

Phytophthora sp. es el responsable de las lesiones iniciales de la Pudrición del cogollo (PC) de la Palma de aceite en Colombia

Phytophthora sp. Is responsible for Bud Rot in Oil Palm in Colombia

AUTORES

Greicy A. Sarria;
Gabriel A. Torres;
Héctor A. Aya;
Josué G. Ariza;
Jessica Rodríguez;
Diana C. Vélez;
Francia Varón;
Gerardo Martínez

Programa de Investigación de la Pudrición del cogollo. Corporación Centro de Investigación en Palma de Aceite (Cenipalma).
Calle 20A N° 45A - 30, piso 4°.
A. A.: 252171, Bogotá, Colombia.
gerardom@cenipalma.org

Palabras CLAVE

Phytophthora, Lesiones iniciales, Pudrición del cogollo, PC, Palma de aceite.
Phytophthora, Initial lesions, Bud rot, PC, Oil palm.

Recibido: 1° septiembre 2008
Aceptado: 18 septiembre 2008

Resumen

En las investigaciones adelantadas para identificar el o los microorganismos responsables de la Pudrición del cogollo (PC) de la Palma de aceite en Colombia, se aislaron, cultivaron, purificaron e inocularon muchos microorganismos asociados con las lesiones en las palmas enfermas y la mayoría fueron descartados por no ser responsables de iniciar la enfermedad. Se concentraron todos los esfuerzos en las estructuras de resistencia similares a las de los oomicetos, que se venían observando en el cogollo en estados muy tempranos de la infección, en el frente de avance de la pudrición hacia la zona meristemática. El oomiceto fue aislado utilizando diferentes frutos como trampa y luego purificado e incrementado en diferentes medios de cultivo. Se lograron reproducir los síntomas de la enfermedad mediante inoculaciones en palmas de vivero y en flecha desprendida y se realsó el oomycete inoculado. El proceso de caracterización morfológica del responsable tanto *in vivo*, en lesiones tempranas de la enfermedad, como *in vitro* con aislamientos purificados en medio de cultivo, permitió confirmar que las oosporas, las clamidosporas, el micelio cenocítico y los esporangios observados en el microorganismo responsable de la PC, lo identifican como un miembro del género *Phytophthora*.

Summary

In the research activities oriented toward the identification of the microorganism responsible for bud rot (PC, for its name in Spanish), of the oil palm in Colombia, there were isolated, purified and used in pathogenicity tests, the wide range of microorganisms associated with the lesions in the diseased palms. After the corresponding observations,



it was possible to discard many of them, as the responsible to initiate the disease and finally concentrate all the efforts in the resistance structures similar to the ones of the oomicetos, that were observed in the bud, in the early stages of infection, in the advance zone of the rotting process toward the meristematic area. The oomycete was isolated using different fruits as bites and then purified and multiplied in different culture media. It was possible to reproduce the symptoms of the disease, when nursery oil palms or detached immature spear tissue were inoculated and to reisolate it from the new lesions. The process of morphological characterization of the responsible *in live*, in the early lesions of the disease, and *in vitro* in culture media with purified isolates, confirmed that the pathogen responsible for the PC, is a member of the genus *Phytophthora*, due to the characteristic oospores, chlamydospores, the cenocytic mycelium and the sporangia observed.



Introducción

La producción de Palma de aceite ha venido creciendo de manera significativa en los últimos años a nivel mundial y, en el caso de Latinoamérica, Colombia ha tomado el liderazgo con cerca de 350.000 hectáreas sembradas y un potencial de área apta para el cultivo que supera los 3'000.000 de hectáreas (Mesa, J. Discurso de instalación de la Reunión Gremial, Tumaco, abril de 2008).

Entre los factores que limitan el desarrollo de la actividad palmera en el país se presentan distintas enfermedades asociadas al cultivo y, entre ellas, sobresale la Pudrición del cogollo (PC).

Uno de los casos más conocidos de la PC en Colombia fue el de la plantación La Arenosa, de Coldesa S.A., en Urabá, en la zona limítrofe entre Colombia y Panamá, en la década de 1960 (Franqueville, 2001, 2003; De Rojas y Ruíz, 1972; Gómez *et al.*, 1995; Ochoa, 1974; y Sánchez y Manzano, 1969, citados por Ochoa y Bustamante, 1979), pero existen noticias de una situación similar en las plantaciones del Bajo Calima (Valle del Cauca), en la misma época.

Se tienen registros de una enfermedad con características similares, más no necesariamente idénticas, en cultivos de la zona amazónica del Ecuador. Por los síntomas descritos, la PC ha sido la responsable de la desaparición de cultivos en Brasil, Surinam y Panamá, así como de la afectación en diferentes grados de severidad de cultivos en Colombia, Costa Rica, Nicaragua, Perú y Venezuela (Damatta, 1956, citado por van Hoof y Seinhorst, 1962; Franqueville, 2001, 2003; Gómez *et al.*, 1995; Malagutti, 1953, citado por van Hoof y

Seinhorst, 1962; Ochoa y Bustamante, 1979; Torres y Martínez, 2007; van Hoof y Seinhorst, 1962).

Además, al revisar la literatura sobre las enfermedades de la Palma de aceite en otros continentes, se encuentra que la Pudrición del cogollo tiene una distribución más amplia en el tiempo y en el espacio (Bunting *et al.*, 1934 y Bull y Robertson, 1959, citados por Duff, 1963; Donkersloot, 1955, citado por van Hoof y Seinhorst, 1962; Kowachich, 1952, citado por Duff, 1963; Wakefield, 1920, citado por Duff, 1963; Turner, 1970, citado por De Rojas y Ruíz, 1972, y Turner, 1981).

