



ANÁLISIS DEL CRECIMIENTO DE *Carica papaya* L. BAJO INFECCIÓN POR PRSV-P †

[ANALYSIS OF *Carica papaya* L. GROWTH UNDER PRSV-P INFECTION]

M. Castelán-Estrada¹, J. A. Villanueva-Jiménez^{2*}, F. Osorio-Acosta²
and T. Medina-Sánchez³

¹Colegio de Postgraduados, Campus Tabasco. Apartado Postal 24, C.P. 86570
Cárdenas, Tabasco, México. Tel. 937 372 4099 ext. 5051. E-mail:

mcastelan@colpos.mx

²Colegio de Postgraduados, Campus Veracruz. Carretera Fed. Xalapa-Veracruz, km
88.5, C.P. 91690. Mpio. Manlio F. Altamirano, Veracruz, México. E-mail:

javj@colpos.mx, fosorio@colpos.mx

³Asesor Agropecuario. Independencia 916, Colonia Centro C.P. 95100, Tierra
Blanca, Veracruz. México. E-mail: tomms5@hotmail.com

*Corresponding author

SUMMARY

Background. Papaya (*Carica papaya* L.) is cultivated in tropical and subtropical regions of the world for its nutritious and healthy fruits intended mainly for fresh consumption. Mexico was the world's leading papaya exporter in 2020 with 167,500 t. *C. papaya* is attacked by several viral diseases, the ring spot virus (PRSV-P) is the one that causes the most damage to the crop and the greatest production losses. **Objective.** To establish the phenology of a *Carica papaya* L. 'Maradol Roja' population infected with PRSV-P, to quantify its growth, and to relate its phenological steps with the accumulated degree days (DD). **Methodology.** The emissions of leaves, flower buds, flowers and fruits, apparent height of the plant, stem diameter and biomass were evaluated, based on the DD accumulated during the growth cycle. **Results.** The growth cycle is divided into nine phenological stages, where the leaf or flower bud formation requires \approx 18 DD. In plants, the number of leaves is approximately equal to the number of flower buds. However, the number of ripe fruits is variable due to the adverse conditions that can occur throughout the growth period. To some extent, the roots typically present two growth peaks, although the available moisture in the soil could change this pattern. The apparent height of the plant and the stem diameter present a double sigmoid growth curve, with a maximum apparent height of 180 cm, and a diameter at the base of 11 cm. **Implications.** The infection by PRSV-P reduced the productivity and commercial quality of the fruits. **Conclusions.** PRSV-P infection reduced apparent height, stem diameter, number of leaves, flowers, and fruits, decrease in biomass gain, and shortened life cycle of plants.

Key words: biomass; degree-days; fruits; plant development; red Maradol.

RESUMEN

Antecedentes. El papayo (*Carica papaya* L.) se cultiva en las regiones tropicales y subtropicales del mundo por sus frutos nutritivos destinados principalmente al consumo en fresco. México fue el primer exportador mundial de papaya en 2020, con 167,500 t. *C. papaya* es atacada por varias enfermedades virales; la mancha anular (PRSV-P) es la que más daño causa al cultivo y mayores pérdidas de producción. **Objetivo.** Establecer la fenología de una población de *C. papaya* 'Maradol Roja' infectada por el PRSV-P, cuantificar su crecimiento y relacionar sus etapas fenológicas con los grados día desarrollo (GDD) acumulados. **Metodología.** Se evaluó las emisiones de hojas, botones florales, flores y frutos, altura aparente de planta, diámetro de tallo y biomasa, en función de los GDD acumulados durante el ciclo de crecimiento. **Resultados.** El ciclo de crecimiento se divide en nueve etapas fenológicas, donde la formación de una hoja o de un botón floral requiere \approx 18 GDD. En las plantas, el número de hojas es aproximadamente igual al número de botones florales. Sin embargo, el número de frutos maduros es variable debido a las condiciones adversas que pueden presentarse durante el periodo de crecimiento. Las raíces presentan típicamente dos etapas de crecimiento, aunque la humedad disponible en el suelo podría cambiar este patrón. La altura aparente de la planta y el diámetro del

† Submitted August 24, 2023 – Accepted March 14, 2024. <http://doi.org/10.56369/tsaes.5125>



Copyright © the authors. Work licensed under a CC-BY 4.0 License. <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

ISSN: 1870-0462.

ORCID = M. Castelán-Estrada: <http://orcid.org/0000-0001-5663-4051>; J. A. Villanueva-Jiménez: <http://orcid.org/0000-0003-0668-3466>; F. Osorio-Acosta: <http://orcid.org/0000-0003-1716-7539>

tallo presentan una curva de crecimiento doble sigmoide, con una altura aparente máxima de 180 cm y un diámetro a la base de 11 cm. **Implicaciones.** La infección viral por PRSV-P redujo la productividad y demeritó la calidad comercial de los frutos. **Conclusiones.** La infección por el PRSV-P redujo la altura aparente, el diámetro de tallo, el número de hojas, flores y frutos, disminuyó la ganancia de biomasa y acortó el ciclo de vida de las plantas.

Palabras clave: biomasa, desarrollo vegetal, frutos, grados-día-desarrollo, Maradol roja.

INTRODUCCIÓN

Carica papaya L. es una especie vegetal cultivada en varias regiones tropicales y subtropicales del mundo; la fruta de papaya es destinada al consumo en fresco, tanto por su valor nutritivo, como por otros productos de uso industrial (Hamim *et al.*, 2018). El fruto es producido en más de 60 países, lo que genera un comercio internacional cuantioso, en el que participan cerca de 40 naciones exportadoras y más de 100 importadoras. Desde hace varias décadas México ha sido un productor importante de papaya en el contexto mundial; en el año 2020 produjo 1,117,437 t, de las cuales exportó 167,500, seguido por Guatemala con 55,204 t y Brasil con 43,708 t (FAOSTAT, 2022).

El virus de la mancha anular del papayo (papaya ring spot virus o PRSV-P [Potyviridae]) es el de mayor distribución en el mundo, el que más daño causa y el más difícil de controlar, ya que puede ocasionar la pérdida total de la cosecha (Chávez-Calvillo *et al.*, 2016). En México, la mancha anular del papayo también es la virosis más común y la que más pérdidas causa a los productores (An *et al.*, 2022). Su sintomatología presenta variaciones interanuales, dependiendo de las condiciones climáticas y de la edad en que infecta al cultivo (García-Viera *et al.*, 2018). Se ha reportado que el PRSV-P afecta el desarrollo de la planta al acortar la duración del ciclo de cultivo y reducir su productividad. Si ataca en una fase temprana, el virus retarda el crecimiento, debilita las plantas y disminuye la calidad comercial de la cosecha (Velásquez *et al.*, 2018); incluso, si llegan a formarse frutos, estos tienen un bajo contenido de azúcares (Santos Martins *et al.*, 2016). El aumento poblacional de áfidos alados vectores, así como las lluvias que ayudan al crecimiento de la maleza como reservorio del virus en invierno, favorecen el desarrollo de esta enfermedad en las plantaciones de papayo (Villanueva-Jiménez *et al.*, 2019).

Por otro lado, el crecimiento de los cultivos puede estimarse a través de variables como la altura, diámetro del tallo, área foliar, emisión de flores y frutos; de manera más precisa, los incrementos de biomasa se cuantifican en diferentes etapas del ciclo biológico mediante muestreos de órganos y plantas completas. El crecimiento vegetal está determinado por factores bióticos y abióticos que pueden resultar desfavorables y causar una disminución o pérdida total de la cosecha

(Voloudakis *et al.*, 2022). Para hacer comparaciones válidas entre variables del crecimiento en diferentes localidades y años es conveniente relacionar el crecimiento con los Grados Día Desarrollo (GDD) acumulados durante el ciclo biológico en una localidad dada (Castelán-Estrada *et al.*, 2002).

