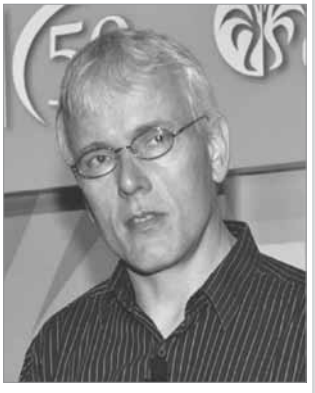
Phytophthora: la destructora de plantas

Phytophthora: The Plant Destroyer



André Drenth, *PhD*
Universidad de Queensland.
Investigador Principal en QAAFI,
Australia
Andre.Drenth@deedi.qld.gov.au
David Guest, *PhD*
Universidad de Sidney. Profesor
de Fitopatología, Australia
e-mail:d.guest@usyd.edu.au

Palabras CLAVE

Phytophthora, epidemiología, manejo de enfermedades

Phytophthora, epidemiology, disease management

Traducido por Fedepalma

Versión original en inglés en el Centro de Información de Fedepalma

Resumen

Phytophthora, que en griego significa destructora de plantas, está entre el grupo de fitopatógenos más destructivos a nivel mundial, y es especialmente problemática en las zonas tropicales húmedas. El alto impacto de *Phytophthora* en los trópicos se debe a la combinación de (1) abundantes lluvias estacionales y humedad alta; (2) la gran variedad de plantas hospederas y la capacidad de muchas especies de *Phytophthora* comunes en los trópicos de causar enfermedades en diferentes partes de las plantas, tales como *P. palmivora*, *P. capsici y P. nicotianae*; (3) la falta de resistencia en muchas plantas hospederas perennes; (4) inadecuadas prácticas de vivero que distribuyen materiales de siembra infectados; y (5) prácticas agronómicas como los monocultivos, el drenaje y el manejo del agua, malas medidas sanitarias, fertilización y manejo de cultivos que favorecen el desarrollo de enfermedades. Las zonas tropicales húmedas del mundo ofrecen un ambiente ideal para que las especies *Phytophthora* ocasionen daños significativos a la producción de cultivos.

Las especies *Phytophthora* no pertenecen al reino Fungi sino que están comprendidas dentro del reino Stramenopila, junto con las algas pardas, las diatomeas y los mohos de agua. *Phytophthora* pertenece al Filo Oomycota dentro de este reino, y sus orígenes evolutivos en el agua son la razón por la cual están bien adaptados a los ambientes tropicales húmedos.

Phytophthora produce esporas mótiles llamadas zoosporas, que nadan hacia los tejidos de la planta. Al llegar a la superficie de las raíces, tronco, hojas, flores o frutos, las zoosporas germinan e infectan los tejidos subyacentes y finalmente les causan el colapso y la pudrición. Un gran número de esporangios se produce en la superficie de los tejidos infectados de la planta, los cuales se propagan a las plantas no infectadas. En condiciones de calor y humedad, la producción y diseminación masiva de esporangios da lugar al rápido desarrollo de enfermedades y epidemias que se originan a partir de solo una pequeña cantidad del inóculo inicial.

El manejo efectivo de las enfermedades causadas por *Phytophthora* requiere de un entendimiento sólido de la biología del patógeno, sus modos de supervivencia y diseminación, la gama de hospederos y el papel de los factores ambientales en el ciclo de la enfermedad. En este trabajo se presenta una visión sistemática de la biología de *Phytophthora*, con ejemplos de enfermedades importantes para destacar los problemas que rodean a la Pudrición del cogollo en la palma de aceite.

Abstract

Phytophthora, meaning plant-destroyer in Greek, is among the most destructive group of plant pathogens globally**,** and *Phytophthora* species are especially troublesome in the wet tropics. The high impact of *Phytophthora* in the tropics is due to a combination of (a) seasonal high rainfall and high humidity; (b) the wide range of host plants and ability of many *Phytophthora* species common in the tropics, such as *P. palmivora, P. capsici* and *P. nicotianae,* to cause disease on different plant parts; (c) the lack of resistance in many perennial host plants; (d) poor nursery practices that distribute infected planting materials; and (e) agronomic practices such as monocultures, drainage and water management, poor sanitation, fertilisation and crop management that favour disease development. The wet tropical areas of the world thus provide an ideal environment for *Phytophthora* species to cause significant damage to crop production.