En la Zona Oriental colombiana, la PC se presentó con características epidémicas al final de la década de 1980 y principios de 1990, creando gran alarma entre los productores; pero, finalmente, se observó la recuperación espontánea de algunas palmas. Situación que se aprovechó para incentivar las investigaciones de Cenipalma relacionadas con los factores predisponentes (desbalance de nutrientes, problemas de drenaje interno y externo de los suelos) y el debilitamiento de la hipótesis del origen biótico de la enfermedad (Gómez *et al.*, 1995; Munévar y Acosta, 2002; Torres y Martínez, 2007).

En el caso de la PC en Tumaco, donde se conoce desde la década de 1970, por más de 30 años se mantuvo con incidencias por debajo del 1%, con la práctica de erradicación temprana de palmas enfermas y tratamiento con insecticidas y fungicidas a la palma afectada así como a las vecinas (Jiménez, 1991; E. Mena, 2008 [comunicación personal]). Esta práctica se discontinuó y se asumió que la enfermedad



se podría manejar de igual forma que en los Llanos Orientales; como consecuencia de esta decisión, los casos de PC se incrementaron paulatinamente hasta adquirir características epidémicas en los años 2005-2006. Con el fin de conservar la cultura palmera en Tumaco, se está promoviendo la erradicación de las áreas más afectadas y la renovación con materiales resistentes a la enfermedad, así como el diagnóstico temprano y el tratamiento de las palmas en zonas de baja incidencia (Sarria *et al.*, 2008; Torres *et al.*, 2008a, b, c).

Igualmente, a raíz del incremento de la PC no sólo en Tumaco, sino también en las otras zonas palmeras de Colombia, Cenipalma ha conformado un grupo interdisciplinario para intensificar los estudios sobre la etiología real de la enfermedad y la evaluación de nuevas opciones de manejo y control (Martínez, 2008; Martínez *et al.*, 2008a, b; Sarria *et al.*, 2008; Torres y Martínez, 2007; Torres *et al.*, 2008a, b, c).

Actualmente en algunas regiones de Colombia la enfermedad se está presentando de manera muy temprana en palmas de vivero, permitiendo que muchas plantas consideradas sanas sean llevadas al campo, diseminando más rápidamente la infección e incrementando la incidencia. En Tumaco, por ejemplo, varias plantaciones llegaron a niveles del 100% de palmas enfermas (Martínez, 2008; Torres y Martínez, 2007).

Los trabajos adelantados por el grupo del Plan de Choque PC – Cenipalma 2007 permitieron detectar procesos tempranos de infección, caracterizados por lesiones muy pequeñas, siendo actualmente estos síntomas una herramienta adicional para la selección de material sano en condiciones de vivero y para el manejo de la enfermedad (Martínez y Torres, 2007; Martínez, 2008, Martínez *et al.*, 2008a, b; Torres y Martínez, 2007, y Torres *et al.*, 2008a, b, c).

Los resultados de las investigaciones realizadas por Cenipalma entre los años 1991 y 2006 sugirieron que, a pesar de encontrarse una diversidad de microorganismos posiblemente patógenos, el responsable de la enfermedad era el hongo *Thielaviopsis paradoxa*, existiendo evidencias de un comportamiento diferente entre aislamientos, con distintos grados de virulencia (Nieto, 1996; Nieto *et al.*, 1996; Sánchez *et al.*, 1999).

En estudios previos de agentes causales de PC en diferentes especies de palmas, además de *T. paradoxa* se han identificado otros microorganismos como *Fusarium*, *Phytophthora*, *Pythium* y bacterias del género *Erwinia* (Ayala *et al.*, 2000; Franqueville, 2001, 2003; De Rojas y Ruíz, 1972; Garofalo y Mc-Millan, 1999; Genty *et al.*, 1978; Nieto, 1996; Nieto *et al.*, 1996; Ochoa y Bustamante, 1979; Sánchez *et al.*, 1999; Turner, 1981), pero su patogenicidad no ha sido plenamente comprobada.

Teniendo en cuenta que en los últimos años la PC se ha incrementado exponencialmente en diferentes zonas donde se cultiva la Palma de aceite y que no se conocía con certeza el agente causal primario, el grupo de investigación en fitopatología de Cenipalma ha aunado esfuerzos para aislar e identificar el agente causal de la PC en Colombia, realizar las pruebas de patogenicidad respectivas para reproducir la enfermedad en condiciones controladas y, además, conocer algunos signos que ayuden al diagnóstico de la misma.

Metodología

Se visitaron plantaciones en las zonas palmeras Oriental, Occidental y Central de Colombia, para tomar muestras de plantas afectadas con la PC, en diferentes estados de desarrollo. Para obtener el tejido afectado se procedió a la inspección de palmas de diferentes edades, buscando las lesiones visuales en la flecha, de acuerdo con la Escala de Severidad desarrollada en Tumaco (Martínez, 2008a; Martínez y Torres, 2008, y Martínez *et al.*, 2008a, b) y al proceso de disección de palmas en grados de severidad dos y tres para ubicar la zona de avance de la infección, alejándose de áreas más deterioradas, con el fin de disminuir la presencia de microorganismos secundarios (Sarria *et al.*, 2008). El tejido seleccionado fue conservado en Tween 20 para evitar su oxidación. Las muestras se identificaron y transportaron refrigeradas hasta el laboratorio de Cenipalma en Tumaco, para el caso de la Zona Occidental, y al Palmar de La Vizcaína, en Barrancabermeja, para las de la Zona Central y Oriental.