De manera general, un GDD es igual a un grado arriba de la temperatura umbral inferior de desarrollo de un organismo, ocurrido en 24 h. Las etapas fenológicas básicas del desarrollo vegetal comprenden una fase vegetativa (formación de la estructura y reservas) y una fase reproductiva (floración y fructificación), en las que se observan cambios fenotípicos mayores. Sin embargo, en plantas cultivadas esta división es insuficiente, ya que no permite diferenciar etapas intermedias de desarrollo, a las cuales se asocia el manejo del cultivo en condiciones ambientales específicas (Clark *et al.*, 2020). Además, no es conveniente describir el crecimiento vegetal con base en los días transcurridos entre una etapa y otra, ya que el tiempo es una covariable que en sí misma no contempla los factores que determinan el crecimiento (radiación fotosintética, temperaturas, disponibilidad de humedad, absorción de nutrientes, entre otros).

Adicionalmente, las comparaciones entre cultivares desarrollados en diferentes sitios o años no son fisiológicamente válidas. Sin embargo, los GDD permiten hacer comparaciones coherentes entre cultivos, ya que las etapas fenológicas ocurren sólo cuando las plantas han acumulado los GDD requeridos (Almeida *et al.*, 2003). Así, las diferentes etapas fenológicas que se asocian a los GDD calculados en un sitio permiten comparar datos colectados en diferentes condiciones ambientales y diversas localidades. Por lo anterior, el objetivo de este trabajo fue establecer la fenología de una población de *Carica papaya* L. 'Maradol Roja' infectada por el PRSV-P, cuantificar su crecimiento y relacionar sus etapas fenológicas con los GDD acumulados.

MATERIALES Y MÉTODOS

La parcela experimental se localizó en el Colegio de Postgraduados, Campus Veracruz (Lat. 19.194800, Long. -96.341221). Las plántulas de papaya se produjeron en un vivero, en contenedores de polietileno (14 x 12 cm) que contenían un sustrato compuesto de suelo y borregaza [3:1 (v/v)],

esterilizado con vapor caliente (≈ 100 °C) durante 6 h. En cada contenedor se depositaron tres semillas de papaya cv. Maradol roja, a 2 cm de profundidad. A medida que se desarrollaron las plántulas, se eliminaron las dos más débiles para dejar la plántula más vigorosa en cada contenedor. Para evitar la transmisión del PRSV-P en fase de plántula, la infraestructura del vivero se protegió con malla anti-áfidos y se mantuvo bajo sombreado al 50 % de luminosidad. La etapa de plántula en vivero duró 70 días, durante los cuales se proporcionaron riegos diarios y se controló la maleza manualmente.

Previo al trasplante en campo, el terreno se roturó con un barbecho profundo y dos rastreos cruzados. Se trasplantaron dos a tres plántulas por cepa en marco real, a distancias de 2 x 2 m. Al momento del trasplante se dio un riego de saturación y posteriormente se aplicaron riegos por goteo, cada dos o tres días. Para disminuir la transmisión del PRSV-P por sus áfidos vectores en la parcela, se establecieron dos surcos de maíz intercalados por cada ocho líneas de papayo y dos surcos más en los bordos, como parte del manejo integrado del cultivo (Villanueva-Jiménez *et al.*, 2019).

Después del trasplante, la hormiga arriera (*Atta* sp.) se controló con paratión metílico (5 g L^{-1}); la araña roja (*Tetranychus* sp.) con aplicaciones de fembutatín (2.5 ml L^{-1}) y el piojo harinoso (*Paracoccus marginatus*) con carbaril (4 g L^{-1}). Durante la primera floración se eliminaron las plantas con floración masculina (desmache), para dejar 600 plantas hermafroditas establecidas en 2400 m^2 de terreno, considerado como la parcela experimental. Se fertilizó al suelo con la

dosis de 140 N – 120 P – 100 K, fraccionada en cuatro partes, correspondientes a las etapas fenológicas más demandantes del cultivo (Miranda-Ramírez *et al.*, 2018): la primera en el trasplante al fondo de la cepa en el mes de marzo; la segunda en la zona de goteo al momento del desmache 65 días después; la tercera en la floración 32 días después; y la cuarta al inicio del crecimiento del fruto cuatro meses después. Las fuentes fertilizantes fueron sulfato de amonio, fosfato di-amónico, triple 17, urea y superfosfato de calcio triple.

La maleza se controló con dos aplicaciones de glifosato (20 mL L^{-1} de agua). Para controlar la pudrición de la raíz (ocasionada por el complejo *Phytophthora*, *Phytium* y *Rhizoctonia* spp.) se asperjó fosetil-al (4 g L^{-1}) y para la antracnosis en flores y frutos (*Colletotrichum gloesporioides* Penz) se realizaron aplicaciones de benomil (3 g L^{-1}), azoxystrobin (1.5 g L^{-1}) y tryfloxistrobin (0.75 g L^{-1}). Durante la fructificación y cosecha se realizaron seis aplicaciones foliares de boro (Nutri-Boro®, 1 L ha^{-1}) para prevenir deficiencias de este elemento que reducen la calidad del fruto (Ahmed *et al.*, 1992).

Se instaló una estación meteorológica digital (Metos®) a 500 m de distancia de la parcela. Con el registro de la temperatura y la precipitación, se calculó la temperatura media diaria y la precipitación pluvial acumulada mensual (Figura 1). La temperatura media en este periodo fue de 25.1 °C; la precipitación total fue de 1297 mm , concentrada en los meses de junio a septiembre. El estudio tuvo una duración de 402 días; 70 días en vivero y 332 días en campo.

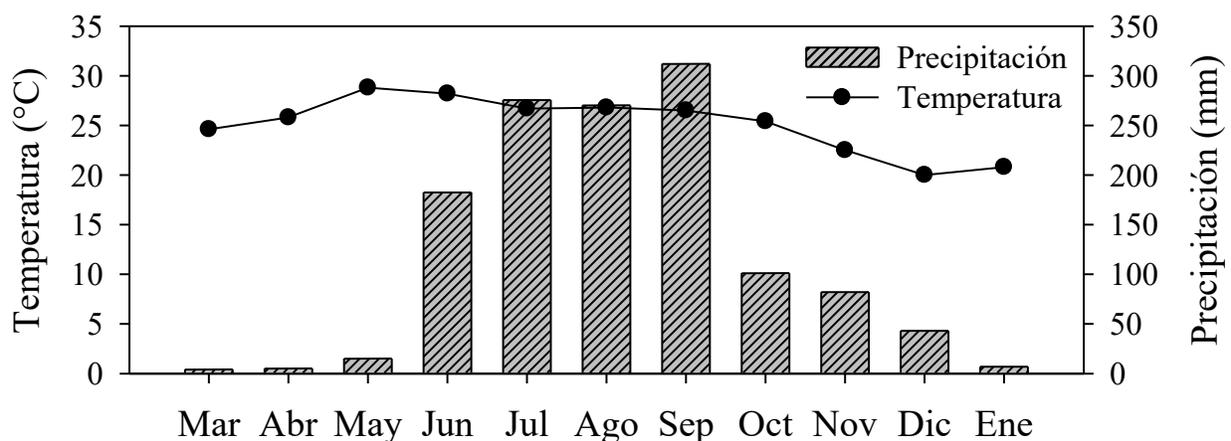


Figura 1. Promedio mensual de precipitación y temperatura en la región central de Veracruz, México, durante un ciclo de crecimiento en campo de *Carica papaya* cv. Maradol Roja.