Phytophthora species are related to brown algae, diatoms and water moulds rather than the true Fungi. Their evolutionary origins in water explains why they are well adapted to wet tropical environments. *Phytophthora* produces motile zoospores that swim towards plant tissue. Upon reaching the surface of roots, bark, leaves, flowers or fruit, zoospores germinate and infect the underlying tissues, eventually causing them to collapse and rot. Large numbers of sporangia are produced on the surface of infected plant tissue, which spread in various ways to uninfected plants. Under warm and humid conditions massive sporangial production and dissemination gives rise to rapid polycyclic disease development and epidemics originating from only a small amount of initial inoculum.

Effective management of *Phytophthora* diseases requires a sound understanding of the biology of the pathogen, its modes of survival and spread, host range, and the role of environmental factors in the disease cycle. We will give a systematic overview of the biology of *Phytophthora*, using important diseases as examples to highlight the issues surrounding bud rot in oil palm.

Phytophthora causa pérdidas devastadoras a los ecosistemas naturales y a muchos cultivos, incluidos los arbóreos tropicales. Las estimaciones de las pérdidas debido a *Phytophthora* en el Sudeste Asiático oscilan entre 5-10% para el coco y la pimienta negra y 15-25% para el caucho, el durián y el cacao, los cítricos y la papa, valoradas en más de 2.300 millones de dólares (Drenth y Sendall, 2004). Las pérdidas anuales mundiales para la industria del cacao se estiman en alrededor de 450.000 toneladas, valoradas en más de 1.000

millones de dólares (www.dropdata.org/cocoa/cocoa_prob.htm#Phytophthora; Drenth y Guest 2004; Guest, 2007).

En esta presentación se revisarán los factores relevantes que impulsan las epidemias por *Phytophthora* en los cultivos arbóreos tropicales, incluidos la biología del patógeno, los factores ambientales y las prácticas agronómicas. Se muestran cómo estos conocimientos pueden emplearse para sugerir estrategias adecuadas para el manejo de las enfermedades.

Biología de *Phytophthora*

Phytophthora es un straminipila, transportada por el agua y relacionada con las algas que contienen clorofila C (Gunderson *et al.,* 1987) del reino Cromista (Beakes, Glockling y Sekimoto, 2012). Aunque muchas especies son transmitidas por el suelo, las especies de *Phytophthora* causan la mayoría de los daños en las partes aéreas de los cultivos arbóreos tropicales, ocasionando tizones foliares, chancros del tronco y pudriciones del cogollo y del fruto.

En las zonas tropicales húmedas *Phytophthora* no necesita sobrevivir a las estaciones frías en ausencia del tejido del huésped. Los tejidos de los huéspedes susceptibles (raíces, frutos, hojas, flores y tronco) están siempre presentes y la infección es posible durante todo el año, con brotes epidémicos estacionales. No obstante, las clamidosporas en los tejidos infectados facilitan la supervivencia durante los periodos secos (Brasier, Griffin y Maddison, 1981), y las malas medidas sanitarias dejan una enorme reserva de inóculo primario para la siguiente temporada de lluvias.

La agricultura de plantación ejerce una presión de selección única que favorece una gama limitada de genotipos con la capacidad de "saltar" al dosel y provocar infecciones parasitarias y ocasionar epidemias. A pesar de la diversidad limitada de patógenos en el dosel, puede haber una amplia diversidad genética en el suelo, donde la infección de las raíces y el crecimiento saprofítico proporcionan las fuentes principales de nutrición para *Phytophthora*, y existe el potencial para la reproducción sexual. Una vez que ocurre el salto del suelo hacia el dosel, la reproducción clonal tiene lugar a un nivel muy alto en presencia de tejidos de plantas huéspedes jóvenes y susceptibles y de condiciones ambientales favorables.

Factores ambientales

Muchos factores contribuyen al gran impacto económico de *Phytophthora* en las regiones tropicales. Las temperaturas cálidas constantes, la nubosidad, los periodos prolongados de alta humedad, las lluvias frecuentes y los fenómenos meteorológicos ciclónicos ocasionales promueven la producción y diseminación de esporangios. En estas condiciones, una sola vaina de cacao infectada puede producir hasta 4 millones de esporangios, cada uno con 30-40 zoosporas infecciosas, en un plazo de cinco días (Medeiros, 1976).

