



Nº 190 Septiembre de 2019

avances

Corporación Centro de Investigación en Palma de Aceite - Cenipalma ISSN 0123-8353



Avances en la obtención del genoma de *Phytophthora palmivora*, agente causal de la Pudrición del cogollo en palma de aceite

Juanita Gil^{1,2,3}, Mariana Herrera-Corzo¹, Jorge Duitama², Silvia Restrepo³, Hernán Mauricio Romero^{1,4,*}

¹Programa de Biología y Mejoramiento de la Palma, Cenipalma.

²Departamento de Ingeniería de Sistemas y Computación, Universidad de los Andes, Bogotá.

³Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, Bogotá.

⁴Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia.

*Autor para correspondencia. Email: hromero@cenipalma.org

Notas del Director

La palmicultura colombiana ha estado afectada por la Pudrición del cogollo (PC) desde hace más de cuatro décadas. Podemos decir que esta enfermedad es la limitante más grande para la agroindustria en la región. Por ello, la investigación científica en diferentes frentes es importante, de cara a encontrar soluciones permanentes a esta grave enfermedad. En el año 2008, Cenipalma logró establecer y confirmar a *Phytophthora palmivora* como el agente causal de la Pudrición del cogollo. Desde entonces, se han abierto nuevas rutas de investigación para desarrollar métodos efectivos de manejo y control. Sin embargo, en diferentes cultivos se ha visto que la solución efectiva y permanente contra los patógenos del género *Phytophthora* está en desarrollar cultivares resistentes al patógeno. Así, Cenipalma se encuentra inmerso en un programa intensivo de mejoramiento genético con miras a entregar en el menor tiempo posible los cultivares resistentes a la PC que la palmicultura colombiana requiere y demanda.

El desarrollo de cultivares resistentes a la PC exige un conocimiento profundo del patógeno y de las relaciones palma de aceite-*P. palmivora*. Por ello, Cenipalma, pionera en el mundo, se ha embarcado en obtener la secuencia del genoma completo de aislamientos de *P. palmivora* que atacan a la palma de aceite. En este trabajo, presentamos a los palmicultores, los avances de esta investigación, que va a permitir entre otras cosas, determinar cuáles son los mecanismos que utiliza el patógeno para romper las defensas de la palma y causar la enfermedad; así mismo, encontrar puntos débiles o susceptibles de utilizar para generar métodos de manejo y control del patógeno. Finalmente, con el genoma completo, podremos entender los

mecanismos de resistencia que puede tener la palma de aceite, frente a los ataques de *P. palmivora*, lo cual va a redundar en la obtención de los cultivares resistentes a la PC necesarios para mantener la agroindustria de la palma de aceite como un puntal de desarrollo económico de las zonas rurales de Colombia.

Alexandre Cooman, PhD.
Director General, Cenipalma

Introducción

La enfermedad de la Pudrición del cogollo (PC), causada por el patógeno *Phytophthora palmivora*, es una de las principales limitantes de la producción de aceite de palma en Colombia (Torres *et al.*, 2016). Aunque la enfermedad se ha reportado en Colombia desde los años 60, la identificación de *P. palmivora* como el agente causal fue confirmada hace alrededor de una década gracias a los avances realizados por investigadores de Cenipalma (Sarría *et al.*, 2008; Torres *et al.*, 2010).

P. palmivora es una especie importante dentro del género *Phytophthora*, dada su capacidad de infectar diferentes tejidos y hospederos, causando múltiples enfermedades y convirtiéndola en una de las especies más interesantes para estudiar ciclos de enfermedades complejas (Drenth & Guest, 2004). La infección con *P. palmivora* en palma de aceite es devastadora pues causa necrosis (muerte celular) en las hojas flechas y tejidos más tiernos cercanos al meristemo y, bajo condiciones que favorecen su desarrollo o la tardía detección de síntomas y su control, el patógeno puede colonizar el tejido en desarrollo y llegar muy cerca al meristemo, favoreciendo la llegada de *Rhynchophorus palmarum*, quien es el causante de la muerte de la planta (Torres *et al.*, 2016) (Figura 1).