Los grados día desarrollo (GDD) para papaya se calcularon a partir de una temperatura base (T_b) de 18 °C, reportada por Berilli *et al.* (2007), y de la temperatura media diaria reportada en el periodo experimental, mediante la Ecuación 1 (Elnesr y Alazba, 2016):

$$GDD = MAX \{0, (0.5 (T_x + T_n) - T_b)\} \text{ (Ec. 1)}$$

Donde: $MAX\{0, \dots\}$ es el valor máximo entre el valor cero o el valor resultante de $(0.5(T_x+T_n)-T_b)$, ya que los GDD diarios siempre deben ser valores iguales o superiores a cero; T_x es la temperatura diaria máxima, T_n la temperatura diaria mínima, y T_b la temperatura base de *C. papaya*.

En la parcela se seleccionaron al azar 70 plantas, mediante el uso de una tabla de números aleatorios; en estas plantas se llevó un registro de los incrementos de altura y diámetro, así como observaciones del ritmo de emisión de hojas, flores y frutos, en función de la acumulación de GDD (Tabla 1). La materia seca se cuantificó mediante 20 muestreos destructivos, realizados cada dos semanas desde la etapa de plántula hasta la cosecha, con seis repeticiones por muestreo; para ello se seleccionaron aleatoriamente (mismo procedimiento) y se arrancaron plantas completas de papayo, colectando la mayor cantidad posible de raíces (Tabla 2). Posteriormente, se secaron por separado

cada uno de los órganos vegetales en una estufa de aire forzado a 80 °C y se pesaron en una balanza de precisión (± 0.0002 kg), hasta obtener el peso constante de la muestra. El rendimiento de la cosecha se estimó al final del ciclo de cultivo, mediante el muestreo aleatorio de frutos completos en la parcela.

Al detectarse los primeros síntomas del PRSV-P en la parcela, se utilizó una escala visual (Hernández-Castro *et al.*, 2003) para caracterizar los daños y dar seguimiento a la evolución de los síntomas durante el ciclo de crecimiento en campo (Tabla 3). No se empleó ningún otro método de detección del virus en campo debido a que la sintomatología visual ha sido caracterizada con éxito múltiples veces por el equipo de trabajo (Villanueva-Jiménez, Osorio-Acosta), relacionando los síntomas con ensayos ELISA y técnicas moleculares (Sósol-Reyes *et al.*, 2020; Osorio-Acosta *et al.*, 2016).

A partir de los datos de campo de un ciclo de crecimiento, se calcularon las medias y en cada etapa fenológica del cultivo se hicieron regresiones lineales y cuadráticas con ayuda del software Table Curve DR® v1.11 de Jandel Scientific, entre los GDD acumulados y las variables altura de planta, diámetro del tallo, número de hojas, número de flores, número de frutos e incremento de biomasa.

Tabla 1. Variables observadas del crecimiento de *Carica papaya* cv. Maradol Roja cultivada en campo bajo una infección por PRSV-P.

Variable	Método
Altura aparente	Desde el nivel del suelo a la parte media del dosel de la planta (cinta métrica ± 0.005 m)
Diámetro de tallo	En la base del tallo (vernier milimétrico ± 0.001 m)
Número de hojas	Hojas presentes completamente formadas (conteo directo)
Hojas emitidas	Hojas aparecidas después del conteo previo y número de hojas emitidas en todo el ciclo (conteo directo)
Botones florales	Aparición del primer botón floral, posteriormente número de botones emitidos antes de antesis (conteo directo)
Flores	Flores en antesis (conteo directo)
Frutos	Frutos amarrados por planta: tamaño mínimo 5 cm de largo con abscisión de pétalos (conteo directo)

Tabla 2. Medición de variables en plantas de *Carica papaya* cv. Maradol Roja, cultivada en campo bajo una infección por PRSV-P.

Variable	Método
Altura de planta	De la base de hasta el ápice del tallo (cinta métrica ± 0.005 m)
Diámetro de tallo	En el cuello de la raíz en las plantas extraídas (vernier ± 0.001 m)
Número de hojas	Hojas completamente formadas al momento del muestreo
Peso seco aéreo	Diseción de las plantas en tallo, hojas, flores y frutos; secado en estufa a 80 °C y pesado en balanza de precisión (± 0.0002 kg)
Peso seco de raíz	Separación de la parte aérea; secado en estufa a 80 °C y pesado en balanza de precisión (± 0.0002 kg)

Tabla 3. Escala visual para evaluar cualitativamente el daño causado por la infección de PRSV-P en una plantación de *Carica papaya* cv. Maradol Roja cultivada en campo.

Grado	Síntomas visuales observables*
1	Planta aparentemente sana
2	Mosaico en el haz y reticulado necrótico en el envés de las hojas
3	Deformación tipo ‘mano de chango’ en una a cinco hojas
4	Deformación tipo ‘mano de chango’ en más de cinco hojas, vigor general reducido
5	Planta muy raquítica, deformación general

* Tomado de Hernández-Castro *et al.* (2003).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Etapas fenológicas y ciclo de crecimiento

La temperatura promedio de 25.1 °C registrada durante el ciclo de cultivo no representó un factor limitante para el crecimiento de las plantas, por lo que éstas presentaron un desarrollo normal (Vázquez *et al.*, 2010). El ciclo de crecimiento de la papaya ‘Maradol Roja’ en el sitio de estudio duró 402 días en total; incluyó 70 días en vivero y 332 días de crecimiento en campo después del trasplante (ddt). En la Tabla 4 se presentan las nueve etapas fenológicas definidas en el estudio, así como los GDD en los cuales el cultivo completó cada una de las etapas fenológicas. Durante el periodo de crecimiento, el cultivo acumuló un total de 2403 GDD.

Los síntomas por el PRSV-P empezaron a manifestarse en el cultivo a partir de los 2140 GDD (245 ddt), ya que antes de esta fecha el 100 % de las plantas se mostraban sanas. A partir de este momento y hasta los 2300 GDD (300 ddt), 37 % de las plantas presentaron grado 2 de severidad, mientras que otro 37% mostraron grado de severidad 3 (Figura 2). Es posible que el

aumento de los síntomas del PRSV-P en estas etapas del cultivo obedeciera al incremento poblacional de los áfidos transmisores del virus, los cuales, en varios estudios previos de los autores se han reportado que se presentan en los meses de noviembre a febrero (Villanueva-Jiménez y Peña-Martínez, 1991; Hernández *et al.*, 2015).

Adicionalmente, durante este periodo se presentaron temperaturas ambientales de 21 °C, que favorecen la manifestación de los síntomas de la enfermedad (Mangrauthia *et al.*, 2009; Sósol-Reyes *et al.*, 2020). Los resultados muestran que en las plantas infectadas por el PRSV-P, éste no interfirió con la aparición de las etapas fenológicas; sin embargo, al afectar el proceso de la fotosíntesis, el virus acortó la duración del ciclo del papayo, que en condiciones de cultivo puede ser de nueve meses a un año en la Huasteca, México (Vázquez *et al.*, 2010), similar a lo encontrado en este ensayo (Tabla 4); además, limitó el crecimiento, y disminuyó la producción de biomasa, comparado con las plantas sanas de la propia parcela, lo que coincide con lo reportado en estudios recientes (Vincent *et al.*, 2022).

Tabla 4. Etapas fenológicas en función de los GDD acumulados para *Carica papaya* cv. Maradol Roja, cultivada en campo bajo una infección por PRSV-P.

Etapas	Descripción	GDD acumulados	ddt *
0	Vivero	NA**	NA
1	Trasplante	0	0
2	Diez hojas emitidas	217	33
3	Botón floral (floración)	650	79
4	Amarre de fruto (5 cm de largo)	1091	122
5	Fruto de 14 cm de largo	1457	163
6	Madurez fisiológica (20 cm de largo)	1833	206
7	Inicio de madurez de corte	2032	231
8	50% de frutos con madurez de corte	2253	270
9	Senescencia del cultivo	2400	332

* ddt = días después del trasplante; ** NA = no aplica.