Las prácticas agronómicas exacerban más los problemas de las enfermedades causadas por *Phytophthora.* Los pequeños agricultores tienen tierra cultivable limitada y con frecuencia no tienen más opción que resembrar en suelos infestados con *Phytophthor*a. Debido a la inadecuada higiene en los viveros, el material de siembra usualmente está enfermo antes de la siembra. Las prácticas de vivero comunes, incluidos el uso de suelo proveniente de huertas como sustrato, la colocación de macetas en el suelo, el riego con agua de superficie infestada, el espaciado denso y la no eliminación de las plantas infectadas, todo ello da lugar a plántulas infectadas y a un mal comienzo para el cultivo arbóreo.

Los cultivos de sombra con frecuencia se siembran para proteger el follaje joven y los frutos de la alta intensidad lumínica, pero si se siembran muy densamente o no se podan con regularidad, aumentan la humedad en el dosel. Las siembras densas del cultivo arbóreo también crean condiciones de humedad y exacerban más el problema. Con frecuencia se siembran cultivos arbóreos en zonas con drenaje deficiente o en sitios donde el agua de superficie forma charcos durante las fuertes lluvias, lo que permite que las esporas (esporangios y zoosporas) salpiquen hacia el dosel inferior.

En cultivos como la pimienta negra, los cítricos y el durián, los árboles a veces se siembran en una ligera depresión para facilitar el riego durante la temporada seca. La depresión retiene el agua de riego pero al mismo tiempo el suelo sin vegetación se endurece y la depresión retendrá el agua en la superficie durante la época de lluvias, lo que causa estrés en los árboles y proporciona condiciones ideales para la producción de esporangios, la dispersión de salpicaduras y la liberación de zoosporas.

Ciclos de las enfermedades - *Phytophthora* en el cacao

Para el manejo eficaz de *Phytophthora* en los cultivos arbóreos tropicales, es crucial entender la naturaleza de las epidemias producidas por este patógeno.

Para el manejo eficaz de *Phytophthora* en los cultivos arbóreos tropicales, es crucial entender la naturaleza de las epidemias producidas por este patógeno.

En las siembras de cacao, el comienzo de la temporada de lluvias inicia la producción de inóculo en los chancros del tallo y en los frutos momificados que quedan sin cosechar en el dosel. Durante alta humedad y lluvias abundantes, las clamidosporas germinan para formar esporangios en las superficies expuestas (Gregory y Maddison, 1981). Los propágulos del patógeno se mueven del suelo al dosel a través de las salpicaduras de la lluvia, las hormigas constructoras de carpas, los insectos, los roedores y las prácticas culturales (Gregory y Maddison, 1981; Konam y Guest, 2004).

La salpicadura de lluvia lleva los esporangios y las zoosporas del suelo y de los charcos al dosel. Las zoosporas rápidamente se enquistan y se adhieren a la superficie de la planta y luego germinan e infectan la planta huésped. La salpicadura de la lluvia suele estar correlacionada con la infección de frutos y hojas que están posicionados en la parte baja del dosel, típicamente hasta unos 70 cm sobre el nivel del suelo (Gregory y Maddison, 1981). Una vez que los frutos y las hojas en el dosel están infectados, la enfermedad se expresa típicamente como una decoloración oscura en la superficie, formando una lesión rodeada de tejido vegetal acuoso del cual se producen los esporangios. Las especies de *Phytophthora* dispersas por el aire liberan esporangios caducos que se propagan por el dosel por el viento. (Hunter y Kunimoto, 1974).

Varias especies diferentes de hormigas (por ejemplo *Crematogaster, Iridomyrex* y *Soleopsis*) construyen carpas de lodo infectado con *Phytophthora* cuando suben por los troncos de los árboles (Gregory y Maddison, 1981; McGregor y Moxon, 1985). Los barrenadores de fruto y de estípite producen desechos contaminados con *Phytophthora* que es fácilmente salpicado por la lluvia y transportado por el viento (Konam y Guest, 2004). Se ha reportado una fuerte asociación entre los canales larvales hechos por los picudos de *Panthorhytes* y los chancros en el cacao. Los barrenadores y nematodos también pueden proporcionar puntos de entrada que facilitan la penetración del tronco por *Phytophthora* (Prior y Smith, 1981).