Con una parte de las muestras de tejido enfermo se realizaron siembras en diferentes medios de cultivo recomendados para oomicetos tales como agar avena

(AAv), agar avena más antibiótico, agar agua (AA), PDA + zanahoria, Jugo de vegetales (V8) entre otros (Agrios, 2005; Barnet y Hunter, 1998; Drenth y Guest, 2004; Gallegly y Hong, 2008; Jeffers, 2006; Schaad *et al.*, 2000). De igual manera para facilitar el aislamiento y esporulación se usaron trampas con frutos como papaya, cacao, pera, manzana, naranja, pimentón entre otros y sustratos como sucrosa, glucosa, lactosa, extracto de malta y suelo (Erwin y Ribeiro, 1996). Una vez evidenciadas las colonias del oomiceto se procedió a su purificación y conservación en los respectivos medios, para realizar las pruebas de patogenicidad que permitieran identificar su compromiso en el desarrollo de la enfermedad (Sarria *et al.*, 2008).

Los aislamientos obtenidos fueron identificados morfológicamente en el microscopio compuesto y se procedió a seleccionar aquellos con micelio cenocítico y que presentaran estructuras similares a las de los oomicetos.

Otra parte de la muestra fue empleada para adelantar procesos de decoloración y tinción, con el fin de buscar estructuras que pudieran ayudar en el diagnóstico del microorganismo responsable de promover el desarrollo de la PC. Cada una de las muestras

fue observada en el microscopio compuesto para la identificación de los signos y estructuras de resistencia producidas por los oomicetos en los hospederos susceptibles (Agrios, 2005).

También se utilizó tejido de flechas en estados avanzados de infección, sometido a un proceso de secado al aire y posteriormente pulverizado con la ayuda de un molino de carne, metodología empleada por Sarria en la detección de otros oomicetos (datos no publicados). Sobre el material obtenido en el proceso descrito se adelantó la verificación de la presencia de estructuras de resistencia de microorganismos capaces de sobrevivir en residuos de la palma.

Los aislamientos de los oomicetos, el tejido fresco y deshidratado con estructuras de resistencia fueron utilizados para realizar las pruebas de patogenicidad en palmas de vivero, flechas desprendidas y plántulas crecidas en laboratorio. Los métodos de inoculación fueron punción, suspensión e inyección (Sarria *et al.*, 2008) (Figura 1).

Resultados y discusión

En los estados tempranos de las investigaciones realizadas por Cenipalma, se encontró una amplia



Figura 1. Ejemplo de algunos de los métodos de inoculación utilizados para algunas de las pruebas de patogenicidad. Izquierda: palillo impregnado con el microorganismo e insertado en la base de la flecha más joven. Derecha: inoculación por inyección.



gama de microorganismos presentes en los tejidos afectados como ha sido frecuente en todos los trabajos previos de búsqueda del responsable de la PC, en las diferentes regiones palmeras en donde se presenta la enfermedad (Duff, 1963; Gómez *et al.*, 1995; Nieto, 1996; Nieto *et al.*, 1996; Ochoa y Bustamante, 1979; Sánchez *et al.*, 1999; Sarria *et al.*, 2008, Turner, 1981).

En las inoculaciones realizadas con estos microorganismos no se observó progreso de las lesiones alrededor del sitio de inoculación, sin embargo, alguno veces se presentó clorosis y necrosis del tejido, que se asemejaron más al daño mecánico que sufrieron los folíolos por la punción o el raspado, y no al resultado de un proceso de infección (Sarria *et al.*, 2008).

Estos resultados confirman el comportamiento de algunos de los microorganismos evaluados como oportunistas y no necesariamente como responsables de los síntomas iniciales de la PC (Sarria *et al.*, 2008; Torres *et al.*, 2008c).

A medida que los resultados de las investigaciones fueron mostrando que el inicio de la infección, inducido por el microorganismo responsable de la PC, comenzaba en los tejidos en proceso de maduración, de las flechas jóvenes, los aislamientos y las observaciones se fueron concentrando precisamente en estos sitios, en los cuales se encontraba la zona de transición entre el tejido lesionado y el aparentemente sano, más cercano al área meristemática.

Precisamente del tejido ubicado en esta zona de transición se obtuvieron los aislamientos de los oomicetos que posteriormente fueron inoculados para comprobar su patogenicidad.

Los oomicetos se aislaron principalmente en medio de cultivo agar avena más antibióticos y el uso de trampas siendo los frutos de cacao, papaya, pera y manzana los que facilitaron el proceso (Figura 2).

En las observaciones microscópicas del tejido afectado, decolorado y en algunos casos teñido, se encontraron estructuras globosas de doble pared, similares a las producidas por algunos oomicetos del reino Cromista (Figura 3.), como las observadas en otras especies vegetales cuando son atacadas por patógenos pertenecientes a este reino (Agrios, 2005; Drenth y Guest, 2004; Gallegly y Hong, 2008; Jeffers, 2006).