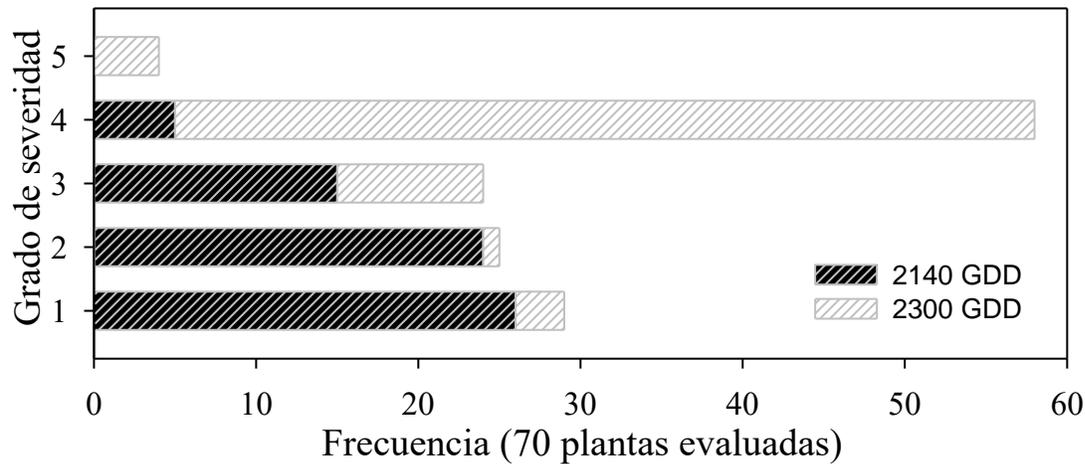


Figura 2. Evolución de síntomas de la infección por PRSV-P en *Carica papaya* cv. Maradol Roja cultivada en campo, a los 2140 GDD (270 ddt) y 2300 GDD (330 ddt) después del trasplante.

Emisión y desarrollo de hojas

Entre los 0 y los 925 GDD (105 ddt), las plantas emitieron aproximadamente 15 hojas, número reducido debido a que las plántulas pasan por un periodo de adaptación después del trasplante, lo que ralentiza su crecimiento en general (Figura 3). Terminada esta fase, las plantas aumentan notablemente el número de hojas, hasta alcanzar un máximo de 34 hojas por planta a los 2128 GDD (245 ddt). Esta cifra se encuentra dentro del rango reportado por Enciso *et al.* (2019). Ellos indican que las plantas de papayo con un desarrollo normal presentan 30 a 40 hojas fotosintéticamente activas al momento de la cosecha. Sin embargo, en este trabajo, el número de hojas por planta disminuyó paulatinamente hacia el final del ciclo (2300 GDD) (Figura 3), debido al avance del daño ocasionado por el PRSV-P. En esta etapa, el 83 % de las plantas en campo presentaron

síntomas severos (grado 4), manifestado como deformación de múltiples hojas con una reducción general del vigor.

El ritmo de aparición de las hojas se estableció mediante la correlación entre el número de hojas y los GDD acumulados; la ecuación resultante ($Y = 0.055 X - 15.376$, $R^2 = 0.9873$) indica que por cada GDD se forman 0.055 de hoja, por lo que para formar una hoja se requirieron aproximadamente 18 GDD. Dado que durante el periodo de crecimiento se acumularon en promedio diario 7.2 GDD, una hoja completa tardó alrededor de 2.5 días para formarse (Figura 4). Estos resultados coinciden con reportes anteriores que indican que la tasa de emisión de hojas en papayo es alrededor de 2.0 a 2.5 hojas nuevas por semana (Allan, 2002; Almeida *et al.*, 2003). Este parámetro requiere determinarse bajo las condiciones ambientales del cultivo en cada región, ya que es de gran utilidad el

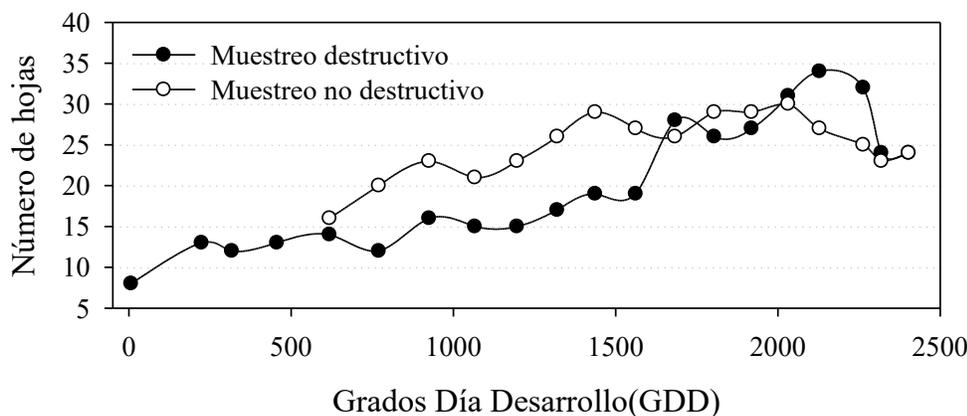


Figura 3. Emisión de hojas en *Carica papaya* cv. Maradol Roja cultivada en campo, bajo una infección por PRSV-P. La evaluación se hizo en muestras con reposición (MND, n = 70) y en muestras sin reposición (MD, n = 6).

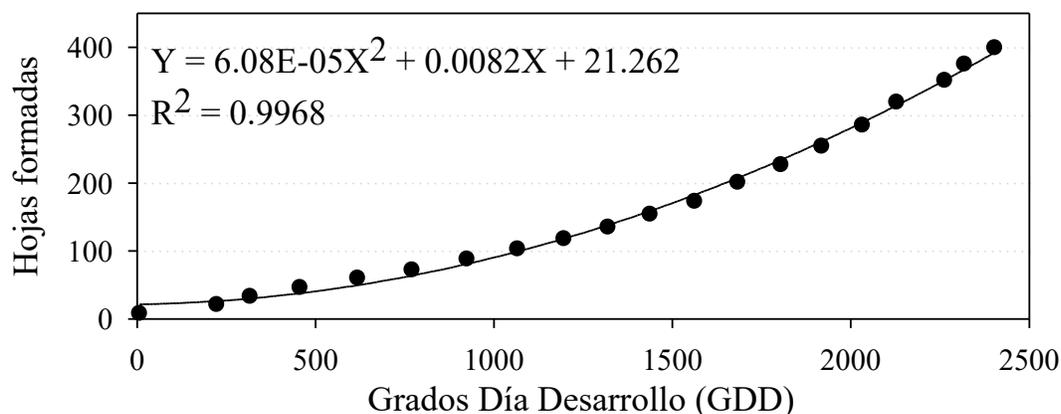


Figura 4. Correlación entre hojas formadas (acumulado) y grados día desarrollo (GDD) durante el periodo de crecimiento en campo de *Carica papaya* cv. Maradol Roja, bajo una infección por PRSV-P.

conocer el ritmo de producción de hojas, que sirvan de base para elaborar modelos de desarrollo de *C. papaya*. La emisión de hojas nuevas garantiza la actividad fotosintética requerida para la formación de flores, frutos y, por consiguiente, la producción de cosecha.

Emisión de botones florales

El paso de la fase vegetativa a la etapa reproductiva se define por la aparición de los primeros botones florales. A partir de los botones florales emitidos se calculó el número total acumulado durante el ciclo de crecimiento; además, se observaron los efectos del PRSV-P sobre la tasa de aparición de los botones florales. Los primeros botones aparecieron a los 650 GDD (79 ddt) y desde entonces se hicieron conteos periódicos para seguir la evolución de esta variable.