El ciclo de las enfermedades por *Phytophthora* en el cacao ilustra la importancia del material vegetal infectado como fuentes de inóculo primario. Las condiciones ambientales favorables en las zonas tropicales húmedas respaldan la propagación explosiva de inóculo secundario infeccioso que causa epidemias.

Diagnóstico y postulados de Koch – la jaca

El desarrollo de un manejo eficaz debe estar basado en el diagnóstico preciso del patógeno. La reciente aplicación de técnicas basadas en el ADN ha mejorado enormemente nuestra comprensión de la filogenia, y la diversidad del género y el diagnóstico molecular han demostrado ser una ayuda valiosa a los métodos tradicionales para la rápida identificación de *Phytophthora*.

La producción de jaca en Filipinas se ve obstaculizada por las pérdidas debido a un síndrome de decaimiento que afecta a las explotaciones agrícolas, especialmente en la región de Bisayas Orientales (véase artículo de David Guest en esta conferencia). Las pérdidas se agravaron a raíz de un esquema "siembre ahora, pague después" a principios de 2000, alcanzando el 100% en algunas fincas. Si bien los síntomas de decaimiento eran típicos de infección por *Phytophthora*, faltó un diagnóstico concluyente y las medidas de control fueron ineficaces.

El aislamiento cuidadoso, tanto directamente en agar selectivo como usando cebos de pétalos, reveló que, junto con varios hongos, una especie de *Phytophthora* estaba generalmente asociada con los tejidos enfermos (Borines, Daniel y Guest, 2009). Los aislamientos de *Phytophthora* reprodujeron los síntomas de la enfermedad en el tejido hospedero inoculado y el reaislamiento seguido por un diagnóstico morfológico y molecular confirmó el patógeno como *P. Palmivora*, demostrando así los Postulados de Koch.

Basados en este diagnóstico, se desarrollaron una serie de intervenciones de manejo que han demostrado reducir de manera rentable y significativa las pérdidas por enfermedades (Daniel y Guest, 2012).

Manejo integrado

No hay soluciones mágicas cuando se trata de controlar las enfermedades por *Phytophthora*. En su lugar, el manejo de estas enfermedades depende típicamente de una metodología integrada que combina una serie de componentes importantes entre las que se encuentran: (a) material de siembra limpio, (b) preparación del sitio, (c) medidas sanitarias, (d) fungicidas, (e) control biológico y (f) mejoramiento del nivel de resistencia en la planta.

Material de siembra limpio

Las siembras nuevas deben iniciarse con material de siembra libre de patógenos. Los sustratos utilizados en el vivero también deben estar libres de patógenos, ya sea a través de la esterilización o el compostaje (Hoitink y Fahey, 1986). Los esquejes y las semillas deben proceder de árboles libres de enfermedades, sembrarse en sustratos limpios y colocarse por lo menos a 80 cm del suelo para prevenir infecciones provenientes de las salpicaduras de lluvia. Debe implementarse una rigurosa higiene para eliminar el material vegetal infectado del vivero para prevenir infecciones adicionales.

Los fungicidas sistémicos enmascaran la presencia del patógeno y no deben utilizarse en los viveros. Posterior al trasplante de los árboles en el campo, la supresión temporal desaparece y *Phytophthora* continúa colonizando rápidamente las plantas jóvenes (Graham y Timmer, 1994). El uso de fungicidas sistémicos en viveros con prácticas de higiene deficientes es un factor importante en la propagación local y global de muchos patógenos *Phytophthora.*

Preparación del terreno, materia orgánica, apilamiento

Para garantizar su supervivencia, el material de siembra libre de patógenos debe colocarse en un sitio de siembra adecuadamente preparado. El terreno debe estar bien drenado, tanto vertical como horizontalmente, para evitar el encharcamiento y el posterior estrés anaeróbico que permite la proliferación de *Phytophthora* (McDonald, Sutherland y Guest). Idealmente el suelo debe ser drenado a una profundidad de 1,5 metros. El drenaje puede mejorarse mediante la construcción de zanjas o la siembra de los árboles en hileras o camas elevadas.