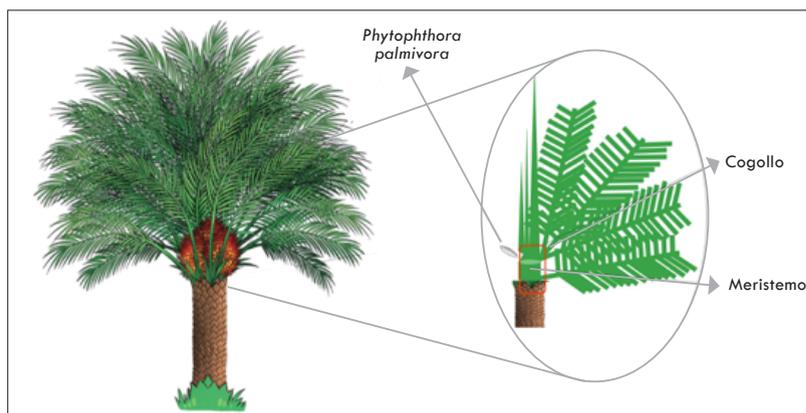


Figura 1. Representación gráfica del lugar de la infección de palma de aceite con *P. palmivora*, agente causal de la PC.

Gracias a los avances en las tecnologías de secuenciación y el desarrollo de herramientas bioinformáticas y moleculares es posible entender las interacciones planta-patógeno desde diferentes perspectivas, de tal forma que se puedan identificar factores claves de dicha interacción, como proteínas de virulencia en el patógeno (también conocidas como efectores) o de resistencia en el hospedero. Conocer estas interacciones permitirá desarrollar estrategias para el control de enfermedades en diferentes cultivos, en este caso la PC en la palma de aceite. De esta manera, una de las estrategias es el mejoramiento asistido por efectores para la identificación de germoplasma resistente, el cual

ha sido exitoso en cultivos como papa, maíz y trigo (Vleeshouwers & Oliver, 2014). Esta es una estrategia recientemente desarrollada y consiste en utilizar las proteínas de virulencia producidas por el patógeno como herramientas para acelerar la clonación, introgresión o piramidación de genes de resistencia en los cultivos (Fawke *et al.*, 2015). Para esto, el primer paso es la identificación de efectores. La manera más eficiente de obtenerlos hoy en día es la secuenciación del genoma completo del patógeno (Figura 2). Una vez identificados, se seleccionan efectores para la caracterización funcional sobre diferentes materiales de la planta hospedero y así identificar fuentes de resistencia.