La aparición de los botones florales con respecto a los GDD se ajustó a una ecuación lineal con alto coeficiente de determinación. En la Figura 5 A) se aprecia que un botón floral necesita 18.2 GDD para formarse completamente; dicha ecuación es similar a la que describe la emisión de hojas; en este caso, las tasas de aparición de hojas y de botones se relacionan con la acumulación de GDD con altos coeficientes de determinación ($R^2 = 0.9873$ y $R^2 = 0.9888$, respectivamente).

Estos datos representan una referencia de utilidad práctica para la elaboración de un modelo de desarrollo para *C. papaya* cv. Maradol Roja. Además, la curva del número acumulado de botones florales se ajustó a una regresión cuadrática con alto coeficiente de determinación (Figura 5 B). Al relacionar la aparición de los botones florales con la emisión de hojas, se

observa que ambas variables se incrementan en proporción 1:1, ya que, una vez alcanzada la madurez reproductiva, por cada nueva hoja emitida aparece un botón floral en la axila correspondiente, por lo tanto, las correlaciones de esta variable con los GDD presentan curvas de regresión similares.

Emisión de flores

En este trabajo se consideró como ‘flor’ al botón floral en estado de antesis, condición donde se inició el registro de esta variable. El momento donde ocurre la aparición de las flores depende de las características del cultivar, del manejo y de las condiciones ambientales. Allan (2002) reporta la aparición de yemas florales uno a dos meses después del trasplante. En este estudio las primeras flores aparecieron a los 792 GDD (93 ddt) es decir, 15 días después de la emisión de los primeros botones florales (Figura 6).

En los muestreos se observó mayor variación en el ‘número de flores’ que en la variable ‘botones florales’, debido a que suele ocurrir la caída de flores durante el crecimiento, por lo que no todos los botones llegan a constituir flores. A partir de los 1234 GDD (137 ddt), se observa una variación estacional importante; el mayor número de flores por planta ocurrió a los 1833 GDD (8 flores en promedio). Debido a diferentes porcentajes de amarre, se presentó una alta variación entre individuos. Aun cuando el potencial inicial fue similar en todas las plantas, el ‘número de flores’ es afectado por varios factores bióticos y abióticos del ambiente y por la variabilidad genética de la variedad, lo que conduce a obtener un porcentaje de amarre diferente en cada una de las plantas.

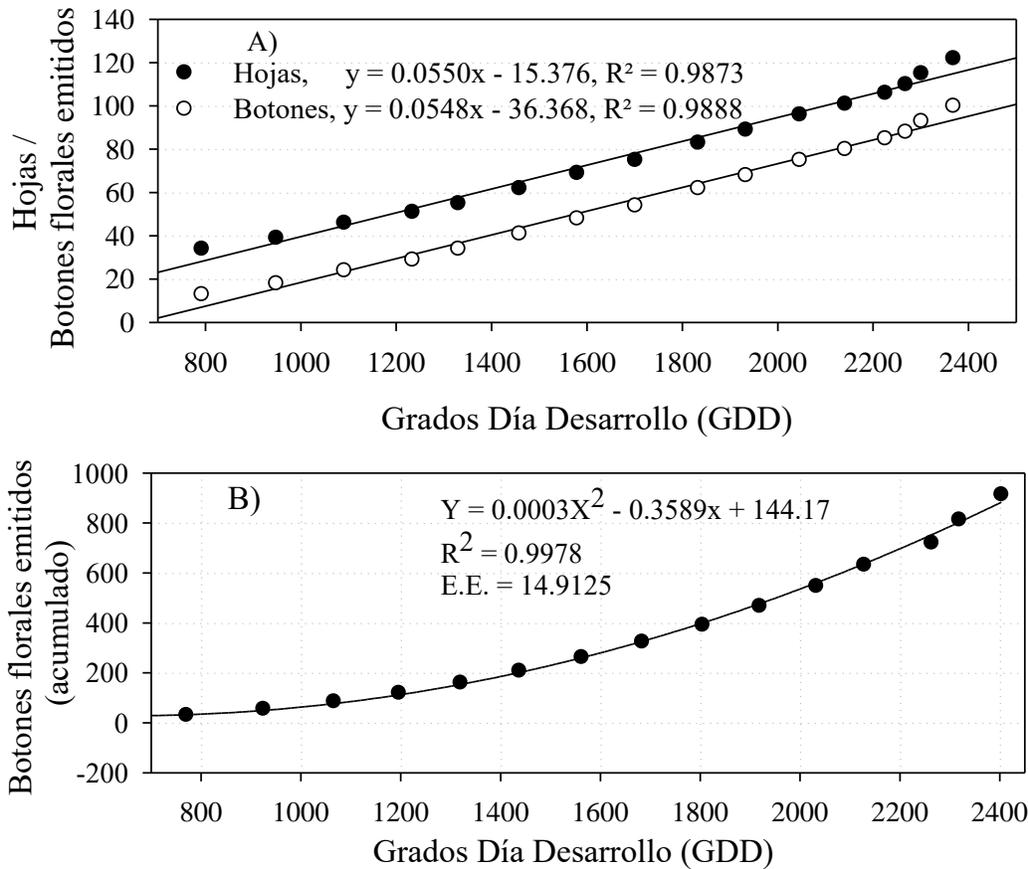


Fig. 5. Emisión de botones florales en *Carica papaya* cv. Maradol Roja cultivada en campo bajo una infección por PRSV-P. **A)** Botones emitidos en cada muestreo ($n = 70$). **B)** correlación entre GDD y número acumulado de botones florales emitidos durante el ciclo de desarrollo.

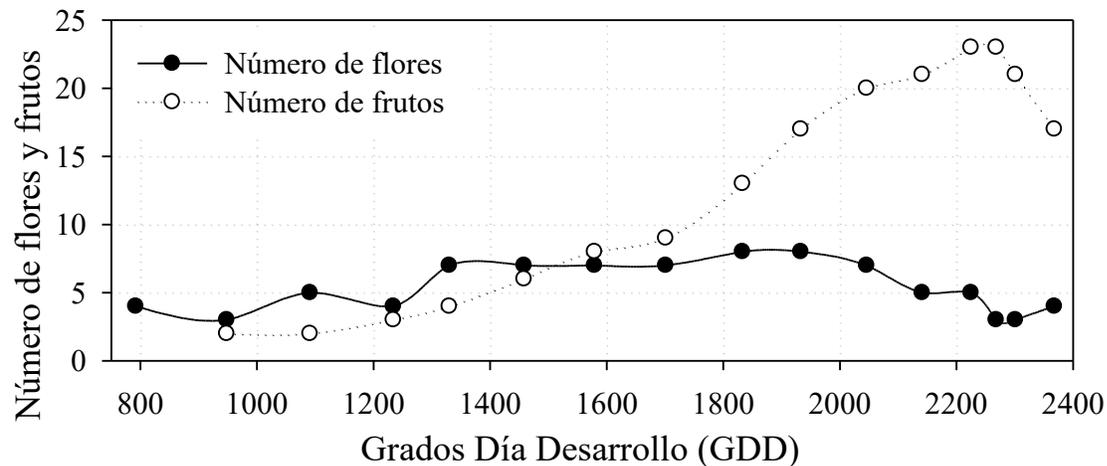


Figura 6. Número de flores y frutos en *Carica papaya* cv. Maradol Roja cultivada en campo bajo una infección por PRSV-P, en función de los GDD acumulados ($n = 70$).