Durante el desarrollo de este trabajo se evaluaron 69 muestras de tejido enfermo tanto de plantas de vivero como de plantas adultas, en diferentes edades, procedentes de cultivos de Palma de aceite ubicados en las zonas palmeras de Colombia, como la Occidental, donde la enfermedad está causando una epidemia severa, la Oriental donde algunas de las palmas tienen recuperación espontánea y la Central, con una incidencia de la PC relativamente baja (< 2,0 %), encontrándose en 54 de ellas (78%) estas estructuras de resistencia, en los sitios donde apenas comenzaba a ser evidente la presencia de un proceso de daño en los tejidos más tiernos (Tabla 1). Este sitio ha sido considerado como el frente de avance de la enfermedad.

Al realizar pruebas de patogenicidad con las estructuras aisladas directamente de tejido enfermo fresco o deshidratado y con el micelio del microorganismo aislado y purificado, tanto en plantas de vivero como en tejidos de flechas inmaduras, se logró la reproducción de los síntomas característicos de la enfermedad, descritos por Martínez y Torres (2008), Torres y Martínez (2007), cuatro días después de la inoculación (Figura 4), observándose destrucción de la lamina foliar, permaneciendo sólo el tejido correspondiente a las nervaduras. La enfermedad evolucionó produciendo deshidratación en el sitio de inoculación de la lámina foliar y avance hacia los folíolos vecinos (Figura 5).

En la flecha inmadura desprendida, inoculada directamente con los propágulos provenientes de tejido enfermo, se obtuvo pudrición húmeda similar a la que se observa en la zona del cogollo en estados tempranos de la PC (Figura 6).

Características del microorganismo aislado e inoculado

Del tejido afectado se aisló y subcultivó un microorganismo que desarrolló, una vez purificado, un micelio cenocítico (no septado), de color blanco y de crecimiento deprimido, en medio de cultivo agar avena (Figura 7) con presencia de estructuras de resistencia (Figura 8) y esporangios (Figura 9) similares a los producidos por especies del género *Phytophthora*, según se puede apreciar en los documentos publicados sobre él (Jeffers, 2006; Drenth y Guest, 2004; Gallegly y Hong, 2008).

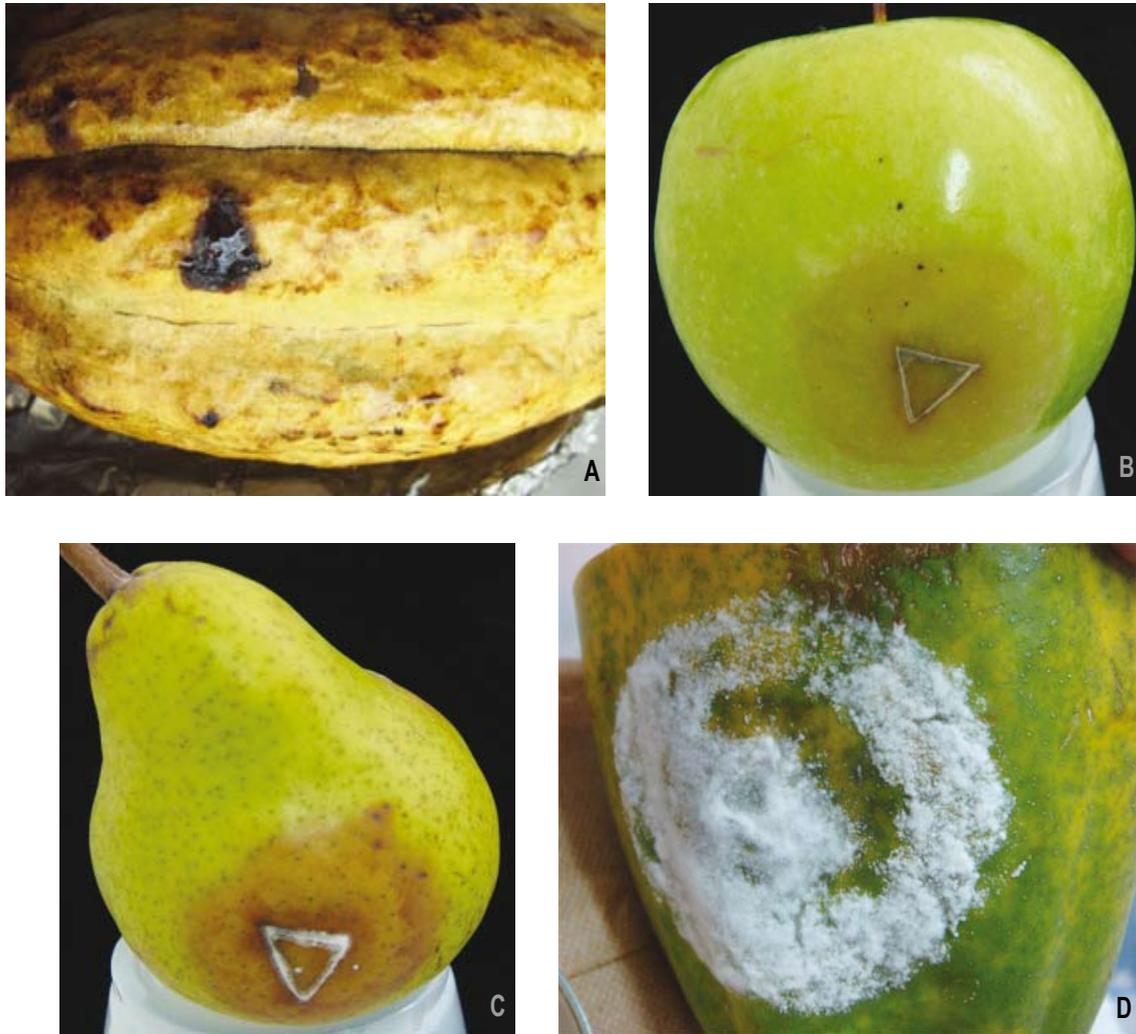


Figura 2. Frutos usados como trampa para el aislamiento de los oomicetos. A. Cacao; B. Manzana; C. Pera; D. Papaya.