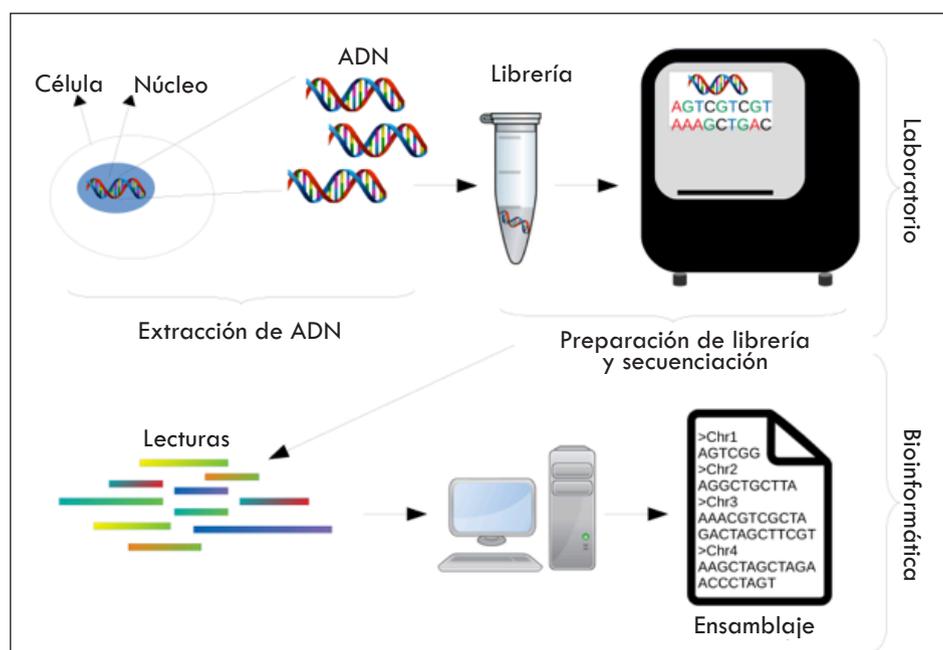


Figura 2. Pasos para la secuenciación y ensamblaje de un genoma. El ADN se extrae de las células, se purifica y se procesa para la preparación de la librería de secuenciación. El secuenciador produce un conjunto de lecturas aleatorias, de longitud determinada por la plataforma y metodología de secuenciación, las cuales son procesadas a través de herramientas bioinformáticas para generar el ensamblaje del genoma.

Tecnologías actuales de secuenciación de lecturas largas proveen la información necesaria para producir ensamblajes de genomas completos de alta calidad, permitiendo la anotación exhaustiva de efectores. Además de la identificación de genes, la obtención del genoma completo de *P. palmivora* permite caracterizar variaciones y otras características genéticas importantes involucradas en procesos de adaptación, evolución e infección en este patógeno (Thomma *et al.*, 2015). El objetivo de este trabajo es presentar los avances relacionados con la caracterización del genoma del agente causal de la PC, *P. palmivora*, con el fin de generar nuevas herramientas genómicas que permitan entender e identificar los procesos de infección de este patógeno y puedan contribuir al desarrollo de estrategias alternativas para el control de esta enfermedad.

Materiales y métodos

Aislamiento referencia de *Phytophthora palmivora*, extracción de ADN y secuenciación

El aislamiento CPPhZC05 de Puerto Wilches (Santander) fue seleccionado para ensamblar el genoma de referencia. Este aislamiento fue secuenciado por medio de dos tecnologías: Illumina para la obtención de lecturas cortas, y PacBio para la obtención de lecturas largas. La extracción de ADN genómico de alta calidad se realizó a partir de micelio crecido en medio líquido V8 clarifi-

cado (20 % jugo V8, 5 g/L CaCO₃, 50 mg/L B-sitosterol, 1,5 % agar, 50 µg/mL carbenicilina y 25 µg/mL vancomicina). Para secuenciación por Illumina (secuenciador HiSeq2000) se extrajo ADN según el protocolo de Goodwin *et al.*, 1992. Para secuenciación por PacBio (instrumento Sequel) se usó un kit comercial de extracción de ADN (GeneJET Plant Genomic DNA Purification Mini Kit de Thermo Scientific). La calidad y cantidad del ADN obtenido se verificó en un gel de agarosa al 1 % y por espectrofotometría. El proceso de extracción de ADN y secuenciación para obtener el ensamblaje se describen en la Figura 2.

Ensamblaje del genoma de *P. palmivora*

El ensamblaje del genoma de *P. palmivora* se realizó con el programa Canu v1.7 (Koren *et al.*, 2017), el cual fue desarrollado especialmente para el ensamblaje de lecturas largas. El algoritmo empleado en este programa corresponde al Overlap-Layout-Consensus (OLC), el cual busca generar un ensamblaje contiguo de las secuencias a partir de lecturas que se sobrelapen entre sí (Figura 3). El ensamblaje se realizó inicialmente con las lecturas obtenidas por secuenciación PacBio, que por su mayor longitud son las que dan más información para generar un ensamblaje contiguo y además permiten una mejor resolución de regiones complejas del genoma, por ejemplo, regiones altamente repetitivas.