El número de flores presentó alta variación en el periodo de 792 hasta 1234 GDD (≈ 94 a 148 ddt), transición de la etapa vegetativa del cultivo a la

reproductiva, donde normalmente ocurre mayor caída de flores, debido a la mayor demanda de recursos para el llenado de fruto (Figura 6). A partir de los 1330

GDD (149 ddt) se observó un aumento en el número de flores; el número máximo se alcanzó a partir de los 1833 GDD (212 ddt), el cual obedece al incremento en altura y número de hojas emitidas por la planta (Figura 3). Después del pico máximo en el número de flores, hacia los 2046 GDD (233 ddt) se observa una disminución acentuada, resultado tanto de la abscisión, como de las flores que se convirtieron en frutos (es en este periodo donde ocurrió el mayor amarre de frutos). La mayor caída floral se observó alrededor de 2275 GDD (277 ddt), ya que en ese periodo la mayoría de las plantas presentaron grado 4 de severidad del PRSV-P (Figura 2).

Formación de frutos

Los frutos presentaron una curva con dos fases de formación claramente definidas (Figura 6); la primera es de incremento, entre los 1234 y 2267 GDD (137 a 275 ddt), donde las plantas formaron frutos de manera continua debido a condiciones favorables ambientales e iniciales de sanidad; los primeros frutos se formaron a partir de los 1234 GDD (137 ddt) mientras que los síntomas de infección por PRSV-P ocurrieron hasta los 2140 GDD (245 ddt); el máximo número de frutos por planta fue de 23, ocurrido a los 2225 GDD (261 ddt). Este aumento obedece a la aparición constante de flores durante el periodo de crecimiento.

La segunda fase fue de declinación y se presentó a partir de los 2300 GDD (294 ddt), debido principalmente al efecto del PRSV-P, el cual se asocia con la sintomatología visual. En este periodo ocurrió la deformación de más de 5 hojas (severidad 4 de PRSV-

P), por lo que se redujo el vigor general, lo que dio en consecuencia un menor crecimiento y la caída de algunos frutos. A partir de este punto, las plantas no ganaron más altura ni formaron nuevas hojas, condiciones necesarias para la formación y crecimiento de los frutos.

Además, la severidad del PRSV-P provocó reducción del área fotosintética y menor producción de biomasa, tal y como lo reportan Hernández *et al.* (2015) y Hernández-Castro *et al.* (2004). Las plantas infectadas en campo produjeron frutos de menor calidad, comparados con los frutos de las plantas sanas. La baja calidad consistió en frutos más pequeños, poco dulces, mesocarpio sin desarrollo de color y manchas anulares en hasta 50 % del epicarpio. Los efectos negativos de la infección del PRSV-P sobre la calidad de los frutos de papaya han sido reportados previamente por Thirugnanavel *et al.* (2015).

Crecimiento de raíces

Estudios sobre el crecimiento vegetal han mostrado que las variables del crecimiento aéreo no se correlacionan necesariamente con la biomasa radical de las plantas (Castelán-Estrada *et al.*, 2002). Por ello, en este trabajo se estimó la biomasa de raíces de las plantas de papaya cultivadas en campo, a partir de muestreos destructivos. Los resultados indican que el peso de raíces hasta antes de los 1562 GDD (191 ddt) incrementó poco, respecto a la biomasa total ($\approx 15\%$), con desviaciones estándar que promedian 13 % (Figura 7).

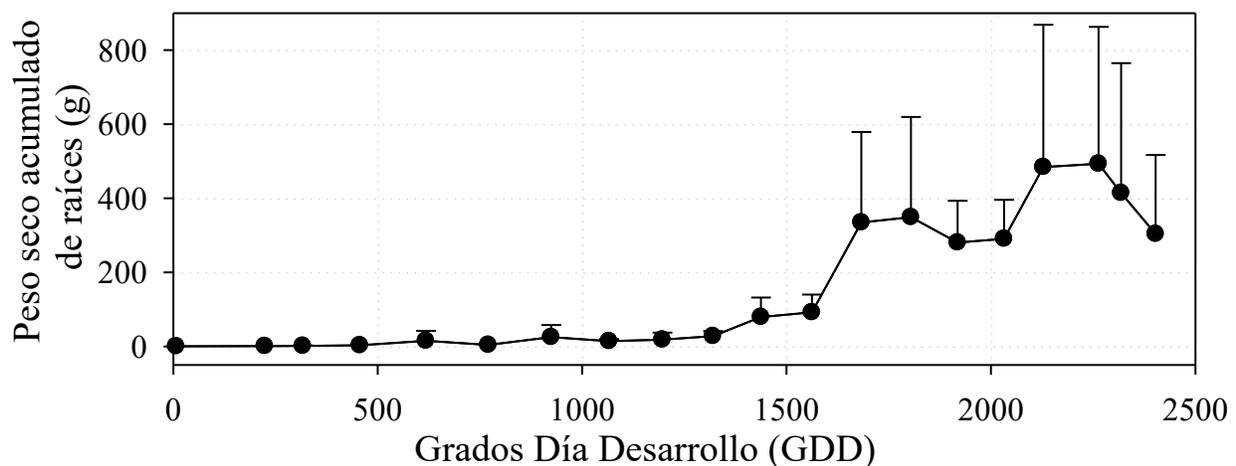


Figura 7. Biomasa acumulada durante el crecimiento de las raíces de *Carica papaya* cv. Maradol Roja, cultivada en campo bajo una infección por PRSV-P (n = 6). Las barras verticales representan la desviación estándar.

A partir de los 1562 GDD (191 ddt), se observó un incremento medio de la biomasa radical ($\approx 200\%$), con variaciones de hasta 80% entre plantas. Alrededor de los 1800 GDD se observaron los menores valores registrados, probablemente resultado de las altas precipitaciones. Según el análisis de los datos climáticos, ocurrieron > 300 mm de precipitación durante el mes de septiembre, lo que saturó de agua el suelo y produjo anoxia temporal, lo que pudo limitar el crecimiento de nuevas raíces (Figura 1), ya que este órgano de papayo se desarrolla con normalidad solamente en suelos bien aireados (Walter *et al.*, 2009).

Un segundo aumento en la producción de biomasa radical se presentó a partir de los 2121 GDD (244 ddt) de hasta 500 g por planta; en este periodo la raíz presentó su máximo crecimiento, el cual disminuyó a partir de los 2300 GDD (294 ddt) debido a la alta severidad de los síntomas por PRSV-P (Figura 2), en comparación con plantas sanas. El virus ocasionó la deformación y reducción del área foliar y, en consecuencia, menor productividad fotosintética. Se sabe que la falta de fotosintatos afecta negativamente el crecimiento aéreo de la planta, así como el de las raíces (Castelán-Estrada *et al.*, 2002). Aunque en este trabajo no se encontró correlación entre la biomasa radical y las variables del crecimiento aéreo como diámetro de tallo, altura de tallo, número de hojas o número de flores. Este comportamiento ya se ha descrito en numerosas especies, lo cual representa una dificultad para el estudio de la raíz (Castelán-Estrada *et al.*, 2002).

Altura y diámetro de tallo

El crecimiento en altura presentó dos fases: la primera de 0 a 1562 GDD (0 a 175 ddt) y la segunda entre los 1683 a 2260 GDD (189 a 272 ddt). La altura máxima

alcanzada por las plantas fue de 180 cm, cuando se acumularon 2263 GDD (273 ddt), lo cual corresponde al desarrollo típico del cultivar Maradol. Alrededor de los 2316 GDD (300 ddt), se observó una disminución en la altura aparente de plantas que presentaban síntomas del PRSV-P, respecto a las plantas sanas. Aunque las plantas en esta etapa perdieron turgencia y las hojas se deformaron hasta el grado 4 (mano de chango), la ecuación de regresión correspondiente presentó una $R^2 = 0.9688$, altamente significativa (Figura 8).