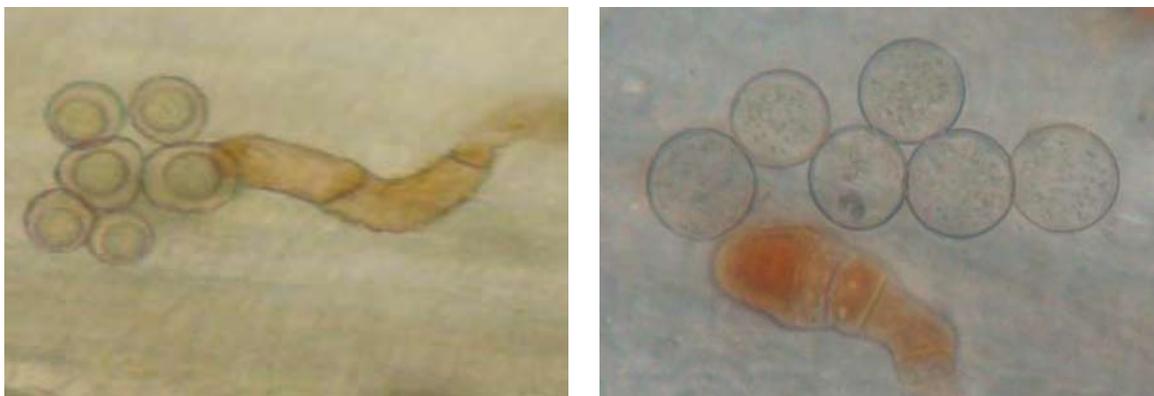


Figura 3. Estructuras de resistencia similares a las producidas por los oomicetos, en tejido afectado por la PC de la Palma de aceite.



Tabla 1. Presencia de estructuras de resistencia similares a las producidas por algunos oomicetos en tejido de Palma de aceite afectado con la PC

Número de muestras	Zona	Edad (años)	Grado de severidad
3	Occidental	Vivero	3
4	Occidental	Vivero	4
5	Occidental	Vivero	2
3	Occidental	Espontánea	3
3	Occidental	1	2
3	Central	3	2 y 3
8	Central	30	4 y 5
3	Central	1	3
5	Central	30	5
4	Central	1	2
5	Central	Vivero	4 y 5
1	Central	1	3
2	Central	Vivero	5
2	Central	1,5	3 y 4
3	Oriental	Vivero	3
1	Oriental	2	3

Los sustratos a base de suelo y glucosa favorecieron la formación de clamidosporas o estructuras de resistencia en los tejidos afectados por PC. Por otro lado, con la utilización de frutos como papaya, pera,

manzana y pimentón, entre otros, como trampa para promover la esporulación y formación de esporangios, se encontraron diferencias en la respuesta en cada una de las especies utilizadas. En pera y papaya, por ejemplo, se observó mayor número de esporangios (Figura 10).

La asociación de la *Phytophthora* con la PC se ha mencionado desde las primeras investigaciones sobre esta enfermedad (Reiking, 1928, citado por Franqueville, 2001, 2003; Ghesquière, 1935; Bachy, 1954; Kovachich, 1962, citado por Duff, 1963; Quillec, 1983, citado por Franqueville, 2001, 2003).

Ashby (1920) (citado por Steer y Coates-Beckford, 1991) registró casos de PC de los cocoteros en Jamaica, asociados con especies de *Phytophthora*; y Garofalo y McMillan (1999) asociaron a *Phytophthora palmivora* con la PC de 32 especies de palmas en el sur de la Florida y además mencionaron otras especies de plantas que también son susceptibles a este patógeno.

En la literatura revisada no se encontró trabajo alguno en el cual se estableciera el sitio de inicio de la PC, el aislamiento en cultivo puro del organismo responsable de ella y la reproducción de los síntomas en inoculación sobre material susceptible, así como el reaislamiento en los tejidos inoculados, lo cual sí