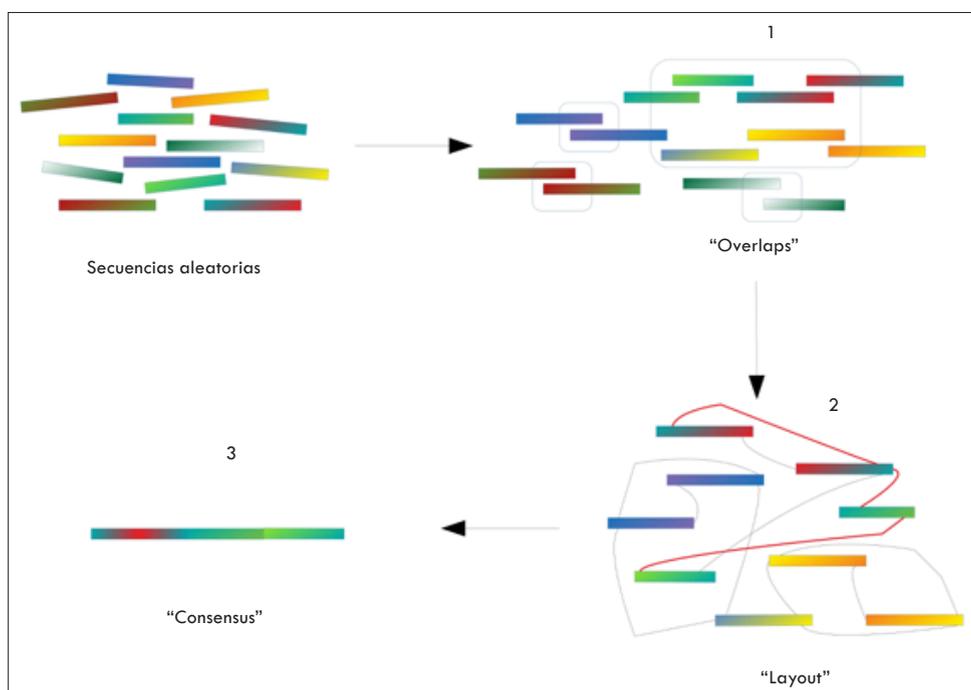


Figura 3. Algoritmo OLC para ensamblaje de lecturas largas. A partir de lecturas aleatorias obtenidas de la secuenciación, el programa encuentra primero regiones que se sobrelapan entre las secuencias (1), luego genera un grafo en el que se representan las secuencias y la información de las regiones sobrelapadas (2) y finalmente se genera la secuencia consenso que corresponde al ensamblaje (3).

A través del programa NGSEP v3.2.0 (Duitama *et al.*, 2014) se usaron las lecturas cortas proporcionadas por la secuenciación por Illumina para la corrección de errores en el ensamblaje. Primero se alinearon las lecturas de Illumina al ensamblaje de las lecturas de PacBio generando un archivo de alineamientos, los cuales son usados posteriormente para la identificación de variantes o cambios únicos en una base nitrogenada. Luego se procedió a hacer el alineamiento de lecturas a un genoma de referencia lo cual consiste en comparar las secuencias una a una y decidir a qué parte del genoma pertenecen. Una vez se tienen las lecturas alineadas y debidamente ordenadas según su origen y posición en el genoma de referencia, el programa encargado de identificar variantes revisa, base a base, cada una de las posiciones de los alineamientos, la compara con la misma base en el genoma de referencia y determina si es la misma o se trata de un cambio. A partir de las variantes únicas de las secuencias alineadas, es decir, las bases que son completamente diferentes en las lecturas de Illumina con respecto al ensamblaje de PacBio, se corrigen las bases erróneas, las cuales corresponden a errores de secuenciación de la técnica. El alineamiento de las lecturas de Illumina fue realizado con el programa Bowtie2 v2.3.4.1 (Langmead & Salzberg, 2012) y la identificación de variantes con NGSEP v3.2.0.

Anotación del genoma de *P. palmivora*

La anotación de un genoma es la identificación de regiones que corresponden a genes. Estos se identifican y anotan según su estructura y función. Para la anotación se utilizaron los programas MAKER (Cantarel *et al.*, 2008) y Trinotate (Bryant *et al.*, 2017), los cuales delimitan las regiones genómicas que corresponden a los genes y se consultan bases de datos públicas para identificar y asignar función a los genes por medio de homologías.