La creación de materia orgánica del suelo estimula el crecimiento de microbios saprofíticos, y con frecuencia antagonísticos (Aryantha, Cross y Guest, 2000; Hoitink y Fahey 1986; Cook y Baker 1983; Lazarovits 2001). Las coberturas orgánicas y los abonos naturales mejoran el drenaje del suelo y reducen las salpicaduras de lluvia. Una saludable comunidad microbiana del suelo inhibe a *Phytophthora* al desempeñar un papel en la reducción de inóculo primario, y aumenta el

vigor de las plantas para que puedan resistir mejor el ataque de los patógenos.

Medidas sanitarias, eliminar todo el material vegetal y fruto enfermos

Para reducir la carga de inóculo y la presencia de inóculo secundario, por ejemplo en el cacao, es importante cosechar las vainas de cacao frecuentemente y eliminar todas las vainas que muestren señales visibles de enfermedad. Una vez que las vainas de cacao se infectan, toma alrededor de cuatro días para que estén completamente colonizadas por *P. palmivora* y produzcan abundante inóculo. Los frutos y las vainas infectados deben ser eliminados del dosel y enterrados o convertidos en compost, ya que las pilas de fruta en descomposición son caldo de cultivo para los escarabajos voladores que pueden portar *Phytophthora* (Konam y Guest, 2004).

La poda y el manejo de malezas reducen aún más la humedad en el dosel y facilitan las medidas sanitarias.

Fungicidas

Los fungicidas tales como metalaxil, fosfonato y el cobre pueden proporcionar un buen control de *P. palmivora* en el cacao (Guest *et al.*, 1994; Opuku *et al.*, 2004), sin embargo los productos químicos no son ampliamente utilizados en el manejo de las enfermedades por *Phytophthora* en los cultivos arbóreos tropicales. Además del costo, los árboles tienen que fumigarse cuando la presión de la enfermedad es más alta; normalmente durante los periodos de alta precipitación cuando las plantas crecen rápidamente y el dosel es denso. Además, los agricultores con frecuencia usan equipos antiguos y menos eficientes y hay poca cobertura del dosel de la planta en general.

Muchos pequeños agricultores carecen de capacitación o acceso a asesoramiento sobre el uso de plaguicidas, y también pueden carecer de recursos para implementar un manejo eficaz en el uso de agroquímicos. La fumigación de una explotación agrícola tiene un valor limitado cuando las fincas vecinas no son fumigadas, ya que los esporangios de *Phytophthora* se desplazan eficazmente en las salpicaduras de lluvia (Hunter y Kunimoto, 1974; Timmer *et al.*, 2000). Los programas regionales de fumigación como los implementados en las zonas productoras de cacao en Ghana, son más efectivos cuando forman parte de una estrategia global que incluye la capacitación de los agricultores en el manejo integrado de explotaciones agrícolas y cultivos (Abankwa, Aidoo y Osei, 2010).

Control biológico

En la práctica, el control biológico que utiliza aislamientos seleccionados de hiperparásitos como bioplaguicidas no ha tenido éxito para combatir enfermedades por *Phytophthora* de cultivos arbóreos tropicales. Los hiperparásitos tienden a ser más efectivos bajo ambientes controlados en los que pueden diezmar los niveles de inóculo primario. Las epidemias por *Phytophthora* son explosivas durante el tiempo húmedo y están solo brevemente limitadas por los bajos niveles de inóculo primario.

Se han tenido resultados mucho más prometedores cuando se cambian las prácticas agronómicas para estimular los suelos supresores de enfermedades que son ricos en una diversa gama de antagonistas, a la vez que promueven el crecimiento de las raíces. El drenaje mejorado, las aplicaciones de compost y abono natural y el manejo cuidadoso de nutrientes estimulan la actividad microbiana y salud del suelo (Aryantha, Cross y Guest, 2000; Cook y Baker, 1983; Lazarovits 2001).