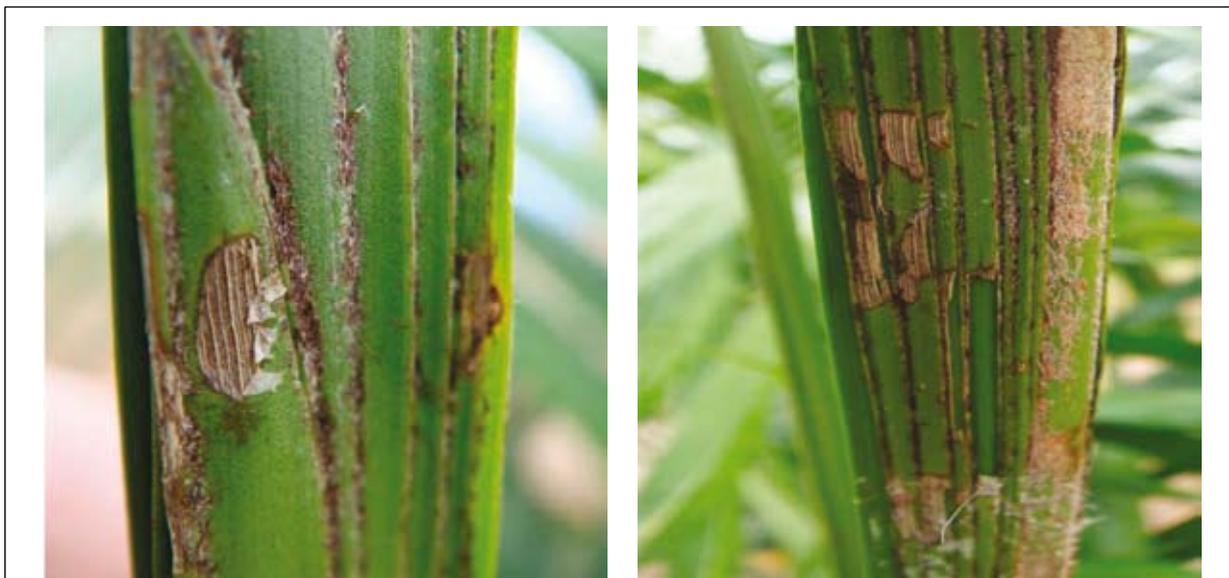


Figura 4. Síntomas de la PC en plantas de vivero, inducidos al realizar inoculaciones con las estructuras de resistencia y el micelio del microorganismo aislado de tejido enfermo. Se observa destrucción de la lámina foliar, permaneciendo sólo el tejido correspondiente a las nervaduras.



Figura 5. Evolución de los síntomas de PC en plantas de vivero inoculadas con *Phytophthora* sp. Después del desarrollo de los síntomas iniciales en el sitio de la inoculación, cuando las condiciones ambientales son favorables para el desarrollo de la enfermedad, se presentan estos síntomas en las flechas que se desarrollan posteriormente.



Figura 6. Flecha inmadura desprendida, inoculada directamente con los propágulos provenientes de tejido enfermo. Obsérvese la descomposición húmeda similar a la de la PC.

se logró en esta investigación. Tampoco se menciona la presencia de estructuras de resistencia en los tejidos enfermos.

Este es el primer caso en el cual, después de un proceso metódico de investigación, se dieron los pasos necesarios para ir descartando dentro de la amplia gama de microorganismos asociados con la PC, aquellos oportunistas que llegaban para aprovecharse de la degradación del tejido y, finalmente, establecer que *Phytophthora* sp., es el responsable de las lesiones iniciales de la PC de la Palma de aceite en Colombia, logrando aislarlo, purificarlo, inocularlo y recuperarlo nuevamente de las lesiones producidas durante la pruebas de patogenicidad (Figura 11).

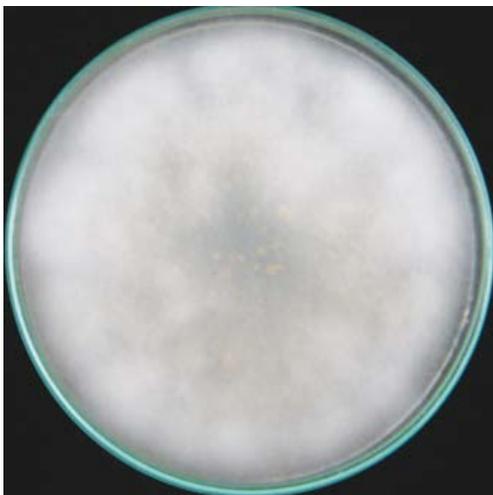


Figura 7. Aspecto del desarrollo del aislamiento en agar avena (izquierda) y la apariencia del micelio cenocítico (derecha), característico de los oomicetos, obtenido a partir de tejido afectado por la PC.



Figura 8. Presencia de estructuras de resistencia similares a las producidas por *Phytophthora* sp. en el medio agar avena.



Figura 9. Esporangio obtenido en el medio de cultivo con el microorganismo aislado y purificado a partir de lesiones tempranas de la PC. Esta es una estructura característica de la *Phytophthora* sp.



Figura 10. Esporangios papilados desarrollados en fruto de pera utilizado como trampa para la esporulación de *Phytophthora* sp.

Conclusiones

- La reproducción de síntomas similares a los iniciales de la PC, y evolución de los mismos en palmas de vivero inoculadas con suspensión de clamidosporas y micelio de *Phytophthora* sp., permite asociar este microorganismo con la PC de la Palma de aceite en Colombia.
- Las estructuras de resistencia observadas en las zonas de avance de la PC, en el cogollo de palmas afectadas por la enfermedad, similares a las producidas por los oomicetos, podrían ser una herramienta útil para su diagnóstico y permitirían diferenciar a la PC de otras enfermedades presentes en la Palma de aceite.
- Las estructuras micelio cenocítico, oosporas, clamidosporas y esporangios observadas en el microorganismo proveniente de palmas afectadas por la PC, aislado en medio de cultivo, y cuya patogenicidad