Resultados y discusión

La secuenciación por Illumina del aislamiento CPPHZC05 generó secuencias “paired-end” de 101 pares de bases (pb) con un cubrimiento promedio de 70X. A través de la secuenciación por PacBio se obtuvieron lecturas con un cubrimiento promedio sobre el genoma de 68X y una distribución de longitudes entre 1.000 y 25.000 pb, siendo 10.000 pb la moda de la longitud de las lecturas. La calidad de las lecturas obtenidas de la secuenciación por Illumina se verificó usando el programa FastQC v0.11.5 (Andrews, 2010). El puntaje de calidad de secuenciación reportado por FastQC es el ideal ($Q > 30$) y no se evidenció contenido de adaptadores en las lecturas. Dados los resultados del control de calidad de las secuencias no fue necesario realizar ningún paso de limpieza y las lecturas fueron utilizadas directamente para el proceso de ensamblaje. Con relación a las lecturas obtenidas por PacBio,

para estas no se realizó una estimación previa de la calidad de la secuenciación, ya que estos pasos de limpieza de las lecturas están directamente integrados en el programa de ensamblaje.

El ensamblaje del genoma de *P. palmivora* tiene una longitud total de 165,55 Mbp (millones de pares de bases), la cual es similar al tamaño esperado para este organismo (151,23 Mbp) según publicaciones previas (Ali *et al.*, 2017). Este ensamblaje se obtuvo en 2.322 contigs con un N50 de 220.825 pb, se identificaron 45.416 genes de los cuales el 44 % (19.398 genes) tienen asociada una función y los genes restantes son considerados putativos o sin función conocida (Tabla 1). Gracias al tipo de secuencias usadas para generar el ensamblaje aquí reportado es posible que algunas regiones hayan sido mejor ensambladas, lo cual explicaría la diferencia de tamaños entre los dos ensamblajes, la calidad total del ensamblaje así como la identificación de mayor número de genes. Entre los genes anotados se identificaron efectores y otros genes asociados a patogenicidad como proteínas de degradación de pared celular vegetal, importantes para entender mecanismos de infección de *P. palmivora*.

Tabla 1. Características del ensamblaje del genoma de *P. palmivora* aislado en palma de aceite.

Tamaño estimado del genoma (Mpb) (Ali <i>et al.</i> , 2017)	151,23
Tamaño total del ensamblaje (Mpb)	165,55
Número de contigs	2.322
Contig N50 (pb)	220.825
Número de genes	45.416
Número de genes con anotación funcional	19.398
CuSO ₄ ·5H ₂ O	0,00077
H ₃ BO ₃	0,00032

Finalmente, a manera de validación de calidad se comparó el ensamblaje resultado de este estudio con otros ensamblajes públicos de los genomas de algunas especies de *Phytophthora*, con el fin de obtener valores pequeños en número de scaffolds y valores altos de N50 para considerar un ensamblaje de alta calidad. De las comparaciones resultó que solo tres genomas fueron ensamblados en menos de 1.000 scaffolds y con valores de N50 superiores a los obtenidos para *P. palmivora*, pero con la diferencia que estas especies tienen genomas de mucho menor tamaño. Las comparaciones incluyen especies de *Phytophthora* relevantes para la agricultura y la economía (Tabla 2).

Tabla 2. Comparación de características de los ensamblajes de genomas para algunas de las especies de *Phytophthora*.

Especie de <i>Phytophthora</i>	Scaffolds	Scaffold N50 (pb)	Tamaño del ensamblaje (Mpb)	Principales hospederos	Referencias
<i>P. palmivora</i> (palma)	2.322	220.825	165,5	Palma, cacao, caucho	Cenipalma
<i>P. ramorum</i>	295	687.183	60,2	Roble	Tyler <i>et al.</i> , 2006
<i>P. sojae</i>	82	7'609.242	82,5	Soya	Tyler <i>et al.</i> , 2006
<i>P. parasitica</i>	708	888.348	82,3	Múltiples	Meng <i>et al.</i> , 2014
<i>P. palmivora</i> (cacao)	24.809	6.694	107,7	Palma, cacao, caucho	Ali <i>et al.</i> , 2017
<i>P. infestans</i>	4.921	1'588.622	228,5	Papa, tomate	Haas <i>et al.</i> , 2009
<i>P. megakarya</i>	24.039	7.094	101,5	Cacao	Ali <i>et al.</i> , 2017
<i>P. nicotianae</i>	5.317	30.705	71,4	Tabaco	Liu <i>et al.</i> , 2016
<i>P. cinnamomi</i>	5.777	24.869	53,7	Aguacate	Longmuir <i>et al.</i> , 2018
<i>P. capsici</i>	10.750	34.615	56,0	Pimentón	Lamour <i>et al.</i> , 2012
<i>P. cactorum</i>	5.449	30.670	121.5	Manzana, fresa	Yang <i>et al.</i> , 2018

