ZR. Overexpression of the *Malus hupehensis* MhNPR1 gene increased tolerance to salt and osmotic stress in transgenic tobacco. *Mol Biol Rep*. 2014;41(3):1553-61. <https://10.1007/s11033-013-3001-9>.
- Zhang L, Wu M, Teng Y, Jia S, Yu D, Wei T, Chen C, Song W. Overexpression of the Glutathione Peroxidase 5 (RcGPX5) Gene From *Rhodiola crenulata* Increases Drought Tolerance in *Salvia miltiorrhiza*. *Front Plant Sci*. 2019;9:1950. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01950>.
- Zhang L, Zhao HK, Dong QL, Zhang YY, Wang YM, Li HY, Xing GJ, Li QY, Dong YS. Genome-wide analysis and expression profiling under heat and drought treatments of

HSP70 gene family in soybean (*Glycine max* L.). *Front Plant Sci.* 2015;6:773. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00773>.

Zhang X, Lei L, Lai J, Zhao H, Song W. Effects of drought stress and water recovery on physiological responses and gene expression in maize seedlings. *BMC Plant Biol.* 2018;18(1):68. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1281-x>.

Zhang X, Lei L, Lai J, Zhao H, Song W. Effects of drought stress and water recovery on physiological responses and gene expression in maize seedlings. *BMC Plant Biol.* 2018;18(1):68. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1281-x>.

Zhang X, Liu S, Takano T. Two cysteine proteinase inhibitors from *Arabidopsis thaliana*, AtCYSa and AtCYSb, increasing the salt, drought, oxidation and cold tolerance. *Plant Mol Biol.* 2008;68(1-2):131-43. <https://doi.org/10.1007/s11103-008-9357-x>.

Zhang Z, Cao B, Li N, Chen Z, Xu K. Comparative transcriptome analysis of the regulation of ABA signalling genes in different rootstock grafted tomato seedlings under drought stress. *Environ Exp Bot.* 2019;166,103814. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103814>.

Zhuo C, Wang T, Lu S, Zhao Y, Li X, Guo Z. A cold responsive galactinol synthase gene from *Medicago falcata* (MfGolS1) is induced by myo-inositol and confers multiple tolerances to abiotic stresses. *Physiol Plant.* 2013;149(1):67-78. <https://doi.org/10.1111/ppl.12019>.

Zumaquero A, Kanematsu S, Nakayashiki H, Matas A, Martínez-Ferri E, Barceló-Muñoz A, Pliego-Alfaro F, López-Herrera C, Cazorla FM, Pliego C. Transcriptome analysis of the fungal pathogen *Rosellinia necatrix* during infection of a susceptible avocado rootstock identifies potential mechanisms of pathogenesis. *BMC Genomics.* 2019;20,1016. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-6387-5>.

Zumaquero A, Martínez-Ferri E, Matas AJ, Reeksting B, Olivier NA, Pliego-Alfaro F, Barceló-Muñoz A, van den Berg N, Pliego C. *Rosellinia necatrix* infection induces differential gene expression between tolerant and susceptible avocado rootstocks. *PLoS ONE.* 2019;14(2):e0212359. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212359>.

Curriculum vitae

Esta Tesis Doctoral ha sido realizada en el IFAPA Málaga, y dirigida por las Dras. Elsa Martínez Ferri y Clara Pliego Prieto pertenecientes a las Áreas Temáticas de Agricultura y Medioambiente y Genómica y Biotecnología, respectivamente.

Este trabajo ha sido posible gracias a la financiación recibida del MINECO bajo el título “Ayudas para la promoción de empleo Joven e Implantación del Sistema de Garantía Juvenil en I +D+ I”, desde junio de 2016 hasta mayo de 2018, así como a los proyectos AVA201601.14 y AVA2019.008 que financiaron contratos desde junio de 2018 hasta diciembre de 2018 y desde septiembre de 2019 hasta agosto de 2021, respectivamente.