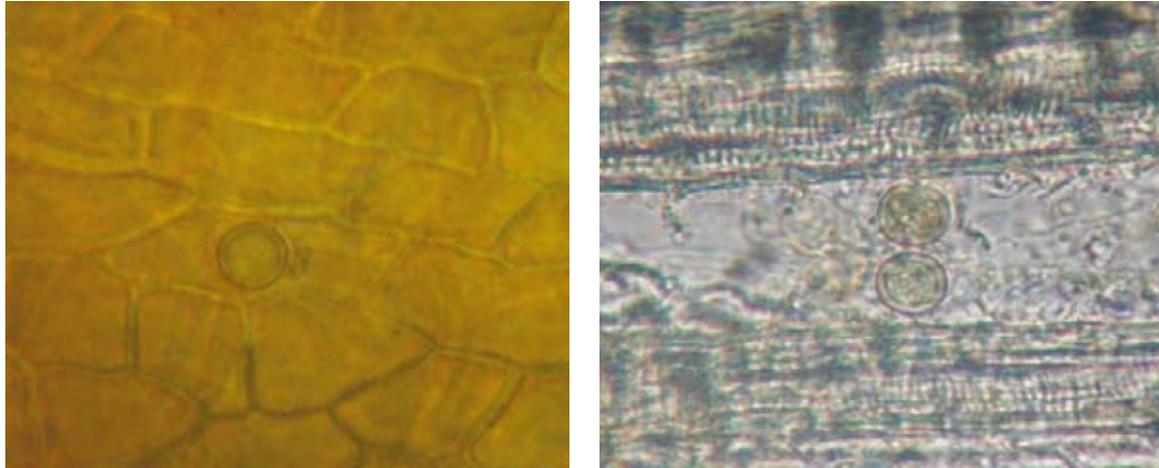


Figura 11. Estructuras de resistencia encontradas en las lesiones desarrolladas como resultado de la inoculación con *Phytophthora* sp. La fotografía de la izquierda es de tejido sin decolorar, y la de la derecha, de tejido decolorado.

ha sido comprobada en palmas de vivero, corresponde a los individuos pertenecientes al género *Phytophthora*.

Agradecimientos

Los autores agradecen especialmente a los doctores José Ignacio Sanz Scovino, Director Ejecutivo de Cenipalma, y a Hernán Mauricio Romero, Director de la División de Agronomía de Cenipalma, por su confianza y apoyo permanente; al Fondo de

Fomento Palmero, a Fedepalma; a Essiober Mena, de Palmar Santa Elena; a Julio César Avendaño, de Astorga S.A.; a Harold Blum, de Central Manigua; a Julio Erazo, de Palmas La Miranda; a Joaquín Palau, de Palmas de Tumaco; a Jorge Corredor, de Palmeiras; a Jorge Cabra, de Palmas Monterrey; a Tito Eduardo Salcedo, de Palmas Oleaginosas Bucarelia; a León Darío Uribe, de Oleaginosas Las Brisas, y a todos los funcionarios y plantaciones, quienes de alguna forma han contribuido al desarrollo de esta investigación.



Bibliografía

- Agrios, G. N. 2005. Plant Pathology 5th ed. Elsevier Academia Press. Oxford 922 p.
- Ayala, L.; Coffey, M. D.; Gómez, P. L. 2000. Caracterización morfológica de aislamientos Phytiaceos obtenidos de palmas (*Elaeis guineensis* Jacq.) afectadas por Pudrición del cogollo. Ceniavances, Colombia. N° 74. 4 p.
- Barnett, H. L.; Hunter, B. B. 1998. Illustrated Genera of Imperfect Fungi. 4th ed. APS Press, St Paul, Minnesota. 218 p.
- Drenth, A.; Guest, D. I., 2004. Diversity and management of *Phytophthora* in Southeast Asia. ACIAR Monograph N° 114. Melbourne. 238 p.
- Duff, A. D. S. 1963. The Bud rot little leaf disease of the oil palm. J. W. African Institute. Oil palm research. 4(14): 176-190.
- De Rojas P. E.; Ruiz B. E. 1972. Investigaciones sobre la Pudrición del cogollo-Pudrición de la flecha de la Palma africana de la plantación La Arenosa, de Coldsas S.A. (Turbo) (Departamento de Antioquia). Informe Mimeografiado. 131 p.
- Erwin, D.C. & Ribeiro, O. K. 1996. *Phytophthora* Diseases Worldwide. APS Press. The American Phytopathological Society. St. Paul, Minnesota. 562 p.
- Franqueville, H. de. 2001. La Pudrición del cogollo de la palma aceitera en América Latina. Revisión preliminar de hechos y logros alcanzados. Cirad. 35 p.
- Franqueville, H. de. 2003. Oil palm bud rot in Latin America. Expl Agric. 39: 225-240. Cambridge University Press. United Kingdom.
- Gallegly, M. E.; Hong, C. 2008. *Phytophthora*: identifying species by morphology and DNA fingerprints. APS Press. St Paul, Minnesota. 158 p.
- Garofalo, J. F.; McMillan, R. T. 1999. *Phytophthora* bud rot of palms in South Florida. Fact Sheet N° 27, Cooperative Extension Service, IFAS, University of Florida. 2 p.
- Genty, Ph.; Desmier de Chenon, R.; Morin, J. P. 1978. Las plagas de la palma aceitera en América Latina. Oleagineux (Francia) 33 (7): 326-420.