Conclusiones y perspectivas

El ensamblaje del genoma de *P. palmivora* reportado en esta publicación es de alta calidad y al compararlo con el ensamblaje público para la misma especie es mucho más completo y menos fragmentado. Esto se evidencia en una menor cantidad de contigs y un alto valor N50. La caracterización del genoma de *P. palmivora* no solo contribuye a la comprensión del funcionamiento a nivel genómico de este patógeno, sino también a la rápida identificación de efectores y su diversidad, lo cual podría indicar la emergencia de nuevas variantes de patógeno que potencialmente puedan sobrepasar la respuesta de defensa en las plantas. De esta manera, cobran especial interés los trabajos de secuenciación y bioinformática como herramientas de monitoreo de la diversidad de efectores y posterior desarrollo de plantas con genes de resistencia para el manejo de cultivos.

Agradecimientos

Este trabajo es financiado por Colciencias contrato 158-2016 y el Fondo de Fomento Palmero administrado por Fedepalma, y se encuentra amparado por el contrato de acceso a recursos genéticos 194 de 2017, ya que el aislamiento de *P. palmivora* utilizado es de origen colombiano.

Glosario

Adaptador

Secuencia corta que se liga a los fragmentos de ADN que se van a secuenciar. Los adaptadores son importantes pues a partir de estos inicia todo el proceso de secuenciación.

ADN genómico

ADN presente en los núcleos de las células, el cual codifica el genoma de un organismo.

Algoritmo

Conjunto ordenado y finito de operaciones sistemáticas que permite hacer un cálculo y hallar la solución de un tipo de problemas.

Base nitrogenada

Unidad básica que conforma el ADN. Estas son: A (adenina), C (citosina), G (guanina) y T (tirosina).

Bioinformática

Campo interdisciplinario que integra biología, estadística, matemáticas e informática para el desarrollo de herramientas que permitan el análisis, interpretación y entendimiento de datos biológicos.

Contig

Conjunto de lecturas obtenidas por secuenciación que se superponen entre sí formando una única secuencia.

● Cubrimiento (profundidad)

- Representa el número promedio de veces que una base del genoma es secuenciada. Se expresa como 1x, 2x, 3x,... (es decir 1, 2, o 3 veces).

Ensamblaje de genoma

Proceso por medio del cual se vuelven a juntar secuencias de ADN que habían sido previamente fragmentadas y secuenciadas.

Genoma

Es el set completo de la información genética de un organismo, es decir el ADN, incluyendo todos los genes. Esta es la información necesaria para el funcionamiento de cualquier organismo. El genoma de un organismo en forma de ADN está contenido en el núcleo de todas las células.

Grafo

Estructura abstracta que permite el almacenamiento de información, como colecciones de datos, y la relación entre ellos. La información se representa en vértices y ejes, donde los vértices son los datos y los ejes las relaciones entre los datos.

Lectura

Secuencia de pares de bases que corresponden a una región determinada del ADN.

N50

Medida estadística que se usa para determinar la calidad de un ensamblaje. El N50 es la longitud tal que contigs o scaffolds de este tamaño o mayores representan el 50 % del ensamblaje.

Pares de bases (pb)

Unidad que representa dos bases nitrogenadas complementarias unidas por puentes de hidrógeno, formando la doble cadena del ADN.

Scaffold

Conjunto de contigs o secuencias contiguas que pueden o no sobrelaparse entre sí.