Todo el trabajo desarrollado en este periodo ha derivado en las siguientes publicaciones científicas:

Artículos ISI:

- **Moreno-Ortega G**, Zumaquero A, Matas A, Olivier NA, van den Berg N, Palomo-Ríos E, Martínez-Ferri E, Pliego C. Physiological and molecular responses of ‘Dusa’ avocado rootstock to water stress: insights for drought adaptation. *Plants* 2021, 10:2077. <https://doi.org/10.3390/plants10102077>.
- Martínez-Ferri E, **Moreno-Ortega G**, van den Berg N, Pliego C. Mild water stress-induced priming enhance tolerance to *Rosellinia necatrix* in susceptible avocado rootstocks. *BMC Plant Biol.* 2019, 19:458. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-2016-3>.
- **Moreno-Ortega G**, Pliego C, Sarmiento D, Barceló A, Martínez-Ferri E. Yield and fruit quality of avocado trees under different regimes of water supply in the subtropical coast of Spain. *Agric Water Manag.* 2019, 221:192-201. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2019.05.001>.

Publicaciones Divulgativas:

- Martínez-Ferri E, **Moreno-Ortega G**, Sarmiento D, Pliego C. Riego y productividad del aguacate en la costa subtropical andaluza. *Fruticultura*. 2020, 74:6-17.
- **Moreno-Ortega G**, Pliego-Prieto MC, Sarmiento D, Martínez-Ferri E. Efecto de Distintas Dotaciones de Riego en el Cultivo del Aguacate (Campaña 2016/2017). Consejería de Agricultura, Pesca y Desarrollo Rural, Instituto de Investigación y Formación Agraria y Pesquera, 2017. 1-27 p. Formato digital. (Agricultura y Medioambiente) 16/10/2017.

Participación y comunicaciones a Congresos:

- **Moreno-Ortega G**, Zumaquero A, Matas A, Olivier NA, van den Berg N, Pliego-Alfaro F, Martínez-Ferri E, Pliego C. Physiological and molecular responses of ‘Dusa’ avocado rootstock to water stress. Póster. XXIV Reunión de la Sociedad Española de Biología de Plantas. XVII Congreso Hispano-Luso de Biología de Plantas. XXIV 2nd PhD Meeting in Plant Science. Vigo, España. 07/2021.
- **Moreno-Ortega G**, Pliego C, Sarmiento D, Martínez-Ferri E. Rendimiento y calidad del fruto de aguacate bajo diferentes dotaciones hídricas en la costa subtropical de España. Póster. 1^{er} Congreso de Jóvenes Investigadores en Ciencias Agroalimentarias. Almería, España. 12/2018.
- **Moreno-Ortega G**, Zumaquero A, Martínez-Ferri E, Pliego C. Evaluación de la inducción de genes de defensa, mediante ‘priming’ con estrés hídrico en portainjertos de aguacate. Comunicación oral. XIX Congreso de la Sociedad Española de Fitopatología 2018. Libro de Abstracts del XIX Congreso de la Sociedad Española de

Fitopatología.

<http://www.congresosef2018.es/librodeabstractsdelxixcongresodelasociadespaolade fitopatologia/>. Toledo, España. 10/2018.

- **Moreno-Ortega G**, Zumaquero A, Pliego C, Martínez-Ferri E. Efecto de distintos niveles de desecación del suelo en la fisiología de portainjertos de aguacate y su capacidad de recuperación. Comunicación oral. XIV Simposium Hispano-Portugués de relaciones hídricas en las plantas 2018. Madrid, España. 10/2018.
- **Moreno-Ortega G**, Zumaquero A, Pliego C, Martínez-Ferri E. Evaluación de la respuesta fisiológica frente a distintos niveles de estrés hídrico en portainjertos de aguacate susceptibles a *R. necatrix*. Comunicación oral. XXXVI Congreso Nacional de Riegos (AERYD). Libro de Actas del congreso, p.207-209. Colegio Oficial de Ingenieros Agrónomos de Centro y Canarias. DOI <http://dx.doi.org/10.25028/CNRiegos.2018>. Valladolid, España. 06/2018.
- **Moreno-Ortega G**, Pliego C, Sarmiento D, Martínez-Ferri E. Resultados preliminares sobre el efecto de distintas dotaciones de riego en el cultivo de aguacate. Póster. XXXV Congreso Nacional de Riegos (AERYD). Libro de Actas del congreso, p.207-209. Colegio Oficial de Ingenieros Agrónomos de Centro y Canarias. <http://dx.doi.org/10.25028/CNRiegos.2017>. Tarragona, España. 06/2017.