- Gómez C., P. L.; Acosta G., A.; Guevara L., A.; Nieto P., L. E. 1995. Pudrición de cogollo en Colombia: Importancia, investigación y posibilidades de manejo. Estado actual de la investigación sobre la Pudrición de cogollo. Revista Palmas, Colombia. Número especial (16): 198-206.
- Jeffers, S. N. 2006. Identifying Species of *Phytophthora* - Department of Entomology, Soils & Plant Sciences Clemson University-Clemson, SC. 8 p.
- Jiménez O., O. D. 1991. Pudrición del cogollo en la Palma aceitera en la Región de Tumaco-Colombia. Revista Palmas, Colombia. 12(2): 45-48.
- Martínez, G. 2008. Avances en la solución de la Pudrición del cogollo de la Palma de aceite en Colombia. Revista Palmas, Colombia. 29 (2): 53-64.
- Martínez, G.; Torres, G. A. 2007. Presencia de la Pudrición del cogollo de la Palma de aceite (PC) en plantas de vivero. Revista Palmas, Colombia. 28 (4): 13-20.
- Martínez, G.; Torres, G. A. 2008. Escala de severidad de la Palma de aceite. Folleto divulgativo. Cenipalma, Colombia. 12 p.
- Martínez, G.; Sarria, G. A.; Torres, G. A.; Aya, H. A.; Ariza, J. G.; Rodríguez, J.; Vélez, D. C.; Varón, F.; Romero, H. M.; Sanz, H. M. 2008.a. *Phytophthora* sp. es el responsable de las lesiones iniciales de la Pudrición del cogollo de la Palma de aceite en Colombia. En Memorias de la VIII Reunión Técnica Nacional de Palma de aceite. Compensar, 22 - 24 de septiembre, Bogotá.
- Martínez, G.; Varón, F.; Sarria, G. A.; Torres, G. A.; Aya, H. A.; Ariza, J. G.; Salcedo, S.; Morales, L. 2008b. Opciones para el manejo de la Pudrición del cogollo de la Palma de aceite en áreas de baja incidencia de la enfermedad. En Memorias de la VIII Reunión Técnica Nacional de Palma de aceite. Compensar, 22 - 24 de septiembre, Bogotá.
- Munévar, F.; Acosta, A. 2002. Recomendaciones de manejo del cultivo de Palma de aceite para minimizar el impacto de la Pudrición del cogollo. Ceniavances, Colombia. 27: 1-4.
- Nieto P., L. E. 1996. Síntomas e identificación del agente causal del complejo Pudrición del cogollo de la Palma de aceite, *Elaeis guineensis* Jacq. Revista Palmas, Colombia. 71(2): 57-60.
- Nieto, L. E.; Gómez C., P. L.; Lozano T., C. 1996. Identificación y reproducción del complejo Pudrición del cogollo de la Palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.). Revista Palmas, Colombia. 17(1): 63-67.
- Ochoa, G. 1974. Investigación del agente causal de la pudrición de flecha en la palma africana. Tesis (Mag. Sc.). Programa Universidad Nacional de Colombia / ICA, Bogotá, Colombia. 144 p.
- Ochoa, G.; Bustamante, E. 1979. Investigación del agente causal de la Pudrición de flecha en Palma africana. Revista ICA, Colombia. 2(4): 425-433.
- Sánchez, N. J.; Álvarez, E.; Gómez, P. L. 1999. Patogenicidad, identificación y caracterización molecular de *Phytophthora* sp. en Palma de aceite. Ceniavances, Colombia. N° 60. 4 p.
- Sarria, G. A.; Torres, G. A.; Aya, H. A.; Ariza, J. G.; Rodríguez, J.; Vélez, D. C.; Varón, F.; Martínez, G. 2008. Microorganismos asociados a la Pudrición del cogollo (PC) de la Palma de aceite y su inoculación en palmas de vivero. Revista Palmas, Colombia. 29 (3).
- Schaad, N. W.; Jones, J. B.; Chun, W. 2000. Laboratory Guide for Identification of Plant Pathogenic Bacteria, Third Ed. APS Press. St. Paul, Minnesota. 373 p.
- Steer, J.; Coates-Beckford, P. L. 1991. Papel de *Phytophthora katsu-rae*, *P. palmivora*, *Thielaviopsis paradoxa* y *Enterobacter* sp. en la Pudrición de cogollo de los cocoteros en Jamaica. Revista Palmas 12(4): 35-45.
- Torres L, G. A.; Martínez L, G. 2007. Descripción de síntomas de la Pudrición del cogollo (PC) de la Palma de aceite (*Elaeis guineensis*, Jacq) en palmas de vivero. Memorias del XXVIII Congreso de la Asociación Colombiana de Fitopatología y Ciencias Afines, Ascolfi. CIAT. Octubre 4-6.
- Torres, G. A.; Sarria, G. A.; Salcedo, S.; Varón, F.; Aya, H. A.; Ariza, J. G.; Morales, L.; Martínez, G. 2008a. Opciones para el manejo de la Pudrición del cogollo (PC) de la Palma de aceite en áreas de baja incidencia de la enfermedad. Revista Palmas. Colombia. 29 (3):
- Torres, G. A.; Acosta, J. R.; Ariza, J. G.; Aya, H. A.; Roa, M. D.; Vélez, D. C.; Martínez, G. 2008b. Papel de las palmas espontáneas como hospedero alterno de *Phytophthora* sp., agente causal de la Pudrición del cogollo (PC), de la Palma de aceite en Colombia. Revista Palmas, Colombia. 29 (3).
- Torres, G. A. , Sarria, G. A.; Varón, F.; Martínez, G. 2008c. Evidencias circunstanciales de la asociación de especies de la familia Tettigoniidae con el desarrollo de lesiones iniciales de la Pudrición del cogollo de la Palma de Aceite. Revista Palmas. Colombia. 29(3):
- Turner, P. D. 1981. Oil palm diseases and disorders. Oxford University Press. Kuala Lumpur. pp. 145-162.
- Van Hoof, H. A.; Seinhorst, J. W. 1962. *Rhadinaphlechus cocophilus* associated with little leaf of coconut and oil palm. T.PI.-Ziekten. 68: 251-256.