Resistencia de la planta hospedera

Phytophthora causa pudrición de raíces en muchos cultivos hortícolas, como por ejemplo, el aguacate y los cítricos. En ese caso, la detección de la resistencia se lleva a cabo en los rizomas. Esto permite que las variedades susceptibles con buenos rendimientos y calidades de fruto se produzcan como clones injertados en plántulas o rizomas clonales con un alto nivel de resistencia. Cuando *Phytophthora* causa problemas de enfermedades de transmisión aérea como en el caso del cacao o del durián, debe hacerse hin-

capié en la resistencia en el esqueje. En el cacao, *Phytophthora* afecta a muchas partes de la planta, lo que hace que la detección de la resistencia a las enfermedades sea un reto.

La mayoría de los cultivos hortícolas tienen una base genética estrecha de la cual se han seleccionado los cultivos en el pasado basados en las características de calidad del fruto. Se puede detectar el germoplasma silvestre y se pueden realizar cruces genéticos más amplios, pero tomará una cantidad de tiempo y esfuerzo considerable producir árboles con niveles más altos de resistencia, rendimientos superiores y características de calidad del fruto. Es importante considerar el tiempo requerido para seleccionar el germoplasma, mejorar genéticamente y reemplazar los árboles frutales existentes con nuevas variedades de cultivos arbóreos. Este largo tiempo significa que los productores de estos cultivos necesitan en un grado mucho mayor manejar las enfermedades por *Phytophthora* en sus plantaciones existentes en comparación con los cultivadores que manejan cultivos anuales, quienes pueden explotar más fácilmente los avances en el fitomejoramiento.

Conclusiones

El cultivo comercial de los cultivos arbóreos en las zonas tropicales presenta condiciones ideales para las epidemias destructivas de las enfermedades por *Phytophthora*. Para desarrollar estrategias de manejo efectivas, los investigadores deben entender plenamente los ciclos de las enfermedades y desarrollar prácticas, desde el vivero hasta la explotación agrícola, que prevengan la introducción y el movimiento de los propágulos del patógeno al dosel y al mismo tiempo incrementen la sanidad vegetal y el nivel de resistencia genética en el hospedero para reducir el tamaño y el impacto de las epidemias cuando ellas ocurren.

Agradecimientos

Agradecemos al Centro Australiano para la Investigación Agrícola Internacional por financiar gran parte del trabajo presentado en este documento. También agradecemos a nuestros colaboradores por sus contribuciones, y a Cenipalma por invitarnos a exponer en esta conferencia.

Bibliografía

Abankwa, V.; Aidoo, R.; Osei, R. K. 2010. Socio-economic impact of Government spraying programme on cocoa farmers in Ghana. *J. Sustainable Development in Africa,* 12: 116-126

Aryantha, I. P.; Cross, R.; Guest, D. I. 2000. Suppression of *Phytophthora cinnamomi* in potting mixes amended with uncomposted and composted animal manures. *Phytopathology*, 90: 775-782.

Beakes, G. W.; Glockling, S. L.; Sekimoto, S. 2012. The evolutionary phylogeny of the oomycete "fungi". *Protoplasma,* 249: 3-19.

Borines, L. M.; Daniel, R.; Guest, D. I. 2009. Jackfruit decline in the Philippines. Isolation and pathogenicity of Phytophthora sp. and evaluation of management strategies. Australasian Plant Pathology Society Conference, Newcastle (Australia), 29 septiembre-1 octubre.

Brasier, C. M.; Griffin, M. J.; Maddison, A. C. 1981. The Cocoa Black Pod Phytophthora's. Chapter 2. En: PH Gregory & AC Maddion (eds.) *Epidemiology of Phytophthora on Cocoa in Nigeria*. Kew: CABI.

Cook, J. R.; Baker, K. F. 1983. The nature and practice of biological control of plant pathogens. *American Phytopathological Society*, St. Paul, M. N.

Daniel, R.; Guest, D. I. 2012. Participatory action research to develop disease management recommendations for the durian and jackfruit industries in the Philippines. Final Report, Improved domestic profitability and export competitiveness of selected fruit value chains in the southern Philippines. Component 2 – Integrated management of Phytophthora diseases of durian and jackfruit in the southern Philippines. Canberra: Aciar.

Drenth, A.; Guest, D. I. 2004. Phytophthora in the tropics. En: Drenth, A. y Guest, D. I. (eds.), *Diversity and Management of Phytophthora in Southeast Asia*. Aciar Monograph 114. Canberra: Aciar.