Secuenciación

Metodología que permite conocer el orden exacto de las bases (A, C, G, T) que conforman el ADN, siendo esta la molécula que contiene la información y las instrucciones necesarias para el desarrollo y funcionamiento de cualquier organismo.

Secuenciación paired-end

Método de secuenciación en el que un fragmento del genoma es secuenciado por sus dos extremos.

Referencias

Ali, S.S., Shao, J., Lary, D.J., Kronmiller, B.A., Shen, D., ... Bailey, B.A. (2017). *Phytophthora megarypa* and *Phytophthora palmivora*, closely related causal agents of cacao black pod rot, underwent increases in genome sizes and gene numbers by different mechanisms. *Genome Biol. Evol.* 1-22. doi:10.1093/gbe/evx021

Andrews, S. (2010). FastQC: a quality control tool for high throughput sequence data. Disponible online: <http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc>

Bryant, D.M., Johnson, K., DiTommaso, T., Tickle, T., Couger, M.B., ... Whited, J. L. (2017). A tissue-mapped axolotl de novo transcriptome enables identification of limb regeneration factors. *Cell Rep.* 18(3):762-776. doi:10.1016/j.celrep.2016.12.063.

Cantarel, B.L., Korf, I., Robb, S.M.C., Parra, G., Ross, E., ... Yandell, M. (2008). MAKER: An easy-to-use annotation pipeline designed for emerging model organism genomes. *Genome Res.* 18(1):188-196. <http://doi.org/10.1101/gr.6743907>

Drenth, A. & Guest, D.I. Ed. 2004. Diversity and Management of *Phytophthora* in Southeast Asia. ACIAR Monograph No. 114. pp 7-9.

Duitama, J., Quintero, J.C., Cruz, D.F., Quintero, C., Hubmann, G., ... Tohme, J. (2014). An integrated framework for discovery and genotyping of genomic variants from high-throughput sequencing experiments. *Nucleic Acids Res.* 42(6):e44. <http://doi.org/10.1093/nar/gkt1381>

Fawke, S., Doumane, M., and Schornack, S. (2015). Oomycete interactions with plants: Infection strategies and resistance principles. *Microbiol Mol Biol Rev.* 79:3. doi:10.1128/MMBR.00010-15

Goodwin, S.B., Drenth, A. and Fry, W.E. (1992). Cloning and genetic analysis of two highly polymorphic moderately repetitive nuclear DNAs from *Phytophthora infestans*. *Current Genetics.* 22:107-115.

Haas, B.J., Kamoun, S., Zody, M.C., Jiang, R.H.Y., Handsaker, R.E., ... Nusbaum, C. (2009). Genome sequence and analysis of the Irish potato famine pathogen *Phytophthora infestans*. *Nature*, 461(7262):393-398. <https://doi.org/10.1038/nature08358>

Koren, S., Walenz, B.P., Berlin, K., Miller, J.R., Bergman, N.H., and Phillippy, A.M. (2017). Canu: scalable and accurate long-read assembly via adaptive k-mer weighting and repeat separation. *Genome Res.* 27(5):722-736. <http://doi.org/10.1101/gr.215087.116>