Estos resultados coinciden con estudios previos realizados en otras localidades, los cuales reportan una altura de planta de 150 a 219 cm (159 ddt) (Arrieta y Carrillo, 2002). Por su parte, el diámetro de tallo presentó un crecimiento continuo pero lento en los primeros estados de desarrollo (< 1 cm); en cambio en las etapas posteriores a los 1683 GDD, la variación fue mayor (± 3 cm). En la etapa de madurez se observa mayor variación debido a la interacción con el ambiente. Sin embargo, a lo largo del crecimiento se presentó una robusta regresión con los GDD, con una $R^2 = 0.9655$ (Figura 8).

El diámetro del tallo en papayo es una variable clave que permitiría modelar alométricamente el vigor y el rendimiento del cultivo, incluso mejor que la variable altura. En trabajos previos de diversos cultivos se ha demostrado que el rendimiento es proporcional al diámetro del tallo y que esta variable incluso permite estimar la cosecha, ya que es factible desarrollar ecuaciones de regresión con muy alta significancia y alto valor predictivo (Castelán-Estrada *et al.*, 2002). Por ejemplo, Arrieta y Carrillo (2002) indican que las plantas con tallo más grueso tendían a ser más productivas y precoces.

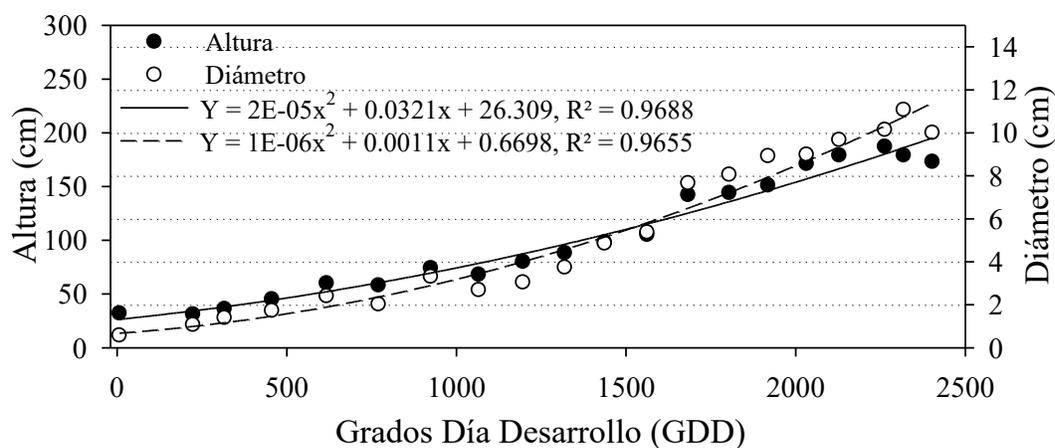


Figura 8. Altura de planta y diámetro de tallo en *Carica papaya* cv. Maradol Roja cultivada en campo, bajo una infección por PRSV-P ($n = 70$ plantas). Ecuaciones de regresión entre GDD y las variables: A) altura de planta, B) diámetro de tallo.

CONCLUSIONES

Se determinaron nueve etapas fenológicas en papayo desde el trasplante en campo a la senescencia del cultivo, cada etapa con una cantidad específica de GDD acumulados; el ciclo de crecimiento completo requirió de 2400 GDD. Los daños más severos del PRSV-P se presentaron en los meses de noviembre y diciembre, con las temperaturas cercanas a 22° C, a partir de los 2300 GDD (294 ddt), es decir, en la etapa final del ciclo de crecimiento. Se observó la deformación de hojas y la reducción de la superficie foliar, lo que ralentizó el crecimiento. Las variables ‘diámetro de tallo’ y ‘producción de materia seca’ expresan mejor el crecimiento de *C. papaya* cv. Maradol Roja. El número de hojas funcionales y la formación continua de nuevas hojas son variables de utilidad para predecir el desarrollo de las plantas durante el ciclo del cultivo. Las plantas tienen un potencial de producción similar, reflejado en el número de botones florales; sin embargo, durante el periodo de crecimiento ocurre la senescencia de algunas flores por el efecto adverso de enfermedades, plagas, vientos fuertes y disponibilidad de agua, por lo que se registra una variación entre plantas en la producción de frutos. El crecimiento de raíces tiende a aumentar conforme se desarrolla el cultivo; sin embargo, precipitaciones excesivas y otros factores desfavorables pueden disminuir la tasa de crecimiento de este órgano.

Acknowledgments. Authors thank the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT).

Funding. The Project G33672-B was funded by CONACYT, México.

Conflict of interest. None.

Compliance with ethical standards. Does not apply.

Data availability. Data is available from M. Castelán-Estrada (mcastelan@colpos.mx).

Author contribution statement (CRediT). **M. Castelán-Estrada:** conceptualization, data curation, formal analysis, investigation, methodology, writing—original draft, writing; **J.A. Villanueva-Jiménez:** conceptualization, investigation, methodology, project administration, supervision, validation, writing—review & editing; **F. Osorio-Acosta:** conceptualization, supervision, project administration; **T. Medina-Sánchez:** data curation, investigation

REFERENCES

Ahmed, A., Biswas, M. and Hossain, A.K., 1992. Effect of lime and boron on yield and quality

of papaya fruit. *Acta Horticulturae*, 321, pp. 653-658.

<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1992.321.79>

Allan, P. 2002. *Carica papaya* responses under cool subtropical growth conditions. *Acta Horticulturae*, 575, pp. 757-763. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2002.575.89>

Almeida, F.T.D., Bernardo, S., Sousa, E.F.D., Marin, S.L.D. and Grippa, S., 2003. Growth and yield of papaya under irrigation. *Scientia Agricola*, 60, pp. 419-424. <https://doi.org/10.1590/S0103-90162003000300001>

An, N., Jin-Hui, L., Hua-Qing, M., Yi-Qun, D., Ping, C., Cao, H. and Jeyakumar, J.M.J., 2022. Transcript profiling of papaya (*Carica papaya* L.) with CTS-N fertiliser after inoculation with PRSV. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 97, pp. 466–475. <https://doi.org/10.1080/14620316.2021.2014990>

Arrieta, R.A. and Carrillo, E.A., 2002. Respuesta del papayo variedad Maradol a tres espaciamientos de drenaje subsuperficial. *Terra Latinoamericana*, 20, pp. 435–447. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57320408>

Berilli, S.S., Gonçalves, O.J., Barbosa, M.A., Bastos, L.G., Fernandes, S.E., Pio Viana, A., Bernardo, S. and Gonzaga, P.M., 2007. Avaliação da taxa de crescimento de frutos de mamão (*Carica papaya* L.) em função das épocas do ano e graus-dias acumulados. *Revista Brasileira do Fruticultura*, Jaboticabal SP 29, pp. 11-14. <https://doi.org/10.1590/S0100-29452007000100005>

Castelán-Estrada, M., Vivin, Ph. and Gaudillère, J.P., 2002. Allometric relationships to estimate seasonal above-ground vegetative and reproductive biomass of *Vitis vinifera* L. *Annals of Botany*, 89, pp. 401-408. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf059>

Chávez-Calvillo, G., Contreras-Paredes, A., Mora-Macias, J., Noa-Carrazana, J., Serrano-Rubio, A., Dinkova, T.D., Carrillo-Tripp, M. and Silva-Rosales, L., 2016. Antagonism or