Drenth, A.; Sendall, B. 2004. Economic impact of Phytophthora diseases in Southeast Asia. En: Drenth, A., Guest, D. I. (eds.), *Diversity and Management of Phytophthora in Southeast Asia*. Aciar Monograph 114, Canberra: Aciar.

Graham, J. H.; Timmer, L. W. 1994. *Phytophthora diseases of citrus*. Florida Cooperative Extension Service, Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida. [Disponible en: http://edis.ifas.ufl.edu.SL 127].

Gregory, P. H.; Maddison, A. C. (eds). 1981. *Epidemiology of Phytophthora on Cocoa in Nigeria*. Commonwealth Mycol. Inst. Kew. Phytopathol. Pap (25).

Guest, D. I.; Anderson, R. D.; Phillips, D. A.; Foard, H. J.; Worboys, S.; Middleton, R. M. 1994. Long-term control of *Phytophthora* diseases of cocoa using trunk-injected phosphonate. *Plant Pathology,* 43: 479-492.

Guest, D. I. 2007. Black pod: Diverse pathogens and the greatest global impact on cocoa yield. *Phytopathology,* 97: 1650-1653

Gunderson, J. H.; Elwood, H.; Ingold, A.; Kindle, K.; Sogin, M. L. 1987. Phylogenetic relationships between chlorophytes, chrysophytes, and oomycetes. *Proceedings National Academy of Science USA,* 84: 5823-5827.

Hoitink, H. A. J; Fahy, P. C. 1986. Basis for the control of soilborne plant pathogens with composts. *Annual Review of Phytopathology,* 24: 93-114.

Hunter, J. E.; Kunimoto, R. K. 1974. Dispersal of *Phytophthora palmivora* sporangia by wind-blown rain. *Phytopathology,* 64: 202-206.

Konam, J. K.; Guest, D. I. 2002. Leaf litter mulch reduces the survival of *Phytophthora palmivora* under cocoa trees in Papua New Guinea. *Australasian Plant Pathology,* 31: 381-383.

Konam, J. K.; Guest, D. I. 2004. Role of flying beetles (Coleoptera: Scolytidae and Nitidulae) in the spread of Phytophthora pod rot of cocoa in Papua New Guinea. *Australasian Plant Pathology,* 33: 55-59.

Lazarovits, G. 2001. Management of soil-borne plant pathogens with organic soil amendments: a disease control strategy salvaged from the past. *Canadian Journal of Plant Pathology,* 23: 1-7.

McDonald, K. L.; Sutherland, M. W.; Guest, D. I. 2002. Temporary hypoxia suppresses the oxidative burst and subsequent hypersensitive cell death in cells of tobacco and soybean challenged with zoospores of incompatible isolates of Phytophthora species. *Physiological and Molecular Plant Pathology,* 61: 133-140.

McGregor, A. J.; Moxon, J. E. 1985. Potential for biological control of tent-building species of ants associated with *Phytophthora palmivora* pod rot of cocoa in Papua New Guinea. *Annals of Applied Biology,* 107: 271-277.

Medeiros, A. G. 1976. *Sporulation of Phytophthora palmivora (Butl.) Butl. in relation to epidemiology and chemical control of cacao black pod disease*. Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira (Ceplac), Centro de Pesquisas do Cacao (Brasil).

Opuku, I. Y.; Akrofi, A. Y.; Holderness, M.; Holmes, K. A. 2004. Phosphonic acid: an alternative approach to the control of black pod disease of cocoa caused by *P. megakarya*. En: *Proceedings of the 4th Incoped Seminar Dealing with Pressing Crop Protection Problems*. Accra (Gana): 19-21 octubre, 2003.

Prior C.; Smith E. C. S. 1981. Association of *Phytophthora palmivora* bark canker and insect damage in cocoa in Papua New Guinea. *Annals of Applied Biology,* 97: 27-30

Timmer, L. W.; Zitko, S. E.; Gottwald, T. R.; Graham, J. H. 2000. Phytophthora brown rot of citrus: temperature and moisture effects on infection, sporangium production, and dispersal. *Plant Disease,* 84: 157-163.