- Lamour, K.H., Mudge, J., Gobena, D., Hurtado-Gonzales, O.P., Schmutz, J., ... Kingsmore, S.F. (2012). Genome sequencing and mapping reveal and loss of heterozygosity as a mechanism for adaptation in the vegetable pathogen *Phytophthora capsici*. *Mol Plant Microbe Interact.* 25(10):1350-1360. doi: 10.1094/MPMI-02-12-0028-R
- Langmead, B., and Salzberg, S. L. (2012). Fast gapped-read alignment with Bowtie 2. *Nature Methods.* 9(4):357-359. <http://doi.org/10.1038/nmeth.1923>
- Liu, H., Ma, Z., Yu, H., Fang, D., Li, Y., ... Xiao, B.. (2016). Genomes and virulence difference between two physiological races of *Phytophthora nicotianae*. *GigaScience.* doi: 10.1186/s13742-016-0108-7
- Longmuir, A.L., Beech, P.L. and Richardson, M.F. (2018). Draft genomes of two Australian strains of the plant pathogen, *Phytophthora cinnamomi*. *F1000Research.* 6:1972. doi: 10.12688/f1000research.12867.2
- Meng, Y., Zhang, Q., Ding, W. and Shan W. (2014). *Phytophthora parasitica*: a model oomycete plant pathogen. *Mycology.* 5(2):43-51. doi: <http://dx.doi.org/10.1080/21501203.2014.917734>
- Sarria, G.A., Torres, G.A., Aya, H.A., Ariza, J.G., Rodríguez, J., et al. (2008). *Phytophthora* sp. is responsible for bud rot in oil palm in Colombia. *Palmas Vol. 29. Edición especial.* 31-41.
- Thomma, B.P.H.J., Seidl, M. F., Shi-Kunne, X., Cook, D. E. Bolton, M. D., ... Faino, L. (2015). Mind the gap; seven reasons to close fragmented genome assemblies. *Fungal Genet. Biol.* <http://dx.doi.org/10.1016/j.fgb.2015.08.010>
- Torres, G.A., Sarria, G.A., Varón, F.H., Coffey, M.D., Elliott, M.L., and Martínez, G. (2010). First report of bud rot caused by *Phytophthora palmivora* on African oil palm in Colombia. *Plant Dis.* 94:1163. <http://dx.doi.org/10.1094/PDIS-94-9-1163A>
- Torres, G.A., Sarria, G.A., Martinez, G., Varon, F., Drenth, A., and Guest, D.I. (2016). Bud rot caused by *Phytophthora palmivora*: A destructive emerging disease of oil palm. *Phytopathology.* 106(4):320-329. doi: <http://dx.doi.org/10.1094/PHTO-09-15-0243-RVW>
- Tyler, B.M., Tripathy A., Zhang, X., Dehal, P., Jiang, R.H.Y., ... Boore, J.L. (2006). *Phytophthora* genome sequences uncover evolutionary origins and mechanisms of pathogenesis. *Science.* 313:5791. 1261-1266. doi: 10.1126/science.1128796
- Vleeshouwers, V.G.A.A. & Oliver, R.P. (2014). Effectors as tools in disease resistance breeding against biotrophic, hemibiotrophic, and necrotrophic plant pathogens. *Mol Plant Microbe Interact.* 27(3):196-206. doi: <http://dx.doi.org/10.1094/MPMI-10-13-0313-IA>
- Yang, M., Duan, S., Mei, X., Huang, H., Chen, W., ... Zhu, S. (2018). The *Phytophthora cactorum* genome provides insights into the adaptation to host defense compounds and fungicides. *Sci. Rep.*8:1. doi: 10.1038/s41598-018-24939-2



Director general: Alexandre Patrick Cooman, Ph.D.
Revisión de textos: Comité de Publicaciones de Cenipalma
Coordinación editorial: Yolanda Moreno Muñoz - Esteban Mantilla
Diagramación: Myriam Ortiz Aguilar
Impresión: Javegraf

Esta publicación contó con el apoyo del Fondo de Fomento Palmero,
administrado por Fedepalma.

Esta publicación es propiedad del Centro de Investigación en Palma de Aceite, Cenipalma, por tanto, ninguna parte del material ni su contenido, ni ninguna copia del mismo puede ser alterada en forma alguna, transmitida, copiada o distribuida a terceros sin el consentimiento expreso de Cenipalma. Al realizar la presente publicación, Cenipalma ha confiado en la información proveniente de fuentes públicas o fuentes debidamente publicadas. Contiene recomendaciones o sugerencias que profesionalmente resultan adecuadas e idóneas con base en el estado actual de la técnica, los estudios científicos, así como las investigaciones propias adelantadas. A menos que esté expresamente indicado, no se ha utilizado en esta publicación información sujeta a confidencialidad ni información privilegiada o aquella que pueda significar incumplimiento a la legislación sobre derechos de autor. La información contenida en esta publicación es de carácter estrictamente referencial y así debe ser tomada y está ajustada a las normas nacionales de competencia, Código de Ética y Buen Gobierno de la Federación, respetando en todo momento la libre participación de las empresas en el mercado, el bienestar de los consumidores y la eficiencia económica.