- synergism between papaya ring spot virus and papaya mosaic virus in *Carica papaya* is determined by their order of infection. *Virology*, 489, pp. 179–191. <https://dx.doi.org/10.1016/j.virol.2015.11.026>
- Clark, N.M., Van Den Broeck, L., Guichard, M., Stager, A., Tanner, H.G., Blilou, I., Grossmann, G., Iyer-Pascuzzi, A.S., Maizel, A., Sparks, E.E. and Sozzani, R., 2020. Novel imaging modalities shedding light on plant biology: Start small and grow big. *Annual Review of Plant Biology*, 71, pp. 789–816. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100038>
- Elnesr, M.N. and Alazba, A.A., 2016. An integral model to calculate the growing degree-days and heat units, a spreadsheet application. *Computers and Electronics in Agriculture*, 124, pp. 37-45. <http://dx.doi.org/10.1016/j.compag.2016.03.024>
- Enciso, S., Enciso, L., Flórez, R. and Melo, S., 2019. Efecto de la temperatura y el potencial hídrico sobre el crecimiento y desarrollo de la papaya (*Carica papaya*). In: Fischer, G., Miranda, D., Magnitskiy, S., Balaguera-López, H.E., Molano, Z. (eds.). *Avances de la Horticultura y la Mejora en la Calidad de Vida*. Sociedad Colombiana de Ciencias Hortícolas, Bogotá, Colombia. <https://doi.org/10.17584/VIIHorticultura>
- FAOSTAT. 2022. *FAOSTAT Statistics Database*. FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). Rome, Italy. <https://www.fao.org/faostat/es/#data/QCL> (Accessed 8th November 2022).
- García-Viera, M.A., Sánchez-Segura, L., Chavez-Calvillo, G., Jarquín-Rosales, D. and Silva-Rosales, L., 2018. Changes in leaf tissue of *Carica papaya* during single and mixed infections with Papaya ringspot virus and Papaya mosaic virus. *Biología Plantarum*, 62, pp. 173-180. <https://doi.org/10.1007/s10535-017-0741-8>
- Hamim, I., Borth, W.B., Marquez, J., Green, J.C., Melzer, M.J. and Hu, J.S., 2018. Transgene-mediated resistance to Papaya ringspot virus: Challenges and solutions. *Phytoparasitica*, 46, pp. 1–18. <https://doi.org/10.1007/s12600-017-0636-4>
- Hernández C., E., Damian N., A., Mora A., A., Villanueva J., J.A., Vargas A., D. and Palemon A., F., 2015. Chapter 7. Incidence of the papaya ringspot virus (PRSV-p) and management in the state of Guerrero, Mexico. In: Dimitrov T., S. and Vitanova I., I. (eds.) *Tropical Fruits*. Nova Science Publisher Inc. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3437.5203>
- Hernández-Castro, E., Riestra-Díaz, D., Villanueva-Jiménez, J. and Mosqueda-Vázquez, R., 2003. Análisis epidemiológico del virus de la mancha anular del papayo bajo diferentes densidades, aplicación de extractos acuosos de semillas de nim (*Azadirachta indica* A. Juss.) y eliminación de plantas enfermas cv. Maradol roja. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 9, pp. 55-68. <https://doi.org/10.5154/r.rchsh.2001.02.011>
- Hernández-Castro, E., Villanueva-Jiménez, J.A., Mosqueda-Vázquez, R. and Mora-Aguilera, J.A., 2004. Efecto de la erradicación de plantas enfermas por el PRSV-P en un sistema de manejo integrado del papayo (*Carica papaya* L.) en Veracruz, México. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 22, pp. 382-388. <https://www.redalyc.org/pdf/612/61222311.pdf>
- Mangrauthia, S.K., Shakya, V.P.S., Jain, R.K. and Praveen, S., 2009. Ambient temperature perception in papaya for papaya ringspot virus interaction. *Virus Genes*, 38, pp. 429-434. <https://doi.org/10.1007/s11262-009-0336-3>
- Miranda-Ramírez, J.M., Aguilar-García, O., Aguilar-García, J., Miranda-Medina, D. and del Valdía, R., 2018. Productividad agrícola - económica del cultivo de papaya (*Carica papaya* L.) en Buenavista Michoacán, México. *Revista de la Facultad de Contaduría y Ciencias Administrativas*, 3(6), pp. 43-53. <https://rfcca.umich.mx/index.php/rfcca/artic/e/view/90>
- Osorio-Acosta, F., Villanueva-Jiménez, J.A., Celis-León, B., Morales-Rodríguez, A. and José-Pablo, R., 2016. Insecticidas en la transmisión del virus de la mancha anular de *Carica papaya* L., mediante *Aphis nerii* (Boyer de Fonscolombe). *Agroproductividad*, 9, pp. 68-74. <https://www.revista->

- agroproductividad.org/index.php/agroproductividad/article/view/834
- Santos Martins, D., Ventura, A.J., Paula, A.L.R.C., Fornazier, M.J., Rezende, J.A.M., Culik, M.P., Fiuza Ferreira, P.S., Peronti, A.L.B.G., Zonta de Carvalho, R.C. and Sousa-Silva, C.R., 2016. Aphid vectors of Papaya ringspot virus and their weed hosts in orchards in the major papaya producing and exporting region of Brazil. *Crop Protection*, 90, pp. 191-196. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cropro.2016.08.030>
- Sósol-Reyes, D., Villanueva-Jiménez, J.A., Osorio-Acosta, F. and Noa-Carrazana, J.C., 2020. Radial graphics to characterize PRSV-P symptoms in *Carica papaya*. *Mexican Journal of Phytopathology*, 38, pp. 280-292. <https://dx.doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.1912-1>
- Thirugnanavel, A., Balamohan, T.N., Karunakaran, G. and Manoranjitham, S.K., 2015. Effect of papaya ringspot virus on growth, yield and quality of papaya (*Carica papaya*) cultivars. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 85, pp. 1069–1073. <https://epubs.icar.org.in/ejournal/index.php/IJAgs/article/view/50852>
- Vázquez, G.E., Mata, V.H., Ariza, F.R. and Santamaría, B.F., 2010. Producción y manejo postcosecha de papaya Maradol en la Planicie Huasteca. *Libro Técnico No. 4*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias. Centro de Investigación Regional del Noreste. Campo Experimental Las Huastecas. Villa Cuauhtémoc, Tamaulipas, México. 155 pp. <http://www.inifapcirne.gob.mx/Biblioteca/Publicaciones/855.pdf>
- Velásquez, A.C., Castroverde, D.M.C. and Yang, H.S., 2018. Plant–pathogen warfare under changing climate conditions. *Current Biology*, 28, pp. 619–634. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.03.054>
- Villanueva-Jiménez, J.A., Osorio-Acosta, F., Hernández-Castro, E., Téliz-Ortiz, D., Ávila-Reséndiz, C., Abato-Zárate, M., Reyes-Pérez, N., Mora-Aguilera, A., Cano-Reyes, O., Retamendiola, J.L., Cabrera-Mireles, H, and González-Munguía, M.V., 2019. Integrated management of papaya pests in Veracruz: PRSV-p, papaya mealybug and mites. *Acta Horticulturae*, 1250. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2019.1250.10>
- Vincent, L., Soorianathasundaramb, K., Dineshc, M.R., Shivashankarad, K.S. and Vasugi, C., 2022. Change in physiological parameters and partitioning of sugar upon Papaya ringspot virus infection in *Carica papaya* and its wild relatives. *South African Journal of Botany*, 151, pp. 466-474. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2022.10.033>
- Voloudakis, A.E., Kaldis, A. and Patil, B.L., 2022. NA-based vaccination of plants for control of viruses. *Annual Review of Virology*, 9, pp. 521–548. <https://doi.org/10.1146/annurev-virology-091919-073708>
- Walter, A., Silk, W.K. and Schurr, U., 2009. Environmental effects on spatial and temporal patterns of leaf and root growth. *Annual Review of Plant Biology*, 60, pp. 279–304. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092819>